

## О ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ТРАВЯНОЙ (*RANA TEMPORARIA*) И ОСТРОМОРДОЙ (*R. ARVALIS*) ЛЯГУШЕК

© А. П. Кутенков

ФГБУ «Государственный заповедник «Кивач»;  
электронный адрес: [stapesy@mail.ru](mailto:stapesy@mail.ru)

### Введение

Более четверти века назад исследователи обратили внимание на сокращение численности, а то и исчезновение популяций отдельных видов земноводных (Blaustein, Wake, 1990). Часто основной причиной снижения численности оказывается антропогенное воздействие (Beebe, Griffiths, 2005). Существуют модели, предсказывающие сокращение ареалов амфибий в результате глобального изменения климата (Araújo et al., 2006). В то же время очевидная узость адаптивной зоны и нестабильность условий обитания порождают значительные естественные колебания численности земноводных (Кузьмин, 1995). В этой связи возникает проблема разграничения действительного необратимого сокращения популяций и естественного снижения обилия, за которым следует его восстановление (Pechmann et al., 1991). Такие проблемы разрешимы только при анализе результатов многолетнего мониторинга. Анализ длительных рядов позволяет, во-первых, выявить тенденции динамики популяций и, во-вторых, определить факторы, управляющие флуктуациями численности (Meyer et al., 1998). Однако, несмотря на очевидное значение многолетних рядов, примеров такого рода в экологии амфибий очень немного (Pellet et al., 2006).

Задача данной работы — продемонстрировать многолетние ряды данных по численности двух видов лягушек, полученные в ходе наблюдений 1981—2015 гг. в заповеднике «Кивач», провести их статистический анализ и обсудить причины популяционных флуктуаций.

### Материал и методы

Наблюдения за изменениями численности травяных и остромордых лягушек вели на примере популяций, населяющих территорию заповедника «Кивач». Показателем численности репродуктивной части населения служило количество кладок икры каждого вида в контрольных репродуктивных водоёмах, зафиксированное после окончания икрометания. Правильнее этот показатель называть «численность нерестящихся самок», так как самки бурых лягушек, размножаясь ежегодно, откладывают каждую весну единственную порцию икры. Соотношение полов в популяциях исследованных видов близко к 1:1, и для получения сведений об обилии всей половозрелой части населения лягушек в данном году надо просто удвоить используемый показатель.

В период 1982—2015 гг. проводили учёты кладок икры одновременно на нескольких участках заповедника, где лягушки в избытке обеспечены потенциальными репродуктивными водоёмами. Ниже приведены некоторые статистические данные по этим участкам.

### ***Травяная лягушка***

1. Обширное понижение на скальной гряде, площадь водного зеркала до 4 500 м<sup>2</sup> (кв. 8). Лет наблюдений — 27, количество отложенных кладок икры: пределы 38–450, в среднем 165 шт. за сезон.

2. Котловины озёр Мусталамби и Лаголамби (кв. 16, 27, 28). Лет наблюдений — 20, количество отложенных кладок икры: пределы 140–1 042, в среднем 432 шт. за сезон.

3. Мелководья долины р. Суны и прилегающие участки территории с искусственными водоёмами усадьбы и посёлка заповедника, болотами и водотоками. Лет наблюдений — 30, количество отложенных кладок икры: пределы 1 208–4 450, в среднем 2 612 шт. за сезон.

4. Обводнённая южная губа Чечкина болота (кв. 25). Лет наблюдений — 32, количество отложенных кладок икры: пределы 77–3 565, в среднем 653 шт. за сезон.

5. Обводнённая окрайка болота в кв. 43. Лет наблюдений — 20, количество отложенных кладок икры: пределы 20–1 095, в среднем 342 шт. за сезон.

6. Котловина оз. Гимойламби (кв. 48). Лет наблюдений — 19, количество отложенных кладок икры: пределы 142–476, в среднем 325 шт. за сезон.

7. Территория модельной популяции. Участок площадью около 60 га, находящийся внутри участка № 3, в пределах которого расположены многочисленные репродуктивные водоёмы разного происхождения. Лет наблюдений — 35, количество отложенных кладок икры: пределы 676–3 177, в среднем 1 507 шт. за сезон.

8. Условно выделенный участок, представляющий собой долину Суны (№ 3) без учёта водоёмов, входящих в пределы территории модельной популяции (№ 7). Лет наблюдений — 30, количество отложенных кладок икры: пределы 532–1 708, в среднем 1 133 шт. за сезон.

### ***Остромордая лягушка***

1. Заболоченная котловина оз. Руокколамби (кв. 1). Лет наблюдений — 24, количество отложенных кладок икры: пределы 21–196, в среднем 91 шт. за сезон.

2. Участок болота Длинное площадью около 5 000 м<sup>2</sup> (кв. 9). Лет наблюдений — 16, количество отложенных кладок икры: пределы 61–296, в среднем 172 шт. за сезон.

3. Болото в кв. 19. Лет наблюдений — 27, количество отложенных кладок икры: пределы 58–242, в среднем 112 шт. за сезон.

4. Обводнённая южная губа Чечкина болота (кв. 25) — как и у травяной лягушки. Лет наблюдений — 30, количество отложенных кладок икры: пределы 60–1 195, в среднем 459 шт. за сезон.

5. Болото Чудесное с остаточным озером (кв. 26). Лет наблюдений — 30, количество отложенных кладок икры: пределы 7–45, в среднем 18 шт. за сезон.

6. Мелководье на Кажинском пороге р. Суны (кв. 47). Лет наблюдений — 28, количество отложенных кладок икры: пределы 0–91, в среднем 27 шт. за сезон.

7. Заброшенная мелиоративная система на сыром лугу в пределах территории модельной популяции травяной лягушки (см. № 7). Лет наблюдений — 33, количество отложенных кладок икры: пределы 5–75, в среднем 23 шт. за сезон.

8. Заболоченная северная часть котловины оз. Гимойламби (кв. 48). Лет наблюдений — 21, количество отложенных кладок икры: пределы 11–242, в среднем 73 шт. за сезон.

Кроме наблюдений, проведённых в заповеднике, мы использовали опубликованные ряды данных по двум видам из других частей ареалов.

При обработке данных использовали пакеты статистических программ STATISTICA 6.0, а также MESOSAUR 1.1 (разработка А. Пузаченко, Ю. Пузаченко, 1999). Средства системы MESOSAUR предоставляют возможности подбора моделей, адекватных экологическим временным рядам, и анализа их соответствия наблюдаемым процессам. Погодные характеристики получены по данным метеостанции заповедника.

## Результаты

### Популяции заповедника «Кивач»

#### Травяная лягушка

Ряды наблюдений за численностью лягушек в течение 1982—2004 гг. приведены на рис. 1. Показателем обилия за каждый год служила сумма кладок икры каждого вида, обнаруженных во всех контрольных водоёмах. Статистический анализ данных за эти 23 года показал следующее.

Среднее значение ряда —  $3\,812 \pm 255$  кладок. Отношение максимума (1985 г.) к минимуму (2004 г.) — 3.4. Распределение значений ряда близко к нормальному: ( $df = 2$ ,  $\chi^2 = 1.2$ ,  $p = 0.56$ ,  $\chi^2_{0.05} = 6.0$ ), что свидетельствует о стационарном характере изменений численности (отсутствие тренда). Дальнейший анализ позволил установить, что наблюдаемый процесс лучше всего воспроизводит модель с двумя периодическими компонентами с периодами около 5 и 8 лет. Она описывает 73 % изменчивости ряда (коэффициент детерминации  $R^2 = 0.73$ ), но её значения оказались «на грани достоверности» ( $F = 2.71 > F_{0.05} = 2.65$ ;  $p = 0.06$ ).

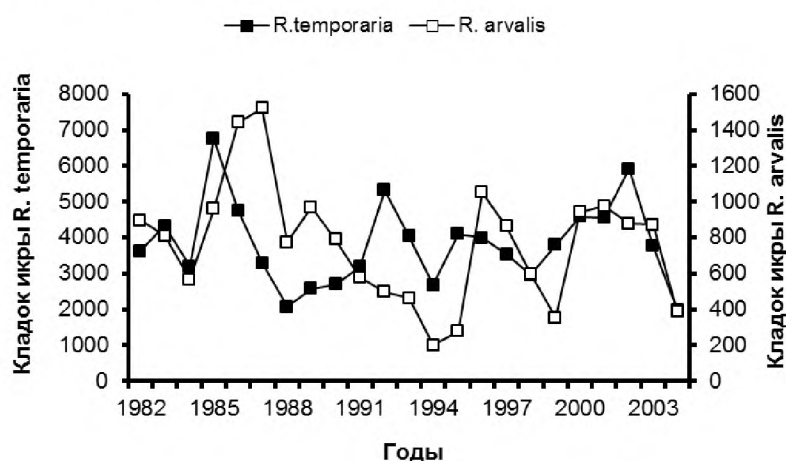


Рис. 1. Многолетняя динамика численности травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в заповеднике «Кивач»

Проанализирован также имеющийся наиболее длительный (35 лет) непрерывный ряд, представляющий изменения обилия половозрелых самок в составе модельной популяции травяной лягушки (см. «Материал и методы», участок 7). Доля кладок икры, насчитываемая в условных границах этой репродуктивной группировки, составляла в среднем 39 % в год от общей суммы, использованной при построении ряда «вся территория» на рис. 1. Многолетняя динамика численности этой популяции показана на рис. 2.

Среднее многолетнее значение —  $1\,507 \pm 73$  кладок икры, отношение максимума (1985 г.) к минимуму (2006 г.) составило 4.7. Распределение значений ряда соответствует нормальному ( $\chi^2 = 6.1$ ,  $p = 0.1$ ,  $\chi^2_{0.05} = 7.8$ ). Детальный анализ его структуры не выявил ни наличия тренда, ни других сколько-нибудь значимых детерминированных составляющих. Таким образом, в данном случае мы имеем дело с так называемым «белым шумом», когда многолетние изменения носят случайный характер, не имеют определённой направленности, а значения подчиняются нормальному распределению.

Чтобы выяснить, совпадает ли направленность изменений численности группировок травяной лягушки в разных частях территории заповедника, провели корреляционный анализ (табл. 1). Статистические данные по участкам приведены в «Материале и методах».

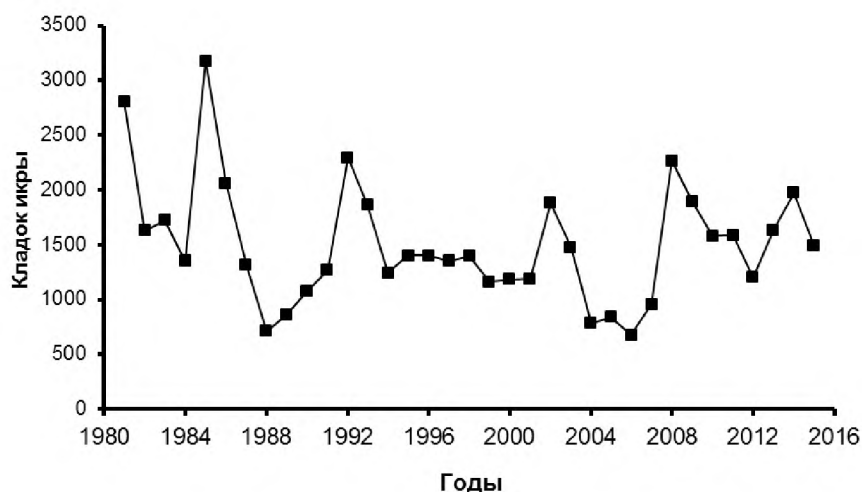


Рис. 2. Многолетняя динамика численности модельной популяции травяной лягушки

Таблица 1. Степень сопряженности (коэффициент ранговой корреляции  $r_s$ ) многолетних изменений численности группировок травяной лягушки в разных частях заповедника

№ участка	2	3	4	5	6
1	<b>0.85(20)</b>	0.59(27)	0.21(27)	<b>0.81(20)</b>	<b>0.77(18)</b>
2		0.40(20)	0.27(20)	<b>0.68(19)</b>	<b>0.70(18)</b>
3			0.24(32)	0.52(22)	0.40(19)
4				0.30(22)	0.36(19)
5					<b>0.77(17)</b>

Примечание: полужирным шрифтом выделены случаи реального совпадения динамик ( $p < 0.001$ ,  $R^2 \geq 0.5$  или  $\geq 50\%$ ); в скобках — длина рядов, лет

Все значения коэффициентов корреляции, приведённые в таблице 1, имеют положительные и отличные от нуля величины. Это означает, что на всех исследованных участках ход численности оставался похожим на протяжении 17–32 лет. Из 15-ти парных сравнений в шести случаях наблюдается достоверное сходство траекторий многолетней динамики (коэффициент детерминации 50–70 %).

Связь изменений обилия модельной популяции (участок № 7) с динамикой других группировок выражается следующими значениями  $r_s$ : № 1 «Депрессия» — 0.55 (27 лет); № 2 «Мусталамби и Лаголамби» — 0.31 (20 лет); № 4 «Чечкино болото» — 0.24 (32 года); № 5 «Болото в кв. 43» — 0.59 (22); № 6 «Гимойламби» — 0.54 (19). При сопоставлении динамики модельной популяции и остальной части группировки «р. Суна» (№ 8; в среднем за 30 лет здесь насчитывали 43 % общего количества кладок от самок, размножающихся у реки) было обнаружено их заметное сходство:  $r_s = 0.70$ ,  $p < 0.0001$ .

Наиболее автономной оказалась динамика численности популяции Чечкина болота (№ 4), в таблице 1 связи этой группировки выделены серым цветом. Для остальных участков прослеживается некоторая обратная зависимость между размерами репродуктивной группировки и количеством достоверных ( $r_s \geq 0.59$ ) связей динамики численности. Группировка № 1 «Депрессия», где насчитывали в среднем 165 кладок икры, демонстрировала синхронные изменения численности со всеми остальными (кроме № 4 «Чечкино»). По три достоверных связи имели № 2 «Мусталамби и Лаголамби» (432) и № 6 «Гимойламби» (325), по две — № 5 «Болото в 43 кв.» (342 кладки). Наконец, наиболее крупная группировка № 3 «р. Суна» (в среднем 2 612 кладок) обладала единственной достоверной, но достаточно слабой связью ( $r_s = 0.59$ ;  $p = 0.001$ ). Взаимное расположение значения не имело: количество достоверных связей у обособленных в 8 км на западе заповедника группировок «Депрессия» и «Мусталамби и Лаголамби»

(всего 6 совпадений) гораздо больше, чем между соседствующими участками № 3, 5 и 6, где обнаружен единственный случай достоверного сходства многолетних изменений численности (между № 5 и № 6).

### Остромордая лягушка

Среднее значение многолетнего ряда данных по численности остромордой лягушки (см. рис. 1) составило  $768 \pm 73$  кладки. Отношение максимума (1985 г.) к минимуму (1988 г.) — 7.6 крат. Значения ряда соответствуют нормальному распределению ( $\chi^2 = 0.6$ ,  $p = 0.7$ ,  $\chi^2_{0.05} = 6.0$ ). Использование тестов системы MESOSAUR показало, что процесс динамики численности вида носит стационарный характер. Детерминированных составляющих в данном ряду не существует и он являет собой «белый шум». Результаты сравнения динамик группировок *R. arvalis* в разных частях заповедника приведены в таблице 2. Из 28 попарных сравнений лишь в одном случае ход численности почти полностью совпал (№ 6 «Суна» — № 8 «Гимойламби»,  $R^2 = 0.74$ ), в двух других коэффициент детерминации составил 42 % (№ 5 «Чудесное» — № 8 «Гимойламби») и 45 % (№ 2 «Длинное» — № 6 «Суна»). Среди оставшихся, 14 значений коэффициента корреляции оказались положительными, 4 — отрицательными (незначительная асинхронность динамик), а шесть не отличались от нуля («разнобой», выделенный курсивом в табл. 2). Следует отметить, что большинство репродуктивных группировок остромордой лягушки было невелико, от 36 до 224 особей (18–112 самок) в среднем за все годы, а из двух крупных нерестилищ вида одно (№ 2 «Длинное») удалось обследовать всего 16 раз (см. «Материал и методы»). Вновь из общего фона выделяется участок Чечкина болота (№ 4) с крупнейшим из контролируемых нерестилищ *R. arvalis* (в среднем 459 кладок за сезон). Это единственный участок, имевший «спокойные» слабые связи динамики со всеми остальными: ни высоких положительных, ни нулевых и отрицательных значений не зафиксировано.

Таблица 2. Степень сопряженности (коэффициент ранговой корреляции  $r_s$ ) многолетних изменений численности группировок остромордой лягушки в разных частях заповедника

№ участка	2	3	4	5	6	7	8
1	0.03(16)	-0.16(20)	0.28(20)	0(19)	-0.11(20)	0.49(20)	-0.30(18)
2		0.37(16)	0.42(16)	0.23(16)	0.67(16)	-0.36(16)	0.51(15)
3			0.24(25)	-0.04(25)	0.22(26)	-0.11(26)	-0.14(20)
4				0.32(28)	0.35(27)	0.46(30)	0.18(21)
5					0.53(27)	0.38(29)	0.65(21)
6						-0.10(25)	0.86(21)
7							-0.23(21)

Примечание: пояснения — в тексте; в скобках — длина рядов, лет

### Сопоставление двух видов

При сравнении многолетних изменений численности травяной и остромордой лягушек на всей обследованной территории заповедника (см. рис. 1) между ними обнаружена слабая положительная и недостоверная корреляция:  $r_s = 0.31$ ,  $p = 0.15$ .

Для более детального анализа динамики численности локальных репродуктивных группировок лягушек мы использовали данные по Чечкину болоту. На контрольном участке болота (№ 4, площадь около 4.2 га), где нерестились оба вида, мы подсчитывали их икру на протяжении 31 года. Количество кладок травяной лягушки на этом нерестилище составляло в среднем 12 %, а остромордой — 68 % в массивах данных, использованных при построении графиков, представленных на рис. 1.

Результаты учёта кладок приведены на рис. 3. На протяжении 1982—2012 гг. основные параметры рядов двух видов сходны. У травяной лягушки средняя многолетняя «численность» составила 520 кладок при минимуме 77 и максимуме 1 542 кладки, у остромордой, соответственно, 470, 60 и 1 195 кладок икры. Соотношение максимума и

минимума у обоих видов оказалось одинаковым и составило очень большую величину: около 20 крат. Однако сами многолетние изменения численности группировок лягушек, нерестящихся на этом болоте, не были синхронными. Значения коэффициента ранговой корреляции ( $r_s$ ) составляли: по 2006 г. — 0.35, по 2011 г. — 0.12 и по 2013 г. — всего лишь 0.07 ( $p = 0.1, 0.5$  и  $0.7$  соответственно).

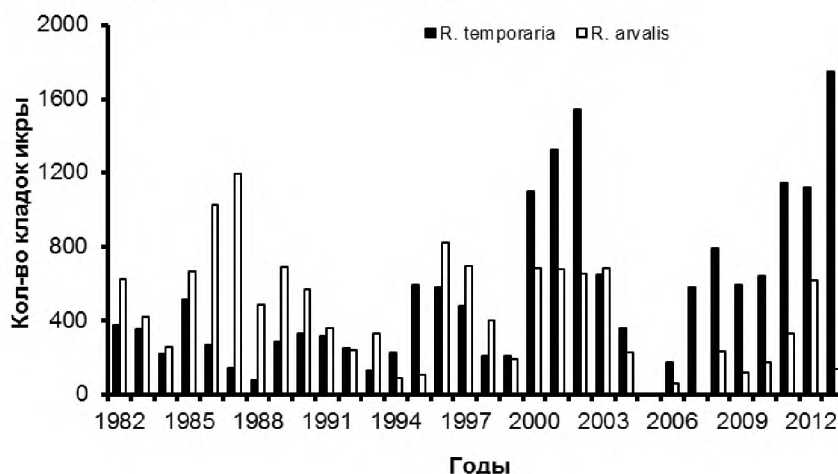


Рис. 3. Соотношение количества кладок икры травяной и остромордой лягушек на контрольном участке Чечкина болота в последовательные годы

Результаты статистического анализа полученных многолетних рядов таковы. Распределение значений ряда «численность травяной лягушки» отличается от нормального ( $\chi^2 = 7.1, p = 0.03, \chi^2_{0.05} = 6.0$ ), т. е. процесс не является случайным. Исследование структуры ряда выявило наличие двух составляющих: неявного тренда и периодичности в 5 лет. В 2005 г. подсчёт кладок икры на Чечкином болоте не проводили. Возник разрыв, после заполнения которого средствами системы MESOSAUR временной ряд увеличился на 9 лет (до 2013 г.) Мы повторили процедуру анализа. Оказалось, что при увеличении ряда до 32 лет процесс остался не стационарным ( $\chi^2 = 8.4, p = 0.015, \chi^2_{0.05} = 6.0$ ), а специальные тесты позволили допустить наличие неслучайных составляющих. Ими оказались положительный экспоненциальный тренд и период в 11 лет. Их совместный вклад в описание общего варьирования значений ряда составил 74 % и модель оказалась статистически высоко значима (для тренда  $p = 0.003$ , для периода  $p = 0.000$ ).

Что же касается крупнейшей из исследованных группировок *R. arvalis*, размножавшейся на этом участке Чечкина болота, то динамика её численности в 1982—2004 гг. представляла собой процесс, в котором не существует никаких колебаний, кроме случайных. «Удлинить» ряд путём заполнения разрывов не представлялось возможным, так как пропущенные 2005 и 2007 гг. расположены близко друг к другу и результаты процедуры могли не дополнить, а исказить реальную картину динамики.

### Динамика популяций в других частях ареалов

Опубликованные примеры многолетней динамики численности популяций рассматриваемых видов в разных частях ареалов показаны на рис. 4. Мы также провели их анализ.

Результаты исследования всех имеющихся в нашем распоряжении рядов приведены в таблице 3. Подобраны модели, значения которых наиболее близки к доверительному интервалу. Достоверность модели (последний столбец) устанавливали исходя из уровня значимости  $p$ , значений  $F$  — критерия, критерия соответствия  $\chi^2$  распределения остатков от модели.

Таблица 3. Некоторые характеристики многолетних рядов по численности травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек

Виды	Район	Число лет	Структура и параметры ряда, описываемые моделью					
			Тренд	Составляющие		<i>p</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	достоверность
				характер	период, лет			
<i>R. temporaria</i>	заповедник «Кивач» <sup>1</sup>	23	—	повторяющиеся	5 и 8	0.06	0.73	н. д.
<i>R. temporaria</i>	модельная популяция <sup>1</sup>	35	—	«белый шум»	—	—	—	д.
<i>R. temporaria</i>	Чечкино болото <sup>1</sup>	32	экспоненциальный +	повторяющаяся	11	T = 0.003; S < 0.001	0.74	д.
<i>R. temporaria</i>	ЗБС <sup>2</sup>	23	??	повторяющаяся	8	0.02	0.44	н. д.
<i>R. temporaria</i>	Южная Швеция <sup>3</sup>	17	линейный -	повторяющаяся	5	T < 0.001; S < 0.001	0.62	д.
<i>R. temporaria</i>	Worblaufen <sup>4</sup>	28	—	повторяющиеся	5 и 11	0.37	0.58	н. д.
<i>R. temporaria</i>	Bermoos <sup>4</sup>	23	—	повторяющиеся	6 и 11	0.75	0.76	н. д.
<i>R. arvalis</i>	заповедник «Кивач» <sup>1</sup>	23	—	«белый шум»	—	—	—	д.
<i>R. arvalis</i>	Чечкино болото <sup>1</sup>	23	—	«белый шум»	—	—	—	д.
<i>R. arvalis</i>	ЗБС <sup>2</sup>	23	экспоненциальный -	повторяющаяся	4	T < 0.001; S < 0.001	0.81	д.
<i>R. arvalis</i>	Южная Швеция <sup>3</sup>	17	линейный +	повторяющаяся	6	T < 0.001; S < 0.001	0.79	д.

Примечания. Источники временных рядов: <sup>1</sup> — наши данные; <sup>2</sup> — Звенигородская биологическая станция МГУ, Ляпков и др., 2006; <sup>3</sup> — Loman, Andersson, 2007;

<sup>4</sup> — Швейцария, Meyer et al., 1998;

?? — процесс не поддается стандартному анализу;

T — уровень значимости модели тренда;

S — уровень значимости периодической компоненты.

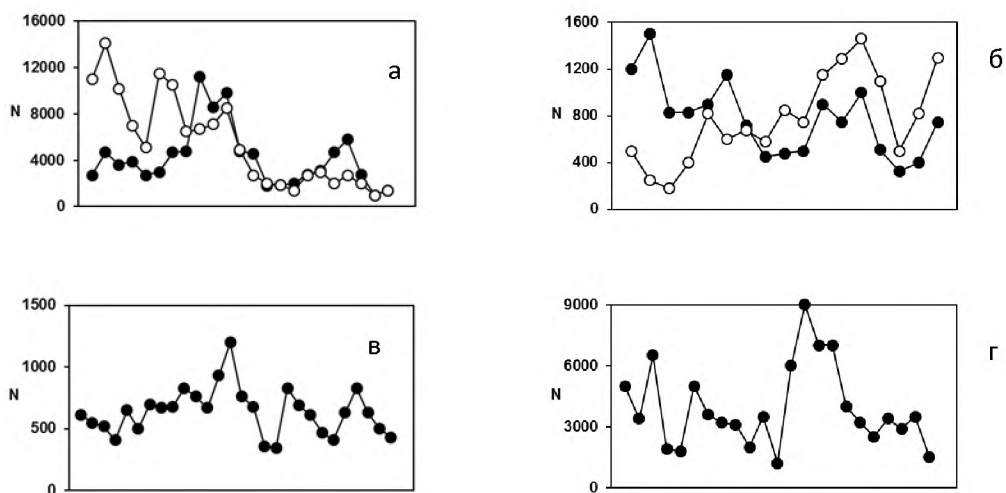


Рис. 4. Примеры многолетних изменений численности размножающихся самок травяной (●) и остромордой (○) лягушек (по оси ординат — количество кладок икры)  
Источники информации:

«а» — Подмосковье, Звенигородская биологическая станция (ЗБС) МГУ (Ляпков и др., 2006);  
«б» — южная Швеция, провинция Skåne (Loman, Andersson, 2007);  
Швейцария, окрестности г. Берн: «в» — Worblaufen, «г» — Bermoos (Myer et al., 1998)

## Обсуждение

Результаты анализа показывают, что динамика численности половозрелой части населения травяной лягушки в заповеднике «Кивач» не подчиняется какой-либо устойчивой закономерности. Наиболее длинный ряд (модельная популяция, см. рис. 2) соответствует процессу, в котором нет никаких составляющих, кроме случайных колебаний. На всей обследованной территории в динамике численности этого вида неявно присутствуют компоненты с периодом в 5 и 8 лет. Межгодовые флуктуации, происходящие в отдельных пространственных группировках, сходны по направленности, но не синхронны в строгом смысле (см. табл. 1). Например, по р. Суне обитает крупное поселение лягушек (№ 3), особей которого объединяют общая зимовка и многочисленные нерестовые водоёмы по берегам. Это, по сути, единая популяция, однако ход численности слагающих её репродуктивных группировок (№ 7, 8 и, отчасти, 5 и 6) не вполне совпадает (см. табл. 1).

Особый интерес представляет динамика группировки травяной лягушки Чечкина болота. Она формируется из особей, зимующих как в толще торфа самого болота, так и в реке Суне, откуда они каждую весну приходят на болото. Река и контрольный участок болота разделены пересечённой местностью с массивом хвойного леса, и расстояние, которое приходится преодолевать лягушкам, составляет не менее 1.3 км (Кутенков, 2009). Эта группировка *R. temporaria*, неопределённую часть которой составляли пришлые животные, испытывала прогрессирующий (экспоненциальный) рост, который сопровождался «волнами» численности с периодом около 11 лет. В реальности (см. рис. 3) это выражалось в нелинейном росте численности с отчётливыми подъёмами в 1989—1992, 2000—2003 и 2011—2013 гг. и следующими друг за другом «пиками», случившимися в 1991, 2002 и 2013 гг. После относительно засушливых летних месяцев 2001 и 2002 гг. рост оборвался, но в последующие годы возобновился. К настоящему времени численность группировки достигла максимума: в 2015 г. на контрольном участке Чечкина болота обнаружили 3 565 кладок икры *R. temporaria*. Это, например, больше, чем в сумме за первые 13 лет наблюдений. Причины столь устойчивого увеличения численности локальной группировки травяной лягушки пока не ясны.

Население остромордой лягушки территории заповедника испытывает незакономерные, случайные флуктуации. Обращает на себя внимание кардинальное отличие ха-



рактера и силы связей динамики численности этого вида в разных частях обследованной территории от того, что наблюдали у травяной лягушки. У изолированных группировок *R. arvalis* эти связи почти хаотичны (сравн. табл. 1 и 2).

Согласованности динамики численности двух видов не прослеживается. Более того, в случае синтопии размножающихся группировок (участок Чечкина болота) по мере увеличения периода наблюдений происходило то, что я бы назвал «прогрессирующей рассинхронизацией».

В Подмосковье (Звенигородская биологическая станция МГУ, ЗБС) репродуктивные станции *R. temporaria* и *R. arvalis* практически полностью разъединены. Если первый вид среди прочих использовал и несколько крупных постоянных водоёмов, то второй нерестился, в основном, в большом заброшенном торфяном карьере (Ляпков, 2001). На графике хода численности травяной лягушки (рис. 4 а) выделяется высокий трёхлетний пик, после которого численность упала до уровня ниже начального. С. М. Ляпков связывает это снижение с определённым антропогенным воздействием и интродукцией рыбы ротана *Percocottus glenii*. Правда, этот хищник стал замечен лишь спустя годы после падения численности популяции *R. temporaria* (Ляпков и др., 2006). Из-за произошедшего «выброса» траектория в целом приобрела довольно сложную форму. Однако если бы этого увеличения численности не случилось, воспроизводимый на основе данного ряда процесс выглядел бы как спокойный «белый шум». Траекторию хода численности остромордой лягушки на ЗБС (см. рис. 4 а) наиболее оптимально описывает модель убывающего экспоненциального тренда с периодической составляющей в 4 года (см. табл. 3). Последовательное снижение примерно с середины ряда автор объясняет прогрессирующим зарастанием карьера древесно-кустарниковой растительностью и заселением водоёма золотым карасём *Carassius auratus*. Сопряжённость изменений численности *R. temporaria* и *R. arvalis* в условиях ЗБС достаточно высока ( $r_s = 0.53$ ,  $p = 0,008$ ). Однако левая часть диаграммы на рис. 4 а неопровержимо свидетельствует, что до всех перечисленных пертурбаций характер флуктуаций популяций двух видов не имел ничего общего.

В южной Швеции (провинция Skåne) травяная лягушка единолично использовала 2/3 обследованных мест икрометания, а остромордая нерестилась либо совместно с травяной, либо (1–2 водоёма) в одиночку (Loman, Andersson, 2007). Среднее многолетнее количество кладок икры оказалось одинаковым — около 780. Многолетние изменения численности двух видов (рис. 4 б) имели характер разнонаправленных линейных трендов с присутствием периодической компоненты 5–6 лет (см. табл. 3). Синхронность, естественно, отсутствовала ( $r_s = -0.11$ ,  $p = 0,67$ ).

В Швейцарии в окрестностях Берна исследованы 3 изолированные популяции *R. temporaria*, расстояние между которыми составляло 6,6 и 11 км. (Meyer et al., 1998). В Worblaufen (в среднем около 640 кладок) лягушки размножались в серии небольших водоёмов в пойме реки. В Вермоос (в среднем 3 920 кладок) и Widi (в среднем около 1 440 кладок) группировки занимали обводнённые низинные болота. Для популяции Widi в ряду данных (25 лет) есть перерывы. Кроме того, после 16-ти лет мониторинга там в результате интродукции размножился карась *Carassius auratus*, что повлекло последующее непрерывное снижение численности группировки лягушек примерно на 20 % в год (Meyer et al., 1998). Этот ряд наблюдений я не анализировал. Тестирование рядов «Worblaufen» и «Вермоос» (рис. 4 в, 4 г) не выявило в них трендов. Значения коэффициентов моделей с двумя квазипериодическими компонентами оказались недостоверными (см. табл. 3). Траектории изменений численности этих двух группировок, расположенных всего в 6 км друг от друга, никак не связаны ( $r_s = 0.004$ ,  $p = 0,98$ ). В то же время численность группировок Вермоос и Widi, разделённых вдвое большим расстоянием, изменялась в похожем ритме ( $r_s = 0.44$ ,  $p = 0,05$ ). И это несмотря на то, что популяция Widi на последней трети периода наблюдений несла большие ежегодные потери

от хищника. Авторы связывают это с практически идентичными условиями репродуктивных стадий двух популяций.

Обобщая результаты анализа всех приведённых многолетних рядов, следует отметить явную несогласованность моделей, описывающих процесс динамики как внутривидовых группировок, так и двух видов в случае их совместного обитания. Из 11 рассмотренных ситуаций (см. табл. 3) семь представляли собой стационарный (неизменный во времени) процесс, в котором преобладали случайные колебания. В остальных случаях имели место направленные изменения, сопровождавшиеся «волнами» численности. Периоды этих волн у разных видов и популяций различны (см. табл. 3), а амплитуды неустойчивы.

Большинство исследователей динамики популяций земноводных придерживается концепции плотностно-зависимой регуляции численности. Существуют два различающихся подхода.

В первом случае используются многолетние ряды данных по численности размножающихся популяций. Процедура анализа сводится к поиску математической функции, связывающей значения предшествующей и последующей численности. Если соответствующие тесты указывают на закономерные (статистически значимые) тенденции возвращения популяции к рассчитанному среднему уровню (Meyer et al., 1998), на колебания вокруг рассчитанной «точки возврата» (Pellet et al., 2006) или на наличие автокорреляции (Salvidio, 2009), то этого достаточно для отнесения данной популяции к категории «регулируемых плотностью» (density regulated). Процесс динамики группировок амфибий проявляет тенденцию возврата к некоторому равновесию после его нарушения (возмущения), т. е. такие популяции, благодаря механизму регуляции, обладают определённой стабильностью во времени.

Другой подход основан на двучленной системе, когда плотностно-зависимая регуляция осуществляется и на личиночной (в водоёмах), и на взрослой (наземные местообитания) стадиях (Wilbur, 1980). Эта схема допускает три сценария популяционной регуляции в зависимости от того, достаточна ли плотность размножающихся особей для «насыщения» личиночных популяций, и достаточны ли плотность и выживаемость личинок для насыщения популяции взрослых особей выходящими сеголетками. При таком подходе необходим анализ демографических процессов. К. Berven (1990), сторонник данной концепции, на протяжении 7 лет исследовал популяции *R. sylvatica*, североамериканского аналога *R. arvalis*. По заключению автора, у короткоживущей и созревающей в 1–2 года *R. sylvatica* вариация численности половозрелых напрямую зависела только от предшествовавшего обилия сеголеток (преметаморфозная выживаемость), а оно, в свою очередь, отрицательно (но не строго) связано с количеством отложенной икры (начальная численность генерации). Кроме того, от плотности личиночной популяции зависело (отрицательно) «качество» сеголеток: размеры при метаморфозе и сроки выхода на сушу. Более крупные и выходящие раньше сеголетки оказываются более жизнеспособными, обеспечивая пополнение (насыщение) популяции взрослых особей.

С. М. Ляпков с коллегами исследовал динамику демографических характеристик симпатрических популяций *R. arvalis* и *R. temporaria*. Он обнаружил, что, во-первых, начальная плотность (количество отложенной икры), как правило, ниже необходимой для снижения предметаморфозной выживаемости. Во-вторых, начальная численность генерации отрицательно влияет на выживаемость, размеры и репродуктивные характеристики самок (Ляпков, Северцов, 1994; Ляпков и др., 2006). Однако реальной связи «плотностно-зависимых» репродуктивных характеристик самок двух видов с наблюдаемыми траекториями движения численности (см. рис. 4 а) не прослеживается.

На мой взгляд, первая концепция целиком строится на основе признания плотностно-зависимой регуляции, нежели служит поиску аргументов, подтверждающих её реальность. По мнению авторов, прямая отрицательная зависимость от плотности «год

назад» вызвана почти исключительно внутривидовой конкуренцией. В то же время одна из соседних популяций может быть «регулируема», другая — нет. Так, по расчётам А. Мейера с соавт. (Meyer et al., 1998), популяция Worblaufen (см. рис. 4 в) проявляет статистически значимую зависимость от плотности, а Bergmoos (см. рис. 4 г) указанной закономерности не подчиняется. Популяции одного вида, живущие в различающихся условиях, демонстрируют порой разные формы многолетней динамики, но не обладание «фиксированными биологическими свойствами» регуляции (Salvidio, 2009, p. 460). Вторая концепция, основным постулатом которой также служит зависимость от плотности, существенно усложняет картину динамики и не объясняет наблюдаемые авторами размах и неустойчивость ритма флуктуаций исследованных популяций.

Погодным факторам как возможным «генераторам» флуктуаций численности земноводных отводится явно второстепенная роль. В ряде случаев они не рассматриваются вообще (Ляпков и др., 2006; Loman, Andersson, 2007). В других — в качестве действующего внешнего фактора выбирали суммы атмосферных осадков. Предполагается, например, что дожди определяют условия нагула: в сухую погоду самки не могут быть активны и нормально кормиться, половые продукты у части самок не формируются и они пропускают следующий сезон размножения или гибнут, не дожив до него. В результате дождливые летние сезоны увеличивают, а сухие — снижают количество пришедших на нерест особей, что сказывается на показателе учёта. Или количество осадков влияет на предметаморфозную выживаемость, увеличивая или снижая поступление особей в популяции взрослых животных. Такое отсроченное влияние осадков то удаётся уловить (Berven, 1990; Pellet et al., 2006), то нет (Meyer et al., 1998; Hartel, 2008). Средние температуры летних и зимних месяцев накануне сезона икрометания на численность размножающихся самок не влияли (Pellet et al., 2006; Hartel, 2008).

Между тем, очевидно, что узкая экологическая ниша, включающая временные водоёмы и прилежащие экотоны, испытывает сильные колебания условий обитания, что, по определению, должно приводить к значительным колебаниям численности земноводных (Кузьмин, 1995). «К настоящему времени можно считать устоявшимся мнение о превалирующей роли абиотических факторов в динамике численности амфибий» (Ищенко, Леденцов, 1987, с. 40). И не вызывает сомнений, что основная причина динамики должна заключаться в воздействии погодных условий на выживаемость на начальных стадиях онтогенеза. Чтобы это воздействие уловить, простой подстановки среднемесячных значений температуры и сумм осадков в модели плотностно-зависимой регуляции недостаточно.

Группировка травяных лягушек, названная в методике «модельной популяцией» (№ 7), была подвергнута многолетнему (1983—2004 гг.) исследованию. Ежегодно подсчитывали количество продуцируемых кладок икры, оценивали успешность метаморфоза, относительное обилие сеголеток перед зимовкой, годовалых и половозрелых особей. Погодные характеристики получены по данным метеостанции заповедника, расположенной в центре территории, занимаемой модельной популяцией. Использованы среднесуточные температуры воздуха, суммы осадков, количество дней с дождями, относительная влажность воздуха, глубина снежного покрова, а также различные комбинированные показатели (испаряемость, водный баланс и др.). Установлено, что в основе механизма, порождающего динамику численности популяции *R. temporaria*, лежит погодный фактор. Прямая зависимость между численностью на предшествующей и последующей стадии онтогенеза, как правило, отсутствует (Кутенков, 1998).

Применение метода множественного регрессионного анализа (Kutenkov, Mosiyash, 2000) позволило количественно оценить силу влияния факторов, порождающих многолетнюю вариацию обилия особей на основных стадиях онтогенеза. Так, обилие завершивших метаморфоз сеголеток на 25.3 % определялось исходным количеством кладок икры и на 63.2 % — внешними условиями. Остальные 11.5 % пришлись на неучтённые факторы (погрешности метода учёта, нелинейные зависимости от факторов, не про-

шедших процедуру отбора). Вариации обилия на стадии «сеголетки перед зимовкой» определялись этими же переменными (обилие на предшествующей стадии и погодные условия) на 36.8 и на 15.9 %. Доля влияния указанных факторов на флуктуации обилия на стадии «годовалые особи» составила соответственно 30.7 и 21.6 %. Численность половозрелых особей накануне сезона размножения определялась погодными условиями нагула и зимовки сеголеток три года назад (время полового созревания) на 58.6 % и обилием годовиков два года назад на 11.6 % (Кутенков, 2009). Погодными условиями (не «начальной численностью генерации», см. выше) на 63.3 % определялся и такой важный показатель, как размеры сеголеток перед их первой зимовкой (Кутенков, Мосяш, 2013). Наконец, количество отложенных кладок икры (используемый в данной работе показатель «численность группировки») практически полностью — на 92.3 % — определялось обилием половозрелых особей перед зимовкой накануне сезона размножения, т. е. погодный фактор на численности взрослых лягушек уже не сказывался.

Понятно, что в различных природно-климатических зонах и вариабельность, и жёсткость, и сила влияния погодных явлений на размер популяции отличаются. Однако их ведущая роль в формировании численности и «качества» новых генераций несомненна.

Подъёмы численности и следующие за ними «отрицательные популяционные тренды» — явление вполне обычное (см., например, Meyer et al., 1998). После того, как в популяцию вольётся успешная генерация, она будет определять уровень численности всей репродуктивной группировки на протяжении двух-трёх лет (Ищенко, Леденцов, 1987; Кутенков, 2009). Особенно эффектен упомянутый «всплеск» популяции *R. temporaria* в Подмоскowie (см. рис. 4 а), когда на протяжении трёх лет подряд численность превышала «фон» примерно в три раза. Кроме того, отдельные поколения оказываются более жизнеспособными, как это показано на остромордой лягушке (Ляпков и др., 2006; Ищенко, 2007). Такие «живучие» становятся «буфером», препятствующим резкому снижению обилия половозрелой части населения при возможном сокращении поступления в популяции очередных поколений.

В естественных репродуктивных водоёмах смертность личинок земноводных обычно составляет не менее 90, а часто и более 99 % от числа отложенных яиц (обзор см. Ищенко, 1989). Так что, сколько бы ни велика была «начальная численность генерации», в условиях засушливого лета её ждёт неминуемый неуспех (Pechmann et al., 1991; Araújo et al., 2006; Кутенков, 2009). Такие «провалы» в поступлении новых поколений обуславливают снижение или депрессии численности популяции.

Таким образом, можно утверждать, что процесс динамики рассматриваемых видов земноводных — это обусловленное погодными факторами варьирование численности и «качества» новых генераций.

Пространственные структуры населения *R. temporaria* и *R. arvalis* существенно различны. Травяные лягушки зимуют в крупных постоянных водоёмах, весной мигрируют к местам нереста, преодолевая порой километры расстояний, затем расходятся, заселяя разнообразие наземные станции. Столь же подвижны и «эвритопны» молодые животные. Население этого вида представляется сплошным. Напротив, население остромордых лягушек на протяжении всего годичного цикла приурочено лишь к определённым болотным станциям. Различны и предпочтения при выборе мест икротетания. Если *R. temporaria* использует для размножения обширный ассортимент потенциальных репродуктивных водоёмов, то *R. arvalis* нерестится в основном по обводнённым открытым участкам тех же болотных массивов (Kutenkov, Panarin, 1995; Кутенков, 2012). Этим обусловлены различия в характере траекторий динамики численности двух видов. У травяной лягушки пространственные группировки разного уровня демонстрируют не вполне синхронный, но взаимосвязанный ход численности. У остромордой — ритм динамики изолированных группировок индивидуален. Сходная ситуация была и в одной уральской популяции *R. arvalis*, наблюдения за которой вели на протяжении 11 лет.

Она включала три крупные (тысячи самок) репродуктивные группировки, расположенные всего в 1.5–2 км друг от друга. Численность двух из них изменялась синхронно ( $r_s = 0.73$ ,  $p = 0,01$ ), а третьей — независимо от них ( $r_s = -0.19$  и  $-0.34$ ,  $p > 0,3$ ) (рассчитано мной по: Ishchenko, 1994).

Многолетний ход динамики численности симпатрических популяций *R. temporaria* и *R. arvalis* не совпадает во всех рассмотренных в этой работе примерах. Это происходит по двум причинам. Во-первых, травяные лягушки, зимующие под водой, практически не подвержены воздействию низких температур в отличие от остромордых лягушек, зимующих «на суше» в толще мха. Отдельные суровые зимы, губительные для части популяции *R. arvalis*, могут повлечь разнотенденцию в динамике численности двух видов (Банников, 1948). Обнаруженное существенное влияние условий ноября (температура воздуха и высота снежного покрова) на успешность зимовки сеголеток травяной лягушки (Кутенков, 2009) определяется тем, что неопределённая их часть остаётся зимовать не под водой, а на суше (обзор см. Ляпков, 1997) или в неглубоких промерзающих водоёмах.

Другим источником различий динамики двух видов оказываются демографические характеристики. *R. arvalis* раньше достигает половой зрелости, живёт меньше. В силу более быстрого созревания и «оборота» флуктуации популяций остромордой лягушки значительно динамичнее и резче, чем у травяной (Ляпков и др., 2006; см. левую часть диаграммы на рис. 4 а). На нашем материале этого не прослеживается. По-видимому, неустойчивость и высокая межгодовая изменчивость местного климата «Кивача» (Скороходова, 2008) существенно нивелируют, видоизменяют естественные различия демографии двух видов.

## Литература

- Банников А.Г., О колебании численности бесхвостых амфибий // Докл. АН СССР. – 1948. Т. 61. № 1. – С. 131–134.
- Ищенко В.Г. Репродуктивная тактика и демография популяций земноводных // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. Итоги науки и техники. Серия зоология позвоночных. – М.: ВИНТИ. – 1989. Т. 17. – С. 5–51.
- Ищенко В.Г. Жизненный репродуктивный успех и структура популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss., 1842). Нетрадиционное решение общей задачи // Соврем. герпетол. – 2007. Т. 7. Вып. 1–2. – С. 76–87.
- 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: УНЦ АН СССР. – 1987. – С. 40–51.
- Кузьмин С.Л. Сокращение численности земноводных и проблема вымирания таксонов // Успехи совр. биол. – 1995. Т. 115. Вып. 2. – С. 141–155.
- Кутенков А.П. Экологические особенности размножения и развития редкого и массового видов лягушек Карелии // Конф. молодых учёных-биологов: «Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера СССР»: Тез. докл. – Петрозаводск. – 1982. – С. 41–42.
- 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. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) на Северо-Западе России. Петрозаводск. – 2009. – 140 с.
- Кутенков А.П. Экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек на севере зоны симпатрии // Междунар. науч.-практ. конф.: «Экология, эволюция и систематика животных»: Матер. конф. – Рязань. – 2012. – С. 291–292.
- Кутенков А.П., Мосияш С.С. Оценка факторов, определяющих размеры тела сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) перед зимовкой // [Электронный ресурс] Принципы экологии. – 2013. № 3. – С. 62–71. Режим доступа: DOI: 10.15393/j1.art.2013.2961.
- 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 антропогенных воздействий? // Вопр. герпетол.: Матер. I съезда герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. – Пушкино-Москва. – 2001. – С. 171–173.

- 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.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. – 2006. Т. 85. № 9. – С. 1128–1142.
- Пузаченко А.Ю., Пузаченко Ю.Г. Анализ многолетних наблюдений на основе данных «Летописи природы»: оценка параметров динамики природных процессов (препринт). – М, 1999. – 76 с.
- Скорородова С.Б. О климате заповедника «Кивач» // Тр. Гос. природ. заповедника «Кивач». – 2008. Вып. 4. – Петрозаводск. – С. 35–40.
- Araújo M.B., Thuiller W., Pearson R.G. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe // Journ. biogeogr. – 2006. V. 33. – P. 1712–1728.
- Beebee T.J.C., Griffiths R.F. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? // Biol. conserv. – 2005. V. 125. – P. 271–285.
- 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.
- Blaustein A.R., Wake D.B. Declining amphibian populations: a global phenomenon? // Trends in ecol. and evolution. – 1990. V. 5. № 7. – P. 203–204.
- Hartel T. Weather conditions, breeding date and population fluctuation in *Rana dalmatina* from central Romania. Herpetol. journ. – 2008. Vol. 18. – P. 40–44.
- Ishchenko V.G. Ecological mechanisms determining stability of color polymorphism in the population of moor frog, *Rana arvalis* Nilss // Rus. journ. of herpetol. – 1994. Vol. 1. № 2. – P. 117–120.
- Kutenkov A.P., Mosiyash S.S. On the dynamics of population of common frog (*Rana temporaria*) in the North-West of Russia // Rus. journ. of herpetol. – 2000. Vol. 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. – Moscow : Pensoft. – 1995. – P. 64–70.
- Loman J., Andersson G. Monitoring brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in 120 south Swedish ponds 1989–2005 // Biol. conserv. – 2007. V. 135. – P. 46–56.
- Meyer A., Schmidt B., Grossenbacher K. Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series // Proc. roy. soc. lond. Ser. B. – 1998. V. 265. – P. 523–528.
- Pechmann J.H. K., Scott D.E., Semlitsch R.D., Caldwell J.P., Vitt L.J., Gibbons J.W. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. // Science. – 1991. Vol. 253. – P. 892–895.
- Pellet J., Schmidt B.R., Fivaz F., Perrin N., Grossenbacher K. Density, climate and varying return points: an analysis of long-term population fluctuations in the threatened European tree frog // Oecologia. – 2006. Vol. 149. – P. 65–71.
- Salvidio S. Detecting amphibian population cycles: the importance of appropriate statistical analyses // Biol. conserv. – 2009. V. 142. – P. 455–461.
- Wilbur H.M. Complex life cycles // Ann. rev. ecol. syst. – 1980. V. 11. – P. 67–93.

## ON THE NUMBER DYNAMICS OF THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA*) AND THE MOOR FROG (*R. ARVALIS*)

A. P. Kutenkov

*State Nature Reserve «Kivach»*

Long time-series of the *Rana temporaria* and the *R. arvalis* were analysed. In «Kivach» state reserve, total number of spawn clumps deposited per year by each species were counted during 1982–2015. Other multianual data sets were obtained through a literature. Analysis was made by means of a formal statistical evaluation of the parameters of population dynamics. In total, eleven time series from different points of geographic ranges were tested. Resulting models of number dynamics are different, but most of them show a random variation of abundance look like stationary process, the so-called «white noise». Number fluctuations of *R. temporaria* were not correlated with those of *R. arvalis* everywhere, and dynamics of local populations of *R. arvalis* not correlated between themselves.

The observed patterns of population fluctuation are a process of variation of the number of new generations' recruitment. In turn, the number of frog recruitment driven by weather conditions, which influence significantly at the larval stage and at the stages of juvenile foraging and their first hibernation.