

ГОРОДИЛОВА  
Светлана Николаевна

**ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗЕМНОВОДНЫХ  
(АМФИБИЯ) ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

Специальность 03.00.16 – экология

**Автореферат**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Улан-Удэ – 2010

Работа выполнена в Красноярском государственном педагогическом университете им. В.П. Астафьева

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор  
Баранов Александр Алексеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор  
Плешанов Андрей Сергеевич

кандидат биологических наук,  
Щепина Наталья Алексеевна


Ведущая организация: Дальневосточный государственный гуманитарный университет

Защита состоится «22 апреля» 2010 г. в 12 часов на заседании диссертационного совета Д 212.022.03 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук в Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а. Биолого-географический факультет, конференц-зал  
Факс(3012)210588; e-mail: [d21202203@mail.ru](mailto:d21202203@mail.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Бурятского государственного университета

Автореферат разослан «20» марта 2010г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Н.А. Шорноева

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Актуальность эколого-фаунистического изучения земноводных в условиях Средней Сибири определяется крайней скудностью сведений о распространении, биологии и экологии данной группы в регионе. Имеющиеся отрывочные сведения не систематизированы. Несмотря на то что амфибии представляют большой научно-теоретический интерес знания о них все еще весьма ограничены. Они заслуживают внимания, прежде всего потому, что занимают особое место в истории развития наземных позвоночных животных, являясь первыми наиболее примитивными обитателями суши. Помимо этого, актуальность исследования обусловлена еще и тем, что три вида амфибий (обыкновенный тритон, зеленая жаба и сибирская лягушка) включены в Красную книгу Красноярского края (2000, 2004 гг.).

Основные причины малоизученности данной группы животных – обширность и труднодоступность многих участков территории, а также отсутствие специалистов – батрахологов. Исследования, отвечающие современному уровню, проведены лишь на юге Сибири – в Алтайском заповеднике (Яковлев, 1985; Северо-Восточный Алтай..., 2009). Помимо этого, спорадичные сведения по распространению и численности фоновых видов земноводных имеются по южной тайге и в подтаежной зоне на территории Средней Сибири (Бурский, 1977; Миллер, 2003; Савченко, 2001). В последнее десятилетие появилось несколько публикаций по амфибиям Хакасии, но сведения фрагментарны и разрознены (Дроздова, 1997; Девяткин, 2004; Устинович, 2003, 2004; Быков, 2004, 2005; Ахонен, 2004, 2006, 2007; Ожиганова, 2008; Годанова, 2008; Толмашова, 2008, 2009).

На современном этапе крайне важным является изучение пространственной дифференциации видов, экологических основ устойчивости популяций в динамических условиях среды. Также важны оценка количественной и качественной перестройки в сообществах земноводных, влияние абиотических факторов на фенологию размножения, определение степени воздействия на популяции антропогенных факторов. Именно эти вопросы являются предметом исследования данной диссертационной работы.

**Цель** – изучение видового состава, населения, пространственно-биотопического размещения и экологии земноводных (*AMPHIBIA*) лесостепи Средней Сибири.

### **Задачи:**

1. Выявить видовой состав батрахофауны лесостепи Средней Сибири.
2. Изучить пространственно-биотопическое размещение земноводных на территории региона.
3. Изучить население земноводных на разных ключевых участках.
4. Выявить специфику фенологии и биологии размножения амфибий лесостепи Средней Сибири.
5. Изучить спектры питания земноводных на разных ключевых участках лесостепи.
6. Изучить морфо-физиологические и экологические параметры близкородственных видов рода *Rana* в условиях симбиотопии.
7. Выявить экологические предпочтения земноводных в условиях совместного обитания.

### **Защищаемые положения:**

1. Низкий уровень видового разнообразия земноводных определяется историческими и физико-географическими причинами региона.
2. Межвидовая конкуренция земноводных в условиях симбиотопии снижается за счет различий в фенологии репродуктивных циклов и смены микробиотопов на разных стадиях развития.

**Научная новизна.** Данная диссертация является первой комплексной работой по земноводным Средней Сибири. Проведена инвентаризация батрахофауны лесостепи Средней Сибири. Выявлена региональная специфика территориального размещения отдельных видов животных. Впервые на территории Средней Сибири обнаружена и прослежена динамика изменения северо-восточной границы ареалов озерной лягушки и обыкновенного тритона. Изучены биотопическое распределение, численность и ее динамика, характер суточной активности, размножение и развитие, а также морфо-физиологические параметры близкородственных видов земноводных рода *Rana* в зоне симпатрии. Впервые изучены особенности питания остромордой, сибирской, озерной лягушек и серой жабы в лесостепи Средней Сибири.

**Практическое значение.** Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии в рамках приоритетного научного направления «Закономерности территориального размещения и экологии животных южной части Средней Сибири (код по ГРНТИ 34.33.02)», относящегося к двенадцати ведущим направлениям КГПУ им. В.П. Астафьева. Значительная часть исследований выполнена по проектам внутривузовских грантов: «Изучение территориального размещения и экологии земноводных и птиц южной части Средней Сибири» (№ 34-04-1/ФП), «Изучение территориального размещения, численности, питания и морфологических показателей земноводных и птиц на территории юга Средней Сибири» (№ 36-05-1/ФП; № 57-06-1/ФП) «Исследование территориальных и биоценотических связей организмов наземных экосистем Средней Сибири и Центральной Азии» (№ 18-07-01/ НШ; 06-08-1/НШ) и «Пространственно-временная динамика биоразнообразия Алтай-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения» (№ 01-09-1/ НШ).

Материалы диссертации применяются в лекционно-практических курсах по зоологии, экологии, биогеографии для студентов биологической специальности и для повышения квалификации учителей Красноярского края в рамках реализации национально-регионального компонента образовательных стандартов. Некоторые результаты исследований вошли в учебное пособие «Полевые работы по зоологии позвоночных», а также легли в основу подготовки видового очерка по сибирской лягушке для Красной книги объединенного Красноярского края.

**Апробация работы и публикации.** Основные положения диссертации доложены на международных конференциях «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2002, 2003, 2004, 2007, 2008, 2009 гг.), «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006), Всероссийской конференции «Сибирская зоологическая» (Новосибирск, 2004), Всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН и 70-летию образования Красноярского края «Структурно-функциональная организация и динамика лесов» (Красноярск, 2004), а также на международной конференции «Актуальные вопросы изучения и охраны амфибий и рептилий Северной Евразии» (Казань, 2009).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 15 работ, из которых одна статья в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 192 страницах и состоит из введения, 5 глав, выводов, иллюстрирована 22 таблицами, 48 рисунками. Список использованной литературы включает 214 источников, из них 13 на иностранных языках.

**Благодарности.** Особую благодарность выражаю своему научному руководителю д.б.н., профессору А.А. Баранову за многочисленные ценные советы, поддержку, понимание и критические замечания во время всей моей научной деятельности.

При организации полевых исследований и обработке материала автору оказана помощь рядом преподавателей кафедры зоологии и экологии КГПУ им. В.П. Астафьева, в том числе доцентами: Е.И. Елсуковой, В.И. Мельниковой, О.И. Накрохиной, И.К. Гавриловым, Е.В. Екимовым, В.В. Виноградовым, К.К. Ворониной, ст. преподавателями: Е.Ю. Екимовой, О.Н. Мельник, аспирантам А.С. Блинецовым, Л.В. Юносовой, а также заведующим отделом ТСО В.В. Воинковым. Помимо этого, в ходе сбора первоначальных материалов в полевых условиях оказали значительную помощь студенты факультета естествознания КГПУ им. В.П. Астафьева М.И. Плешакова (ныне ассистент каф. ИТОиМ и аспирант каф. ботаники КГПУ), Л.Н. Чибиряк (ныне аспирант каф. биологии с экологией и курсом фармакогнозии, КрасГМУ), М.Г. Неверова.

## **Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСОБЕННОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

### **1.1. Общая характеристика природных условий лесостепи**

Лесостепь Средней Сибири – это природная зона, характеризующаяся чередованием участков леса, степи и лугов, которая представляет собой острова, протянувшиеся относительно широкой полосой с запада на восток (от 89° до 96° 40' в.д.; 50–56° с.ш.). На юге она ограничена горными системами Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау. Северная, крайняя западная и восточная границы не имеют орографических рубежей. Характерной чертой этого пространства является ландшафтная мозаичность, которая определяется разнообразным сочетанием условий при контакте с таежной и пустынно-степной зонами. Рельеф холмисто-увалистый, за счет чего формируется большое количество водно-болотных угодий. В климатическом режиме хорошо прослеживается увеличение континентальности и засушливости в восточном направлении (Средняя Сибирь, 1964). В условиях лесостепи Средней Сибири амфибии приурочены к интразональным участкам, которые распространены фрагментарно и расположены в крупных межгорных котловинах: Чулымо-Енисейской, Абакано-Минусинской, Канско-Рыбинской. В них выделяют Канскую, Красноярскую, Ачинскую, Назаровскую, Июсо-Ширинскую и Минусинскую лесостепи, которые разделены между собой невысокими залесенными поднятиями Кемчугского нагорья и Южно-Енисейского кряжа (Антипова, 2004). Общая площадь островных лесостепей составляет 27,5 тыс. км<sup>2</sup>. В сырых и избыточно увлажненных местообитаниях узких долин рек распространены заболоченные березовые, березово-еловые и еловые долинные леса (Антипова, 2006). Все это создает благоприятные условия для обитания амфибий.

## 1.2. Особенности среды обитания земноводных на различных участках лесосеппи

Амфибии в лесостепях Средней Сибири приурочены к интразональным условиям, где формируется особый микроклимат, благоприятный для жизнедеятельности обитающих здесь земноводных и различных групп беспозвоночных животных, являющихся кормовой базой амфибий.

**Канская лесостепь** характеризуется западно-бугристым микрорельефом. Во впадинах между буграми более высокая влажность, способствующая формированию небольших водоёмов, которые при недостатке осадков высыхают, а после обильных дождей вновь наполняются водой. В других впадинах формируются небольшие участки древесно-кустарниковой растительности – колки (Жуков, 2006). На данных участках на заболоченных лугах, в поймах рек формируются локальные популяции амфибий на период размножения. На этой территории обследован искусственный пруд в районе д. Мокруша, который сформировался в результате строительства дамбы на реке Алежинка. Его площадь 4,5 км<sup>2</sup>, берега открыты, западный берег заболочен, кочкарники до 1 м в высоту.

В **Красноярской лесостепи** преобладает глубоко расчлененный холмисто-увалистый рельеф. Поймы малых рек покрыты темнохвойными елово-пихтовыми лесами. Вдоль русел тянутся полосы осоковых лугов, которые нередко чередуются с ивняками или березняками, иногда встречаются осоковые болота (Черепнин, 1956). На низких надпойменных террасах развиты остепненные, солонцеватые или солончаковатые луга. Болотистые луга занимают примерно 5% территории поймы (Нокономов, 1959). Небольшие острова в пойме Енисея поросли ивняком, тополем черным и лавролистным. Данные условия благоприятны для менее прихотливых видов амфибий: сибирского углозуба, серой жабы и остромордой лягушки.

**Ачинская лесостепь** относительно увлажнена. На данной территории формируется большое количество заболоченных участков, стариц крупных и малых рек, которые заселены четырьмя видами амфибий (*Triturus vulgaris*, *Rana arvalis*, *R. amurensis* и *R. ridibunda*).

В **Назаровской лесостепи** расположена Верхнечулымская озерная система, в которой размещается более 20 озер общей площадью 180 км<sup>2</sup> (Большое, Малое, Круглое, Белое и др.). Имеются водохранилища и пруды. Климат характеризуется умеренно теплым летом, с июня по август выпадает до 80 % осадков, что благоприятно для таких амфибий как: сибирский углозуб, серая жаба, остромордая и озерная лягушки).

Гидрографическая сеть **Июсо-Ширинской лесостепи** представлена низовьями рек Белый и Черный Июс и небольшим отрезком верхнего течения р. Чулым. На данном участке около 500 озер (Фыркал, Черное, Ошколь) с общей площадью водной поверхности более 10 га (Черепнин, 1956; Состояние окружающей среды..., 2009). Болота встречаются по долинам рек и нагорных плато. В целом заболоченность территории менее 1%, лишь в бассейнах рек Матур и Уйбат (левые притоки Абакана) – 2–4 %, суммарная площадь болот – 321,34 км<sup>2</sup> (Состояние окружающей среды..., 2009). В данной лесостепи обитают следующие виды амфибий: серая жаба, остромордая и озерная лягушки.

**Минусинская лесостепь** тянется узкой лентой и зажата между распаханными степями и тайгой (Реймерс, 1966). Характеризуется относительно высокой влажностью, что приводит к формированию большого количества

переувлажненных участков и отражается на плотности популяций обитающих здесь амфибий.

## **Глава 2. ГЕОГРАФИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ АВТОРА. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ**

Эколого-фаунистические исследования, результаты которых составляют содержание настоящей работы, проводились на территории лесостепи Средней Сибири в период с 2003 по 2009 гг.

### **2.1. География районов исследования**

Проведение стационарных работ, в результате которых собрана большая часть материала, осуществлялось в весенне-летний период. Охват территории – междуречье Белого и Черного Июсов, пограничная зона Июсской лесостепи и предгорных лесов хребта Кузнецкого Алатау (Июсо-Ширинская лесостепь); пойма р. Курыш и его притоков (Канская лесостепь); пойма рек Береш и Урюп (Назаровская лесостепь), а также северо-западная часть Восточного Саяна в пойме р. Казыр (Минусинская лесостепь) (рис. 1).

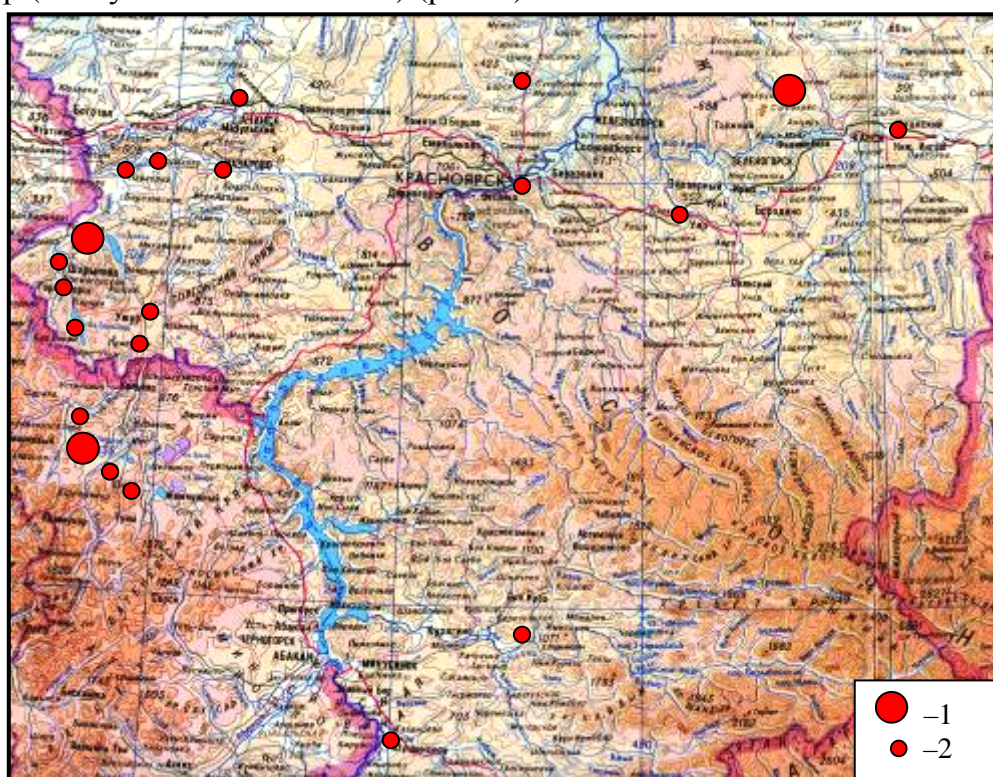


Рис. 1. Стационарные и маршрутные исследования автора на территории лесостепи Средней Сибири (2003–2009): 1 – места стационаров; 2– места кратковременных работ

В Чулымо-Енисейской котловине предприняты следующие маршрутные ходы: по рр. Чулым и его притокам: р. Большой Улуй, Улуйка, Серез, Акатка, Береш, Урюп, Базыр, Черный и Белый Июс. А также были обследованы окрестности внутренних водоемов Чулымо-Енисейской и Абакано-Минусинской котловин. На местах остановок осуществлялись разовые кратковременные наблюдения (2 – 3 дня). Протяженность маршрутов составила 1740 км, было освоено 44 стоянки, которые выбирались в ходе рекогносцировочных экскурсий.

### **2.2. Материалы и методы изучения земноводных**

Во время стационарных работ выявлялся видовой состав земноводных, их биотопическое размещение, а также оценивалась сезонная и погодная

изменчивость численности и плотности популяции амфибий лесостепи Средней Сибири. Выявлялись первые встречи земноводных после зимовки, их миграции к нерестовым водоемам, сроки икрометания, брачное поведение, распределение по биотопам после завершения репродуктивного периода, появление личинок и сеголеток, их развитие, уход амфибий на зимовку, а также изучение питания амфибий на разных ключевых участках.

В задачу кратковременных работ входило: выявление видового разнообразия, уточнение сведений об ареале, биотопическом распределении и некоторых аспектах биологии *Amphibia*.

Сбор и камеральная обработка материала проводились общепринятыми методиками полевых исследований земноводных (Новиков, 1949; Банников, 1977; Гаранин, Даревский, 1987; Гаранин, 1989; Таращук, 1989; Писанец, 1989; Щербак, 1989; Измерение и мониторинг ..., 2003).

Идентификация видов батрахофауны осуществлялась по морфологическим признакам при помощи определителей (Банников, 1977; Боркин, 1998; Кузьмин, 1999). При исследовании амфибий ( $n = 455$ ) использованы общепринятые промеры морфологических признаков (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; Ищенко, 1978; Щербак, 1979) с некоторыми дополнениями (Таращук, 1989; Писанец, 1989; Ноздрачев, Поляков, 1994; Писанец, 2007).

Для оценки обилия наземных животных использовали метод трансектов (длина учетной полосы 100 м – 1 км и ширина 2 – 8 м) в водную и сухопутную фазы активности, которые располагались в разных биотопах (Новиков, 1949; Измерение и мониторинг..., 2003). В период размножения различных видов амфибий проводился подсчет кладок в отдельных нерестилищах, определялись количество и структура водоемов, используемых для нереста (Басарукин, 1975; Ищенко, 1982). При расчете «одна кладка» – «одна самка» оценивалась численность размножающихся самок (Терентьев, 1948). При изучении суточной цикличности жизнедеятельности популяции использован метод регистрации встреченных особей на постоянном маршруте каждые два часа (Терентьев, 1938). Данные исследования повторяли в течение сезона неоднократно, т.к. активность животных меняется в разные периоды жизнедеятельности (Щербак, 1966). Для оценки численности популяции отловленных особей метили путем отрезания одной фаланги четвертого пальца задней ноги.

В период размножения и развития земноводных обследовано 72 водоема. Определен характер их происхождения (постоянный или временный), тип, площадь, дно водной и прибрежной растительности, наличие хищников. Кроме этого, отслеживалась динамика температуры в воде и на суше. Для этого ежедневно измерялась температура воды в 9 и 22 часа (на поверхности водоема, на уровне кладок, на дне), атмосферы (каждые два часа).

Длительность периода размножения учитывали по вокализации особей в местах нереста (для *Rana arvalis*); продолжительность икрометания определяли по появлению первых и последних кладок; окончание эмбриогенеза – по выходу первых личинок, а личиночное развитие – по метаморфозировавшим сеголеткам.

Для определения плодовитости ( $F$ ) самок лягушек (число яиц в кладке) осуществлен поштучный подсчет икринок в комках. При этом учитывали форму кладки, характер соединения икринок в комках между собой, для хвостатых – измеряли длину и ширину мешка, а также количество витков. Диаметр яиц ( $D$  при  $n = 10$ , где  $n$  – количество промеренных икринок с каждой кладки) измеряли под



бинокляром с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,01 мм на стадии развития икры от нулевой до поздней гаструлы. Известно, что диаметр икринок начинает увеличиваться со стадии ранней бластулы (Кабардина, 2004). У части особей ( $n = 62$ ), отловленных до нереста, осуществлен поштучный подсчет икры из яичников в чашке Петри при помощи препаровальных игл.

Развитие животных прослеживалось от свежих кладок, помещенных в садки ( $n_{\min.} = 10$ ;  $n_{\max} = 27$ , где  $n$  – изученное количество комков икры) (Измерение и мониторинг..., 2003). Перед началом работы в садок (емкость размером не менее  $0,25 \text{ м}^2$ , изготовленная нами из не тонущего материала (полиуретановые кольца), к которому пришивалась мелкаячеистая москитная сеть) помещают одну свежую кладку, в которой предварительно подсчитывают количество икринок, и дальше ведут наблюдение за ее развитием. После выклева личинок подсчитывают количество особей и погибшей икры. Отмечались сроки выклева головастика и их созревание. Затем на разных этапах развития осуществлялся морфометрический анализ головастика ( $n_{\min.} = 10$ ) ( $L + L.cd$  – общая длина;  $L$  – длина тела;  $L.cd$  – длина хвоста) и определялись стадии их развития. Контрольной группой служили свободно живущие личинки из естественных водоемов.

Стадии развития бесхвостых амфибий определялись по таблицам нормального развития *Rana temporaria* (Дабагян, Слепцова, 1975). При анализе данных по росту и развитию использована классификация личиночного периода (Etkin, 1964). Таким образом, было обработано 227 головастика (81 остромордой, 53 сибирской и 93 озерной лягушек).

У *Rana ridibunda* проводили анализ фенотипа, где были использованы 4 типа рисунка спины (Боркин, Тихенко, 1979). 1. *Striata* (s) – полосатость, т.е. наличие на спине светлой дорсомедиальной полосы; 2. *Maculata* (m) – пятнистость – наличие крупных, от 2 до 3 мм в диаметре, пятен; 3. *Punctata* (p) – крапчатость, т.е. присутствие на спине у обследованных особей мелких точек; 4. *Burnsi* (B) – полное отсутствие пятнистости и крапчатости на верхней части туловища.

Отлов животных ( $n = 388$ ) с целью изучения питания и снятия морфометрических параметров (массы животного, желудка и его содержимого) проводился по общепринятым методикам (Новиков, 1949; Измерение и мониторинг..., 2003). Взвешивание животных осуществлялось на электронных весах с разрешающими возможностями от 0,1 до 500 г. Таксономическая идентификация пищевых объектов проведена по соответствующим определителям (часть кормов определена до вида) (Мамаев, Медведев, Правдин, 1976; Мамаев, 1972; Хейсин, 1951; Павловский, Лепнева, 1948; Патрушева, 1982; Шалапенко, Запольская, 1988; Определитель..., 1975; Определитель..., 1977).

Коэффициент наполняемости желудка определялся по Красавцеву (1935) (Терентьев, 1950; Кузьмин, 1992):  $J = m \times 100 / M - m$  (в %), где  $M$  – масса животного;  $m$  – вес содержимого его желудка.

Была определена степень общности пищевых компонентов в разных биогеоценозах и районах исследования на основе показателей коэффициентов Чекановского-Сьеренсена (Песенко, 1982):

$K_s = 2a / 2a + b + c$ , где  $a$  – число общих видов;  $b$  – число видов, присутствующих в первой выборке;  $c$  – во второй.

Определение интегральных показателей белкового и углеводного обменов, гемоглобина может быть информативным в отношении адаптаций земноводных к различным условиям окружающей среды в разные периоды их жизни.

Определение гемоглобина в крови амфибий осуществлялось гемиглобинцианидным методом с набором реактивов «Клини Тест-ГемЦ» (НПУ «Эко-Сервис» СПб).

Альбумин в плазме крови определяли по интенсивности окраски с бромкрезоловым зеленым фотоколорметрически, используя набор реагентов Агат (ООО Агат-Мед).

Глюкозу определяли глюкозооксидазным методом с набором реагентов «Глюкоза-ФКД» (ООО «Фармацевтика и клиническая диагностика»).

Для оценки филогенетической близости использовали сравнительный анализ подвижности белков плазмы крови (Laemmly, 1970).

Статистические оценки осуществляли в соответствии с общепринятыми рекомендациями (Лакин, 1990).

### **Глава 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ, ПРОСТРАНСТВЕННО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И НАСЕЛЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РЕГИОНА**

#### **3.1 Видовой состав и пространственно-биотопическое размещение земноводных**

Батрахофауна лесостепной части Средней Сибири относительно небогата, насчитывает четыре вида бесхвостых земноводных (18,2 % от фауны России) и два – хвостатых (40 %, соответственно). Систематика и номенклатура амфибий приведены по С.Л. Кузьмину (Кузьмин, 1999; Кузьмин, Семенов, 2006). Состав батрахофауны является смешанным и включает элементы двух фаунистических комплексов: европейские виды (обыкновенный тритон, серая жаба, остромордая и озёрная лягушки); сибирские виды (сибирский углозуб, сибирская лягушка) (Ананьева, 1998; Лазарева, 2001).

Для лесостепи Средней Сибири следует отметить бедность видового состава батрахофауны в сравнении с Европейской частью России (13 видов) и Дальним Востоком (9). Основными причинами этого являются: 1) приподнятый рельеф (в отличие от Западной Сибири и Дальнего Востока, на территории Средней Сибири равнины приподняты над уровнем моря более чем на 500 м); 2) резко-континентальный климат (характеризуется резкими сменами температуры по сезонам и сухостью воздуха); 3) ряд последовательно сменяющихся оледенений наложил определенный отпечаток на формирование батрахофауны Средней Сибири. Все это привело к сокращению биоразнообразия за счет разрывов и вытеснения некоторых видов с территории Центральной Сибири.

В послеледниковый период происходили существенные изменения состояния условий обитания амфибий, связанные с глобальным изменением климата и антропогенной трансформацией ландшафтов. Некоторые виды оказались очень чувствительны к происходящим процессам, что отразилось, прежде всего, в динамике границ их ареалов. Они начали интенсивно расселяться, что определенным образом сказалось на формировании своеобразных сообществ и состоянии биоразнообразия земноводных лесостепной зоны Средней Сибири. Таким образом, через образовавшуюся брешь в Енисейском зоогеографическом барьере некоторые виды стали быстро распространяться как к востоку, так и к северу по измененным человеком ландшафтам – *Triturus vulgaris*, *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *Rana ridibunda* и с востока на запад – *Salamandrella keyserlingii*, *Rana amurensis*.

**Сибирский углозуб** – *Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870*. Обладает самым обширным ареалом (12,2 млн. км<sup>2</sup>) (Сибирский углозуб, 1994; Куранова, 1998). На территории Средней Сибири расположен центр ареала данного вида, где он также формирует локальные группировки. В пределах исследуемого региона данный вид был обнаружен в Канской, Красноярской, Назаровской и Минусинской лесостепях, где предпочитают населять затененные лесистые или кустарниковые участки, однако особи этого вида могут встречаться и на открытых местностях (рис. 2). Обитают в смешанных лиственно-хвойных, березовых, темнохвойных лесах, ивово-березовых колках. Вертикальный предел распространения до 2250 м над ур. моря. Главное условие обитания – близость водоемов, пригодных для размножения, от которых углозубы удаляются обычно не далее чем на 500–600 м (Щепина, 2009).

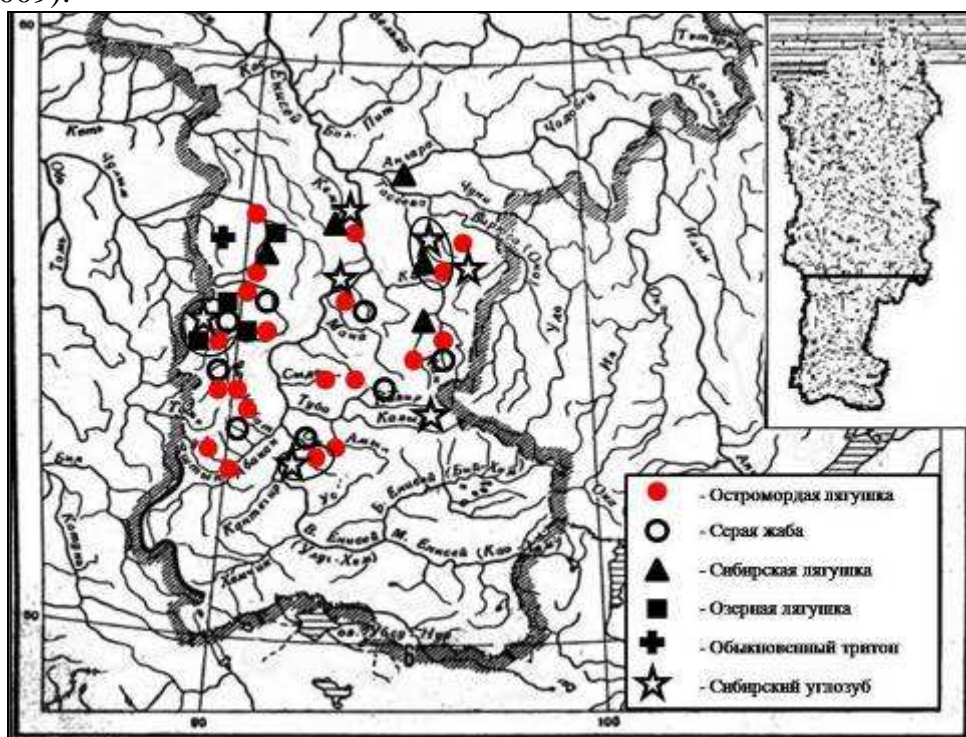


Рис. 2. Размещение земноводных по территории лесостепи Средней Сибири, 2003–2009 гг. (данные автора)

**Обыкновенный тритон** – *Lissotriton vulgaris Linnaeus, 1758*. Имеет обширный ареал в пределах бореальных лесов Евразии. Для данного вида наблюдается тенденция к расширению восточной границы ареала, так, в начале XX века она доходила в Западной Сибири до Алтайских гор (Никольский, 1902), а к концу века достигает границ Средней Сибири, Абаканского хребта (Гаранин, 1983). В 2006 г. *Lissotriton vulgaris* был обнаружен на территории Средней Сибири в заболоченной подтайге (темнохвойные елово-пихтово-осиновые крупнотравные леса), район д. Двинки, на границе с Томской областью (см. рис. 2). Распространяется данный вид по речным долинам, однако в Алтайском и Красноярском краях, а также в Кемеровской области распространение ограничено Алтайской горной системой и Кузнецким Алатау (Skorinov, 2008).

**Серая (обыкновенная) жаба** – *Bufo bufo Linnaeus, 1758*. На территории Средней Сибири расположен ее юго-восточный ареал. Обнаружена в Канской, Красноярской, Назаровской, Июсо-Ширинской и Минусинской лесостепях (см. рис. 2). Распространена в черневой и светлохвойной тайге, в островных лесостепях подтаежной зоны, а также в северных и южных лесостепях Средней Сибири.

Предпочитает увлажненные интразональные биотопы (поймы крупных и малых рек, кочкарниковые болота, заболоченные и сенокосные луга; искусственные пруды). На территории Июсо-Ширинской и Минусинской котловин вертикальный предел распространения *Bufo bufo* 700–1500 м над уровнем моря.

**Остромордая лягушка – *Rana arvalis Nilsson, 1842.*** Ареал вида довольно обширный. На территории Средней Сибири он составляет восточную часть. Северная граница ареала остромордой лягушки в регионе доходит до плато Путорана, южная – северо-восточной границы заповедника «АЗАС» (Республики Тыва) (Молокова, 2003; Крюков, 2003). В лесостепи данный вид был обнаружен на всех ключевых участках, где заселяет все благоприятные для жизни биотопы (старицы, заливные и заболоченные луга, низинные болота, искусственные озера, пойменные леса, временные водоемы) (см. рис. 2). Вертикальный предел распространения до 1500 м над уровнем моря (среднее течение р. Базыбай, правый приток р. Казыр, центральная часть хребта Крыжина (Саяны)) (Городилова, 2008).

**Сибирская лягушка – *Rana amurensis Boulenger, 1886.*** Сибирско-дальневосточный вид. В России обитает на территории Сибири и Дальнего Востока (Банников, 1971; Ананьева, 1998).

В лесостепи Средней Сибири данный вид обнаружен в Канской, Красноярской и Ачинской лесостепях (см. рис. 2), где локальные популяции *Rana amurensis* держатся по поймам мелких рек (Алежинка, Курыш), у крупных открытых водоемов, местами с сильно заросшими берегами гидро- и гигрофитными растениями (рогоз, камыш, хвощ, осока), однако была обнаружена популяция этого вида в старице р. Чулым со 100 % покрытием водного зеркала гидрофитами и с сильно заросшими берегами как травянистой, так и кустарниковой растительностью (ива, смородина, сведина), о чем отмечают другие авторы (Кривошеев, 1966; Шкатулова, 1974; Кузьмин, 1986;).

**Озёрная лягушка – *Rana ridibunda Pallas, 1771.*** Озерная лягушка имеет среднеевропейское происхождение (Равкин, Лукьянов, 1976; Равкин, 2002). Восточная граница ареала данного вида увеличивается за счет её интродукции с других территорий с последующей акклиматизацией (Яковлев, Малков, 1985; Kuranova, 1995; Иванова, Пастухова, 1995; Кузьмин, 1999; Куранова, 2001; Устинович, 2003). Источниками ее экспансии служат рыбоводные хозяйства, медицинские и биологические учреждения, использующие этот вид в своих экспериментах. Распространение озерной лягушки на северо-восток стало возможным благодаря производственной деятельности человека и связанным с ней повсеместным наличием термальных аномалий антропогенного происхождения (Средний Урал, Якутск, Алтай, Сибирь) (Вершинин, 2007).

На территории лесостепи Средней Сибири первые данные о находке вида-вселенца отмечены в 2003 г. в Июсо-Ширинской лесостепи на оз. Подгорное. В 2005 году *R. ridibunda* обнаружена в Ачинской и Назаровской лесостепях (см. рис. 2), где использует довольно широкий спектр биотопов: населяет различные проточные и сточные воды – от мелких луж до крупных рек и водохранилищ. Предпочитает открытые, хорошо прогреваемые места с богатой травянистой растительностью. Она толерантна к высоким концентрациям растворенных в воде солей (встречается даже в водоемах с соленостью 0,9–8,3 ‰) (Ананьева, 1998; Кузьмин, 1999). Помимо этого, *Rana ridibunda* наиболее устойчива к загрязнению среды (Вершинин, 2007).

### 3.2. Население амфибий на различных ключевых участках лесостепи

В настоящее время общая картина распределения амфибий на ключевых участках отличается смешением группировок различного экологического характера на относительно небольшом пространстве, что отражается на численности и плотности популяций разных видов.

Плотность популяции сибирского углозуба на разных ключевых участках варьирует. Так, в Минусинской лесостепи (450,5 ос/га) отмечена максимальная плотность этого вида, а в Канской минимальная – 4,3 ос/га, где данный вид предпочитает искусственные карьеры и неглубокие водоемы, расположенные в низинах и питающиеся за счет осадков.

Обыкновенный тритон был обнаружен в темнохвойном елово-пихтово-осиновом крупнотравном лесу, где плотность популяции составила 3,3 ос/га.

Остромордая лягушка является экологически пластичным и эвриотным видом. Она была обнаружена на всех ключевых участках, где плотность ее популяции варьирует от 69,2 до 457,8 ос/га (рис. 3).

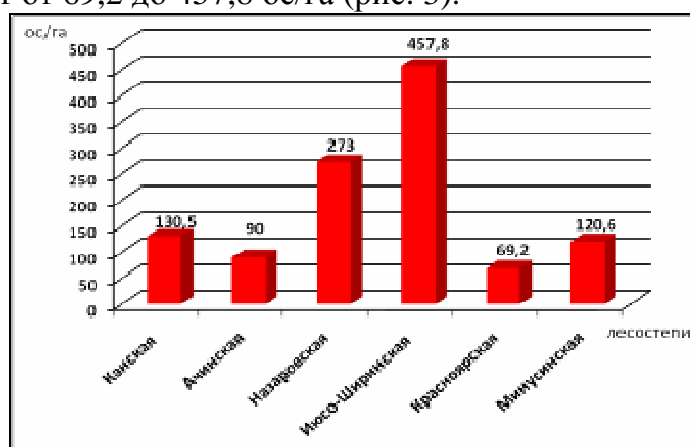


Рис. 3. Средняя величина плотности популяций *Rana arvalis* в разных лесостепях Средней Сибири (2003–2009 гг.)

Сибирская лягушка распространена на территории лесостепи Средней Сибири спорадично. Средняя плотность в Канской лесостепи составила 314,1 ос/га; в Красноярской – 10 и Ачинской – 15,8 ос/га. На Дальнем Востоке плотность этого вида может достигать 12270 экз/га (Кузьмин, 1999).

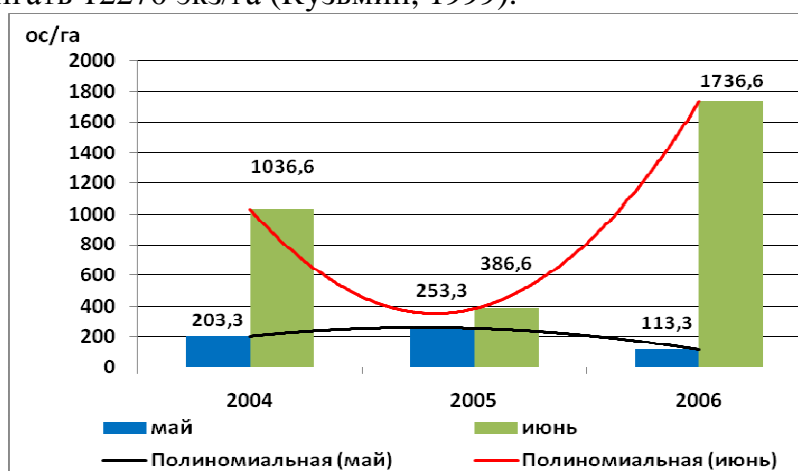


Рис. 4. Многолетняя динамика (2004–2006 гг.) численности сибирской лягушки, *Rana aturensis*, на искусственном пруду р. Алежинка, Канская лесостепь: ad – май; sad и ad – июнь месяц.

В Канской лесостепи прослежена многолетняя динамика (2004–2006 гг.) плотности популяции сибирской лягушки. В 2005 году наблюдался небольшой подъем размножающихся особей по сравнению с 2004 и 2006 г. (рис. 4). Однако в июне месяце (2005 г) наблюдается значительное снижение особей. Это связано с низкой выживаемостью в 2005 г. ювенильных животных (28,5 %). Именно они испытывают наибольшее воздействие погодных факторов. По-видимому, это связано с тем, что зима 2004–2005 гг. была довольно суровая, а весна – затяжная, с резкими перепадами температур. Это и определяет закономерные флуктуации численности амфибий.

Озерная лягушка на территории лесостепи Средней Сибири отмечена относительно недавно и находится в состоянии распространения. Численность и плотность ее сильно варьирует и зависит от физиологического состояния популяции, т.е. способна ли она к репродукции. Так, в Ачинской лесостепи плотность популяции составляет 10 ос/га; Назаровской – 1530, а в Июсо-Ширинской – 69,9 ос/га.

Индекс плотности обыкновенной жабы в пойме р. Казыр (островная лесостепь) составил 158 ос/га, в Назаровской лесостепи – в среднем 43,3 ос/га (в старице р. Береш (окрестности д. Старое Дубинино) относится – 6,6 ос/га; пойма р. Базыр – 100 ос/га; заболоченный берег оз. Коммунальное (окрестности д. Павловка) – 53,3 ос/га; заболоченный берег оз. Малое (д. Парная) – 13,3 ос/га)), в Июсо-Ширинской лесостепи (горнолесной пояс Кузнецкого Алатау в районе д. Половинка) – 16,6, в Красноярской – 26,6 ос/га.

Видовое разнообразие населения амфибий на разных участках лесостепи варьирует от 3 до 4 видов: так, в Канской, Июсо-Ширинской и Минусинской их количество составляет 3 (42,8 %), а в Ачинской, Назаровской, Красноярской – 4 (57,2 %).

При этом общая плотность населения амфибий лесостепи составляет 3828,4 ос/га при среднем показателе – 1027 ос/га. Максимальная плотность отмечена для Назаровской лесостепи (467 ос/га) и Минусинской (243 ос/га) (рис. 5). Данные участки представляют собой понижения, отличающиеся развитой речной сетью почти повсеместно, в которых формируется особый микроклимат, оптимальный для земноводных.

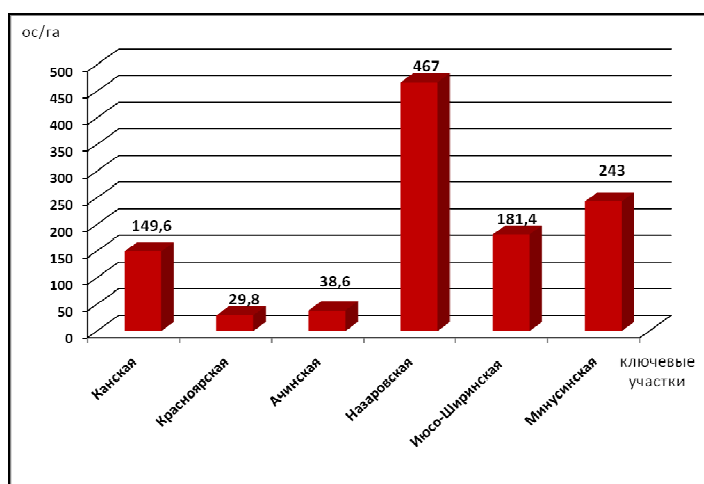


Рис. 5. Плотность населения амфибий на разных ключевых участках лесостепи Средней Сибири (2003–2009 гг.)

В Красноярской лесостепи самая минимальная плотность населения, по-видимому, связана с тем, что данная территория является предгорной,

высокоподнятой (270–600 м над у.м.) наклонной равниной, в которой засушливый период приходится на время размножения обитающих здесь амфибий.

## Глава 4 НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ЗЕМНОВОДНЫХ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

### 4.1. Фенология и биология репродуктивного периода земноводных в условиях лесостепи

Сравнительная фенология и биология репродуктивного периода земноводных прослежена на четырех видах: сибирском углозубе, остромордой, сибирской и озерной лягушках.

Амфибии выходят из анабиоза в третьей декаде апреля – начале мая при повышении дневной температуры атмосферы свыше 8° С и воды – 6° С.

После пробуждения земноводные, зимующие на суше, перемещаются к нерестовым водоемам. В отличие от бесхвостых амфибий у хвостатых первые особи обоих полов приходят в водоемы одновременно, а через 2–5 суток после основной группы самцов подходят самки (Берман, 1983). Сроки размножения могут быть как сжатыми, так и растянутыми, в зависимости от количества размножающихся особей. Для сибирского углозуба период икрометания продолжается от 4 до 24 суток (в среднем 13), у сибирской лягушки он длится от 18 до 21 (19), остромордой – 16–27 (21) и озерной – 29 суток.

Плодовитость амфибий – один из важнейших показателей их репродуктивных особенностей и состояния популяции (Булахов, 1976). Она, в пределах лесостепи Средней Сибири, варьирует в широких пределах (табл. 1). Минимальное количество икринок в кладке характерно для сибирского углозуба, а максимальное – для озерной лягушки, средняя плодовитость которой в 2,2 раза превышает таковую у сибирской и в 2 раза – остромордой лягушек.

Таблица 1

Плодовитость некоторых видов амфибий в различных биотопах лесостепи Средней Сибири

Районы исследования	<i>Salamandrela keyserlingii</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana amurensis</i>	<i>Rana ridibunda</i>
Июсо-Ширинская лесостепь, 2003-2004 гг.	–	n – 54 * 102–3464 (1844 ± 20,1)	–	–
Канская лесостепь, 2005-2006 гг.	n – 4 86–179 (147 ± 6,1)	n – 20 806–1973 (1305±16,9)	n – 23 515–2486 (1381±17,8)	–
Назаровская лесостепь, 2007-2009 гг.	n – 36 127–271 (200 ± 0,4)	n – 33 454–2812 (1461 ± 22,2)	–	n – 36 1071–4727 (3044 ± 12,1)
Минусинская лесостепь, (2004-2006 гг.	n – 20 102–185 (139 ± 1,4)	n – 20 608–2305 (1504 ± 28,1)	–	–

\* n - количество кладок; крайние значения; средняя ± ошибка средней

Период эмбрионального развития (с первой и до последней кладки) разных видов в среднем варьирует, так, для сибирского углозуба и озерной лягушки

данный период составляет 36-38 дней, а сибирской и остромордой – 29– 30 дней. При этом развитие одной кладки длится от 6 до 22 суток. Формирование эмбрионов напрямую зависит от температуры воды, причем чем она ниже, тем дольше происходит развитие одной кладки и тем выше будет отход икринок в эмбриогенезе.

Доля вылупившихся личинок у бесхвостых амфибий примерно одинакова (остромордая лягушка – 71,3 %, сибирская – 74,4, озерная – 78,2 %), что связано с определенным температурным оптимумом, необходимым для развития (14–18° С). Для сибирского углозуба данный показатель составляет 91,6 %, вероятно, это связано с широким пределом толерантности этого вида.

Для всех исследуемых видов постэмбриональный период на территории лесостепи Средней Сибири примерно одинаков – 55 – 58 суток и проходит при температурах атмосферы и воды от 17 до 21° С.

В анабиоз амфибии лесостепи Средней Сибири впадают в конце сентября – начале октября.

#### **4.2. Кормовые объекты бесхвостых амфибий на разных ключевых участках.**

Амфибии являются связующим звеном трофических цепей суши и пресноводных водоемов, играя важную роль в переносе вещества и энергии между экосистемами разных биоциклов, что определяет их специфическую роль (Гаранин, 1976; Вершинин, 2007).

Разные по длине тела и массе животные потребляют различное количество пищи, что важно для нормального функционирования биогеоценоза.

Средняя масса животных (г) составила: для остромордой лягушки –  $15,8 \pm 0,4$  (min 5,1–max 31,1) при средних размерах тела (мм)  $L = 51,5 \pm 0,5$  (42 – 63,2); сибирской – 19,5 (min 10,2–max 31,6), при  $L = 58,2$  (45,7–71,8 мм); озерной –  $53,1 \pm 2,1$  (min 19,5–max 89,4),  $L = 79,6 \pm 1,2$  (43,4–95,5); обыкновенной жабы –  $106,7 \pm 1,9$  (min 70,9–max 134,2),  $L = 81,7 \pm 1,2$  (70,9–99,2). Масса содержимого желудков (г) для каждого вида равна в среднем: *R. arvalis*:  $0,6 \pm 0,1$  (min 0,1–max 3,1); *R. amurensis*  $0,8 \pm 0,2$  (min 0,1–max 5,7); *R. ridibunda*:  $1,2 \pm 0,04$  (min 0,2–max 4,9); *B. bufo*:  $5,8 \pm 0,1$  (min 2–max 9,3). У этих четырех видов отношение массы содержимого желудка к массе тела равно в среднем: 3,8 %; 4,1%; 2,3 %; 5,4 %.

В питании амфибий рода *Rana* встречаются представители семейств жесткокрылые и двукрылые, однако озерная лягушка, кроме основного состава беспозвоночных животных, использует личинок хвостатых (0,4 %) и бесхвостых (0,3 %) амфибий. Обыкновенная жаба, в отличие от других представителей амфибий лесостепи Средней Сибири, отдает предпочтение перепончатокрылым (70,5 %, где из 814 объектов этого отряда 626 принадлежит к сем. муравьев настоящих и 181 – муравьям-мирмикам) и жесткокрылым (25 %). Также только в пищевых пробах серой жабы обнаружены представители отрядов уховертки (0,1 %) и двупарноногие (0,1 %).

Степень общности видов насекомых в пробах на основе показателей коэффициента Чекановского-Сьеренсена составляет:  $K_s = 0,15$  %. Общими для всех видов амфибий являются: определенные до ранга отряда – пауки; прямокрылые (сем. саранчовые настоящие); равнокрылые; полужесткокрылые; жесткокрылые (8 семейств: жужелицы; плавунцы; жуки пластинчатоусые; хищники; шелкуны; божьи коровки; усачи; долгоносики); чешуекрылые (2 семейства: пяденицы; совки); перепончатокрылые (сем. муравьи настоящие); двукрылые и моллюски



класса брюхоногие (род прудовик). Амфибии являются полифагами (Стишковская, 1988; Куранова, 1998; Вершинин, 2007), и состав их пищи зависит от обилия и доступности жертв в конкретном биотопе.

## **Глава 5. СОВМЕСТНОЕ СУЩЕСТВОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ АМФИБИЙ ПРИ СИМПАТРИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ В УСЛОВИЯХ СИМБИОТОПИИ**

Совместное обитание амфибий, в разные жизненные периоды, на исследуемой территории изучено в старице р. Бересь Назаровской лесостепи и на искусственном пруду р. Алежинка Канской лесостепи, где совместно обитают сибирский углозуб, обыкновенная жаба, остромордая, сибирская и озерная лягушки.

### **5.1. Экологические предпочтения земноводных в условиях симбиотопии на территории Назаровской лесостепи**

В этих условиях индекс плотности населения амфибий составил 104 ос/га, из них остромордой лягушки – 16,67 ос/га, озерной – 20,83 ос/га, серой жабы 6,6–ос/га, а сибирского углозуба – 60 ос/га.

Комплекс условий и механизмы репродуктивной изоляции обеспечивают совместное существование этих амфибий в одном биотопе. Обитание в условиях симбиотопии проявляется прежде всего в фенологических различиях: первыми в конце апреля пробуждаются сибирские углозубы при среднесуточной температуре воды 6,3°C. Затем из анабиоза выходят и приступает к размножению остромордые лягушки при  $t_{в}$ –9,2°C, а озерные, соответственно, 17°C.

При этом для каждого вида наблюдается смещение максимальной суточной активности, что уменьшает межвидовую конкуренцию. Так, в мае у этих видов выделяются два пика активности. У остромордой лягушки он приходится на утро (8–10) и ночное время (24–3), а озерной – с 12 до 15 и с 22 до 02 часов ночи. В июне же *R. arvalis* многочисленна в вечернее и ночное время (20–2), а пик активности озерной смещается на светлое время суток (13–16). Суточная активность зависит от ряда факторов: этапа жизненного цикла, наличия кормовой базы, увлажненности, температурного режима, а также наличия хищников. Повышение активности сибирского углозуба зафиксировано с 24 до 2 ч ночи. При этом отмечены высокая влажность, густой туман и относительно высокие температуры (свыше 20°C).

Сибирский углозуб приступает к икрометанию 20–22 апреля при средней  $t_{атм}$  13°C и  $t_{в}$  15°C. Через 8–9 дней начинается размножение у остромордой лягушки при средних температурах атмосферы и воды 14–15°C, а через 12–13 суток после начала данного периода у *R. arvalis* – озерная лягушка, при 13–15°C. Кроме того, у *R. ridibunda* в 2008 г отмечен повторный икромет с 14 по 23 июня. При вскрытии самок ооциты гистологически находились на пятой стадии зрелости (Жукова, 1976). Самцы образуют брачные хоры, продолжительность их песни сильно варьирует (от 1,5 до 90 мин. с интервалом: 2–183 мин.). Продолжительность периода икрометания длится 20 – 29 дней.

Для каждого из этих видов амфибий выявлены предпочтения нерестовых участков: так сибирский углозуб предпочитает среднюю зону водоема, где глубина достигает до 80 – 100 см и много водной растительности (осока, рогоз), к которой прикрепляется икра поштучно или группой из 2–8 кладок. Она состоит из двух икранных мешков и имеет несколько витков (2–4). Форма мешка закрепляется в

момент контакта теки с водой и гидратации икры (Куранова, 1998). Возраст кладок в скоплениях примерно одинаков.

Остромордые лягушки для нереста выбирают мелководье, а озерные предпочитают центральную зону водоема на поверхности которой много водной растительности (водоросли и ряска). Кроме того *R. ridibunda* может размножаться и по берегам рек в месте их меандрирования (р. Береш).

Период эмбрионального развития остромордой лягушки 28 суток, при температурных оптимумах атмосферы и воды 14–15°C. Для сибирского углозуба и озерной лягушки, соответственно: 36 и 38 дней, при t 14–16°C.

Продолжительность вылупления головастиков, с первой до последней кладки, *R. arvalis* составляет 22 дня, при средних температурах атмосферы 12°C воды – 14°C, *R. ridibunda*: 26; при t 15–17°C, а *S. keyserlingii* соответственно: 29, 14–15°C. У бесхвостых амфибий процесс вылупления эмбрионов одной кладки длится 2 – 3 суток. В это время головастики кучно держатся на поверхности икринной оболочки. А у хвостатых – личинки полностью оставляют икринный шнур в течение 4–6 суток.

Период постэмбрионального развития этих видов примерно одинаков: у остромордой лягушки длится 57 суток при температуре воды 18,4°C, для озерной и углозуба, соответственно: 55, 20,3°C; 56, 17,2°C. Выживаемость головастиков на ранних стадиях развития в среднем составляет: остромордая – 83,4 %; озерная – 28,3 %; сибирский углозуб – 51,7 %. Наименьшая эмбриональная элиминация характерна для остромордой лягушки (18,6 %), а наибольшая – для озерной (71,7). На отход личинок на ранней стадии постэмбрионального периода влияет ряд факторов: 1) температурные колебания в весенне-летний период воздуха от 2-х до 26°C и воды 3–24°C; 2) наличия хищников в водоеме – до 16 ос/м<sup>2</sup> (личинки плавунцов, стрекоз, водолюбы, гладыши, взрослые особи озерных лягушек); 3) характера и обилия водной растительности (ряска до 28 см в глубину, на 21 июня температура в ряске 31°C, а под ней 20,5°C); 4) сезонного колебания уровня воды в водоеме; 5) обилия кормовой базы в период роста и развития; 6) антропогенного фактора (затаптывание икры крупным рогатым скотом, регулярные посещения водоема местным населением; 7) pH среды (среда за счет деятельности сероводородных бактерий становится кислой, образуя заморы головастиков).

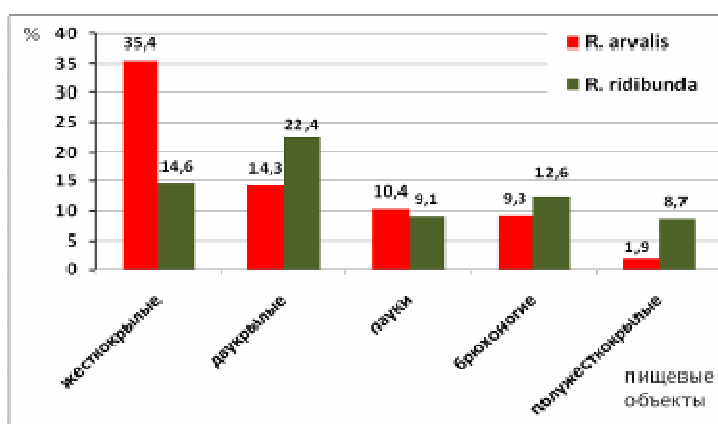


Рис. 6. Преобладающие беспозвоночные животные в питании амфибий Назаровской лесостепи, старица р. Береш

В питании амфибий преобладающей жизненной стадией кормовых объектов являются взрослые беспозвоночные животные (остромордой лягушки 85,8 %, озерной – 92 %), так как в природе они занимают доминирующее положение.

Помимо этого, в желудках были обнаружены растительные остатки (47,2 – 58,6 %), которые попали с основной пищей.

В период кормности амфибии массово потребляют многочисленных беспозвоночных животных (рис. 6). В питании *R. arvalis* так же был обнаружен представитель отряда разноногих (0,1 %). Помимо этого, в желудках озерной лягушки были обнаружены личинки хвостатых (0,4 %) и бесхвостых (0,3 %) амфибий, а также представители отрядов: стрекозы (8,1 %), ручейники (6 %) ногохвостки (0,5 %) и веснянки (0,5 %).

В условиях симбиотопического существования для амфибий Назаровской лесостепи свойственны: 1) разделение нерестовых зон (остромордая лягушка откладывает икру ближе к береговой линии на глубине от 15 до 48 см; озерная нерестится ближе к середине водоема, где прикрепляет икряной шнур к плавучим водорослям; сибирский углозуб занимает промежуточное положение, икряные мешки прикрепляются к растительности как на поверхности водоема, так и на глубине до 80 см); 2) кормовые предпочтения (в питании остромордой лягушки преобладают жесткокрылые; у озерной – двукрылые; у серой жабы – перепончатокрылые), что приводит к смещению периода суточной активности исследуемых видов амфибий и различной продолжительности фенологических стадий.

## 5.2. Морфологические характеристики некоторых видов амфибий в условиях совместного обитания

Сибирский углозуб – сравнительно крупное хвостатое земноводное (L – 55 мм) с массивным вальковатым телом, по бокам которого имеется 13 – 14 поперечных бороздок и веслообразным мускулистым хвостом (L.cd – 44,9 мм). Максимальная длина тела в Томской области составляет 107,1–126,3 мм (Куранова, 1998). Для сибирского углозуба лесостепи Средней Сибири индекс: L/L.cd = 1,2 (для самок – 1,2; самцов – 1,2); L.c/Lt.c = 1,1 (для самок – 1,2; самцов – 1,09).

Серая жаба – крупная бесхвостая амфибия (L – 81,7 мм) коричневой или зеленовато-бурой окраски. Кожа сухая, покрыта мелкими или крупными бородавками. Брюхо светлое, часто в темно-коричневых пятнах. На обратной стороне 2-го и 3-го сочленений четвертого пальца парные сочленовные бугорки. Индексы: L/T = 2,5 (для самок – 2,5; самцов – 2,4); F/T = 1,03 (для самок – 1,08; самцов – 0,9); T/C.int = 7,08 (для самок – 6,8; самцов – 7,1); L/ F+T = 1,2 (для самок – 1,2; самцов – 1,2).

Несмотря на обширный ареал, остромордая лягушка, *Rana arvalis*, более или менее морфологически однородна (Ищенко, 1980). На исследуемой территории остромордая лягушка (L – 51,5 мм) представлена двумя морфами: *maculata* и *striata*. В Назаровской лесостепи 18,1 % (n – 22) особей имеют бесполосую морфу, 81,9 % (n – 99) – с дорсомедиальной полосой; в Юносо-Ширинской, соответственно, – 22,8 % (n – 18) и 77,2 % (n – 61); Канской – 36,3 % (n – 20), 63,7 % (n – 35). Доминирование морф *striata*, возможно, связано с преобладанием на территории лесостепи Средней Сибири засушливой погоды в летний период, а известно, что для амфибий влага нужна для нормального функционирования окислительно-восстановительных реакций в организме (Ромер, 1992). Индексы: L/L.c = 2,8 (для самок – 2,9; самцов – 2,7); L/T = 2,01 (для самок – 2,06; самцов – 1,9); F/T = 0,9 (для самок – 0,9; самцов – 0,9); L.c/Lt.c = 1,01 (для самок – 0,9; самцов – 1,05); D.p/C.int = 2,6 (для самок – 2,4; самцов – 2,8); T/C.int = 8,8 (для самок – 8,2; самцов – 9,06); L/ F+T = 1,03 (для самок – 1,05; самцов – 1).

У сибирской лягушки ( $L = 58,2$  мм) средние индексы равны ( $\text{♀}$ :  $n = 51$ ;  $\text{♂}$ :  $n = 47$ ):  $L/T = 1,94$  (для самок – 1,96; самцов – 1,92), что входит в границы этих индексов как с реки Амур (1,80–2,68), так и с Томской областью (1,76–2,45), т.о. голень короче длины тела и, если ее расположить перпендикулярно к продольной оси тела, то голеностопные сочленения соприкасаются или слегка перекрываются. Показатели следующих индексов составляют:  $F/T = 0,926$  (для  $\text{♀}$  – 0,93;  $\text{♂}$  – 0,92);  $T/C.int = 15,4$  ( $\text{♀}$  – 15,7;  $\text{♂}$  – 15);  $L/F+T = 1,0$  ( $\text{♀}$  – 1,0;  $\text{♂}$  – 1,9), что соответствует популяции *R. amurensis* с окрестностей г. Колпашево (Томская область) ( $F/T$ : min 0,74, max 1,03;  $T/C.int$ : min 7,5, max 22,6;  $L/F+T$ : min 0,83, max 1,09) (Куранова, 1998). Это указывает на широкий размах изменчивости диагностических признаков внутри вида, что необходимо учитывать при оценке межвидовых отношений (Шварц, 1963).

Озерная лягушка довольно крупная  $L=43,4 - 95,5$  мм ( $n = 82$ ) (в Хакасии длина тела max 151 мм (Устинович, 2004)). Чаще всего в данной популяции встречаются особи со светлой дорсомедиальной полосой *striata* (53,9 %). У некоторых на спине имеются крупные темные пятна, сильно варьирующие по размерам, числу и расположению и к *maculata* принадлежит 25,7 % особей в популяции. К морфе *punctata* – 10,2 %; *burnsi* – 10,2 %. Индексы:  $L./L.c. = 3,08$  ( $\text{♀}$  – 2,9;  $\text{♂}$  – 3,2);  $L./T. = 1,8$  ( $\text{♀}$  – 1,8;  $\text{♂}$  – 1,8);  $F./T. = 0,9$  ( $\text{♀}$  – 0,9;  $\text{♂}$  – 0,9);  $L.c./L.t.c. = 0,9$  ( $\text{♀}$  – 0,9;  $\text{♂}$  – 0,8);  $D.p./C.int. = 3,3$  ( $\text{♀}$  – 3,4;  $\text{♂}$  – 3,2);  $T./C.int. = 10,3$  ( $\text{♀}$  – 10,2;  $\text{♂}$  – 10,1);  $L./ F.+T. = 0,97$  ( $\text{♀}$  – 0,97;  $\text{♂}$  – 0,97).

### **5.3. Физиологические и экологические особенности близкородственных видов рода *Rana* в условиях совместного обитания на территории Канской лесостепи.**

В видовом составе батрахофауны лесостепи Средней Сибири выявлено три вида амфибий рода *Rana*: *R. arvalis*, *R. amurensis* и *R. ridibunda*.

При их совместном обитании возникают пред- и посткопулятивные механизмы, снижающие межвидовую конкуренцию. Что характерно для остромордой и сибирской лягушки. Их ареалы перекрываются в восточной части Свердловской области и в Сибири (Вершинин, 2007).

К посткопулятивным механизмам относятся различия в числе хромосом (у остромордой –  $2n=24$ ; сибирской –  $2n=26$ ) (Боркин, 1986; Кузьмин, 1999), а предкопулятивным: 1) морфологические различия – отсутствие резонаторов у самцов *R. amurensis*. Помимо этого, сибирские лягушки ( $L = 58,2 \pm 0,4$  (45,7–71,8 мм) ( $n = 98$ )) достоверно ( $p < 0,1$  %) несколько крупнее остромордых ( $L = 57 \pm 0,9$  (46,4–62,3 мм) ( $n = 26$ )). Их голени короче длины тела в 1,94 раза, и внутренний пяточный бугор по высоте (в среднем – 1,3 (варьирует от 0,5 мм до 2,4 мм) меньше, чем у *R. arvalis* (высокий – 2,4 (Lim 2–2,8)); 2) фенологические различия – сибирские лягушки пробуждаются и приступают к размножению в среднем на 10 дней позже, чем остромордые. Именно тогда, когда массовый период откладки икры у остромордой лягушки закончен и на нерестовом участке остается небольшое число особей этого вида. Кроме того, в весенний период эти виды имеют по два пика активности, смещенных относительно друг друга (*R. arvalis* с 10 до 13 и 22–2-х ночи, а *R. amurensis*: 14–16; 20–24), которые несколько различаются, что уменьшает межвидовую конкуренцию; 3) этологические особенности – голос сибирской лягушки тихий, песня похожа на цоканье. У остромордой лягушки брачная "песня" – своеобразный булькающий крик – напоминает отдаленный лай собак или шум бегущего ручья (Городилова, Фроленко, 2003). За громкими

концертами *R. arvalis* пение *R. amurensis* не слышно; 4) биотопические предпочтения – в месте симбиотопического существования наблюдаются нечеткие подразделения экологических ниш. Так, остромордая лягушка предпочитает откладывать икру на мелководье до 48 см в глубину с сильно заросшей растительностью, а сибирская – нерестится, как правило, возле рогоза и предпочитает более глубоководные (до 1 м) открытые места. Кроме того, остромордые лягушки кучно откладывают икру до 130 комков на одном участке, а сибирские – формируют небольшие скопления от 1 до 16 кладок. Помимо этого, наблюдаются некоторые различия в строении кладок: так, у сибирской лягушки комки икры имеют вытянутую форму и икринки соединены между собой с 2–3-х сторон, а у остромордой – комок округлой формы, а соединение – с 4–5 краев.

После окончания периода размножения сибирские лягушки не уходят из водоема, а перемещаются по искусственному пруду, максимально удаляясь от берега на 30 м, и передвигаются только по затопленным участкам (Городилова, 2006). Их численность в это время может достигать 200 особей на 100 м. Остромордые же перемещаются в пойму р. Алежинка (46,6 ос/га).

В питании *R. arvalis* доминируют позвоночные животные (95,2 %) из наземно-воздушной среды обитания, а *R. amurensis* – околородные объекты (60,8 %). Доля общих видов составляет 50 %. Общими являются: класс нематоды; отряды: перепончатокрылые, двукрылые, пауки и чешуекрылые, а также 8 семейств: саранчовые, прибрежники, водолубы, шелкоуны, хищники, божьи коровки, долгоносики и клещи панцирные. Эти беспозвоночные являются многочисленными представителями энтомофауны Канской лесостепи.

Для выявления сходства и различия всех трех представителей амфибий рода *Rana* был предпринят электрофорез белков.

Анализ электрофореграмм демонстрирует сходство белковых спектров плазмы крови остромордой и сибирской лягушек.

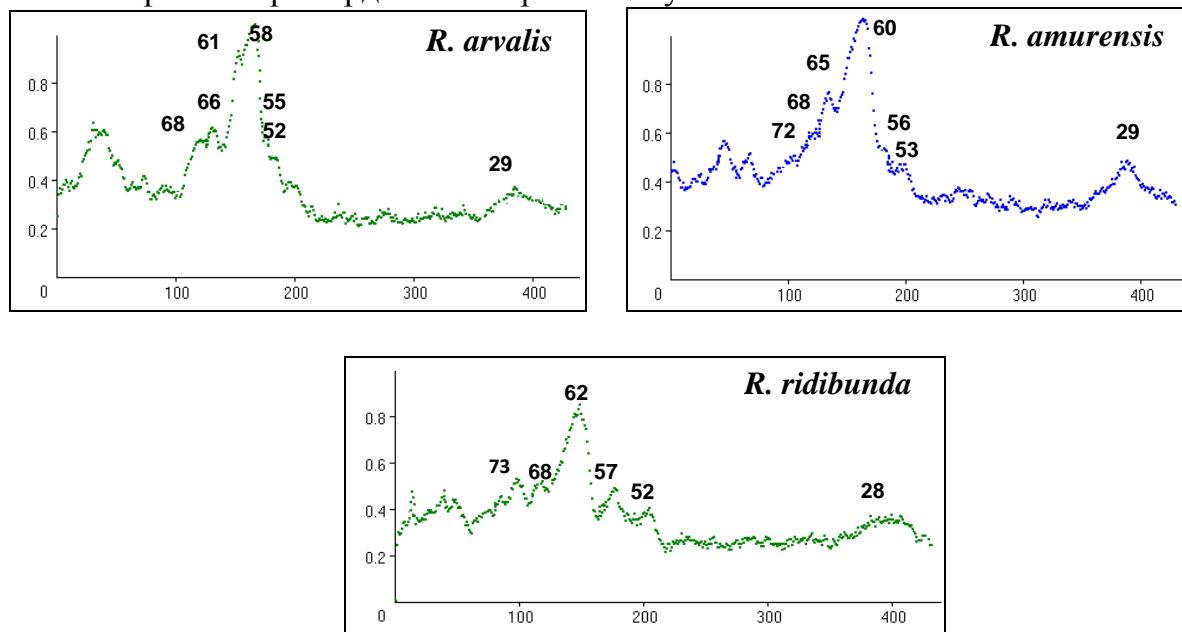


Рис. 7. Денситограммы электрофореза белков плазмы крови близкородственных видов лягушек рода *Rana* (по оси абсцисс электрофоретическая подвижность (усл. ед.), а по оси ординат оптическая плотность, цифры – молекулярные массы некоторых белковых полос (кДа))

Денситограммы плазмы лягушек представлены 10 пиками. Наибольшее содержание белка сосредоточено в диапазоне подвижностей 100-200 усл. ед., что соответствует белкам с молекулярной массой 50-70 кДа. При использованном режиме электрофореза этот белковый комплекс по числу разделившихся белков, по конфигурации соответствующих им пиков имеет сходство у лягушек рода *Rana* Канской лесостепи. У остромордой и сибирской лягушек разделились 6 белков, а у озерной – 5. У *R. ridibunda* доминирует белок с молекулярной массой 62 кДа, а у *Rana arvalis* и *R. amurensis* доминируют белки с молекулярной массой 58 – 61 кДа. Относительная площадь доминирующих белковых полос на денситограмме у *Rana arvalis* и *R. amurensis* выше по сравнению с *R. ridibunda*. Самая низкомолекулярная белковая фракция представлена относительно широкой полосой на электрофореграмме, пик которой на денситограмме приходится у *R. arvalis* и *R. amurensis* на 29 кДа, а у *R. ridibunda* – на 28 кДа (рис. 7).

Помимо этого, наблюдаются различия зеленых и бурых лягушек по количеству альбумина. Так, у остромордой лягушки альбумин (г/л) в 2 раза выше ( $30,86 \pm 1,9$ ), чем у озерной ( $15,43 \pm 1,9$ ), если данный показатель низкий, то ультрафильтрационное давление в капиллярах почек выше, что является адаптацией к различным средам обитания данных видов: наземная и водная, соответственно (Грин, 1193).

В соответствии с данными электрофореза белков плазмы амфибий следует согласиться с мнением Фроста об отличиях зеленых и бурых лягушек не на подродовом уровне (Dubois, 1998, Писанец, 2006) и придать статус отдельных родов *Pelophylax* Fitzinger, 1843 – зеленые (водные) лягушки и *Rana* Linnaeus, 1758 – бурые (травяные) лягушки (Frost et al., 2006).

## ВЫВОДЫ

1. Батрахофауна лесостепи Средней Сибири представлена шестью видами, относящихся к двум фаунистическим комплексам – европейскому (*Triturus vulgaris*; *Bufo bufo*; *Rana arvalis*; *Rana ridibunda*) и сибирскому (*Salamandrella keyserlingii*; *Rana amurensis*). Динамика границ ареалов характерна для озерной лягушки и обыкновенного тритона. Бедность видового состава амфибий определяется историческими причинами (оледенения) и физико-географическими особенностями региона (резкоконтинентальный климат, горные поднятия и орографическая изрезанность).
2. Лесостепи Средней Сибири являются наиболее оптимальными условиями для обитания земноводных, биотопические предпочтения которых сопряжены с водно-болотными угодьями, распространенными фрагментарно. Это определяет спорадичность пространственно-территориального размещения амфибий в регионе.
3. Высокая плотность населения земноводных характерна для южных участков лесостепи и варьирует от 181 до 467 ос/га, а на северных она составляет 30–150 ос/га. Доминирующим видом на всех территориях является остромордая лягушка с плотностью популяций от 69 до 458 ос/га. Наибольшая плотность озерной лягушки (1530 ос/га) характерна для Назаровской, а сибирского углозуба (450 ос/га) и серой жабы (158 ос/га) для Минусинской лесостепей.
4. Биологическая ритмика земноводных определяется состоянием температуры воздуха и воды. Пробуждаются амфибии с конца апреля до середины мая. Первыми в нерестовых водоемах появляются сибирские углозубы, а через 5–

10 дней – остромордые лягушки. На 13–15 день, после выхода из анабиоза сибирского углозуба, пробуждаются озерные, а спустя 7–16 дней – сибирские лягушки. Период развития у остромордой и сибирской лягушек длится 86–88 суток, а у сибирского углозуба и озерной лягушки – 92–93 дня. Общая активность амфибий продолжается до сентября – октября.

5. В кормодобывании земноводных рода *Rana* отсутствует избирательность кормовых объектов. В питании доминируют представители массовых видов беспозвоночных животных (жесткокрылые, двукрылые, пауки, брюхоногие) соответствующих территорий. В спектре питания серой жабы до 70 % составляют перепончатокрылые, что определяет её трофические предпочтения.
6. При внешнем сходстве у близкородственных видов *R. arvalis* и *R. amurensis* сформированные морфологические различия проявились в окраске, длине тела, задних конечностей и пяточных бугров. Морфологическая обособленность *Rana ridibunda* хорошо выражена. Дистанции различий в подвижности белков сыворотки крови и количестве альбумина между остромордой и сибирской лягушкой существенно меньше, чем между *Rana ridibunda* и видами, указанными выше, что обусловлено более длительной изоляцией озерной лягушки в сравнении с остромордой и сибирской, которые обособились гораздо позднее.
7. Экологические предпочтения земноводных в условиях симбиотопии проявляются в разделении нерестовых зон, смене микробиотопов на разных стадиях развития, смещении периодов суточной активности, потреблении беспозвоночных животных (кормовых объектов) разных экологических групп в зависимости от биотопической приуроченности.

#### **Научные работы автора, опубликованные по теме диссертации**

##### **Статьи в рецензированных журналах, рекомендованных ВАК**

1. Симбиотопическое сосуществование земноводных (*Amphibia*) Назаровской лесостепи (Средняя Сибирь) / С. Н. Городилова // Вестник КрасГАУ. – 2010. – № 2. – С. 87–93.

##### **Прочие научные статьи и тезисы**

2. Распространение земноводных на территории Средней Сибири / С. Н. Городилова // Экология южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан, 2002. – Т. 1.— С. 43.
3. Материалы по размножению остромордой лягушки в республике Хакасия / С. Н. Городилова, А.А. Фроленко // Экология южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан, 2003. – Т. 1.— С. 71.
4. Качественная и количественная оценка пищевых объектов остромордой лягушки (*Rana arvalis*) Ширинского района / С. Н. Городилова // Структурно-функциональная организация и динамика лесов: Материалы Всероссийской конференции. – Красноярск, 2004. – С. 137–140.
5. Морфология, распространение и суточная активность серой жабы (*Bufo bufo*) в бассейне реки Казыр / С. Н. Городилова, А. А. Лыжин // Экология южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан, 2004. – Т. 1.— С. 74.

6. Особенности брачного поведения *Rana arvalis* в условиях Средней Сибири / С. Н. Городилова // Сибирская зоологическая конференция. – Новосибирск, 2004. – С.242–243.
7. О находке популяции сибирской лягушки *Rana cruenta* в Канском районе / С. Н. Городилова, М. И. Плешакова // Фауна и экология животных юга Средней Сибири: Межвуз. сб. науч. тр. – Красноярск, 2006. Вып. 4. – С. 80–90.
8. Некоторые показатели морфоструктур и экология остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в Хакасии / С. Н. Городилова // Фауна и экология животных юга Средней Сибири: Межвуз. сб. науч. тр. – Красноярск, 2006. Вып. 4. – С. 73–80.
9. Качественная и количественная характеристика питания сибирской лягушки (*Rana cruenta*) в Канском районе / С. Н. Городилова // Популяционная экология животных: Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии», посвященной памяти академика И.А. Шилова. – Томск, 2006. – С. 477–478.
10. Сравнительный анализ качественных и количественных характеристик питания Сибирской лягушки (*Rana cruenta*) в Канском районе / С. Н. Городилова // Региональные проблемы заповедного дела: материалы международной научно-практической конференции. – Абакан, 2006. – С. 298–301.
11. Материалы по распространению и размножению озерной лягушки (*Rana ridibunda*) на территории южной части Средней Сибири / С. Н. Городилова, Л.Н. Чибиряк // Экология южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан, 2007. – Т. 1.— С. 89–90.
12. Симбиотопическое распределение ресурсов лягушек рода *Rana* в Канской лесостепи / С. Н. Городилова, М. Г. Неверова // Экология южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан, 2008. – Т. 1.— С. 74–75.
13. Материалы по распространению и размножению озерной лягушки (*RANA RIDIBUNDA*) на территории юга Средней Сибири / С. Н. Городилова // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: Межвузовский сборник научных трудов. Вып.5. Красноярск, 2008. – С. 142–157.
14. Городилова С.Н. Материалы по экологии остромордой лягушки (*RANA ARVALIS NILSSON, 1842*) лесостепной части Средней Сибири / С. Н. Городилова, Л.Н. Чибиряк // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: Межвузовский сборник научных трудов. Вып.5. Красноярск, 2008. – С. 157–172.
15. Сравнительный анализ качественных и количественных характеристик пищевых объектов амфибий (*Amphibia*) Шарыповской лесостепи / С. Н. Городилова, М. Г. Неверова // Экология южной Сибири и сопредельных территорий. – Абакан, 2009. – Т. 1.— С. 104–105.



Подписано в печать 17.03.10 Формат 60×84 1/16.  
Усл. печ. л. 1,5. Бумага офсетная.  
Тираж 130 экз. Заказ №  
Цена свободная

**Отпечатано ИПК КГПУ  
660060, г. Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89,  
Тел.: (391)211-48-00, 211-48-65.  
E-mail: amalgama2007@mail.ru**