

УДК 597.828

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ АМФИБИЙ В УСЛОВИЯХ БОЛОТ ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ

© 2007 г. В. И. Николаев

Национальный парк "Завидово", Тверская обл. 171274, Россия

e-mail: Rodionov_DV@gov.ru

Поступила в редакцию 12.04.2006 г.

Показано увеличение численности амфибий по градиенту от верховых сфагновых до низинных болот Тверской обл. Наиболее обильны земноводные на краевых болотных участках, граничащих с лесами. Наиболее устойчивы к изменениям болотных местообитаний бесхвостые земноводные. Понижение рН до 4.7 в болотных водоемах не предотвращает размножения бурых лягушек, но вызывает эмбриональную смертность, более высокую у остромордой (*Rana arvalis*), чем у травяной (*R. temporaria*) лягушки.

Экологические особенности болотных ландшафтов по-разному отражаются на составе и населении земноводных, что особенно контрастно проявляется при антропогенной трансформации болот.

Репродуктивные водоемы лягушек на болотах существенно различаются по гидрологическому режиму и кислотности воды. В средней полосе России травяная и остромордая лягушки часто используют общие болотные нерестилища с высокой кислотностью воды, в которых наблюдается значительный уровень гибели их икры и личинок (Северцов и др., 1998). Цель настоящего исследования – выяснение особенностей распределения и численности земноводных на естественных и трансформированных болотах, а также определение наиболее значимых факторов болотной среды, оказывающих влияние на экологию основных видов этой группы животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1993–2005 гг. исследовали влияние осушительной мелиорации на комплексы земноводных на различных типах болот (Тверской обл.) общей площадью 278 тыс. га. Для оценки влияния сравнивали состояние сообществ этих животных на естественных и трансформированных болотах.

Наиболее подробно обследованы болотные массивы в Конаковском (Чистый мох, Моховое, Вингарь), Калининском (Ламское болото, Васильевский и Оршинский мхи) и Вышневолоцком р-нах (Афимьевское, Волчье и Терелесово-Грядские болота), образующих ряд переходов по степени антропогенной трансформации: от слабоизмененных и модифицированных (мелиорированных) экосистем до участков глубокой деструкции (фрезерные торфозаготовки). На трансформи-

рованных болотах были обследованы мелиоративные каналы: от мелких (картовых) до наиболее глубоких (магистральных), общей протяженностью 120 км, а также торфяные карьеры, находящиеся на различных стадиях зарастания (общей площадью 540 га).

Для определения численности и активности амфибий использовали данные количественных учетов в сочетании с прямыми наблюдениями животных в природе (Динесман, Калецкая, 1952; Чугунов, 1966; Северцов, 1993). Было проведено 34 учета на пробных площадках (400 площадок по 2500 м² каждая) и 80 учетов на 10 трансектах (по 100 м каждый) в период максимальной активности животных. Полученные результаты пересчитывали на 1 га по каждому биотопу. Плотность населения земноводных дается без учета сеголетков.

Особое внимание обращали на использование земноводными болотных водоемов как мест размножения. При этом был обследован весь спектр естественных водоемов, расположенных по градиенту заторфованности территории болотного массива: от края болота к его центральному плато с грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами. Температуру и кислотность воды определяли с помощью портативного рН-метра.

Подсчитывали отложенные за период нереста кладки лягушек. Гибель икры оценивали по соотношению живых и погибших зародышей в каждой кладке (по фрагментам не менее чем в 100 икринок). Индикатором гибели икры служит появление на ней грибка *Saprolegnia*, вегетативные органы которого образуют на поверхности икринок белый налет (Cooke, 1975). Для определения плодовитости самок лягушек просчитывали число икринок в небольшом фрагменте кладки, ко-

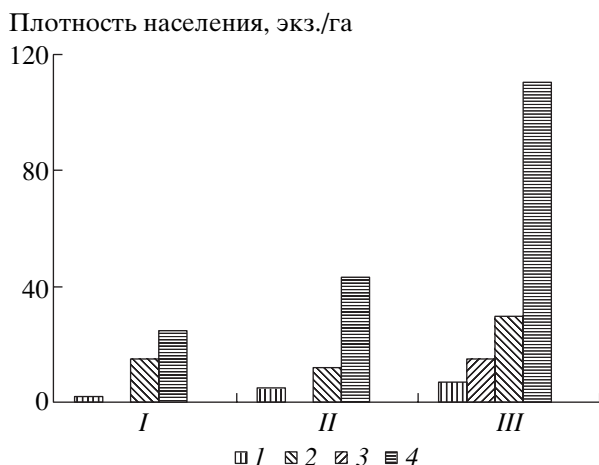


Рис. 1. Население земноводных на различных типах болот: I – верховые болота, II – переходные болота, III – низинные болота (1 – серая жаба, 2 – остромордая лягушка, 3 – зеленая лягушка, 4 – травяная лягушка).

торое умножали на ее общий объем, измеренный при помощи мерного цилиндра (Сурова, Черданцев, 1987).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 11 видов амфибий, обитающих в центральных областях России на болотах, включая их трансформированные варианты, встречено 8 видов: обыкновенный (*Triturus vulgaris* L.) и гребенчатый (*T. cristatus* (Laur.)) тритоны, краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina* (L.)), зеленая (*Bufo viridis* Laur.) и серая (*B. bufo* (L.)) жабы, зеленая (*Rana esculenta* L.), остромордая (*R. arvalis* Nilss.) и травяная (*R. temporaria* L.) лягушки. Информация по лягушкам комплекса *Rana esculenta* собрана, как правило, без учета их видовой принадлежности из-за сложности определения зеленых лягушек в природных условиях.

Население земноводных на различных болотах неодинаково и увеличивается от верховых к низинным торфяникам (рис. 1). Наиболее обычна на всех типах болот травяная лягушка, плотность населения которой на верховых болотах составляет в среднем 30 экз./га. Остромордая лягушка немногочисленна, проникает на болота в основном по наиболее дренированным (с основным ярусом) участкам. Серая жаба также не заходит далеко на эти болота, придерживаясь краевых болотных участков и лесных островов с незаторфованными почвами.

Численность лягушек значительно возрастает на границах биотопов по краям болот. В краевых участках верховых болот с мезо-эвтрофной рас-

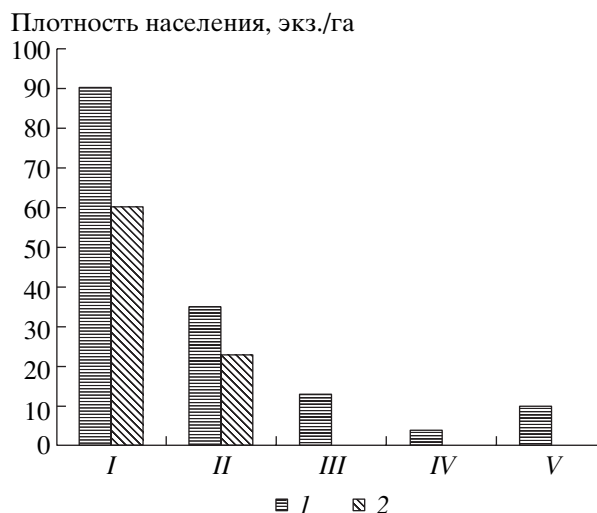


Рис. 2. Распределение земноводных на верховом болоте: I – переходные участки по краям болот, II – сосновые участки, III – открытые участки, IV – грядово-мочажинные участки, V – побережья водоемов (1 – травяная лягушка, 2 – остромордая лягушка).

тительностью (с участием осок, разреженного тростника, березы), занимающих обычно не более 10% площади болотного массива, плотность населения бурых лягушек в 3–5 раз выше, чем в центральных частях болота. В грядово-озерковых комплексах верховых болот земноводные практически отсутствуют, их численность значительно повышается лишь в прибрежных участках крупных болотных озер (рис. 2).

Значительно больше земноводных на болотах низинного типа. Средняя плотность населения травяной лягушки здесь достигает 120 экз./га, а в черноольшанниках 350 экз./га; у остромордой лягушки и серой жабы этот показатель составляет 40 и 10 экз./га, соответственно. Только на низинных болотах встречены обыкновенный и гребенчатый тритоны, зеленые лягушки, а также редкая в регионе зеленая жаба. Встречи последнего вида в основном приурочены к заброшенным пойменным луго-полевым угодьям на месте осушенных низинных болот в юго-западной части Тверской обл. (в бассейне верхнего течения р. Западная Двина).

Распределение лягушек по территории низинных болот становится более равномерным, хотя и в этом случае отмечается их концентрация в краевой полосе, занятой черноольховыми и ивняково-березовыми участками (рис. 3). В определенной мере это связано с тем, что в переходной полосе “болото-лес” имеется постоянная концентрация беспозвоночных, доступная для питания лягушек (Глазов, Леонтьева, 1989).

Ограниченность материалов по земноводным в предшествующие периоды затрудняет объективную оценку масштабов и действитель-

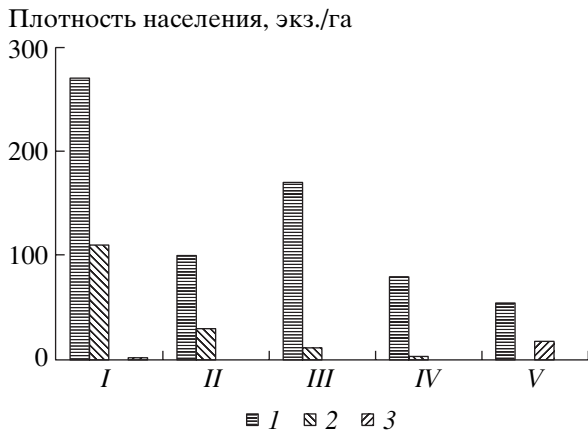


Рис. 3. Распределение земноводных на низинном болоте: I – лесные участки по краям болот, II – кустарниковые (ивняковые) участки, III – тростниковые участки, IV – открытые (осоковые) участки, V – побережья водоемов (1 – травяная лягушка, 2 – остромордая лягушка, 3 – зеленая лягушка).

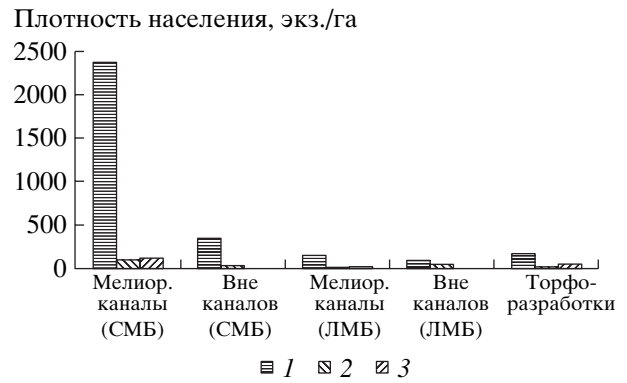


Рис. 4. Распределение земноводных на трансформированных болотах: СМБ – болота, мелиорированные для целей сельского хозяйства; ЛМБ – болота, мелиорированные для целей лесного хозяйства (1 – травяная лягушка, 2 – остромордая лягушка, 3 – зеленая лягушка).

ных причин изменений сообществ в результате долговременного освоения болот. Наиболее глубокие изменения происходили в результате торфоразработок и осушения. В настоящее время эти виды работ практически не проводятся, но во многих областях остались обширные площади частично и полностью преобразованных болот, находящихся на различных стадиях вторичной сукцессии.

Признано, что наиболее устойчивы к изменению местообитаний бесхвостые земноводные, сохраняющие высокую численность даже в значительной мере преобразованных угодьях (Падутов и др., 1981; Пикулик и др., 1987).

На всех типах трансформированных болот отмечается изменение пространственной структуры фауны земноводных. На осушенных болотах земноводные концентрируются вдоль искусственных экотонов, а основными местами обитания становится сеть мелиоративных каналов и торфяных карьеров. Суммарная плотность населения бурых и зеленых лягушек в них выше в 5 и более раз в сравнении с окружающими территориями (рис. 4).

Доля участия бурых лягушек на трансформированных болотах повышается. Осушение болот может способствовать расселению менее требовательной к условиям увлажнения остромордой лягушки, но лимитирующим фактором для нее становится деградация почвенной подстилки, в которой вид зимует, тогда как травяная лягушка способна проводить зиму в водоемах. Довольно многочисленными в мелиоративных каналах становятся зеленые лягушки (22.2–38.8% населения). Здесь же в мае–июне встречается обыкновенный тритон. В оставшихся небольших торфяных водоемах появляется новый вид – краснобрюхая жер-

лянка. Серая жаба редка на всех типах трансформированных болот.

По абсолютным показателям наиболее насыщены земноводными мелиорированные сельскохозяйственные угодья на месте низинных болот, минимальные показатели – на торфоразработках, проводимых фрезерным способом, в результате которого возникают торфяные поля, полностью лишенные исходной растительности.

Обитание амфибий на той или иной территории во многом определяется количеством и качеством репродуктивных водоемов, в первую очередь такими параметрами как площадь, длительность существования и термический режим мелководий (Каратаев и др., 1989; Кутенков и др., 1990 и др.). Особое значение качество водоемов приобретает на болотах, где воспроизводство ограничено специфическими условиями среды.

Сроки пробуждения и появления первых особей лягушек в местах размножения, а также появление первых кладок имеют межгодовые различия и зависят, прежде всего, от погодных условий. Выход травяной лягушки из зимовочных водоемов начинается в первой половине апреля. Период между их выходом с зимовок и появлением первых кладок на болотах непродолжителен и составляет в среднем 5 сут. В это время на наиболее прогреваемых участках скопления самцов образуют “хоры”. Численность травяной лягушки в отдельных водоемах может достигать 100 экз. на 10 м² поверхности воды, скопления остромордой лягушки – на порядок меньше, что отражает общее соотношение численности этих видов.

Средняя дата начала икротетания на болотах Тверской обл. 11 апреля, у остромордой лягушки эти сроки более поздние – 19 апреля. Основная

Распределение кладок бурых лягушек в зависимости от площади болотных водоемов

Водоем	Площадь репродуктивных водоемов, м ²					
	<10	10–50	50–100	100–200	200–300	>300
Низинных болот (n = 111)	1–17 7.5 ± 1.07	6–44 18.6 ± 2.10	15–76 43.5 ± 4.34	56–170 113.9 ± 7.5	67–175 113.1 ± 7.69	76–225 126.2 ± 10.01
Верховых и переходных болот (n = 109)	1–3 1.7 ± 0.26	2–12 4.9 ± 0.75	3–20 10.5 ± 1.03	6–42 16.6 ± 2.18	5–63 16.5 ± 3.06	6–43 18.1 ± 2.60
Торфоразработок (n = 131)	1–14 5.0 ± 0.92	2–23 11.9 ± 1.30	4–25 14.4 ± 1.07	7–70 32.3 ± 3.89	5–70 29.0 ± 3.94	15–80 45.4 ± 4.23

Примечание. Для каждого типа водоема: верхняя строка – min–max, нижняя строка – среднее ± стандартное отклонение.

масса икры откладывается в первые 10 сут. Длительность икрометания прямо пропорциональна числу самок. Икра откладывается на глубине 10–20 см, постепенно разбухая, она всплывает.

Травяные лягушки откладывают икру круглосуточно при температуре воды не ниже +3°C. Остромордая лягушка более теплолюбива и начинает метать икру при температуре воды +10°C (Панченко, 1990). Икра бурых лягушек сохраняет жизнеспособность при кратковременных заморозках, когда водоемы покрываются тонким льдом. По мере прогревания болотных водоемов икрометание усиливается.

В большинстве контрольных водоемов лягушки откладывали икру ежегодно на протяжении ряда лет. По нашим наблюдениям, число собирающихся для размножения лягушек и, следовательно, число кладок увеличиваются с увеличением площади водоема (таблица).

На крупных водоемах (свыше 100 м²) число кладок относительно постоянно, может достигать 100 и более штук, в то время как использование лягушками мелких водоемов носит случайный характер. Для бурых лягушек характерно

диффузное размещение на болотах, когда отдельные репродуктивные водоемы с большим количеством кладок икры разделены значительными пространствами, на которых нерестятся лишь отдельные пары. На верховых и переходных болотах они встречаются в 16.5%, на низинных болотах – в 63.0% обследованных водоемов. В среднем на один репродуктивный водоем на верховых и переходных болотах приходится 11.4 ± 1.65 , на низинных болотах 82.1 ± 5.45 кладок.

Низкий уровень pH в сочетании с выделениями сфагнума, гуминовыми кислотами, ионами Al³⁺ болотных вод является причиной гибели яиц и зародышей бурых лягушек (Cummins, 1986; Andren et al., 1988; Северцов и др., 1998; Сурова, 2002).

Нерестовые водоемы бурых лягушек сильно различаются по химическому составу воды, в частности по уровню кислотности (от 4.6 до 7.1). Значения pH воды от момента откладки икры до вылупления головастиков колеблются незначительно. При этом доля кладок травяной лягушки с погибшей икрой увеличивается по мере понижения pH репродуктивного водоема (рис. 5). Погибшие икринки в отдельных кладках могут достигать 100%. Достоверных различий в размерах кладок лягушек из разных водоемов не обнаружено, и при определении гибели икринок не учитывали размеры этих водоемов. Травяные лягушки избегают лишь наиболее кислых водоемов (pH до 4.7). Обычно это мелкие непроточные водоемы в составе грядово-озерковых и грядово-мочажинных комплексов в центральных частях верховых болотных массивов. Большинство же (около 90%) нерестилищ располагаются в периферийной зоне болот и имеют более высокие значения pH (5.9–6.7).

У остромордой лягушки диапазон кислотности репродуктивных водоемов несколько шире, чем у травяной (рис. 6). Около 13% ее репродуктивных водоемов имеют наиболее кислую воду, но доля погибших кладок у нее в 2.5–3.0 раза выше, чем у травяной лягушки в общих репродуктивных водоемах (Кутенков и др., 1990; наши данные).

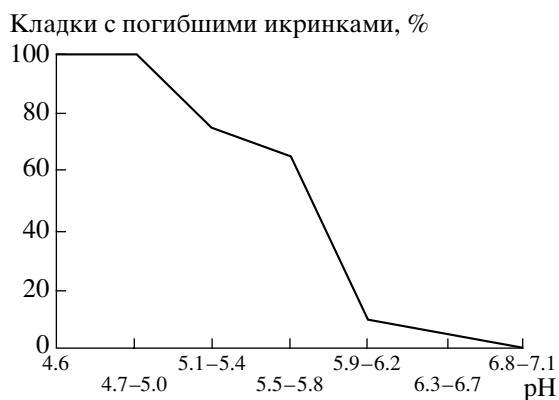


Рис. 5. Доля кладок травяной лягушки с мертвыми икринками (%) в болотных водоемах с различной кислотностью.

Погибшие икринки и зародыши распределялись по кладкам неравномерно. В первую очередь гибнут икринки во внешних слоях кладок, а в скоплениях кладок – в слоях, непосредственно соприкасающихся с кислой водой болотных водоемов. Во внутренних частях кладок могут оставаться живые зародыши, и в дальнейшем из них выходит некоторое число головастиков. Личинки из болотных водоемов с повышенной кислотностью среды менее подвижны, они скапливаются первое время на поверхности погибших оболочек икринок в различных местах кладок. В водоемах с рН, близким к нейтральным значениям, наоборот, гибель икринок максимальна в центральных частях кладок и в центральных и нижних слоях скоплений икры, что связывается с накоплением там продуктов метаболизма и гипоксией (Сурова, Северцов, 1985; Сурова, 2002). Таким образом, крупные кладки и скопления икры защищают зародышей от болотных вод с низким рН, сохраняя жизнеспособность эмбрионов в центральных частях кладок и скоплений.

На осушенных болотах возможности выбора удобного для икрометания водоема ограничены. Бурые лягушки на участках проведения мелиоративных работ для откладывания икры концентрируются не только на осушительных каналах, но и в мелких, сильно прогреваемых и быстро пересыхающих канавах и лужах. Именно в них появляются первые особи и кладки амфибий, но при этом температура воды может быстро становиться летальной для личинок лягушек (30°C).

В основном высыхают репродуктивные водоемы с небольшим количеством кладок (в среднем 15% от числа отложенных), тогда как крупные нерестилища в более глубоких водоемах пересыхают нечасто. Массовые скопления личинок лягушек приурочены к наиболее прогреваемым открытым участкам прибрежной части водоемов, при похолоданиях они перемещаются в более глубоководные части. Активный выбор оптимальных температурных зон позволяет личинкам проходить быстрое развитие на болотах (Pasanen, Koskela, 1974). Некоторая часть личинок, не успевшая пройти метаморфоз в благоприятный период, гибнет с наступлением осенних холодов. Гибель икры лягушек в мелиоративных каналах меньше, чем в мелких водоемах на осушенных болотах, и не превышает 30%.

Завершение развития и начало выхода сеголеток бурых лягушек приходится на начало июля. В это время резко возрастает встречаемость молодых, расселяющихся особей бурых.

В целом, период развития икры и личинок бурых лягушек на болотах охватывает около двух месяцев. Такие сроки возможны благодаря использованию наиболее благоприятных по температурным условиям репродуктивных водоемов и

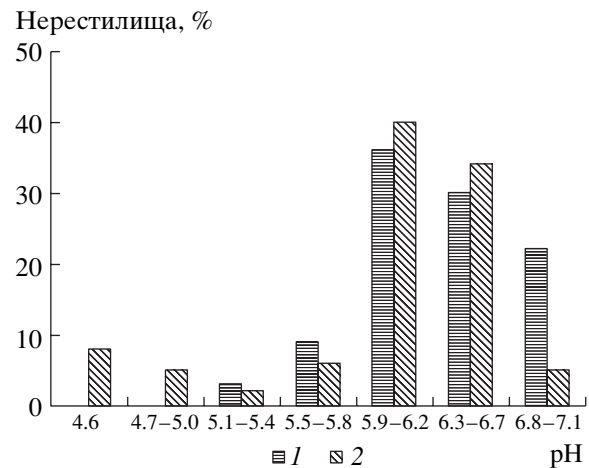


Рис. 6. Распределение нерестилищ (%) бурых лягушек на болотах по степени кислотности воды: 1 – травяная лягушка, $n = 83$; 2 – остромордая лягушка, $n = 37$.

выработке у личинок определенных экологических адаптаций.

ОБСУЖДЕНИЕ

Численность земноводных неравномерна, последовательно увеличиваясь от верховых к низинным болотам. Наибольшие показатели обилия отмечены в краевых болотных участках, граничащих с лесами.

Условия природной среды торфяных болот оказывают глубокое влияние на экологию земноводных, способствуя выработке адаптационных свойств, охватывающих все основные проявления их жизнедеятельности. Структура населения этих животных в основном определяется гидрологическими особенностями болот. В целом, условия обитания амфибий на осушенных болотах более разнородны, что приводит к их резкому территориальному перераспределению, концентрации животных на мелиоративных каналах и торфяных карьерах. Наиболее устойчивы к изменениям болотных местообитаний бесхвостые земноводные. Некоторые из них (особенно травяная лягушка) могут достигать высокой численности и использовать новые местообитания на важных этапах своего жизненного цикла.

В условиях торфяных болот бурые лягушки могут нереститься в водоемах с высокой кислотностью. Химизм воды не является решающим фактором для взрослых особей лягушек, избегающих лишь наиболее кислых водоемов, но при низких значениях рН гибель икры и личинок значительна. Для размножения лягушек сильным лимитирующим фактором на болотах могут быть и резкие колебания температуры воды: от температур, недостаточных для эффективной жизнеде-

ятельности, до летального перегрева личинок в солнечные дни. Высыхание мелких болотных водоемов не вызывает значительной гибели икры и головастиков, поскольку основная их масса сконцентрирована в крупных и достаточно глубоких водоемах.

Сочетание всех факторов, составляющих специфику болотных условий, влияет в итоге на население и биотопическое распределение амфибий. Длительное существование популяций лягушек возможно только при достаточно стабильных гидрологических и микроклиматических условиях в водоемах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глазов М.В., Леонтьева О.А., 1989. Роль животных в функционировании экосистем верховых болот // Животный мир лесов, его использование и охрана. М.: Моск. обл. пед. ин-т. С. 14–29.
- Динесман Л.Г., Калецкая М.Л., 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и география распространения наземных позвоночных. М.: Наука. С. 329–341.
- Каратаев А.Б., Ельшин С.В., Сырин В.Ю., 1989. Изменения видового состава и численности земноводных на вырубках // Тез. Всес. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Уфа. Ч. 3. С. 274–276.
- Кутенков А.П., Панарин А.Е., Шкляревич Ф.Н., 1990. Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова // Наземные позвоночные животные в заповедниках Севера Европейской части РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохота. С. 54–70.
- Падутов Е.Е., Теслюк Л.А., Падутов А.Е., 1981. Распределение и численность земноводных на мелиоративных каналах и окружающих угодьях // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рац. использ. Гомель. С. 33–34.
- Панченко И.М., 1990. Материалы к изучению остромордой лягушки поймы Оки в районе Окского заповедника // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника. М.: ЦНИЛ Главохота. С. 183–197.
- Пикулик М.М., Косов С.В., Дробенков С.М., Летецкий А.А., Хандочий А.В., 1987. Оценка влияния осушительной мелиорации низинных болот на состояние амфибий и рептилий (на примере Белорусского Полесья, верховье рек Ясельды и Нарева). Рук. деп. в ВИНТИ 04.06.87. № 456. В 87. Минск. 31 с.
- Северцов А.С., 1993. О применении маршрутных учетов для оценки численности травяной лягушки // Зоол. журн. Т. 72. № 3. С. 138–143.
- Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С., 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой лягушек (*R. arvalis* Nilss.) // Журн. общей биол. Т. 59. № 3. С. 279–301.
- Сурова Г.С., 2002. Влияние кислой среды на жизнеспособность икры травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 81. № 5. С. 608–616.
- Сурова Г.С., Северцов А.С., 1985. Гибель травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) в раннем онтогенезе и вызывающие ее факторы // Зоол. журн. Т. 64. № 1. С. 61–71.
- Сурова Г.С., Черданцев В.Г., 1987. Эмбриональные морфы в популяциях бурых лягушек: размеры яиц и темпы роста личинок у подмосковных *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Зоол. журн. Т. 66. № 12. С. 1864–1872.
- Чугунов Ю.Д., 1966. О полифазном ритме суточной активности у травяных лягушек // Зоол. журн. Т. 43. № 11. С. 1692–1697.
- Andren C., Henrikson L., Olson M., Nilson G., 1988. Effect of pH and aluminium on embryonic and early larval stages of Swedish brown frogs *Rana arvalis*, *R. temporaria* and *R. dalmatina* // *Holarct. Ecol.* V. 11. P. 127–135.
- Cooke A.S., 1975. Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability // *Brit. J. Herpetol.* V. 5. № 5. P. 505–509.
- Cummins C.P., 1986. Effects of aluminium and low pH on growth and development in *Rana temporaria* tadpoles // *Oecologia.* V. 69. № 2. P. 248–252.
- Pasanen S., Koskela P., 1974. Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog *Rana temporaria* L. in northern Finland // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 47. № 2. P. 635–654.

SOME ECOLOGICAL FEATURES OF AMPHIBIANS IN BOGS OF THE UPPER VOLGA RIVER BASIN

V. I. Nikolaev

National Park "Zavidovo", Tver oblast 171274, Russia
e-mail: Rodionov_DV@gov.ru

Specific features of population and biotopic distribution of 8 species of amphibians in peat bogs of Tver oblast were studied. A network of drainage canals and peat carriers became a main habitat of amphibians in the transformed bogs. The level of water acidity was shown to affect the success of reproduction in the common frog, *Rana temporaria*, and the moor frog, *R. moor*. At the same time, water acidity was not a decisive limiting factor for adult individuals of frogs, but it might be a cause of significant egg mortality. The egg mortality was assessed by the percentage of dead eggs just before hatching. The large size of clutches and their aggregations promoted the survival of embryos in their central parts. Temperature of water determined the intensity of frog reproduction at its initial stages.