

Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича  
**ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ АМФИБИЙ В НЕКОТОРЫХ ЛЕСНЫХ  
БИОТОПАХ МОРДОВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

П.Л. Бородин

610010, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 14Б, кв. 102  
e-mail: cinic2017@yandex.ru

Представлены результаты 5-летних синхронных отловов земноводных стационарными почвенными ловушками в июне – сентябре 1969–1973 гг. в 16 участках лова в 4 местообитаниях лесного массива заповедника по единой методике (Наумов, 1955). Анализируются постоянные перемещения всех 5 видов вокруг штатных (основных) ловчих линий на всех участках местообитаний, выявленные в ходе и результате непрерывных отловов в течение 12163 суток. Обсуждаются распространенность, метеозависимость и волновой характер передвижений, как и невозможность истощения населения длительными отловами.

**Ключевые слова:** Мордовский заповедник, земноводные, местообитания, перемещения.

Известно, что в определении динамической плотности мелких животных наземного яруса одним из основных, а часто и единственным техническим приемом установления их подвижности, является отлов с помощью заглубленных почвенных ловушек. В первоначальных разработках (Попов, 1945; Наумов, 1955; Гиляров, 1965) рекомендовался отлов одной (штатной) линией ловушек в биотопе в течение определенного заданием времени. Но единичность сборов не позволяла получать сведения об одновременных местных перемещениях особей вблизи штатных ловушко-линий, о том, что представляет собой население биотопов и об истощительности длительных отловов, т.е. вопросов, затрагивающих самую суть проявлений подвижности.

В 1960–1980 годы мы вели отловы амфибий на ООПТ по методике Н.П. Наумова (1955) для получения сведений о населении этих животных, при этом в ряде типов леса число ловушко-линий было увеличенным по сравнению с рекомендациями методики. В процессе отловов мы обнаружили различия в одномоментных составах населения на каждом участке каждого биотопа. Цель данного сообщения заключалась в объяснении этих отличий.

Прежде чем начать разработку заявленной темы познакомимся с основными чертами лесной среды ООПТ, которые играют роль в понимании проблемы. Лесной массив заповедника во время наших работ на 96% был сложен лесами, достигшими векового и близкого к нему возраста и сохранности, т.е. состояния динамического равновесия с физическими факторами среды. Это объясняет отсутствие эндогенных изменений на данной стадии динамики охраняемой экосистемы и дает основание считать лесную среду эталонной для характеристики населения обитателей нижнего яруса. Обитанию амфибий благоприятствовали не редкие здесь постоянные и временные водоемы, средняя многолетняя температура  $4.7^{\circ}\text{C}$  при количестве осадков 767.2 мм, выпадающих преимущественно в виде дождей (Баянов, 2015).

Методика отловов. Амфибии отлавливались по методике Н.П. Наумова (1955), в применении которой вместо канавок использовались направляющие заборчики длиной 25 м и высотой 25 см. Ловушками служили цилиндрические ведра стандартного размера диаметром отверстия 25 см и высотой 50 см, крупная партия которых была закуплена в местном магазине. Линии на участках лова находились на расстоянии 80–100 м одна от другой, располагались под разными углами к направлению лога и не меняли первоначальных мест расположения; расстояние между ловушками соседних биотопов колебалось от 150 до 300 м. Наш вариант методики заключался в увеличении числа синхронно работавших линий ловушек в каждом из местообитаний с 1 до 4 на визуально практически не отличимых участках лова по единой, тщательно соблюдавшейся методике и технологии сбора материала.

В представлении и анализе полученных материалов мы оперировали числом попавшихся особей, что дает представления о численности в течение практически равного времени отловов, и чтобы исключить ошибки из-за неизбежных округлений в ее расчетах на обследованных участках и биотопах.

Технология отловов была максимально унифицированной, в чем проявлялась аккуратность, даже педантичность, свойственные Л.П. Бородину. Линии ловушек располагались на одном путике, который обходили ежедневно и вынимали попавшихся животных за редкими исключениями в фиксированное время между 8 и 9 часами в течение всех лет. Устройство линий было однотипным: направляющими служили прямолинейные заборчики указанных размеров с 5 стандартными цилиндрами, вкопанными через 5 м, крайние части заборчиков имели длину 2.5 м. В цилиндрах находилась вода, уровень которой поддерживался постоянным, равным 6–8 см. Черпаки – длинные палки с прибитыми консервными банками для удаления излишков воды из цилиндров хранились в начале каждой линии, как и квачи – палки с закрепленными на концах тряпками для чистки очистки цилиндров от лесного опада и попавшихся жуков перед сменой воды. Экипировка проверяющего состояла из мощной самодельной шумовки на длинной ручке и длинного пинцета для выемок животных и помещения в пронумерованные мешочки, датированного дневника лова и кана для переноски сборов. При необходимости пополнение воды в цилиндрах осуществлялось в тот же день после обхода путика. Велась также ежедневные наблюдения за погодой в непосредственной близости от работавших линий. После обработки часть пойманных амфибий передали Э.М. Смириной в ИБР АН СССР, остальных отпускали.

Материал. Данные представлены результатами отловов в июне – сентябре в 1969–1973 гг. на 16 участках 4 склоновых местообитаний (биотопов) Вальзенского лога в 449 квартале Мордовского заповедника. Они являются частью более длительного исследования 1967–1974 годов, кото-

Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича рые будут представлены ниже. Объем работы в 1969–1973 гг., включающий длительность отловов, затраты ловчих усилий, число добытых амфибий в изучаемых биотопах и в целом показан в таблице 1.

**Таблица 1**

Местообитания (биотопы)	Длительность лова, сутки	Объем ловчих усилий, л-с	Число особей всех видов, n
Сосняк брусничный	3060	15300	2552
Березняк разнотравный	3012	15060	2755
Ельник приручьевой	3060	15300	3628
Черноольшаник крупнотравный	3031	15155	3123
n, экз.	12163	60815	12058

Результаты отловов.

Число добытых особей каждого вида показано в таблице 2.

**Таблица 2**

№	Вид	n
1	Чесночница обыкновенная – <i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	224
2	Жаба серая – <i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758)	787
3	Жаба зеленая – <i>B. viridis</i> (Laurenti, 1768)	275
4	Лягушка прудовая – <i>Pelophylax lessonae</i> (Camerano, 1882)	3969
5	Лягушка остромордая – <i>Rana arvalis</i> (Nilsson, 1842)	6803
n, экз.		12058

В верхней части Вальзенского лога облавливались по 4 участка в сосняке брусничном и березняке разнотравном, в нижней – в ельнике приручьевом и черноольшанике крупнотравном. Первичные материалы этих отловов приводятся в таблицах 3–6. В ровном рельефе ксерофитного сосняка брусничного с редким напочвенным покровом из опада сосны с куртинами лишайников и ксерофитных травянистых растений отловы велись на 4 участках, обозначенных номерами линий 13–16, результаты которых представлены в таблице 3.

**Таблица 3**

	1969	1970	1971	1972	1973	Σ*	M	Отклонения
<b>Линия №</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>13</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	4	2	4	1	5	16	3.2	1–5
Жаба серая	5	6	22	1	0	34	6.8	0–22
Жаба зеленая	0	0	2	4	6	12	2.4	0–6
Лягушка прудовая	0	3	208	28	203	442	88.4	0–208
Л. остромордая	86	89	53	18	29	275	55.0	18–89
Всего, экз.	95	100	289	52	243	779	155.8	52–289
<b>Линия №</b>	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>14</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		

**Окончание табл. 3**

Чесночница	6	1	4	3	3	17	3.4	1–6
Жаба серая	4	7	9	2	0	22	4.4	0–9
Жаба зеленая	1	1	2	2	10	16	3.2	1–10
Лягушка прудовая	0	2	140	4	119	265	5.3	0–140
Л. остромордая	65	56	59	10	23	213	42.6	10–65
Всего, экз.	76	67	214	21	155	533	106.6	21–214
<b>Линия №</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>15</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	8	4	2	0	6	20	4.0	0–8
Жаба серая	1	6	6	0	0	13	2.6	0–6
Жаба зеленая	1	0	3	1	24	29	5.8	0–24
Лягушка прудовая	0	1	20	1	164	186	37.2	0–164
Л. остромордая	107	31	39	4	21	202	40.4	4–107
Всего, экз.	117	42	70	6	215	450	90.0	6–215
<b>Линия №</b>	<b>16</b>	<b>16</b>	<b>16</b>	<b>16</b>	<b>16</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	3	1	4	3	11	22	4.4	1–11
Жаба серая	1	5	6	0	1	13	2.6	0–6
Жаба зеленая	0	1	3	6	31	41	8.2	0–31
Лягушка прудовая	2	0	82	2	282	368	73.6	0–282
Л. остромордая	153	72	84	19	18	346	69.2	18–153
Всего, экз.	159	79	179	30	343	790	158.0	30–343

\* Примечание: здесь и далее в таблицах  $\Sigma$  и  $M$  являются знаками суммы и среднего арифметического.

В ровном рельефе мезофитного березняка разнотравного нижний ярус был представлен невысоким густым травостоем с редким подростом осины и березы амфибий, его облавливали на 4 участках, обозначенных номерами линий 9–12, результаты которых см. в таблице 4.

**Таблица 4**

	1969	1970	1971	1972	1973	$\Sigma$	$M$	Отклонения
<b>Линия №</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>9</b>			
Суток лова	150	148	151	153	153	755	151	
Чесночница	8	1	2	1	7	19	3.8	1–8
Жаба серая	1	6	8	2	2	19	3.8	1–8
Жаба зеленая	0	0	2	2	13	17	3.4	0–13
Лягушка прудовая	1	4	188	18	347	558	111.6	1–347
Л. остромордая	92	69	85	32	30	308	61.6	30–92
Всего, экз.	102	80	285	55	399	921	184.2	55–399
<b>Линия №</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765	153	
Чесночница	11	1	2	2	12	28	5.6	1–12
Жаба серая	7	5	3	2	1	18	3.6	1–7
Жаба зеленая	0	0	1	2	10	13	2.6	0–10
Лягушка прудовая	0	4	64	21	127	216	43.2	0–127

**Окончание табл. 4**

Л. остромордая	107	68	47	19	30	271	54.2	19–107
Всего, экз.	125	78	117	46	180	546	109.2	46–180
<b>Линия №</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>11</b>			
Суток лова	150	118	153	153	153	727	145.4	
Чесночница	4	2	2	0	6	14	2.8	0–6
Жаба серая	4	3	2	0	1	10	2.0	0–4
Жаба зеленая	0	0	2	5	15	22	4.4	0–15
Лягушка прудовая	1	2	57	7	113	180	36.0	1–113
Л. остромордая	75	53	40	17	261	446	89.2	17–261
Всего, экз.	84	60	103	29	396	672	134.4	2–396
<b>Линия №</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>12</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765	153	
Чесночница	7	0	1	1	6	15	3.0	0–7
Жаба серая	4	4	8	1	0	17	3.4	0–8
Жаба зеленая	0	0	1	2	13	16	3.2	0–13
Лягушка прудовая	4	4	66	2	225	301	60.2	4–225
Л. остромордая	89	54	63	22	39	267	53.4	22–89
Всего, экз.	104	62	139	28	283	616	123.2	28–283

В кочковатом рельефе гигрофитного, местами гидрофитного ельника приручьегового напочвенный покров был представлен высоким густым травяным покровом и подростом из ели и осины и подлеском из ив и крушины отловы велись на 4 участках, обозначенных номерами линий 1, 3, 5, 6, результаты которых, представлены в таблице 5.

**Таблица 5**

	1969	1970	1971	1972	1973	Σ	М	Отклонения
<b>Линия №</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	1	0	6	0	4	11	2.2	0–6
Жаба серая	20	20	31	3	5	79	15.8	3–31
Жаба зеленая	1	2	4	2	46	55	11.0	1–46
Лягушка прудовая	3	1	39	8	156	207	41.4	1–156
Л. остромордая	229	139	173	28	43	612	122.4	28–229
Всего, экз.	254	162	253	41	254	964	192.8	41–254
<b>Линия №</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	4	1	24	0	4	33	6.6	0–24
Жаба серая	30	18	38	9	6	101	20.2	6–38
Жаба зеленая	0	1	0	2	6	9	1.8	0–6
Лягушка прудовая	0	1	63	1	95	160	32.0	0–95
Л. остромордая	204	138	115	29	41	527	105.4	29–204
Всего, экз.	238	159	240	41	152	830	166.0	41–240
<b>Линия №</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>5</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	1	0	1	2	1	5	1.0	0–2

**Окончание табл. 5**

Жаба серая	5	23	25	1	2	56	11.2	1–25
Жаба зеленая	0	0	1	2	6	9	1.8	0–6
Лягушка прудовая	0	3	188	4	157	352	70.4	0–188
Л.остромордая	179	161	116	31	44	531	106.2	31–179
Всего, экз.	185	187	331	40	210	953	190.6	40–331
<b>Линия №</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>6</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	3	0	0	0	5	8	1.6	0–5
Жаба серая	24	40	48	10	5	127	25.4	5–48
Жаба зеленая	0	0	0	3	8	11	2.2	0–8
Лягушка прудовая	0	0	36	4	33	73	14.6	0–36
Л. остромордая	178	263	139	38	44	662	132.4	38–263
Всего, экз.	205	303	223	55	95	881	176.2	55–303

В кочковатом рельефе гидрофитного черноольшаника крупнотравного напочвенный горизонт был представлен высоким травяным покровом, перемежавшимся с не заросшими и заболоченными участками с окнами открытой воды, подростом из ольхи черной и ели и подлеском из ив отловы велись на 4 участках, обозначенных номерами линий 2, 4, 7, 8, результаты которых см. в таблице 6.

**Таблица 6**

	1969	1970	1971	1972	1973	Σ	М	Отклонения
<b>Линия №</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765	153	
Чесночница	0	0	1	0	0	1	0.2	0–1
Жаба серая	10	8	15	0	7	40	8.0	0–15
Жаба зеленая	0	0	0	3	1	4	0.8	0–3
Лягушка прудовая	0	2	68	5	50	125	25.0	0–68
Л. остромордая	145	116	164	44	30	499	99.8	30–164
Всего, экз.	155	126	248	52	88	669	133.8	52–248
<b>Линия №</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>4</b>			
Суток лова	153	153	153	153	153	765		
Чесночница	2	2	1	1	5	11	2.2	1–5
Жаба серая	11	10	35	4	3	63	12.6	3–35
Жаба зеленая	0	0	0	2	7	9	1.8	0–7
Лягушка прудовая	2	1	118	3	147	271	54.2	1–147
Л. остромордая	153	150	159	53	67	582	116.4	53–159
Всего, экз.	168	163	313	63	229	936	187.2	63–313
<b>Линия №</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>7</b>			
Суток лова	147	153	150	153	153	756	151,2	
Чесночница	0	1	0	0	2	3	0.6	0–2
Жаба серая	31	18	46	1	3	99	19.8	1–46
Жаба зеленая	0	0	1	3	2	6	1.2	1–3
Лягушка прудовая	0	4	95	2	65	166	33.2	0–95
Л. остромордая	141	149	130	57	37	514	102.8	37–149
Всего, экз.	172	172	272	63	109	788	157.6	63–272

**Окончание табл. 6**

Линия №	8	8	8	8	8			
Суток лова	147	148	150	150	150	745	149	
Чесночница	0	0	0	0	1	1	0.2	0–1
Жаба серая	21	9	27	4	15	76	15.2	4–27
Жаба зеленая	0	0	0	1	5	6	1.2	0–5
Лягушка прудовая	0	0	39	1	59	99	19.8	1–59
Л. остромордая	155	114	150	84	45	548	109.6	45–155
Всего, экз.	176	123	216	90	125	730	146.0	90216

Разбросы первичных данных 1969–1973 годов в сопоставлении с более полными материалами, полученными в тех же биотопах по той же методике и технологии сбора в 1967–1974 гг. компактно изложены в таблице 7.

**Таблица 7**

Линии №	Сосняк 13–16	Березняк 9–12	Ельник 1, 3, 5, 6	Ольшаник 2, 4, 7, 8
Результаты отловов в июне-сентябре 1969–1973 гг.				
Суточных проб	3060	3012	3060	3031
Чесночница	0–11	0–12	0–24	0–5
Жаба серая	0–22	0–8	1–48	0–46
Жаба зеленая	0–31	0–15	0–46	0–7
Лягушка прудовая	0–282	0–347	0–188	0–147
Л. остромордая	4–153	17–261	28–263	30–164
Результаты отловов в тех же биотопах в апреле – октябре 1967–1974 гг.				
Суточных проб	7038	8004	6988	7883
Чесночница	21–37	20–52	8–18	1–25
Жаба серая	14–34	26–54	68–146	7–184
Жаба зеленая	12–44	18–25	9–59	1–10
Лягушка прудовая	217–497	196–625	81–382	1–297
Л. остромордая	224–316	322–607	623–828	100–838

**Анализ и обсуждение результатов.**

Очевидно, что попадание мелких животных наземного яруса, в т.ч. и амфибий, в заглубленные ловушки является случайностью, обусловленной стечениями разных обстоятельств. В практике учетных работ при большом разбросе данных рекомендуется увеличивать число повторностей проб. В нашем случае предельным увеличением явилось ежедневное ведение отлова в течение 4 месяцев 5-и лет. Приведенные в табл. 3–6 вариации встречаемости разных видов в результате одновременных стационарных отловов позволили считать каждый из обследованных участков самостоятельным биотопом с большим основанием, чем частью единого цельного.

В поисках причин различий составов выборок мы по фактическому обнаружению видов и особей рассмотрели влияние почвенной среды (1), погодных условий (2) и истощительности длительных непрерывных отло-

вов (3). В первом случае рассматривали соответствие требований к мехсоставу почвы (чесночница), низкой (жаба зеленая, чесночница) и высокой (жаба серая, молодняк лягушки прудовой) влажности среды и крайним ее показателям (лягушка остромордая). Для чего рассмотрели результаты отловов в верхних – ксерофитных и мезофитных и нижних – гигрофитных и гидрофитных, биотопах склона выше названного лога. Суммарные данные отловов особей разных видов в них приведены в таблице 8, из которой видим, что приуроченность к обозначенным условиям биотопов, по крайней мере половины видов, мало соответствует выше названным требованиям. Напротив, наблюдается противоположная численная реакция у гигрофилов, например, у жабы серой и молодняка лягушки прудовой.

Таблица 8

Биотопы	Верхняя часть профиля			Нижняя часть профиля		
	Сосняк	Березняк	Σ	Ельник	Ольшаник	Σ
Чесночница	75	76	151	57	16	73
Жаба серая	82	64	146	363	278	641
Ж. зеленая	98	68	166	84	25	109
Лягушка прудовая	1261	1255	2516	792	661	1453
Л. остромордая	1036	1292	2328	2332	2143	4475
Всего, экз.	2552	2755	5307	3628	3123	6751

Точная оценка влияния конкретных условий разных экотопов в данном профиле затрудняется изменчивостью состава амфибийного населения в результате обычных в течение 5 лет перегруппировок его составов. Вполне очевидно, что возможность и обычность этих изменений обуславливается экологической пластичностью видов, как и кратким сроком их пребывания в различающихся и даже контрастных условиях среды. Поэтому в поисках причин рассматриваемых различий мы не можем считать определяющим моментом влияние условий различных местообитаний.

Во втором случае, погодные условия, в особенности в весьма засушливом 1972 г., оказали наибольшее влияние на результаты отловов на всех 16 участках лова (табл.3-6). Однако влияние погодных аномалий сезонной размерности следует исключить из причин искомых отличий из-за их редкости и равности ловчих усилий и синхронности отловов в разных экотопах в одно и то же экологическое время разных лет. Но вот фрагментация временных промежутков до уровня пентадат каждого месяца, позволила получить данные о влиянии кратковременных погодных состояний на динамику населения в т.ч. и в аномальном 1972 г. (см. ниже).

В третьем случае, что касается истощительного влияния длительных отловов или новомодной «теории массовых убийств» при сборе массовых материалов, то в настоящее время стало принятым называть его еще и не этичным, например, С.Ф. Сапельников (2001). К подобным высказываниям алармистского толка следует относиться профессионально. Во-первых, по-

тому, что они идут во вред заповедникам из-за упрощенного понимания термина «учет», которое заменяется только подсчетом попавшихся особей. Во-вторых, имеются примеры исследований ихтиологов и охотоведов. Последним, например, удалось включить охотничье изъятие в состав факторов естественной смертности ряда видов, чем увеличить квоты добычи, не истощая при этом ресурсы.

Логично полагать поэтому, что безвозвратное изъятие особей на наших участках могло бы несколько повышать уровень естественной смертности, что мало влияло на общую численность населения хотя бы потому, что изъятые особи составляли ничтожную часть общего населения. К тому же данные отловов показали не влияние предыдущих «истощительных» изъятий, а самостоятельную динамику населения, определенную тем, что отлов вели в открытой хорологической системе, население которой испытывало нашествие всё новых особей с гораздо более крупных смежных территорий, а изъятые особи замещались пришельцами. Из этого следует, что истощительность трактуется по полностью или частично сменившемуся составу населения, а потому данная точка зрения более чем сомнительна.

Итак, методом исключения мы установили, что отличия состава населения амфибий зависели, от их перемещений и перегруппировок видов, обусловленных миграционным состоянием. По Г. Коли (1979) перемещения особей определяются как естественное расселение видов путем спонтанных кочевок, предрасположенность к которым имеет генетическую основу. По его словам кочевки «определяют шансы видов на выживание, не в меньшей мере, чем способность к размножению и продолжительности жизни» и являются непреложным экологическим фактом (Бигон и др., 1989) в существовании и этой группы животных. Во время перемещений амфибии интенсивно кормятся, при этом могут сменяться не только кормовые участки, но и биотопы. Следует иметь в виду и то, что в изучаемой нами в старой лесной среде экосистемный отбор смещается на минимизацию продуктивности. А из этого следует, что посредством кочевок реализуется оптимальное в данном случае экстенсивное использование кормовых ресурсов местообитаний, требующее включения ресурсов все новых территорий. В основную линию встраиваются и литературные указания на то, что перемещения совершаются на территории, которая соприкасается полностью или частично с областью размножения. В этом смысле перемещения и обусловленные ими перегруппировки населения могут способствовать увеличению доли миграционно активных генотипов в родных им нерестилищах.

Сведения о размерах летних перемещений амфибий в различных пунктах РФ немногочисленны и подчас противоречивы. Известно, например, что водные озерные лягушки отходят от водоема на 2–3 м, а в поисках другого водоема могут перемещаться до 13, а иногда до 25 км. Молодые прудовые лягушки, по В.И. Гаранину (1977) распространяются по суше на

расстоянии 1.1 км от водоемов. Серые жабы могут преодолевать расстояния более 2.5 км. Дневные переходы травяных лягушек во время кочевок достигают 1.5 км. Размеры перемещений остромордых лягушек измеряются десятками метров, известно, однако и то, что они могут перемещаться на 30–100 м и не отдаляться далее 25–30 м от места мечения. Размер кормового участка у этого вида может достигать 2–3 тысячи м<sup>2</sup>. Разницу между свободными перемещениями и приуроченностью к индивидуальным участкам кормящего ландшафта мы можем объяснить только наличием в популяциях и миграционно активных и оседлых частей, как и в популяциях высших позвоночных животных.

Мы не изучали размеры перемещений собственно, а пользовались косвенными показателями их наличия, которые заметили в процессе непрерывных отловов. С этой целью на каждом участке биотопа в сезоны лова 1969–1973 гг. отбирались 147–153 суточных пробы. Они показали, что *из-за низкой подвижности особей, сравнительно с суточной размерностью выемок*, население земноводных было представлено на мелких участках биотопов обособленными временными группами, лишенными взаимного влияния, т.е. его можно характеризовалось как статичное. Варианты составов одновременных суточных выемок на 4 участках биотопов влажного 1969 и засушливого 1972 гг., обозначенных номерами линий в каждом из местообитаний, приводятся в таблице 9. В ней курсивом выделены изменения видового состава суточных групп на участке каждого биотопа, которые могут начать перемещаться на следующие сутки, как и переждать неблагоприятную погоду без передвижений.

**Таблица 9**

Сосняк брусничный, 1969					Сосняк брусничный, 1972			
Линия №	13	14	15	16	13	14	15	16
Суточных проб	153	153	153	153	153	153	153	153
Число видов	3	3	3	3	5	5	3	5
Число экз.	0.6	0.5	0.8	1.0	0.3	0.1	0.03	0.2
Березняк разнотравный, 1969					Березняк разнотравный, 1972			
Линия №	9	10	11	12	9	10	11	12
Суточных проб	150	153	150	153	153	153	153	153
Число видов	4	3	4	4	5	5	3	5
Число экз.	0.7	0.8	0.6	0.7	0.4	0.3	0.2	0.2
Ельник приручьевой, 1969					Ельник приручьевой, 1972			
Линия №	1	3	5	6	1	3	5	6
Суточных проб	153	153	153	153	153	153	153	153
Число видов	5	3	3	3	4	4	5	4
Число экз.	1.7	1.5	1.2	1.3	0.3	0.3	0.3	0.4
Ольшаник крупнотравный, 1969					Ольшаник крупнотравный, 1972			
Линия №	2	4	7	8	2	4	7	8
Суточных проб	153	153	147	147	153	153	153	150
Число видов	2	4	2	2	3	5	4	4
Число экз.	1.0	1.1	1.2	1.2	0.3	0.4	0.4	0.6

**Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича**

Изменения в составе суточных групп во влажный сезон 1969 г. практически на всех участках и биотопах обуславливали жаба зеленая и лягушка прудовая, а в сухой жаркий сезон 1972 г. – чесночница и жаба серая.

Кроме этих моментальных состояний населения в названных биотопах были установлены и обычные для него динамичные состояния в сезонной размерности. В каждом биотопе в сезоны лова 1969–1973 гг. число суточных проб равнялось 602–612. Варианты составов одновременных сезонных сборов на тех же 4 участках каждого из обследованных местообитаний во влажном 1969 и засушливом сезонах 1972 гг. приводятся в таблице 10.

**Таблица 10**

Сосняк брусничный, 1969						Сосняк брусничный, 1972				
Линия №	13	14	15	16	от – до	13	14	15	16	от – до
Чесночница	4	6	8	3	3–8	1	3	0	3	0–3
Жаба серая	5	4	1	1	1–5	1	2	0	0	0–2
Жаба зеленая	0	1	1	0	0–1	4	2	1	6	1–6
Лягушка прудовая	0	0	0	2	0–2	28	4	1	2	1–28
Л. остромордая	86	65	107	153	65–153	18	10	4	19	4–19
Всего, экз.	95	76	117	159	76–159	52	21	6	30	6–52
Березняк разнотравный, 1969						Березняк разнотравный, 1972				
Линия №	9	10	11	12	от – до	9	10	11	12	от – до
Чесночница	8	11	4	7	4–11	1	2	0	1	0–1
Жаба серая	1	7	4	4	1–7	2	2	0	1	0–2
Жаба зеленая	0	0	0	0	0	2	2	5	2	2–5
Лягушка прудовая	1	0	1	4	0–4	18	21	7	2	2–21
Л. остромордая	92	107	75	89	75–107	32	19	17	22	17–32
Всего, экз.	10	125	84	104	84–125	55	46	29	28	28–55
2										
Ельник приручьевой, 1969						Ельник приручьевой, 1972				
Линия №	1	3	5	6	от – до	1	3	5	6	от – до
Чесночница	1	4	1	3	1–4	0	0	2	0	0–2
Жаба серая	20	30	5	24	5–30	3	9	1	10	1–10
Жаба зеленая	1	0	0	0	0–1	2	2	2	3	2–3
Лягушка прудовая	3	0	0	0	0–3	8	1	4	4	1–8
Л. остромордая	229	204	179	178	178–229	28	29	31	38	28–38
Всего, экз.	254	238	185	205	185–238	41	41	40	55	40–55
Ольшаник крупнотравный, 1969						Ольшаник крупнотравный, 1972				
Линия №	2	4	7	8	от – до	2	4	7	8	от – до
Чесночница	0	2	0	0	0–2	0	1	0	0	0–1
Жаба серая	10	11	31	21	10–31	0	4	1	4	0–4
Жаба зеленая	0	0	0	0	0	3	2	3	1	1–3
Лягушка прудовая	0	2	0	0	0–2	5	3	2	1	1–5
Л. остромордая	14	153	141	155	141–155	44	53	57	84	44–84
5										
Всего, экз.	155	168	172	176	155–176	52	63	63	90	52–90

Данные таблиц 9 и 10 говорят о том, что на расстояниях 80–100 м вокруг каждой из 4 линий в каждом биотопе в течение этих контрастных лет были отмечены одновременные передвижения особей всех наших видов, которые оставались бы не обнаруженными при отловах одной – основной (штатной) линией. В результате перемещений и перегруппировок население получало заметные отличия в своем составе между участками лова в каждом биотопе. Поэтому результаты отловов одной ловушко-линией по принятой нами методике позволяют считать не единственно верными, а лишь одним из 4 вариантов на каждом участке лова в каждом биотопе. Это показывает отсутствие ясности в том, какой вариант данных из 4 следует считать основным в оценке населения каждого биотопа и как относиться к другим вариантам, впрочем, это не входило в наши задачи.

Приведенные выше, в известной мере крамольные сведения можно объяснить не спонтанностью кочевков по Коли, а обусловленностью их перестройками половозрелой части населения с мозаичного типа поселения, с его локальными нерестовыми скоплениями, на диффузный – в процессе рассредоточения на крупных территориях. Видимо этот ежегодный процесс имеет циклический характер, он начинается и завершается мозаичной пространственной организацией населения в нерестовых водоемах и местах зимовок. В наименее известной летне-осенней его части замеченные перемещения дают основание полагать, что начавшееся ранней весной расселение амфибий продолжается до осени. В процессе распространения по территории амфибии пересекают разнообразные биотопы, в которых каждый раз встречаются временно (что и показали синхронные уловы) и находятся под влиянием летних факторов среды.

Жизнедеятельность амфибий в т.ч. при перемещениях в летние периоды тесно связана с водой как необходимым, но не всегда достаточным фактором среды, в чем кроме наличия и расположения водоемов важную роль играют изменения влажности воздуха в почвенном ярусе. Именно повышенная влажность, как показали отловы, являлась причиной и побудительным толчком для начала перемещений наземных амфибий. Перемещения, показанные в таблицах 3–6, происходили при погодных условиях близких к норме, как и в засушливом 1972 г., но тогда они совершались в основном в виде нечастых кратковременных подвижек. В теплые и даже жаркие, но сухие периоды амфибии в уловах отсутствовали практически совсем, отмечались лишь редкие поимки жаб обоих видов. Из этого следует, что главным фактором, обеспечивающим одновременную высокую влажность наземной среды на крупной территории заповедника, могли быть только осадки. А это дает основание полагать, что активность амфибий регулируется периодичностью выпадения дождей, т.е. имеет определенную метеозависимость. Роль водоемов в нашем случае отчетливо не проявлялась.

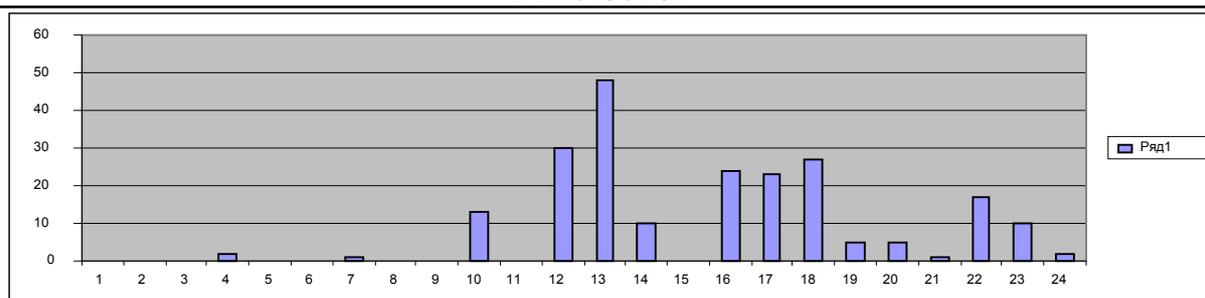
Занимавшийся много лет мелкими наземными позвоночными Л.П. Бородин считал наилучшей для их перемещений в местных условиях теплую

погоду с уходящими в ночь морозящим дождиком и легким туманом, особенно после засушливых периодов. В.И. Гаранин (1977) сделал в этом смысле важное наблюдение, связав продолжительность нахождения молодняка прудовых лягушек на суше с повышенной влажностью воздуха, что давало им возможность отдаляться от водоемов на расстояние 1100 м. Наши наблюдения позволили распространить эту зависимость и на другие виды сухопутных амфибий. Например, у остромордых лягушек максимальная встречаемость наблюдается в часы с влажностью более 85%, у чесночниц – 90–95%, у зеленых жаб – 51–90% (Земноводные..., 1969).

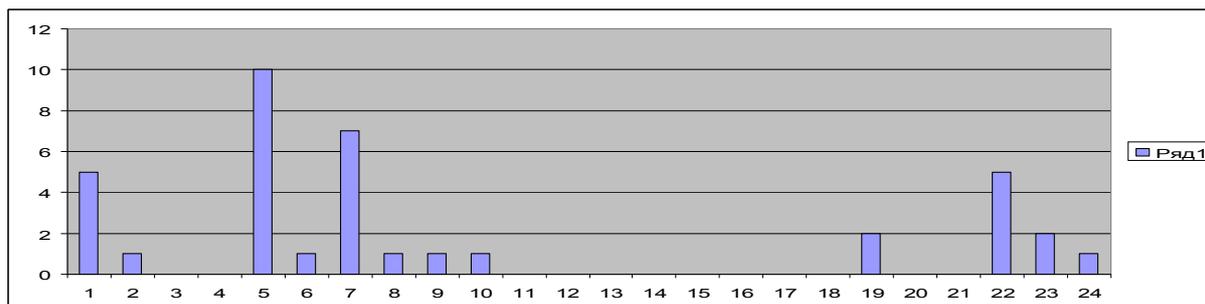
Чтобы предметно показать зависимость активности амфибий от различных состояний погоды, мы рассмотрели метеорологические и популяционные процессы в возможно более тесной связи, сопоставив периодичность выпадения дождей в течение пентадат каждого месяца всех 5 лет с размерами уловов амфибий разных видов в течение тех же 5 дней. Сопоставляя эти показатели в названной размерности, мы убедились в том, что высокая активность амфибий могла охватывать несколько 5-дневок подряд, ограничиваться одной или подвижность отсутствовала совсем, как и в том, что побудительным толчком к повышению активности служили осадки. Иными словами, перемещения могли быть и длительными, и кратковременными в зависимости от продолжительности и сохранности влажной теплой погоды в изучаемых биотопах, т.е. были фактором, регулирующим активность этой группы животных, а, следовательно, продолжительность их перемещений.

Мы не можем показать здесь обнаруженные зависимости на всех наших 16 участках за 5 лет, поэтому покажем только динамические состояния населения в контрастных по количеству осадков (Баянов, 2015) влажного 1969 и засушливого 1972 гг. На рисунках 1–4 показаны типичные зависимости периодических всплесков размеров уловов, соответствовавшие периодичности выпадения осадков и времени сохранения повышенной влажности биотопов. На оси абсцисс рисунков отложены пятидневки месяцев с дождями (значащие участки гистограммы) и без них – с нулевыми значениями. На оси ординат значащие показатели представлены суммами пойманных особей разных видов в сырую погоду, которые увеличены для наглядности в 10 раз ординат (ряд 1). Выпадение осадков в каждом случае регистрировалось вблизи мест лова, но их количество мы не указываем из-за отсутствия осадкомера.

Связана ли показанная на рис. 1–4 активность амфибий именно с перемещениями или они, образно говоря, «толкнутся на месте»? В пользу перемещений говорят одновременность смен состава населения на всех наших 16 участках биотопов и математическая интерпретация результатов этого процесса в виде коэффициента перемещений вида или группы видов, предложенная В.А. Валуевым (2007). Как пишет автор «время от времени,

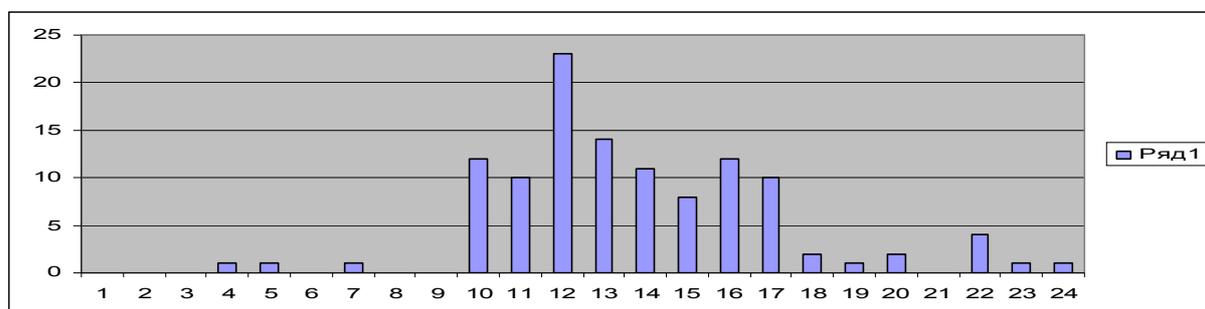


а

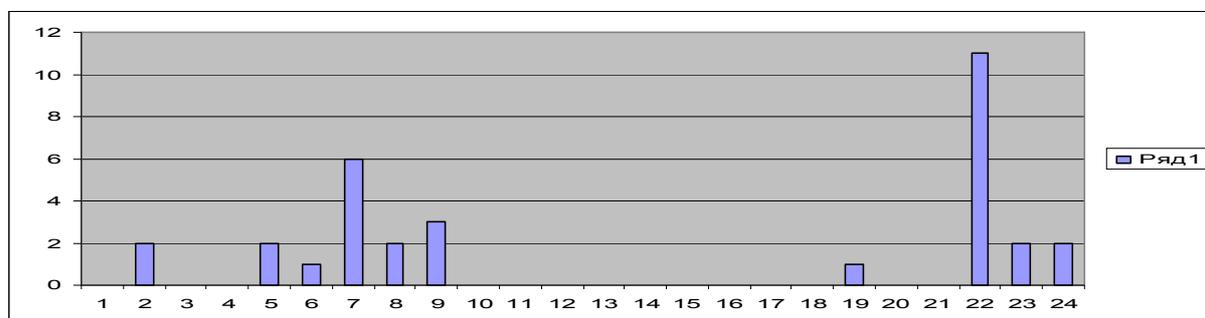


б

**Рис. 1.** А – ельник во лажном 1969 г., линия 1; б – ельник в засушливом 1972 г., линия 5.

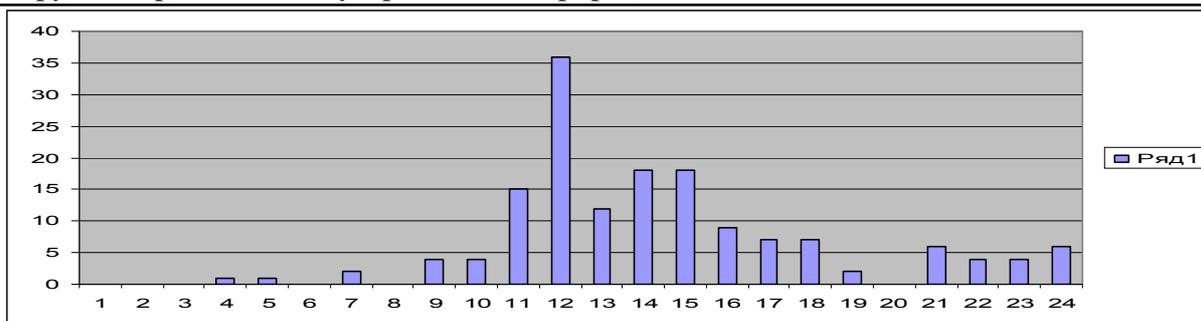


а

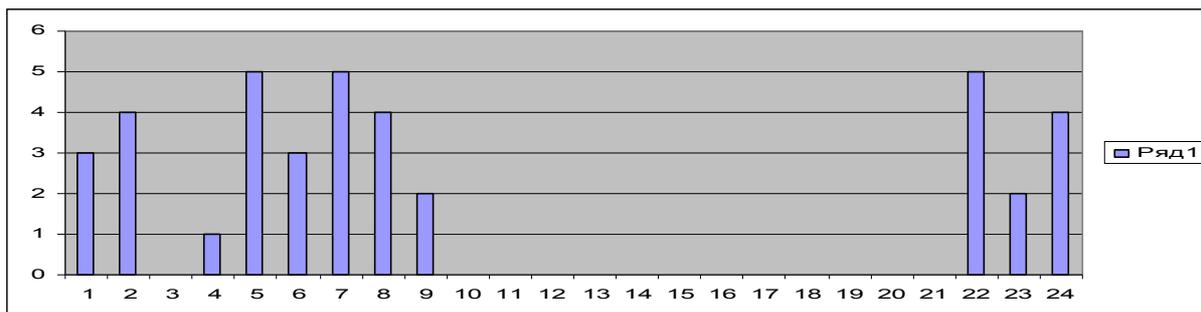


б

**Рис. 2.** Сосняк во влажном 1969 г., линия 15: а – сосняк в засушливом 1972; б – линия 13.

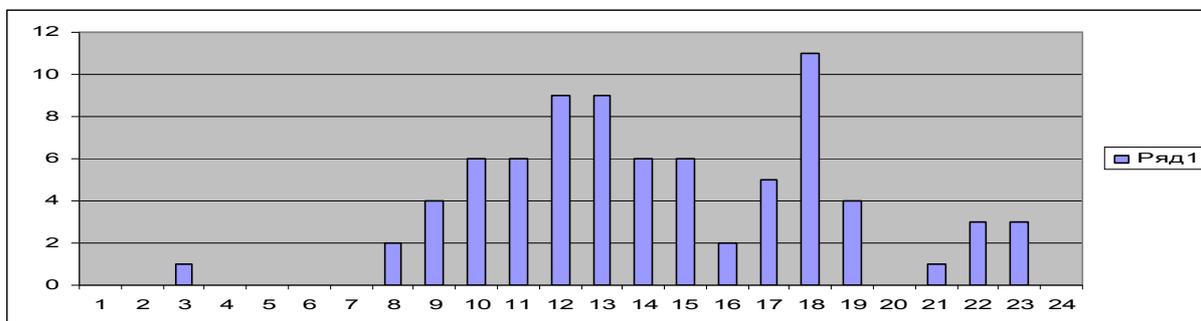


а

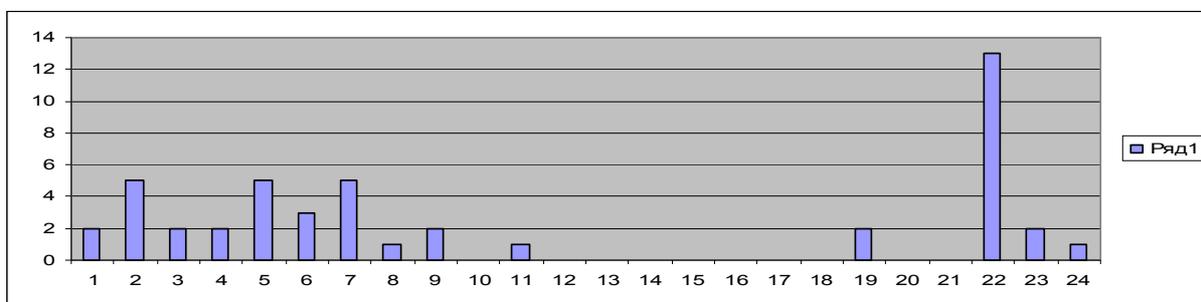


б

Рис. 3. а – ольшаник во влажном 1969 г., линия 2; б – ольшаник в засушливом 1972, линия 2.



а



б

Рис. 4. а – березняк во влажном 1969 г., линия 11; б – березняк в засушливом 1972 г., линия 9.

с части территории какой-либо популяции (если речь идет об одном виде, курсив наш, П. Б.) может откочёвывать определенное число особей, а затем вновь появляться на ней совершенно другое количество животных». Предложенный им коэффициент перемещений –  $K_m$ , позволяет определять, насколько велика разница численностей вида в каждый промежуток времени рассматриваемого периода. Данная зависимость имеет следующий вид:  $K_m = ((A/B)+(B/C)+(C/D)+(D/A))/4$ , где:  $A, B, C$  и  $D$  – временные отрезки рассматриваемого периода,  $4$  – число наших отрезков (месяцев). Данный коэффициент может принимать 3 значения:  $K_m < 1$  показывает уменьшение разницы между обилиями группы наших видов в эти временные отрезки, т.е. показывает процесс стабилизации населения,  $K_m = 0$  говорит о неизменности пространственной организации населения, в т.ч. при отсутствии особей в уловах и  $K_m > 1$ , который показывает на увеличивающуюся пульсацию популяции.

Исходя из выше сказанного мы поместили в табл. 11 показанные на рис.1-4 данные отловов в виде рассчитанных показателей  $K_m$  с июня по сентябрь включительно, которые показали и активизацию перемещений амфибий ( $K_m > 1$ ) во влажные периоды, и оседание (стабилизацию) населения в тех же биотопах ( $K_m < 1$ ) как и отсутствие перемен ( $K_m = 0$ ) – в засушливые.

**Таблица 11**

Влажный 1969 год		Засушливый 1972 год	
Ловушко-линии	$K_m$	Ловушко-линии	$K_m$
Ельник, лин. 1	$(0.04 + 0.33 + 3.3 + 20.0) = 5.92$	Ельник, лин. 5	$(1.7 + 0 + 0 + 0,59) = 0.57$
Сосняк, лин. 15	$(0.04 + 0.81 + 6.33 + 4.5) = 2.92$	Сосняк, лин. 13	$(0.45 + 0 + 0 + 3,2) = 0.91$
Ольшаник, лин. 2	$(0.03 + 0.86 + 3.23 + 11.0) = 3.78$	Ольшаник, лин. 2	$(1.45 + 0 + 0 + 0,69) = 0.54$
Березняк, лин. 11	$(0.04 + 0.69 + 3.54 + 11.0) = 3.82$	Березняк, лин. 9	$(2.11 + 0 + 0 + 0,95) = 0.78$

Поясним данные этой таблицы. В ней кроме результирующих общезонных величин  $K_m$  в скобках показаны величины и тенденции их изменений непосредственно в июне, июле, августе и сентябре, которые, по словам В.А. Валуева характеризуют «пульсации» населения или перемещения особей. Так, во влажном 1969 г. наблюдался общий рост миграционной активности от июня к сентябрю (кроме небольшого снижения в августе и сентябре только в сухом сосняке). В засушливом 1972 г., напротив, отмечалась неизменность пространственной организации населения в лишенные осадков июле и августе,  $K_m = 0$ .

Вычисленные коэффициенты перемещений подтверждают иллюстрированные рис. 1–4 данные о волновых изменениях активности амфибий, длительность волн зависела от продолжительности периодов повышенной влажности среды во время и сохранявшейся после дождей. В разделявшие их периоды сухой погоды подвижки амфибий завершались в тех местах, в которых они были застигнуты.

Диапазоны изменений, представленных в таблице 7, характеристик населения настолько широки, что позволяют говорить о перекрывании видового состава и обилия в рассматриваемых участках биотопов. Из этого следует, что полученные в 1969–1973 гг. данные в 16 экотопах можно отнести к любому из них, а это говорит об отсутствии приуроченности населения амфибий к определенным условиям местности, что обнаруживается и в осредненном – узком русле данных таблиц 3–6. Поскольку составы населения амфибий в наблюдаемых участках и биотопах определялся перемещениями амфибий, то можно считать, что в каждом из них отмечался сиюминутный – смешанный, состав обитателей, состоящий из уходящей части населения «вчерашнего дня» и передовой части сменяющего.

Синхронные отловы наземных амфибий по Наумову в июне – сентябре 1969–1973, как и мае – октябре 1967–1974 гг. увеличенным с 1 до 4 числом линий почвенных ловушек на 16 однородных участках лова в каждом из 4 биотопов позволили сделать следующие выводы, касающиеся пока только этой группы животных.

### **Выводы**

1. Низкие темпы перемещений амфибий наземных видов сравнительно с суточной размерностью выемок из ловушек позволили понять, что население состояло из сиюминутных, застигнутых в данные моменты обособленных временных групп, т.е. в данной размерности оценивалось как статичное; перемещения особей как динамичные состояния населения фиксировались в месячных и сезонных размерностях сборов.

2. Многолетние перемещения наземных амфибий в летние месяцы, возможно обусловленные перестройками пространственной структуры, и связанные с ними перегруппировки населения, являются обычным кочевым его состоянием, в котором главную роль играет повышенная влажность воздуха. Осадки летнего периода как причина и побудительный сигнал активизации амфибий играют регулирующую роль в освоении им все новых участков территории при экстенсивном использовании ее ресурсов.

3. Изменения состава населения амфибий в контрастных биотопах в весенне-осенние периоды объясняется отсутствием тесной связи эврибионтных видов с определенными условиями лесной среды, а широта диапазонов – медленными перемещениями временных группировок, постоянно меняющих свой состав.

4. Истощение населения амфибий длительными отловами предотвращается кочевой жизнью тем, что через небольшие участки, на которых обычно ведут отловы и констатируют данный эффект, проходят волны кочевников с гораздо более крупных территорий, а «истощительность» оценивается по полностью или частично сменившемуся составу населения только на участках лова.

**Список литературы**

Баянов Н.Г. Изменения климата северо-запада Мордовии за период существования Мордовского заповедника по данным метеонаблюдений в г. Темникове // Труды Мордовского государственного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2015. Вып. 14. С.212-219.

Бигон М, Дж.Харпер Дж, Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.2. М.: Мир, 1979. 477 с.

Бородин П.Л. Амфибии хвойных лесов Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2016. Вып. 17. С. 35-43.

Бородин П.Л. Амфибии лиственных лесов Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2017. Вып. 18. С. 33-49.

Валуев В.А. Коэффициент перемещения вида и коэффициент стабилизации вида – индикаторы экологического состояния среды обитания популяции // Вестник охотоведения. М., 2007. Том. 4. № 2. С. 205-206.

Гаранин В.И. К изучению миграций амфибий Труды ЗИН АН СССР: Герпетологический сб. Л.: Наука, 1977. С. 39-49.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М. Наука, 1965. 276 с.

Земноводные // Жизнь животных. Позвоночные. М., 1969. Т. 4. Ч. 2. С. 7-134.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

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

Попов В. А. Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском ун-те. Казань, 1945. Том 57. Вып. 1-2. С.133-147.

Сапельников С.Ф. О необходимости постепенного перехода в заповедниках от изучения мелких млекопитающих с помощью умерщвления к их животолову и мечению // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья: Труды Ассоциации ООПТ Центрального Черноземья России. Тула, 2001. Вып. 2. С.51-57.