

А. П. Кутенков

# ЭКОЛОГИЯ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ



Петрозаводск

Министерство Природных ресурсов РФ  
Государственный природный заповедник  
«Кивач»

А. П. Кутенков

**ЭКОЛОГИЯ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ  
(*Rana temporaria* L., 1758)  
НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ**

**Монография**

Петрозаводск  
Издательство ПетрГУ  
2009

ББК 28.693.33  
К95  
УДК 597.8: 591.5

**Рецензент:**

доктор биологических наук *В. Г. Ищенко*  
доктор биологических наук *Н. В. Лапшин*

Печатается по решению редакционно-издательского совета  
Петрозаводского государственного университета

**Кутенков А. П.**

К95 Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-западе России: Монография / А. П. Кутенков, ГПЗ «Кивач». Отв. ред. А. В. Коросов. — Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2009. — 140 с.

ISBN 978-5-8021-0981-6

В монографии изложены результаты многолетних полевых исследований экологии травяной лягушки в условиях Северо-Запада России (Карело-Кольский регион). Рассмотрены общая характеристика вида, пространственная организация популяции и использование территории в разные сезоны. Исследованы суточная активность и режим питания. Проанализированы ритмика изменений веса запасующих и генеративных органов, процессы роста и полового созревания в годичном цикле жизнедеятельности. Приведена типология репродуктивных стадий травяной лягушки в регионе, оценена роль водоемов разных типов в воспроизводстве ее населения. Прослежена многолетняя динамика численности вида как на отдельных стадиях жизненного цикла в локальной группировке, так и репродуктивной части населения на обширной территории, установлена и статистически обоснована роль конкретных погодных факторов в многолетних изменениях обилия травяной лягушки изученного региона. Книга предназначена для исследователей популяций позвоночных животных, студентов ВУЗов и любителей природы.

Илл. — 33, табл. — 17, библи. — 256 назв.

**ББК 28.693.33**  
**УДК 597.8: 591.5**

ISBN 978-5-8021-0981-6

© А. П. Кутенков, 2009  
© Петрозаводский государственный университет, 2009

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Написать сколько-нибудь обширный и подробный труд об экологии травяной лягушки крайне нелегко. Тому причиной — изобилие специальных публикаций с огромным объемом и разнообразием информации по любым и всем особенностям биологии вида. Пожалуй, ни один вид бесхвостых амфибий Европы не исследован так всесторонне и глубоко, как именно это создание, и любой обзор данных заведомо не может претендовать на полноту. Тем не менее, мне давно хотелось как-то объединить важнейшую информацию о жизни и путях адаптации травяной лягушки в естественных условиях.

Мысль о создании такого труда, объединяющего опубликованные сведения и наработанные собственные данные, возникла около двадцати лет назад, когда я провел уже достаточно времени среди земноводных Карело-Кольского края. Тогда, в общих чертах, я определил для себя те стороны их жизнедеятельности, которые показались привлекательными в плане понимания того, как и благодаря каким экологическим приспособлениям лягушки существуют в непростых условиях Севера. Мне за это время много раз приходилось встречать их ночами, выходящих весной из реки, и проводить долгое время среди многоголосого урчания брачных «хоров» у разлившихся от тающего снега лужах. Вести поиск этих луж на дальних маршрутах и ежегодно осматривать их, чтобы посчитать кладки икры. Много дней пробыл я на «площадке для мечения» лягушек, один или с помощниками. Видел многочисленных сеголеток, не имеющих возможности уйти от мест выплода во время августовской сухой жары и их же, спокойно проводящих время на скошенных лугах во влажные и теплые дни и ночи. Довелось наблюдать уверенную направленность сентябрьской миграции лягушек к реке — на зимовку. Были экспедиции на берега северных морей в неисследованные герпетологами края... В общем, я нисколько не жалею о проведенном с лягушками времени.

Идея обобщить всю информацию об особенностях экологии травяной лягушки на Севере в одном издании осталась бы только идеей, не будь участия коллеги А. В. Коросова, которому я обязан, прежде всего, самим принятием решения «сесть за стол». Если бы не его постоянная творческая поддержка моей работы и не упорное воздействие на меня с целью интенсификации авторского процесса, не его нелегкий труд терпеливого научного и технического редактора, не только выход книги, но и само написание рукописи вряд ли бы состоялись.

## ВВЕДЕНИЕ

Травяная лягушка — фоновый и доминирующий по численности вид земноводных северной Европы, он же единственный, населяющий Северо-Запад России и Скандинавский полуостров до морских пределов материка.

Фаунистические исследования земноводных Карело-Кольского края предпринимаются достаточно долго, и вопрос о распространении здесь травяной лягушки можно считать решенным (Kutenkov, Panarin, 1995; обзор см. Кутенков, Коросов, 2001). Недавно опубликованы очерки биологии земноводных Карело-Кольского края — в научно-популярном варианте (Макарова, Шкляревич, 1999; Ивантер, Коросов, 2002), а для европейского Северо-Востока — в академическом издании (Ануфриев, Бобрецов, 1996). Однако о конкретных путях адаптации травяной лягушки к природным условиям Севера в них сказано не много.

Значительный вклад в изучение деталей образа жизни, экологии и экологической физиологии вида на севере Европы внесли герпетологи Норвегии (Dag Dolmen), Швеции (Johan Elmberg, Jon Loman) и, особенно, Финляндии (Antti Naaränen, Pentti Koskela, Seppo Pasanen), их работы часто цитируются в этой книге. Мы на протяжении ряда лет также исследовали некоторые стороны жизнедеятельности травяной лягушки в Карелии и Мурманской области, связанные адаптивными нитями с условиями ее существования в этом регионе. В итоге все полученные по Северу результаты оказались рассеянными во множестве небольших специальных публикаций перечисленных и других авторов, появлявшихся во многих периодических изданиях на протяжении почти 40 лет.

В предлагаемой работе делается попытка свести воедино полученные сведения чтобы выяснить, какие именно приспособления, отличающие (специфические) или не отличающие (универсальные) популяции травяной лягушки на севере ареала от популяций из других его частей, обеспечивают ей здесь успешное существование.

О структуре книги. Я отказался от традиционного плана изложения видовых очерков экологии, и по привычной схеме (распространение, местообитания, питание и т. д.) построена лишь небольшая обзорная вводная глава. Большое внимание уделено вопросу о том, как особи данного вида используют пространство репродуктивных и нагульных стадий и почему проявляют те или иные формы поведения. Анализ суточной активности и режима питания, элементы термозкологии, временная схема регенерации запасующих органов и сезонной циклики веса гонад, закономерности роста и созревания неполовозрелых особей объединены в одной главе, так как в совокупности они представляют собой единый эколого-физиологический процесс, строго подчиненный годичной ритмике условий среды. Существенно важной задачей я посчитал подробное рассмотрение типологии потенциальных репродуктивных водоемов и их использования видом в регионе, это наименее разработанная в практической батрахологии тема. Наконец, последняя глава посвящена динамике численности травяной лягушки и установлению возможных факторов, ее вызывающих.

Основной объем работ выполнен в Государственном природном заповеднике «Кивач» (Кондопожский р-н, Республика Карелия). Автор глубоко признателен коллективу его сотрудников и за полученную от них ценную первичную информацию по экологии травяной лягушки (в частности, о находках репродуктивных водоемов на территории заповедника всегда сообщал А. Н. Щербаков), и за долгие плодотворные дискуссии на обозначенные в данной работе темы, и за переводы научных статей с незнакомого мне немецкого языка. В полевых исследованиях в разные годы мне часто и много помогали студенты Петрозаводского и Саратовского университетов. Особые слова благодарности хотел бы высказать в адрес Н. Б. Целлариус, бесценно и постоянно ассистировавшей мне на протяжении десяти лет полевых работ.

Экспедиционные исследования в заповедниках Кандалакшском, Костомукшском и Лапландском проведены при живейшем участии заместителей директоров по научной работе Н. С. Бойко, В. Н. Карповича, Б. Н. Кашеварова, И. А. Паракецова. Сопровождали меня в маршрутах и/или оказали незаменимую техническую и бытовую помощь научные сотрудники этих заповедников Ю. В. Краснов, О. А. Макарова, А. Ю. и В. Л. Маленковы, А. Е. Панарин, Т. Д. Панева, С. А. Поздняков, Г. А. и Ф. Н. Шкляревич. После нашего рекогносцировочного обследования Великоостровского участка побережья Белого моря в 1986 г., А. Е. Панарин (Кандалакшский заповедник) любезно согласился продолжить начатые исследования типологии и размещения здесь мест репродукции бурых лягушек и впоследствии предоставил первичные сведения, полученные им лично за несколько лет. В тех местах текста, где использованы неопубликованные данные Анатолия Евгеньевича, я указываю его авторство.

Создание электронных версий значительного числа рисунков и всех фотографий, построение и форматирование сложных таблиц, серьезная корректировка методов статистической обработки данных осуществлены А. В. Коросовым (Петрозаводский университет).

## Глава 1

# КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ КАРЕЛО–КОЛЬСКОГО КРАЯ

Обширная территория площадью 317,3 тыс. км<sup>2</sup>, включающая Республику Карелия и Мурманскую область, занимает крайний северо–запад России и простирается от 60° 40' до 69° 54' с. ш. Граница между расположенными меридионально Карелией и субширотно — Кольским полуостровом проходит по Полярному кругу (66° 34' с. ш.). С востока регион ограничен Белым морем и Архангельской обл., с запада — границей с Финляндией и Норвегией, идущей примерно по 30° в. д. Приведенный ниже физико–географический очерк, характеризующий среду обитания травяной лягушки, составлен, в основном, с использованием справочника «Карельская АССР» (1986), Атласа Карельской АССР (1989) и Атласа Мурманской обл. (1971). Часть Кольского п-ова, лежащая к востоку от 38° в. д., совершенно не исследованная в герпетологическом плане, в очерке не рассматривается.

Геологически регион полностью вписывается в восточную часть Балтийского кристаллического щита. В строении этого древнейшего геологического образования отразились длительные процессы горообразования, складчатости, движения земной коры и выветривания горных пород. В четвертичный период территория подвергалась неоднократным оледенениям, существенно изменившим поверхность кристаллического фундамента как абразивной деятельностью, так и появлением на ней рыхлых отложений различного происхождения (ледниковые, водно-ледниковые, озерно-ледниковые, озерные и др.), мощности и занимаемого на рельефе пространства. В разные периоды послеледниковья отдельные части территории испытывали воздействие трансгрессий и регрессий морских и пресных водоемов, сыгравших заметную роль в формировании современного облика земной поверхности Карело-Кольского края. Значительную роль в сложении рельефа играют болота. Они покрывают треть территории Карелии, в западной половине Мурманской обл. по площади их вдвое меньше. Ко всему добавляется наличие нескольких ярусов рельефа. Наиболее пониженные и равнинные участки прилегают к побережью Белого моря, Онежскому и Ладожскому озерам, средневысотные — это Западно-Карельская возвышенность и водораздел Маанселькя, параллельные границе с Финляндией, а горные (с отметками высот от 400 м над уровнем моря) образуют подкову от вершины Кандалакшского залива Белого моря до северо-западной части Карелии, а также полосу сильно расчлененного, с высотами до 900–1200 м, и расположенного субширотно горного массива в центре Кольского п-ова.

Сложно структурированный рельеф, неглубокое или поверхностное залегание коренных пород, сравнительное обилие атмосферных осадков в условиях холодного климата обусловили высокую обводненность территории. Здесь протекает около 50 тыс. рек, масса ручьев и временных водотоков. Молодостью рек и особенностями кристаллического фундамента объясняется слабая врезанность их русел и неразвитость речных долин. В регионе не менее 100 тыс. озер

площадью более 1 км<sup>2</sup>, число неучтенных более мелких, по-видимому, на порядок выше. Такие озера занимают в Карелии 10,3%, в Мурманской обл. — 6,5% территории (акватории Ладожского и Онежского озер на юге Карелии, крупнейших в Европе, в эти расчеты не входят). В группе малых водоемов преобладают озера, не имеющие видимого стока. В Карелии большинство рек и озер объединены в системы, которые в Мурманской обл. гораздо менее выражены.

Уровень водоемов испытывает заметные внутригодовые колебания, связанные с режимом поступления воды и характером стока. Максимум стока приходится на короткий период снеготаяния, составляя 40–60% годового. В это время обводненность территории крайне высока и в ней задействованы любые малые понижения суши, временные водотоки, окрайки (оводненные бугристые комплексы вдоль берегов) и мочажины болот и т. п., однако половодья — затопление берегов рек и озер — случаются достаточно редко в годы с аномальным количеством выпавшего снега. Летняя межень выражена нечетко и может нарушаться дождевыми паводками. Судьба временных водоемов полностью зависит от количества осадков в летние месяцы: при их недостатке малые понижения пересыхают уже к середине июля, но в дождливые годы сохраняют воду до зимы.

Климат района является переходным от морского к континентальному. Его характеризуют продолжительная мягкая зима и короткое прохладное лето, значительная облачность и избыточное увлажнение. Это обусловлено прежде всего круглогодичным переносом теплых и влажных воздушных масс из Северной Атлантики. Зимой они повышают температуру воздуха вплоть до оттепелей, а в безморозный период оказывают охлаждающее влияние. Вторым по значимости фактором служат вторжения антициклонов с севера и северо-востока. Во все периоды года они вызывают понижение температуры воздуха и увеличивает вероятность заморозков в безморозный период. Специфика циркуляции атмосферы состоит в том, что в зимние месяцы над большей частью территории края дуют в основном юго-западные, а в летние — северо-восточные ветры. В целом климат здесь заметно более теплый и влажный, чем на тех же широтах на востоке европейской части страны, но более прохладный, чем в соседней части Фенноскандии.

Ландшафтные особенности, степень удаленности от морей и наиболее крупных озер, облесенность и степень заболоченности конкретных районов края определяют значительную изменчивость их местных климатов, не подчиняющуюся простым широтным градиентам. Например, среднее годовое количество осадков варьирует в целом по региону от 450 до 1200 мм. Минимум достается карельскому побережью Белого моря и вытянутой субмеридионально 300-километровой полосе в центре Северной Карелии, а максимум приходится на три наиболее возвышенных участка срединной горной цепи Кольского п-ова. Максимум для Карелии — 700–750 мм — отмечен на небольшом пространстве к северу от Ладожского озера. Зоны равного количества осадков имеют в плане сложные очертания и порой мозаично чередуются. Преобладающим фоном в

южной половине Карелии оказывается сумма 550 – 600 мм, в северной 450 – 500 мм, в Мурманской обл. — 600 мм в год.

В бесснежный период значительная вариабильность и неподчинение широтному градиенту характерны также для влажности воздуха, режима облачности и продолжительности солнечного сияния, теплообеспеченности почв и длительности безморозного периода. На последнем показателе следует остановиться несколько подробнее, так как он особенно важен для земноводных.

Карты продолжительности безморозного периода, построенные для Карелии и Мурманской обл., сильно разнятся. В Карелии максимум (130 дней) приходится на острова Ладожского и Онежского озер: Валаам, Кижский архипелаг. Изохроны 120 и 110 дней охватывают узкую полосу побережий этих озер, а также Белого моря, где за ней следует столь же узкая зона со 100 днями без мороза. К северу от южной трети территории происходит смена ориентировки зон равной продолжительности периода с субширотной (100 и 90 дней) на меридиональную, с сокращением его к западу в соответствии с поэтапным повышением уровня местности (90, 80 и 70 дней). На Кольском п-ове изохроны от 120 до 100 дней проходят по северному и южному побережьям, за ними вглубь узкими концентрическими полуовалами располагаются зоны с 90 и 80 днями без мороза. В континентальной части полуострова преобладающим оказывается период в 75 дней, на фоне которого выделяются три больших пятна с градиентами от 70 дней снаружи до 50 в центре.

Весна, период времени от начала интенсивного таяния снега, устойчивого перехода среднесуточной температуры воздуха через  $0^{\circ}$  С и до прекращения заморозков, в регионе непродолжительна — менее 50 дней. В южной Карелии она начинается в среднем 9 апреля, в северной двумя неделями позже, а самое позднее начало — 10 мая — приходится на внутренние районы Кольского п-ова. Во второй половине мая повсюду наблюдается возврат холодов, что связано со сменой типа циркуляции атмосферы с зимнего на летний (см. выше). В это время года выпадает наименьшее количество осадков за весь безморозный период.

Начало лета соответствует переходу среднесуточной температуры через  $10^{\circ}$ . На указанных широтах это происходит соответственно 23 мая, 11 и 25 июня. Летом регион получает лишь немногим меньше солнечного тепла на единицу площади, чем средняя полоса России, чему способствует большая продолжительность дня — вплоть до незаходящего солнца от широты Полярного круга и выше. Максимальные среднемесячные температуры фиксируются в июле: выше  $16^{\circ}$  в южной и  $14,6^{\circ}$  в северной Карелии,  $11-14^{\circ}$  на основной части Кольского полуострова и  $8-9^{\circ}$  на побережье Баренцева моря (т. е. лета по определению здесь не бывает). Среднемесячные суммы осадков летом оказываются максимальными в году по всему региону. Продолжительность периода составляет 110 дней на юге, 79 на севере Карелии, немногим более 70 на основной части и минимум — около 50 дней — в широкой прибрежной полосе на севере Кольского п-ова.

Начало осени (устойчивое понижение температуры за  $+10^{\circ}$ ) на указанных выше широтах происходит в среднем 9 сентября (юг Карелии), 28 (север Карелии), 20–25 (центр Мурманской обл.) и 15 августа (побережье Баренцева моря). Фенологическая осень это время, когда активная жизнедеятельность травяной лягушки на поверхности почвы уже невозможна, и в первые 10–15 дней данного периода абсолютное большинство особей скрывается в зимних убежищах. Средние даты установления снежного покрова составляют для южной Карелии 28 ноября, для северной 7 ноября и для внутренних районов Мурманской обл. — 28 октября. Это, пожалуй, самая неустойчивая фенодата: многолетняя вариация в сроках образования устойчивого снежного покрова достигает, соответственно, 1,9, 2,4 и 2,7 месяца в указанных частях региона.

Временные рамки зимовки травяной лягушки охватывают примерно от 210 дней на юге Карелии до 270 в центральной части Кольского п-ова. Иными словами, в пределах Карело-Кольского края это животное вынуждено ежегодно проводить в состоянии анабиоза от 7 до 9 месяцев.

Необходимо обратить внимание не только на рассмотренную пространственную несхожесть местных климатов, но и на вариабельность сроков наступления и окончания всех сезонов года, а также на неустойчивость погоды в течение каждого из них. Сильные зимние оттепели или аномально длительные холода, промораживающие почву, внезапные весенние ливни, летние заморозки и снегопады или, наоборот, вполне «аридные» условия июня и июля отдельных лет, значительная вариация по годам высоты снежного покрова — все это существенно осложняет приведенную выше усредненную характеристику климата региона. Все важные для земноводных параметры абиотической составляющей природной среды испытывают большие отклонения от средних многолетних значений. Можно констатировать, что нормой здесь является как раз нестабильность физических условий среды обитания.

В пределах края отчетливо выражена зональность растительного покрова. Подзона средней тайги охватывает южную треть Карелии. Для нее характерно относительное богатство флоры, большое разнообразие растительных сообществ и господство зеленомошных сосновых и еловых лесов. В результате интенсивной эксплуатации тайги в этой части региона, продолжающейся более двух веков, ее облик существенно изменился. Доминируют вторичные хвойно-лиственные и лиственные леса (березняки, реже ольшаники и осинники), потеснившие зональные ельники и сосняки из их коренных местообитаний. В целом растительный покров весьма пестр и мозаичен.

Подзона северной тайги — это господство лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и сфагновых ельников и сосняков. Простираясь на большую часть Карелии, а также почти на две трети Мурманской обл., тайга в этих частях региона имеет свои особенности: средне- и северокарельские монотонные сосново-еловые леса в сочетании с болотами сменяются на Кольском п-ове, с его беспокойным рельефом, пестрым ковром редкостойных елово-березовых и сосново-березовых массивов.

Наконец, по северу Кольского п-ова полосой, достигающей в ширину 100 км, а также по горам центра и южной материковой части располагаются каменистые лесотундровые и тундровые урочища. Несмотря на разницу в высотах над уровнем моря, как тундра так и лесотундра повсюду имеют горный облик из-за выраженного мезорельефа — во всяком случае, к западу от меридиана 38° В. д.

В пределах таежной зоны региона широкое распространение имеют разнообразные болота, занимающие более 20% территории. По структуре растительного покрова и гидрологии выделяются не менее 10 географических типов болот, включающих многие топологические и широтные их варианты (Елина и др., 1984, 2005; Кузнецов, 2003). В каменистой тундре разнообразие болот невелико, а типология их иная.

Естественная контрастность и пестрота растительного покрова внутри региона усиливается различной степенью его антропогенной трансформации. В издавна заселенной и всегда имевшей относительно большое население южной части Карелии, где сосредоточено более 90% промышленного и сельскохозяйственного производства республики, помимо указанного существенно преобразованного лесного комплекса, определенную долю занимают безлесные пространства. Сенокосы и пастбища, поля с перелесками, обширные или мелкоконтурные вырубki, территории заброшенных или жилых поселков, дороги и просеки вносят в ландшафт заметную гетерогенность, увеличивая разнообразие местообитаний земноводных.

В гораздо меньшей мере изменены ландшафты средней (поморской) и в минимальной — северной части Карелии, приуроченные уже к подзоне северной тайги. На подавляющей же части территории Кольского п-ова с ее малопродуктивными землями и суровым климатом растительный покров вообще не несет признаков хозяйственной деятельности.

## Глава 2

# ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА

### 2.1. Северная часть ареала

Сведения о границах области распространения вида приведены, в основном, по обзорам Е. Арнольда и Дж. Бартона (Arnold, Burton, 1980) и С. Л. Кузьмина (1999).

Травяная лягушка — западно-евразийский вид, и это единственный представитель *Anura*, обитающий по всей лесной зоне Европы. Начинаясь с отрогов Пиренейских гор на юго-западе, далее, после небольшого разрыва по югу Франции, область распространения простирается до Урала и Зауралья. Южная граница ареала в Европе проходит по югу Франции, северу Италии, заходит на Балканы и, пересекая Болгарию примерно по 45° с. ш., выходит к Черному морю. На территории бывшего СССР южная граница ареала, спустившись с Карпат на широте 47°, постепенно смещается к северо-востоку, практически повторяет южный контур лесостепи, достигает Курганской обл. С востока ареал вида ограничен Уралом, находки в северном Приобье не подтверждены. Следует оговориться, что за последние 50–70 лет южная граница в пределах лесостепной зоны значительно сместилась к северу по сравнению с приведенными выше координатами (см., например, Лада, 1993). Произошло это в силу повсеместного разрушения единственного естественного местообитания травяной лягушки в данных условиях — травянистых участков с выходами грунтовых вод в поймах рек, оврагах, балках и т. п.

В Европе северной границей ареала оказываются морские рубежи, и только на европейском Северо-Востоке России она отходит от побережья. Характер освоения травяной лягушкой северных территорий уместно рассмотреть в паре с симпатрическим видом — лягушкой остромордой (*Rana arvalis*). Дело в том, что *R. arvalis* близка по многим экологическим характеристикам к *R. temporaria*. Она распространена от Бельгии до истоков р. Лены в Восточной Сибири и от устья р. Оби до ее истоков (в высокогорьях Алтая, возможно, обитает другой подвид; см. Ананьева и др., 1998), что свидетельствует о не менее широком, чем у травяной лягушки, спектре ее адаптивной пластичности. Однако на пространствах Заполярья европейской части России наблюдается чередование районов, где то один то другой из этой пары бореальных видов лидирует в экспансии ареала к северу.

В пределах Восточной Фенноскандии граница распространения остромордой лягушки образует дугу вдоль южного подножия невысоких гор юга Мурманской обл., далее оконтуривает северную часть водораздельного хребта Маанселькя и, наконец, уходит на юг-юго-запад по восточным отрогам Скандинавских гор; в этих северных районах вид редок или немногочислен. Травяная же лягушка имеет здесь сплошное распространение до пределов материка, населяя как самые высокие горы северных частей Финляндии, Норвегии и

Мурманской обл., так и тундру Кольского п-ова (Arnold, Burton, 1980; Terhivuo, 1993; Kutenkov, Panarin, 1995; Kutenkov, 1997). Вообще, повсюду в зоне симпатрии в Европе номинативный подвид *R. a. arvalis* фактически избегает местностей, расположенных выше 400–500 м над уровнем моря, тогда как *R. temporaria* идет вплоть до альпийского пояса (высоты до 2500 м) всех горных систем. Это проявляется и на Скандинавском п-ове (Elmberg, 1978; Dolmen, 1986), и в горных массивах центральной Европы. Например, в пределах бывшей Чехословакии *R. arvalis* встречается лишь до высоты 510 м над уровнем моря, отсутствуя в Западных Карпатах и даже невысоких Судетах, а только средняя высота по указанным автором 80 пунктам находок *R. temporaria* составляет 520 м (рассчитано мною по данным Opatrný, 1978). В наиболее высокой части Украинских Карпат травяная лягушка встречается повсеместно, размножаясь в высокогорных озерах ледникового происхождения, тогда как остромордая встречена лишь однажды (Гуль, 2001). Природная обстановка горных областей центральной и юго-западной Европы сходна с той, что характерна для лесных зон равнинной части континента, и поселения травяной лягушки приурочены здесь к лесистым долинам с текущими по ним речками и ручьями (Никитенко, 1959; Stugren, 1966; Pascual, Montori, 1981 и мн. др.).

Вдоль Белого моря вплоть до п-ова Канин (находка *R. temporaria* на севере Канина принадлежит М. В. Глазову; факт не опубликован и не вошел в последние сводки) виды обитают совместно, но затем граница ареала травяной лягушки при видимом отсутствии физических и климатических преград образует прогиб к югу — за пределы равнинной болотистой Большеземельской тундры, заселенной одной *R. arvalis* (Лобанов, 1977). Достигнув Уральского хребта, на котором остромордая лягушка отсутствует, граница ареала травяной вновь поднимается по его плоскогорьям, климат которых весьма суров, к высоким широтам (Топоркова, Зубарева, 1965; Ануфриев, Бобрецов, 1996), но далее под прямым углом поворачивает к югу, значительно отступая от восточного макросклона хребта лишь в Свердловской и Челябинской обл. (информацию предоставил В. Г. Ищенко). К востоку от Урала в равнинной тундре и лесотундре остромордая лягушка — единственный вид земноводных (Шварц, Ищенко, 1971), а в северной части Западно-Сибирской равнины, по-видимому, единственный представитель *Anura* (сибирская лягушка *R. amurensis* здесь крайне редка).

Возникает вопрос: какие природно-климатические особенности северных и западно-сибирских равнин превышают адаптивные возможности травяной лягушки и препятствуют ее проникновению туда, где существуют устойчивые популяции близкого вида? Кстати сказать, определенный экологический викариат этих видов наблюдается и в пределах более ограниченных по площади территорий зоны симпатрии. Во-первых, это наблюдают на территориях, где значительные площади покрыты обширными болотами. Например, в болотистых местностях центральной Швеции травяная лягушка отсутствовала, но остромордая была вполне обычна и держалась постоянно (Gislén, Kauri, 1959; Elmberg, 1978). В Полесской провинции Белоруссии, где также широко распро-

странены болота, обнаруживается разрыв ареала *R. temporaria*, доминирующей над *R. arvalis* в других провинциях республики почти повсеместно (Рыжевич, 2001).

Во-вторых, травяная лягушка уступает доминирующие позиции в районах, испытывающих или испытывавших значительные разливы рек. На территории Дарвинского заповедника (Вологодская обл.) после заполнения чаши Рыбинского водохранилища на р. Волге значительные площади Молого-Шекснинской низины были подтоплены, русла и поймы рек и речек подверглись затоплению или начали испытывать значительные (до 5 м) и непостоянные сезонные колебания уровня воды. Со временем подтопленные территории превратились в болота, а пойменные луга, смешанные леса и травяно-кустарничковые заросли погибли. В этой ситуации *R. temporaria* оттуда практически исчезла, уступив место значительно увеличившей численность *R. arvalis*, тогда как в сохранившихся незалитыми «коренных» пойменных местобитаниях соотношение видов осталось прямо противоположным (Калецкая, 1953). На юге упоминавшейся Полесской провинции травяная лягушка практически полностью отсутствует и в прируслово-пойменной зоне р. Припяти, обильно населенной остромордой лягушкой (Пикулик, 1985), автор связывает это с огромными разливами реки весной.

Отсутствие или крайне низкая численность *R. temporaria*, при изобилии там же *R. arvalis*, в местностях с широким распространением болот связаны, вероятнее всего, с разной устойчивостью эмбрионов и личинок этих видов к естественной «закисленности» болотной воды. Если остромордая лягушка способна адаптироваться к низкому уровню pH так, что эмбрионы и головастики болотных популяций подвержены в кислой воде гораздо меньшей смертности, чем эмбрионы и головастики из икры лягушек, размножающихся в водоемах с нейтральной реакцией, то с травяной лягушкой этого не происходит (Andrén, Nilson, 1988; Räsänen et al., 2002; подробнее см. раздел 5.4). Большие паводки, как предполагается, затрудняя выход животных весной на сушу, препятствуют зимовке травяной лягушки в реках с таким режимом, тогда как остромордая, зимующая на «суше» в торфяной толще болот, таких затруднений не испытывает.

По-видимому, в этих объяснениях и состоит ответ на поставленный вопрос. В болотистых тундрах северо-востока Европы существует дефицит пригодных мелких водоемов, способных обеспечить достаточный и постоянный уровень воспроизводства травяной лягушки, но их качество вполне удовлетворяет репродуктивным потребностям лягушки остромордой. Многочисленные реки севера Западно-Сибирской равнины испытывают колоссальные половодья (до 10 м превышения над меженью), а ее междуречья — это почти сплошные болота. В итоге к востоку от предгорий Урала природная обстановка оказывается подобна той, которая наблюдается в Белорусском Полесье, но только ее пространственные масштабы куда более грандиозны. В. И. Гаранин (1971) допускает также, что «...частые заморы в реках бассейна Оби являются одним из факторов, препятствующих распространению ... травяной лягушки в Западную Сибирь» (с. 85).

Что касается трех других видов земноводных, симпатрических с *R. temporaria* в пределах Карело-Кольского региона, то их ареалы здесь сходят на нет гораздо южнее: гребенчатый тритон (*Triturus cristatus*) едва достигает 63° с. ш., граница ареала обыкновенного тритона (*T. vulgaris*) соединяет берега Ботнического залива и Белого моря в точках 65° и 64° с. ш. соответственно (Terhivuo, 1993; Кутенков, Коросов, 2001). Серая жаба (*Bufo bufo*) заселяет пространство до вершины Кандалакшской губы Белого моря (Муркина, 1983), огибает ее и спускается к югу по побережью Кольского п-ова (Макарова, Шкляревич, 1999).

Таким образом, ареал травяной лягушки включает как минимум 6 природных зон субарктического и умеренного климатических поясов Евразии. Это тундра, лесотундра, зоны хвойных (тайга), смешанных и широколиственных лесов, а также лесостепь. Практически всюду, кроме лесостепи, она достигает относительно высокой численности и в большинстве регионов в пределах очерченного ареала доминирует в населении земноводных. Это единственный вид амфибий Европы, заселивший горные тундры субконтинента.

## 2.2. Летние местообитания

Литература, касающаяся биотопических предпочтений травяной лягушки, весьма обширна. Однако сравнение данных из разных источников затруднительно, так как авторы использовали разные методы учетов численности (прямые, площадочные и маршрутные учеты, отловы канавками или цилиндрами у заборчиков), а то и простую глазомерную оценку обилия в тех или иных местообитаниях. Кроме того, обилие вида существенно различается в разных частях ареала, что также затрудняет сопоставление заселенности тех или иных биотопов по конкретным величинам численности. Поэтому для корректного сравнения биотопического распределения мы использовали условные градации обилия. Многочисленные сукцессионные ряды растительных сообществ каждого изученного региона пришлось объединить в основные большие группы (формации), типичные для соответствующей природной зоны. Результаты представлены в таблицах 2.1 и 2.2. (список источников приведен в примечании к таблице 2.2).

При анализе таблиц удается проследить ряд тенденций в размещении вида по биотопам. В тундре подавляющее большинство населения сосредоточено у водоемов. Околоводные местообитания привлекательны для травяной лягушки и во всех частях лесного пояса, и относительное обилие в них зависит от характера растительного покрова по берегам и степени увлажненности. Плакорные хвойные леса оказываются малонаселенными или избегаемыми почти везде, где они играют существенную роль в структуре насаждений. Наиболее благоприятными летними станциями оказываются разнотравные смешанные и лиственные леса, а также луга, причем как сухие, так и переувлажненные варианты этих ассоциаций почти не привлекают лягушек (Пикулик, 1985; Леонтьева,

1990). В южной Швеции при соседстве влажного лиственного леса и луга численность травяной лягушки на последнем была в 2,5 раза выше (Loman, 1978a).

Таблица 2.1. Встречаемость травяной лягушки в основных местообитаниях тундры и лесотундры России

Географический район	Тундра	Хвойный лес	Болота	Берега водоемов	Источники
Кольский п-ов, побережье Баренцева моря	—	0	++	++	1, 20
Полярный Урал	—	?	+	++	2
Кольский п-ов, центр	—	+	+	++	1, 3

Примечание. Градации относительного обилия: — — очень редка или отсутствует; + — редка; ++ — обычна. 0 — местообитание отсутствует; ? — нет данных о встречах вида.

Сложнее установить роль болот — как из-за большого их разнообразия, не всегда оцениваемого герпетологами, так и разной представленности болот по сравнению с другими местообитаниями вида в той или иной местности. Обширных верховых сфагновых болотных массивов лягушки избегают, тогда как их окраины, а также небольшие низинные травяные болота среди оптимальных стадий вполне могут посещать в процессе летних перемещений. Исключение составляют субарктика и северная тайга, где болота вместе с болотистыми берегами небольших озер и рек оказываются чуть ли не единственными пригодными нагульными станциями травяных лягушек.

Двойную роль играют последствия антропогенной трансформации естественных природных комплексов. Мы не будем останавливаться на первой из них, а именно на кардинальных изменениях природной обстановки, вносимых хозяйственной деятельностью, с практически полным уничтожением исходной среды обитания амфибий. В техногенных и современных агроландшафтах, на урбанизированных территориях приходится наблюдать лишь картину вынужденного размещения животных, отражающую скорее степень приспособленности популяций лягушек к экстремально изменившимся условиям. Важно констатировать другое: в определенной природной обстановке определенные направления хозяйственной деятельности сказываются на земноводных положительно, обогащая их среду обитания.

В условиях северной тайги численность вида заметно возрастает на территории поселков и деревень (Ануфриев, Бобрецов, 1996). В пределах средней тайги хвойно-лиственные и лиственные леса, служащие одним из оптимальных местообитаний вида, сформировались на месте вырубок (глава 1).

Таблица 2.2. Встречаемость травяной лягушки в основных местообитаниях лесной зоны России

Географический район	Хвойные леса	Лиственные и смешанные леса	Сырые леса	Луга	Болота	Берега водоемов	Источники
Кольский п-ов	—	0	+	0	++	++	3, 20
Архангельская обл., центр	+	+++	+	н	н	+++	11
то же, запад	+	+	н	+++	—	+	4
Карелия, юг	+	++	+	+++	+	+++	6, 20
Республика Коми	+	++	++	+++	н	++	5, 7
Ярославская обл., северо-запад	++	++	—	н	+	+++	8
Пермская обл., восток.	++	+	н	++	н	++	10
южная тайга							
Костромская обл.	—	++	+++	+	++	н	9
Новгородская обл., юго-восток	+	++	н	+++	+++	н	18
Нижегородская обл.	+	++	+	+	н	н	12
Пермская обл., юг	+	+	н	+++	н	н	13
юг лесной зоны							
Смоленская обл.	+	+++	н	+	н	н	14
Белоруссия	+	++	+	+++	—	++	15
Рязанская обл., юг	—	—	0	—	—	+++	16
Пензенская обл.	—	+	0	н	++	+++	17
Центральная Украина	0	++	0	+++	0	+++	19

Примечания. 1). Градации относительного обилия: +++ – вид многочислен; н – местообитание не обследовано, остальные как в таблице 2.1. 2). Источники информации: 1 – Пащенко, 1953; 2 – Топоркова, Зубарева, 1965; 3 – Катаев, Макарова, 1984; 4 – Корнеева и др., 1984; 5 – Ануфриев, Бобрецов, 1996; 6 – Ивантер, 1969; 7 – Теплова, 1957; 8 – Белова, 1978; 9 – Преображенская, Байкалова, 1984; 10 – Loskutova, 1996; 11 – Окулова и др., 1995; 12 – Красавцев, 1939; 13 – Воронов и др., 1970; 14 – Базанова, 1974; 15 – Пикулик, 1985; 16 – Шалдыбин, 1972; 17 – Барабаш, 1939; 18 – Леонтьева, 1990; 19 – Гончаренко, 1988; 20 – наши данные.

В подзоне хвойно-широколиственных лесов по мере увеличения нарушений, вызванных хозяйственной деятельностью, при которых, однако, сохраняются важнейшие условия обитания, численность бурых лягушек возрастает, а при возвращении лесных ценозов к климаксному состоянию вновь снижается (Перешкольник, Леонтьева, 1989). Почти все луга лесной зоны — также вторичное явление, и это местообитание, а также лесо-луговые и болотно-луговые экотопы часто являются местами наибольшей концентрации травяных лягушек в летнее время.

Без сомнения, распределение лягушек зависит не столько от состава растительных сообществ, сколько от особенностей микроклимата и характера субстрата, которыми располагает то или иное потенциальное местообитание. Можно заключить, что это вид умеренно увлажненных стадий с развитым травяным или травяно-кустарничковым покровом и выраженным микрорельефом.

По мере продвижения с юга на север в пределах Карело–Кольского региона естественные зональные растительные сообщества все менее отвечают этим требованиям, «полезная площадь» закономерно сокращается, и население вида сосредоточивается в производных местообитаниях и вблизи водоемов (Кутенков, 1991а). Так, если в южной Карелии травяную лягушку обычно можно встретить повсюду кроме крупных массивов лишайниковых сосняков и верховых болот, то уже на Западно-Карельской возвышенности отдельные урочища, заселенные ею, разделены километрами зональных северотаежных сосняков, перемежаемых столь же непригодными для обитания вида массивами олиготрофных болот.

На побережьях Кандалакшского залива Белого моря на широте Полярного круга вид заселяет приморские заболоченные долины, берега небольших озер и края болот, а на восточном, более гористом побережье к ним добавляются долины рек и заболоченные водотоки из озер по ложбинам. Обязательным растительным элементом перечисленных летних стадий являются заросли ивы или угнетенные березняки. Хвойно-лиственных лесов здесь уже нет. В центральной части Кольского п-ова, где выражен макрорельеф, поселения травяной лягушки приурочены к долинам с текущими реками или крупными ручьями (чаще к нижним их частям), иногда к заболоченным озерным котловинам (Макарова, 1981). Обширные пространства склонов с северотаежным лесом заселены крайне спорадично, а в горные тундры вид не заходит.

Наконец, на крайнем севере региона, в горной тундре побережья Баренцева моря мы смогли обнаружить лишь три варианта потенциальных летних местообитаний. Это либо неширокая осоковая оторочка многочисленных, вкрапленных в сухие лишайниковые или вороничные тундры озерков, либо заболоченные берега ручьев и временных водотоков, такие озерки соединяющих. Единично представлены небольшие горные цирки с обводненными эвтрофными болотами и широкие горизонтальные долины с луговой растительностью и березовым криволесьем, меандрирующими малыми реками, но именно здесь были обнаружены самые крупные поселения вида.

Из немногочисленных известных примеров биотопического размещения бурых лягушек в условиях Севера можно привести данные по Якутии, где на широтах севернее 60° сибирская лягушка *Rana amurensis* населяет исключительно поймы рек и аласы — термокарстовые плоскодонные котловины с болотами и лугами и озером в центре (Боркин и др., 1981).

### 2.3. Питание

Анализу рациона травяной лягушки в разных частях ареала посвящено значительное число публикаций (для Карелии см. Ивантер, 1981). Основу его

всюду составляют мелкие беспозвоночные, прежде всего насекомые. Основные выводы трофологии в отношении бесхвостых земноводных таковы (Кузьмин, 1989 а). Пищевая специализация отсутствует, лягушки всех возрастов являются полифагами; состав пищи зависит только от обилия и доступности жертв в конкретном биотопе; запас кормов не лимитирован и, как следствие, отсутствует внутри- и межвидовая конкуренция. Количественные оценки показали, что запас и динамическая плотность кормовых объектов травяной лягушки настолько велики, что можно говорить о неисчерпаемости ее кормовой базы в любых постоянно заселенных видом местообитаниях (Кузьмин, Сурова, 1994).

#### 2.4. Зимовка

На значительной части ареала травяной лягушки температура воздуха в зимние месяцы отрицательна, в это время пребывание на поверхности для нее невозможно даже при использовании неглубоких подземных «летних» укрытий. В отличие от зимующих на суше видов земноводных, травяная лягушка, использующая для этой цели непромерзающие водоемы, не переносит сколь угодно длительного переохлаждения. В эксперименте установлено, что, при способности выдерживать температуру  $-2^{\circ}\text{C}$  на протяжении суток, все подопытные *R. temporaria* гибнут через три дня при экспозиции  $0^{\circ}$  (Pasanen, Karhaää, 1997).

Подготовка к зиме и к смене среды с наземной на водную — сложный физиологический процесс, затрагивающий все системы организма земноводного (Банников, Денисова, 1956). Доказан эндогенный ритм ежегодного вхождения в состояние гипобиоза (Koskela, Pasanen, 1974), который запускается даже в комфортных условиях лаборатории при явном отсутствии внешних стимулов (Wind-Larsen, Jørgensen, 1987) и не может быть разрушен экспериментальным изменением освещенности и температуры (Pasanen, 1977). Сроки готовности травяной лягушки к прекращению зимовки и икрометанию (включая процесс овуляции) также фундаментально регулируются внутренним ритмом, синхронизированным с локальными природно-климатическими факторами (Harri, Koskela, 1977; Jørgensen et al., 1979).

Зимние стадии травяной лягушки изучены достаточно полно (Быховский, Фурсенко, 1929; Банников, 1940; Savage, 1961; Топоркова, Зубарева, 1965; Koskela, Pasanen, 1974; Heráñ, 1982; Пикулик, 1985; Хазиева и др., 1985; Juszczuk, 1987; Thiesmeier, 1992 и мн. др.), и основной вывод исследований сводится к следующему. Зимовочные водоемы должны удовлетворять как минимум двум условиям: не промерзать до дна и иметь достаточное содержание кислорода в воде на протяжении всего времени зимовки. При несоблюдении одного из них гибель всей заселившей водоем группировки неминуема.

Использование малых озер и прудов в качестве зимовальных зависит от насыщенности их вод кислородом: эвтрофные варианты с продолжающимися зимой процессами разложения органики малопригодны, тогда как в олиготрофных водоемах с бьющими со дна родниками зимует обычно значительная часть

особей местных популяций. Указанным требованиям хорошо соответствуют варианты небольших проточных водоемов: глубокие родники и ручьи. Показательно наблюдение Н. Н. Карташева (1977), обнаружившего под Москвой крупное — до 250 экз. — скопление зимующих *R. temporaria* в роднике всего в 140 м от большого проточного пруда. Зимуют они и в больших озерах, в Онежском оз. Они попадались в рыбацкие снасти на глубине свыше 3 м (Коросов, Фомичев, 2005 а) Наконец, наиболее удобны реки, в которых лягушки имеют возможность как выбора участков дна с подходящими условиями, так и их смены по ходу зимовки.

Следует сделать одно частное замечание, касающееся отдельных рек и озер Мурманской обл.: заселяющие их с большой плотностью проходные или жилые лососевые рыбы (*Salmo salar*, *S. trutta*) с фатальной неизбежностью выедают всех приходящих на зимовку лягушек, так что в окрестностях таких водоемов поселения травяной лягушки отсутствуют или крайне малочисленны (А.Е. Панарин, устн. сообщение; наши частные наблюдения).

В западной части ареала с атлантическим мягким климатом выбор мест для зимовки зависит от конкретной гидрологической обстановки, и перезимовки на суше столь же успешны, как и в воде, а часть особей остается активной всю зиму (предгорья на западе Германии — Thiesmeier, 1992; юг Швеции — Loman, 1980). Однако в восточной его половине, куда входит и Карело-Кольский регион, проведение зимы в подземных укрытиях весьма проблематично из-за частого глубокого промерзания почвы. И, хотя отдельные примеры такого рода известны (Кузьмин, 1989 б — г. Москва; Pasanen, Sorjonen, 1994 — юг Финляндии), успешная и постоянная зимовка на суше крупных группировок травяных лягушек или невозможна (Koskela, Pasanen, 1974), или ведет к их поголовной гибели в отдельные малоснежные и морозные зимы (Банников, 1940). В местах распространения болот и заболоченных лесов Севера часть особей местных популяций, порой значительная, зимует и в этих стациях, забираясь в толщу торфа ниже уровня промерзания (Коросов, Фомичев, 2005 а; наши данные).

## 2.5. Размножение

Травяная лягушка относится к группе видов земноводных с так называемым «взрывным» икрометанием (Savage, 1961), когда животные направляются к нерестилищам сразу после выхода из зимних убежищ, самцы собираются там в больших количествах, «пытаясь спариться со всеми движущимися предметами соизмеримой величины» (Wells, 1977, p. 687), и процесс икрометания протекает так быстро, как это только возможно. Повсюду в ареале *R. temporaria* приступает к размножению раньше других амфибий, обитающих рядом с ней.

Места размножения — это, как правило, небольшие по глубине и площади временные объемы воды. Используются также загубины, заливы и другие мелководья постоянных пресных водоемов без ощутимого течения и волнобоя (подробнее см. главу 5). Для вида характерна коллективная откладка, т. е. в

каждом конкретном нерестилище вся икра оказывается расположенной бок о бок и в одном скоплении.

Самки бурых лягушек, достигнув половозрелости, размножаются затем ежегодно, откладывая при этом единственную порцию икры. Количество икринок в кладке положительно и достоверно коррелирует с размером тела самки (Терентьев, 1950), впоследствии эта закономерность многократно и почти безоговорочно подтверждена на разных видах *Anura*. Данные по плодовитости травяной лягушки в пределах ареала, за исключением гор Центральной Европы, приведены на рис. 2.1.

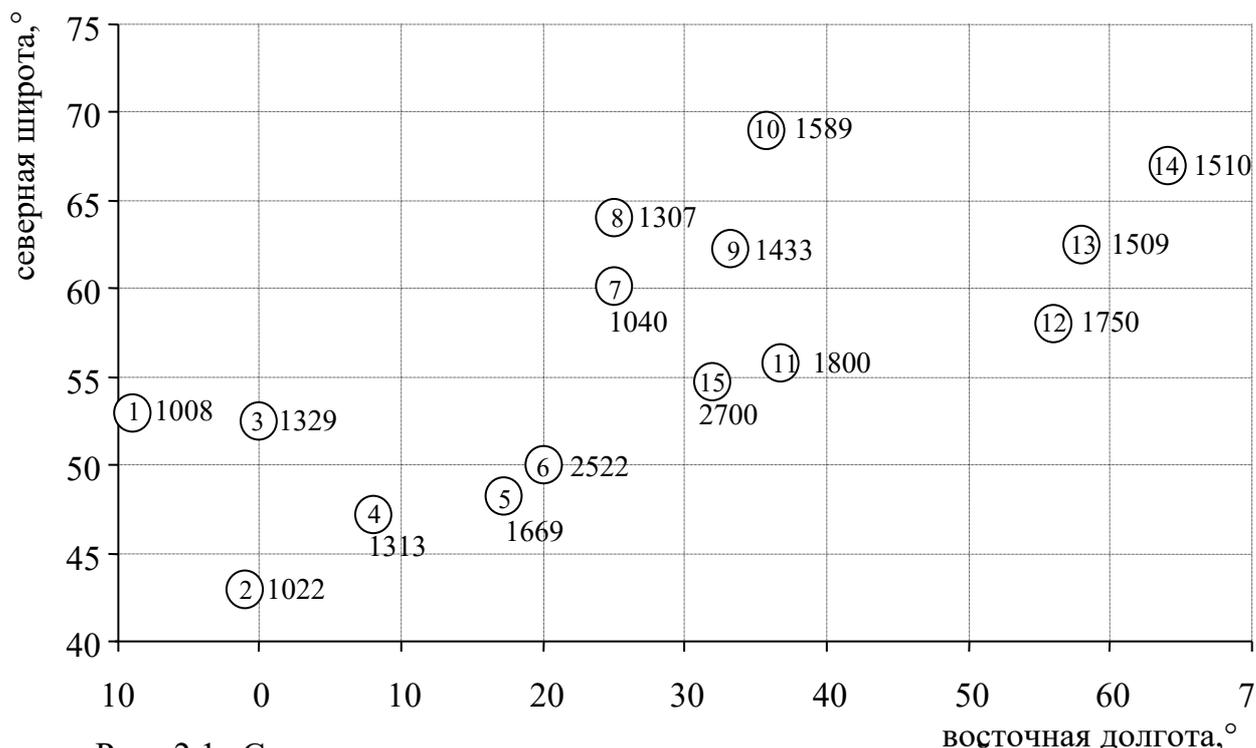


Рис. 2.1. Среднее количество икринок в кладке травяной лягушки в разных пунктах ее ареала.

В кружках — номера пунктов наблюдений, числа рядом — среднее количество икринок в кладке.

Источники информации: 1 — Gibbons, McCarthy, 1986; 2 — Sierra-Gobo et al., 1998; 3 — Cooke, 1975a; 4 — Ryser, 1996; 5 — Kminiak, 1987; 6 — Kozlovska, 1971; 7 — Naaranen, 1982; 8 — Koskela, Pasanen, 1975; 9, 10 — наши данные; 11 — Ляпков, Северцов, 1994; 12 — Хазиева и др., 1985; 13 — Ануфриев, Бобрецов, 1996; 14 — Топоркова, Зубарева, 1965; 15 — Емельянов, Шмидт, 1951.

Корреляционный анализ не обнаруживает существенной связи между величиной кладки и географической долготой ( $r = 0,33$ ) или широтой ( $r = -0,03$ ) местности. Заметная, но недостоверная связь проявляется лишь при группировке данных по долготе с шагом в  $15^\circ$  и их усреднении ( $r = 0,69$ ;  $p > 0,05$ ). Максимальных значений плодовитость достигает на равнинах в центре ареала (пункты 6, 11 и 15 на рис. 2.1). Возможно, в данном случае прослеживается действие правила оптимума П. В. Терентьева (1951), согласно которому зависимость размеров тела холоднокровных наземных позвоночных с климатиче-

скими температурами в пределах ареала описывается параболической кривой. Тогда, правда, остается неясным, почему в благодатных условиях приатлантической части ареала (пункты 1 и 3 на рис. 2.1) самки оказываются мельче и продуцируют соответственно меньшее количество икринок, чем, например, на крайнем севере (пункты 10 и 14). По-видимому, в благоприятных по продолжительности и другим условиям периода нагула самки достигают половозрелости раньше и при меньших размерах тела (см. раздел 4.4). В результате учет многочисленных небольших кладок мелких самок уменьшает среднюю величину кладки в данной местности.

## Глава 3

# ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ

Основными и обязательными компонентами жизненного пространства популяций травяной лягушки являются зимовочные, репродуктивные и нагульные станции, качественно различные и разобщенные по времени их использования. В соответствии с этим годичный цикл использования пространства делится на три главных периода: весенняя миграция к репродуктивным водоемам и икрометание; заселение летних кормовых станций и нагул; осенние перемещения к местам зимовки и их заселение.

Основной объем материала, анализируемого в этой главе, получен в Государственном природном заповеднике «Кивач», расположенном в южной Карелии в Кондопожском районе.

### 3.1. Весенняя миграция и использование пространства репродуктивных станций

Выход половозрелых лягушек из зимовочных водоемов, каковыми в исследованном регионе являются прежде всего реки, озера и, в меньшей степени, обводненные болота и крупные ручьи, происходит в очень краткие сроки. В погожие теплые дни миграция к местам откладки икры приобретает массовый характер.

Максимальные дистанции, которые лягушки способны преодолевать во время весенней миграции, исследователями не определены. Однако, судя по данным, полученным при наблюдениях за некоторыми видами «наземных» *Anura*, очевидно, что отыскивание весной мест размножения в радиусе 2–3 км затруднений у них не вызывает и завершается точным выходом в районы нерестилищ. Расстояния, которые приходится при этом проходить травяным лягушкам, зависят от взаимного расположения зимовочных водоемов и традиционных мест нереста. Например, на путь в 500 м и далее указывает Н. В. Хмелевская (1989).

В заповеднике «Кивач», где численность вида относительно высока, животные размножаются во всех потенциально пригодных репродуктивных водоемах вне зависимости от их удаленности от зимних станций. Мы неоднократно наблюдали перемещения многих лягушек от реки к обширному болоту, расположенному в 900 м по прямой за массивом хвойного леса (см. рис. 6.7, участок № 5). Это установлено (и ежегодно подтверждалось) по их следам на тающем снегу, а реальное расстояние, преодолеваемое при этом лягушками, достигало 1,3 км. Примечательно то, что значительная часть особей репродуктивной группировки этого болота зимует здесь же.

Ситуация может быть и иной, когда по тем или иным причинам сколь угодно протяженных перемещений травяные лягушки весной не совершают. На о. Кижы в прибрежных болотах Онежского озера вблизи своих нерестилищ

проводят зиму многие особи *R. temporaria* местной популяции (Коросов, Фомичев, 2005 а). В условиях восточного склона Западно-Карельской возвышенности (крайний запад средней Карелии, заповедник «Костомукшский») с ее выраженным мезорельефом и отсутствием пригодных для размножения водоемов на плакоре подавляющее большинство нерестилищ вида мы нашли на мелководьях зимовальных водоемов или вблизи их берегов. В тундре побережья Баренцева моря, где вид малочислен, нерестилища расположены непосредственно у мест зимовок на болотах и у берегов озер, либо в маленьких тундровых озерах близ ручьев. Точно такие же озера, находящиеся на 50–100 м в стороне, лягушки весной не посещают. Аналогичные данные получены на Полярном Урале (Топоркова, Зубарева, 1965).

Начиная с 1981 г. мы проводили мечение (отрезание пальцев) и повторные отловы лягушек на местах икрометания в нескольких водоемах, объединенных в систему, удаленную от зимовального водоема (порожистая р. Суна) на 200–300 м. Она состояла из луж, заброшенных дренажных канав и разливов талых вод, занимала площадь около 1 га и включала в себя 11 крупных ежегодно используемых (до 750 пар лягушек за сезон) и несколько малых случайных нерестилищ. Часть из них располагалась на зарастающем лугу, часть — в заболоченном лесу поблизости. Животных отлавливали руками или сетчатыми ловушками оригинальной конструкции, устанавливая их на местах наиболее массовых «токов» травяных лягушек. Подробнее результаты наблюдений за перемещениями лягушек внутри этой системы будут рассмотрены ниже, здесь же приведем лишь один пример, иллюстрирующий точность, с которой животные выходят на «свои» места размножения.

В одном из нерестилищ, долгое время ежегодно привлекавшем наибольшее число животных контрольной репродуктивной группировки, в 1981–1985 гг. поместили около 1430 половозрелых самцов и самок. В таблице 3.1 для 1984 г. приведены данные о повторных поимках лягушек, впервые пойманных в этом «исходном» водоеме за три предшествующих года, для 1985 и 1986 гг. — помеченных годом ранее. В таблице также использованы сведения лишь о первой встрече каждой такой особи в начале данного сезона икрометания.

Таблица 3.1. Распределение поимок половозрелых *R. temporaria*, помеченных в предшествующие годы, по местам нереста в начале периода икрометания

Год наблюдения	Число меченых особей, отловленных в водоемах:				
	в исходном	на расстояниях от него, м			
		35	50	70	170
1984	98	2	—	12	1
1985	39	3	1	2	1
1986	34	27	3	3	2

Примечание. — — лягушек в данном водоеме не осматривали

Приведенные результаты показывают, что, несмотря на изобилие мест для нереста, которым обладала популяция в данном районе, большинство из-

вестных нам по прошлым годам животных каждую весну мы впервые отмечали в одном и том же водоеме, а попадание части особей на соседние или удаленные нерестилища носило случайный характер.

В данном случае мы имеем дело с проявлением известного принципа верности репродуктивному водоему или так называемого нерестового консерватизма (Savage, 1935). Суть явления заключается в том, что из года в год, поколение за поколением, лягушки возвращаются именно в те водоемы, где размножались в предыдущий раз. Это подтвердили, в частности, и результаты экспериментов по хомингу *R. temporaria*, когда все самки и большинство самцов, перенесенных от «своих» водоемов на то или иное расстояние, неизменно возвращались обратно, и лишь часть самцов отвлекалась на брачные скопления в соседних лужах (Warwick, 1957; Oldham, 1963). Любопытный случай описывает Н. В. Хмелевская (1989): после спуска воды из пруда травяные лягушки на протяжении двух лет упорно пытались нереститься в оставшейся там мелкой грязной луже.

Вслед за Н. В. Хмелевской (1983) мы считаем, что каждая травяная лягушка весной обычно направляется туда, где размножалась впервые, но совсем не обязательно туда, где прошла личиночное развитие и метаморфоз, как это принято предполагать. Так, нам известны две глубокие канавы, находящиеся на весеннем миграционном пути вблизи зимовального водоема. Лягушки откладывали икру в каждой из них в течение 19 и 28 лет подряд в количестве до 58 и 75 кладок в год соответственно. В первой из них головастики доживали до метаморфоза лишь трижды, а во второй, где ежегодное икрометание продолжается и поныне (2007 г.; начиная с 1996 г. не более 10 кладок икры за весну), — 1 раз, в остальные годы канавы пересыхали и все личинки погибали. Так что нерестующие здесь каждый год лягушки никак не могли вывестись из данных водоемов. После многолетних исследований крупной популяции *R. arvalis* в Свердловской обл. выяснилось, что в облигатно пересыхающих водоемах, удаленных от мест постоянного воспроизводства лягушек, могут нереститься до половины самок этой группировки (Ищенко, 2007, 2008). Кроме того оказалось, что сеголетки могут широко расселяться по территории, проходя в разных направлениях от мест выплота до 2 км за 2 недели. Автор делает вывод о том, что очень большая часть генерации не возвращается на размножение к местам прохождения метаморфоза.

С другой стороны, при определенной гидрологической обстановке животные могут избегать привычные места икрометания. Так, в одну из рекордно маловодных весен, когда в нескольких понижениях в пойме р. Суны, всегда привлекавших значительное количество травяных лягушек, оказалось мало воды, животные отнерестились на мелководьях этой реки на расстояниях до 120 м, пополнив собой образующиеся там брачные скопления. Иными словами, «принцип верности» не абсолютен, когда ситуация вынуждает ему изменить. Совершенно очевидно, что взрослые лягушки конкретной популяции хорошо знакомы не только со «своим» единственным водоемом, но и со всеми другими в районе, где происходит икрометание.

Что касается впервые размножающихся молодых земноводных, то в поисках мест размножения они, видимо, используют не только опыт знакомства с территорией, но и ориентируются на вид движущихся более старых лягушек (реакция следования за соседом) и на непрекращающиеся звуки «хоров» собравшихся на нерестилищах самцов (Gelder, Hoedemaekers, 1971; Мантейфель, 1977; Хмелевская, 1989 и др.). Запаздывая с мест зимовок по сравнению с размножающимися не в первый раз, эти животные иногда пропускают в своих перемещениях наиболее пригодные нерестилища и самки откладывают икру в случайные и бесперспективные в плане репродукции объемы воды (Elmberg, 1990).

Обследуя ежегодно до 150 нерестилищ травяной лягушки в заповеднике «Кивач» в течение более 20 лет, мы почти всегда находили скопления кладок икры в одних и тех же участках водоемов, если конфигурация их мелководий не менялась. В последнем случае места откладки «следуют» за урезом воды, что, впрочем, вполне естественно. Особенно ярко это проявилось на приозерных болотах о. Кизи в Онежском озере, исследованных С. Н. Фомичевым (2004; Коросов, Фомичев, 2007). В разные годы в период икрометания у бурых лягушек уровень воды в озере испытывает значительные колебания, соответственно различной бывает и площадь затопления. В многоводные годы нерестилища располагались по всему болоту, тогда как в маловодные вся икра бывала отложена на мелководьях озера или в болоте, но на расстоянии до 2 м от береговой линии. Расстояние между крайними точками откладки икры в контрастные по уровню затопления годы достигало 120–150 м.

В случаях, когда репродуктивные водоемы обширны или объединены в системы, в разные годы мы наблюдали, как может изменяться пропорция числа лягушек, собирающихся на нерест в отдельных их местах, но само размещение нерестилищ, как правило, не менялось. Даже на монотонных с виду пространствах обводненных болот «Кивача» места расположения наиболее крупных скоплений травяных лягушек оставались постоянными десятки лет. Столь строгая привязанность также является правилом, имеющим лишь редкие и не вполне объяснимые исключения, по крайней мере для видов *Anura* с коллективным икрометанием (Savage, 1935; Терентьев, 1950; Obert, 1976; Пикулик, 1985; Seale, 1982 и мн. др.).

Выбор конкретного места для откладки икры принадлежит самкам (Berven, 1981; Elmberg, 1986). Основными критериями при этом служат оптимальная глубина, определенные свойства субстрата, а при возможности выбора и наиболее высокая для данного водоема температура, но не присутствие уже отложенных кладок (Warwick, 1957; Gelder, Hoedemaekers, 1971; Strijbosch, 1979; Пикулик, 1985). Как в условиях наблюдаемой системы временных водоемов, так и в других частях территории «Кивача» лягушки иногда, по неясным причинам, переставали нереститься в отдельных лужах, однако спустя годы мы вновь находили здесь кладки икры и на тех же участках дна. Особенно показательны данные по малочисленным группировкам, размножавшимся в различных небольших объемах воды на значительном — до километра и более —

удалении от мест массового размножения вида в заповеднике: бывали ситуации, когда животные не появлялись в этих пунктах по 1–3 года, после чего мы вновь обнаруживали одну–две кладки под флажками из фольги, которыми были отмечены эти лужи в момент первого обнаружения икры.

Самцы занимают места размножения раньше, чем там появляются первые самки. В этот промежуток времени они распределяются по территории (акватории) без видимой закономерности, что особенно хорошо заметно в более или менее обширных и разветвленных системах временных водоемов: животные хаотично перемещаются или подолгу остаются неподвижными, занимая все оттаявшие на данный момент лужи и мелководья. В удаленных от зимовочных станций водоемах число самцов возрастает постепенно и даже тогда, когда нерест уже идет. Пространственное распределение меняется с момента, когда бывает отложена первая икра. Тогда самцы собираются в местах откладки или постоянно передвигаются в неширокой полосе вокруг них, влекомые самками оказываются внутри брачных скоплений или перемещаются от одного брачного хора к другому. Специальное исследование поведения «поющих» самцов *R. temporaria* в обширном водоеме в центральной Швеции (Elmberg, 1986) также показало отсутствие в нем определенной закономерности: от непрерывных перемещений животных до их строгой оседлости.

Перемещения травяных лягушек в период икрометания мы исследовали в части описанной выше системы временных водоемов, где за 9 лет удалось отловить, пометить ампутацией пальцев, а затем наблюдать 2242 особи. Это число составило едва ли десятую часть реального количества лягушек, прошедших через данную систему нерестовых водоемов за указанное время, а число повторных поимок оказалось еще более скромным. Тем не менее, некоторую объективную информацию об использовании пространства комплекса репродуктивных угодий эта небольшая выборка дает.

Результаты показали, что по ходу нереста меняли участки водоемов более половины помеченных самцов, и чем дольше удавалось следить за конкретным животным, тем большее число нерестилиц, посещаемых им, удавалось регистрировать (табл. 3.2). Чаще самцы ограничивались переходами до близлежащих брачных скоплений, но вполне обычными оказались и более далекие перемещения (рис. 3.1).

Зафиксированы и переходы на 200 м по прямой за пределы стационара в другую часть этой временной водной системы. При синхронной откладке икры в соседних лужах возникают встречные потоки лягушек, а по мере завершения икрометания в одних и начала его в других местах самцы переходят во вновь формирующиеся скопления (рис. 3.1). Известно, что каждый самец травяной лягушки способен оплодотворить икру, выметанную при его участии 6–8 самками (Gibbons, McCarthy, 1986).

Таблица 3.2. Результаты наблюдений за перемещениями меченых самцов травяной лягушки в системе нерестовых водоемов

Число поимок на особь за один сезон	Не перемещались		Посетили нерестилищ:						Доля перемещавшихся, %
			2		3		4		
	N	T	N	T	N	T	N	T	
2	107	1.8	79	2.8	—	—	—	—	42.5
3	16	3.4	29	3.9	6	5.5	—	—	68.6
4	7	5.3	4	6.5	5	6.2	2	9.0	61.1

Примечание. N — количество самцов с указанным числом поимок; T — среднее время от первой до последней поимок (в сутках).

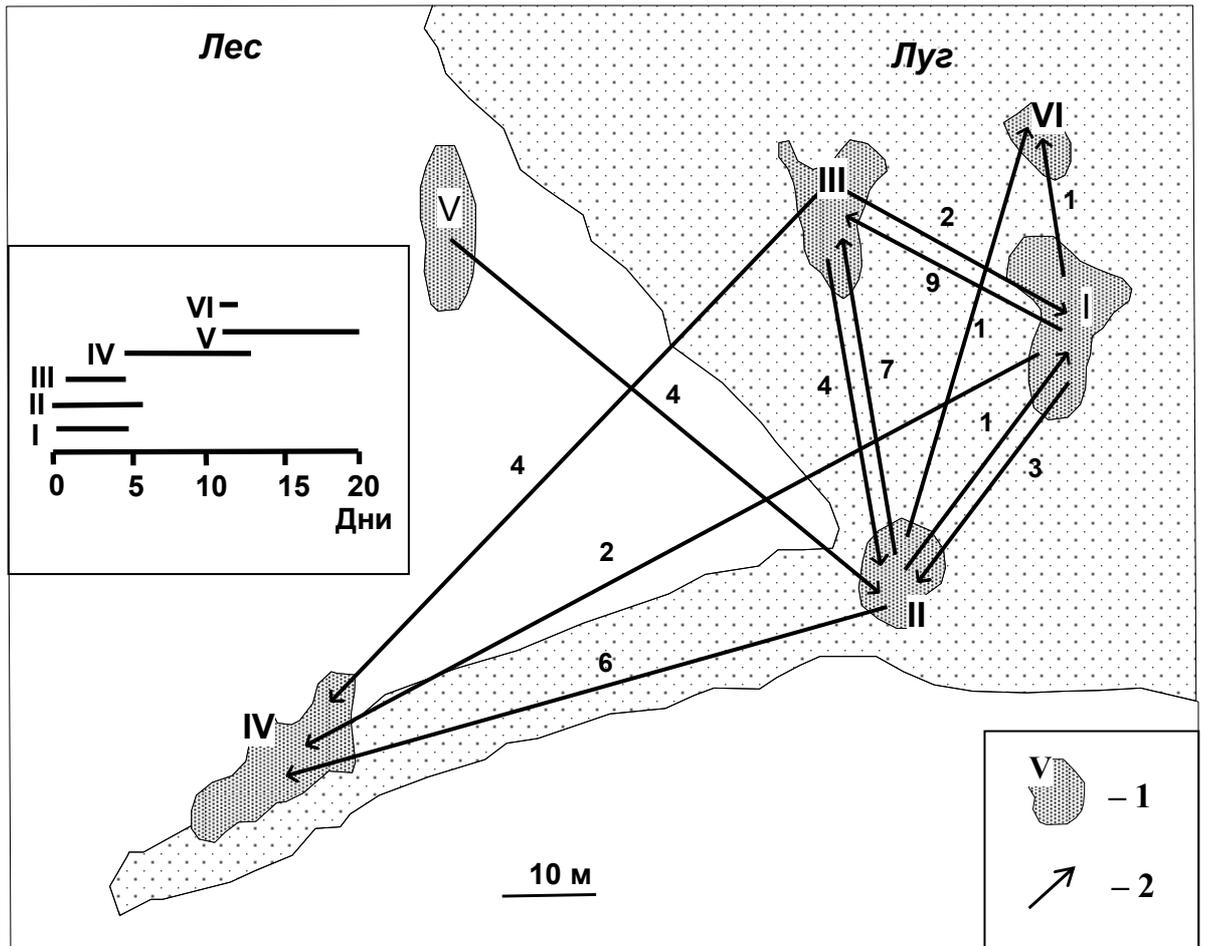


Рис. 3.1. Схема перемещений меченых самцов травяной лягушки между соседними нерестовыми водоемами, прослеженных в течение одного сезона икрометания.

1 — контуры водоемов и их номера; 2 — направления и количество обнаруженных переходов.

Вверху слева — график хода нереста; длина линии соответствует продолжительности срока откладки икры в данном водоеме.

Следует учесть, что пропорция отлавливаемых лягушек от собравшихся на том или ином нерестилище была весьма неравной и значительное число случаев смены водоемов осталось незамеченным, так что в нашем примере речь может идти лишь о некоторой показательной выборке. По визуальным же наблюдениям картина использования пространства репродуктивных угодий самцами, складывающаяся в разгар икрометания, оказывается куда более оживленной. Разошедшиеся было в радиальных направлениях, они внезапно син-

хронно разворачиваются и устремляются обратно к брачному скоплению. Смена одного места икрометания на другое большими группами самцов порой происходит столь же дружно и энергично («все разом»). Часть из них остается «оседлой» и в уже действующих, и в еще оттаивающих и неготовых к откладке икры нерестилищах, и там, где нерест уже прекратился. Другие то и дело меняют свое расположение в пространстве. Со стороны зимовочного водоема подходят новые самцы, и не менее трети из них спарены с самками.

В удаленных от таких систем малых водоемах, где нерестятся немногие пары лягушек, репродуктивные группировки складываются достаточно быстро, самцы почти не перемещаются и выглядят пугливыми, а процесс икрометания обычно завершается за считанные дни (ср. с графиком на рис. 3.1). В полной мере это относится и к северным частям региона, где численность вида низка и малочисленные репродуктивные скопления оказываются нормой. Такое поведение самцов в группировках с низкой плотностью характерно для многих видов *Anura*, демонстрирующих «взрывное» икрометание (Wells, 1977).

Самки задерживаются в водоемах лишь на время, необходимое для выметывания икры. Из нескольких сот самок, помеченных на стационаре, 43 были пойманы дважды и лишь одна — трижды по ходу одного сезона икрометания. Максимальный интервал времени между первой и последней поимками составил 5 суток. Около трети (12 экз.) этих самок, передвигаясь в паре с самцом, перешли от одного нерестилища к другому, из них три на расстояние 90 м, остальные — на 30–50 м. Скорее всего это были самки, занятые поисками «своего» водоема в данной системе.

С окончанием откладки икры завершается первый этап годичной циклики использования территории. По времени это совпадает с окончательным стаиванием снега в лесу и выходом неполовозрелых лягушек из зимних убежищ. Популяция переходит к активной наземной жизни.

### 3.2. Использование территории в период нагула

Весь объем собственного материала, использованный при написании данного раздела, получен в ходе наблюдений за лягушками на стационаре в заповеднике «Кивач» в 1983–1997 гг. Пробная площадка размером 0,6 га охватывала участки влажного разнотравного луга, с куртинами кустарника, и хвойно-лиственного леса с мозаичным травяно-кустарничковым покровом. По ней были регулярно размещены небольшие укрытия из шифера или досок, снабженные порядковыми номерами, всего в количестве 70. Один или два учетчика совершали многократные обходы площадки по густой сети тропинок, вспугивая лягушек шагами и ворошением травы с помощью палки. Укрытия осматривали. Обнаруженных животных отлавливали, измеряли, определяли пол, затем выпускали в месте встречи. Точку поимки фиксировали с точностью до 0,5 м как расстояние до ближайшего искусственного укрытия, с учетом направления к нему.

Лягушек распознавали индивидуально по рисунку на спине. При этом за основу брали форму затылочного пятна, дополнительными признаками служили число, форма, размеры и расположение других пятен вокруг затылочного. Общую форму пятна, форму и детали отдельных его фрагментов и окружающих пятнышек, а также некоторые другие элементы рисунка каждой особи тщательно зарисовывали, отмечали окраску спины. Составляли атлас рисунков с указанием размера и пола животного и присваивали ему индивидуальный номер. Атлас пополняли после каждого облова, а также сверяли новые зарисовки с уже имеющимися в нем. Полное совпадение рисунка у лягушки, пойманной по ходу очередного обхода площадки, с уже имеющимся в атласе позволяло считать, что она встречена повторно. Рисунок спины почти не повторяется у разных особей, а с учетом пола и размеров тела ошибка в узнавании практически исключена. В отдельных случаях «картинка» оказывалась настолько выразительной, что при частых повторных встречах на площадке лягушку можно было и не брать в руки, чтобы опознать ее. Применимость использованной нами методики индивидуального распознавания продемонстрирована на разных представителях земноводных, в том числе и на травяной лягушке (Хмелевская, 1985; обзор см. Кутенков, Перехрестова, 1985). За весь период работ таким способом «помечено» около 2900 лягушек.

В южной Карелии, где места зимней и весенней концентрации травяных лягушек естественно включены в пространства нагульных биотопов, процесс их расселения в начале лета не происходит сколько-нибудь дружно. Лишь в редкие годы, когда на вторую половину мая приходились засухи, с началом дождей мы наблюдали кратковременное массовое передвижение лягушек всех возрастов от реки и систем репродуктивных водоемов. Обычный же здесь характер расселения — постепенный и ненаправленный — присущ виду и по всей лесной части ареала. В условиях периферии ареала картина иная. Там, где зимовочные, репродуктивные и нагульные станции не разделены и представляют собой, соответственно, крупные водоемы, их берега и ближайшее окружение, расселения практически не происходит, по крайней мере у взрослых животных, которые ведут себя в этом случае как представители полуводных *Ranidae* (Топоркова, Зубарева, 1965; Киселев, 1989; Лада, 1993; Vences et al., 1999). Напротив, там, где постоянные водоемы и лесные участки в силу определенных причин разделены несвойственными травяным лягушкам станциями, они вынуждены такие станции преодолевать. Так, направленные и продолжительные перекочевки к лесу в указанных условиях на западе Украины наблюдала В. Л. Котляревская (1964). В горах Болгарии, где места размножения и нагула оказываются в разных высотных поясах, помеченные на нерестилищах травяные лягушки совершали переходы на 5 и даже на 10 км из сухих долин в горы (Бешков, 1988).

В наших достаточно благоприятных условиях лягушки расселяется постепенно и широко, и к середине — концу июня они оказываются повсеместно, заселяя все пригодные местообитания. Пространство между пробной площадкой для «мечения» и описанной выше системой репродуктивных водоемов со-

ставляло немногим более 100 м зарастающего луга или хвойно-лиственного леса. За те годы, когда проводили мечение нерестящихся амфибий, на площадке в течение летних сезонов отловили и осмотрели 215 взрослых половозрелых лягушек. Среди них были обнаружены 23 экз. (20 самцов и 3 самки) из почти 2 тыс. животных, помеченных на ближайших нерестилищах. В разные годы они составляли от 0 до 15% от количества взрослых особей, которых зафиксировали за лето на площадке, в среднем 10,7%. Лягушки эти появлялись на площадке не только сразу после сезона икрометания, но по ходу всего периода нагула: с начала июня по конец августа. Большинство из помеченных ранее на нерестилищах особей были обнаружены по одному разу за сезон. Четверо встречены по два раза с интервалом в 3–23 дня, одна трижды (13 дней) и одна четырежды (32 дня с июля по август). Одного самца удалось видеть среди нерестящихся лягушек на протяжении 9 сезонов подряд, но лишь однажды он был замечен летом внутри пробной площадки. Другой самец, который участвовал в размножении на протяжении минимум 4 сезонов, «отметился» на площадке дважды в последовательные годы. Практически ни одного случая длительного и непрерывного пребывания на одном месте, подтвержденного многократными встречами, у помеченных на нерестилище лягушек не зафиксировано. Возможно лишь, что у края площадки провел вторую половину лета упомянутый самец, который попался на ней четыре раза. По-видимому, причина столь редких случаев появления и оседлости нерестившихся рядом с площадкой животных состояла в широком рассеянии и крайне малом количестве особей, которых до этого удалось пометить в процессе икрометания. Половозрелые лягушки, «помеченные» на этой площадке в летнее время, также становились оседлыми в весьма незначительной пропорции (см. ниже). Без сомнения, большинство летнего населения нашей пробной площади составляли, в действительности, особи, входящие в состав ближайших репродуктивных группировок. Иными словами, отнерестившиеся земноводные, рассредоточиваясь в пространстве летних стаций, относительно однородных, далеко не всегда и не все задерживаются, а тем более остаются, поблизости от мест размножения.

Разошедшиеся от репродуктивных водоемов взрослые и покинувшие к этому времени места зимовки молодые лягушки начальный период нагула проводят, в основном, в укрытиях. Осмотр искусственных укрытий на площадке в разные дни и часы показал, что в конце мая и июне отдельные особи практически не покидали их на протяжении 1–2 недель, максимальный срок пребывания животного в одном и том же убежище составил 22 дня. Лишь с началом массовой вегетации растительности травяно-кустарничкового яруса лягушки начинают более активно перемещаться по поверхности почвы.

Травяные лягушки, как и другие виды бесхвостых земноводных, способны из года в год возвращаться на одни и те же участки летних стаций. За 15 лет наблюдений у нас было 152 случая, когда помеченные животные обнаруживали себя в пределах площадки в два и более последовательных сезонов. Большинство из них, если их удавалось встречать более трех раз на протяжении второго или третьего сезонов после «мечения», хотя бы однажды попадались не далее 5–

15 м от тех точек, где их находили предыдущим или позапрошлым летом (табл. 3.3). Своеобразный рекорд установлен двумя особями. Первая, самка, была поймана 21 раз за 4 сезона подряд в пределах участка размером 30 на 10 м. Вторая особь, самец, встречен 16 раз за 6 сезонов, причем в 12 случаях он был обнаружен под одним и тем же укрытием из шифера. Эти лягушки, впервые замеченные в возрасте одного или двух лет, за время наблюдений достигли половозрелости и затем неоднократно участвовали в размножении перед появлением на площадке. Самец при последних встречах выглядел совсем дряхлым.

Таблица 3.3. Повторные встречи помеченных травяных лягушек в последовательные сезоны на контрольной площадке и пропорция их поимок на определенных расстояниях от мест обнаружения в предшествующий летний сезон

Число поимок во второй или третий сезон	Количество особей с данным числом поимок	Доля (%) лягушек, пойманных в пределах указанных расстояний от мест встреч в предыдущем сезоне		
		до 5 м	до 10 м	до 15 м
1	56	37.5	53.6	67.9
2 и 3	59	50.8	72.9	79.7
4 и более	37	73.0	78.3	83.9

В южной Финляндии А. Хаапанен (Haapanen, 1970) в течение 6 сезонов проводил мечение и повторные отловы *R. temporaria* на площади около 20 га. Среди возвращавшихся животных на второй год более 70%, а на третий-пятый более 60% пойманы в радиусе 20 м от места мечения, остальные найдены на расстояниях до 120 м. В горной долине на севере Чехии из 68 помеченных накануне и обнаруженных следующим летом особей 25 (37%) найдены не далее 25 м от мест первых поимок год назад (Heráň, 1982). Близкие величины доли «точных» возвратов зафиксированы под Звенигородом в Московской обл. (Хмелевская, 1989).

Вывод о возможной привязанности животных к определенному участку летних стадий, следующий, казалось бы, из приведенных примеров, представляется весьма привлекательным. Однако два момента заставляют усомниться в его надежности. Во-первых, количество возвращавшихся лягушек весьма невелико по сравнению с числом помеченных год назад. В нашем случае доля возвратов через год составляла в среднем 4,4% особей, помеченных в возрасте года и старше (с вариацией 0–7,1% за 13 лет наблюдений), а в цитированных работах — не более 10%. В то же время выживаемость в популяции в течение года, рассчитанная разными способами, оказалась на порядок выше. Так, на места икрометания возвращалось в среднем 44% самцов из числа помеченных годом раньше. Выживаемость годовалых лягушек, установленная по данным учетов на площадке (сравнивали относительное обилие животных данной генерации в последовательные годы), колебалась от 27 до 70%, в среднем 48% за 8 пар сезонов. Величину ежегодной выживаемости взрослых животных этого вида в

36% приводят для южной (Loman, 1984), в 30–41% для центральной Швеции (Elmberg, 1990) и в 43–46% для низменной части Швейцарии (Ryser, 1986).

Во-вторых, среди обнаруженных нами на площадке половозрелых лягушек ни в один из сезонов помеченные годом раньше особи не составляли большинства. Указанная выше выживаемость годовалых до следующего сезона (48%) в 22 раза превышала этот показатель, полученный здесь же по результатам мечения (2,2%). Иными словами, в каждый сезон территорию обследуемого участка летних стаций заселяли животные, прошедшие предыдущее лето в других местах, тогда как «местные» спустя год сюда не возвращались.

В итоге приходится констатировать лишь принципиальную возможность и реальную способность травяных лягушек при желании находить прошлогодние летние места обитания, что само по себе весьма примечательно: следует иметь в виду тот факт, что с точки зрения стратегии выживания необходимость возврата на определенный участок относительно однородного по условиям пространства нагульной стации далеко не столь важна, как в случаях с репродуктивными водоемами в период икрометания или зимовальными рефугиями. Однако степень реализации этих поведенческих свойств зависит от обеспеченности конкретной локальной популяции подходящими нагульными биотопами в пределах данной местности. Популяции вида, за которыми наблюдали мы и цитированные авторы, располагали летними местообитаниями вполне, поэтому лишь небольшая часть животных из года в год произвольно возвращалась на знакомые им места.

При длительном слежении за помеченными лягушками у некоторых особей удается обнаружить подобие «индивидуальных» участков, когда они в течение продолжительного времени совершают короткие переходы в пределах ограниченного пространства. Размеры используемой площади при этом не превышают нескольких метров или первых десятков метров в поперечнике (рис. 3.2 IA). В исключительно редких случаях животные сохраняли за собой одни и те же участки на протяжении ряда сезонов (см. выше). Однако гораздо чаще лягушки перемещались более широко, и фиксируемая траектория их движения имела вид почти прямой или ломаной линии, или более сложную конфигурацию (рис. 3.2 II, III). На рисунке показаны наиболее контрастные из обнаруженных вариантов. Любая классификация «участков обитания» не смогла бы отразить всего разнообразия их форм во времени и пространстве.

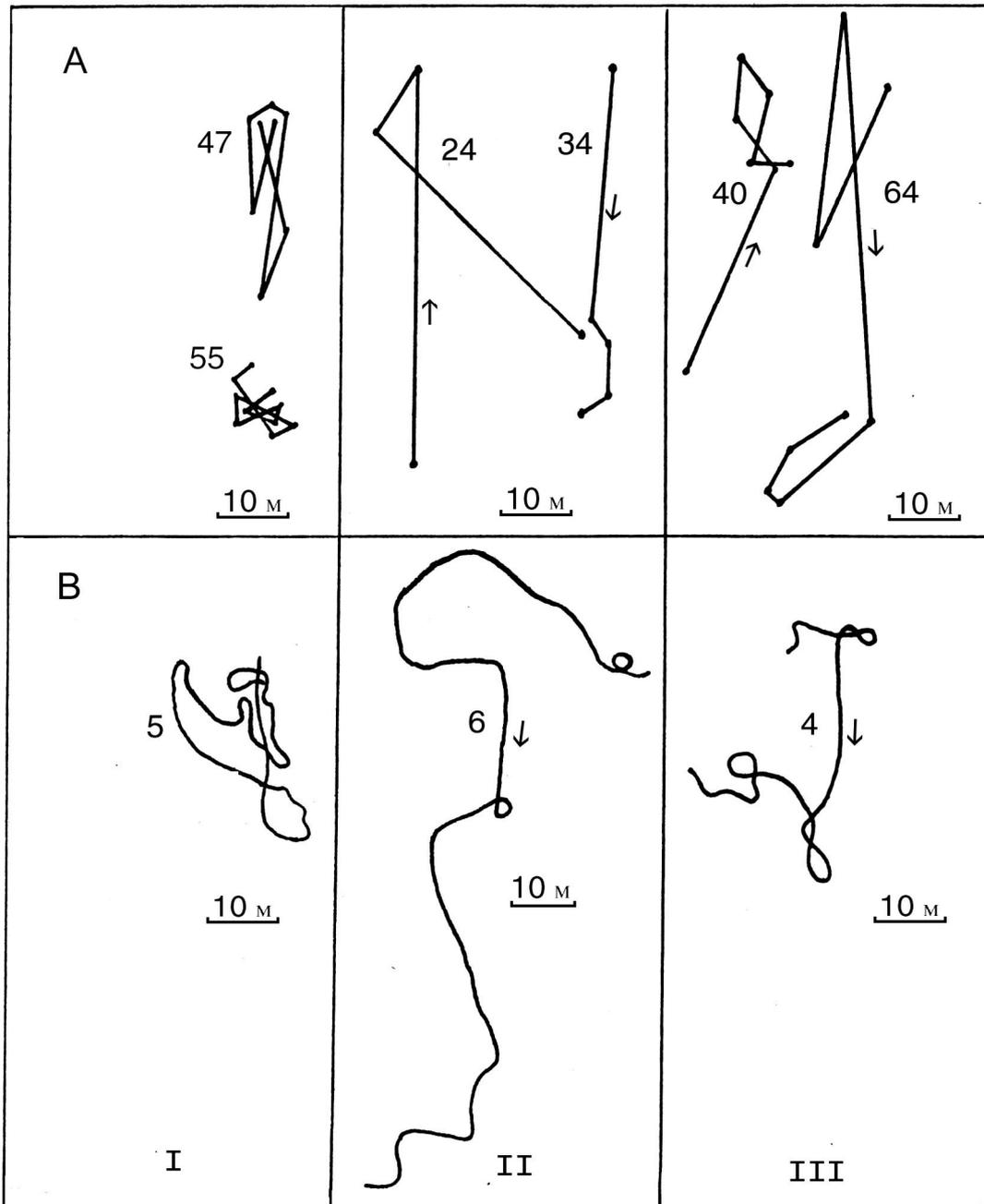


Рис. 3.2. Варианты использования территории травяной лягушкой.

I — перемещения по ограниченной территории; II — переходы; III — сочетание переходов и пребывания на ограниченной территории. А — южная Карелия (по Кутенкову и Перехрестовой, 1985, с изменениями и дополнениями). Прямыми линиями соединены пункты последовательных регистраций помеченных особей. Б — Московская обл.; траектории движения лягушек по данным непрерывного визуального слежения (по Чугунову, 1966). Стрелки указывают направление движения, числа — время слежения за данной особью (в сутках): А — между первой и последней регистрациями, Б — непрерывного слежения.

Подобные варианты поведения в пространстве отмечают все исследователи, работавшие с травяной лягушкой в условиях достаточно высокой экологической емкости ее летних местообитаний (Кривошеев и др., 1960; Нааранен,

1970; Леонтьева, Глазов, 1977; Heráñ, 1982; Loman, 1994 и др.), а также с другими видами *Ranidae* со сходной экологией.

Расходятся лишь мнения о размерах «индивидуальных» участков: их площадь определяют в диапазоне от 10–11 м<sup>2</sup> до 0,5 га. По-видимому, все зависит от количества фиксаций положения конкретных особей в пространстве, продолжительности слежения за ними, от размеров контрольных площадок, то есть от возможностей метода, а также от того, какой смысл тот или иной автор вкладывает в это понятие. В эксперименте Й. Ломана (Loman, 1981) после изъятия значительного количества травяных лягушек с неогороженной опытной площадки их численность на ней восстановилась спустя месяц благодаря оседанию мигрантов и заселению «резидентами» с окружающей территории.

В целом результаты наблюдений показывают, что в популяциях, находящихся в льготных условиях обеспеченности нагульными местообитаниями, всегда и одновременно существует разнокачественность особей по способу использования территории, когда обычны и выраженная оседлость, и дальние выходы с последующим возвратом на исходный участок, переходы с дальнейшей длительной задержкой на ограниченном пространстве и наоборот, а также сквозные проходы через контролируемую исследователем площадь. Половых и возрастных особенностей в характере использования территории не обнаружено: ни по количеству поимок на особь, ни по конфигурации и размерам фиксируемых «участков обитания», ни по частоте смен оседлости подвижностью животные разных групп не отличались. Большинство же лягушек вообще попадалось в пределах контрольных площадок по одному разу, после чего они покидали их территорию.

Причины существенных различий в поведении отдельных лягушек в пространстве, морфология и физиология которых позволяет ожидать у них весьма ограниченную подвижность в спокойной обстановке нагула, неясны. Естественные и нормальные флуктуации микроклимата вполне переносимы этими животными, и документальных подтверждений дружной и регулярной смены биотопов многими особями мы не нашли: неприятные погодные явления, которые могут произойти в течение суток, они переживают в ближайших укрытиях. В число побудительных к перемещениям причин тем более не входит и обеспеченность кормом. Летом в обычных местообитаниях травяной лягушки обилие, подвижность и динамическая плотность беспозвоночных в травяном ярусе и на почве бывают столь высоки, что суточная пищевая потребность одной особи — весьма, кстати, скромная (Chlodny, Mazur, 1969) — может быть вполне удовлетворена тем количеством кормовых объектов, которые пересекают за это время круг диаметром 10 см на поверхности субстрата (Злотин, Грузнова, 1977). Иными словами лягушке, чтобы быть сытой, можно оставаться на месте, совершая лишь броски за жертвами. При радиослежении широких кормовых миграций у травяных лягушек не обнаружено, однако короткие кормовые перемещения составляют не менее трех четвертей от всех зафиксированных (Хмелевская и др., 1989; Tramontano, 1995).

Создается впечатление, что в оптимальных местообитаниях и при нормальных для данной местности погодных условиях текущие перемещения лягушек либо не мотивированы, либо, чаще, являются их индивидуальной и необязательной реакцией на совокупность внешних воздействий. Тем не менее можно было ожидать существования некоторой закономерности в этих беспорядочных с виду передвижениях, возникающей под действием устойчивых градиентов микроклимата, а также иных причин, по ходу летнего сезона. Исследований этого аспекта использования территории лягушками практически нет, если не считать констатации случаев постепенной сезонной смены местообитаний отдельными особями или их группировками (Гаранин, 1977; Белова, 1978; Гончаренко, 1988 и др.). Ниже дан подробный анализ результатов наших многолетних наблюдений за перемещениями лягушек по пробной площадке.

При повторных поимках лягушек фиксировали направление их перемещений относительно места предыдущей встречи и пройденное расстояние (по прямой). При анализе использованы данные о смещениях животных на расстояния не менее 5 м. Результаты, полученные за 15 полевых сезонов, сгруппированы по срокам: первая половина лета (до 12 июля); разгар лета (до 12 августа); спад лета и начало осени (примерно до середины сентября, когда двигательная активность лягушек почти прекращается). Для каждого периода строили векторные диаграммы числа смещений по восьми секторам (сторонам света). Для удобства сравнения форм диаграмм между собой количество смещений по направлениям выражено в % от общего числа зафиксированных в данный период (рис. 3.3 А), однако при расчете критерия соответствия  $\chi^2$  использованы абсолютные величины числа смещений (табл. 3.4). В пределах площадки выделены три зоны с различающимися растительными сообществами и микроклиматом (рис. 3.3 Б): I — участок смешанного хвойно-лиственного леса и опушка (экотон), большую часть дня освещенные солнцем, с плавным нанорельефом и мозаичным напочвенным растительным покровом; II — влажный, местами заболоченный луг с куртинами ивы; III — экотон и густой еловый лес с высокими прикомлевыми буграми и однородным мохово-кустарничковым покровом; освещение прямыми лучами солнца слабое и только в вечерние часы. Векторные диаграммы перемещений внутри зон построены с учетом абсолютного числа зафиксированных смещений и лишь тех из них, когда срок между последовательными встречами лягушек не превышал 10 суток.

В первую половину лета (рис. 3.3 А, а) преобладали перемещения на северо-запад. Частота смещений в остальных семи направлениях почти одинакова и соответствует равномерному распределению (табл. 3.4). В это время значительная часть группировки находится на лугу (рис. 3.4), перемещения лягушек внутри выделенных зон ориентированы (не строго) в сторону экотона и осветленного смешанного леса (рис. 3.3 Б). Векторные диаграммы, построенные для этого периода, отражают завершение процесса заселения летних стадий, итогом которого оказывается перераспределение лягушек между двумя контрастными местообитаниями.

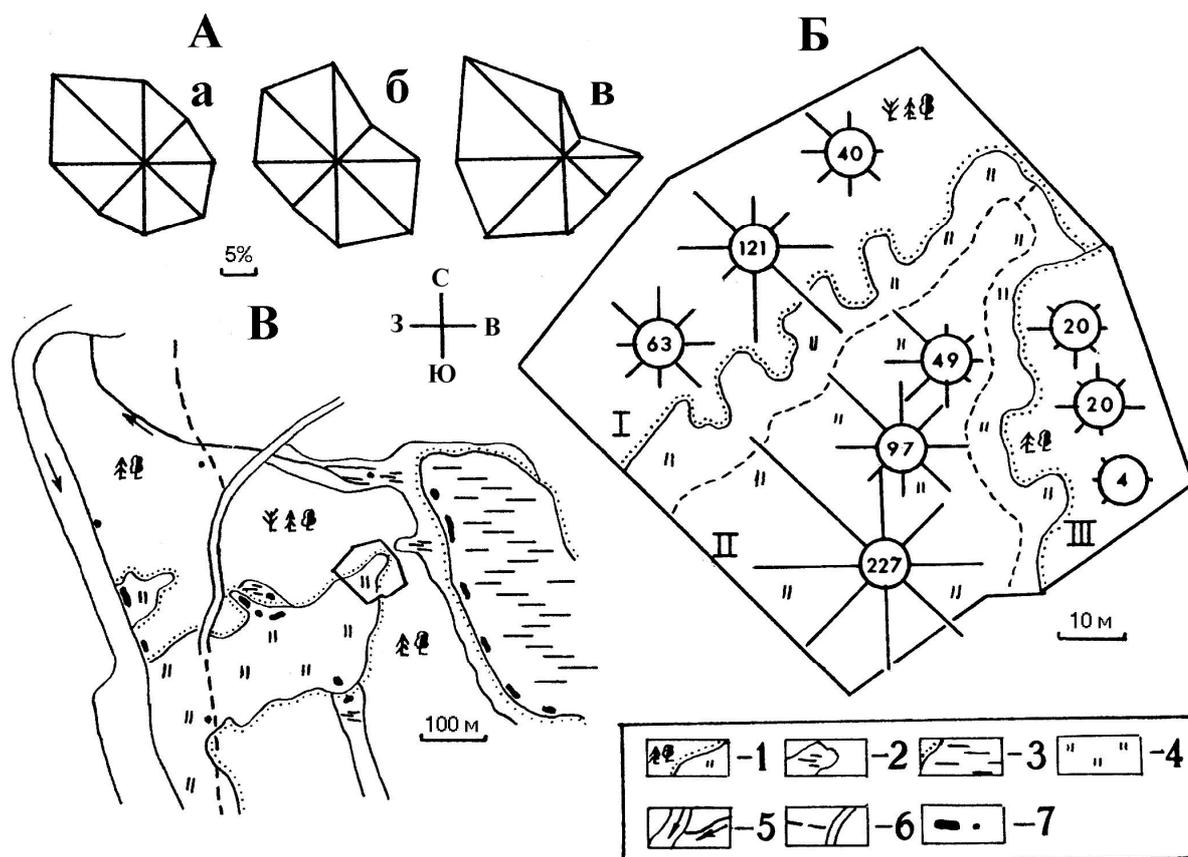


Рис. 3.3. Частота и направление смещений травяных лягушек на контрольной площадке в 1983–1997 гг.

А — доля смещений в каждом из 8 направлений, в % от их общего числа в каждый из субсезонов: а — начало лета (зафиксировано 366 смещений лягушек), б — разгар лета (365) и в — начало осени (159). Б — число перемещений в каждом направлении внутри выделенных растительных зон (разделены штриховой линией, пояснения в тексте). Длина векторов пропорциональна числу смещений в данном направлении; диаграммы для последовательных субсезонов расположены одна над другой, числа в кругах — количество зафиксированных смещений. В — схема района исследований, пробная площадка изображена как многоугольник. 1 — границы растительных ассоциаций; 2 — сырые места; 3 — верховое болото; 4 — луг и открытые станции; 5 — река и ручей; 6 — дороги; 7 — репродуктивные водоемы.

В разгар лета наблюдали почти равное число смещений в противоположных направлениях (рис. 3.3 А, б; табл. 3.4), минимальное число перемещений зафиксировано вдоль зон I и II на площадке. Многие лягушки в это время медленно двигаются в сторону опушек, происходит заселение темнохвойного леса (рис. 3.3 Б и 3.4). Это основное время нагула, и суммарная для субсезона векторная диаграмма отражает почти упорядоченное движение особей исследованной группировки поперек условной линии, соединяющей открытый сухой луг к юго-западу и верховое болото к северо-востоку (рис. 3.3 В) — наименее заселенные в это время лягушками участки обследованной территории.

Таблица 3.4. Значения  $\chi^2$  для наблюдаемого и равномерного распределения частот смещений травяных лягушек по направлениям (сторонам света), рассчитанные при  $p = 0.05$

Период	Секторы направлений смещения					
	Все	Без СЗ	С–Ю	СВ–ЮЗ	В–З	ЮВ–СЗ
Начало лета	22.44	5.71*	0.42*	0.91*	0.89*	5.25
Разгар лета	19.10	—	0.16*	1.40*	1.01*	0.08*
Начало осени	34.56	26.00	0.47*	17.06	2.17*	10.80
$p = 0.05$	15.51	14.07			3.84	

Примечание. Значком \* отмечены случаи равномерного распределения частот по указанным направлениям.

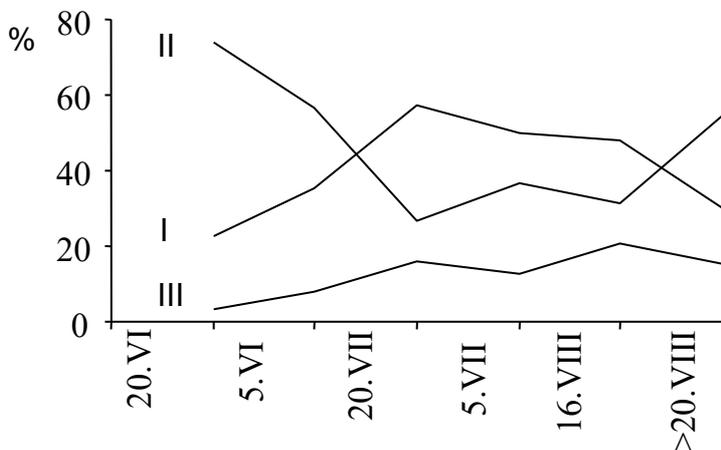


Рис. 3.4. Относительное обилие травяных лягушек в трех местообитаниях на пробной площадке по данным многократных учетов в разные годы. I, II, III — номера растительных зон (как на рис. 3.3 Б). По оси абсцисс — средние даты периодов проведения учетов, по оси ординат — доля особей (%), встреченных в каждом местообитании, от общего их числа.

Уже к началу осени, несмотря на сохранение летнего режима микроклимата и возрастающее обилие корма, намечается отчетливая тенденция движения лягушек в сторону зимовочного водоема (рис. 3.3 А, в; Б, В). Осенняя миграция будет рассмотрена в следующем разделе. Здесь необходимо лишь заметить, что в каждый из трех выделенных субсезонов большая часть перемещений лягушек, обитающих на лугу, а в разгар лета — и в лесу, ориентирована в сторону опушек, представляющих в безморозный период наиболее благоприятное в отношении микроклимата местообитание (Гейгер, 1960). Примечателен и такой факт. Изложенные результаты многолетних наблюдений за направленностью летних перемещений лягушек практически полностью совпали с данными, полученными в течение первого же сезона (Кутенков, Перехрестова, 1985). Таким образом, при нормальных для данной местности погодных условиях налицо была искомая закономерность, состоящая во в некоторой степени упорядоченном использовании пространства соседствующих стадий.

Каких-либо регулярных перемещений меченых животных между контрастными местообитаниями в пределах площадки не наблюдали. По ходу сезона меняется лишь численное распределение лягушек по выделенным расти-

тельными зонам (рис. 3.4). При построении этих графиков использованы данные многократных обходов площадки в годы с большим числом встреч лягушек.

В свое время, на основании результатов маршрутных учетов в соседних контрастных местообитаниях, когда «численность» земноводных в разное время суток увеличивалась в одних и снижалась в других, был сделан вывод о закономерных суточных межбиотопических миграциях популяций данного вида (Терентьев, 1938; Кривошеев и др., 1960 и др.). Однако более поздние работы с применением мечения и длительных наблюдений за конкретными особями показали, что совершаемые ими перемещения далеко не регулярны, как нерегулярны и непостоянны по срокам периоды пребывания животных на поверхности почвы (Чугунов, 1966; Леонтьева, Глазов, 1977; Herán, 1982; Хмелевская и др., 1989).

При погодных аномалиях, каковыми в исследованном районе являются нечастые здесь засухи, выявленная схема перемещений нарушается. В 1992 г. сухая и жаркая погода пришлась на начало лета, когда лягушки завершали заселение нагульных стаций. Население площадки резко сократилось, животные не вернулись сюда и после начала дождей (Kutenkov, Mosiyash, 2000). В длительные летние засухи 2001 и 2002 гг. почва в основных летних стациях вида пересыхала настолько, что происходило частичное увядание трав. В эти периоды лягушки исчезали с поверхности и встречались, в ограниченном количестве, лишь по берегам озер и рек, скрываясь в воде при опасности. После редких кратковременных дождей мы часто обнаруживали животных, прижавшихся к едва намочшему субстрату на лишенных растительности участках и не реагирующих на приближение наблюдателя. В эти же годы необычно высокую плотность населения травяных лягушек в заболоченном лесу на о. Кижы в Онежском озере наблюдал С. Н. Фомичев (2004); автор также связывает это с концентрацией амфибий в сырых местах под воздействием засухи.

Засухи, приходящиеся на достаточно протяженное время выхода сеголеток, губительны для них, так как сухость почвы и высокие температуры приземного слоя воздуха лишают их возможности попасть из водоемов выплода в стации расселения и нагула, представляющие собой тенистые влажные ольшаники и т. п. (Feldman, 1987).

Наблюдения, проведенные в средней и южной тайге во время сильных засух конца 30-х гг., показали значительное по сравнению с нормой увеличение подвижности травяных лягушек, масштабы перемещений — до 300 м за сутки — оказались сравнимы с осенней концентрационной миграцией (термин Терентьева, 1950). Численность вида резко сократилась, а оставшиеся в живых собирались у водоемов (Гумилевский, 1941; Сергеев, Ветшева, 1942; Банников, 1948). В экспериментах У. Синша (Sinsch, 1984) содержащиеся в террариумах *R. temporaria* при имитации условий засухи (градиент температуры 24–31°) до 40% времени проводили в имевшихся там водоемах но, уже при 30° и выше, днем покидали их и проявляли аномально высокую локомоторную активность по сравнению с контрольными особями, находившимися в условиях температурного оптимума. Не имея возможности скрыться с поверхности, все живот-

ные гибли в течение максимум недельной экспозиции указанными высокими температурами.

Важно обратить внимание на то, что длительное время оставаться летом под водой, избегая высоких температур, травяные лягушки не в состоянии. Не вдаваясь в тонкости физиологических механизмов водно-солевого обмена земноводных, необходимо отметить следующее. Транспорт воды через их кожу регулируется как активно, так и пассивно, посредством морфологических приспособлений. И, если во время зимней спячки в водоеме, а также в период икрометания, организм лягушки вынужден работать на всемерную отдачу поступающей через кожу осмотическим путем воды и препятствовать этому поступлению, то летом у «сухопутных» *Anura* ситуация радикально меняется. Возникает необходимость препятствовать дегидратации, поддерживать и эффективно регулировать сразу два противоположных сути процесса: обеспечивать поступление воды через кожу низа живота, препятствовать ее испарению через покровы тела. Осмотическая и активная проницаемость кожи лягушек летом на порядок выше, чем зимой, а перенастройка этого состояния происходит лишь дважды в год и на протяжении каждого из двух сезонов она необратима (Zamachowski, 1977; Parsons et al., 1978). Вырабатываемая слизь снижает испарение (проницаемость) через кожу в пять раз (Динесман, 1948), однако в воде слизь растворяется, и организм оказывается не в состоянии противостоять поступающей в него жидкости. В итоге погрузившаяся на длительное время летом в воду лягушка гибнет и, если применить рыбацкий термин, «заливается»: раздувшиеся от воды побледневшие трупы лягушек в искусственных водоемах, из которых раз попав туда, они не смогли выбраться, мы неоднократно видели во время засух 2001–2002 гг. Так что надолго укрыться от жары земноводные могут лишь во влажных прохладных убежищах, расположенных порой совсем близко от воды (Krause, 1988).

Последствия засухи в центре ареала травяной лягушки провоцируют ситуацию, являющуюся нормой на его северном и южном пределах, когда животные, будучи не в состоянии совершать постоянные перемещения по враждебным пространствам, все лето проводят в околородных и болотных стациях (см. раздел 1.2). В популяции *R. temporaria*, обитающей в Пиренеях (Испания) по берегам ледникового озера, не наблюдали эмиграции и сколько-нибудь заметной смертности (Vences et al., 1999). Во время упомянутых засух не отмечено падения численности лягушек в лесостепных районах (Сергеев, Ветшева, 1942). Не уходили от водоемов лягушки на Полярном Урале, питаясь преимущественно водными беспозвоночными (Топоркова, Зубарева, 1965).

### 3.3. Осенняя миграция

Широко расселившись по территории за время нагула, лягушки уже в конце лета (в южной Карелии это середина августа) начинают обратное движение к зимовочным водоемам (рис. 3.3). Если даже исключить максимальный северо-западный вектор, распределение частоты смещений по оставшимся

направлениям будет отличаться от равномерного (рис. 3.3 А, в; табл. 3.4). Большинство перемещений ориентировано в сторону реки: векторы З, ЮЗ и Ю составляют в сумме 46%, тогда как противоположные им лишь 23%. Максимально число переходов на СЗ (22%), что, по-видимому, отражает специфику местных условий, делающих лесной массив наиболее удобным местом пребывания лягушек до начала интенсивного движения к реке. Средняя скорость смещений, рассчитанная как частное от деления расстояния между последовательными поимками лягушки на время от одной ее регистрации до другой, составила в этот период 2,7 м/сутки. Отмечена тесная корреляция между скоростью перемещения и количеством смещений в данном направлении ( $r = 0,96$ ), смещение на СЗ составило 3,9 м/сутки. Иными словами, с середины августа прослеживается не только выраженная направленность движения к местам зимовок, но и возрастание его скорости в данном направлении по сравнению с другими. Это этап так называемой медленной миграции: перемещаясь от нашей площадки с указанной скоростью, лягушки достигли бы зимовочного водоема лишь к концу ноября (рис. 3.3 В). Движение лягушек на этом этапе не есть обратное повторение путей заселения летних стадий. За 11 полных сезонов наблюдений удалось обнаружить всего нескольких животных, которые, побывав на площадке в начале или середине лета и исчезнув затем из нашего поля зрения, осенью вновь появлялись на ней, идя в обычных для этого времени направлениях.

За этапом медленной миграции, продолжающимся около месяца, следует второй, быстрый, когда животные в считанные дни заселяют окрестности зимовочного водоема (Банников, Денисова, 1956). Скорость перемещений значительно возрастает и достигает в это время 3–4 м/мин (Банников, 1940). В дождливые вечера и ночи сентября мы почти ежегодно наблюдали дружное фронтальное движение к реке в прибрежной полосе шириной 100 м и более. По массовости оно напоминало весеннюю миграцию с той лишь разницей, что в нем принимали участие лягушки всех возрастов кроме сеголеток. Явление это, названное Н. В. Хмелевской «моментом массового хода», замечают нечасто, и именно в дождливые теплые ночи; она неоднократно наблюдала его под Звенигородом в Московской обл., но, учитывая более южное расположение района, происходило это в октябре (Хмелевская, 1983). На этом этапе лягушки местных популяций в возрасте год и старше проявляли в эксперименте неизменную четкую реакцию движения, ориентированную на традиционный зимовочный водоем, как минимум с 250 м; привезенные издалека ориентировались также не случайно, но не в сторону ближайшего водоема (Pasanen et al., 1994, опыты в южной Финляндии в сентябре – ноябре). «Местные» сеголетки двигались в случайных направлениях и часть из них в итоге занимала вновь созданные искусственные водоемы.

### 3.4. Заключение

На всем протяжении годового цикла использования территории у травяных лягушек не удается обнаружить индивидуальных участков в классическом понимании этого термина, а именно строгой «привязанности» к определенной территории с набором постоянных укрытий, и с непременным условием той или иной формы и степени ее защиты и того или иного способа маркировки (см., например, Шилов, 1977). Любые проявления территориального поведения, функции которого сводятся прежде всего к активному рассредоточению особей данной популяции в пространстве, не давали бы травяной лягушке и видам со сходной экологией никаких преимуществ в выживании. Зимовки вида коллективны и иногда являют собой достаточно плотные скопления животных. В краткий период икрометания самцы *R. temporaria* не демонстрируют агрессивного поведения, как это случается у территориальных видов *Anura* (Wells, 1977), а присущая им в это время звуковая коммуникация имеет функцией регуляцию брачного, но не территориального поведения (Gelder et al., 1978). Коллективная откладка икры исключает проявления территориальности и у самок, иногда лишь отмечают, как в разгар «тока» они агрессивно лезут в центр икряной массы (Berven, 1981). Летом, в период нагула, когда конкуренция за какие-либо ресурсы немислима и нужды в организации охраняемой территории не возникает, отношение особей друг к другу абсолютно индифферентно, чему мы не раз являлись свидетелями.

Разнокачественность особей по вариантам использования ими территории нагульных стаций, — от строгой оседлости до очевидной «номадности», — не имеет в своей основе популяционно-этологической составляющей, это не резиденты и внутрипопуляционные мигранты. Выявленные в исследованной локальной популяции тенденции направленных (порой противоположно направленных) и медленных смещений многих животных по ходу лета являются следствием общности реакций лягушек на мелкие погодные события и градиенты окружающей среды. Наличие постоянных, и закономерно повторяющихся, и вновь возникающих устойчивых градиентов микроклимата по ходу сезона определенным образом упорядочивает спонтанные перемещения лягушек и из года в год запускает процесс движения особей конкретной группировки по определенной схеме, в соответствии с топографией того участка территории, который данная группировка занимает, а также с погодными условиями: засухи принципиально меняют традиционную схему использования пространства.

Пространственно-этологическая структура популяции является видовым стереотипом (Шилов, 1977). В онтогенезе земноводных он начинает складываться у сеголеток с момента нахождения ими зимовочных водоемов. Впервые перезимовавшие лягушки уже готовы к жизни во всем спектре условий летних местообитаний. Используя градиенты среды, они осваивают территорию, и в их памяти запечатляются важнейшие ориентиры разной природы на пути от мест зимовки в пространства пригодных нагульных стаций и обратно. Достигнув половозрелости и перезимовав в очередной раз, животные находят нерестилища и также запоминают пути к ним от зимних убежищ, тем самым завершая формирование стереотипа использования территории (гипотеза о формировании в па-

мяти позвоночных животных некой навигационной «карты знакомой местности» весьма привлекательна и многое в их поведении объясняет (Baker, 1978), однако остается пока недоказуемой). Его реализация зависит от локальной ландшафтной обстановки и конкретных погодно-климатических условий, но не имеет принципиальных отличий в разных частях ареала вида.

## Глава 4

# РИТМЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ГОДОВОМ ЦИКЛЕ

Годичный цикл жизнедеятельности травяной лягушки, как и других земноводных умеренной климатической зоны, всецело подчинен чередованию холодного и безморозного периодов. Летом, во время нагула, осуществляются рост, особенно интенсивный у молодых, регенерация энергетических депо, необходимых для выживания в течение зимы, а у половозрелых животных — и формирование половых продуктов в очередном репродуктивном цикле, которое должно завершаться до окончания активной жизни и начала зимовки. Расценивая лето как время физиологической подготовки к зимовке и следующему за ней размножению и учитывая достаточно узкие временные рамки этого сезона на Севере, следует ожидать, что и текущие ритмы жизнедеятельности будут в полной мере подчинены осуществлению данного процесса.

### 4.1. Суточная активность

Проявления активности в течение суток исследовали на стационарной пробной площадке (см. рис. 3.3 Б, В). Основной объем материала получен в 1983–1986 гг., когда обходы площадки делали в разное время дня и ночи. Фиксировали время встречи каждой лягушки, длину ее тела и температуру приземного слоя воздуха в месте обнаружения животного с точностью до  $0,1^\circ$ . Поскольку численность контрольной популяции заметно менялась год от года, для получения сопоставимых данных о количестве активных особей в разные промежутки времени вычисляли «коэффициент активности» (Терентьев, 1938): число лягушек, обнаруженных за каждый обход площадки, выражали в процентах от максимума встреч, зафиксированного в рамках данного сезона за один обход (максимумы в указанные годы составили 37, 65, 26 и 17 экз., встреченных вне искусственных укрытий). Далее при расчетах использованы именно эти величины, а не абсолютные показатели количества встреченных активных животных.

Уровень наземной активности популяции в целом закономерно меняется по ходу лета. Подробнее об этом будет сказано в заключительной части главы, здесь лишь укажем, что характер суточной активности исследовали в период с 25 июня по 15 августа каждого года, это время наиболее интенсивного нагула лягушек.

Для выяснения вероятной зависимости структуры суточной активности лягушек от времени суток использованы данные 88 учетов на площадке. За момент времени учета принимали середину временного интервала, затраченного на обход площадки. К каждому часу суток были приурочены от 1 до 12 учетов, в среднем 4.

Ритм активности популяции оказался почти хаотичным, с большим варьированием значений коэффициента активности, особенно в утренние часы и в

начале ночи (Кутенков, Целлариус, 1988). Только после проведения статистической процедуры сглаживания (взвешенное сглаживание) на полученной кривой удалось обнаружить периоды относительно низкой активности с 6 ч. до полудня и относительно высокой активности в остальное время суток с двумя пиками в 14 и 24 ч. (рис. 4.1). Характер активности молодых и взрослых лягушек на протяжении суток не различался. Для выяснения этого факта в каждый из летних сезонов рассчитали величину отклонения длины тела особей, попавшихся в разные часы, от абстрактной величины «средний размер лягушки за сутки учетов». Оказалось, что лишь в 12–14 ч. попадались относительно более мелкие экземпляры, однако отклонения от средних размеров были несущественными (0,1–3,5 мм в отдельные годы), в остальное время ловили в среднем более крупных особей. При слежении за индивидуально распознаваемыми животными выяснилось, что каждое из них может находиться на поверхности почвы в любое время: из 26 особей, которых встречали на площадке более 5 раз, 19 были обнаружены на поверхности и днем и ночью, 7 — только днем.

Одним из наиболее значимых факторов, влияющих на структуру суточной активности популяции, является динамика температуры. По результатам наших измерений, в течение суток температура у поверхности почвы может меняться в интервалах, соизмеримых с сезонными (от 2° до 35°). На рис. 4.2 приведена зависимость между температурами, вычисленными по измерениям в местах встреч лягушек в течение каждого обхода площадки, и «коэффициентом активности» популяции. В периоды, когда на поверхность субстрата поступает солнечная радиация и в «темное» время суток (белые ночи, с 21 до 5 ч), реакция амфибий на температуру приземного слоя воздуха была различна. Днем число животных, находящихся в деятельном состоянии, закономерно возрастало при увеличении температур до 24° ( $r = 0,79$ ,  $p = 0,0001$ ). Как правило, максимальные в течение суток температуры приземного слоя воздуха фиксировали в период 12–16 ч., когда наблюдали и дневной пик активности лягушек (рис. 4.1). При более сильном прогреве все больше лягушек остается или скрывается в укрытиях, и «коэффициент активности» снижается. Ночью активность выше, чем при соответствующих температурах днем, а ее связь с изменениями температуры в это время почти отсутствует ( $r = 0,25$ ).

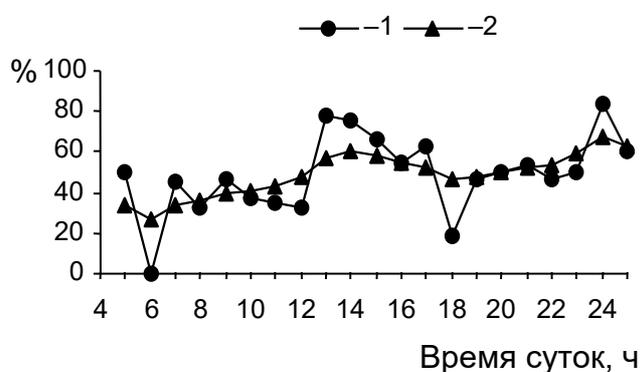


Рис. 4.1. Относительное число встреч травяных лягушек («коэффициент активности», %) в разное время суток по данным многократных учетов на пробной площадке. 1 — фактические данные; 2 — сглаженная кривая.

При той сложной мозаике температур приземного слоя воздуха и субстрата, которая складывается в низком растительном покрове практически в любое время суток (Гейгер, 1960), лягушки имеют широкую возможность вы-

бора оптимальных для себя условий. Оказалось, что неполовозрелые (длина тела до 50 мм) выбирают участки на  $0,5^{\circ}$ – $1,5^{\circ}$  теплее, чем созревающие и половозрелые. Эти животные чаще встречаются на открытых местах, а солнечными утрами иногда и забираются для обогрева на траву на высоту до 25 см.

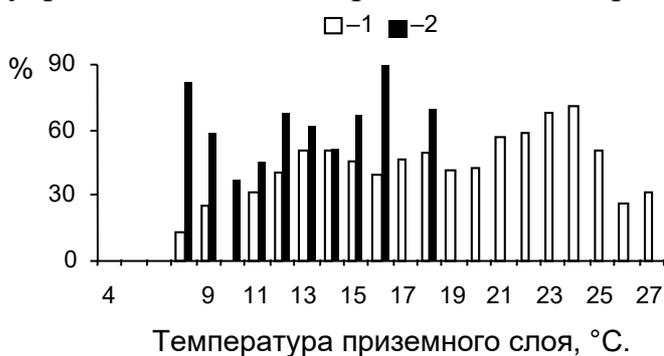


Рис. 4.2. Относительное число встреч (%) травяных лягушек в светлое (1) и темное (2) время суток при разных температурах приземного слоя воздуха (диаграммы сглажены).

В качестве второго модификатора ритмики активности популяции следует считать осадки. Мы провели специальный анализ встречаемости лягушек в разные периоды суток, отличающиеся по количеству осадков (Кутенков, Целлариус, 1988). Были выделены три градации погоды (сутки без дождя — «ясно», сутки с  $\leq 3$  мм — «пасмурно» и с  $> 3$  мм осадков — «дождливо») и три периода суток (утро, день и вечер с ночью). В качестве показателя использован «коэффициент активности», полученный при учетах в разное время при разной погоде, всего по 3–19 обходов площадки (дождливой ночью проведен всего один учет, в анализ результат не включили). Оказалось, что средний коэффициент активности по утрам и независимо от погоды был всегда ниже, чем в другое время, кроме ясного дня. Из 28 попарных сравнений по  $t$ -критерию Стьюдента различия оказались достоверными в 4 случаях: дождливым утром — пасмурным днем ( $p = 0,05$ ); ясным утром — пасмурным днем; ясным утром — дождливым днем; ясным утром — ясной ночью (везде  $p < 0,05$ ). Таким образом, лишь в утренние часы (с 6 до 10 ч.) погода заметно влияет на активность лягушек, причем ее снижают как обильные дожди, так и их отсутствие, но в пасмурные утра относительное количество встреченных лягушек было почти таким же, как и в любых других рассмотренных случаях. Нечастые кратковременные и сильные дожди вполне могут провоцировать повышенную локомоторную активность (Терентьев, 1938; Loman, 1980), воздействуя физически на амфибий, вспугивая их и заставляя совершать перемещения на какие-то расстояния, однако в целом полученные результаты не показали строгой зависимости активности от сочетания обилия осадков и времени суток.

Результаты многих детальных исследований характера суточной активности травяной лягушки свидетельствуют о сложном персональном ритме этого явления, когда отдельные особи могут находиться в деятельном состоянии на поверхности в любое время, равно как и уходить в укрытия на тот или иной — до нескольких дней — срок (Чугунов, 1966; Леонтьева, Глазов, 1977; Путилов, 1983; Хмелевская и др., 1989). Увеличение активности бурых лягушек в дневные часы с наступлением холодных ночей, дневная, а при благоприятных условиях и круглосуточная активность этих животных на севере отмечены неодно-

кратно (Топоркова, Зубарева, 1965; Ивантер, 1969; Шварц, Ищенко, 1971; Киселев, 1989 и др.). Однако ближе к центру ареала значительная часть травяных лягушек местных популяций активна все же в сумеречные часы и в первую половину ночи (Терентьев, 1938; Динесман, 1948; Банников, Денисова, 1956; Кривошеев и др., 1960; Чугунов, Кузнецов, 1974; Loman, 1980; Heráñ, 1982 и мн. др.). А. А. Иноземцев (1978) на основании многократных учетов бурых лягушек в Красногорском р-не Московской обл. выяснил, что в июне–июле максимум активности приходится на 20–06 ч. с пиками в 22 и 03 ч., а с 10 до 15 ч. лягушки ему практически не попадались (ср. рис. 4.1). Увеличение числа встреч днем и более оживленную в это время деятельность лягушек обычно наблюдали лишь в сырую погоду (Терентьев, 1938; Банников, Денисова, 1956; Рыжевич, 1985 и др.) или после холодных ночей в начале осени (Залежский, 1938).

#### 4.2. Режим питания и некоторые термэкологические показатели

При исследовании суточной активности кроме процедур, перечисленных в разделе 4.1, измеряли температуру тела каждой пойманной лягушки с точностью до  $0,1^\circ$ , вводя термометр через рот. Наполненность желудков определяли при пальпации (этой нехитрой процедуре автора обучил М. В. Глазов) и выражали ее в долях от единицы или в процентах от максимальной заполненности. Фиксировали точное время встречи каждой особи. В разные годы и сезоны сделано около 1,5 тыс. определений наполненности желудков.

В период наиболее интенсивного нагула (25 июня – 10 августа) средняя величина наполненности на протяжении суток колебалась в небольших пределах. Сглаженная кривая (медианное сглаживание) степени зполненности желудков лягушек отражает некоторое ее снижение начиная с 18 ч. (рис. 4.3), однако корреляция этого показателя со временем суток оказалась несущественной ( $r_s = -0,32$ ).

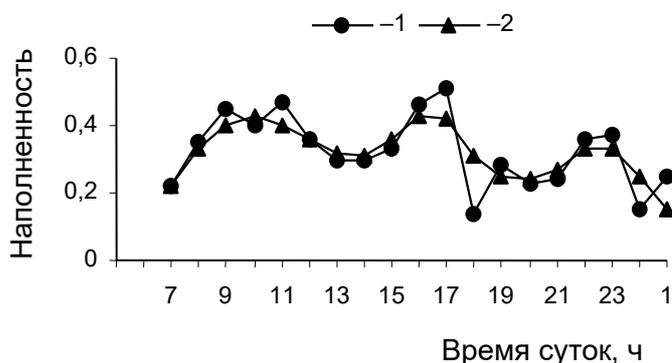


Рис. 4.3. Средние величины наполненности желудков (в долях от единицы) травяных лягушек в разные часы суток. 1 — фактические данные; 2 — сглаженная кривая.

Динамика показателя у годовалых (до 50 мм, объяснения см. разд. 4.4) и более крупных лягушек, показанная на рис. 4.4, оказалась похожей ( $r_s = 0,55$ ), лишь после 22 ч. молодые особи наполняли желудки менее интенсивно. В среднем же объем пищевого комка у годовалых животных оказался меньшим,

чем у остальных: 0,27 и 0,37 максимального объема соответственно, разница достоверна ( $t = 2,33$ ,  $p = 0,025$ ).

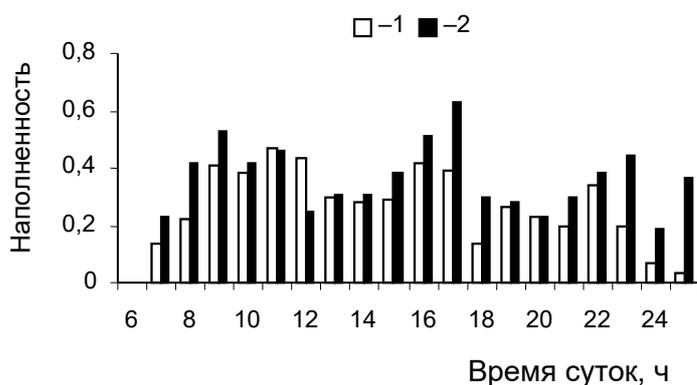


Рис. 4.4. Средние величины наполненности желудков (в долях от единицы) у молодых (1,  $n = 493$ ) и взрослых (2,  $n = 471$ ) лягушек в разное время суток.

Если сопоставить сглаженные кривые наполненности желудков (рис. 4.3) и «коэффициента активности» (рис. 4.1), то окажется, что в период с 11 до 16 часов и, отчасти, около полуночи степень насыщения и наземная активность животных изменяются в противофазе, так что корреляция между этими показателями (использованы первичные данные: наполненность желудков в долях от единицы и число встреч лягушек) отсутствует ( $r_s = -0,09$ ). Послеполуденное снижение наполненности наблюдается у особей обеих выделенных возрастных групп, вечернее и ближе к полуночи уменьшение объема пищевого комка — в основном у молодых (рис. 4.4).

Таблица 4.1. Интенсивность наполнения желудков и переваривания пищи в разные периоды суток у 48 особей травяной лягушки

Число особей, у которых:	Периоды суток, часы				Всего
	21–9	7–15	9–18	16–21	
Объем пищевого комка увеличился	4	2	6	1	13
Объем комка уменьшился или пища из желудков исчезла	3	2	10	7	22
Объем комка остался прежним	3	0	2	1	6
Желудок оставался пустым	2	1	2	2	7

Результаты определения изменений объема пищевого комка в желудках при повторных поимках «помеченных» лягушек с интервалом в 5–12 ч. в перекрывающиеся промежутки времени, условно «ночь», «утро», «день» и «вечер», приведены в таблице 4.1. Они показывают, что в целом потребление пищи или ее переваривание не приурочены к определенному времени. В любой период суток были и активно питающиеся особи, и переваривающие еду, когда пищевой комок в желудках убавлялся, а некоторые продолжительное время — по 12 ч. и более — оставались голодными. В выборке заметно преобладали (46%) явно переваривающие пищу животные, однако ночью их было непропорционально меньше, чем тех, у которых объем комка увеличивался (соответственно 14 и 31% от общего числа особей данной группы), а вечером — непропорционально

больше. Днем (9–18 ч.) пропорции активно питающихся и переваривающих пищу практически одинаковы.

Вообще же сытые лягушки встречались гораздо реже голодных или имеющих средний объем пищевого комка в желудках: их доля составляла всего около 15% от всех обследованных за период наблюдений.

Единственным фактором, существенно влияющим на соотношение особей с разной наполненностью среди активных в тот или иной период лягушек, оказались осадки, вернее, время, прошедшее после выпадения дождя. Наибольшее число лягушек с полными желудками встречали в дождь и вскоре после его окончания, с течением времени сухого периода доля сытых закономерно снижается, голодных — возрастает (рис. 4.5). Максимальное количество животных с полными желудками — 24 из 27, встреченных за один обход площадки, — зафиксировано в день, когда после трех суток сухой погоды выпало около 20 мм осадков. Четыре случая, когда попадались только минимально насытившиеся лягушки (0–0,25 объема желудка) пришлось на периоды от 12 до 72 ч. после окончания дождя.

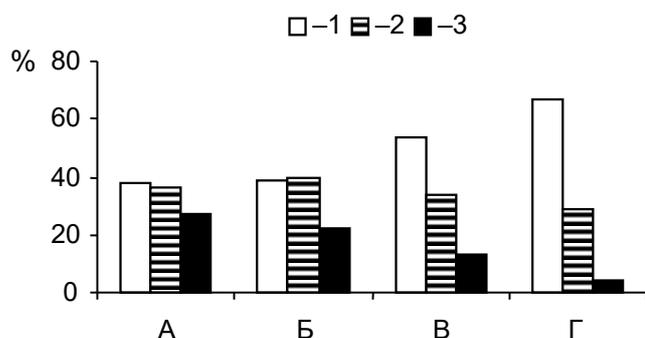


Рис. 4.5. Доля (%) травяных лягушек с разной наполненностью желудков в зависимости от давности выпадения осадков: А — через 0–5 ч после дождя, Б — через 6–12 ч, В — через 13–24 ч, Г — более 24 ч. Особи с наполненностью желудков: 1 — до 25%; 2 — 33–60%; 3 — 75–100%.

Результаты, получаемые при пальпации желудков, не всегда позволяют судить о стадии пищеварения: обнаруженный средний для особи данного размера объем комка можно расценивать и как неполное насыщение, и как продолжающееся переваривание съеденной ранее пищи, и как то, что лягушка переваривает пищу, продолжая охотиться. Трактовка существенно затрудняется еще и тем, что процесс переваривания вообще достаточно продолжителен и, если для того, чтобы нежная пища (дождевые черви, гусеницы) покинула желудок лягушки, требуется около 15 ч., то крупные хитинизированные фрагменты жуков остаются в нем даже спустя 22 ч. (Иноземцев, 1978). Учитывая отмеченную общую нестабильность показателя «средняя наполненность желудков у данной возрастной группы» в разное время и при разных условиях и его большую вариабильность в выборках конкретных особей, можно предположить, что чаще мы имели дело с третьим из рассмотренных вариантов: не голодные и не самые сытые лягушки охотятся и переваривают пищу одновременно.

Итак, в условиях южной Карелии не обнаружено определенной ритмики питания популяции на протяжении суток, которую наблюдали у бурых лягушек, обитающих южнее (Терентьев, 1938; Банников, Денисова, 1956; Глазов, 1975; Родионенко, Неделин, 1979). В условиях южной Швеции не обнаружил связи потребления пищи со временем суток Й. Ломан (Loman, 1980), однако ав-

тор судил об этом по нахождению в желудках свежей добычи, а не по их наполненности. В более южных частях ареала вполне обычна связь интенсивности питания с динамикой суточной активности популяции (*op. cit.*; Красавцев, 1935; Иноземцев, 1978): цитированные авторы однозначно увязывают наибольшую активность лягушек в ночные часы с наибольшей наполненностью их желудков пищей. Напротив, в наших северных условиях обращает на себя внимание такое явление, как противоход степени насыщения животных и их активности в наиболее теплое время суток. По-видимому, в эти часы некоторое предпочтение отдается перевариванию добычи, а не ее добыванию. Об этом отчасти свидетельствуют и данные, приведенные в таблице 4.1: лягушки с убывающим в объеме пищевым комком значительно чаще встречались в течение дня и до вечера. Отмеченная реакция контрольной популяции на осадки является, наверное, обычной. Так, в Подмосковье индекс наполненности желудков *R. temporaria* снижался по мере возрастания сухости среды, сокращающей для земноводных возможности охоты (Денисова, Муркина, 1977).

Для выяснения реакции лягушек, находящихся на разных стадиях насыщения пищей, на существующие градиенты температуры субстрата (приземного слоя воздуха) проведен следующий анализ. Животных и в данном случае подразделяли на молодых (до 50 мм) и взрослых (более 51 мм), а внутри этих групп — по трем степеням наполненности желудков, всего набралось от 72 до 301 особи в каждой такой подгруппе. Температуру приземного слоя воздуха устанавливали путем усреднения ее регистраций (с точностью до 0,1°) в точках встреч всех лягушек, обнаруженных в течение каждого обхода площадки. Большинство измерений произведено в дневное время, когда на поверхность поступала солнечная радиация.

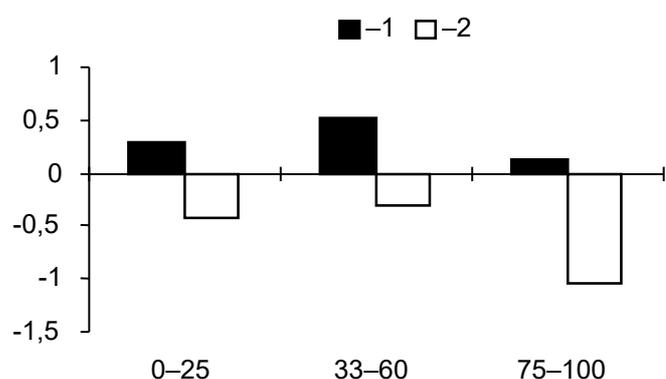


Рис. 4.6. Отклонения избираемых температур от средних температур приземного слоя воздуха молодыми (1) и взрослыми (2) травяными лягушками с разной наполненностью желудков, в %. По оси абсцисс — наполненность желудков, %, по оси ординат — отклонения, °C.

В обеих возрастных группах и во всем диапазоне отмеченных температур приземного слоя воздуха (от 8 до 28°) особи со средней наполненностью желудков чаще оказывались на участках с максимальными температурами, лягушки с полными желудками встречались при минимальных в данных условиях, а голодные находились в средней части «термального поля» (рис. 4.6). Из-за значительной вариабельности отклонений температур в точках встреч лягушек от вычисленных средних значений температуры приземного слоя в данное время — у молодых они достигали по абсолютной величине в среднем 8,8°, у «взрослых» 7,8°, усредненный коэффициент вариации  $C_v$  соответственно 608%

(до 935% у сытых) и 291% (до 531% у особей со средней наполненностью), — достоверное различие по величине отклонений температур внутри возрастных групп обнаружено только в одном случае: «взрослые сытые — взрослые со средней наполненностью» ( $t = 3,12, p < 0,01$ ). При этом значимая разница между молодыми и взрослыми зафиксирована во всех трех случаях принятых вариантов степени насыщения ( $t = 4,1...5,1, p < 0,001$ ). Указанная форма зависимости избираемых температур от степени наполненности желудков (как на рис. 4.6) сохраняется и при построении графиков для каждого из трех диапазонов температур приземного слоя: 10–14,9°; 15–19,9°; >20°, причем различия в температурах, избираемых молодыми и взрослыми, как правило возрастали по мере увеличения температуры среды. В трех указанных диапазонах средняя разница между молодыми и взрослыми у голодных составляла соответственно 0,63 — 1,05 — 1,38°, у животных со средней наполненностью 0,13 — 0,84 — 1,49° и у сытых 1,17 — 1,06 — 1,19°. Иначе говоря, молодые животные оказывались в среднем несколько более теплолюбивыми — при любых температурах среды и при любой степени сытости.

По данным более тысячи измерений, проведенных на площадке в разные годы, выяснилось, что температура тела лягушек оказывалась в среднем несколько выше, чем у поверхности субстрата в том месте, где находилась каждая из них в момент поимки. Чтобы установить, является ли температура тела лягушек функцией степени насыщения пищей, а также их возраста, мы сравнили показатель «разность температуры тела и температуры субстрата» ( $\Delta t^\circ$ ) у выделенных 6 подгрупп животных. Всего использованы результаты около 840 тестов, для каждой из 6 подгрупп сделано от 75 до 252 замеров разницы температуры тела лягушек и температуры приземного слоя воздуха в месте обнаружения животных. Оказалось, что в целом, по мере насыщения пищей, эта разница у молодых животных возрастала, а у взрослых, наоборот, сокращалась почти до нуля (рис. 4.7).

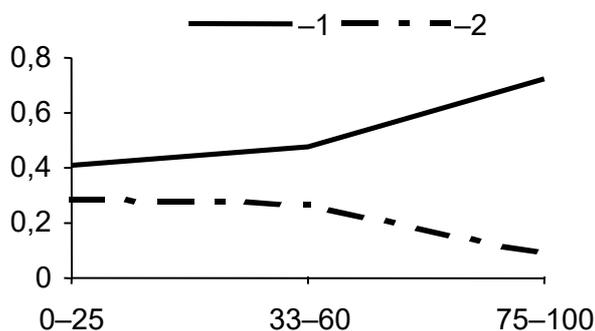


Рис. 4.7. Средняя разность «температура тела – температура приземного слоя воздуха» ( $\Delta t^\circ$ ) у молодых (1) и взрослых (2) лягушек при разной наполненности желудков. По оси абсцисс — наполненность желудка, %, по оси ординат —  $\Delta t^\circ$ .

Вариабельность исследуемого показателя ( $\Delta t^\circ$ ) оказалась достаточно высокой во всех шести подгруппах. У молодых лягушат она была минимальной в подгруппе «сытых», где диапазон разностей у особей в выборке составил от –1,5° до +3,0°, максимальной — у лягушат со средней наполненностью желуд-

ков: от  $-3,0^{\circ}$  до  $+3,9^{\circ}$ ; в среднем для группы вариация  $\Delta t^{\circ}$  составила по абсолютной величине  $6,0^{\circ}$ . У взрослых эта величина была несколько меньшей, в среднем  $4,6^{\circ}$  (от  $-1,7^{\circ}$ – $+2,3^{\circ}$  у сытых до  $-2,4^{\circ}$ – $+3,0^{\circ}$  у лягушек со средней наполненностью). Среднее значение коэффициента вариации  $C_v$  для трех подгрупп в каждой возрастной группе соответственно 154% для молодых и 367% для взрослых. Наименьший разброс  $\Delta t^{\circ}$  был характерен для сытых молодых ( $C_v = 115\%$ ) и очень большой — для сытых взрослых лягушек ( $C_v = 608\%$ ). Внутри каждой из двух возрастных групп достоверными оказались отличия «молодые голодные — молодые сытые» ( $t = 2,0, p = 0,05$ ), а у взрослых также между голодными и сытыми ( $t = 2,02, p < 0,05$ ) и еще в паре «сытые — со средней наполненностью» ( $t = 1,95, p = 0,05$ ). Между молодыми и взрослыми различия достоверны для животных со средней наполненностью желудков ( $t = 3,7, p < 0,001$ ) и для сытых ( $t = 5,1, p < 0,001$ ). Между голодными молодыми и голодными взрослыми лягушками разницы нет.

Основными и очевидными сложностями при сборе приведенного материала были следующие. Невозможно было точно установить стадию пищеварения данной особи, об этом сказано выше. Нельзя было сколько-нибудь точно определить показатель «температура субстрата» для конкретной особи, перемещающейся в условиях сложной мозаики «термального поля» местообитания: мы не могли судить, где находилась лягушка до момента поимки. Наконец, показатель «средняя температура приземного слоя воздуха» рассчитывали на основе измерений в местах встреч всех особей независимо от их размеров, освещенности места (день или сумерки, солнце или тень), характера микростанции и т. д., что в значительной и неопределенной степени влияло на величину показателя. Тем не менее, определенные заключения на основе полученных данных можно сделать.

Молодые, растущие лягушки оказались в среднем более теплолюбивыми, чем более взрослые, выбирая относительно более теплые участки «термального поля» местообитания (рис. 4.6), разница статистически достоверна. Этот элемент поведенческой терморегуляции способствует оптимизации и интенсификации физиологических процессов, связанных с пищеварением и ростом. Вполне понятна и относительная «теплокровность» наиболее мелких лягушек (рис. 4.7). Поддержание растущими земноводными более высокой по сравнению со взрослыми температуры тела является следствием повышенной теплопродукции в результате более высокой интенсивности метаболизма (основного и рутинного обмена; явление имеет всеобщий характер и давно подтверждено в отношении земноводных — Noble, 1954), особенностей физической терморегуляции (регуляция интенсивности испарения, сердечно-сосудистые реакции, изменения пигментации кожи) и др. (Lillywhite et al., 1973; Brattstrom, 1979; Леонтьева, Глазов, 1977; Болотников и др., 1981).

Несколько сложнее трактовать температурные реакции лягушек, имеющих разную наполненность желудков пищей. Так, наиболее теплые (в среднем) участки местообитания выбирали особи, имеющие средний балл насыщения, наиболее холодные — сытые лягушки (рис. 4.6), причем для взрослых эта раз-

ница оказалась статистически достоверной. Результаты немногочисленных экспериментов на *Anura* с использованием термоградиент-приборов показывают почти линейную зависимость увеличения избираемых температур субстрата по мере насыщения — как ювенильными *Bufo boreas* (Lillywhite et al., 1973), так и взрослыми *R. temporaria* (Голубев, Хозацкий, 1979). Правда, в последнем примере экспериментальная выборка состояла всего из 3 – 4 особей. Что касается очевидного «ухода в прохладу» наиболее сытых взрослых лягушек, то в этой связи кажется весьма привлекательной гипотеза о том, что для пойкилотермных позвоночных высокая температура тела сопряжена с повышенными затратами на метаболизм, и способность выбирать низкие температуры в течение неактивного периода (переваривание пищи) является адаптивной (Hutchison, Maness, 1979; Черлин, 1989).

Выявленный противоход линий  $\Delta t^\circ$  для молодых и взрослых лягушек с разной наполненностью желудков (рис. 4.7) также не ясен. Данные по физиологии питания земноводных в литературе отсутствуют, но у рыб пищевой обмен (биохимические превращения поглощенной пищи) сопровождается приращением тепла в организме независимо от размеров тела (Биоэнергетика..., 1983).

Значительная вариабильность полученных термоэкологических показателей, заметное несоответствие результатов наших наблюдений экспериментальным данным свидетельствуют о том, что, во-первых, в изученных условиях температурные реакции травяной лягушки не оказываются строго детерминированными, если они не являются следствием протекания фундаментальных физиологических процессов в организме животного. Во-вторых, в жестких условиях эксперимента удается получить термофизиологические реакции животных в чистом виде, тогда как в природе они в значительной степени подвержены модифицирующему воздействию условий среды (Черлин, 1989).

### 4.3. Динамика веса запасующих органов и гонад

Основными и универсальными формами резервных питательных веществ у животных являются гликоген и жир. Печень амфибий служит местом депонирования в основном гликогена и сезонные изменения веса данного полифункционального органа напрямую связаны с запасанием и расходом именно этого вещества и, в меньшей степени, жира (Терентьев, 1950; Шварц и др., 1968; Pasanen, Koskela, 1974). Единственной функцией парных жировых тел земноводных оказывается депонирование жира, используемого для покрытия энергетических потребностей организма перед зимовкой и во время ее осуществления (Noble, 1954; Jørgensen et al., 1979 и др.). Формирование и созревание половых продуктов (гаметогенез) в каждом репродуктивном цикле происходит летом и полностью завершается до начала зимовки, предшествующей икрометанию.

В процессе наших работ лягушек для вскрытия отлавливали только на суше, с апреля по октябрь. Небольшие сборы производили за пределами заповедника на косимых лугах, некоторая часть добыта в жилом поселке в периоды

выхода с зимовки и икрометания. Отлов вели на протяжении 7 лет, всего обработаны 162 экз. *R. temporaria* разного пола и размеров. Пойманных животных быстро умерщвляли в лаборатории, определяли массу тела с точностью до 0,5 г и вес внутренних органов с точностью до 0,001 г. Относительный вес внутренних органов выражали в ‰ (промилле, отношение массы органа в мг к массе тела в г) или в % от веса тела.

Полученные сведения по изменениям относительной массы тела (без внутренних органов, испытывающих суточные или сезонные изменения веса: печень, жировые тела, желудок, гонады, почки, сердце) травяной лягушки от весны до осени (Кутенков, 1991 б) хорошо согласуются с данными по сезонной динамике содержания воды в теле этих животных (Juszczuk, 1987). Циклические изменения относительной массы энергетических депо и гонад не совпадают по времени с колебаниями относительной массы тела, т. е. вес тела и вес рассматриваемых внутренних органов изменяются независимо друг от друга.

Данные о сезонных изменениях относительного веса печени и жировых тел приведены на рис. 4.8.

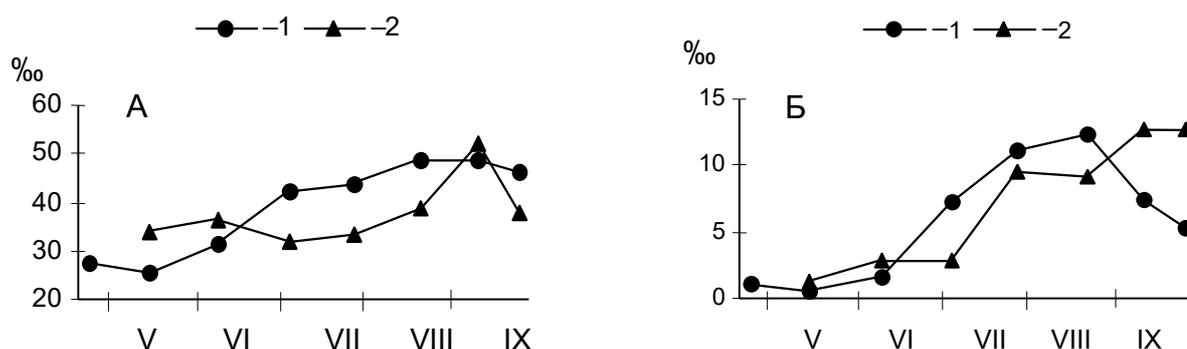


Рис. 4.8. Сезонные изменения относительного веса печени (А) и жировых тел (Б) у половозрелых (1) и молодых (2) травяных лягушек. По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — относительный вес органов (‰).

Половозрелые животные характеризуются гораздо более ранним «стартом» роста индекса печени, чем молодые, и 72% величины годичного прироста массы органа у них наблюдается уже в начале июля. В июле и августе различия относительной массы печени у молодых и половозрелых животных статистически достоверны ( $t = 2,4, p < 0,05$ ,  $t = 2,6, p < 0,05$ , и  $t = 4,0, p < 0,001$  в последовательные сроки взятия выборок). Это объясняется потребностями молодых лягушек в энергии на интенсивный рост в наиболее благоприятный период лета. Сходные тенденции в динамике относительной массы печени у молодых и половозрелых травяных лягушек отмечены и в условиях севера Финляндии (Pasanen, Koskela, 1974).

Различий в скорости регенерации жировых тел у представителей разных поло-возрастных групп по нашим данным уловить не удастся. Она заметно возрастает в конце июня, и лишь годовалые особи на какое-то время отстают по этому показателю от остальных.

Сезонная динамика веса генеративных органов показана на рис. 4.9. Из анализа исключены самки с ювенильными гонадами (длина тела до 50 мм) — из-за малой массы яичников и нитевидных яйцеводов.

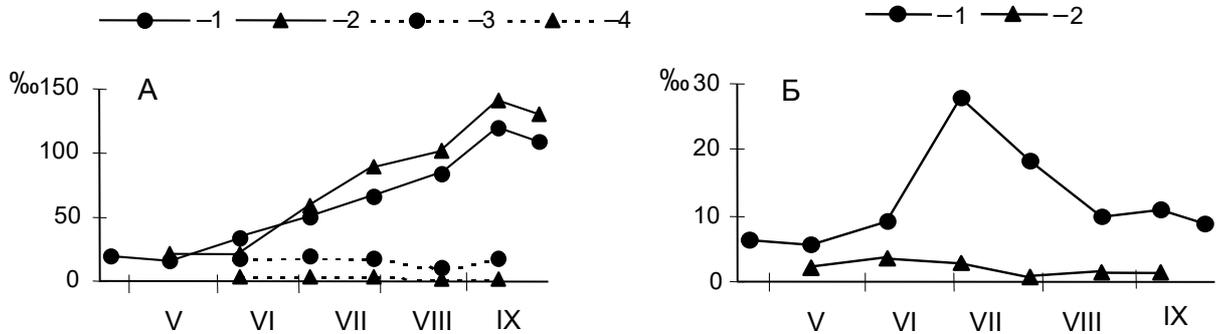


Рис. 4.9. Относительный вес генеративных органов у самок (А) и самцов (Б) травяных лягушек двух возрастных групп. А: 1 — яичники и 2 — яйцеводы половозрелых самок; 3 — яичники и 4 — яйцеводы неполовозрелых самок. Б: семенники половозрелых (1) и неполовозрелых (2) самцов.

Видимая депрессия относительной массы семенников, яичников и яйцеводов, наблюдаемая у неполовозрелых к концу лета, связана с нарастанием общего веса тела: благодаря увеличению массы печени и регенерации жировых тел. У половозрелых самцов пик индекса семенников в середине лета связан с массовым ростом и созреванием новой генерации половых клеток в это время (Koskela et al., 1979).

Данные о минимальных и максимальных относительных размерах рассматриваемых органов у половозрелых особей приведены в таблице 4.2.

Минимальные значения относительных размеров внутренних органов всюду приходятся на период, следующий за икрометанием, сроки наступления сезонных максимумов указаны в отдельных колонках таблицы. Важно уточнить, что данные для таблицы взяты только за период наземной жизни вида, так как в наших сборах отсутствовали выборки зимующих животных. Сравнение средних выполнено методом Шеффе (Ивантер, Коросов, 2003).

Относительные размеры печени травяной лягушки подвержены некоторой географической изменчивости, при этом всюду минимум наблюдается в период икрометания, максимум — незадолго до ухода на зимовку.

Таблица 4.2. Значения сезонных минимумов и максимумов, с указанием месяца и декады наступления максимума, относительного веса (% от веса тела,  $M \pm m$ ) запаасающих органов и гонад у травяной лягушки в разных частях ареала

Орган	Район								
	Северная Финляндия <sup>1</sup>	Южная Карелия <sup>2</sup>	Горьковская обл. <sup>3</sup>	Южная Польша <sup>4</sup>	Дания <sup>5</sup>	Германия <sup>6</sup>	Голландия <sup>7</sup>	Англия <sup>8</sup>	
Печень	мин	2.2±0.2	2.6±0.21	1.9	1.3±0.22			1.5	
	макс	4.6±0.28	4.9±0.41	5	4.3±0.88			4.4	
	месяц декада	X	IX I–II	IX	IX I			X	
Жировые тела	мин	0.1±0.008	0.05±0.009		0.04±0.03	0.02±0.003	0.03	0.01	
	макс	0.68±0.13	1.24±0.41		1.15±0.29	0.95±0.17	0.7	0.94	
	месяц декада	IX	VIII I		VII II	IX II	VIII	X	
Яичники	мин	1.9±0.05	1.7		0.96±0.15	1.6±0.2	1–2	1.2	
	макс	10.1±0.2	12		10.5±1.2	11.8±0.4	11–14	15	
	месяц декада	IX III	IX II		X III	IX I		XI	
Семенники	мин	0.31±0.04	0.55±0.03		0.18±0.02		0.25	0.16	0.3
	макс	0.99±0.2	2.78±0.15		1.6±0.62		3.5	2.2	6.0
	месяц декада	VII	VII I		IX I				VIII
	Перед зимовкой	0.48±0.1	1.1±0.15		1.6±0.62				2.0

Примечания. Источники информации: 1 – Pasanen, Koskela, 1974; Koskela, Pasanen, 1975; Koskela et al., 1979; 2 – наши данные; 3 – Ушаков и др., 1979; 4 – Krawczyk, 1971; 5 – Jørgensen, 1981; 6, 7 – цит. по Jørgensen et al., 1979; 8 – Smith, 1950.

В обоих примерах из таблицы 4.2 наблюдается неявная закономерность увеличения значений индексов с юга на север и с запада на восток — вслед за нарастанием продолжительности зимовки. Минимальный относительный вес печени в южной Польше достоверно отличается от значений индекса на Севере (Карелия и Финляндия). В дополнение к таблице 4.2 отметим, что на Полярном Урале индекс печени травяной лягушки достигает 14–16% (Шварц, Ищенко, 1971). Кроме того, обнаружена отчетливая зависимость содержания гликогена в печени от широты местности: с сентября по февраль относительный сырой вес гликогена заметно повышается с юга на север (Pasanen, Koskela, 1974); то же обнаружил С. С. Шварц (1959), исследуя морфофизиологию остромордой лягушки *R. arvalis*.

Анализ географической изменчивости сезонной динамики индекса жировых тел показывает, что величина весенней депрессии жировых тел на западе выше, чем на севере, а значения годового максимума в Карелии и Польше многим больше, чем в западной части ареала; наименьшее значение приходится на Северную Финляндию (табл. 4.2). Скорость увеличения жировых депо наименьшая у северных границ ареала, но уже в южной Карелии их рост идет с той же скоростью, что и в Англии (Smith, 1950).

Следует отметить неявную географическую изменчивость и относительной массы гонад травяной лягушки (табл. 4.2). Если значения сезонных минимумов индекса яичников на юге и западе несколько ниже, чем на севере (разница «Польша — Финляндия» статистически достоверна), то максимумы перед зимовкой, за отдельными исключениями, выше на юге. Сходным образом варьирует и индекс семенников. Максимум относительной массы гонад самцов, сопровождающийся активным сперматогенезом, почти везде обнаружен в разгар периода нагула, и на севере значение индекса в целом ниже, чем на западе. Важнее оценить различия ... перед уходом на зимовку. Индекс «пустых» семенников несколько выше на севере, причем в Польше относительный вес органа статистически значимо отличался от наблюдаемого в Карелии и Финляндии; различия между «карельскими» и «финскими» самцами травяной лягушки также достоверны. В итоге можно констатировать неустойчивую тенденцию снижения по направлению к северо-востоку относительного веса генеративных органов в период годового максимума. Если говорить о времени, то гаметогенез в очередном годовом цикле у лягушек северных популяций начинается позже, а завершается раньше, чем в более южных районах.

В пределах ареала травяной лягушки время вынужденного расходования запасных питательных веществ в период зимовки увеличиваются с юго-запада на северо-восток с 2 до 9 месяцев. Это объясняет указанную тенденцию географической изменчивости максимальных значений индексов запасающих органов. При этом некоторое неявное уменьшение максимальных сезонных показателей веса гонад у лягушек из более северных популяций не вполне понятно. Одно из возможных объяснений состоит в принятии гипотезы о существовании у бесхвостых амфибий своеобразной конкуренции за энергию пищи между запасающими и генеративными (яичники) органами в период их интенсивного

роста (Jørgensen et al., 1979). Если это так, то можно заключить, что на Севере баланс смещается в сторону запасаения энергии.

В тех частях ареала, где лето короче, ежегодный рост энергетических депо и гаметогенез либо идут с относительно большей скоростью, либо отсутствует характерный для популяций западной части ареала период отдыха (resting period), длящийся до 1–2 и даже 4 мес. и выражающийся в отсутствии роста печени и жировых тел и увеличения массы гонад (Jørgensen et al., 1979). О возможностях и путях интенсификации процессов роста рассматриваемых органов в ежегодном цикле будет сказано в разделе 4.5.

#### 4.4. Рост. Размеры тела и возраст полового созревания

При написании данного раздела использованы многолетние данные о росте лягушек, помеченных и повторно отловленных на пробной площадке (см. главу 3). При определении календарного возраста земноводных использован скелетохронологический метод. Для изготовления гистологических препаратов у большинства отловленных для вскрытия лягушек (см. раздел 4.3) были взяты бедренные кости. В тех же целях использованы фаланги пальцев, отрезанные у лягушек в процессе мечения на местах нереста в период икрометания. Определение возраста проводили, подсчитывая количество слоев ежегодного прироста (или линий склеивания, соответствующих зимовкам) на окрашенных поперечных срезах костей по методике Э. М. Смириной (Клейненберг, Смирин, 1969). Всего изготовлено и исследовано 76 препаратов из бедренных костей и 34 — из фаланг пальцев. Большую методическую и техническую помощь при проведении анализа оказал А. В. Леденцов (лаб. популяционной экологии ИЭРЖ УрО РАН, г. Екатеринбург).

*Рост неполовозрелых.* Скорость увеличения линейных размеров лягушек длиной до 50 мм (за исключением сеголеток) определяли при повторных поимках помеченных животных, всего сделано около 500 попарных измерений в разные годы. Средний прирост в период с конца мая по конец июля составил 0,26 мм в сутки. Лягушата в южной Карелии растут несколько быстрее, чем на юго-западе ареала (пойма р. Дунай в Австрии), где животные данной возрастной группы активны на 1,5–2 месяца дольше, и прирост в летние месяцы составлял в среднем 0,22 мм (Pintar, 1982). С середины лета наблюдали снижение интенсивности линейного роста (рис. 4.10) что, видимо, вполне естественно (Смирин, 1980; Хмелевская, 1985), разве что оно начинается на Севере несколько раньше по срокам. Важнее другое. Период наиболее интенсивного соматического роста молодых (годовалых, как будет показано ниже) животных предшествует как достижению сезонного максимума веса жировых тел, так и существенному подъему относительного веса печени, которые приходятся на заключительный этап периода активности (рис. 4.10).

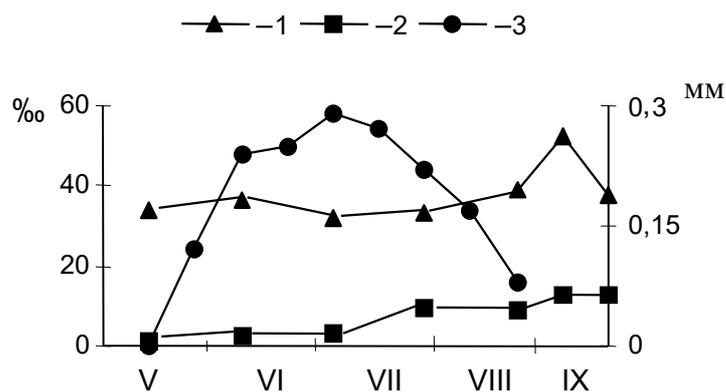


Рис. 4.10. Скорость изменения веса запасующих органов и линейного прироста длины тела у неполовозрелых травяных лягушек. Изменения относительного веса (%о, по рис. 4.8): 1 — печени, 2 — жировых тел; 3 — среднесуточный прирост длины тела (мм). По оси абсцисс — месяцы.

Интересно было проследить за динамикой размерной структуры контрольной популяции за ряд лет. Для получения частот распределения лягушек по длине тела использовали данные измерений на пробной площадке, проведенные в последовательные годы в периоды наибольшей активности животных (4 июля – 10 августа, по 4–10 обходов площадки в каждый сезон). Для отнесения к тому или иному классовому промежутку (величина его 5 мм) применяли следующую процедуру. При однократных встречах за длину тела особей принимали результаты разового измерения, при двух и более поимках помеченных животных вычисляли среднюю величину между результатами первого и последнего измерений длины. На основании полученных данных строили гistogramмы распределения лягушек по длине тела за каждый сезон наблюдений. Примеры гistogramм за 1989–1992 гг. приведены на рис. 4.11.

В 1988 г. численность травяных лягушек на площадке была низка, поэтому появившаяся на обследуемом участке в 1989 г. многочисленная группа животных с длиной тела от 25 до 50 мм — это наверняка годовалые особи, т. е. пережившие первую зиму. Похожая ситуация была в 1992 г. (рис. 4.11) и в некоторые другие годы, что дает основание считать, что к концу первого календарного года жизни длина тела большинства лягушек контрольной популяции не превышала 50 мм и позволяет идентифицировать их в природе как годовалых особей на основе измерения длины тела (см. также рис. 4.12).

Рис. 4.11 также показывает, насколько меняются год от года размерные и возрастные характеристики популяции в целом: приведенные гistogramмы распределения лягушек по длине тела имеют мало общего, а прирост молодых животных за второй год жизни варьировал от 5 до 20 мм на особь.

*Размеры тела и возраст полового созревания.* У травяной лягушки, как и у других *Anura* умеренной климатической зоны, момент полового созревания определяется не столько календарным возрастом, сколько размерами тела. У животных, достигших таких размеров, когда наступает созревание, рост значительно замедляется.

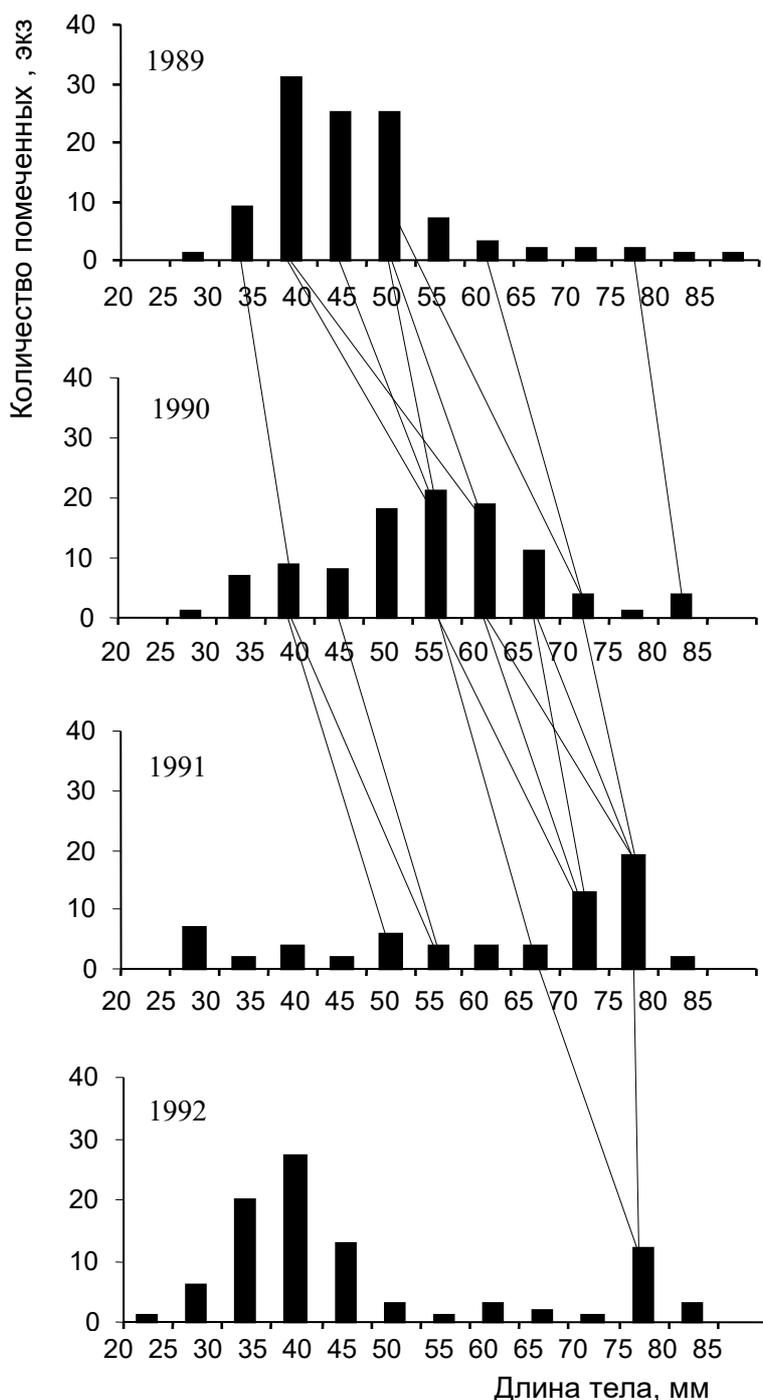


Рис. 4.11. Размерный состав населения травяной лягушки на пробной площадке в 1989–1992 гг. Линиями показаны случаи «переходов» помеченных лягушек из одного размерного класса в другой в следующие друг за другом годы.

Половозрелые и созревающие лягушки четко отличаются друг от друга размерами генеративных органов (см. рис. 4.9). Границы относительных размеров семенников ювенильных и полузрелых самцов размыты. У ювенильных самок (juv) относительный вес яичников в 2–2,5 раза меньше, чем у более крупных неполовозрелых, а яйцеводы и вовсе нитевидны и почти не поддаются взвешиванию. Кроме того, в яичниках полузрелых самок (sad), в отличие от ювенильных, уже различима сероватая зернистая масса ооцитов. У созреваю-

щих впервые, равно как и у вступивших в очередной цикл овогенеза взрослых самок (ad), уже в начале июня в яичниках видны чернеющие яйца очередной генерации. Перечисленные признаки использованы для подразделения вскрытых травяных лягушек на группы по стадиям зрелости.

Обследование генеративных органов лягушек, пойманных летом и осенью, позволило установить, что созревание может завершиться уже у животных с длиной тела более 55 мм, основная масса достигает этого состояния при длине не менее 65 мм, а некоторые самки остаются неполовозрелыми и при 70–75 мм (табл. 4.3).

Таблица 4.3. Соотношение (экз.) травяных лягушек разных стадий зрелости в разных размерных группах

Длина тела, мм	Самцы				Самки		
	sad	ad	Всего	juv	sad	ad	Всего
50–55	12	0	12	5	4	0	9
55.1–60	8	2	10	3	3	0	6
60.1–65	3	1	4	0	3	2	5
65.1–70	0	4	4	0	7	1	8
70.1–75	0	8	8	0	2	4	6

При формировании рис. 4.12 использованы данные скелетохронологического анализа бедренных костей особей с известной длиной тела, а также нанесены наиболее выразительные траектории индивидуального роста помеченных на площадке лягушек, с начальными точками в интервалах, заведомо относящихся к животным указанного возраста.

Пороговых размеров тела, при которых особи становятся половозрелыми, небольшое количество лягушек исследованной популяции достигло к концу третьего лета жизни (после двух зимовок) (рис. 4.12). Большинству же лягушек этого возраста требовалось еще одно лето на созревание. На местах нереста они появляются после четвертой зимовки, но единичные быстрорастущие, превысившие в возрасте 1+ длину 55 мм, сделают это уже после третьей зимы. Другие дорастают до размеров, при которых возможно созревание половых продуктов, после третьей зимы. И в данной группе возникает дифференциация по срокам созревания, но с некоторым преобладанием фертильных особей к осени. Этому не противоречат как результаты повторного измерения помеченных на площадке лягушек (см. рис. 4.11), так и данные таблицы 4.4.

Таблица 4.4. Соотношение травяных лягушек (количество экз.) разных стадий зрелости в младших возрастных группах в летне-осенних выборках

Количество зимовок	Самцы		Самки		
	sad	ad	juv	sad	ad
2	2	2	1	5	0
3	3	3	0	4	2
4	0	1	0	0	2

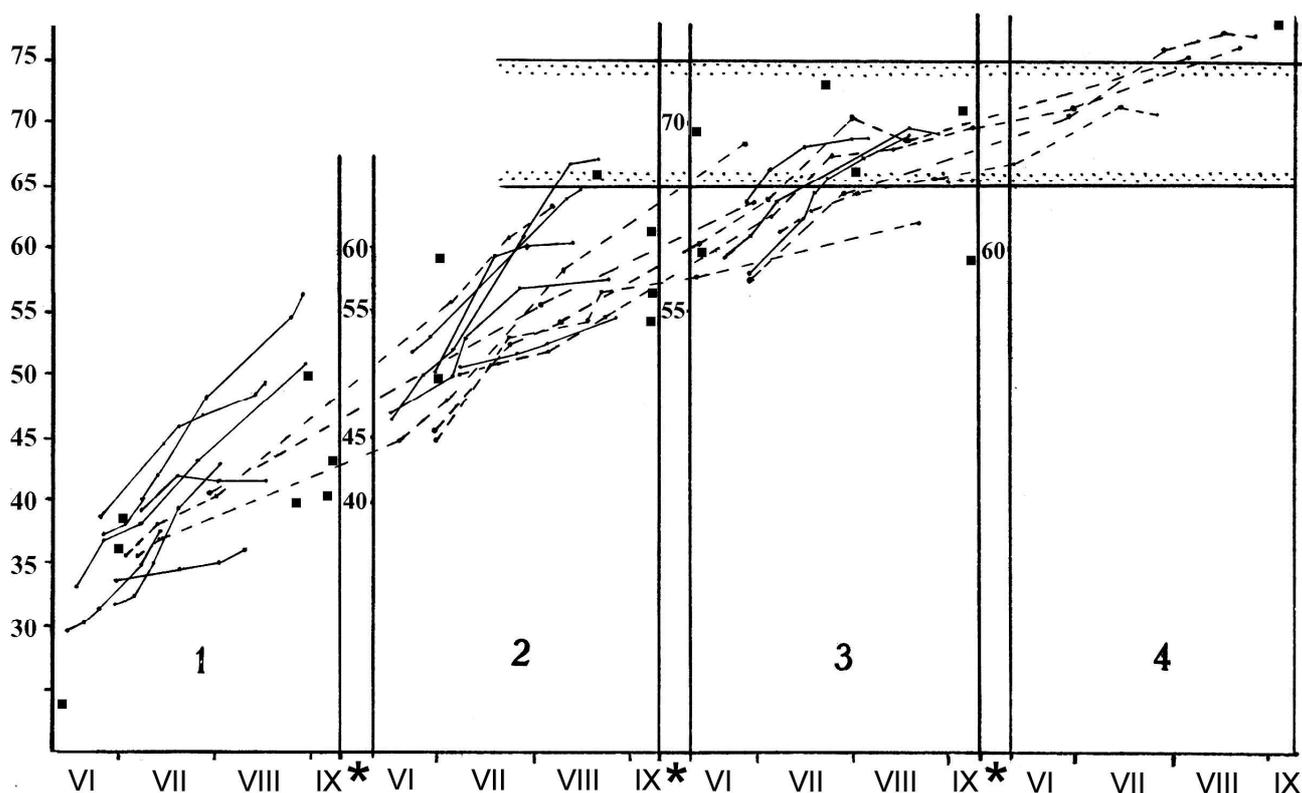


Рис. 4.12. Разнообразие динамики роста разновозрастных травяных лягушек в заповеднике «Кивач».

Сплошными линиями соединены данные измерений длины тела особей при последовательных поимках и находившихся на площадке длительное время на протяжении одного сезона, штриховыми — встреченных в два или три последовательных сезона. Квадраты — длина тела лягушек, у которых определен календарный возраст; положение квадратов относительно оси абсцисс соответствует времени сбора данных особей. Вверху диаграммы показан интервал размеров, в котором наиболее вероятно достижение половой зрелости. Цифры внизу — возраст (количество зимовок). По оси абсцисс — месяцы, звездочки — период от начала зимовки до начала наблюдений на пробной площадке. По осям ординат — длина тела, мм.

Замедление роста по достижении «размеров полового созревания» отражается на величине прироста костной ткани: в трубчатых костях очередные годовые слои становятся значительно уже. Это может служить своеобразным репером при определении календарного возраста полового созревания конкретных особей. При просмотре срезов фаланг пальцев лягушек, пойманных во

время нереста, обнаружено следующее. У 17 особей наиболее широкими были кольца трех первых годовых приростов, причем 10 из них пережили по три зимы и в этом возрасте уже размножились. У 10 лягушек относительно широкими были первые 4 кольца прироста (одна размножалась впервые) и у 4 — пять. У большинства крупных лягушек, отловленных вне сезона икрометания, наиболее широкими были три первых кольца и на препаратах поперечных срезов бедренных костей.

Таблица 4.5. Некоторые размерные показатели длины тела половозрелых травяных лягушек в период икрометания в выборках разных лет

Годы	Группа	Количество экз.	Длина тела, мм, <i>lim</i>	Доля (%) экз. с указанной длиной тела		
				< 65 мм	< 70 мм	≤ 75 мм
1984–1986	самцы	853	60.5–87.5	2.2	16.4	54.6
	самки	468	64.0–93.5	0.4	8.5	35.5
	всего	1321		1.6	13.6	47.8
2007	самцы	127	61.0–84.0	5.5	41.0	71.7
	самки	35	69.0–89.7	0	14.3	51.4
	всего	162		4.3	35.2	67.2

Самая мелкая лягушка среди почти 1,5 тыс., измеренных за годы массового мечения в водоемах во время икрометания, имела длину 60,5 мм, еще около 14% экз. оказались короче 70 мм (табл. 4.5). Однако весной 2007 г., осматривая выходящих после зимовки и собравшихся на нерестилищах травяных лягушек (обязательная ежегодная процедура), мы обратили внимание на большое количество среди них животных, в основном самцов, имевших размеры, очень мелкие для половозрелых особей. В разных местах, в основном на двух удаленных друг от друга нерестилищах, были измерены более 160 половозрелых лягушек обоего пола. Результаты приведены в таблице 4.5. Оказалось, что мелкие особи в 2007 г. были представлены в гораздо большей пропорции, чем в выборке прошлых лет. По некоторым причинам есть основания считать, что это были животные, завершившие метаморфоз в 2004 г. и в массе пришедшие на нерест уже после третьей зимовки. Во-первых, об этом говорит сам факт обилия столь мелких лягушек в репродуктивных скоплениях. Во-вторых, периоды нагула 2005 и 2006 гг., с июня по июль, были теплее нормы, средние температуры составляли соответственно 15,7 и 15,6° при средней многолетней 14,7° за 25 лет (пределы 12,8–16,3°), и этого оказалось достаточно, чтобы созревание значительной части особей указанной генерации завершилось уже к осени 2006 г.

Суммируя все приведенные сведения, можно сделать вывод о том, что в исследованной южно-карельской популяции травяные лягушки в норме созревают на второй (меньшинство), третий (основная часть) и, реже, на четвертый год жизни, считая с момента появления на суше сеголетками, и впервые участвуют в размножении, соответственно, после третьей, четвертой и пятой зимовок. Лишь в исключительных случаях соотношение может сдвигаться в сторону

более раннего достижения половой зрелости. Основная масса самок созревает позже основной массы самцов, хотя, по имеющимся данным, эта тенденция остается неявной.

На севере Финляндии созревание гонад происходит у животных с длиной тела более 65 мм и не раньше чем после третьей зимовки (Pasanen, Koskela, 1974). В Кировской обл. после двух зимовок размножались лишь 1,1% самок и 4,2% самцов от суммарного количества особей в выборке (Ляпков, 2008). С продвижением на запад и юго-запад ареала возраст созревания сокращается. Так, в Подмосковье минимальные размеры размножавшихся самцов составляли 64 мм, перед второй спячкой вторичные половые признаки у них еще не выражены (Смирина, 1980), а большинство лягушек, собравшихся на нерестилище, имели возраст 3–4 года, причем доля трехлетних самок была в 7,5 раз меньше доли трехлетних самцов (Мина, 1974) — ситуация весьма похожая на наблюдаемую в южной Карелии. При большей величине выборки (р-н Звенигорода) выяснилось, что доля двухлетних размножающихся лягушек составляла 4,2% (самки) и 19,6% (самцы), трехлетних, соответственно 51,8% и 48,8% от общего числа нерестящихся (Ляпков, 2008). На юге Швеции *R. temporaria* впервые размножаются в 3 и, возможно, в 2 года (Loman, 1978b), вырастая перед третьей зимовкой до длины 61–67 мм (Gislén, Kauri, 1959). В Польше и Ирландии размеры, при которых возможно созревание, достижимы уже на первом году жизни, т. е. в течение лета, следующего за первой зимовкой (Gibbons, McCarthy, 1983; Berger, Rybacki, 1993); большинство самцов и примерно половина самок впервые принимают участие в размножении после второй зимовки. В репродуктивных водоемах Брянской обл. более 40% нерестящихся самок и самцов этого вида были представлены особями в возрасте 2 года, т. е. пережившими 2 зимовки (Ляпков, 2008). В низменностях Швейцарии средний возраст вступления в размножение составляет для самок 3,1, для самцов 2,8 лет (Ryser, 1988). Наконец, на крайнем юго-западе (Пиренеи в Испании), где сеголетки имеют период нагула почти 6 мес. (рис. 4.13), часть особей способна размножаться, по-видимому, уже после первой зимы: самцы становятся половозрелыми при длине тела от 55 мм (Montori, Pascual, 1987). Тенденция увеличения возраста созревания наблюдается и при подъеме в горы. Например, в западных Альпах младший возраст лягушек на нерестилищах составлял 4–5 лет (Miaud et al., 1995), а в горах Швейцарии он был на 2 года больше, чем в указанной выше популяции этих земноводных, обитавшей на низких высотах (Ryser, 1996). Необходимо, правда, помнить, что в рассмотренной тенденции возраст — понятие весьма относительное: «Поскольку в горах и на севере длительность вегетационного сезона существенно ниже, то ... продолжительность жизни лягушки в горах, на равнине и в Заполярье, выраженная в месяцах, а не в годах, оказывается практически одинаковой» (Ищенко, 1989 а, с. 33).

#### 4.5. Годичный цикл жизнедеятельности и его специфика на севере

В пределах обширной области распространения травяной лягушки существует градиент климатических факторов, в соответствии с которым изменяются и временные рамки важнейших этапов годичного жизненного цикла вида. На рис. 4.13 даны средние сроки наступления основных фенологических фаз на разных широтах в полосе ареала, охватывающей на севере Финляндию и Карело-Кольский регион. В дополнение приведены сведения из предельных точек ареала: юго-западной и северо-восточной, в обоих случаях это горные районы. Они показывают, что период активной жизни лягушки на юго-западе втрое длиннее, чем на северо-востоке, а сроки икрометания в этих пунктах сдвинуты относительно друг друга почти на 4 месяца. Следует добавить, что в предгорьях Пиренеев близ атлантического побережья на севере Испании жизненный цикл *R. temporaria* вообще не прерывается зимовкой и икрометание здесь начинается в ноябре-декабре (Веа et al., 1986). К югу и юго-западу ареала на равнине зафиксирован довольно продолжительный период времени между окончанием зимовки и началом икрометания у травяной лягушки; в окрестностях Бонна в Германии он может достигать 15–20 дней (Obert, 1976).

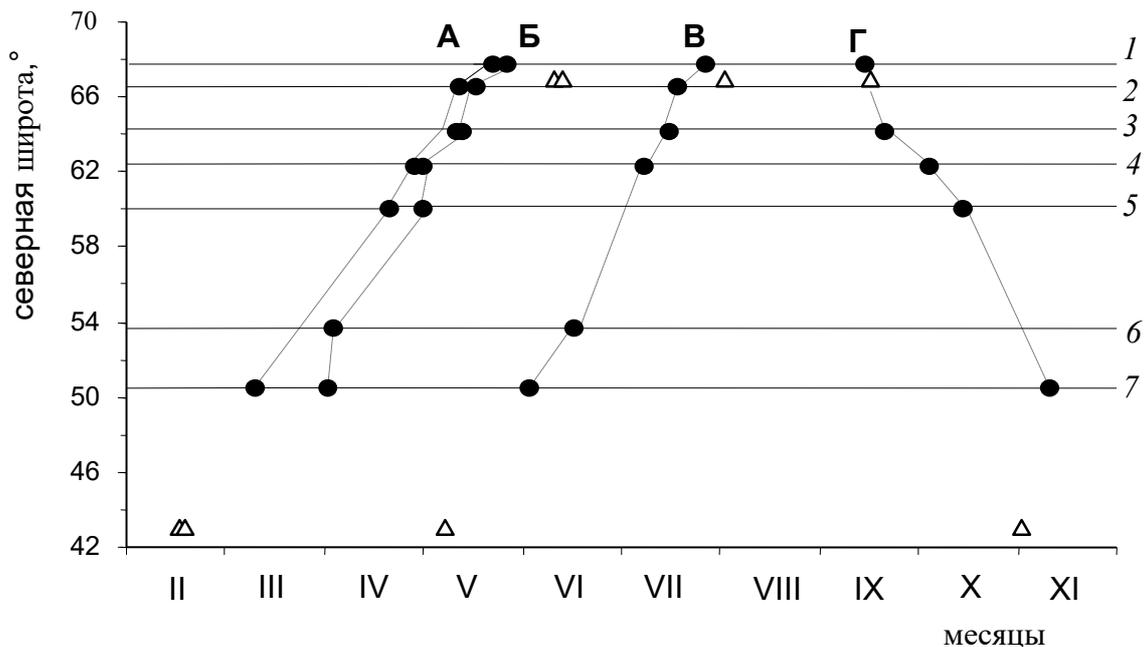


Рис. 4.13. Сроки наступления основных этапов годичного цикла травяной лягушки на разных широтах в полосе ареала 25°–35° в. д.

Штриховыми линиями соединены даты: А — окончания зимовки, Б — начала икрометания, В — начала выхода сеголеток и Г — последней встречи перед зимовкой. Светлые треугольники: вверху — даты наступления этапов на Полярном Урале, внизу — в предгорьях восточных Пиренеев. Источники информации: 1 — Макарова, 1981; 2 — Кутенков и др., 1990; Макарова, Шкляревич, 1999; 3 — Koskela, 1973; Koskela, Pasanen, 1974; 4 — наши данные; 5 — Быховский, Фурсенко, 1929; Терентьев, 1950; 6 — Пикулик, 1985; 7 — Шарлеман, 1917. Полярный Урал — Топоркова, Зубарева, 1965; вост. Пиренеи — Montori, Pascual, 1987.

В районе наших исследований продолжительность периода активности травяной лягушки, без учета 2 недель икрометания, составляет 120–130 суток (пункт 4 на рис. 4.13). Время наиболее активной жизнедеятельности длится немногим более 2 мес. и завершается на этапе медленной осенней миграции (см. раздел 3.3). Сезонная динамика активности и интенсивности питания, наблюдаемых в контрольной популяции, показана на рис. 4.14. В начале этого периода, с конца мая до середины июня, многие животные подолгу остаются в укрытиях, питаясь заползающими сюда беспозвоночными. В разные годы за время с 25 мая по 10 июня (всего совершили 11 обходов площадки, на которой «метили» лягушек) под искусственными укрытиями зафиксировано 43, вне их всего 29 встреч особей разного возраста, средняя наполненность их желудков пищей составила соответственно 33 и 31 % от максимально возможной. В результате такой скрытности получаемый средний «коэффициент активности» для этого времени оказывается достаточно низким (рис. 4.14), хотя на самом деле важнейшие накопительные процессы в организме лягушки в это время уже идут. В конце июня – начале июля, когда проективное покрытие травянистой растительности достигает максимума, увеличивается обилие насекомых и в приземном слое воздуха устанавливается летний режим микроклимата, начинается период максимальной поверхностной активности, по ходу которого фиксируются сезонные пики или наибольшая интенсивность всех процессов жизнедеятельности.

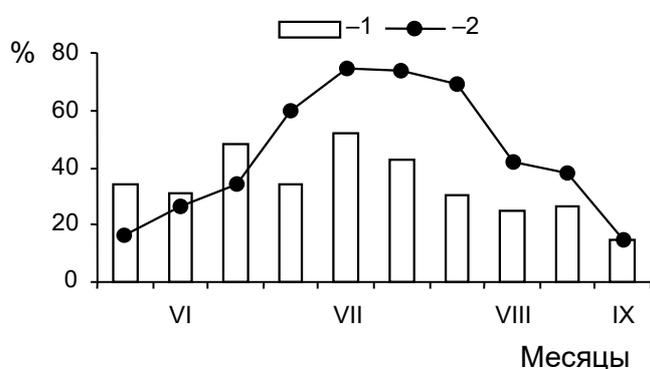


Рис. 4.14. Подекадная динамика наполненности желудков (1) и поверхностной активности («коэффициент активности») (2) у травяной лягушки в заповеднике «Кивач». За ряд лет в каждую декаду проведено по 70–100 определений наполненности желудка, в I декаде сентября — 21, всего 806. Коэффициент активности рассчитан по данным 4–13 учетов за декаду, всего 80 обходов площадки в 1983–1986 гг.

Заметное снижение активности и интенсивности питания, замедление интенсивности или прекращение регенерации энергетических депо начинаются уже через месяц с небольшим (середина августа), однако это не распространяется на весовой рост гонад половозрелых самок и запасующих органов молодых животных. Завершается активный период относительно дружным уходом лягушек на зимовку в сентябре, а попадающие на суше иногда вплоть до ноябрьских оттепелей единичные особи — это не подготовившиеся к зиме и обреченные животные: при вскрытии нескольких таких лягушек у них обнаружены недоразвитие жировых тел и патологические изменения отдельных внутренних органов.

Приведенный в главе сравнительный анализ различных проявлений жизнедеятельности популяции указывает на заметную их активизацию в условиях севера ареала. Благодаря сложному персональному ритму суточной активности, его относительной независимости от условий среды (в пределах переносимого диапазона температуры и влажности), популяция лягушек в целом остается деятельной на протяжении большей части суток, а процессы потребления и переваривания пищи не разделены во времени. Необходимо подчеркнуть, что речь идет не о простом увеличении локомоторной активности, а о сокращении периодов покоя, во время которых животные находятся в укрытиях и когда они гипореактивны и их метаболизм заметно снижен по сравнению с ожидаемым при данной температуре (Чугунов, 1974; Попова, Чурносков, 1976; Леонтьева, Глазов, 1977). Спрятавшуюся лягушку, находящуюся при этом в состоянии физиологического покоя, достаточно сложно спугнуть и, соответственно, обнаружить в процессе учета. В этом мы неоднократно убеждались, приподнимая искусственные укрытия: находившиеся там «активные» особи немедленно спасались бегством, тогда как «пассивные» не подавали признаков жизни. Под «активностью» здесь имеется в виду именно *деятельное* состояние амфибий, в котором они не обязательно только перемещаются, но и могут оставаться на месте либо подкарауливая добычу (Loman, 1980), либо обогреваясь и увеличивая тем самым интенсивность обменных процессов, скорость переваривания и эффективность усвоения пищи (Lillywhite et al., 1973; Brattstrom, 1979; Биоэнергетика..., 1983), как это происходит у наших лягушек в наиболее теплое время суток, либо сочетая оба этих занятия.

Очень важным фактором является установленное увеличение скорости роста и сокращение времени развития личинок бурых лягушек из северных популяций по сравнению с более южными (Шварц, Ищенко, 1971; Шварц и др., 1973; Корнилова и др., 2008). Географическая изменчивость этих признаков сформировалась под действием отбора против градиента среды (продолжительность теплого сезона) и обусловлена наследственно закрепленными физиолого-биохимическими адаптациями. Они позволяют завершить метаморфоз в экологически допустимые сроки и максимально продлить период нагула. На зимовку сеголетки уходят иногда почти на месяц позже, чем более взрослые лягушки (Банников, 1940), однако на Севере разница в сроках не может превышать недели-двух (Koskela, Pasanen, 1974).

В условиях короткого северного лета в достаточно сложной ситуации оказываются молодые животные, которым в это время приходится сочетать процессы и роста, и накопления запасов энергии на грядущую длительную зимовку (цена метаболизма роста в период максимальной скорости наращивания массы тела достигает у молодых бесхвостых земноводных около 60% общей интенсивности обмена (Jørgensen, 1988)). Фактически время, которое они проводят в течение года в активном состоянии, почти на месяц короче, чем у половозрелых за счет более позднего выхода с зимовки и более раннего ухода на нее (Банников, 1940; Koskela, Pasanen, 1974; Montori, Pascual, 1987).

Единственным объяснением наблюдаемой интенсификации физиологических функций у молодых животных является, на наш взгляд, возрастание времени активного состояния на протяжении суток. Если при большей продолжительности теплого периода года они используют для активной жизнедеятельности в основном светлое время (Банников, Денисова, 1956; Loman, 1980), то в наших условиях их суточная активность почти не отличается от таковой у половозрелой части популяции за исключением несущественного преобладания более мелких активных особей на поверхности почвы в середине дня. Травяная лягушка не является облигатным гелиотермным животным, т. е. непременно нуждающимся в прогреве на солнце (поведение *basking*) как многие полуводные и древесные *Anura* (Freed, 1980), однако молодые особи все же включают этот элемент в общий спектр поведенческой терморегуляции. Так что дневные часы они используют для активного обогрева, не переставая при этом питаться, и продолжают охотиться, хотя и с меньшей интенсивностью, в сумеречное и «темное» время суток, когда солнечное тепло на субстрат не поступает (см. рис. 4.4). Если популяция располагает как лесными, так и безлесными (луга) нагульными станциями, то молодые животные попадают на открытых местах относительно более часто, чем взрослые (Кутенков, Перехрестова, 1985). В заключение следует добавить, что сеголетки, появляющиеся в массе в южной Карелии за 2,5 мес., а на севере региона и за 1,5 мес. до окончания активности более взрослой части популяции (см. рис. 4.13), по нашим наблюдениям, вообще не покидают поверхности почвы и прячутся только при засухе или существенном снижении температуры (см. также Залежский, 1938, — для Московской обл.).

## Глава 5

# РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОДОЕМЫ

Использование для размножения одних вариантов водоемов и игнорирование других на конкретной территории, занятой популяцией лягушек, оказывается итогом постоянного естественного отбора и отражает ее приспособленность к конкретной гидрологической обстановке. Наличие потенциальных репродуктивных водоемов является не единственным, но важнейшим условием длительного существования популяции: именно надежные места воспроизводства оказываются «экологическим центром» любой долгоживущей группировки. «Количество лягушек, прошедших метаморфоз в данной местности, зависит не только от количества головастиков, которое водоем может «поддерживать» (support), но также и от числа таких водоемов» (Savage, 1961, p. 83). В условиях изменчивой среды от их качественного разнообразия зависит степень генетической разнородности и стабильности популяций земноводных (Ищенко, 1989 б). И напротив, если потенциальные репродуктивные водоемы какой-то определенной области или местности однообразны и их качество не удовлетворяет необходимым условиям размножения данного вида, то, как мы показали, этот вид может отсутствовать на значительных пространствах, заселенных другими видами *Anura*.

Детальное исследование характера репродуктивных станций *R. temporaria* предпринято в 7 пунктах Карело-Кольского региона от южной Карелии до побережья Баренцева моря. В основном это были охраняемые заповедные территории или прилегающие к ним участки, не затронутые хозяйственной деятельностью.

На основе полевых наблюдений и использования крупномасштабных карт составляли геоморфологическую и детальную гидрографическую характеристику каждого обследуемого района. Весной, в период завершения икрометания у травяной лягушки на маршрутах, проложенных по всем вариантам ландшафтных фаций, содержащих воду, картировали все потенциальные места нереста. Обнаружив нерестилища, подсчитывали количество кладок икры в них, делали детальные описания водоемов.

### 5.1. Природная обстановка исследованных районов и потенциальные репродуктивные станции

Заповедник «Кивач» (средние координаты 62° 17' с. ш., 33° 15' в. д., обследовано около 7000 га). Постоянные ежегодные наблюдения с 1980 г.

Соседство и частичное сочетание четырех геоморфологических комплексов: скальные выходы со следами ледниковой денудации; всхолмленная моренная равнина; озерно-ледниковая равнина; частично размываемые водно-ледниковые отложения. Берега крупных, средних и малых озер в разной степени заболочены, часто образованы ступенькой из болотной растительности, сплавиной, однако присутствуют и мелководья. Река Суна с чередующимися

плесами и перекатами. Присутствует большинство характерных для данной части региона типов и вариантов болот, разной величины и в разной степени обводненных. Верховые болота имеют окрайки — облесенные бугристо-мочажинные эвтрофные комплексы (следствие разрастания болота на окружающий лес). Многочисленные ручьи, как временные, проводящие талые воды, так и постоянные с выработанными руслами, дренирующими окружающую территорию. Повсюду скрытопроточные лога и понижения (приручейные или заболоченные ельники) с заполненными органикой мелкими водоемами разной площади. При поверхностном залегании скальных пород на них обычны бессточные понижения–депрессии разной величины, которые почти не несут признаков заболачивания и при благоприятных условиях могут содержать воду все лето.

*Заповедник Костомукинский* ( $64^{\circ} 30'$  с. ш.,  $30^{\circ} 30'$  в. д., обследовано около 4000 га северной половины территории). Экспедиции в 1987 и 1989 гг.

Ярко выраженный мезорельеф юго-восточного склона водораздела Маанселькя (Западно-Карельская возвышенность). Понижения имеют переменную ширину, углубления в днищах, местами перегорожены мореной. В исследованном районе — большие площади мощных флювиогляциальных отложений, проницаемые для воды. Много крупных озер, включая оз. Каменное, их берега обладают обрывистой ступенькой или грядой с кустарничковой растительностью. Средние и малые (остаточные) озера в заболоченных котловинах имеют сплавины с частыми разрывами. Крупная р. Каменная в облике горного потока, изредка образующая разливы и плесы, местами протоки и заболоченные старицы. В среднем течении в расширении долины фрагменты луговой поймы с небольшими старицами, в разной степени заболоченными. Заболоченные или проточные боковые долины, в т. ч. висячие. Несколько крупных ручьев и р. Мунанки текут в заболоченных понижениях, часто дренируя их. Болота в понижениях и на склонах, в основном мезотрофно-олиготрофного ряда. Некоторые из них комплексные, грядово-мочажинные, или имеют вторичные озерки, но «сухих» болот больше. Скрытопроточные облесенные желоба на пологих склонах. Многочисленные понижения–депрессии среди леса, содержащие воду весной, быстро ее теряют, о чем свидетельствует состав растительности на их дне. Обширные (до  $5000 \text{ м}^2$ ) заболачивающиеся мелководные разливы в межбóзовых понижениях и глубокие «пруды» в скальных разломах. Учитывая климатические показатели (запад средней Карелии, табл. 5.1), можно предположить, что многие малые водоемы пересыхают задолго до начала метаморфоза головастиков.

*Побережья Кандалакиской губы Белого моря.* Западный участок — о. Великий (около 7000 га) и Ковдский п-ов ( $66^{\circ} 34'$  с. ш.,  $33^{\circ} 09'$  в. д.). Экспедиция 1986 г., совместно с А. Е. Панариным. Сделано около 60 км маршрутных ходов, впоследствии почти всю территорию о. Великого и весь Ковдский п-ов обследовал А. Е. Панарин, который любезно предоставил полученный материал в распоряжение автора.

Крупногрядовый рельеф полуострова и большей части острова. Склоны и долины покрыты крупнообломочным ледниково-эрозионным материалом и переложенной морем супесчаной и песчаной мореной. Заболоченные межгрядовые понижения. Равнина в западной части острова. Несколько больших и средних озер с заболоченными берегами или в заболоченных котловинах, по ним сфагновые и, реже, тростниковые сплавины. Русла ручьев врезаны, скрытых заболоченных приповерхностных водотоков почти нет. На слабонаклонных поверхностях возвышенностей и на пологих склонах — обширные грядово-мочажинные болота аапа — типа, весной сплошь залитые водой, на равнине — верховые болота с остаточными и вторичными озерками и кочковато-мочажинные комплексы. Обильны лужи разной величины среди эвтрофных болот или на плоских скальных участках и приморских лугах, на дне бывших морских заливов и лагун, вышедших из-под влияния морской воды в результате неотектонического поднятия.

Восточный участок — побережье Порьей Губы ( $66^{\circ} 45'$  с. ш.,  $33^{\circ} 30'$  в. д., 55 км маршрутных ходов). Экспедиция 1994 г., совместно с Ф. Н. Шкляревичем.

Низкогорье Кольского п-ова. Значительная и достаточно хаотичная пересеченность рельефа. Более или менее мощный и прерывистый слой рыхлых отложений моренного и водно-ледникового происхождения. К перечисленным для западного участка и также присутствующим здесь ландшафтным фациям, содержащим временные и постоянные малые водоемы, добавляются: река и ручьи, имеющие облик горных потоков; заболоченные слабопроточные после схода снега неглубокие долины стока; короткие троговые долины, неглубокие цирки с заболоченными озерами. По сравнению с западным участком большая представленность болот со вторичными или остаточными озерками, меньшая — верховых и аапа. Здесь меньше плоских горизонтальных участков берега моря с пресными лужами в понижениях.

Незначительное превышение поступления осадков над испарением, рекордная в Карело-Кольском регионе продолжительность солнечного сияния (табл. 5.1) и преобладающие ветры северо-восточного сектора приводят к иссушению многих потенциальных репродуктивных водоемов лягушек в отдельные годы, что особенно отчетливо выражено на западном участке.

*Лапландский заповедник* ( $67^{\circ} 50'$  с. ш.,  $32^{\circ} 00'$  в. д., 2500 га). Экспедиция 1985 г., совместно с О. А. Макаровой. Обследованы южная часть, тяготеющая к озеру Чунозеро, средние и нижние течения рек Чуны, Нявки и Мавры, а также южная часть долины озер Тульпявр и Кензисъявр.

По геоморфологии район принципиально отличен от всех других исследованных участков региона выраженным макрорельефом, это западная часть наиболее высокой горной гряды Карело-Кольского края (см. главу 1).

Обследованы два соседствующих участка. На первом (Чунатундра и к востоку от нее) мезорельеф особенно выражен. Горная тундра на куполообразных сопках переходит в поросшие северотаежным лесом склоны южной экспозиции, заканчивающиеся на каменистом берегу оз. Чунозеро. Долины разной ши-

рины и уклона имеют постоянные ручьи и крупные озера на пологих участках. Наклонные болота на склонах, грядово-мочажинные и грядово-озерковые. Такие же, но более обширные болота выраженного аапа-типа, а также бугристо-озерковые комплексы, присутствуют и по достаточно крутым склонам обследованных озерных котловин (озера Тульпъявр и Кензисъявр). На участках долин с небольшим уклоном изредка встречаются скрытые заболоченные водотоки с временными водоемами, а нижние и устьевые части крупных долин стока в оз. Чунозеро — это болота со вторичными озерами. Местами на сухих склонах, а особенно в тундре, обычны бессточные озерки (до 1000 м<sup>2</sup>) и лужи.

Второй район (к западу от р. Чуна) имеет меньшие высоты и на значительной части перекрыт рыхлыми ледниково-аккумулятивными отложениями. Гидрологический облик определяют реки Чуна, Нявка и Мавра с большим перепадом уровня воды от паводка к межени, весьма быстрые, с береговыми валами на наклонных участках долин и с озерами, разливами, а также со старицами и вытянутыми болотами на надпойменной террасе горизонтальных частей долин. По берегам больших и средних озер, соединенных ручьями, обычны небольшие мезотрофные болота, переходящие в сплавины. Массивы олиготрофных болот в горизонтальных долинах. В Лапландском заповеднике практически отсутствуют маленькие озера-ламбы, столь типичные для таежной равнинной части региона. Берега средних и крупных озер либо, как было сказано, заболочены, либо образованы высокой ступенькой с кустарником и воронкой. Мелководий, пригодных для икрометания травяной лягушки, на озерах заповедника мы не нашли.

Из обследованных районов Карело-Кольского региона территория Лапландского заповедника испытывает наибольшее увлажнение, что в сочетании с относительно низкими летними температурами и минимальной продолжительностью солнечного сияния (табл. 5.1) обеспечивает максимум «приходной статьи» водного баланса (расчет величины испаряемости см. раздел 5.4). В то же время сток, дренаж и просачивание, естественные для территории с указанной геоморфологией, создают определенный дефицит надежных репродуктивных водоемов.

*Побережье Баренцева моря*, два сходных по геоморфологии участка (69° 00' с. ш., 35° 15' в. д., р-н Подпахта близ пос. Дальние Зеленцы и р. Воронья, и 68° 45' с. ш., 37° 15' в. д., р-ны р. Харловка и Семиостровье. Всего 137 км маршрутных ходов). Экспедиции 1991 и 1992 гг., совместно с Ф. Н. Шкляревичем и А. Е. Панариным.

Вся обследованная лента побережья — это хаотического вида низкогорье с беспорядочной направленностью скальных гряд и разломов, а также многочисленными проявлениями ледниковой и последующей морской денудации: долинами разного строения, ложбинами стока, цирками и пр.

Крупные озера с песчаным дном и конусами выноса ручьев, редкими поросшими осокой заболоченными участками мелководий. Берега образованы бугристой вороничной тундрой с крутой ступенькой к воде (следствие перепадов уровня воды и волнобоя), либо каменистые. Озера средней величины (дли-

на до 500 м) расположены в котловинах с пологим дном, часто имеют заболоченные берега и мелководья (подобие сплавин). Наиболее распространены малые мелководные озера с дном, покрытым снесенным сюда торфом. Характер берегов зависит от особенностей заполняемых озерами впадин, иногда они заболочены на том или ином протяжении.

Таблица 5.1. Средние многолетние значения некоторых климатических характеристик исследованных районов за период с мая по июль

Район	Среднемесячная температура воздуха, °С	Сумма осадков, мм	Разность между суммой осадков и испаряемостью, мм	Сумма часов солнечного сияния (фактическая):	
				среднемесячная	в среднем за сутки
Побережье Баренцева моря	6.2	156.3	18.3	215.8	7.0
Лапландия	9.4	190.2		193.4	6.2
Побережья Белого моря	10.0	169.2	1.5	302.6	9.8
Запад средней Карелии	12.1	172.0	-24.2	263.2	8.5
Южная Карелия	12.8	180.2	4.0	256.6	8.3

Примечание. Показатели рассчитаны по опубликованным данным наблюдений ближайших метеостанций и метеопостов не менее чем за 10-летние периоды

Реки не являются характерным элементом природной обстановки данного района, так как основной сток проходит по малым проточным системам. Крупные реки Воронья и Харловка, типично горные в условиях побережья, приурочены к разломам и практически не отложили аллювия. Иначе выглядят верховья короткой (около 4,5 км) реки Воятки. Протекая вскоре после истока из озера среди рыхлых отложений по дну обширной водосборной воронки, она и ее короткие притоки образовали старицы, разливы на окружающие луговые участки, оставили впадины на фрагментах надпойменной террасы. Другие редкие малые реки, текущие ступенчатыми долинами, имеют плесы, сходные по облику с малыми озерами. Ручьи достаточно разнообразны в зависимости от объема стока и характера долин. Из них крупные иногда образуют старицы и лужи-затоки, но чаще имеют врезанные русла, а мелкие заболочены на пологих и наклонных участках (подобие скрытых водотоков лесной зоны региона). Обилие воды, крайне медленное в условиях тундры накопление торфа обеспечили сплошное распространение мелких озерков и луж, длиной или диаметром от 5 до 30 м, с густой оторочкой из осок. Ими испещрены все высотные уровни и ландшафтные фации — от сухой лишайниково-вороничной бугристой тундры до узких сырых заболоченных долин и от скальных плато в глубине побережья до небольших приморских дюнных комплексов.

Болота тундры мелкозалежные, относятся к мелкобугристо-топяным, мелкобугристо-озерковым, редкокочковатым и др. подобным типам (Елина и др., 2000). Небольшие фрагменты таких болот найдены во многих отрицательных формах рельефа. Значительных по размерам массивов, сочетающих в себе бугристо-топяной, бугристо-озерковый, мелкокочковатый и др. комплексы, имеющих сухие гряды и пересекаемых ручьями, обнаружено немного.

Большинство малых водоемов тундры, помимо обычных путей снабжения водой, после схода снежного покрова еще какое-то время подпитывается за счет таяния мощных надувных снежников. Хотя осадков летом здесь не очень много, высокое значение величины водного баланса (табл. 5.1) позволяет думать о долговечности даже относительно небольших объемов воды.

## 5.2. Естественные репродуктивные водоемы и их использование в регионе

Если популяция лягушек «располагает» определенным набором водоемов разных типов, то количество кладок в скоплениях в каждом из них может в известной мере служить показателем степени предпочтения того или иного типа. Если же поселения локализуются в изолированных местообитаниях с единственным вариантом репродуктивного водоема, но отличными у каждого поселения (как это наблюдается на севере региона), то объемы скоплений кладок свидетельствуют о численности лягушек в таких поселениях, что также позволяет судить о значении водоемов разных типов в воспроизводстве популяций. С другой стороны, неиспользование казалось бы вполне пригодных с виду водоемов (имеющих нерестилища в других частях региона) говорит о стабильной безуспешности размножения в них в данных природных условиях.

Общепринятой схемы типологии естественных репродуктивных водоемов лягушек не существует, специалисты в лучшем случае ограничиваются простым их перечнем. В каждой местности, помимо существенно варьирующих размерных характеристик, они различаются: источниками водного питания (атмосферные осадки, поверхностный сток, грунтовые воды, связь с постоянными водоемами); характером дна (минеральное, торфяное, растительный опад и др.) и берегов; особенностями окружающей растительности (болото, лес того или иного породного состава, тундра, окультуренные земли и др.). Наконец, важное значение имеют положение на рельефе и ландшафтная приуроченность.

При характеристике мест икрометания в масштабах столь разнообразного по физико-географическим условиям региона, как Карело–Кольский, представляется логичным именно ландшафтный подход: выделение фаций, в которые «вписаны» малые объемы воды, являющиеся местами размножения лягушек (Кутенков и др., 1990; Кутенков, 1991а).

Сравнение приведенных в разделе 5.1 описаний гидрографии обследованных территорий показывает их определенную общность по набору ландшафтных фаций, содержащих небольшие объемы воды, т. е. сходство основных типов потенциальных репродуктивных водоемов. Это позволило провести анализ географической вариабельности степени использования общих для всех

районов репродуктивных станций. Кроме того, в трех из пяти обследованных районов обнаружены специфические для данной местности фауны, содержащие в себе временные или постоянные водоемы, служившие местами икротетания травяной лягушки.

При составлении таблицы 5.2 для территории заповедника «Кивач» использованы результаты наблюдений весной 1986 г., когда обследована наибольшая его площадь. Для западного участка побережья Кандалакшской губы Белого моря, помимо наших данных, обработаны сведения, предоставленные А. Е. Панариным. После недавних публикаций сведений о болотных экосистемах тундры Кольского п-ова (Елина и др., 2000, 2005) опубликованная ранее схема типологии репродуктивных водоемов побережья Баренцева моря и, частично, Лапландии (Kutenkov, 1996) была пересмотрена.

Анализ таблицы 5.2 показывает, во-первых, общую тенденцию сокращения численности репродуктивных группировок травяной лягушки с юга на север. Во-вторых, лишь в Южной Карелии занятыми оказываются все обнаруженные типы потенциальных репродуктивных водоемов, похожий их перечень дан для южной и центральной частей Финляндии (Naaranen, 1982). Однако к северу в отдельных их вариантах либо не найдено кладок икры вообще, либо их использовали малочисленные группировки или даже единичные пары лягушек. Исключение составляют лишь малые объемы в воды в долинах рек и озера среди болот.

Роль водоемов выделенных типов в воспроизводстве населения *R. temporaria* исследованных районов различна.

В заповеднике «Кивач» различия средних величин количества кладок в скоплениях в разных вариантах водоемов при попарном их сравнении достоверны в 12 случаях из 21 (Kutenkov, 1996). Наибольшей величины скопления кладок достигают в небольших водоемах в скальных депрессиях («бессточные в понижениях» в табл. 5.2), за ними следуют изолированные лужи в поймах рек и озерных котловинах. Близки по данному показателю мелководья рек и озер, однако вдоль берегов озер, образованных крутой ступенькой, икры обнаружено не было. Объемы скоплений кладок на болотах в среднем невелики, но, учитывая значительное количество болотных массивов на территории заповедника (для табл. 5.2 обработаны данные лишь по трем из них), следует констатировать их существенную роль в воспроизводстве населения лягушек данного района. Не меньшее распространение имеют обводненные понижения – лога и болотные леса (кóрбы), однако постоянных нерестилищ здесь непропорционально мало и количество нерестящихся лягушек на каждом из них, как правило, невелико. Исключение составляют болотные черноольшаники в грядовом рельефе, а также кóрбы, расположенные вблизи крупных озер.

Таблица 5.2. Использование репродуктивных водоемов травяной лягушкой в сходных ландшафтных фаунах исследованных территорий

Тип водоема	Заповедник	Заповедник	Побережья	Лапланд-	Побережье
-------------	------------	------------	-----------	----------	-----------

		«Кивач»	«Косто- мукшский»	Белого моря	ский запо- ведник	Баренцева моря
Мелководья озер	$n$	31	1	6	0	0
	$M \pm m$	$16.2 \pm 3.0$	1	$16.8 \pm 6.9$		
«Пойменные» у озер	$n$	42	0	5	7	13
	$M \pm m$	$36.3 \pm 8.6$		$11.1 \pm 4.9$	$1.9 \pm 0.6$	$5.0 \pm 0.8$
Мелководья рек	$n$	29	23	0	1	0
	$M \pm m$	$16.7 \pm 2.6$	$10.3 \pm 1.9$		1	
Пойменные у рек	$n$	22	8	2	8	22
	$M \pm m$	$33.4 \pm 7.0$	$20.5 \pm 8.4$	$9.5 (17; 2)$	$7.4 \pm 2.6$	$6.0 \pm 1.1$
На болотах	$n$	40	11	34	4	20
	$M \pm m$	$13.4 \pm 2.4$	$18.1 \pm 7.1$	$5.9 \pm 1.0$	$2.8 \pm 1.4$	$5.8 \pm 1.0$
Озерки на болотах	$n$	0*	18	28	4	2
	$M \pm m$		$14.6 \pm 3.8$	$9.9 \pm 2.8$	$6.3 \pm 2.2$	$5.0 (1; 9)$
Заболочен- ные водотоки	$n$	8	0	21	0	6
	$M \pm m$	$4.5 \pm 1.5$		$11.6 \pm 3.0$		$3.7 \pm 1.4$
Бессточные в понижениях	$n$	37	0	1	4	27
	$M \pm m$	$64.5 \pm 16.2$		8	$12.5 \pm 4.8$	$5.5 \pm 1.1$

Примечания. Количество обнаруженных нерестилищ в водоемах данного типа ( $n$ ) и количество кладок в одном месте откладки ( $M \pm m$ ); в скобках указано количество кладок на нерестилищах в малочисленных водоемах; 0 — кладок икры не обнаружено; \* — редкий для данного района тип водоема, кладки икры лягушки появляются не ежегодно и в малых количествах.

Из-за малого числа нерестилищ, которые удалось обнаружить в Костомукшском заповеднике, достоверных различий в числе кладок, приходящихся на одно нерестилище, в водоемах разных типов не оказалось. В этой части Карелии отчетливо выражена мозаичность населения вида, и отдельные урочища с достаточно широкой представленностью потенциальных репродуктивных стадий вообще не имели постоянных поселений травяных лягушек. Исключение составляет долина р. Каменной, где икра была найдена во всех пригодных, на взгляд наблюдателя, местах: на многочисленных мелководьях, в рытвинах и лужах в пойме, по берегам крупного залива близ истока из озера, в заболачивающихся старицах на пойменном лугу в обширном расширении и в других местах долины, по впадающим ручьям, на близлежащих грядово-мочажинных болотах. Всего по долине реки найдены 32 нерестилища травяной лягушки из 65 нерестилищ, обнаруженных на всей обследованной территории заповедника.

Практически отсутствовали поселения лягушек по берегам крупных и средних по размерам озер. Особенно показательна северная часть заповедника, где мелководья, «пойменные» водоемы и прибрежные обводненные болота нескольких обследованных озер с виду ничем не отличаются от интенсивно используемых лягушками в «Киваче», однако кладок икры здесь не нашли. В то же время вокруг упомянутого большого залива р. Каменной, внешне больше похожего на озеро, на мелководьях и в пойменных водоемах насчитали 50 и 87

кладок в разные годы. Нерестилища попадались далеко не на всех обводненных болотах, расположенных в стороне от озер. Кладки икры травяной лягушки отсутствовали также в многочисленных проточных и бессточных понижениях, содержащих весной эфемерные объемы воды. Единственным объяснением такой ситуации может быть отмеченная выше общая сухость этого района, обусловленная как отрицательным водным балансом (см. табл. 5.1), так и высокой проницаемостью песчаного грунта: многие временные водоемы, видимо, исчезают уже к началу лета.

Специфическим для данной территории типом потенциального репродуктивного водоема оказываются обширные озерки в плоских межзюзовых понижениях (рис. 5.1) и иногда глубокие озерки в скальных разломах. Их не много, но именно здесь найдены наиболее крупные скопления кладок икры травяной лягушки (в среднем 40,8 кладок на нерестилище,  $n = 4$ ).

На побережье Кандалакшской губы Белого моря и далее к северу региона лягушки практически не используют для икрометания мелководья рек. Очевидная причина — неустойчивый уровень и быстрое течение рек. При обилии на побережье моря грядово-мочажинных болот, репродуктивные скопления травяных лягушек образуются на них весьма редко: из указанных в таблице 5.2 тридцати четырех мест икрометания 31-но найдено всего на 5 болотах в окрестностях Порьей Губы. Та же ситуация и со вторичными озерками на болотах. Наиболее крупные скопления найдены в водоемах обоих типов на наклонных болотах южной экспозиции, тогда как при северной экспозиции или вершинном положении на рельефе эти станции лягушек почти не привлекают. Только на восточном, более гористом, побережье обнаружены многочисленные места икрометания в широко представленных здесь заболоченных водотоках по склонам и долинам; для более плавного рельефа о. Великого и Ковдского п-ова данные ландшафтные фации не свойственны. Нерестилища в прибрежной части озер, напротив, обнаружены в котловинах на западном обследованном участке Кандалакшской губы.



Рис. 5.1. Заболоченное понижение среди флювио-гляциальных песчаных гряд. Костомукшский заповедник. Место икротетания травяной лягушки.

В целом, более расчлененный рельеф восточного побережья способствует большему разнообразию и запасу репродуктивных стадий, и как количество репродуктивных группировок вида, так и численность составляющих их особей здесь гораздо выше, чем на западном участке. Так, если вокруг Порьей Губы мы в 22 местах нереста насчитали 79 нерестилиц и учли 1152 кладки икры травяной лягушки, то при обследовании соизмеримой, если не большей, территории западного участка эти числа составили, соответственно, 21 место, 25 нерестилиц и всего 178 кладок в сумме.

На обоих участках побережья специфические типы потенциальных репродуктивных водоемов обнаружены на днищах бывших лагун и небольших морских заливов, вышедших из-под воздействия морской воды. Теперь это заболоченные, с временными водотоками и лужами разной величины горизонтальные понижения у моря. В восьми нерестилицах в водоемах этого типа мы насчитали в среднем 49,6 кладок при вариации от 2 до 250(!) штук в одном скоплении.

В Лапландии, помимо уже отмеченной тенденции «выпадения» из списка нерестовых водоемов речных мелководий, лягушки не используют еще три типа потенциальных репродуктивных угодий: открытые мелководья озер, мочажины широко представленных наклонных и верховых болот вдали от постоянных водоемов и нечастые здесь пологие скрытопроточные ложбины среди леса. Лужи в малых бессточных понижениях используются исключительно редко и

только в лесном поясе, в озерах среди тундры икры не найдено. Более крупных обводненных депрессий (до 2400 м<sup>2</sup>) обнаружено всего две, это были соседствующие термокарстовые воронки близ небольшой черной ламбы к северу от усадьбы заповедника. Здесь были найдены три нерестилища с 3, 11 и 26 кладками.

Большая часть кладок икры (63% от найденных 342 шт.) найдена на нерестилищах двух участков. Первый из них — это долина Кокоринского ручья в его нижнем течении и устье, где в аапа- и бугристо-озерковых болотных комплексах насчитали 51 кладку. Второй — широкая горизонтальная долина по правому берегу р. Чуна в 8 км от ее устья. Здесь на протяжении 1,5 км долины обнаружены 6 репродуктивных водоемов травяной лягушки четырех типов. За исключением пересыхающего русла небольшого ручья, всё это бывшие или существующие старицы. Первые представляют собой поросшие сосной узкие и длинные олиготрофные болота, болота с остаточными озерами или небольшие глубокие озера в рывинах. Существующие старицы образуют параллельные протяженные дуги из цепочек глубоких узких водоемов среди мезоевтрофного болота. В этих водных образованиях найдено 166 кладок икры, однако 125 из них к моменту нашего посещения обсохли и все эмбрионы или едва выклюнувшиеся головастики погибли.

Большинство других мест икрометания травяной лягушки в Лапландии содержали от одной до нескольких кладок, во всяком случае в год, когда мы их обследовали. Возможно, на численности отдельных поселений лягушек сказались условия экстремально морозной зимы 1984/85 г., случившейся по всему Карело-Кольскому краю перед нашим посещением заповедника. Так, по устному сообщению сотрудника заповедника Г. Д. Катаева, в заболоченном заливчике в нижней трети течения р. Нявка он однажды обнаружил скопление из не менее чем 20 кладок икры. Мы же нашли там всего одну кладку, и это был единственный действующий репродуктивный водоем данного типа из нескольких обследованных (табл. 5.2). Возможны и другие, пока неясные причины выборочного снижения численности репродуктивных группировок вида в 1986 г.

В пределах обследованного района специфических, свойственных лишь данной территории вариантов водоемов не оказалось. На их роль могли бы претендовать две упомянутые выше заболоченные термокарстовые воронки, содержавшие относительно крупные скопления кладок. Однако то, что подобные образования встречаются здесь единично и не являются характерными лишь для данного геоморфологического комплекса, позволяет считать их подходящими под определение «водоемы в бессточных понижениях рельефа».

В условиях среднегорья Лапландии в наибольшей степени выражена изоляция поселений травяной лягушки километрами незаселенных ею пространств — даже в пределах обширных лесистых долин со сложным рельефом и разнообразными малыми водоемами. Причины явления не всегда ясны, и повсеместное распространение проницаемых для воды рыхлых четвертичных отложений лишь одна из них.

На побережье Баренцева моря при определенном разнообразии обводненных ландшафтных фаций количественно доминирует фактически один тип репродуктивных водоемов — озерки, они же малые бессточные понижения. В горной тундре, каковой по физико-географической сути является лента побережья, они везде одинаковы: округлая среди вороничной тундры (рис. 5.2) или бесформенная во фрагментах мелкокочковых болот лужа с осокой вдоль берега. Многие из них идентичны распространенным в горнотундровых урочищах Лапландского заповедника. На мелководьях озер лягушки не нерестятся, немногочисленные кладки икры обнаружены лишь в изолированных лужах редких заболоченных участков низких берегов («пойменные» у озер в табл. 5.2). То же относится и к обследованным участкам рек Харловка (10 км правого берега) и Малая Харловка (1 км): в таких же стациях найдено всего 2 нерестилища с 2-мя и 1-ой кладками. Иное — маленькая и короткая р. Воятка, по долине которой обнаружены многочисленные объемы воды в разнообразных микростациях. На мелководьях речки икры также не найдено, но 19 пойменных водоемов имели нерестилища, содержавшие до 18 кладок.

Значительных по размерам характерных для тундры болотных массивов с многочисленными кладками икры, сосредоточенными в 22 нерестилищах, найдено всего два (табл. 5.2).



Рис. 5.2. Озерко-«блюдец» среди воронично-лишайниковой тундры. Побережье Баренцева моря в р-не Подпахта близ р. Воронья. Место икрометания травяной лягушки.

Специфическими для данного района местами размножения травяной лягушки являются небольшие, до 200 м в диаметре, горные цирки-кары, заполненные бугристо-озерково-топяными болотами (рис. 5.3.).

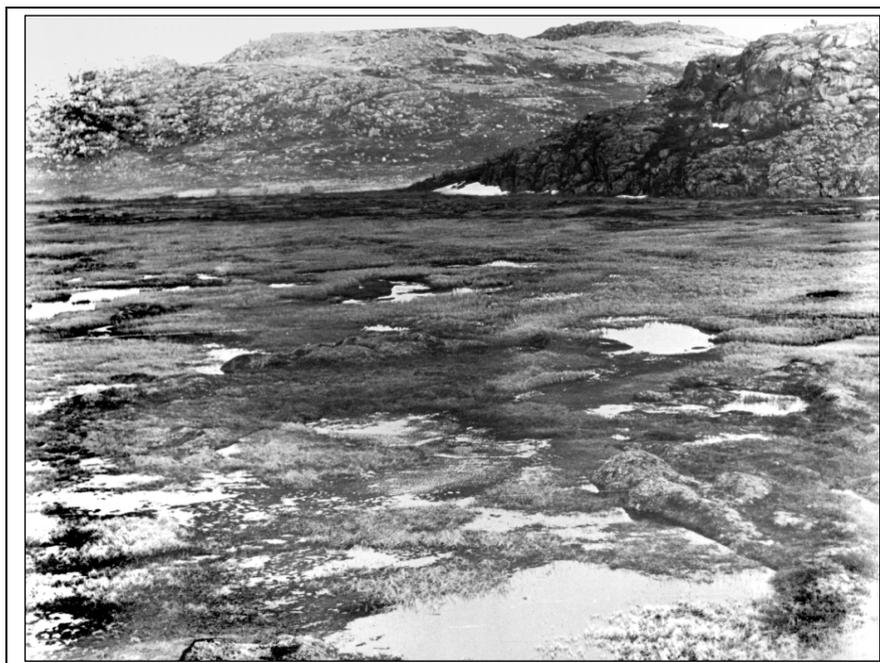


Рис. 5.3. Заболоченный горный цирк, вид на правый край и бровку устья. Побережье Баренцева моря в р-не Подпахта близ р. Воронья. Место икрометания травяной лягушки.

Эти болота отчасти напоминали грядово-озерковые комплексы на склонах побережья Порьей Губы, но только строением, а не ландшафтной приуроченностью. Были найдены всего три таких цирка, кладки икры сосчитали в двух из них. Среднее количество кладок в пяти обнаруженных скоплениях было  $14,6 \pm 4,2$  и достоверно отличалось от такового в лужах у озер, в лужах ступенчатых заболоченных долин стока, горизонтальных долинах и на болотах. В принципе, данную ландшафтную фацию вполне можно было отнести и к «зональным» болотам тундры, тогда среднее количество кладок на одно болотное нерестилище составило бы  $7,5 \pm 1,3$  (ср. табл. 5.2). Однако как форма каровых котловин, так и свойства заполняющих их до бровки устья болотных массивов: глубокая залежь, обилие и значительная глубина озерков, — заставляет считать такие образования уникальными и специфическими для побережья Баренцева моря. Своеобразной, в определенной степени, является и водосборная воронка р. Воятки, имеющая диаметр около 1 км (рис. 5.4). Только в этой округлой долине, заполненной рыхлыми отложениями и поросшей луговой растительностью и березовым криволесьем, обнаружены старицы в пойме и на надпойменной террасе реки (рис. 5.5).



Рис. 5.4. Водосборная воронка в верхнем течении р. Воятка. Побережье Баренцева моря в р-не Семи Островов.



Рис. 5.5. Старица р. Воятка во впадине водосборной воронки, изображенной на рис. 5.4.

Это было единственное такое урочище на обследованных 22 км побережья, и всего на 1,5 км течения Воятки в этой впадине найдены почти 60% кладок икры от суммарного их количества во всех приуроченных к рекам нерестилищах ( всего обследовано около 15 км береговой линии рек).

В итоге можно констатировать наличие двух ведущих тенденций в характере использования естественных водоемов в качестве репродуктивных в пределах Карело-Кольского края. Первая заключается в уменьшении с юга на север

роли речных заводей, мелководий озер, а также мочажин господствующих в данном районе типов больших болотных массивов.

Что касается рек Севера, то указанная причина снижения количества размножающихся по их берегам лягушек часто состоит в особенностях гидрологического режима: переполненные и разлившиеся весной, они затем быстро теряют воду, а головастики, вынужденные покидать обсыхающие мелководья с водной растительностью, оказались бы в открытой воде, где неминуемо погибли. Река Каменная в Костомукшском заповеднике, питаемая большим озером, столь существенных перепадов уровня по ходу лета обычно не испытывает, и лягушки используют все пригодные для нереста места в ее долине. Однако в чрезмерные по количеству зимних атмосферных осадков годы, как например в 1988–1989 гг., вся икра, отложенная в заливчиках и на мелководьях этой реки, при растущем паводке оказалась снесена течением.

Объяснить ситуацию с озерами сложнее. Причины явного избегания лягушками потенциальных репродуктивных водоемов побережий северных озер, особенно поросших осокой мелководий и заливов (Западно-Карельская возвышенность, Лапландия, побережье Баренцева моря), не вполне ясны.

Роль болот неоднозначна. Расположенные на равнинных поверхностях обширные массивы с грядово-мочажинными комплексами в северо-таежной подзоне перестают обеспечивать необходимый уровень воспроизводства популяций лягушек, и репродуктивные группировки здесь крайне малочисленны или отсутствуют (Костомукшский заповедник, западный участок побережья Белого моря, Лапландия). Тенденция, помимо исследованного региона, прослеживается к северу от 63° с. ш. в Швеции (Elmberg, 1978) и в Архангельской обл. (Корнеева и др., 1984). Одна из причин отсутствия нерестилищ в грядово-мочажинных комплексах состоит в особых свойствах мочажин как временных водоемов. Видимо, мелкие мочажины с черным дном (пленка микрофитов), вода в которых вдобавок недолговечна, в течение полярного дня прогреваются до летальных для головастиков температур. Торфяная толща под более глубокими водоемами таких болотных комплексов может промерзнуть в отдельные холодные зимы, что ведет к гибели зимующих в них взрослых животных. В итоге постоянных, самовоспроизводящихся поселений травяной лягушки в данных урочищах не оказывается. Однако такие же с виду, но расположенные в комплексе с другими типами действующих репродуктивных водоемов болота имеют устойчивые репродуктивные группировки вида. Наиболее яркий тому пример — описанный выше участок долины р. Чуны в Лапландском заповеднике. В подобных случаях сочетаний нерестилищ разных типов и при наличии поблизости надежного зимовального водоема происходит ежегодная «подпитка» болотных репродуктивных группировок лягушек за счет других, но они в отдельные годы, иногда часто, «работают» вхолостую.

Иное — вторичные и, реже, остаточные озера на грядово-озерных болотных комплексах, характерных для северотаежной подзоны. Глубокие, часто имеющие сплавины и заросшие гигрофитами мелководья, иногда проточные,

они представляют собой весьма надежные репродуктивные и, наверняка, зимовочные станции в условиях значительной удаленности от больших рек и озер.

Вторая выявленная для северотаежного и тундрового биомов региона особенность использования потенциальных репродуктивных водоемов такова, что наиболее благоприятные гидрологические, микроклиматические и биотические условия для размножения травяной лягушки часто складываются в уникальных, свойственных только данному району ландшафтных фациях. Суммарная поверхность водного зеркала приуроченных к таким местам водоемов всегда крайне незначительна по сравнению с обилием потенциальных репродуктивных станций любого другого типа, однако среднее количество кладок, обнаруживаемое в одном скоплении в этих местах, обычно в два и более раз превышает таковое в водоемах любых других типов.

### 5.3. Последствия хозяйственной деятельности

По характеру и силе воздействия на репродуктивные станции земноводных последствия хозяйственной деятельности можно подразделить на две группы. В первую входят факторы, действие которых вызывает разрушающий или губительный в результате загрязнения эффект: водоемы исчезают или становятся непригодными для размножения. Сведения о такого рода воздействиях содержатся в большинстве публикаций о сокращающихся популяциях земноводных (Кузьмин, 1995). В пределах исследованного региона зоны с последствиями радикального воздействия невелики (см. главу 1). Вторая группа факторов — это все формы хозяйственной деятельности, ведущие к той или иной степени трансформации естественных экосистем, но не вносящие кардинальных негативных изменений в среду обитания лягушек. Мы исследовали вторую группу воздействий. Основной объем информации получен на территории заповедника «Кивач» и его охранный зоны, где нашли проявление почти все анализируемые ниже формы антропогенного воздействия.

Сведение леса имеет следствием увеличение влажности почв в результате прекращения транспирации древостоем (Пьявченко и др, 1980). Возрастает инсоляция, повышается температура поверхности почвы и приземного слоя воздуха. Лесовозная техника создает колеи и рытвины, заполняемые водой. В Карелии это в первую очередь касается лесов, произрастающих на глинистых почвах озерно–ледниковых равнин. Мы наблюдали, как единичные кладки икры травяной лягушки появились в луже на вырубке среди такого леса уже на второй год.

Прорубка просек при лесоустройстве и прокладке ЛЭП также приводит к осветлению, возникают те же колеи и рытвины. Однако, если заготовки леса ведутся преимущественно в насаждениях по сухим площадям, то просеки проходят по всем видам ландшафтных фаций. В мягком грунте болот и скрытопроточных логов колеи и даже тропы зачастую оказываются ниже уровня грунтовых вод, а освещенность и температура на просеках выше, чем в незатронутых участках тех же выделов. В пределах заповедника на просеках ЛЭП в тех ме-

стах, где они пересекают переувлажненные лога, плотность кладок на единицу площади водного зеркала оказывалась в сотни раз больше, чем в водоемах этого типа под пологом леса (Кутенков, 1990).

Прокладка дорог сопровождается сооружением насыпей, подпруживающих поверхностный сток, и кюветов. В условиях гумидного климата региона вдоль дорог возникают водоемы с достаточно длительным временем существования. Карьеры, где добывают песок и другие строительные материалы, в отдельных случаях становятся со временем чем-то вроде обширных луж в плоских межозовых понижениях на территории Костомукшского заповедника. В заповеднике «Кивач» и его окрестностях перечисленные водоемы используются для икрометания значительными по численности группировками лягушек.

Общим для перечисленных форм хозяйственной деятельности является сведение или существенное прореживание леса и, как побочный эффект, создание новых или расширение и углубление имевшихся объемов воды.

Существенно преобразующей среду обитания земноводных деятельностью является мелиорация. После завершения устройства дренажа на болотах и заболоченных лугах естественные водоемы любого объема исчезают, лягушки остаются без репродуктивных станций. При своевременном уходе за дренажем и интенсивном использовании осушенной территории их поселения исчезают из столь радикально преобразованных экосистем (Пикулик, 1985; Sinsch, 1978 и мн. др.). Однако в отсутствие такового уже через два-три года в них формируются станции размножения, близкие к оптимальным, и численность лягушек может заметно возрасти по сравнению с немелиорируемыми площадями (Куранова, 1981). В Карелии на осушенных участках либо дают вырасти лесу, либо устраивают сенокосы. При отсутствии должного ухода за дренажными системами канавы заплывают, начинается вторичное заболачивание прилежащих участков. В обоих случаях возникают близкие к оптимальным станции размножения — глубокие искусственные водоемы, — и количество лягушек, использующих их для откладки икры, становится заметно выше, чем до мелиорации (Кутенков, 1990). В водоемах данного типа среднее количество кладок, приходящихся на одно нерестилище, составило в 1986 г.  $70,8 \pm 21,9$  шт., т. е. больше, чем в любых других (ср. табл. 5.2; различия с пятью из семи типов водоемов статистически достоверны).

Способность бурых лягушек быстро осваивать вновь образованные искусственные водоемы хорошо известна (Ищенко, 1978; Heimer, 1981; Гаранин, 1983 и др.), особенно в условиях сплошного хозяйственного освоения территорий Западной Европы. Однако и в заповеднике «Кивач», при несомненном обилии естественных репродуктивных станций, складывается подобная же картина: на обследованной площади заповедника и ближайших окрестностей в общем запасе используемых репродуктивных водоемов антропогенные составляли 1% по площади водного зеркала, но в них размножалось не менее 11% населения травяной лягушки (Кутенков, 1990).

В других частях Карело-Кольского края специальных систематических исследований не проводили, но приведенные ниже примеры позволяют допу-

стить универсальность выявленной закономерности. Расположенный в 60 км к юго-западу от «Кивача» водораздел между Сямозером и крупной рекой Шуей представляет сложный в геоморфологическом отношении и широко освоенный район южной Карелии. Здесь удалось найти те же типы репродуктивных станций, что указаны для «Кивача», кроме луж в скальных депрессиях, пойменных водоемов и мелководий реки (полноводная Шуя течет в этом районе по рыхлым отложениям, имеет врезанное русло и не образует порогов и перекатов). Обследование этой территории провели в начале июля 1986 г. (большую помощь в организации экскурсии оказал геолог А. Ф. Горошко). Использование водоемов в качестве репродуктивных оценивали по наличию в них личинок травяной лягушки. Судя по обилию головастиков, зарастающие мелиоративные каналы по краям окультуренных сенокосов и глубокие лужи в кюветах и у насыпей дорог — наиболее продуктивные варианты потенциальных репродуктивных водоемов данного района. В рассказе о водоемах Костомукшского заповедника был упомянут его участок, где на мелководьях обследованных озер не обнаружено кладок икры *R. temporaria* (раздел 5.2). Однако там же есть заброшенные поля с остатками старинной мелиоративной системы, в которой в июне 1987 г. мы нашли множество ее личинок. На восточном побережье Белого моря Ф. Н. Шкляревич показал нерестилища травяной лягушки на территории бывшей поморской деревни Порья Губа, ежегодное количество кладок в которых было не ниже, чем в подавляющем большинстве естественных водоемов этого района. Наконец, по наблюдениям О. А. Макаровой, в Лапландском заповеднике в канавах и глубоких лужах на территории двух удаленных друг от друга маленьких «хуторах» насчитывалось по 50–100 кладок икры на одно нерестилище (ср. табл. 5.2).

Совершенно иной формой воздействия является гидростроительство, в результате которого перераспределение водных потоков не ведет к принципиальному изменению свойственной региону в целом гидрологической обстановки, меняются лишь размерные характеристики постоянных водных систем в конкретном подвергнувшемся воздействию районе. Одни становятся более полноводными, включая превратившиеся в водохранилища озера, иногда со всплывшими торфяниками у берегов. Другие мелеют, и прибрежные участки дна со всевозможными углублениями обнажаются. Здесь возникают многочисленные потенциальные репродуктивные водоемы, относимые по нашей схеме к мелководьям и пойменным. Таким образом, возникшие как побочный результат хозяйственной деятельности, эти малые объемы воды по многим характеристикам стоят ближе к разряду естественных.

Одна из таких обмелевших водных систем, состоящая из двух озер и р. Суна, пересекает заповедник «Кивач». В 30 км выше по течению река перекрыта плотиной, ежегодная подача воды через которую для целей лесосплава была прекращена с 1974 г., что привело к снижению среднего уровня воды в системе примерно на 1 м. В первые годы новая береговая полоса представляла собой чередование безжизненных завалуненных, глинистых, реже скальных или песчано-галечных участков бывшего дна, часто сопровождаемых мелководьями и

изолированными объемами воды разного размера с минеральным дном. Первые кладки икры травяной лягушки по реке, в весьма ограниченном количестве, мы стали находить с 1977 г. Однако развитие гигро- и гидрофитов шло на мелководьях в относительно быстром темпе, создавая все более хорошие защитные условия для развивающихся личинок, и уже к началу 80-х гг. вдоль русла сложилась современная система репродуктивных станций вида («мелководья рек» и «пойменные у рек» в табл. 5.2). В другом случае на семикилометровой полосе берега мыса, вдающегося в большое озеро Сундозеро данной водной системы, в 1983 г. обнаружили всего два нерестилища с 50 отложенными кладками икры. Водоемы остальной части становились пригодными для размножения лягушек также по мере зарастания их водной и околоводной растительностью: 1991 г. — 165 кладок в восьми, 1999 г. — 563 кладки не менее чем в 30 местах нереста.

В итоге можно констатировать, что в тех масштабах и при том качестве, в каких велась и ведется в регионе хозяйственная деятельность, она оказывает положительное влияние на состояние популяций травяной лягушки благодаря побочному эффекту от создания оптимальных репродуктивных станций. Однако со временем ситуация изменяется и в негативную сторону.

В естественной обстановке относительная стабильность характеристик репродуктивных водоемов сохраняется десятилетиями. Количество мест нереста травяной лягушки в естественных водоемах на территории заповедника «Кивач» практически не менялось на протяжении более 25 лет наших наблюдений и лишь в малых объемах воды, используемых случайными парами молодых животных, икрометание фиксировали нерегулярно. Иное — искусственные водоемы: неизбежным следствием указанных нарушений местообитаний оказывается инициация сукцессий растительности в сторону восстановления прежнего облика фитоценоза. В изученных условиях процесс идет по двум направлениям: а) заболачивание и б) образование дернины и зарастание кустарником.

Основным агентом заболачивания являются сфагновые мхи. Обладая одним из самых высоких показателей интенсивности транспирации среди растений — до 0,64 г воды на 1 г зеленой массы в час (Бейдеман, 1983), — они переводят в атмосферу объемы воды, значительно превышающие масштабы физического испарения. Сокращение времени существования, прогрессирующее уменьшение площади водного зеркала вследствие разрастания сфагнов, а на открытых местах и поросли видов ив (интенсивность транспирации также до 0,64 г на 1 г в час), негативные изменения химического состава воды (закисление в результате жизнедеятельности сфагновых мхов и заражение сероводородом при разложении детрита) с годами все более снижают успешность размножения лягушек в таких водоемах. Искусственные углубления, устроенные на суходолах по глинистому грунту, довольно быстро подвергаются зарастанию травянистой растительностью и кустарником ив с образованием почвы и дернины, с каждым вегетационным сезоном все глубже спускающейся по склонам ко дну. В этом случае к потере воды при транспирации добавляется и ее капиллярное всасывание с последующим испарением. Оно настолько интенсивно, что даже из глубоких покрытых дерниной канав вода полностью исчезает уже к концу мая, а с

годами и в считанные дни после снеготаяния (о двух таких водоемах в придорожных кюветах было рассказано в разделе 3.1).

С этими явлениями мы столкнулись в процессе исследования размножения в неоднократно упоминаемой контрольной группировке лягушек в заповеднике «Кивач». На части занимаемой ею ныне территории в 50-е годы прошлого века была устроена дренажная система с целью осушения заболоченного луга. Ухода за ней не было, и к началу наших работ (1980 г.) мелиоративная система представляла собой многочисленные разветвленные водоемы, в которых располагалась значительная часть нерестилищ группировки (см. раздел 3.1), несколько мест откладки икры существовали неподалеку в канавах вдоль шоссе (см. рис. 3.3 В). Во всех водоемах этого участка, включая расположенные в лесу, продолжался процесс вторичного заболачивания и зарастания, но 7 из них, привлекавшие поначалу многих лягушек (до половины самок, если брать только этот участок), с определенного момента все менее отвечали каким-то условиям и к настоящему времени 5 из них прекратили свое существование. Хронология событий приведена в таблице 5.3.

Таблица 5.3. Динамика икрометания травяной лягушки в 7 покинутых со временем нерестилищах на части занимаемой контрольной группировкой территории

Годы	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986*	1987	1988*	1989	1990
Доля кладок, отложенных в 7 водоемов, %	25.1	13.7	47.5	19.8	28.9	49.2	16.7	8.9	38.8	0	32.5
Количество этих водоемов, использованных лягушками	5	6	7	4	3	6	7	3	3	0	1

Годы	1991*	1992*	1993	1994*	1995	1996	1997	1998	1999*
Доля кладок, отложенных в 7 водоемов, %	18.8	4.9	5.1	1.3	1.5	0.2	0.8	3.4	0.2
Количество этих водоемов, использованных лягушками	3	2	2	2	2	1	1	1	1

Примечание. \* — годы, когда в очередном нерестилище икра была обнаружена в последний раз.

В период до 1990 г. изменения и количества используемых водоемов, и относительной доли кладок в них отражают меняющееся год от года распределение самок по нерестилищам участка, затем использование данной группы водоемов постепенно сошло на нет. Следует добавить, что удалось проследить снижение интенсивности использования отдельных водоемов, а затем и их исчезновение по окрайке не затронутого дренажем верхового болота к востоку от этого участка (см. рис. 3.3 В). В южной его части в 1983 г. было сосредоточено 59% всех кладок, обнаруженных на болоте, через 7 лет всего 20%, а в последний раз икра здесь была найдена в 1994 г. (1%). В настоящее время на месте

этих луж располагается поросший тростником край сфагнового купола болота. Подобный процесс, но не столь ярко выраженный, замечен для окраек и некоторых других облесенных болотных массивов.

#### 5.4. Свойства репродуктивных водоемов

Главным показателем качества репродуктивного водоема служит, безусловно, тот вклад, который он вносит в численность новой генерации лягушек. Этот вклад тем больше, чем выше в нем выживаемость на всех стадиях развития, от яйца до сеголетка. Можно предположить, что основными слагаемыми качества водоема, имеющими первостепенное значение, будут: а) температурный режим; б) химия воды; в) обилие хищников; г) его долговечность и д) характер берегов и окружения. Имеет значение и кормность, однако в малых объемах воды естественного происхождения личинки лягушек обеспечены кормом, как правило, в достатке.

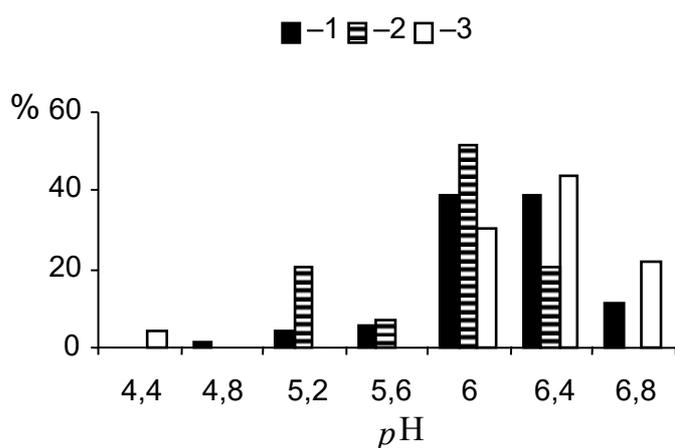
*Температурный режим.* Следствием различий температурного режима водоемов оказывается сложившееся соотношение численности размножающихся в них группировок. Так, уже в южной Карелии при обилии лесных слабопроточных понижений – логов доля населения лягушек, использующих их для икрометания, оказывается весьма низкой, а в средней Карелии размножения в них не происходит (табл. 5.2). По нашим многолетним наблюдениям в заповеднике «Кивач», такие водоемы, хорошо освещенные весной, уже к концу июня оказываются сплошь затененными распутившейся листвой, вода в них не прогревается и головастики, вылупившиеся из отложенной в этих местах икры, заметно отстают в развитии по сравнению с личинками, обитающими в прогреваемых водоемах. Напротив, в расположенных на открытых местах искусственных объемах воды зафиксированы максимальные по численности брачные скопления (см. раздел 5.3).

*Химический состав воды.* Обзор довольно обширной литературы, посвященной влиянию химического состава воды на выживаемость и развитие яиц, эмбрионов и личинок земноводных, позволяет сделать следующие выводы. В незагрязненных промышленными и хозяйственно-бытовыми сточными водами водоемах основным по производимому эффекту химическим фактором является кислотность (см., например, обзор: Freda, 1986). Основными источниками закисления являются органические (гуминовые) кислоты — естественные продукты разложения органики, а также продукты жизнедеятельности сфагновых мхов, при диссоциации которых образуются ионы водорода. Наиболее кислую часть спектра представляет вода болот и других водоемов с присутствием сфагнов, где значения  $pH$  существенно зависят от видового состава и обилия этих растений в данном участке водоема (Елина и др., 1984). Чем выше кислотность (чем ниже  $pH$ ), тем ниже оплодотворяемость икры за счет подавления подвижности и гибели сперматозоидов (Schlichter, 1981). При низких значениях  $pH$  в природных водоемах увеличивается концентрация токсичных свободных ионов некоторых элементов и органических оснований, что ведет к целому ря-

ду негативных эффектов. Повышается смертность и развиваются аномалии у эмбрионов и личинок на ранних стадиях развития, замедляется эмбриональное и личиночное развитие, уменьшаются размеры сеголеток при метаморфозе (Andrén, Nilson, 1988; Räsänen et al., 2002).

По мере роста и развития личинок их смертность при тех же значениях  $pH$  закономерно снижается. В экспериментах негативное влияние гуминовых кислот на оплодотворение икры, выживание и развитие эмбрионов оказалось сильнее, чем неорганических при тех же значениях  $pH$ . Критическим для выживания эмбрионов многих видов *Anura* является уровень  $pH = 4,5$  (Leuren et al., 1986). В природных водоемах на неоплодотворенных (не активированных) икринках поселяются низшие грибы (сем. *Saprolegniaceae*, пор. *Oomycetes*), что сопровождается появлением белого налета на желточных оболочках яйца. Наличие таких мутных оболочек и количество «зараженных» кладок служат показателем масштабов смертности яиц на данном участке водоема (Cooke, 1975 a).

В процессе наших работ значение  $pH$  определяли колориметрическим методом с использованием стандартного набора Алямовского. Измерения проводили на водоемах в заповедниках «Кивач» и Костомукшском, на западном побережье Кандалакшской губы Белого моря эту работу проделал А. Е. Панарин. Небольшое количество определений кислотности сделано также в пробах из водоемов Лапландского заповедника. На некоторых нерестилищах первых двух районов подсчитывали долю кладок икры, зараженных сапролегниевыми грибами в пропорции от 50% до 100% икринок в одной кладке. Обнаружено, что доля кладок икры травяной лягушки, в которых часть икринок погибла, тем больше, чем ниже  $pH$  в местах их расположения:  $r = -0,72$ ,  $p < 0,001$  в диапазоне  $pH$  от 5,0 до 6,8 (Кутенков и др., 1990). На Соловецких о-вах в Белом море, где измеренный диапазон кислотности репродуктивных водоемов вида составил 4,5–7,0, зависимость смертности яиц и эмбрионов от этого фактора еще выше,  $r = -0,96$  (Сурова, 2001). Разброс потенциальных репродуктивных водоемов по показателю  $pH$  во всех районах шире, чем реально используемых травяными лягушками за счет избегания ими сильно закисленных объемов воды ( $pH = 3,5-4,9$ ). В заповеднике «Кивач» 90% всех обследованных нерестилищ имели кислотность в диапазоне 5,9–7,0, в Кандалакшском таких было 22 из 23 обследованных, а в Лапландском в указанный диапазон попали все 12 нерестилищ, кислотность воды в которых определена. В Костомукшском заповеднике в



связи с повсеместным распространением болот все исследованные водоемы имели слабокислую реакцию ( $pH$  не выше 6,6), и большинство пунктов, где происходил нерест, оказывались относительно более кислыми, чем в других частях региона (рис. 5.6).

Рис. 5.6. Распределение репродуктивных водоемов травяной лягушки по степени кислотности воды в период икрометания. Районы, в скобках — число водоемов с измеренным  $pH$ : 1 — заповедник «Кивач» (72); 2 — заповедник Костомукшский (29); 3 — западное побережье Кандалакшской губы Белого моря (23, данные А. Е. Панарины). По оси абсцисс — средние значения интервалов  $pH$ , по оси ординат — доля водоемов от числа исследованных на данной территории.

Экспериментально доказано, что сенсорная кожная чувствительность травяной лягушки недостаточно высока для избегания закисленных водных масс с  $pH$  от 4,0 и выше (Мантейфель, 1991). Тем не менее эта лягушка выбирает для нереста менее кислые, по сравнению, например, с остромордой лягушкой *R. arvalis*, водоемы из имеющихся в данной местности (Strijbosch, 1979; Leuren et al., 1986). То же отмечено и для южной Карелии (Кутенков и др., 1990). На севере Швеции в окрестностях г. Умеа по не систематическим данным Й. Елмберга (Elmberg, 1978) более крупные репродуктивные группировки травяной лягушки используют для икрометания водоемы с менее кислой водой.

Исследователями обнаружены наследственные популяционные различия по устойчивости эмбрионов и головастиков лягушек к кислотности воды: потомство группировок, традиционно использующих более закисленные репродуктивные станции, в лабораторных опытах оказывались более устойчивым к воздействию низких уровней  $pH$ , чем личинки, родители которых постоянно размножались в водоемах с нейтральной реакцией (Pierce, Harvey, 1987; Andr en, Nilson, 1988). Это позволяет предположить наличие частичной адаптации к спектру химии водоемов, представленных на определенной территории, когда неиспользование наиболее кислых объемов воды можно рассматривать как следствие естественного отбора: исчезновение или значительное сокращение группировок лягушек, безуспешно размножавшихся в относительно более «кислых» водоемах (Leuren et al., 1986). В других же условиях, при которых ежегодная смертность под действием химических факторов невелика благодаря указанной адаптации, количество животных, постоянно размножающихся в различных по кислотности водоемах, не зависит от их химизма.

В то же время приведенные выше факты говорят о том, что лягушки не способны активно выбирать наиболее благоприятные по химическому составу участки *внутри* конкретных водоемов. В сильно закисленных, со сфагновыми подушками, частях отдельных луж в скальных депрессиях и на болотах «Кивача» ( $pH$  4,5 и менее) ежегодно гибла вся отложенная сюда икра, однако такие места часто оказывались по соседству с более благоприятными в этом плане участками, где и нерестилась та или иная часть группировки. Похожие случаи отмечены также для болот северной Англии (Aston et al., 1987).

Другие гидрохимические показатели в диапазонах, обнаруженных в природных водоемах, не имеют значения при выборе лягушками мест для икрометания. Первым это предположил Р. М. Сэвидж (Savage, 1935, 1961). Обнаружив некоторые статистически значимые различия в химическом составе воды в лужах, используемых или не используемых травяной лягушкой для икрометания,

он, тем не менее, усомнился в том, что химия водоемов имеет прямое воздействие на поведение лягушек. Впоследствии, с применением современных методов обработки данных, это было вполне подтверждено (Strijbosch, 1979; Marnell, 1998). В отсутствие сильного сельскохозяйственного загрязнения азотными основаниями незначительное увеличение концентрации нитратов в репродуктивных водоемах не сказывается сколько-нибудь существенно на судьбе личинок *R. temporaria* в Скадинавии (Johansson et al., 2001).

Остаются не вполне объяснимыми обнаруженные нами редкие факты поголовного и почти одновременного исчезновения головастика в отдельных относительно крупных и надежных, ежегодно используемых для икрометания водоемах в «Киваче». Эти водоемы находились под нашим вниманием долгое время, и развитие личинок в них обычно проходило успешно, завершаясь выходом значительного количества сеголеток. Однако в отдельные годы головастики не удавалось в них найти уже в начале июня, причем повальная и быстрая их гибель исключала вероятность воздействия хищников в качестве основной причины, но позволяла предположить в качестве таковой действие химического фактора. Всего такие случаи происходили с восемью пойменными и двумя искусственными водоемами, причем только в 2006 г. гибель наблюдали в семи из них.

Особенно показательны результаты наблюдения за одним заливом-лагуной, соединенным с р. Суной мелким проливом не шире 1,5–2 м, обычно пересыхающим в межень. Площадь водного зеркала этого водоема составляла до 135 м<sup>2</sup>, глубина до 70 см. Полностью открытый, с заиленными валунами на дне в 1980 г., он к концу девяностых гг. зарос по берегам молодым мелколистным лесом, а по дну и мелководьям густо развились гигро- и гидрофиты (во время вегетационного периода), так что он приобрел облик маленького пруда с прозрачной водой где-нибудь в средней полосе России. Реакция среды оставалась на протяжении лета близкой к нейтральной все эти годы, «пруд» ни разу не пересыхал. В разные сезоны икрометания здесь нерестились от 30 до 300 (в среднем 92) самок травяной лягушки, с неявной тенденцией увеличения численности размножающихся лягушек по мере зарастания «пруда». Начиная с 2001 г. все головастики, обитавшие в данном водоеме, всегда весьма многочисленные и рассредоточенные по всему его объему, вдруг исчезали всего за двое-трое суток. Крайние даты катастрофического исчезновения в разные годы — с 31 мая по 15 июня (до 5 июля в 2008 г.). Личинки к этому моменту находились, соответственно срокам его наступления, на стадиях от «жаберная крышечка справа замкнута» до «недифференцированные зачатки задних конечностей» (стадии даны по Терентьеву, 1950). Десятого июня 2006 г. среди редких живых плавающих головастиков обнаружены также и неповрежденные трупы, дрейфующие у поверхности воды.

Одной из возможных причин обнаруженного явления может служить вероятность резкого увеличения концентрации сероводорода в придонном слое за счет гниения скопившегося здесь за много лет растительного опада в условиях недостатка кислорода, усиливающегося с повышением температуры воды.

Продвигаясь по водоему в поисках личинок и взмучивая при этом воду, автор постоянно ощущал характерный сероводородный запах, сопровождающий появление пузырей со дна. Можно предположить, что головастики, копошащиеся в поисках корма в донных отложениях, отравлялись сероводородом: животные с аэробным дыханием погибают уже при ничтожных концентрациях в окружающей среде  $\text{HS}^-$ , блокирующего гемоглобин и дыхательные ферменты (Хочачка, Сомеро, 1988). Но все же не ясно, почему столь велик разброс в сроках гибели в разные годы и почему в других указанных водоемах подобные заморы случались редко и нерегулярно.

*Хищники.* Говоря о значении хищников, следует заметить, что потребителей икры лягушек практически не существует. На головастика охотятся беспозвоночные (в основном личинки жуков сем. *Dytiscidae*) и рыбы. Убедительно доказано, что в природных водоемах личинки беспозвоночных не могут существенно снижать численность головастика бурых лягушек (Северцов, Сурова, 1979, 1989) и, соответственно, воздействие хищников не может рассматриваться в качестве одного из факторов, как-то влияющих на выбор мест нереста лягушками. В заповеднике «Кивач» заметная гибель головастика от личинок жуков отмечена лишь в отдельных лишенных растительности небольших пойменных и некоторых искусственных водоемах, привлекающих в период икрометания значительное число лягушек.

Для рыб личинки лягушек доступны только на прибрежных мелководьях, когда в результате падения уровня материнских водоемов они вынуждены покидать обсыхающие заросли околководной растительности и уплывать в открытую воду. В тех случаях, когда на ограниченном пространстве встречаются и пойменные, и вполне пригодные прибрежные потенциальные репродуктивные станции, травяные лягушки всегда отдадут предпочтение первому варианту. Данная тенденция прослеживается и на Британских островах (Cooke, 1975b); автор также связывает это с давлением со стороны хищных рыб. Однако в другом исследовании в той же Великобритании зависимость использования прибрежных мелководий прудов для икрометания от наличия или отсутствия рыб не обнаружена (Veebee, 1979). Надо сказать, что площадь акваторий поросших осокой мелководий и мелких заливчиков рек, озер и крупных ручьев Карело-Кольского региона несоизмеримо больше площади водного зеркала различных пойменных водных образований, по количеству же обнаруживаемых кладок икры травяной лягушки соотношение прямо противоположное. И, например, в заповеднике «Кивач» лягушки используют для икрометания все пригодные изолированные в поймах рек и ручьев и в котловинах озер объемы воды, тогда как сотни метров прибрежных мелководий их почти не привлекают.

На побережье Баренцева моря обнаружено нерестилищ лягушек на весьма благоприятных по гидроклиматическим условиям и поросших осокой мелководьях мелких озер и вытекающих из них ручьев, которые буквально кишели колюшкой (*Gasterosteus aculeatus*) и ручьевого форелью (*Salmo trutta m. fario*), охотно поедающих головастика. Это, пожалуй, единственный известный пример прямого и радикального влияния хищников, питающихся голова-

стиками, на распределение репродуктивных группировок травяной лягушки по имеющемуся на конкретной территории набору потенциальных нерестовых водоемов.

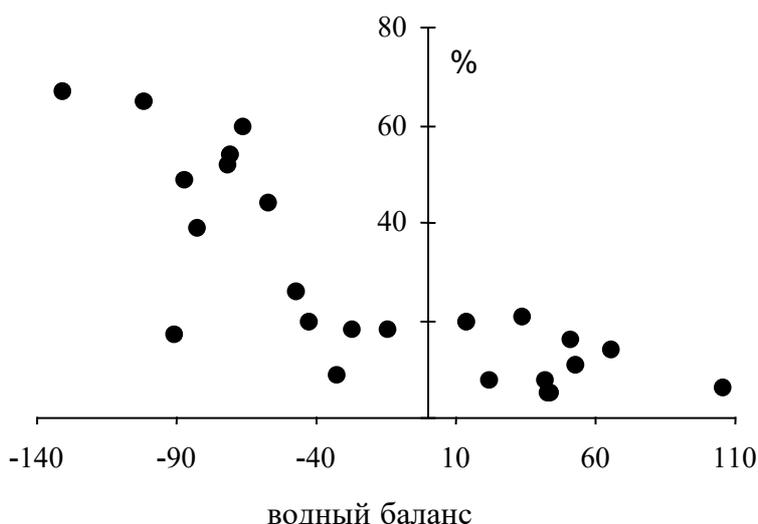
В изолированных от крупных постоянных водных тел водоемах головастики этого вида при приближении к берегу наблюдателя (и, по-видимому, любого заметного потенциального хищника) обычно мало на него реагируют или уходят на глубину, тогда как застигнутые на мелководьях рек или озер они часто поспешно плывут к береговой линии *навстречу* опасности и прячутся там в растительном опаде.

*Долговечность.* Одним из основных критериев надежности репродуктивного водоема является время, в течение которого он не пересыхает в данном году. Долговечность бессточных летом временных водоемов целиком зависит от водного баланса — соотношения между поступлением воды с осадками и ее испарением. Водный баланс оценивали как разность между суммой осадков и величиной физической испаряемости за период развития головастика (в заповеднике «Кивач» это май-июнь; в годы с более поздним выходом сеголеток добавляли данные за первую декаду июля). Величину физической испаряемости (в мм) рассчитывали по формуле:

$$E = 0,0018 (t + 25)^2 (100 - a),$$

где  $t$  — среднемесячная температура воздуха и  $a$  — среднемесячная относительная влажность воздуха (Борисов, 1948). Исходные данные получены метеостанцией заповедника.

Зная количество кладок весной в каждом из многочисленных (до 130 в разные годы) контрольных водоемов и то, какие из них пересохли до выхода сеголеток, рассчитывали долю кладок, из которых в данном году вылупились и затем погибли головастики. Многолетний ряд данных, приведенный на рис. 5.7, показывает тесную зависимость между этой величиной и водным балансом ( $r_s = -0,81$ ). Однако следует отметить, что по показателю зависимости успеха размножения от степени увлажнения разные водоемы любых типов представляли довольно пеструю картину. Меньше всего среди них никогда не пересыхающих, а исчезающие ежегодно до начала выхода сеголеток не обнаружены (кро-



ме случаев с искусственными водоемами, см. ниже). Некоторые высыхали во влажные и умеренные сезоны, тогда как обеспечивали выход сеголеток в засушливые. В первую очередь испарялись те объемы воды, количество кладок в которых было невелико — в среднем 20% от числа учтенных в данный сезон.

Рис. 5.7. Величина смертности личинок травяной лягушки в заповеднике «Кивач» в зависимости от водного баланса в мае–июне в разные годы.

По оси абсцисс — разность между суммой осадков и испаряемостью ( $\Sigma - E$ , мм), по оси ординат — доля кладок икры (%) в пересохших водоемах от общего количества кладок, обнаруженных весной во всех контрольных нерестилищах.

За период наших наблюдений величина «сумма осадков минус испаряемость» ( $\Sigma - E$ ) колебалась в разные годы от  $-131$  мм до  $+105$  мм за май-июнь. Чтобы выяснить, насколько зависит успешность размножения в водоемах разного типа от значений водного баланса в данном году, сезоны были подразделены на три группы. К засушливым отнесены сезоны с разностью  $\Sigma - E$  в пределах  $-131 - -45$  мм, к умеренным  $-33 - +22$  мм и к влажным —  $+40 - +105$  мм. Всего за годы, когда вели наблюдения за наибольшим числом водоемов всех типов, было 7 засушливых, 5 умеренных и 6 влажных сезонов.

Для речных мелководий зависимость успешности метаморфоза от значений водного баланса почти отсутствует, но здесь действуют иные, чем в изолированных временных водоемах, факторы. Личинки здесь доступны для рыб, особенно если попадают в открытую воду при не всегда связанных с режимом увлажнения падениях уровня реки. Ежегодный «вклад» этих водоемов в новую генерацию (отношение обилия вышедших сеголеток к количеству кладок икры), за редкими исключениями, стабильно невелик: к началу метаморфоза нам удавалось обнаруживать лишь единичных головастиков, рассредоточенных по поросшим осокой мелководьям. Похожа ситуация и с прибрежными мелководьями озер, и в них, вместе с речными, наблюдается минимальная по сравнению с другими типами водоемов успешность метаморфоза в умеренные и влажные сезоны.

Оценка данного показателя для других, изолированных от постоянных водных тел, репродуктивных водоемов дала следующие результаты. В засушливые годы максимальный успех размножения среди всех типов фиксировали в относительно глубоких искусственных и пойменных образованиях, минимальный — в болотах и в мелких искусственных водоемах. В умеренные по увлажнению сезоны наименьший процент гибели личинок от высыхания отмечен для скальных депрессий и глубоких искусственных водоемов (см. раздел 5.2 и 5.3), наибольший — в мелких антропогенных. Наконец, в сезоны с избыточным увлажнением также лидировали скальные депрессии и глубокие антропогенные, а в болотах в такие годы никогда не наблюдали полной гибели головастиков от высыхания мочажин. Наблюдения за успешностью размножения лягушек в пойменных водоемах в умеренные и сырые сезоны показало полное сходство критериев, по которым оценивали этот показатель.

Чтобы оценить значение водоемов разных типов в воспроизводстве населения вида, подсчитали среднее количество кладок икры, отложенных в одну из весен в однотипные водоемы. В итоге получен следующий ряд по убыванию данного показателя (в скобках): болота (272) → искусственные глубокие (160) → в скальных депрессиях (113) → пойменные у рек и озер (59) → искусственные мелкие (36) → мелководья озер (32) → мелководья рек (31). За исключением болот, которые по площади водного зеркала весной значительно превышают остальные репродуктивные угодья, типы водоемов располагаются почти в той же последовательности, в которой при нормальных для южной Карелии условиях (положительный водный баланс) происходит снижение успешности метаморфоза развивающихся в них личинок травяной лягушки. Иными словами, чем выше была успешность метаморфоза в водоемах данного типа, тем привлекательнее они оказывались для нерестящихся лягушек. Сходная тенденция отмечена для болотных водоемов Голландии (Strijbosch, 1979).

Й. Ломан (Loman, 1999) провел экспериментальное исследование скорости метаморфоза *R. temporaria* в условиях риска пересыхания водоема. Результаты показали, что при снижении глубины воды в опытных емкостях с 25 до 2 см. (к началу эксперимента головастики достигали в развитии стадии почек передних конечностей) метаморфоз завершается на 2–3 дня раньше, чем в контроле; разница статистически достоверна. Автор приходит к выводу, что у лягушек, размножающихся во временных водоемах, существует определенная адаптация, заключающаяся в ускорении развития головастиков при угрозе обмеления и высыхания. Однако гораздо больший эффект имела плотность посадки головастиков: при низкой плотности (20 экз. на экспериментальную емкость) последние стадии развития завершались в среднем на 11 дней раньше, чем при высокой (80 экз.), независимо от того, спускали из емкостей воду или нет. Вряд ли обнаруженная Й. Ломаном адаптация играет существенную роль, давая возможность лягушкам использовать наиболее мелкие и прогреваемые водоемы с коротким гидропериодом, но явление имеет место.

Из перечисленных в начале раздела пяти критериев качества репродуктивных водоемов мы не исследовали значение характера берегов и их окружения. Основная причина была в том, что в заповеднике «Кивач» и его окрестностях берега водоемов и мелководья однообразны, а окружение представляло собой всего лишь три варианта местообитаний: лес, болото или луг. О значении искусственных водоемов на освобожденных от леса участках сказано в разделе 5.3. Иначе складывается ситуация в антропогенном ландшафте европейских стран.

В южной Швеции на площади 800 км<sup>2</sup> были обследованы 72 потенциальных репродуктивных водоема травяной лягушки разных типов; оценивали 2 признака: есть икрOMETание или его нет; фиксировали 5 показателей береговой линии, а также расстояние от каждого водоема до ближайшего пригодного летнего местообитания (три показателя) (Loman, 1988). Проведен дискриминантный анализ полученных результатов. По указанным показателям разница между используемыми и неиспользуемыми для нереста водоемами была статисти-

чески достоверна в трех случаях: средняя длина мелководья, средняя длина незатененных кустарником мелководий (длина их больше у используемых лягушками водоемов) и расстояние до ближайшего летнего местообитания (ближе у используемых). От размера и положения в ландшафте разница в использовании не зависела.

На о. Ирландия обследованы более 100 водоемов, также по двум указанным признакам; для каждого водоема были учтены 33 показателя: площадь, ряд гидрохимических характеристик, характер водной растительности и дна, местообитания и растительные сообщества вокруг, характер покрова окружающей суши и др.; также проведен дискриминантный анализ (Marnell, 1998). Наибольшими по силе влияния на выбор водоема в качестве репродуктивного оказались: расположение в каменном карьере; наличие подводной растительности; валежник, травяной покров и заросли кустарника вокруг. Существенных отрицательных воздействий на такой выбор (категорическое избегание водоемов с определенными характеристиками) не обнаружено.

## Глава 6

# ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ЕЕ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ

### 6.1. Факторы, определяющие динамику численности локальной популяции

Многолетние изменения численности популяции лягушек обусловлены как межгодовыми различиями количества особей новых генераций, поступающих в данную группировку, так и их дальнейшей смертностью. *A priori* очевидно, что обилие каждой возрастной группы должно достаточно строго зависеть от численности особей этой генерации на предшествующей стадии онтогенеза. Однако условия среды, снижая выживание или способствуя ему, могут существенно изменять или нивелировать эту зависимость, следствием чего оказываются заметные отклонения реальных значений численности генерации от ожидаемых при переходе от одной стадии развития к последующей (Кутенков, 1998).

Как было показано выше, травяные лягушки — долгоживущие существа, способные в условиях Карелии впервые принимать участие в размножении лишь в трех-пятилетнем возрасте. За это время они проходят 5 стадий развития, на двух из которых — личиночной и ювенильной — испытывают наибольшее воздействие погодного фактора.

Многолетнюю динамику обилия травяных лягушек, находящихся на разных стадиях онтогенеза, оценивали на примере контрольной популяции в заповеднике «Кивач». К сказанному ранее об этой группировке, занимающей очерченное на рис. 3.3 В пространство, надо добавить следующее. Животные располагали здесь репродуктивными водоемами большинства из отмеченных на территории заповедника типов, кроме приуроченных к скальным депрессиям и озерным котловинам. Общее число как постоянно используемых, так и случайных нерестилищ составляло до 60 в год. Численность половозрелых лягушек, определенная по количеству откладываемых в водоемы кладок икры, варьировала в течение 24 лет наблюдений в диапазоне от 1500 до 6500 особей. Популяция никак не изолирована от соседних группировок, т. е. обмен особями между ними был допустим и реально осуществлялся благодаря расселению животных. Так что термин «популяция» в отношении исследованной группировки применен условно.

Использование большинства известных методов абсолютного учета земноводных на разных стадиях индивидуального развития, разработанных и применяемых в основном для получения демографических характеристик популяций (см., например, обзоры: Хейер и др., 2003; Ляпков, 2003), для целей долгосрочного мониторинга в существующих условиях (отсутствие пространственной изоляции группировки, почти 60 га занимаемой ею площади с многочисленными разветвленными системами репродуктивных водоемов, разнообразными нагульными местообитаниями, протяженным зимовочным водоемом)

оказалось невозможным в силу либо их крайней трудоемкости, либо малой эффективности (Ищенко, 2008). Если нам необходимо сравнить численность популяции в разные годы, то вполне достаточной мерой оказываются индексы обилия (Коли, 1979). Такой метод давно используется, например, для учетов мелких млекопитающих, и получаемые результаты вполне адекватны реальной динамике численности животных в природе. В связи с этим была разработана процедура оценки относительного обилия травяных лягушек, находящихся на определенных стадиях жизненного цикла (Kutenkov, 1995; Кутенков, 1998, 2001), которая включила перечисленные ниже индексы.

1. Количество кладок икры, продуцируемое контрольной популяцией (*ККИ*). Определяли путем подсчета всех кладок во всех репродуктивных водоемах по окончании нереста, а в значительной части мест икрометания ежедневно отмечали прирост количества кладок — с первого до последнего дня. Это единственный популяционный параметр, доступный абсолютной оценке.

2. Успешность метаморфоза, т. е. относительное обилие покинувших все водоемы сеголеток (*УМ*). Для точной оценки количества выходящих сеголеток обычно применяют огораживание мест выплода лягушек различными ловчими сооружениями, однако в условиях изобилия и разветвленности репродуктивных водоемов, как в нашем случае, ежегодное конструирование заборчиков достаточной протяженности, снабженных ловчими цилиндрами, технически неосуществимо: даже в периоды сезонного минимума уровня воды спрямленная длина береговой линии луж в пределах контролируемой территории составляла не менее 1 км. Поэтому мы приняли, что количество сеголеток, выходящих на сушу, будет пропорционально количеству икры в конкретных водоемах, сохранившихся до начала метаморфоза. Тогда *УМ* для данного водоема соответствует числу кладок икры, обнаруженных в нем весной. Для значительно сократившихся объемов воды, если из них вышли единичные сеголетки, *УМ* считали соответствующим одной условной кладке — независимо от их исходного числа. Очевидно, из всех оцениваемых здесь популяционных индексов получаемая величина *УМ* наименее точна, так как при данном способе не учитываются значения, промежуточные между минимальной и максимальной успешностью метаморфоза в конкретных водоемах.

3. Обилие (встречаемость) сеголеток перед зимовкой (*СПЗ*) определяли визуально в баллах, от 0 до 5, в начале осени при обходах занимаемой популяцией территории. Обычно в это время лягушата концентрировались на скошенных лугах (см. рис. 3.3 В), были малоподвижны, вели себя открыто и потому были легко заметны, так что оценка индекса *СПЗ* не вызывала затруднений: чем больше сеголеток покинуло места выплода и дожило до осени, тем больше их попадет на глаза учетчику.

Следующие два популяционных параметра оценивали при многократных обходах пробной площадки (см. разделы 3.2 и 4.1). Индексом обилия служил показатель «максимальное число встреч лягушек за один обход площадки», устанавливаемый в конце каждого сезона. Максимум встреч означал, что учет-

чики попали на время, когда была активна наибольшая часть группировки, заселявшей территорию площадки в данном году

4. Обилие годовалых лягушек (*ОГЛ*). Исходили из факта, что большинство животных этого возраста не достигали к осени размеров более 50 мм (см. раздел 4.4). Безусловно, в некоторые годы отдельные годовики могли иметь большую длину тела, равно как и отдельные очень мелкие животные двухлетнего возраста могли быть учтены как годовалые. Однако данная ошибка наблюдений была, по всей вероятности, несущественна.

5. Обилие половозрелых лягушек (*ОПЛ*). Определяли два параметра. I — обилие зрелых и созревающих животных, независимо от длины их тела; зрелость самцов определяли по наличию развитых брачных мозолей, самок — по двустороннему утолщению брюха вследствие увеличения объема яичников. II — обилие лягушек, имевших длину более 65 мм (размеры, при которых возможно наступление половой зрелости; см. раздел 4.4) или способных достигнуть ее к осени, независимо от репродуктивного состояния.

В отдельные сезоны оценки *СПЗ*, *ОГЛ* и, особенно, *ОПЛ* оказывались явно смещенными (обычно вследствие недоучета). Они были связаны с вариабельностью пространственной структуры населения площадки и ее окрестностей, вызванной погодными условиями.

Ежегодно фиксировали даты начала икрометания, вылупления головастиков, появления сеголеток; датой окончания сезона активности считали 1 сентября. Погодные характеристики каждого месяца получены по данным метеостанции заповедника, расположенной на лугу в центре территории контрольной популяции. Рассчитаны комбинированные показатели погодных условий, в том числе значение водного баланса (см. раздел 5.4). Размах флуктуаций значений погодных факторов, влияние которых на многолетнюю вариацию индексов обилия *R. temporaria* на разных стадиях онтогенеза результаты анализа подтвердили, приведен ниже после объяснений в тексте (табл. 6.2).

Для оценки зависимости многолетнего варьирования каждого из популяционных параметров от погодных условий использовали метод множественного регрессионного анализа с пошаговым отбором независимых переменных (предикторов). Все расчеты выполнил С. С. Мосияш (Саратовское отделение ГосНИОРХ, г. Саратов) с использованием пакета StatGgraphics for Windows.

Зависимой переменной служил индекс обилия лягушек на определенной стадии развития, независимыми переменными (предикторами) — индекс обилия на предшествующей стадии, флуктуации погодных условий в период до наступления данной стадии, а также вариации ряда фенологических показателей. При предварительном отборе те предикторы, влияние которых было оценено для предшествующей стадии развития, в большинстве случаев исключались из анализа. Однако некоторые факторы, определяющие морфофизиологическое состояние особей, могут повлиять на численность данного поколения и на более поздних стадиях. Например, погодные условия в течение нагула сеголеток могут влиять не только на их численность, но также и на их «качество» и выживаемость зимой и, следовательно, как отсроченный эффект, — на числен-

ность данной генерации после первой зимовки. Предикторы такого рода включали в статистическую обработку.

Окончательный отбор предикторов сделан методом пошагового отбора (Дрейпер, Смит, 1987; Уланова, Забелин, 1990). В процедуре отбора использованы следующие правила. 1).  $F$ -критерий и коэффициенты детерминации используются как статистические критерии для включения предикторов в уравнение или исключения из него; минимум  $F$  – включения считали равным 4,0 и минимум  $F$  – исключения равным 3,9. 2). Так как многие из тестируемых предикторов взаимно скоррелированы, что сильно влияет на устойчивость коэффициентов регрессии и их биологический смысл, то переменные, дублирующие информацию, содержащуюся в других предикторах, исключаются из анализа. 3). Некоторые переменные и их сочетания, искажающие биологический смысл уравнения регрессии (например, имеющие неадекватные по знаку коэффициенты), исключаются из анализа. 4). Параметры окончательного уравнения регрессии должны соответствовать условию: значение  $p$  не превышает 0,05.

После получения уравнений была использована формула Лиепы–Поспеловой (1983) для определения удельного веса влияния, «вкладываемого» каждым предиктором в вариацию зависимой переменной:

$$\gamma_j = \frac{R^2 \cdot |b_j \cdot Co_j|}{\sum_j |b_j \cdot Co_j|}, \quad j = 1, 2, \dots, k,$$

где  $\gamma_j$  — показатель удельного веса влияния  $j$ -го фактора,  $k$  — число одновременно анализируемых факторов (т. е. число предикторов, включенных в уравнение регрессии),  $b_j$  —  $j$ -ый коэффициент в уравнении множественной регрессии,  $R^2$  — коэффициент множественной детерминации и  $Co_j$  — коэффициент ковариации между зависимой переменной и  $j$ -ым фактором. Показатель удельного веса влияния может быть выражен в процентах умножением  $\gamma_j$  на 100.

Статистическую значимость величины  $\gamma_j$  оценивали по  $F$ -критерию как

$$F_j = \frac{\gamma_j(n-k-1)}{1-\sum \gamma_j},$$

где  $n$  — число наблюдений.  $F_j$  сравнивалось с предписанным табличным значением со степенями свободы  $k_1 = 1$  и  $k_2 = (n - k - 1)$ . При  $F_j > F_{\text{табл.}}$  влияние  $j$ -го фактора на зависимую переменную считалось существенным.

Ниже мы рассматриваем полученные уравнения зависимостей и оцениваем соответствие реальных величин обилия лягушек на разных стадиях онтогенеза в контрольной группировке их предсказанным значениям.

*Количество кладок икры.* Показателем «обилие на предшествующей стадии» послужила относительная численность зрелых лягушек (*ОПЛ*, параметр I) год назад и, вместе с температурами и глубиной снежного покрова в ноябре – марте зимой, предшествующей икротетанию, он включен в процедуру пошаго-

вого отбора. Единственным значимым параметром, влияющим на многолетнюю вариацию *ККИ*, было *ОПЛ* летом прошлого года. Зависимость между указанными популяционными параметрами выразилась простым уравнением

$$Y = 171,2X, \quad [1]$$

где  $Y$  — *ККИ* (абсолютное количество кладок икры),  $X$  — *ОПЛ* год назад, параметр  $I$ .

Коэффициент детерминации этой регрессии  $R^2 = 0,922$ , т. е. вариация индекса практически полностью определяется вариацией численности взрослых лягушек год назад. Графическое сравнение наблюдаемых данных и рассчитанных значений *ККИ* с 95% доверительными интервалами для средних дано на рис. 6.1.

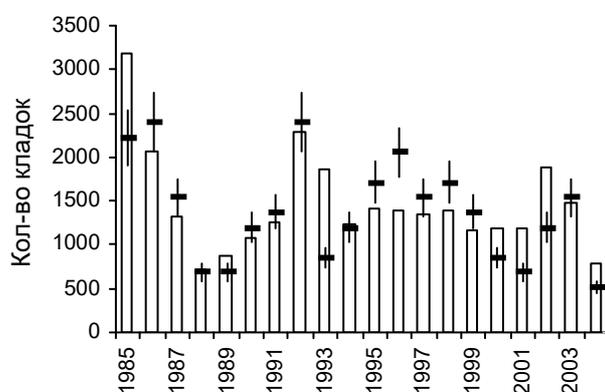


Рис. 6.1. Многолетняя вариация количества кладок икры, продуцированных контрольной популяцией. Столбики — наблюдаемые значения. Вертикальные линии соответствуют 95% доверительному интервалу для средних значений, горизонтальные засечки на них — значения, рассчитанные по уравнению [1].

Как видно на рис. 6.1, некоторые из наблюдаемых значений показателя *ККИ* находятся за пределами доверительных интервалов регрессии, предсказанных уравнением [1]. В 1985, 1993 и 2000–2002 гг. было найдено заметно больше и в 1996 г. меньше кладок икры, чем ожидалось исходя из обилия зрелых лягушек соответственно в 1984, 1992, 1995 и 1999–2001 гг. Летом 1984 был зафиксирован максимум дней с дождями, а летние сезоны 1992 и 1999–2001 гг. оказались сухими и жаркими, что в равной степени снизило активность зрелых лягушек и, как следствие, мы получили заниженные значения показателя «*ОПЛ* год назад». Напротив, в 1995 г. фактическое значение *ОПЛ* получено в начале лета, когда после длительного сухого периода пошли дожди, стимулировавшие сдерживаемое до этого расселение лягушек в летние местообитания. В результате полученный индекс *ОПЛ* оказался завышенным по сравнению с реальной численностью половозрелых животных в контрольной популяции.

*Успешность метаморфоза.* Установлено, что многолетняя вариация этого показателя лучше всего объяснялась двумя факторами: исходным количеством кладок икры и водным балансом в июне ( $R^2 = 0,885$ ). Уравнение данной зависимости следующее:

$$Y = 0,37X_1 + 9,03X_2, \quad [2]$$

где  $Y$  — УМ,  $X_1$  — ККИ,  $X_2$  — водный баланс в июне (мм). Сравнение данных, рассчитанных по уравнению [2], и наблюдаемых значений УМ приведено на рис. 6.2.

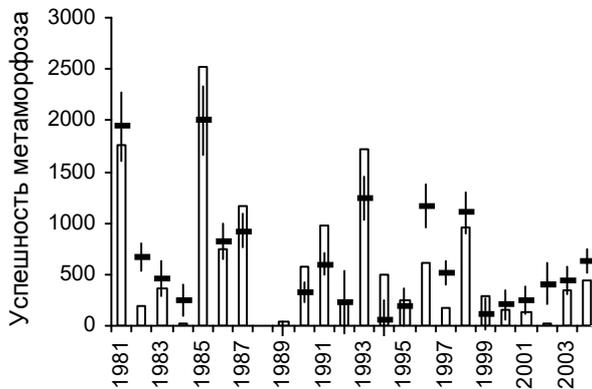


Рис. 6.2. Многолетняя вариация успешности метаморфоза и ее предсказанных значений, рассчитанных по уравнению [2]. Обозначения как на рис. 6.1.

Год 1988, когда реальное значение индекса оказалось экстремально малым (рис. 6.1) и лягушки отнерестились только в наиболее надежных водоемах, не пересохших в условиях отрицательного водного баланса в мае-июне, был исключен из анализа. Попарный корреляционный анализ рядов данных показал, что УМ зависит от водного баланса в июне ( $r = 0,83$ ;  $p = 0,0000$ ) больше, чем от исходного количества кладок икры ( $r = 0,66$ ;  $p = 0,0008$ ). Последнее соотношение приняло соответствующий вид лишь благодаря редкостным совпадениям обстоятельств в 1981 и 1985 гг., когда в репродуктивных водоемах контрольной популяции насчитали максимальные количества кладок икры и метеостанцией зафиксированы рекордные положительные значения водного баланса в июне (соответственно 2806 и 3177 кладок, 101,3 и 92,1 мм; здесь и далее при указаниях значений погодных факторов ср. табл. 6.2). Исключение данных для этих лет из анализа уменьшает коэффициент корреляции пары переменных «успешность метаморфоза — ККИ» до 0,19. Отклонения предсказанных уравнением [2] значений от наблюдаемых в природе оказались частыми (рис. 6.2), что связано с очевидной неточностью определения УМ (см. выше).

*Обилие сеголеток к осени.* Кроме относительного обилия лягушек на стадии завершения метаморфоза (УМ, «численность» на предшествующей стадии развития), в качестве независимых переменных использованы также среднесуточные температуры воздуха в летние месяцы, интенсивность осадков в течение периода наземной жизни лягушат и продолжительность этого периода. Окончательное уравнение имело вид:

$$Y = 0,001X_1 + 0,41X_2 + 0,12 X_3 - 5,88 \quad [3]$$

где  $Y$  — СПЗ,  $X_1$  — УМ (как в уравнении 2),  $X_2$  — среднесуточная температура воздуха в течение периода наземной жизни сеголеток (июль-август),  $X_3$  — число дней с осадками  $\geq 1$  мм в августе.

Статистическая достоверность выражения [3] подтверждается ( $R^2 = 0,527$  при  $p = 0,002$ ). Графическое сравнение наблюдаемых данных и рассчитанных значений *СПЗ* приведено на рис. 6.3.

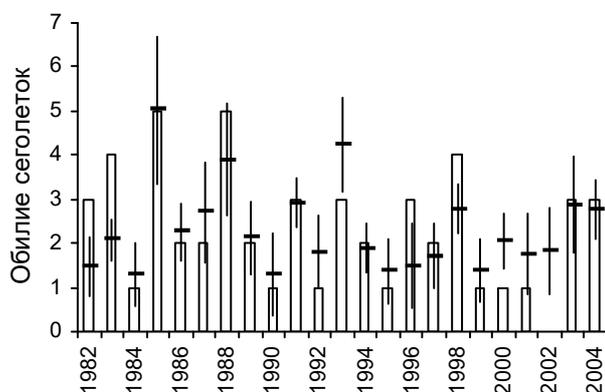


Рис. 6.3. Многолетняя вариация относительного обилия сеголеток и его предсказанных значений, рассчитанных по уравнению [3]. Обозначения как на рис. 6.1.

В 7 случаях из 23-х наблюдаемые значения *СПЗ* оказались за пределами доверительных интервалов величин, предсказанных уравнением [3]. Трактовка этих отклонений почти не поддается объяснению. Например, в 2002 г. успешность метаморфоза была рекордно низкой: сеголетки «вышли» всего из 23 условных кладок икры, ювенильных лягушат на контролируемых пространствах лугов мы впервые за все время работ не обнаружили ( $СПЗ = 0$ ). При этом среднесуточная температура воздуха в июле-августе была близка к максимальной, а число дней с осадками в августе оказалось ближе к минимуму, чем к средней многолетней (соответственно  $16,9^\circ$  и 7 дней; ср. табл. 6.2). В итоге предсказанная уравнением величина индекса оказалась даже бóльшей, чем в девяти других сезонах многолетнего ряда (рис. 6.3).

Логично было предположить, что некоторые из переменных (действующие факторы), не вошедших в результате пошагового отбора в уравнение [3], могли как-то повлиять на рассчитанную величину индекса. Например, погода первых недель жизни сеголеток может снижать уровень их численности перед зимовкой или, напротив, способствовать их выживанию. Мы сопоставили ряд погодных показателей первого месяца жизни сеголеток на суше, а также время от начала их появления из водоемов и до 1 сентября в годы, контрастные по соотношению реальных и предсказанных уравнением [3] индексов *СПЗ*, показанных на рис. 6.3 (табл. 6.1).

В каждой паре лет со сходным соотношением между реальным и предсказанным значениями индекса *СПЗ* величины перечисленных переменных существенно различаются. Например, продолжительность экспозиции сеголеток погодой (количество дней нагула) в 1982 г. была ближе к средней многолетней величине, а в 1983 г. — примерно посередине диапазона между средней многолетней и максимумом (табл. 6.2), при этом в 1982 г. время первых недель их жизни на суше было прохладным и сухим, а в 1983 г., наоборот, теплым и влажным.

Таблица 6.1. Сопоставление наблюдений и модельных предсказаний обилия сеголеток в разные годы

Год	1982	1983	1993	2002	2003	2004
Соотношение реальных и предсказанных значений встречаемости сеголеток*	>	>	<	<	=	=
Дней нагула сеголеток от начала выхода до 1.IX	46	62	52	55	51	55
Т° первых 30 дней нагула сеголеток	12.8	17.0	16.1	17.4	19.6	17.6
Сумма осадков в июле, мм	23.4	97.6	130.0	28.0	32.5	132.3
Дней с осадками $\geq 1$ мм в июле	6	11	12	8	5	15

Примечание. \* — символ «>» означает значительное превышение реальных значений обилия, «<» — значительное превышение предсказанных значений и «=» — их фактическое равенство.

В оба этих года зафиксированные величины *СПЗ* значительно превышали расчетные. Количество дней, которыми располагали сеголетки для нагула, в 1993 и 2002 гг. было практически одинаковым, неотличимым от среднего (табл. 6.2) и оказалось внутри диапазона данного показателя для предыдущей пары лет, а сумма осадков в июле была даже более контрастной по величине. Тем не менее, оба этих года отличались заметным отрицательным расхождением между полученными фактическими и предсказанными уравнением [3] значениями. Наконец, в последней паре лет, когда рассматриваемые популяционные индексы, рассчитанные и реальные, почти идеально совпали, мы также наблюдаем значительный контраст: период начала наземной жизни сеголеток в 2003 г. оказался самым жарким и достаточно засушливым, тогда как в 2004 г. он был достаточно теплым и самым сырым. Иными словами, никакие контрасты приведенных в этом примере переменных, случившиеся на протяжении начального периода жизни сеголеток, не сказались на результатах регрессионного анализа.

*Обилие годовалых лягушек.* Ежегодное значение *ОГЛ* определяется, кроме обилия на предшествующей ювенильной стадии, условиями жизни сеголеток в два весьма ответственных периода. Во-первых, это время нагула, когда его продолжительность и погодные условия определяют *качество* лягушат перед предстоящей первой зимовкой. Во-вторых, это сама зимовка: в отличие от взрослых, значительная и неопределенная часть сеголеток остается зимовать на суше, испытывая на себе действие факторов, принципиально отсутствующих в среде привычных для вида крупных водоемов. Поэтому такие предикторы, как погодные условия предшествующего лета (температура воздуха и осадки) и отдельных периодов зимовки (глубина снега и температура воздуха в разные месяцы), а также продолжительность предшествующего ей периода нагула сеголеток, были включены в процедуру пошагового отбора.

Учитывая, что среднемесячные показатели погоды в течение ноября и зимы не вполне адекватно отражают реальные флуктуации условий зимовки (например, значения температуры воздуха нескольких очень морозных дней

«растворялись» в среднемесечном показателе при обычных для Карелии зимних потеплениях и оттепелях — см. главу 1), было введено понятие «индекса благоприятности» первого холодного месяца (ноября), а также трех зимних месяцев. В каждый из этих периодов (ноябрь; зима) выбирали десять дней, идущих подряд, с самыми низкими среднесуточными минимальными температурами воздуха и вычисляли среднесуточную минимальную температуру этих десяти суток. К полученной величине прибавляли значение высоты снежного покрова (см) в указанные дни, итоговое значение и являлось «индексом благоприятности» для ноября или зимы в целом: чем тоньше снежный покров и ниже температура воздуха в столь краткие периоды, тем глубже промерзание почвы и выше смертность оставшихся зимовать на суше сеголеток, и наоборот. Например показано, что суточные колебания температуры проникают в толщу снега лишь на 25 см, глубже температура мало изменяется (Рихтер, 1945). «Высота снежного покрова в 10 самых холодных дней» в ноябре — один из самых переменных погодных показателей: за 22 года, когда определяли и рассчитывали значение *ОГЛ*, пределы его составили от 0 до 38 см (значение “0 см” повторялось четырежды), средняя величина за эти годы — 13,5 см. Вычисленный указанным способом безразмерный «индекс благоприятности» также тестировали в качестве независимой переменной, способной повлиять на выживание сеголеток на протяжении первой зимовки.

Окончательное уравнение имело вид:

$$Y = 4,61X_1 + 1,56X_2 + 0,40X_3 - 24,5, \quad [4]$$

где  $Y$  — *ОГЛ*,  $X_1$  — *СПЗ* прошлой осенью,  $X_2$  — среднемесечная температура воздуха в июле год назад и  $X_3$  — «индекс благоприятности» в предшествующем ноябре. Коэффициент множественной детерминации уравнения  $R^2 = 0,523$  при  $p = 0,003$ . Адекватность данной регрессионной модели наблюдаемым значениям иллюстрируется на рис. 6.4.

Большие расхождения в величине фактических и предсказанных значений отмечены четырежды. В 1984, 1986 и 1999 гг. они вызваны действиями факторов, не прошедшими процедуру отбора. В течение периода от начала метаморфоза в 1983 г. и до конца зимы 1984 г. сложились наиболее благоприятные условия за все время наших наблюдений. Животные поколения 1983 г. имели один из самых продолжительных периодов нагула перед зимней спячкой (64 дня, ср. табл. 6.2), вместе с несколько превышающим среднюю многолетнюю значением температуры воздуха в течение первых тридцати дней их наземной жизни ( $17,0^\circ$ ). «Индекс благоприятности» зимы в целом оказался выше среднего, что позволило сеголеткам перезимовать без особых потерь. В результате в 1984 г. наблюдаемое значение *ОГЛ* было гораздо выше предсказанного уравнением [4] (рис. 6.4).

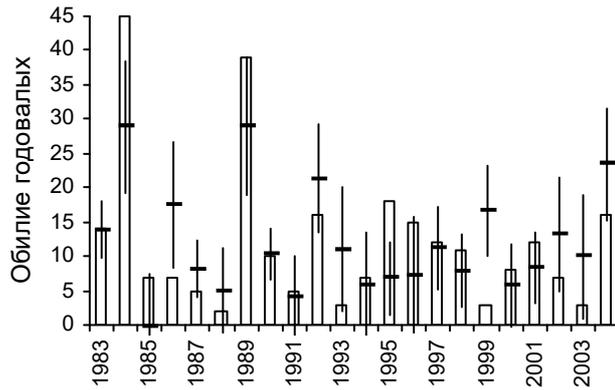


Рис. 6.4. Многолетняя вариация наблюдаемых значений относительного обилия годовалых особей и его значений, предсказанных уравнением [4]. Обозначения как на рис. 6.1.

В 1986 г. реальная численность годовалых лягушек оказалась много ниже предсказанного значения. И в этом случае сказались условия нагула сеголеток год назад. Самое многочисленное за время наших наблюдений поколение травяных лягушек 1985 г. (рис. 6.2) имело очень небольшое время нагула при второй по уровню «прохладе» этого периода (соответственно 41 день и  $14,0^{\circ}$ ; ср. табл. 6.2) И, несмотря на то что к осени их обилие также оставалось предельно высоким (рис. 6.3), перезимовало их не много, хотя условия зимовки были не очень благоприятными, но и не самыми худшими. В данном случае, безусловно, линейная регрессионная модель «среагировала» на очень высокое значение индекса *СПЗ* год назад.

Величины показателей, использованных для построения модели за 1999 г., не предвещали какого-либо снижения численности годовиков: на стадии сеголеток их было очень много (5 баллов), температура июля год назад оказалась выше средней многолетней, а «индекс благоприятности» ноября был не самым низким. Из неучтенных в уравнении [4] показателей периода нагула в 1998 г., его продолжительность мало отличалась от случая 1983 г., но осадков и дождливых дней было немногим больше (соответственно 113 мм и 14 дней). Вероятно, многое решили условия зимовки: по сочетанию (суммирование) индексов благоприятности ноября и декабря – февраля зима 1998/99 г. стояла на втором месте с конца ( $-12,0$ ). Не исключено, что свой вклад внес и недоучет годовалых лягушек из-за снижения их активности в условиях сухих и довольно жарких июня и июля 1999 г.

Что касается данных за 1995 г., то причины выявленного расхождения не ясны. Можно лишь предположить, что в день, когда был зафиксирован максимум встреч годовалых лягушек, сложились условия, стимулировавшие их повышенную активность.

*Обилие половозрелых лягушек.* Принимая во внимание возрастную неоднородность недавно созревших лягушек (см. раздел 4.4), за популяционный параметр «обилие на предшествующей стадии» был принят индекс суммарного относительного обилия годовиков (*ОГЛ*) один и два года назад. Около 40 других предикторов использовано при предварительном анализе. Последующая процедура отбора переменных позволила получить следующую регрессионную зависимость:

$$Y = 15,79 + 0,068X_1 + 1,07X_2 + 0,061X_3 + 0,017 X_4, \quad [5]$$

где  $Y$  — ОПЛ (параметр П),  $X_1$  — суммарное ОГЛ один и два года назад,  $X_2$  — среднесуточная минимальная температура воздуха ноября-февраля в течение второй и третьей зим, предшествовавших году наблюдений (например, данные для 1990 г. — это указанная средняя температура зимой 1987/88 плюс зимой 1988/89, деленные на два; это зимы, предшествовавшие наступлению годовалого возраста лягушат),  $X_3$  — глубина снежного покрова в середине января,  $X_4$  — сумма осадков в период нагула сеголеток (июль-август) два года назад.

Уравнение [5] характеризуется достаточно высоким коэффициентом детерминации ( $R^2 = 0,762$  при  $p = 0,001$ ). Графическое сравнение наблюдавшихся и рассчитанных значений ОПЛ дано на рис. 6.5. Перерыв в приведенном многолетнем ряду связан с утратой в пожаре метеоданных за январь-март 2001 г.

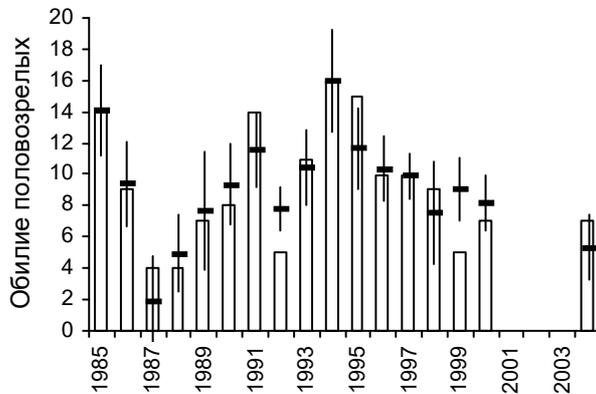


Рис. 6.5. Многолетняя вариация наблюдаемых значений относительного обилия половозрелых особей и его значений, предсказанных уравнением [5]. Обозначения как на рис. 6.1.

Как упоминалось выше (см. «Количество кладок икры»), отклонения в 1992 и 1999 гг. были результатом очевидной непропорционально малой заселенности контрольной площадки половозрелыми и созревающими лягушками в силу естественных причин. В 1995 г. наблюдаемое значение ОПЛ было выше, чем предсказанное уравнением [5]. Единственным объяснением этого может быть факт максимального за период наблюдений обилия зрелых лягушек годом раньше (1994 г. на рис. 6.5), а также их успешная перезимовка. Действительно, из 15 лягушек, встреченных за один обход (значение ОПЛ, включенное в регрессионный анализ), одиннадцать, т. е. 63%, имели длину тела более 70 мм и их созревание произошло, вероятно, один год назад или ранее. Таким образом лягушки, которые достигли зрелости в 1995 г., т. е. имевшие возраст 1+ один или два года назад (значение  $X_1$  в уравнении [5]), не составляли большинства населения взрослых животных.

Таблица 6.2. Многолетние (1980–2004 гг.) значения величин действующих факторов, использованных при расчетах их влияния на динамику обилия травяной лягушки на разных стадиях развития

Показатель	Мин.	Макс.	Сред.
Водный баланс в июне, мм	-67.7	101.3	5.81

Среднемесячная $t^{\circ}$ воздуха первых 30 дней нагула сеголеток	12.8	19.6	16.2
Среднемесячная $t^{\circ}$ воздуха в июле	14.1	19.5	16.2
Дней с осадками $\geq 1$ мм в июле	5	18	10
Дней с осадками $\geq 1$ мм в августе	4	19	11
Сумма осадков в июле, мм	23.4	132.3	75.2
Сумма осадков в июле–августе	50.4	324.1.4	168.8
Среднемесячная $t^{\circ}$ воздуха в июле–августе	12.8	17.2	15.1
Продолжительность периода нагула сеголеток до 1 сентября, дни	33	72	54
«Индекс благоприятности» в ноябре	-17.7	21.1	1.4
«Индекс благоприятности» в ноябре плюс с декабря по февраль	-17.8	40.4	14.7
Среднемесячная мин. $t^{\circ}$ воздуха двух зим подряд	-16.5	-6.9	-12.4
Глубина снежного покрова в середине января, см	22	57	40

На заключительном этапе анализа была определена степень (удельный вес) влияния каждого отобранного при пошаговом отборе фактора на многолетнюю вариацию обилия лягушек на каждой стадии развития. Результаты приведены в таблице 6.3.

Рассмотрим результаты анализа более подробно. При переходе от стадии яйца к сеголеткам степень выживания связана прежде всего с величиной водного баланса в течение заключительного месяца периода развития головастиков. Доля влияния этого комплексного показателя составляла 63% в вариации успешности метаморфоза, что в 2,5 раза выше, чем влияние исходного количества икры. Иными словами, в контрольной популяции на данном этапе цикла развития величина «рождаемости» (количество отложенной весной икры) не играет решающей роли в формировании численности новой генерации лягушек.

Из учтенных погодных факторов на изменение численности сеголеток за время их нагула пошаговый отбор выявил достоверное положительное влияние лишь показателя «число дней с осадками в августе», а вариация начальной численности генерации объясняет только 37% ежегодного обилия сеголеток перед зимовкой. Одна из причин состоит, по-видимому, в некоторой неадекватности балльной оценки встречаемости лягушат (малое число градаций показателя обилия) и в постепенном накоплении этой ошибки по ходу многолетних наблюдений. Так, при длине временного ряда в 15 лет корреляционная связь между СПЗ и среднемесячной температурой воздуха в июле и августе была средней по силе, но еще через 6 лет практически исчезла (значения  $r$  соответственно 0,62 и 0,08), и, если за первый промежуток времени доля влияния этого фактора на вариацию СПЗ составляла 21% (Kutenkov, Mosiyash, 2000), то при обработке всего временного она ряда снизилась многократно (табл. 6.3).

Таблица 6.3. Доля влияния (удельный вес влияния  $\gamma_j$ ), вкладываемого каждым отобранным фактором в многолетнюю дисперсию обилия *R. temporaria* на разных стадиях развития (зависимые переменные) в контрольной популяции

Зависимая переменная	Фактор	Доля влияния $\gamma_j$ , %
Количество продуцируемых кладок икры (ККИ, уравнение 1)	Обилие половозрелых лягушек прошлой осенью	92.3
	Обилие прошедших метаморфоз сеголеток (УМ, уравнение 2)	
	Исходное количество кладок икры	25.3
	Значение водного баланса в июне	63.2
Обилие сеголеток осенью (СПЗ, уравнение 3)	Обилие прошедших метаморфоз ювенильных	36.8
	Среднесуточная $T^\circ$ воздуха в июле-августе	2.1*
	Число дней с осадками $\geq 1$ мм в августе	13.8
Обилие годовалых (ОГЛ, уравнение 4)	Обилие ювенильных прошлой осенью	30.7
	Среднесуточная $T^\circ$ воздуха в июле прошлого года	7.3*
	«Индекс благоприятности» в прошедшем ноябре	14.3
Обилие зрелых лягушек (ОПЛ, уравнение 5)	Суммарное обилие годовиков один и два года назад	11.6
	Сумма осадков в июле-августе два года назад	7.0*
	Средняя минимальная $T^\circ$ в ноябре-феврале второй и третьей зимы «назад»	51.6
	Глубина снежного покрова в январе	5.9*

Примечание. \* — статистически незначимые предикторы.

Вторая видимая причина — это нелинейный характер воздействия отдельных погодных явлений на выживаемость сеголеток (в уравнениях регрессии использованы только линейные функции). Обнаружено, например, что суммарное количество осадков в июле существенно влияет на сеголеток: как засухи, так и, особенно, избыточное увлажнение снижают обилие лягушат к осени по сравнению с ожидаемой, исходя из показателя УМ для данного года, величиной (Кутенков, 1998). Сухая и аномально жаркая погода июля существенно ограничивает возможности расселения ювенильных животных, только что покинувших водоемы (Feldman, 1987) и отрицательно сказывается на их выживаемости, вплоть до массовой гибели (Банников, Денисова, 1956; Куранова, 1977). Обильные дожди вызывают массовую гибель сеголеток *R. temporaria*

(Смирин, 1980). Отсутствие статистически значимой корреляции (при использовании линейной функции) с каждой из подобных переменных означает, что воздействие факторов проявляется только при их существенных отклонениях от средних многолетних значений.

Ежегодное значение встречаемости годовалых лягушек (*ОГЛ*) в наибольшей степени связано с их численностью на предыдущей стадии развития (обилие сеголеток прошлой осенью). Важны и условия жизни ювенильных лягушат в течение периода нагула и первой зимовки. Несомненно, чем выше температура периода нагула и чем дольше он продолжается, тем лучше лягушата смогут подготовиться к зиме и наоборот (Кутенков, 1998) — где бы ни пришлось им ее проводить. Хотя большинство травяных лягушек контрольной популяции зимует в реке, неопределенная и порой значительная часть сеголеток делает это в случайных укрытиях на суше (Kutenkov, 1995; обзор см. Ляпков, 1997) или в неглубоких промерзающих водоемах. Например, В. Ю. Реминный (2001) отметил гибель около 5,5 тыс. лягушат, собравшихся на зимовку в роднике, из-за его замерзания при снижении уровня воды; годовалые (по видимому) особи составляли около 2,5% этого скопления лягушек, остальные — сеголетки. Дело в том, что сложный механизм подготовки к гипобиозу (см. раздел 2.4) устанавливается у амфибий только после экспозиции годовым циклом местного климата (Wind-Larsen, Jørgensen, 1987). Так что в отсутствие физиологической мотивации и будучи пока незнакомы с расположением надежных потенциальных зимовочных водоемов, далеко не все сеголетки местной популяции находят их в процессе случайного поиска. В результате масштабы смертности оставшихся на суше или в малых водоемах лягушат зависят как от температуры воздуха, так и от глубины снежного покрова уже в ноябре (первом холодном месяце): рассчитанный нами «индекс благоприятности» имеет достоверное влияние на вариацию численности годовалых особей (табл. 6.3). Не исключено, что после первой успешной перезимовки на суше животные вновь инстинктивно возвращаются именно к этим убежищам ближайшей осенью, и тогда их смертность вновь будет зависеть от факторов, действующих на суше, а не под водой.

Множественный регрессионный анализ причин варьирования встречаемости зрелых лягушек выявил три важнейших фактора. Во-первых, влияние фактора «суммарное обилие годовиков один и два года назад» оказывается хоть и не сильным, но достоверным, что означает определенную устойчивость однажды перезимовавших лягушек к меняющимся условиям среды. Во-вторых, средняя минимальная температура воздуха в течение первой зимовки (предшествующей наступлению стадии «годовалые особи») имеет наибольшее и положительное влияние на численность этих животных и по достижении ими размеров наступления полового созревания (см. раздел 4.4). Механизм такого отдаленного эффекта неясен: прямого воздействия зимних температур на выживаемость лягушат во время первой зимовки (см. анализ варьирования *ОГЛ*) мы не обнаружили. Парный корреляционный анализ показал, что этот интегральный индекс определяет около 60% варьирования *ОПЛ* ( $r = 0,76$ ,  $r^2 = 0,58$ ,  $p =$

0,0001,  $n = 20$ ). В-третьих, после достижения лягушками годовалого возраста любые погодные флуктуации на их последующую численность практически не влияют, что показала процедура пошагового отбора. Это подтверждают, в частности, и прямые наблюдения за выживаемостью *R. temporaria* во время зимовки в пруду в северной Финляндии (Пасанен, 1980): для зимующих впервые она составила 44,3%, тогда как у неполовозрелых разного возраста (в том числе годовалых) и половозрелых почти не различалась и составила, соответственно, 94,4 и 97,1%.

Наконец, выживаемость половозрелых лягушек в течение зимы отчетливо не зависела от погодных условий: пошаговый отбор позволил включить в уравнение [5] только глубину снежного покрова в январе, но статистическая значимость ее влияния на ОПЛ не подтверждается (табл. 6.3). В итоге многолетняя вариация количества кладок икры, продуцируемых контрольной популяцией, строго следует вариации встречаемости зрелых лягушек в предыдущем году — какими бы ни были погодные характеристики конкретной зимы, предшествующей икрометанию.

## 6.2. Многолетние изменения численности репродуктивной части населения

Единственным надежным и простым в получении показателем обилия половозрелых лягушек является количество выметанных самками кладок икры. Соотношение полов в популяциях *R. temporaria*, определяемое разными авторами и разными способами, выглядит достаточно неустойчивым (Oldham, 1963; Ивантер, 1969; Нерáñ, 1982; Ryser, 1986 и др.). Однако некоторые детальные подсчеты количества самцов и самок в популяциях бурых лягушек, и травяной в том числе, дают соотношение, близкое к 1 : 1 (Smith, 1954; Шалдыбин, 1981; Леонтьева, Перешкольник, 1982; Griffiths et al., 1986; Ищенко, Леденцов, 1987 и др.). Тот же результат обычно получается и при определении пола в выборках сеголеток (Панченко, 1980; Ищенко, 2007; наши данные). Здесь следует сослаться на интересное устное сообщение Ф. Н. Шкляревича о наблюдениях за икрометанием травяной лягушки в системе искусственных водоемов на побережье Порьей губы Белого моря. Он, пользуясь биноклем, в один из сезонов подсчитал количество токующих самцов *R. temporaria*, которые перемещались от нерестилища к нерестилищу по мере их оттаивания и появления новых самок — ситуация вполне обычная (см. раздел 3.1). Затем, когда вся икра была уже отложена, он сосчитал количество кладок, и оно оказалось абсолютно равным числу собравшихся в это место самцов.

Следовательно, можно с высокой долей уверенности заключить, что число отложенных в данный сезон кладок связано прямой зависимостью с количеством особей обоего пола (т. е. одна кладка — это два животных). Места откладки икры остаются постоянными на протяжении многих лет (см. раздел 3.1), что позволяет, выделив определенную группу разнокачественных репродуктивных водоемов в качестве контрольных, проводить ежегодные учеты половозрелых лягушек на значительных территориях.

Такая работа была выполнена в заповеднике «Кивач» с использованием 82 нерестовых водоемов разных типов или их систем из более 300, выявленных здесь к настоящему времени. Показателем численности за каждый год служила сумма обнаруженных во всех контрольных водоемах кладок икры. Результаты приведены на рис. 6.6.

Среднее значение ряда соответствует 3916 кладкам (= 7832 половозрелых лягушки в пределах контрольной территории), отношение максимума (1985 г.) к минимуму (1988 г.) составило 3,2. Исследование полученного временного ряда проведено с использованием пакета MESOSAUR 1.1 по опубликованной схеме (Пузаченко, Пузаченко, 1999). Средства этой системы позволяют детально анализировать свойства и структуру многолетних рядов данных. Оказалось, что полученный ряд не имеет ни периодических составляющих, что свидетельствует об отсутствии цикличности в динамике численности, ни статистически значимого тренда, что говорило бы об устойчивой тенденции спадов и подъемов обилия вида. С определенной долей уверенности можно утверждать, что ход многолетней динамики численности травяной лягушки в заповеднике не отличается от случайного ( $\chi^2 = 1,8$ ;  $p = 0,4$ ), это «белый шум»: процесс стационарен во времени и в нем не существует никаких колебаний, кроме случайных.

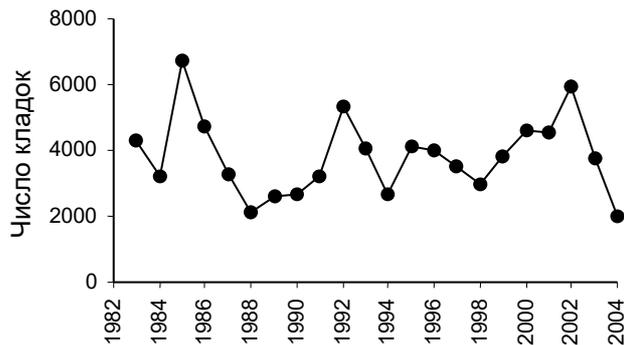


Рис. 6.6. Многолетняя динамика численности репродуктивной части населения травяной лягушки в заповеднике «Кивач». По оси абсцисс — годы, по оси ординат — количество кладок икры в 82 контрольных водоемах.

Материалы для сравнения хода динамики численности в разных частях ареала травяной лягушки крайне ограничены. Известен всего лишь один пример столь же длительного ряда данных по численности этого вида, полученный под г. Звенигородом в Московской обл. с применением того же способа учета и, к тому же, совпадающего по времени с нашим (1982–2002 гг.; Ляпков, 2003). Автор использовал данные примерно по 60 водоемам на площади в 12 км<sup>2</sup>, при преимущественном предпочтении лягушками девяти из них. Средний многолетний уровень численности половозрелых травяных лягушек в этом районе в 1,2 раза выше, чем в «Киваче». За время наблюдений превышение максимума численности над минимумом под Звенигородом было почти шестикратным. При этом в период депрессии численность там была даже ниже, чем у нас, но на пике превышала отмеченный в «Киваче» максимум в 1,6 раза. Сопоставляя этот ряд с изображенным на рис. 6.6, можно отметить более «спокойную» динамику численности половозрелой части популяции *R. temporaria* в «Киваче», отсутствие здесь сколько-нибудь длительных периодов депрессий (под Звенигоро-

дом это 1984–1988 гг. и 1995–1999 гг.) и «вспышек» численности (1990–1992 гг.). Корреляция хода численности с нашими данными отсутствует ( $r = -0,09$ ;  $r_s = -0,16$ ). Похожими для обеих территорий были период спада с 1992 по 1994 гг., вызванного общей засухой в европейской части России в 1992 г. (Северцов, 1993; наши данные), и некоторый подъем численности половозрелой части сравниваемых популяций с 1998 по 2001 гг.

Ф. Н. Шкляревич в 1984–1994 гг. также провел учеты кладок икры в системах искусственных водоемов на восточном побережье Кандалакшской губы Белого моря (Порья Губа, см. разделы 5.1 и 5.4). Связь изменений численности в пределах этого временного ряда (Макарова, Шкляревич, 1999) с соответствующим отрезком полученного для территории «Кивача» оказалась умеренной и достоверной ( $r_s = 0,60$ ,  $p = 0,05$ ). Можно, таким образом, предположить, что в пределах Карело-Кольского края динамика численности взрослого населения вида подчиняется общим закономерностям, отличным от таковых в регионах с иными погодно-климатическими условиями.

Чтобы узнать, синхронны ли, и если да то насколько, многолетние изменения численности лягушек в отдельных репродуктивных группировках внутри конкретной территории, для проведения соответствующих расчетов в пределах заповедника «Кивач» выделены 9 участков с компактным размещением разнотипных нерестовых водоемов и отстоящих друг от друга на разные расстояния (рис. 6.7). Ниже приведены краткие описания этих участков.

1. Водоем в скальной депрессии с площадью водного зеркала весной до 4500 м<sup>2</sup>.
2. Котловина оз. Мусталамби с несколькими разбросанными по ней некрупными репродуктивными стациями (мелководья и пойменные по принятой в разделе 5.2 типологии).
3. Система водоемов в заболоченном лесу (лог) у берега оз. Лаголамби, 2–3 нерестилища в разные годы.
4. Группа мелководий и пойменных водоемов вдоль берегов р. Суна на протяжении 2 км ее течения.
5. Контрольный участок площадью 4,2 га в южной части обширного осоко-сфагнового болота Чечкино.
6. Естественные (пойменные и мелководья реки) и искусственные водоемы в пределах небольшого лесного поселка, всего 12–15 мест нереста.
7. Водоемы на территории контрольной популяции (см. раздел 6.1).
8. Окрайка олиготрофного болота, более 10 нерестилищ на площади 0,8 га.
9. Болотные и «пойменные» системы водоемов в котловине оз. Гимойламби, а также нерестилища по вытекающему из него на юг ручью и в старицах ближайшего участка левого берега р. Суна.

Корреляционный анализ (попарное сравнение, ранговая корреляция) выявил достаточно сложную картину хронологической связанности динамик численности репродуктивных группировок половозрелых лягушек на выделенных для контроля участках (рис. 6.7). Наиболее отстоящая от других и предпоследняя по величине группировка травяной лягушки на участке № 1 демонстрировала ход численности, похожий на таковой у трех других. По две достоверных корреляционных связи имели группировки болота (№ 8) и котловины оз. Гимойламби (№ 9). Наиболее самостоятельным ходом численности отличалась

группировка особей на обширном обводненном Чечкином болоте (№ 5): варьирование ее обилия и динамика группировок на участках №№ 1, 2, 6, 8 и 9 статистически независимы ( $r_s < 0,4$ ,  $p > 0,05$ ) а с №№ 3, 4 и 7 связь отсутствует вообще ( $r_s \leq 0,14$ ). Напомним, что каждую весну скопление размножающихся в этом болоте лягушек складывается как из приходящих сюда после зимовки из р. Суны, так и из перезимовавших здесь же особей (см. раздел 3.1).

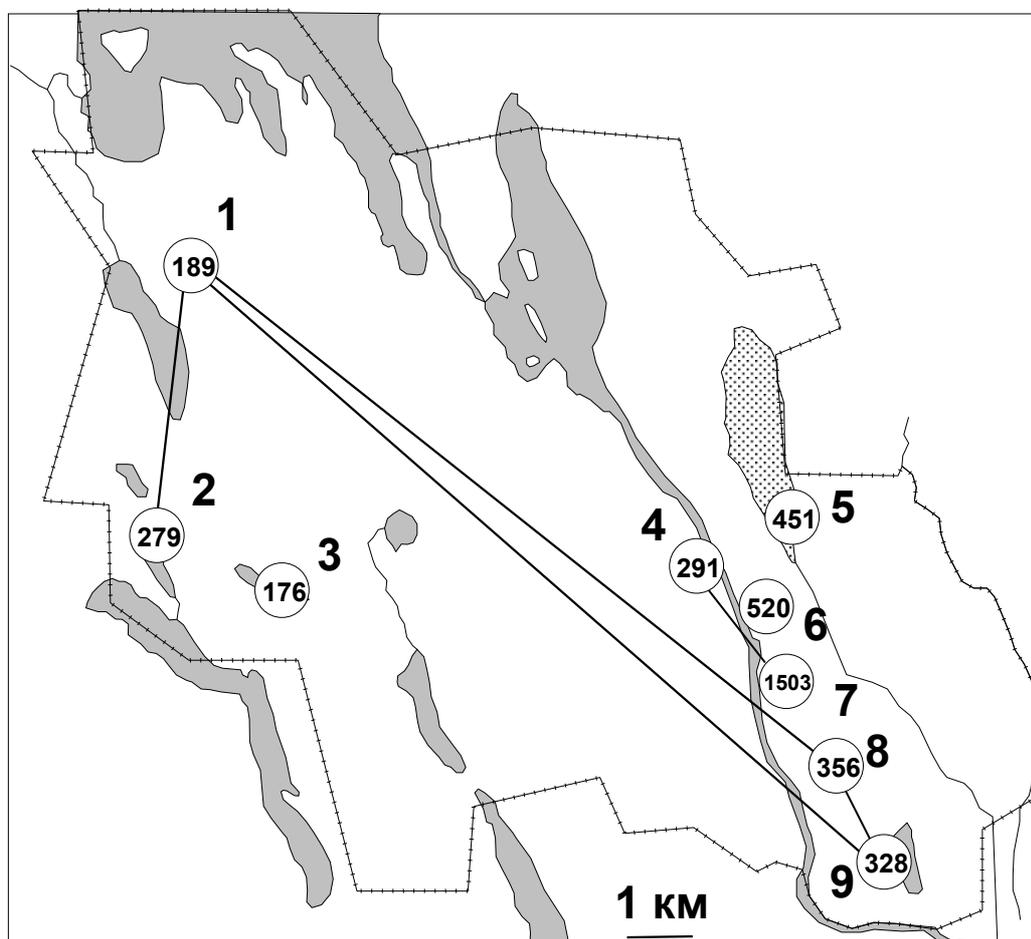


Рис. 6.7. Схема размещения мест икрометания девяти контрольных репродуктивных группировок травяной лягушки на территории заповедника «Кивач».

В кружках — средние многолетние величины количества отложенных кладок икры. Линиями соединены участки с синхронными многолетними изменениями численности ( $r_s \geq 0,7$ ) половозрелых лягушек. Пояснения в тексте.

Обращает на себя внимание тот факт, что многолетний ход численности соседствующих группировок на участках 4, 6 и 7 не вполне совпадает ( $r_s = 0,67$ ;  $0,66$ ;  $0,56$ ). Это весьма странно, так как все лягушки, обитающие вдоль реки и зимующие в ней, составляют единую популяцию, а расположенные в ее долине нерестовые водоемы играют весьма заметную роль в воспроизводстве населения *R. temporaria* данного района заповедника (среднее многолетнее значение составляет 980 кладок икры или 42% от суммарной величины всей репродуктивной группировки указанной территории). Более того, динамика численности лягушек, размножающихся только по берегам реки на этих трех участках, демонстрирует наибольшую устойчивость: отношение максимума к минимуму

составило всего 2,8 крат, тогда как в других районах, отстоящих от реки, амплитуда колебаний была от 6,3 (№ 2) до 20 (№№ 3 и 5) и даже 54,8 крат (№ 8). Можно предположить, что некоторое количество самок меняет места нереста в последовательные сезоны (явление описано для *R. arvalis*, однако масштабы его невелики; см. Ищенко, 2007) и, таким образом, имеет место ежегодное диспропорциональное перераспределение животных внутри данной единой пространственной группировки. Тогда это должно приводить к появлению отрицательной корреляции между оценками обилия в соседствующих группах репродуктивных водоемов. Однако исследование частной корреляции такой вывод не подтвердило: значения коэффициентов составили  $r_{46(7)} = 0,48$ ,  $p < 0,05$ ,  $r_{47(6)} = 0,45$ ,  $p < 0,05$  и  $r_{67(4)} = 0,21$ ,  $p > 0,05$ .

Единственным объяснением указанного неполного совпадения хода численности может служить большое разнообразие и обилие нерестовых водоемов (в том числе и не контролируемых в рамках данного исследования) в этом районе, и впервые размножающиеся лягушки, почти всегда составляющие большинство в брачных скоплениях вида, имеют широкие возможности выбора и год от года распределяются по водоемам в неравной пропорции (как, например, в популяции остромордой лягушки: Ищенко, 1982). При этом связанное только с рекой «ядро» группировки относительно стабильно.

Во втором варианте анализа сравнивали многолетние флуктуации численности конкретных репродуктивных группировок с ее ходом — в сумме — во всех остальных частях заповедника. Используются данные только по участкам №№ 1–7, входящим в общий временной ряд динамики численности, показанный на рис. 6.6. В этих районах ежегодно насчитывали около 80% кладок икры от общего количества на всей обследованной территории заповедника. Результаты приведены в таблице 6.4. Как в первую половину срока наблюдений, так и по результатам расчета для полного временного ряда численность группировок №№ 1, 2 и 4 менялась по годам так же, как и всего населения лягушек заповедника. Для трех группировок (пункты 6, 7 и «река») эта связь, тесная в первые 11 лет, впоследствии стала умеренной. Причины такой частичной рассинхронизации не ясны. Наконец, размеры репродуктивной группировки, сосредоточенной на Чечкином болоте (№ 5), на протяжении всего временного ряда варьировали независимо от того, что происходило с численностью половозрелых лягушек на остальной части заповедника.

Таблица 6.4. Степени связи (коэффициенты ранговой корреляции) многолетней динамики численности травяных лягушек в локальных репродуктивных группировках с ее ходом на остальной части обследованной территории заповедника «Кивач»

Сроки наблюдений	Номера участков (как на рис. 6.7)							река**
	1	2	3	4	5	6	7	
по 1992 г.	0.85*	0.95*	0.34	0.80*	0.32	0.87*	0.95*	0.73*
по 2004 г.	0.89*	0.79*	0.37	0.72*	0.19	0.51*	0.60*	0.52*

Примечания. \* — уровень значимости  $p$  не более 0,05; \*\* — участок 4 и водоемы, относящиеся к долине реки, на участках 6 и 7.

Таким образом, оба проведенных анализа показывают, что общая динамика численности половозрелой части населения лягушек на большой исследованной территории складывается из не всегда совпадающих между собой динамик локальных группировок. Однако отсутствие отрицательных коррелятивных связей, которые свидетельствовали бы об асинхронности хода численности, позволяет говорить о единой тенденции многолетних изменений обилия взрослого населения и ее обусловленности единым комплексом флуктуирующих факторов в пределах обширных территорий.

### 6.3. О причинах динамики численности популяции травяной лягушки —

На уровень численности лягушек в естественной среде обитания влияют как биотические (внешние и внутренние), так и абиотические факторы, однако их относительная роль различна.

Внутривидовую конкуренцию за любые ресурсы среды как фактор регуляции численности *imago* травяной лягушки в изученных условиях следует исключить: с каким-либо лимитированием пищи, пространства, убежищ и пр. эти животные не сталкиваются, и насыщения, а тем более перенасыщения местобитаний особями вида в условиях южной Карелии (как, впрочем, и в других частях таежной зоны) не происходит.

Заметного влияния паразитов на смертность лягушек не установлено. Единственным исключением является муха *Lucilia bufonivora*. Она прикрепляет яйца на кожу боков и спины особей *Anura* (автору в течение нескольких летних сезонов неоднократно приходилось извлекать их с этих участков тел травяных лягушек, отлавливаемых в процессе работы). Вылупившиеся личинки переползают на голову и развиваются затем в ноздрях и мозгу земноводных, исход всегда летален. Численность мухи испытывает непериодические вспышки, после чего вид надолго исчезает. В Татарии в отдельные засушливые годы зараженность яйцами мухи особей *R. arvalis* достигала 20–25% (Гаранин, Шалдыбин, 1976). В контрольной популяции *R. temporaria* в заповеднике «Кивач» она не превышала 5% (единственный раз; в другие сезоны <1%), а в северной Финляндии за много лет отмечены лишь единичные случаи поражения (Koskela et al., 1974).

Хищники (личинки насекомых), питающиеся головастиками, не влияют на состояние и структуру личиночных популяций *R. temporaria* (Сурова, Северцов, 1988; Сурова, 1990). Весьма многочисленные хищники-позвоночные, поедающие *imago* бесхвостых земноводных, — их насчитывают десятки видов (Гаранин, 1971), — могут изымать значительные количества как подросших травяных лягушек (Loman, 1984; Коросов, Фомичев, 2005 б), так и, особенно, сеголеток (Луарков, 1996). Уровень потребления лягушек хищниками увеличивается в случаях образования жертвами крупных скоплений (зимовочные агре-

гации, весенняя миграция, нерест и, возможно, ранние сеголетки по берегам водоемов выплода) в результате локальной концентрации этих батрахофагов, т. е. в отдельных случаях имеет место плотностно-зависимая смертность (Loman, 1990; Ляпков, 1996). Тем не менее, хищники вряд ли могут служить основной причиной внезапных сокращений численности *Anura* (Гаранин, 1983; Северцов, 1993), так как, по-видимому, изымаемая доля жертв остается относительно постоянной из года в год (Berven, 1990).

Зависимая от плотности смертность на личиночной стадии (прямое следствие переуплотнения) — явление вполне естественное (Северцов, Сурова, 1989), но оно не связано с начальной численностью генерации (количество отложенной икры). Следовательно, эффект такой «регуляции» входит в противоречие с необходимостью обеспечения определенного уровня воспроизводства популяции. Влияние начальной плотности на численность завершивших метаморфоз сеголеток неоднозначно в разных природных обстановках: от почти полной отрицательной зависимости у *R. sylvatica* в засушливых условиях (Berven, 1990), до ситуации, когда у *R. temporaria* «... начальная плотность генерации, как правило, ниже необходимой для снижения выживаемости» (Ляпков, Северцов, 1994, с. 104), и число кладок, при котором выживаемость до конца метаморфоза максимальна, в большинстве водоемов оказывается ближе к максимуму за все годы наблюдений.

С. М. Ляпков (1988, 1995; Ляпков, Северцов, 1994) предпринял тщательное исследование выживаемости сеголеток травяной лягушки в начале их наземной жизни, проведя длительные полевые наблюдения и поставив серию экспериментов. В анализе использованы варьирующие по ходу выплода и из года в год величины плотности сеголеток, их размеры (длина тела) и сроки выхода, а также размерные и физические параметры репродуктивных водоемов — очень большое число сочетаний.

Выяснилось, что выживаемость ювенильных лягушек имеет весьма сложную зависимость от динамической «плотности населения» сеголеток по берегам водоемов сразу после метаморфоза (не во все годы), их начальных размеров и сроков выхода, причем оба последних параметра связаны нелинейной зависимостью. Начальная плотность варьировала как по мере выхода сеголеток из каждого репродуктивного водоема, так и из года в год. При низкой плотности выживаемость положительно коррелировала со средней длиной тела, но не со временем выхода. При высокой плотности — наоборот: не коррелировала с размерами и была связана слабой положительной зависимостью со временем выхода. Лишь в небольших водоемах увеличение начальной численности (плотность кладок икры) накладывало ограничения как на средние размеры сеголеток, так и на сроки их выхода. Влияние погоды и, в частности, температуры автор во внимание не принимал, отметив лишь, что фактором, *маскирующим* (курсив наш) эффект плотности на данные показатели, могут быть сильные различия между водоемами по степени их затененности.

По нашему мнению, выявленные С. М. Ляпковым неустойчивые и хаотичные тенденции, иногда противоположно направленные или даже не ощути-

мые, демонстрируют отсутствие отчетливой плотностно-зависимой регуляции в ряду последовательных стадий развития «яйца — недавно прошедшие метаморфоз лягушата — сеголетки перед зимовкой» для исследованной популяции в целом. Очевидно, такая «регуляция» существует как явление, но отнюдь не она определяет размах и направленность многолетних изменений численности лягушек.

Таким образом, биотические факторы либо не влияют на уровень численности травяной лягушки на любых стадиях онтогенеза, либо строго отрицательны по производимому на него эффекту. Существующие воззрения на регуляцию численности животных через функционирование системы обратных связей «плотность населения — уровень воспроизводства» и «плотность населения — уровень смертности» не приложимы к популяциям видов бесхвостых земноводных умеренной климатической зоны (Кутенков, 1999). Во всяком случае, в изученных нами условиях плотностно-зависимой регуляции численности травяной лягушки, когда репродуктивная часть популяции каким-то образом реагировала бы на увеличение или на снижение собственной «плотности», обнаружить не удалось. Исходя из особенностей физиологии размножения, возможностей как подавления, так и интенсификации темпа воспроизводства, т. е. «...групповых адаптивных реакций, способных ослабить или изменить направление внешних воздействий» (Ивантер, 1975, с. 226), у вида просто нет.

Роль модификатора численности травяной лягушки (как, вероятно, и других наземных *Anura* в пределах лесной зоны) в процессе перехода от одной стадии онтогенеза к последующей берут на себя флуктуирующие из года в год погодные условия. Значения численности отдельных видов в разные годы могут отличаться на порядок. Все известные случаи катастрофического снижения численности многих видов бесхвостых амфибий Евразии всегда были связаны исключительно с погодными аномалиями (Банников, Денисова, 1956; Гаранин, 1971; Астрадамов, Алышева, 1979; Maslova, 2000 и др.), и ни один «пик» пока не был объяснен компенсаторными внутривидовыми реакциями.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л.** Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. 576 с.
- Ануфриев В. М., Бобрецов А. В.** Амфибии и рептилии. Фауна европейского Северо-Востока России. Т. IV. СПб.: Наука, 1996. 131 с.
- Астрадамов В. И., Алышева Г. И.** Динамика численности и биомасса амфибий Симкинского заказника // Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР. Саранск, 1979. № 2. С. 77–82.
- Атлас Карельской АССР.** М.: ГУГК, 1989. 40 с.
- Атлас Мурманской области.** М.: ГУГК, 1971. 33 с.
- Базанова Е. Е.** К вопросу о эколого-морфологических особенностях некоторых бесхвостых амфибий // Природные ресурсы западных областей РСФСР и их рациональное использование. Смоленск, 1974. С. 179–182.
- Банников А. Г.** Экологические условия зимовок травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) в Московской области // Сборник научных студенческих работ МГУ. Зоология. М., 1940. Вып. XVI. С. 41–64.
- Банников А. Г.** О колебании численности бесхвостых амфибий // Доклады АН СССР, 1948. Т. 61, №1. С. 131–134.
- Банников А. Г., Денисова М. Н.** Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 1956. 168 с.
- Барабаш И. И.** Обзор стационарного распределения позвоночных животных в Кададинском опытном лесничестве Пензенской области // Бюллетень Воронежского общества естествоиспытателей. Воронеж, 1939. Т. III, вып. 2. С. 21–29.
- Бейдеман И. Н.** Справочник по расходу воды растениями в природных зонах СССР. Новосибирск: Наука, 1983. 257 с.
- Белова З. В.** Некоторые вопросы биологии амфибий и рептилий Дарвинского заповедника // Охрана и рациональное использование рептилий. М., 1978. С. 26–37.
- Бешков В. А.** Най-голомята периодична миграция в света на земноводните // Природа (НРБ), 1988. Т. 37, № 1. С. 34–39. Цит. по реферативн. журналу Биология, 1989, 1И41.
- Биоэнергетика и рост рыб** / Под ред. Дж. Р. Бретт и Т. Д. Гроувс/. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 408 с.
- Болотников А. М., Литвинов Н. А., Пудова Г. Ф.** Температура тела и температурная реакция у молодых и взрослых бурых лягушек *Rana arvalis* и *R. temporaria* // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 5 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1981. С. 19–20.
- Борисов А. А.** Климаты СССР. М.: Учпедгиз, 1948. 224 с.
- Боркин Л. Я., Белимов Г. Т., Седалищев В. Т.** О распространении лягушек рода *Rana* в Якутии // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. С. 18–24.

- Быховский Б., Фурсенко А.** Зимовки лягушек в прудах Заповедного парка Петергофского Естественно-Научного института // Труды Петергофского Естественно-Научного ин-та, 1929. № 6. С. 143–155.
- Воронов Г. А., Болотников А. М., Чащин Л. А., Зотова Е. П., Кишмерешкина М. И.** О травяной и остромордой лягушках Камского Приуралья // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970. С. 72–73.
- Гаранин В. И.** К вопросу о динамике численности земноводных и пресмыкающихся // Природные ресурсы Волжско-Камского края: животный мир. Казань, 1971. Вып. 3. С. 79–93.
- Гаранин В. И.** К изучению миграций амфибий // Труды ЗИН АН СССР: Герпетологический сборник. Л.: Наука, 1977. С. 39–49.
- Гаранин В. И.** Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
- Гаранин В. И., Шалдыбин С. Л.** О паразитировании личинок мухи *Lucilia bufonivora* Мон. на бесхвостых амфибиях // Паразитология, 1976. Т. 10, № 3. С. 286–288.
- Гейгер Р.** Климат приземного слоя воздуха. М.: Иностранная литература, 1960. 486 с.
- Глазов М. В.** О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюллетень МОИП, отд. биол., 1975. Т. 80, № 6. С. 59–66.
- Голубев Н. С., Хозацкий Л. И.** Термотактический оптимум травяной лягушки // Герпетология. Краснодар, 1979. С. 36–43.
- Гончаренко А. Е.** Численность и распределение лягушки травяной в бассейне реки Южный Буг // Вид и его продуктивность в ареале. Материалы 5 Всесоюзного совещания. Вильнюс, 1988. С. 127–128.
- Гуль И. Р.** Земноводные и пресмыкающиеся хребта Черногора (Украинские Карпаты) // Вопросы герпетологии. Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2001. С. 74–75.
- Гумилевский Б. А.** О некоторых эколого-фаунистических исследованиях на Валдайской возвышенности // Известия Всесоюзного Географического об-ва, 1941. Т. 73, вып. 1. С. 129–136.
- Денисова М. Н., Муркина Н. В.** Интенсивность питания и суточные ритмы лягушек // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 79–80.
- Динесман Л. Г.** Адаптации амфибий к различным условиям влажности воздуха // Зоол. журн., 1948. Т. 27, вып. 3. С. 231–240.
- Дрейпер Н., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ. Книга 2. М: Финансы и статистика, 1987. 351 с.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И.** Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.

- Елина Г. А., Лукашев А. Д., Юрковская Т. К.** Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2000. 242 с.
- Елина Г. А., Филимонова Л. В., Грабовик С. И., Костина В. И.** Болота Кольского полуострова // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Труды КНЦ РАН, Вып. 8. Петрозаводск, 2005. С. 94 – 111.
- Емельянов М. Н., Шмидт Е. Н.** Земноводные // Животный мир Смоленской обл. Позвоночные животные. Смоленск, 1951. С. 47–56.
- Залежский Г. В.** К динамике численности некоторых видов амфибий // Сборник работ научных студенческих кружков МГУ. 1938. Вып. 2, биология. С. 3 – 28.
- Злотин Р. И., Грузнова И. В.** О стенотопности амфибий в лесных экосистемах // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 95–97.
- Ивантер Э. В.** Материалы по экологии травяной лягушки на Севере // Труды заповедника «Кивач». Петрозаводск, 1969. Вып. 1. С. 136–145.
- Ивантер Э. В.** Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л., «Наука», 1975.
- Ивантер Э. В.** К изучению питания травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 5–12.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В.** Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск, 2002. 160 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В.** Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Иноземцев А. А.** Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: ЛГУ, 1978. 264 с.
- Ищенко В. Г.** О влиянии деятельности леспромхозов на численность земноводных // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Т. III. Животный мир. Свердловск, 1978. С. 53–54.
- Ищенко В. Г.** Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и ее возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23–49.
- Ищенко В. Г.** Репродуктивная тактика и демография популяций земноводных // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1989 а. Т. 17. С. 5–51.
- Ищенко В. Г.** Экологические механизмы обеспечения стабильности популяции амфибий // Экология, 1989 б. № 2. С. 12–19.
- Ищенко В. Г.** Жизненный репродуктивный успех и структура популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss., 1842). Нетрадиционное решение общей задачи // Современная герпетология, 2007. Т. 7, вып. 1–2. С. 76–87.

- Ищенко В. Г.** Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2008. С. 151–169.
- Ищенко В. Г., Леденцов А. В.** Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяций остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 40–51.
- Калецкая М. Л.** Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище, ч. 1. М., 1953. С. 171–186.
- Карельская АССР: природа, хозяйство.** Петрозаводск, 1986. 279 с.
- Карташев Н. Н.** Своеобразная зимовка травяных лягушек // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 109–110.
- Катаев Г. Д., Макарова О. А.** Изменения фауны наземных позвоночных Лапландского заповедника за полувековой период // Мониторинг природной Среды Кольского Севера. Апатиты, 1984. С. 75–92.
- Киселев В. Е.** Особенности адаптаций амфибий на северных границах их ареалов // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 7 Всесоюзной герпетол. конф. Киев, 1989. С. 112–113.
- Клейнберг С. Е., Смирин Э. М.** К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн., 1969. Т. 48, вып. 7. С. 1090–1093.
- Коли Г.** Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 364 с.
- Корнеева Т. М., Быков А. В., Речан С. П.** Наземные позвоночные низовьев реки Онеги. М.: Наука, 1984. 89 с.
- Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Ляпков С. М.** Особенности завершивших метаморфоз травяных лягушек южных и северных популяций // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2008. С. 185–190.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н.** Ведущие факторы размещения амфибий на островах Кижского архипелага // 10 лет экологическому мониторингу музея-заповедника «Кижы». Петрозаводск, 2005 а. С. 120–126.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н.** Трофические отношения в островном зооценозе // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества). Материалы конференции. Петрозаводск, 2005 б. С. 190–193.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н.** Территориальное размещение бурых лягушек в период размножения // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Труды КНЦ РАН, вып. 11. Петрозаводск, 2007. С. 85–92.
- Котляревская В. А.** Местные миграции некоторых земноводных // Вопросы герпетологии: автореф. докл. Всесоюзной герпетол. конф. Л.: ЛГУ, 1964. С. 34–35.

- Красавцев Б. А.** О питании травяной лягушки (*Rana temporaria* L) // Зоол. журн., 1935. Т. 14, вып. 3. С. 594–600.
- Кривошеев В. Г., Опенко З. М., Шабанова Е. В.** Материалы по биологии травяной и остромордой лягушек // Зоол. журн., 1960. Т. 39, вып. 8. С. 1201–1208.
- Кузнецов О. Л.** Растительность болот // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. С. 61–68.
- Кузьмин С. Л.** Популяционные аспекты трофологии земноводных // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1989 а. Т. 17. С. 52–100.
- Кузьмин С. Л.** Земноводные и пресмыкающиеся северо-запада Москвы // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: МОИП, 1989 б. С. 48–60.
- Кузьмин С. Л.** Сокращение численности земноводных и проблема вымирания таксонов // Успехи современной биологии, 1995. Т. 115, вып. 2. С. 141–155.
- Кузьмин С. Л.** Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
- Кузьмин С. Л., Сурова Г. С.** Обеспеченность травяной лягушки (*Rana temporaria*) пищей в разных географических популяциях // Экология, 1994. № 4. С. 59–66.
- Куранова В. Н.** Экология сибирской лягушки в Томской области // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 127–128.
- Куранова В. Н.** Влияние мелиорации на распределение и численность остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л., ЗИН АН СССР, 1981. С. 56–61.
- Кутенков А. П.** Размножение бесхвостых амфибий южной Карелии и влияние на него некоторых форм хозяйственной деятельности // Антропогенные воздействия на природу заповедников. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1990. С. 38–50.
- Кутенков А. П.** Состояние популяций травяной лягушки, *Rana temporaria*, на северной периферии ареала // Герпетологические исследования. Л., 1991 а. № 1. С. 54–60.
- Кутенков А. П.** Динамика размеров печени, жировых тел и гонад у травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1991 б. С. 14–24.
- Кутенков А. П.** О роли погодного фактора в динамике популяции травяной лягушки (*Rana temporaria*) на Севере // Экология, 1998. № 1. С. 49–54.
- Кутенков А. П.** Факторы, обуславливающие динамику численности бесхвостых амфибий Восточной Фенноскандии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Тезисы докл. Международной конфе-

- ренции и выездной сессии отделения Общей биологии РАН. Петрозаводск, 1999. С. 86–87.
- Кутенков А. П.** Возможности метода относительного учета численности при долговременном слежении за динамикой популяции травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Вопросы герпетологии. Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2001. С. 152–154.
- Кутенков А. П., Коросов А. В.** Материалы по биогеографии амфибий Карело-Кольского края // Биогеография Карелии. Труды КНЦ РАН. Серия Б, вып. 2. Петрозаводск, 2001. С. 103–109.
- Кутенков А. П., Панарин А. Е., Шкляревич Ф. Н.** Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова // Наземные позвоночные животные в заповедниках севера европейской части РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1990. С. 54–70.
- Кутенков А. П., Перехрестова М. В.** Рзмещение и характер использования территории у травяной лягушки (*Rana temporaria*) во внерепродуктивный период // Зоол. журн., 1985. Т. 64, вып. 3. С. 393–399.
- Кутенков А. П., Целлариус Н. Б.** Особенности активности травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Карелии // Зоол. журн., 1988. Т. 67, вып. 7. С. 1038–1045.
- Лада Г. А.** Эколого-фаунистический анализ амфибий центрального Черноземья. Автореф. дисс... канд. биол. наук. СПб, 1993. 22 с.
- Леонтьева О. А.** Бесхвостые земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений в экосистемах Подмосковья. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.
- Леонтьева О. А., Глазов М. В.** О экологии бурых лягушек на верховых болотах Новгородской области // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 132–133.
- Леонтьева О. А., Перешкольник С. Л.** Индикаторная роль герпетофауны в биоценозах с различной антропогенной трансформацией // Животный мир центра лесной зоны европейской части СССР. Калинин, 1982. С. 49–62.
- Лица И. Я., Поспелова Г. Е.** Изучение структуры воздействия факторов в экологическом прогнозировании // Человек и биосфера, вып. 8. М.: МГУ, 1983. С. 125–133.
- Лобанов В. А.** Распространение остромордой лягушки в Большеземельской тундре // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 4 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 134–135.
- Ляпков С. М.** Выживаемость сеголеток бурых лягушек (*Rana temporaria* и *R. arvalis*) в начале наземной жизни // Зоол. журн., 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1519–1529.
- Ляпков С. М.** Факторы, обуславливающие гибель сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в начале наземной жизни // Зоол. журн., 1995. Т. 74, вып. 1. С. 92–106.

- Ляпков С. М.** Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн., 1997. Т. 76, вып. 3. С. 356–363.
- Ляпков С. М.** Многолетняя динамика численности популяций бурых лягушек Подмосковья: естественные флуктуации или результат усиления антропогенного воздействия? // Вопросы герпетологии. Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2001. С. 171–173.
- Ляпков С. М.** Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. М.: КМК, 2003. 116 с.
- Ляпков С. М.** Географическая и возрастная изменчивость половых различий по длине тела и темпам роста бурых лягушек // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2008. С. 262–267.
- Ляпков С. М., Северцов А. С.** Влияние начальной численности генерации на численность завершивших метаморфоз особей, их размеры и сроки выхода у травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн., 1994. Т. 73, вып. 1. С. 97–111.
- Макарова О. А.** К экологии амфибий и рептилий Лапландского заповедника // Доклады МОИП. Зоология и ботаника, 1979 г. Новые данные об экологии и охране флоры и фауны СССР. М., 1981. С. 12–15.
- Макарова О. А., Шкляревич Ф. Н.** Амфибии и рептилии Мурманской области. Мурманск, 1999. 136 с.
- Мантейфель Ю. Б.** Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М.: Наука, 1977. 266 с.
- Мантейфель Ю. Б.** Избегание кислотного субстрата лягушкой *Rana temporaria*: преобладающее значение специфики анионов // Зоол. журн., 1991. Т. 70, вып. 1. С. 73–76.
- Мина М. В.** Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria*) в одном из малых водоемов Московской области // Зоол. журн., 1974. Т. 53, вып. 12. С. 1826–1832.
- Муркина Н. В.** Экология серой жабы за полярным кругом // Биологические основы использования и охраны диких животных. М., 1983. С. 68–73.
- Никитенко М. Ф.** Земноводные Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. Черновцы, 1959. С. 160–205.
- Окулова Н. М., Шохина С., Святкова И. Г., Зорина Е. Ю.** Амфибии Пинежского государственного заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов. Воронеж, 1995. С. 174–175.
- Панченко И. М.** Эффективность размножения остромордой лягушки юго-востока Мещеры // Экология, 1980. № 1. С. 95–98.
- Пасанен С.** Эколого-физиологические адаптации травяной лягушки (*Rana temporaria*) к зимним условиям // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 84–87.

- Пашенко Ю. И.** Материалы по фауне амфибий и рептилий севера европейской части Союза // Труды Зоологического музея Киевского ун-та. Киев, 1953. Т. 12, № 3. С. 91–93.
- Перешкольник С. Л., Леонтьева О. А.** Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-террасного государственного заповедника // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: МОИП, 1989. С. 84–96.
- Пикулик М. М.** Земноводные Белоруссии. Минск, 1985. 192 с.
- Попова Д. И., Чурносков Е. В.** Суточные циклы бодрствования и покоя у лягушки *Rana temporaria* // Журн. эволюционной биохимии и физиологии, 1976. Т. 12, № 7. С. 199–201.
- Преображенская Е. С., Байкалова А. С.** Численность и биотопическое распределение земноводных вне водоемов // Животный мир южной тайги. Проблемы и методы исследования. М.: Наука, 1984. С. 83–90.
- Пузаченко А. Ю., Пузаченко Ю. Г.** Анализ многолетних наблюдений на основе данных «Летописи природы»: оценка параметров динамики природных процессов. М., 1999. 76 с.
- Путилов А. А.** Спектральный анализ двигательной активности позвоночных пяти классов // Механизмы поведения. Материалы III Всесоюзной конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 1. С. 59–60.
- Пьявченко Н. И., Нестеренко И. М., Чесноков В. А.** Мелиорация и природа Севера. Петрозаводск, 1980. 77 с.
- Реминный В. Ю.** О зимовках травяных лягушек (*Rana temporaria*) в лесопарке города Винница // Вопросы герпетологии. Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2001. С. 245–247.
- Рихтер Г. Д.** Снежный покров, его формирование и свойства. М.-Л., АН СССР, 1945. 120 с.
- Родионенко О. Г., Неделин К. Т.** Экологическая характеристика земноводных Белорусского Поозерья // Новые проблемы зоологической науки... Тезисы докл. научной конф. зоологов педагогических ин-тов. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 329.
- Рыжевич К. К.** Соотношение ритмов суточной активности и пищевых спектров остромордой и травяной лягушек в луговых биотопах // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 6 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1985. С. 183–184.
- Рыжевич К. К.** Ландшафтно-типологическая и ландшафтно-географическая изменчивость соотношения обилия травяной и остромордой лягушек в Беларуси // Вопросы герпетологии. Матер. I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2001. С. 254–255.
- Северцов А. С.** О применимости маршрутных учетов для оценки численности травяных лягушек, *Rana temporaria* // Зоол. журн., 1993. Т. 72, вып. 3. С. 138–143.

- Северцов А. С., Сурова Г. С.** Влияние хищников на популяцию головастиков травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн., 1979. Т. 58, вып. 9. С. 1374–1379.
- Северцов А. С., Сурова Г. С.** Динамика численности бурых лягушек в Московской области // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: МОИП, 1989. С. 110–120.
- Сергеев А. М., Ветшева А. Г.** К вопросу о влиянии засухи на динамику численности травяной лягушки в Европейской части СССР // Зоол. журн., 1942. Т. 21, вып. 5. С. 202–206.
- Смирин Э. М.** О темпе роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни // Зоол. журн., 1980. Т. 59, вып. 12. С. 1831–1840.
- Сурова Г. С.** Действие хищников на личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* в естественных условиях // Зоол. журн., 1990. Т. 69, вып. 10. С. 86–97.
- Сурова Г. С.** Зависимость гибели яиц травяной лягушки (*Rana temporaria*) от pH среды // Вопросы герпетологии. Материалы I съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино — М., 2001. С. 280–282.
- Сурова Г. С., Северцов А. С.** Действие хищников на личинок бурых лягушек в условиях эксперимента // Зоол. журн., 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1509–1518.
- Теплова Е. Н.** Амфибии и рептилии Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Сыктывкар, 1957. Вып. 6. С. 116–129.
- Терентьев П. В.** Суточный цикл активности *Rana temporaria temporaria* // Зоол. журн., 1938. Т. 17, вып. 3. С. 549–553.
- Терентьев П. В.** Лягушка. М.: Советская наука, 1950. 346 с.
- Терентьев П. В.** Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных // Бюллетень МОИП, отд. биол., 1951. Т. 56, № 2. С. 14–23.
- Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л.** Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале // Труды ин-та биол. УФ АН СССР, 1965. Вып. 38. С. 189–193.
- Уланова Е. С., Забелин В. Н.** Методы корреляционного и регрессионного анализа в агрометеорологии. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 207 с.
- Ушаков В. А., Коваленко И. А., Малова С. Ю., Тарасова Е. М., Травина Н. М.** Некоторые морфофункциональные показатели зимующих травяных лягушек // Герпетология. Межвузовский сборник научных трудов. Краснодар, 1979. С. 9–19.
- Фомичев С. Н.** Экология островных популяций бурых лягушек в Карелии. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 25 с.
- Хазиева С. М., Никольская В. Н., Козлова Г. И.** Сезонная ритмика у травяной и остромордой лягушек в Камском Приуралье // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 6 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1985. С. 217.

- Хейер В. Р., Донелли М. А., Мак Дайермид Р. В., Хэйек Л.-Э. С., Фостер М. С.** Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: КМК, 2003. 380 с.
- Хмелевская Н. В.** Нерестовый консерватизм у травяной лягушки // Механизмы поведения. Материалы 3 Всесоюзного совещания по поведению животных. М.: 1983. Т. 1. С. 2004–206.
- Хмелевская Н. В.** Индивидуальное мечение травяных лягушек, рост и использование территории // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 6 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1985. С. 219–220.
- Хмелевская Н. В.** Пространственная структура популяции травяной лягушки и ее временная динамика // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: МОИП, 1989. С. 124–133.
- Хмелевская Н. В., Васильев Б. Д., Суров А. В.** Опыт радиометрического прослеживания за двигательной активностью лягушки, *Rana temporaria* // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл. М.: МОИП, 1989. С. 120–124.
- Хочачка П., Сомеро Дж.** Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.
- Черлин В. А.** Популяционные аспекты термальных адаптаций пресмыкающихся // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1989. Т. 17. С. 135–172.
- Чугунов Ю. Д.** О полифазном ритме суточной активности у травяных лягушек // Зоол. журн., 1966. Т. 45, вып. 11. С. 1692–1697.
- Чугунов Ю. Д.** Эколого–физиологические адаптации бесхвостых земноводных (приспособления для жизни на границе воды и суши). Автореф. дисс... докт. биол. наук. Владивосток, 1974. 42 с.
- Чугунов Ю. Д., Кузнецов Е. В.** О лабильности биологических ритмов у бесхвостых земноводных // Экология и биогеоценология. М.: МГУ, 1974. С. 89–94.
- Шарлеман Э. В.** Заметка о фауне пресмыкающихся и земноводных окрестностей Киева // Материалы к познанию фауны юго-западной России. Киев, 1917. С. 1–17.
- Шалдыбин С. Л.** Биотопическое размещение и численность амфибий в Окском государственном заповеднике // Ученые записки Горьковского пед. ин-та, сер. биол. наук, 1972. Вып. 130. С. 112–118.
- Шалдыбин С. Л.** Размножение и численность дальневосточной лягушки в Лазовском заповеднике // Вопросы герпетологии: автореф. докл. 5 Всесоюзной герпетол. конф. Л.: Наука, 1981. С. 153–154.
- Шварц С. С.** К биологии амфибий за Полярным кругом // Труды Салехардского стационара УФ АН СССР, вып. 1. Тюмень, 1959. С. 393–396.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г.** Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. 3. Земноводные. Свердловск, 1971. 60 с.

- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н.** Энергетика метаморфоза амфибий // Экология, 1973. № 4. С. 13–28.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н.** Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 388 с.
- Шилов И. А.** Эколого–физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 262 с.
- Andrén C., Nilson G.** Effects of acidification on Swedish brown frogs // Memoranda soc. fauna et flora fennica, 1988. V. 64, № 3. P. 139–141.
- Arnold E. N., Burton J. A.** A field guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe. London: Collins, 1980. 272 p.
- Aston R. J., Beattie R. C., Milner G. P.** Characteristics of spawning sites of the common frog (*Rana temporaria*) with particular reference to acidity // Journ. of zool., 1987. V. 213, № 2. P. 233–242.
- Baker R.** Demystifying vertebrate migration // New scientist, 1978. V. 80, № 1129. P. 526–528.
- Bea A., Rodriguez - Teijerio J. D., Jover L. L.** Relations between meteorological variables and the initiation of the spawning period in populations of *Rana temporaria* L. in the Atlantic region of the Basque Country (northern Spain) // Amphibia – Reptilia, 1986. V. 7, № 1. P. 23–31.
- Beebee T. J. C.** Habitats of the british amphibians (2): suburban parks and gardens // Biological conservation, 1979. V. 15, № 4. P. 241–257.
- Berger L., Rybacki M.** Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *R. temporaria* in central Poland // Alytes, 1993. V. 11, № 1. P. 17–24.
- Berven K.** Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica* // Evolution (USA), 1981. V. 35, № 4. P. 707–722.
- Berven K. A.** Factors affecting populations fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology, 1990. V. 71, № 4. P. 1599–1608.
- Brattstrom B. H.** Amphibian temperature regulation studies in the field and laboratory // American zool., 1979. V. 19, № 1. P. 345–356.
- Chlodny J., Mazur T.** Food requirements and utilization of food by *Rana arvalis* Nilss. // Ecologia polska, 1969. Ser. A, T. 17, № 38. P. 719–733.
- Cooke A. S.** Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability // Brit. journ. of herpetol., 1975a. V. 5, № 5. P. 505–509.
- Cooke A. S.** Spawn site selection and colony size of the frog (*Rana temporaria*) and the toad (*Bufo bufo*) // Journ. zool. Lond., 1975 b. V. 175, № 1. P. 29–38.
- Dolmen D.** Norwegian amphibians and reptiles; current situation 1985 // Studies in Herpetology (Roček Z. ed.). Prague, 1986. P. 743–746.
- Elmberg J.** Akergrödan. En artöversikt samt nya rön om dess utbredning i Nord-och Mellansverige // Fauna och flora, 1978. V. 73, № 2. P. 69–78.
- Elmberg J.** Apparent lack of territoriality during the breeding season in a boreal population of common frogs *Rana temporaria* // Herpetol. journ., 1986. V. 1, № 2. P. 81–85.

- Elmberg J.** Long term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* // Canad. Journ. zool., 1990. V. 68, № 1. P. 121–127.
- Feldman R.** Wanderdynamik und gewichtsentwicklung junger Grasfrösche (*Rana temporaria*) // Natur und Heimat, 1987. V. 47, № 2. S. 45–52.
- Freda J.** The influence of acidic pond water on amphibians: a review // Water, air and soil pollution, 1986. V. 30, № 1-2. P. 439–450.
- Freed A. N.** An adaptive advantage of basking behavior in an Anuran amphibian // Physiol. zool., 1980. V. 53, № 4. P. 433–444.
- Gelder J. J. van, Evers P. M. G., Maagnus G. J. M.** Calling and associated behaviour of the common frog, *Rana temporaria*, during breeding activity // Journ. of animal ecology, 1978. V. 47, № 3. P. 667–676.
- Gelder J. J. van, Hoedemaekers H. C. M.** Sound activity and migration during the breeding period of *Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilsson, *Pelobates fuscus* Laur. and *R. esculenta* L. // Journ. of animal ecology, 1971. V. 40, № 3. P. 559–568.
- Gibbons M. M., McCarthy T. K.** Age determination of frogs and toads (*Amphibia, Anura*) from north-western Europe // Zool. scripta, 1983. V.12, № 2. P. 145–151.
- Gibbons M. M., McCarthy T. K.** The reproductive output of *Rana temporaria* L. with particular reference to body size and age // Journ. of zool., 1986. A209, № 4. P. 579–593.
- Gislén T., Kauri H.** Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles, with notes on their growth and ecology // Acta vertebrat., 1959. V. 1, № 3. P. 191–397.
- Griffits R. A., Harrison J. D., Gittins S. P.** The breeding migration of amphibians at Llysdinam pond, Wales: 1981–1985 // Studies in Herpetology (Roček Z. ed.). Prague, 1986. P. 543–546.
- Haapanen A.** Site tenacity of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*R. arvalis* Nilss.) // Annales zool. fennici, 1970. V. 7, № 1. P. 61–66.
- Haapanen A.** Breeding of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Annales zool. fennici, 1982. V. 19, № 2. P. 75–79.
- Harri M. N. E., Koskela P.** Times of spawning in southern and northern population of the common frog *Rana temporaria* under laboratory conditions // Aquilo, ser. zool., 1977. V. 17, №. P. 49–51.
- Heimer W.** Amphibienvorkommen im Ostteil des landkreises Darmstadt-Dieburg // Hess. faun. briefe, 1981. V. 1, № 2. S. 20–23.
- Heráň I.** Výsledky výzkumu prostorové aktivity skokana hnédého, *Rana temporaria* L., 1758, v Krknoském národním parku // Sbornik národního muzea v Praze, 1982. T. 38 B, № 4. S. 239–263.
- Hutchison V. H., Maness J. D.** The role of behaviour in temperature acclimation and tolerance in Ectoterms // American zool., 1979. V. 19, № 1. P. 367–384.

- Johansson M., Räsänen K., Merilä J.** Comparison of nitrate tolerance between different populations of the common frog, *Rana temporaria* // Aquatic toxicology, 2001. V. 54., № 1. P. 1–14.
- Jørgensen C. B.** Ovarian cycle in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to factors determining number and size of eggs // Journ. of zool., 1981. V. 195, № 4. P. 449–458.
- Jørgensen C. B.** Metabolic costs of growth and maintenance in the toad, *Bufo bufo* // Journ. of experim. biol., 1988. V. 138. P. 319–331.
- Jørgensen C. B., Larsen L. O., Loftis B.** Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.), compared with cycles in other temperate zone Anurans // Kongel. Dansk. vid. selsk. Biol. skrift., 1979. V. 22, № 5. 37 p.p.
- Juszczyk W.** Plazy i gady kraiowe. Warszawa, 1987. Czesc 1, 240 s. Czesc 2, 384 s.
- Kminiak M.** Spring activity of the species *Rana temporaria* L. // Acta facult. rerum natur. univ. Comen. Ser. zool., 1987 (1988). T. 32. S. 17–29.
- Koskela P.** Duration of the larval stage, growth and migration in *Rana temporaria* L. in two ponds in northern Finland in relation to environmental factors // Annales zool. fennici, 1973. V. 10, № 3. P. 414–418.
- Koskela P., Itämies J., Pasanen S.** *Lucilia bufonivora* Monez (Dipt., Calliphoridae), a lethal parasite in *Rana temporaria* L. (Anura) // Annales zool. fennici, 1974. V. 11, № 3. P. 105–106.
- Koskela P., Pasanen S.** The wintering of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Aquilo, ser. zool., 1974. V. 15. P. 1–17.
- Koskela P., Pasanen S.** The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Aquilo, ser. zool., 1975. V. 16. P. 1–12.
- Koskela P., Pasanen S., Väänänen R.** The annual cycle in the testes of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Aquilo, ser. zool., 1979. V. 19. P. 17–22.
- Kozłowska M.** Differences in the reproductive biology of mountain and lowland common frogs, *Rana temporaria* L. // Acta biol. cracov., ser. zool., 1971. V.14, № 1. P. 17–22.
- Krause J.** Sommerruhe von *Rana temporaria* und *Bufo bufo* // Veröff. naturhist. mus. Schleusingen, 1988. № 3. S. 102. Цит. по реферативн. журналу Биология., 1991, 7И57.
- Krawczyk S.** Changes in the lipid and water content in common frog (*Rana temporaria* L.) in the annual cycle // Acta biol. cracov., ser. zool., 1971. V.14, № 2. P. 211–237.
- Kutenkov A. P.** On the population dynamics of the common frog (*Rana temporaria*) in the northern part of its range // Memoranda soc. fauna et flora fennica, 1995. V. 71, № 3–4. P. 98–102.
- Kutenkov A. P.** Natural breeding ponds of the common frog (*Rana temporaria*), and their location in the Karelia-Kola region // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. M.: Pensoft, 1996. V. 1. P. 139–148.

- Kutenkov A. P.** Distribution of anuran amphibians in the Karelia-Kola region // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. M.: Pensoft, 1997. V. 2. P. 133–136.
- Kutenkov A. P., Mosiyash S. S.** On the dynamics of population of common frog (*Rana temporaria*) in the north-west of Russia // Russian journ. of herpetol., 2000. V. 7, № 2. P. 123–134.
- Kutenkov A. P., Panarin A. E.** Ecology and status of populations of the common frog (*Rana temporaria*) and the moor frog (*Rana arvalis*) in northwestern Russia with notes on their distribution in Fennoscandia // Amphibian populations in the Commonwealth of Independence States: current status and declines. M.: Pensoft, 1995. P. 64–70.
- Leuven R.S.E., den Hartog C., Christiaans M.M.C., Heijligers W.H.C.** Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians // Experientia, 1986. V. 42, № 5. P. 495–503.
- Lillywhite H. B., Licht P., Chelgren P.** The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas* // Ecology, 1973. V. 54, № 2. P. 375–383.
- Loman J.** Macro- and microhabitat distribution in *Rana arvalis* and *R. temporaria* (*Amphibia, Anura, Ranidae*) during summer // Journ. of herpetol., 1978a. V. 12, № 1. P. 29–33.
- Loman J.** Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nills. and *R. temporaria* L. in South Sweden // Ekologia polska, 1978b. Ser. A. № 2. P. 287–296.
- Loman J.** Annual and daily locomotor activity of the frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* // Brit. journ. of herpetol., 1980. V. 6, № 3. P. 83–85.
- Loman J.** Spacing mechanisms in a population of the common frog *Rana temporaria* during the non-breeding period // Oikos, 1981. V. 37, № 2. P. 225–227.
- Loman J.** Density and survival of *Rana arvalis* and *Rana temporaria* // Alytes, 1984. V.3, № 4. P. 125–134.
- Loman J.** Breeding by *Rana temporaria*, the importance of pond size and isolation // Memoranda soc. fauna et flora fennica, 1988. V. 64, № 3. P. 113–115.
- Loman J.** Frog density and distribution in a heterogenous landscape — a modelling approach // Ekologia (ČSFR), 1990. V. 9, № 4. P. 353–360.
- Loman J.** Site tenacity, within and between summers, of *Rana arvalis* and *R. temporaria* // Alytes, 1994. V. 12, № 1. P. 15–29.
- Loman J.** Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: an experimental demonstration // Amphibia-Reptilia, 1999. V. 20. P. 421–430.
- Loskutova N. M.** Route count of amphibians during day-light period in June–July. Basegi Nature Reserve // Strict Nature Reserves (Zapovedniki) of Russia, 1996. Collection of «Chronicle of nature» data for 1991–1992. M.: Sabashnikov. P. 45.
- Lyapkov S. M.** The influence of predators of brown frogs during and after metamorphosis // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. M.: Pensoft, 1996. V. 1. P. 149–159.

- Marnell F.** Discriminant analysis of the terrestrial and aquatic habitat determinants of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) and the common frog (*Rana temporaria*) in Ireland // Journ. of zool. Lond., 1998. V. 244, № 1. P. 1–6.
- Maslova I. V.** On the influence of extreme weather conditions on some amphibian species of the Primorye region // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. M.: Pensoft, 2000. V. 5. P. 227–232.
- Miaud C., Guyétant R., Humbert A.** Age structure in montane population of common frog (*Rana temporaria*) // 8th Ordinary general meeting Societas Eur. Herpetol. Bonn, 1995. P. 85–86.
- Montori A., Pascual X.** Contribucion al estudio de *Rana temporaria* L. (*Amphibia, Ranidae*) en Santa Fe del Monsteny (Barcelona). II. Ciclo biologico // Miscel. zool., 1987. № 11. P. 299–307.
- Noble G. K.** The biology of the Amphibia. New-York, 1954. 532 p.
- Obert H.–J.** Some effects of external factors upon the reproductive behavior of the grass frog *Rana t. temporaria* // Oecologia, 1976. V. 24, № 5. P. 43–55.
- Oldham R. S.** Homing behaviour in *Rana temporaria* L // Brit. Journ. of herpetol., 1963. V. 3, № 5. P. 116–127.
- Opatrný E.** Beitrag zur erkenntnis der verbreitung der amphibiensfauna in der Tschechoslowakei // Acta univer. palack. olom., 1978. T. 59. S. 205–220.
- Parsons R. H., Brady R., Goddard B., Kerman D.** Seasonal effects of osmotic permeability of *Rana pipiens* in vivo and in vitro // Journ. of experim. zool., 1978. V. 204, № 3. P. 347–352.
- Pasanen S.** Seasonal variations in certain enzyme activities in the common frog, *Rana temporaria* L., under natural and experimental conditions // Comparative biochem. and physiol., 1977. V. 56 B. P. 163–167.
- Pasanen S., Karhaää M.** Can boreal common frog (*Rana temporaria* L.) survive in frost? // Annales zool. fennici, 1997. V. 34, № 4. P. 247–250.
- Pasanen S., Koskela P.** Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Comparative biochem. and physiol., 1974. V. 47 A, № 2. P. 635–654.
- Pasanen S., Sorjonen J.** Partial terrestrial wintering in a northern common frog population (*Rana temporaria* L.) // Annales zool. fennici, 1994. V. 31, № 2. P. 275–278.
- Pasanen S., Sorjonen J., Martikainen S., Olkinora P.** Orientation of the common frog to the wintering place // Annales zool. fennici, 1994. V. 31, № 2. P. 279–282.
- Pascual X., Montori A.** Contribucion al estudio de *Rana temporaria* L. (*Amphibia, Ranidae*) en Santa Fe del Monsteny (Barcelona). I. Descripcion de la zona y estima de la poblacion // Miscel. zool., 1981. № 7. P. 109–115.
- Pierce B., Harvey J. M.** Geographic variation in acid tolerance of connecticut wood frog // Copeia, 1987. № 1. P. 94–103.
- Pintar M.** Wachstum von braunfroshen im Freiland (*Amphibia, Salentia, Ranidae*) // Salamandra, 1982. V. 18, № 3-4. S. 338–341.

- Räsänen K., Laurila A., Merilä J.** Carry-over effects of embryonic acid conditions on development and growth of *Rana temporaria* tadpoles // Freshwater biol., 2002. V. 47. P. 19–30.
- Ryser J.** Altersstruktur, geschlechterverhältnis und dynamik einer Grasfroschpopulation (*Rana temporaria*) aus der Schweiz // Zool. anz., 1986. V. 217. № 3-4. S. 234–251.
- Ryser J.** Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by scelerochronology // J. zool., 1988. V. 216, № 4. P. 673–685.
- Ryser J.** Comparative life histories of a low- and high-elevation population of the common frog, *Rana temporaria* // Amphibia–Reptilia, 1996. № 17. P. 183–195.
- Savage R.** The influence of external factors on the spawning date and migration of the common frog, *Rana temporaria temporaria* Linn. // Proceedings of zool. soc. Lond., 1935. P. 49–48.
- Savage R.** The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). London, 1961. 221 pp.
- Schlichter C.** Low pH affects the fertilization and development of *Rana pipiens* eggs // Canadian journ. of zool., 1981. V. 59, № 9. P. 1693–1699.
- Seale D.** Physical factors influencing oviposition by the wood frog, *Rana sylvatica*, in Pennsylvania // Copeia, 1982, № 3. P. 627–635.
- Serra-Cobo J., Lacroix G., White S.** Comparison between the ecology of the new european frog *Rana pyrenaica* and that of four pyrenean amphibians // Journ. of zool., 1998. V. 246, № 2. P. 147–154.
- Sinsch U.** Die amphibien des Husler Bruchs (Kreis, Krefeld) // Decheniana, 1978. V. 131. S. 147–154.
- Sinsch U.** Thermal influences on the habitat preference and the diurnal activity in three european *Rana* species // Oecologia, 1984. V. 64, № 1. P. 125–131.
- Smith C. L.** Seasonal changes in blood sugar, fat bodies, liver glycogen and gonads in the common frog, *Rana temporaria* // Journ. of experim. biol., 1950. V. 26, № 4. P. 412–429.
- Smith M.** The british amphibians and reptiles. London, 1954. 332 p.
- Strijbosch H.** Habitat selection of amphibians during their aquatic phase // Oikos, 1979. V. 33, № 3. P. 363–372.
- Stugren B.** Geographic variation and distribution of the moor frog, *Rana arvalis* Nilss. // Annales zool. fennici, 1986. V. 3, № 1. P. 29–39.
- Taigen T. L., Emerson S. B., Pough F. N.** Ecological correlates of anuran exercise physiology // Oecologia, 1982. V. 52, № 1. P. 45–56.
- Terhivuo J.** Provisional atlas and status of populations for the herpetofauna of Finland in 1980–92 // Annales zool. fennici, 1993. V. 30, № 2. P. 55–69.
- Thiesmeier B.** Untersuchungen zur Jahresaktivitat der erdkrote (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) und des grasfrosches (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) im Niederbergischen land // Decheniana, 1992. V. 145. S. 146–164.
- Tramontano R.** Continuous radio tracking of the common frog, *Rana temporaria* // 8th Ordinary general meeting Societas Europ. Herpetol. Bonn, 1995. P. 103.

- Vences M., Pique N., Lopez A., Puente M., Miramontes C., Vieites D. R.** Summer habitat population estimate and body size variation in a high altitude population of *Rana temporaria* // *Amphibia-Reptilia*, 1999. V. 20, № 4. P. 426–435.
- Warwick T.** Observations on the spawning sites of the common frog, *Rana temporaria* L // *Proceedings of Royal physiol. soc.*, 1957. V. 26, № 3. P. 69–75.
- Wells K.** The social behaviour of anuran amphibians // *Animal behaviour*, 1977. V. 25, № 3. P. 666–693.
- Wind-Larsen H., Jørgensen C. B.** Hormonal control of seasonal growth in a temperate zone toad *Bufo bufo* // *Acta zool.*, 1987. V. 68, № 1. P. 49–56.
- Zamachowski W.** The water economy in some european species of anuran amphibians during the annual cycle // *Acta biol. cracov. Ser. zool.*, 1977. V. 20, № 2. P. 181–228.

## Оглавление

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b> .....	3
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	4
.	
<b>Глава 1</b>	
<b>КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ КАРЕЛО-</b> <b>КОЛЬСКОГО КРАЯ</b> .....	6
.	
<b>Глава 2</b>	
<b>ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА</b> .....	11
2.1. Северная часть ареала .....	11
2.2. Летние местообитания .....	14
2.3. Питание .....	18
2.4. Зимовка .....	18
2.5. Размножение .....	19
<b>Глава 3</b>	
<b>ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И</b> <b>ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ</b> .....	22
3.1. Весенняя миграция и использование пространства репро- дуктивных станций .....	22
3.2. Использование территории в период нагула .....	28
3.3. Осенняя миграция .....	39
3.4. Заключение о пространственной структуре популяции. ....	41
<b>Глава 4</b>	
<b>РИТМЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ГОДОВОМ ЦИКЛЕ</b> .....	43
4.1. Суточная активность .....	43
4.2. Режим питания и некоторые термозкологические показатели .....	46
4.3. Динамика веса запасящих органов и гонад .....	52
4.4. Рост. Размеры тела и возраст полового созревания .....	57
4.5. Годичный цикл жизнедеятельности и его специфика на севере. ....	64
<b>Глава 5</b>	
<b>РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОДОЕМЫ</b> .....	68
5.1. Природная обстановка исследованных районов и потенци- альные репродуктивные станции .....	68
5.2. Естественные репродуктивные водоемы и их использование	

---

в регионе .....	73
<b>5.3. Последствия хозяйственной деятельности .....</b>	<b>83</b>
<b>5.4. Свойства репродуктивных водоемов. ....</b>	<b>88</b>
<b>Глава 6</b>	
<b>ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ЕЕ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ .....</b>	<b>97</b>
<b>6.1. Факторы, определяющие динамику численности локальной популяции .....</b>	<b>97</b>
.	
<b>6.2. Многолетние изменения численности репродуктивной части населения .....</b>	<b>111</b>
<b>6.3. О причинах динамики численности популяции травяной лягушки .....</b>	<b>116</b>
.	
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. ....</b>	<b>119</b>

Научное издание

*Кутенков Анатолий Петрович*

**Экология травяной лягушки  
(*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-западе России**

Редактор *О. В. Обарчук*

Компьютерная верстка: *А. В. Коросов*  
Оформление обложки: *Ю. М. Матросова*

Подписано в печать 10.04.2009. Формат 70x100 1/16.  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
10,7 уч.-изд. л. Тираж 250 экз. Изд. № 15

Государственное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования

**ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Отпечатано в типографии издательства ПетрГУ  
185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33

