

Э. В. ИВАНТЕР

## МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ НА СЕВЕРЕ

Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) изучалась в заповеднике «Кивач» в 1958—1959 гг. Методы исследований включали маршрутные учеты, отлов лягушек в специальные ловчие канавки, круглосуточные наблюдения активности, измерения и вскрытия добытых животных, анализ содержимого их желудков, наблюдения за откладкой и развитием икры и т. д.

Травяная лягушка — наиболее многочисленный представитель пойкилотермных позвоночных заповедника. Она встречается на всей его территории, но особенно часто в долинах рек Суны и Сандалки, по берегам ручьев и в лесах, тяготеющих к озерам Гимайламби, Рогуйламби, Гебозеро и Пертозеро. Особенно высока численность этого вида в темнохвойных лесах 21, 24 и 25 кварталов и у западных границ заповедника.

Учеты показывают, что травяные лягушки заселяют все без исключения биотопы «Кивача», но все же предпочитают лишь немногие из них (рис. 1). Это, прежде всего,

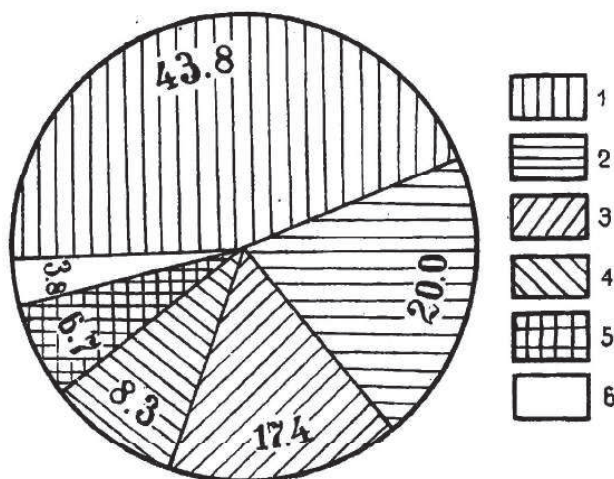


Рис. 1. Распределение травяных лягушек по основным биотопам (встречаемость в %):

1 — прибрежные ельники; 2 — березняки; 3 — культурные луговые участки; 4 — сосняки-зеленомошники; 5 — болота; 6 — сосняки лишайниковые.

прибрежные ельники, затем березняки и культурные луговые участки. В других биотопах (особенно в сосняках и по болотам) их ловится гораздо меньше. Отмечена сезонная смена мест обитания, сопровождающаяся, как правило, массовыми перемещениями животных из биотопа в биотоп. Ранней весной лягушки держатся в водоеме, потом вблизи него по наиболее сырым местам, к лету скапливаются в ельниках и лиственных участках, а осенью (с первой декады сентября) вновь приближаются к водоемам. Это последнее перемещение связано с падением температу-

ры воздуха и сезонными особенностями кормовой базы: исчезают сухолюбивые наземные беспозвоночные.

По характеру суточной цикличности травяная лягушка — преимущественно ночное животное и днем бывает малоактивна. В это время лягушки обычно затаиваются в траве, под валежником, в пнях или в других естественных убежищах, причем тяготеют к наиболее сырým и затененным местам. Наряду с этим наблюдается и некоторая смена ме-

стообитаний в течение суток: днем лягушки концентрируются в «биотопах покоя» — в сырых лиственных участках, а на ночь покидают их, перемещаясь в соседние ельники. Однако чаще «биотоп покоя» они находят в том же местообитании в естественных укрытиях.

Как хорошо видно на графиках (рис. 2), летом пик активности лягушек приходится на середину ночи (23 часа — 1 час), а максимальное

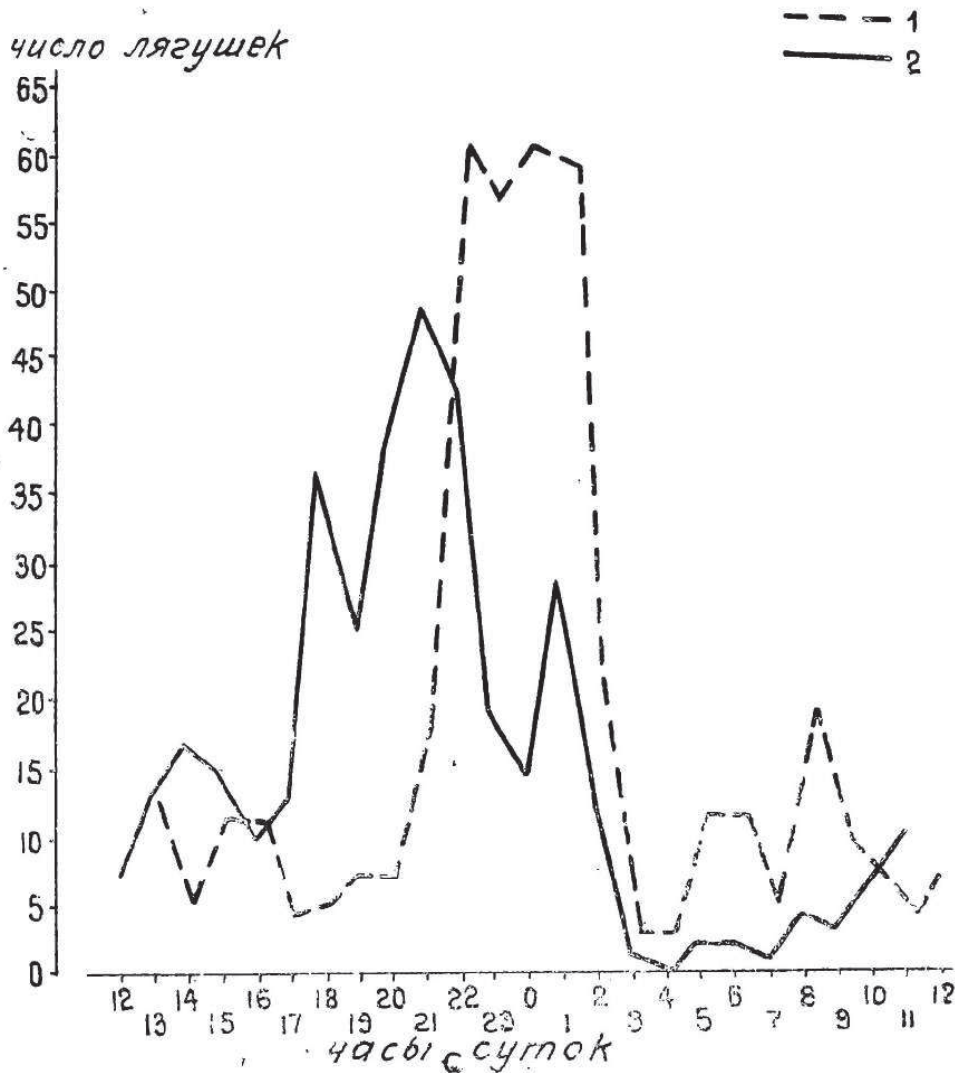


Рис. 2. Суточная активность травяной лягушки (по встречам на постоянном маршруте):

1 — наблюдения 3—4 июля 1959 г.; 2 — наблюдения 20—21 июля 1959 г.

падение — на дневные часы (12—14 часов). При сравнении двух кривых, относящихся к одному и тому же маршруту (наблюдения 3—4 и 20—21 июля), выявляется еще одна важная закономерность: с удлинением ночи период активности растягивается, а пик активности смещается влево, в сторону поздневечерних часов. Это говорит о том, что с укорочением дня лягушки начинают проявлять активную деятельность раньше, захватывая и вечерние часы.

На степень и продолжительность периода активности большое влияние оказывает температура и влажность окружающей среды. В этом убеждает сопоставление кривых влажности и температуры по дням отлова лягушек с кривыми ежедневного отлова: сутки максимальной

влажности и температуры оказываются одновременно и сутками максимального отлова лягушек (рис. 3). Коэффициент корреляции между отловом и влажностью равен 0,87, а между отловом и температурой — 0,62.

Сказанное хорошо объясняет изменение характера суточной активности по сезонам. Весной лягушки держатся в водоеме, и, следовательно, им не важна в этот период разница во влажности между днем

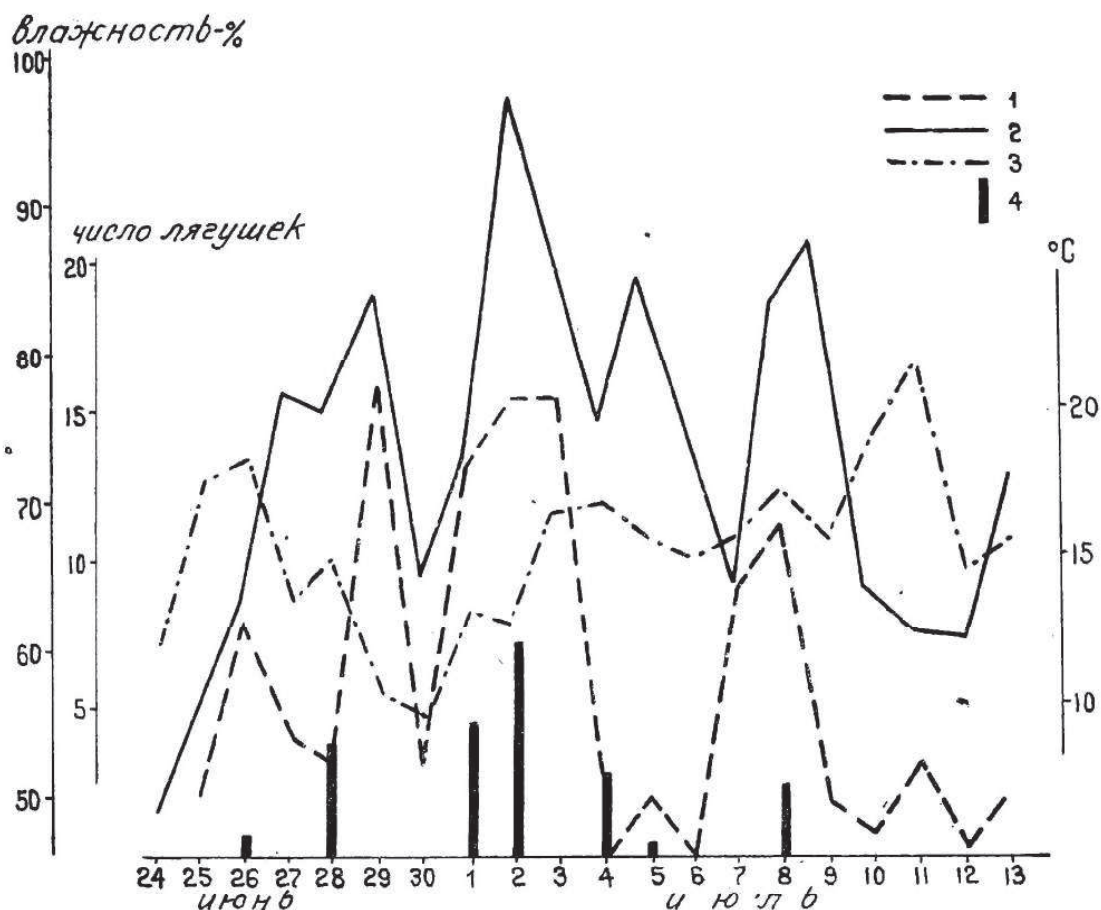


Рис. 3. Активность и подвижность лягушек в зависимости от выпадения осадков, влажности и температуры:

1 — отлов в канавки; 2 — относительная влажность (%); 3 — среднесуточная температура в °C; 4 — сумма осадков (мм).

и ночью. Температура же, которая становится решающим фактором, выше здесь днем и в начале ночи. Этот наиболее благоприятный период и становится временем максимальной активности животных. Аналогичное явление наблюдается осенью, когда температура воздуха падает, а влажность резко повышается. В результате становится необходимой смена летней ночной активности на осеннюю дневную (низкая ночная температура препятствует нормальной жизнедеятельности животных). Такое сезонное (от весны к лету и с конца лета к осени) изменение активности происходит постепенно.

Влажность и температура во многом определяют и сезонную цикличность. Особенно резко сказываются метеорологические условия сезонов года на сроках выхода лягушек на сушу, откладки икры, выплода головастиков, ухода на зимовку и на продолжительности этих явлений. Хорошей иллюстрацией к сказанному может служить сравнение данных по фенологии размножения травяной лягушки, полученных в 1958 г., с аналогичными материалами 1959 г. на фоне климатических особенно-

стей этих лет. Весна 1958 г. была более поздней, более влажной и более продолжительной, чем весна 1959 г. Соответственно и условия размножения в 1958 г. оказались благоприятнее условий 1959 г. (весна 1959 г. была очень кратковременной и сухой, что вместе с жарким и сухим летом обусловило массовую гибель икры и головастиков вследствие пересыхания водоемов). В результате численность лягушек рождения текущего года была осенью 1959 г. значительно ниже таковой в 1958 г. (по данным учетов — в 2,2 раза). Также хорошо заметна разница в сроках наступления основных сезонных явлений и их длительности у лягушек в 1958 и в 1959 гг. Первое пробуждение их отмечено в 1958 г. 5 мая, т. е. на 9 дней позже, чем в 1959 г. (26 апреля). Но раннее пробуждение животных в 1959 г. совпало и с ранним уходом их на зимовку (осень 1959 г. была ранней и очень холодной). В 1959 г. последняя встреча лягушек отмечена 25 сентября, тогда как в 1958 г., осень которого была поздней и теплой, это произошло только 17 октября.

Сроки размножения, выхода из воды и ухода на зимовку зависят, кроме того, от возраста лягушек. Замечено, например, что молодые особи на 2—5 дней позже, чем взрослые, пробуждаются и на 9—10 дней позже их уходят на зимовку.

В среднем за 16 лет пробуждение травяных лягушек в заповеднике «Кивач» отмечалось 1 мая (крайние даты — 19 апреля и 12 мая), причем первыми появляются самцы. Почти сразу же по пробуждении (обычно уже через 4—6 дней) начинается спаривание и откладка икры. Спаривание идет главным образом в светлое время суток и на протяжении значительного периода времени: в 1958 г. оно продолжалось с 10 мая по 6 июня, а в 1959 г. — с 4 мая по 2 июня. В это время массы лягушек собираются во всех хорошо прогреваемых солнцем водоемах, вне зависимости от их площади и степени зарастания. Особенно много бывает их в канавах талой воды по краям дорог и пожен.

С окончанием размножения (в конце мая — начале июня) водоемы постепенно пустеют, и лягушки переселяются в близлежащие насаждения. Последними уходят из воды самцы. Таким образом, весь период размножения у травяных лягушек в условиях заповедника длится обычно немногим более месяца.

Мы подсчитали количество икринок у 5 взрослых самок, добытых в период с 5 по 10 мая 1959 г. Число икринок колебалось между 1710 и 3126, составляя в среднем 2404. Это несколько выше показателей плодовитости лягушек, полученных для других районов Европейского Севера (Теплова, 1957; Топоркова, Зубарева, 1965) и приближается к средним для вида (Терентьев, 1950; Банников и Денисова, 1956).

Первое появление головастиков отмечено в 1959 г. 10 мая, причем период эмбрионального развития икры длился в данном случае 7 дней. Но так протекал этот процесс в благоприятных условиях хорошо прогреваемой лужи (водоем № 1) (табл. 1). Во взятом же под наблюдение небольшом лесном озерце, где температура воды была значительно ниже (водоем № 2), из икры, отложенной 7 мая, головастики появились только на 16-е сутки (23 мая). В среднем же весь процесс развития икры занимал в условиях заповедника 10—14 дней, и массовый выход головастиков отмечен здесь в период с 14 мая по 1 июня.

Такая задержка в развитии (по данным А. Г. Банникова и М. Н. Денисовой — 1956, икра травяной лягушки развивается в среднем 8—10 дней) объясняется, по-видимому, особенностями погоды в период наших исследований. Так, в 1959 г. икра, отложенная в хорошо прогреваемые водоемы, почти полностью погибла вследствие их высыхания, и большинство выведенных головастиков, таким образом, развивалось

Таблица 1

**Длительность эмбрионального и личиночного развития травяной лягушки  
в различных водоемах заповедника (1959 г.)**

№ водоема	Средняя температура воды в период эмбрионального развития, °С	Дата откладки икры	Дата появления головастиков	Длительность эмбрионального периода, в днях	Средняя температура воды в период личиночного развития, °С	Дата появления задних конечностей	Продолжительность личиночного периода до появления задних конечностей	Дата появления лягушат	Общая продолжительность личиночного периода, в днях
1	19,2	3/V	10/V	7	21,0	22/VI	43	6/VII	57
2	9,1	7/V	23/V	16	15,0	11/VII	49	27/VII	65
3	10,6	21/V	28/V	7	15,6	7/VII	38	18/VII	49
4	12,3	7/V	19/V	12	—	—	—	—	—
5	14,4	10/V	21/V	11	18,5	—	—	10/VII	50

Примечание: средняя температура вычислялась по максимальным температурам воды в водоеме.

в затененных, глубоких водоемах, т. е. в условиях относительно низких температур. Однако прямая зависимость между температурой и скоростью эмбрионального развития икры может иногда нарушаться. Например, в довольно холодном водоеме № 3, где лягушки спаривались и откладывали икру гораздо позднее, чем это отмечалось в теплых водоемах, эмбриональное развитие проходило в минимальные сроки. Такое же ускорение развития икры в случае ее поздней откладки отмечено и для лягушек Полярного Урала (Топоркова, Зубарева, 1965).

Сроки метаморфоза меньше зависят от температуры воды и климатических условий года. В 1958 г. задние конечности у головастиков появлялись на 41—48-й день развития, а в 1959 г. — на 38—51-й день. Весь процесс личиночного развития у травяной лягушки занимает в условиях заповедника от 49 до 65 дней. Это в общем согласуется с данными литературы для Северо-Западной зоны, но несколько больше, чем в Приполярном Урале, где в процессе приспособления к суровым условиям Крайнего Севера у травяной лягушки выработалось сокращение сроков развития (Топоркова, Зубарева, 1965).

Самая ранняя дата окончания метаморфоза — 6 июля. В этот день возле водоема № 1 стали попадаться первые сеголетки. В массе лягушата начинают выходить на сушу в третьей декаде июля, но в отдельных водоемах они появляются только в десятых числах августа. Последний головастик в стадии окончания метаморфоза встречен 17 августа 1959 г. При этом далеко не все головастики успешно заканчивают развитие и превращаются в лягушат — огромное число их гибнет от пересыхания водоемов и других причин. Не менее значительна и гибель икры: выход головастиков из многих кладок не превышал 20—30%. Общая же гибель икры и личинок достигает 99%.

Закончившие метаморфоз сеголетки имеют в длину 17—20 мм при весе 0,4—0,5 г. После первой зимовки длина их тела равняется 21—32 мм,

Таблица 2

Питание травяной лягушки в заповеднике „Кивач“  
(320 желудков)

Группы и виды пищи	Количество экземпляров во всех исследованных желудках (1035)	
	абсолютное число	в % от общего числа экземпляров
<b>НАСЕКОМЫЕ</b> . . . . .	862	83,3
<b>Жуки</b> . . . . .	216	20,8
Щелкуны . . . . .	17	1,6
Стафилины . . . . .	20	1,9
Жужелицы . . . . .	34	3,2
Мягкотелки . . . . .	27	2,6
Листоеды . . . . .	25	2,4
Долгоносики . . . . .	23	2,2
Плавунцы (личинки) . . . . .	10	1,0
Мертвоеды . . . . .	1	0,1
Усачи . . . . .	1	0,1
Хрущи . . . . .	1	0,1
Трупоеды . . . . .	1	0,1
Жуки (ближе не определенные) . . . . .	56	5,4
<b>Чешуекрылые (гусеницы)</b> . . . . .	437	42,4
Совки (гусеницы) . . . . .	269	26,1
Пяденицы (гусеницы) . . . . .	39	3,8
Гусеницы бабочек (ближе не определенные)	129	12,5
<b>Двукрылые</b> . . . . .	103	10,0
Мотыль . . . . .	55	5,3
Мухи . . . . .	23	2,2
Комары . . . . .	6	0,6
Ктыри . . . . .	5	0,5
Панорпа . . . . .	4	0,4
Двукрылые (ближе не определенные) . . . . .	10	1,0
<b>Перепончатокрылые</b> . . . . .	57	5,5
Наездники . . . . .	8	0,8
Пилильщики . . . . .	3	0,3
Муравьи-древоточцы . . . . .	2	0,2
Мирмика рыжая . . . . .	1	0,1
Темно-бурый лесной муравей . . . . .	1	0,1
Муравьи (ближе не определенные) . . . . .	41	3,9
Перепончатокрылые (ближе не определенные)	1	0,1
<b>Клопы (ближе не определенные)</b> . . . . .	9	0,9
<b>Хоботные (ближе не определенные)</b> . . . . .	6	0,6
<b>Тараканы (ближе не определенные)</b> . . . . .	3	0,3
Личинки насекомых (ближе не определенные)	9	0,9

Окончание табл. 2

Группы и виды пищи	Количество экземпляров во всех исследованных желудках (1035)	
	абсолютное число	в % от общего числа экземпляров
<b>ПАУКИ</b> . . . . .	48	4,6
<b>МОЛЛЮСКИ</b> . . . . .	91	8,8
Наземные катушки . . . . .	49	4,7
Слизни . . . . .	23	2,2
Прудовики . . . . .	10	1,0
Виноградные улитки . . . . .	4	0,4
Моллюски (ближе не определенные) . . . . .	5	0,5
<b>ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ</b> . . . . .	34	3,3

в июле — 27—36 мм, в августе — 30—48 мм. В размножении участвуют особи с длиной тела не менее 52 мм.

Питание травяной лягушки изучалось по содержимому 320 желудков добытых животных разного пола и возраста. При этом процент лягушек с пустым желудком падает от весны к осени: в мае он составляет 91% («брачный пост»), в июне 22%, в июле 7%, в августе 4% и в сентябре 15%. В обратной последовательности изменяется вес содержимого желудка: увеличивается вплоть до сентября, а в сентябре резко снижается. В среднем за весь период исследований он составил 580 мг (0—3500).

Как показывают данные табл. 2, в условиях заповедника лягушки питаются в основном наземными насекомыми и их личинками (преимущественно гусеницами бабочек, жуками и двукрылыми), однако в зна-

Таблица 3

Питание травяной лягушки в различных биотопах (в % от общего количества экземпляров пищи, обнаруженной в желудках лягушек из данного биотопа)

Группа корма	Смешанный лес	Ельник-зеленомошник	Сосняк лишайниковый	Сосняк чернично-травяной	Лиственный лес
Жуки . . . . .	22,5	16,1	31,1	30,0	23,1
Перепончатокрылые . . . . .	6,3	1,2	—	2,5	9,6
Чешуекрылые (гусеницы) . . . . .	41,6	50,4	42,2	57,5	24,0
Двукрылые . . . . .	9,3	10,2	2,2	—	13,2
Клопы . . . . .	1,0	0,8	—	—	1,5
Хоботные . . . . .	0,7	—	—	—	1,5
Тараканы . . . . .	—	—	6,7	—	—
Личинки насекомых . . . . .	2,7	3,9	—	2,5	3,5
Пауки . . . . .	3,4	6,7	—	—	9,2
Моллюски . . . . .	8,8	8,7	17,8	2,5	9,6
Дождевые черви . . . . .	3,2	2,0	—	—	8,3

чительном количестве поедают и других беспозвоночных — моллюсков, паукообразных и дождевых червей. Наиболее многочисленны в желудках жужелицы, мягкотелки, долгоносики, стафелины, шелконы, гусеницы совок и пядениц. Из двукрылых поедаются мотыль и различные виды мух. Перепончатокрылые представлены в рационе лягушек главным образом муравьями, а моллюски — катушкой, слизнями, прудовиками и виноградной улиткой.

В общих чертах относительное значение каждого из перечисленных видов корма сохраняется и по отдельным биотопам (табл. 3), но в деталях оно сильно зависит от качественного состава энтомофауны биотопа, а также от сезона года.

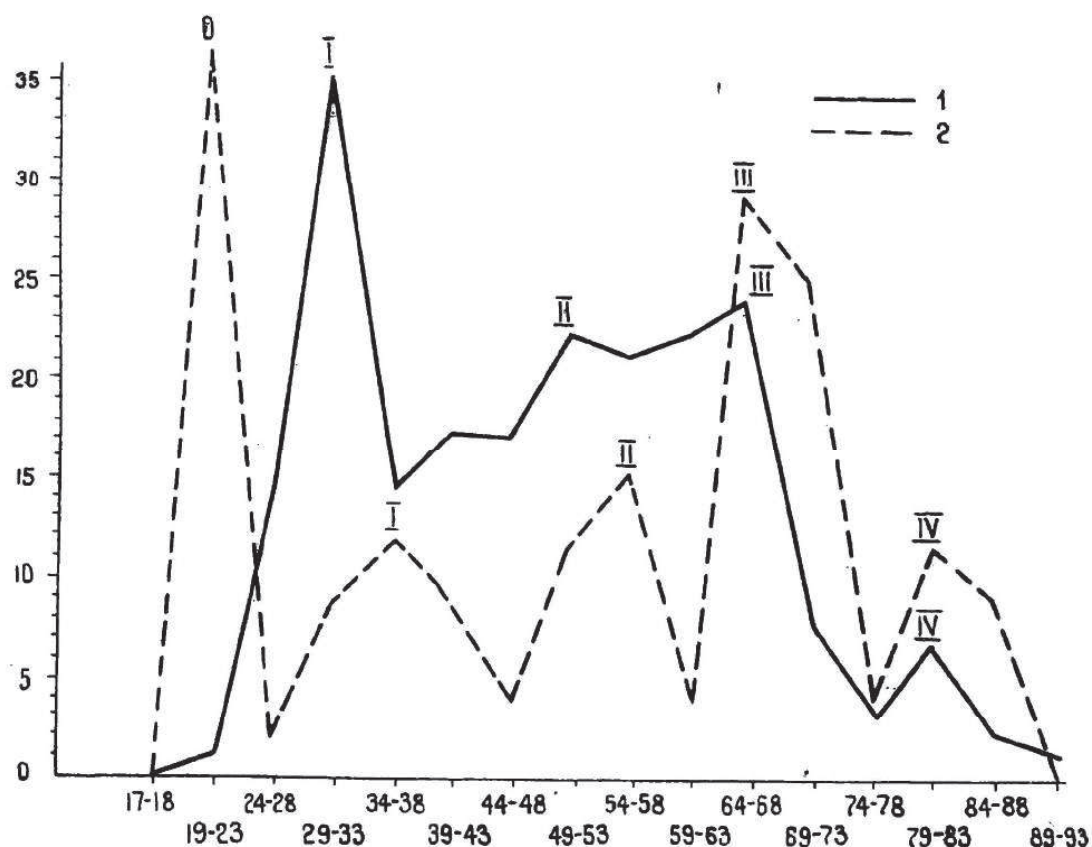


Рис. 4. Возрастной состав популяции травяной лягушки (заповедник «Кивач», 1959 г.): 1 — сборы в июне — июле ( $n=215$ ); 2 — сборы в сентябре ( $n=187$ ); 0, I, II, III, IV — возрастные группы.

Для изучения возрастного состава популяции использован графический метод (рис. 4). Анализ кривых распределения животных по длине тела позволяет установить, что основу популяции травяной лягушки в первой половине лета (до выхода сеголетков) составляют особи рождения предыдущего года (34%), а также двух- и трехлетки (соответственно 36 и 25%). Более старые особи встречаются гораздо реже (5%). К осени, когда появляются лягушата рождения текущего года, соотношение возрастных групп смещается, и в популяции начинают преобладать сеголетки (21,5%) и трехлетки (29%). Количество же двухлеток заметно снижается, относительно меньше становится и особей рождения предыдущего года, т. е. годовалых лягушек (обе группы составляют по 18%). Старых особей, напротив, становится относительно больше, чем в начале лета (13,5%).



Это смещение соотношений возрастных групп объясняется несколькими моментами. Во-первых, с появлением сеголетков уменьшается общий процент, приходящийся на прочие группы. Отсюда и относительное снижение доли годовалых лягушек. Абсолютного же снижения, во всяком случае значительного, мы не наблюдаем. Например, если сравнить число особей этой группы, попавших за 1 день в канавки в начале лета (1,5), с тем же показателем в конце лета (1,3), то разница невелика — всего 0,2. Кроме того, графический метод весьма относителен и не учитывает возможности усиленного роста лягушек в благоприятных условиях, механически переводя их в этом случае в более старшую группу. Возможно, что именно в этом кроется одна из причин увеличения процента трех- и четырехлеток. Наконец, третьей причиной относительного снижения числа одно- и двухлеток в популяции к концу лета может быть больший отход у этих неполовозрелых особей, тогда как более сильные и крупные экземпляры трехлеток выживают сравнительно лучше.

Сказанное заставляет критически подходить к графическому методу как способу суждения о возрастном составе популяции и уровне смертности и вызывает необходимость искать другие методы изучения состава популяции, способные решать этот вопрос не в относительном аспекте, а в абсолютном. Таким методом может служить, например, выращивание возрастных эталонов и затем вычисление показателей отлавливаемости особей различных возрастных групп на 1 день работы ловчей канавки.

Возрастной состав популяции травяной лягушки изменяется не только по сезонам, но и по годам, в связи с метеорологическими условиями. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить соотношение возрастных групп осенью 1958 г. с соответствующим показателем 1959 г. (табл. 4). Засушливые весна и лето 1959 г. сказались неблагоприятно

Таблица 4

Возрастной состав популяции и численность травяной лягушки в 1958 и 1959 гг. (заповедник „Кивач“)

	Сентябрь 1958 г.	Июнь — июль 1959 г.	Сентябрь 1959 г.
Численность (на 1 км) . . . . .	41	13	18
Возрастной состав, в %			
сеголетки . . . . .	49	—	21,5
годовалые . . . . .	21	34	18
старших возрастов	30	66	60,5

не только на осенней численности лягушек, которая уменьшилась по сравнению с 1958 г. более чем в 2 раза, но и на возрастном составе популяции, сместив соотношение возрастных групп в сторону увеличения процента особей старше двух лет. Наибольшая смертность при этом наблюдалась среди молодых животных (в возрасте до двух лет). Если в сентябре 1958 г. они составляли 70% популяции, то в 1959 г. — менее 40%.

Чрезвычайно неустойчиво половое соотношение в популяции. Так, в летних сборах половой состав был: 31% самцов и 69% самок, а в осенних — 48% самцов и 52% самок. Изменяется соотношение полов и с возрастом: в группе с размером тела до 4,5 см было 26% самцов и 74% самок, от 4,6 до 6,9 см — 32% самцов и 68% самок, более 7 см — 52%

самцов и 48% самок. Таким образом, с возрастом половое соотношение выравнивается, а у старых даже уклоняется в пользу самцов. Все это заставляет с полным вниманием отнестись к гипотезе Витши (Witschi, 1930), согласно которой в европейских популяциях травяной лягушки почти все молодые лягушата кажутся самками, являясь по существу протогинными гермафродитами; только спустя некоторое время в течение или после первого года жизни около половины последних превращается в самцов. Но для того, чтобы подтвердить или опровергнуть эту гипотезу, необходимы специальные исследования.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г., Денисова М. Н. Очерки по биологии земноводных. Учпедгиз, М., 1956.
- Теплова Е. Н. Амфибии и рептилии Печоро-Ильчского заповедника. Тр. Печоро-Ильчского заповедника, вып. VI, 1957.
- Терентьев П. В. Лягушка. Изд. «Сов. наука», М., 1950.
- Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале. Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 38, 1965.
- Witschi E. The geographical distribution of sex races European grass frog. Journ. Exp. Zool., vol. 56, 1930.
-