

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
Окский государственный природный биосферный заповедник

Э. В. Антонюк, И. М. Панченко

ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ РЯЗАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Труды Окского государственного природного биосферного заповедника
Выпуск 32



Рязань
НП «Голос губернии»
2014

ББК 28.693

А 72

Э. В. Антонюк, И. М. Панченко. Земноводные и пресмыкающиеся Рязанской области / Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 32. – Рязань: НП «Голос губернии». 2014. – 168 с. + 40 с. вклейка.

ISBN 978-5-98436-030-2

В монографии приведены результаты исследования экологии земноводных и пресмыкающихся в Рязанской области. Приведены подробные оригинальные данные по биологии размножения, численности и её динамике, пространственному распределению в Рязанской области.

Книга рассчитана на батракологов, герпетологов, зоологов широкого профиля, сотрудников заповедников, преподавателей вузов и студентов, любителей природы, краеведов.

Ответственный редактор:
кандидат биологических наук
В. П. Иванчев

Серия издаётся с 1940 г.

Рецензенты:
доктор биологических наук Г. А. Лада
кандидат биологических наук В. И. Гаранин

На передней обложке – озёрная лягушка (фото Э. В. Антонюк), на задней – обыкновенный уж (фото Н. В. Барской)

ISBN 978-5-98436-030-2

© Э.В. Антонюк, И.М. Панченко, 2014

© Оформление. НП «Голос губернии», 2014

ПРЕДИСЛОВИЕ

Земноводные и пресмыкающиеся – наиболее древние и немногочисленные в видовом отношении группы наземных позвоночных животных. Земноводные (амфибии – от лат. Amphibia) занимают особое место среди других животных, поскольку представляют собой первых наземных позвоночных, ещё тесно связанных с водой. Температура их тела зависит от температуры и влажности окружающей среды. Поэтому по сравнению с другими позвоночными животными их распространение ограничено.

В мировой фауне по последним данным (Frost, 2014) насчитывается более 7 тыс. видов земноводных, относящихся к трём отрядам: Безногие (Apoda), Хвостатые (Caudata), Бесхвостые (Anura). Они распространены почти по всему земному шару, за исключением Антарктиды, но основное число видов обитает в тропических областях. По направлению к полюсам число видов сокращается. На территории России обитает 31 вид земноводных (7 видов хвостатых и 24 вида бесхвостых), относящихся к 14 родам и 8 семействам (Дунаев, Орлова, 2012). При этом наибольшее разнообразие свойственно средней полосе Европейской части России и крайнему югу Приморского края (соответственно, 11-12 и 10-11 видов).

Пресмыкающиеся (рептилии – от лат. Reptilia) – первые настоящие наземные позвоночные. Их переход из воды на сушу стал возможен благодаря ряду преобразований в организме. Но сохранившиеся у рептилий примитивные особенности (строение кровеносной системы, низкий уровень обмена веществ) делают их зависимыми от температуры окружающей среды. Так же, как и земноводные, они относятся к пойкилотермным животным, что ограничивает их распространение в северных широтах.

В мире известно около 10000 видов пресмыкающихся, относящихся к четырём отрядам (Uetz, Nošek, 2014). В России обитают представители двух отрядов – Черепахи (Testudines) и Чешуйчатые (Squamata), причём на большей части территории встречается от 1 до 4 видов рептилий. В степной зоне и Прибайкалье число их увеличивается до 5-7, в Приморском крае возрастает до 8-10, в южной его части – до 13-14 видов. Наибольшее разнообразие свойственно югу европейской части России: в Нижнем Поволжье и на Западном Кавказе – 15-17 видов, на западном побережье Каспийского моря – до 18-20 видов (Бобров, Варшавский, 2007).

В Рязанской области к настоящему времени отмечены 11 видов земноводных: обыкновенный *Lissotriton vulgaris* и гребенчатый *Triturus cristatus* тритоны, краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina*, обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*, зелёная *Bufo viridis* и серая *B. bufo* жабы, озёрная *Pelophylax ridibundus*, прудовая *P. lessonae*, съедобная *P. esculentus*, остромордая *Rana arvalis* и травяная *R. temporaria* лягушки. В региональную Красную Книгу (2011) занесён один вид амфибий – краснобрюхая жерлянка. К малочислен-

ным видам в области относятся оба вида тритонов и оба вида жаб, к обычным – обыкновенная чесночница, прудовая, остромордая и травяная лягушки, к многочисленным – озёрная лягушка. Наличие съедобной лягушки документировано только для юго-восточного отдела Окского заповедника, поэтому данные по экологии и морфометрии этого вида отсутствуют. Основной материал по земноводным, представленный в настоящем издании, собран в 1971-1980 гг. в Окском заповеднике. Информация о ряде видов, отсутствующих или редко встречающихся на данной территории (зелёная жаба, озёрная и травяная лягушки), получена в ходе кратковременных экспедиционных обследований области и требует дополнения в будущем.

Герпетофауна региона представлена 6 видами: ломкая веретеница *Anguis fragilis*, прыткая *Lacerta agilis* и живородящая *Zootoca vivipara* ящерицы, обыкновенный уж *Natrix natrix*, обыкновенная медянка *Coronella austriaca* и обыкновенная гадюка *Vipera berus*. В региональную Красную Книгу (2011) занесены два вида – ломкая веретеница и обыкновенная медянка. К обычным видам относятся живородящая ящерица, обыкновенный уж и обыкновенная гадюка, к многочисленным – прыткая ящерица.

Несмотря на широкое распространение этих классов животных и их доступность для наблюдений, информация о локализации, численности и особенностях биологии амфибий и рептилий на территории области представлена фрагментарно. К сожалению, огромный пласт уникального материала по земноводным, собранного одним из авторов – к.б.н. И. М. Панченко – в 1970-1990 гг. на территории Окского заповедника, остался неопубликованным. Возобновление работ по учёту земноводных на стационаре в пойме Оки в 2010 г. дал возможность провести сравнительный анализ изменения состояния окских популяций амфибий за истекший период времени. Экспедиционные выезды позволили собрать определённый материал по герпетофауне районов Рязанской области. До настоящего момента работы, обобщающей все сведения по фауне земноводных и пресмыкающихся области, проведено не было. Цель данной работы – представить данные многолетних наблюдений над герпетофауной Окского заповедника, оценить ситуацию, сложившуюся в этой области к настоящему времени, объединить фаунистические находки по амфибиям и рептилиям, собранные на территории Рязанского региона.

Хочется выразить огромную благодарность заместителю директора по научной работе Окского заповедника к.б.н. В. П. Иванчеву за инициирование и постоянную поддержку работы над книгой, а также предоставление возможности проведения экспедиционного обследования области. Разносторонняя помощь и ценная информация по фенологии амфибий и рептилий была получена от многих сотрудников заповедника, за что всем им приносим слова глубокой благодарности. Особо хочется выразить признательность госинспектору В. С. Кудряшову за регулярную ценнейшую информацию о фенологии популяции обыкновенной медянки, обитающей в северо-западной части заповедника.

Неоценимая разносторонняя помощь была оказана нам Д. Н. Антонюком, как в проведении обследования большинства районов области, так и в техническом оформлении работы. Книга иллюстрирована фотографиями, выполненными Э. В. Антонюк, за исключением отдельных случаев, где авторство указано. Благодарим Е. Д. Антонюк за компьютерную подготовку фотографий и выполнение картографических работ.

1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ НА ТЕРРИТОРИИ РЯЗАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Земноводные и пресмыкающиеся Рязанской области, в том числе и Окского заповедника, до середины прошлого века практически не были изучены. Первые сведения о герпетофауне Окского заповедника и его охранной зоны приведены в рукописях Е. С. Птушенко (1946, 1947). Выявленный исследователем видовой состав амфибий (10 видов) и рептилий (6 видов) практически не изменился по настоящее время. Несомненно, собранные Е. С. Птушенко сведения, очень интересны, поскольку выполнены высоко квалифицированным зоологом, но, так как они собирались попутно с изучением птиц, – носят отрывочный, фрагментарный характер. Затронуты земноводные в очень интересной работе, посвящённой наземным позвоночным речных пойм Волжского бассейна (Туров, 1958).

Начиная с 1963 г., кафедрой зоологии Рязанского государственного педагогического института под руководством Л. В. Шапошникова было начато изучение экологии позвоночных животных Рязанской области. Систематическое исследование фауны осуществляли сотрудники кафедры и студенты. За прошедшие полвека ими добыто и изучено более пяти тысяч особей амфибий и тысячи особей рептилий. Полученные сведения были опубликованы в нескольких изданиях (Животный мир Рязанской области, 1972; Бабушкин, 1995; Бабушкин, Бабушкина, 2004).

Подробные исследования экологического и популяционного характера, посвящённые прыткой ящерице, осуществлены В. К. Жарковой в 60-х годах прошлого века (1967, 1969, 1971, 1973).

Длительные аутэкологические наблюдения, охватывающие период с 1966 по 1984 гг., над популяцией обыкновенного ужа Окского заповедника были проведены Б. Ф. Самариной (1970, 1975). Совместно с С. Г. Приклонским ею была опубликована статья «К экологии ужа обыкновенного в Окском заповеднике» (1990), носящая фундаментальный характер.

Определённые материалы по биотопическому размещению, численности и отдельным сторонам экологии амфибий собраны С. Л. Шалдыбиным (1971, 1972, 1973, 1974а) во время прохождения им в заповеднике студенческой практики.

Многолетние стационарные исследования по земноводным на территории Окского заповедника (1971-1999 гг.) с изучением вопросов экологического и популяционного плана были осуществлены одним из авторов данной

работы – к.б.н. И. М. Панченко. Ею была проведена инвентаризация батрахофауны заповедника и выявлены распределение и плотность населения амфибий в разных биотопах, определены особенности сезонной активности земноводных Мещёры, изучены динамика численности и структурные параметры окских популяций амфибий, оценено значение земноводных в биоценозах Окского заповедника, отработаны наиболее простые и надёжные методики проведения наблюдений за амфибиями (Панченко, 1973, 1977, 1979, 1980, 1984, 1990, 1997 и др.). Исследователем был выявлен новый для региона вид – съедобная лягушка, правильность определения которого впоследствии была подтверждена методом проточной ДНК-цитометрии в Институте цитологии РАН (Лада, 2003). На основе полученного материала И. М. Панченко в 1984 г. была успешно защищена кандидатская диссертация «Земноводные Окского заповедника».

Фауна земноводных и пресмыкающихся была отражена в аннотированных списках в серии «Флора и фауна заповедников СССР» (Панченко, 1992; Приклонский, Иванчев, 1992), а также в отдельно опубликованных работах (Панченко, 1997; Приклонский и др., 1997).

В апреле 1992 г. постановлением Правительства РФ был образован национальный парк «Мещёрский», расположенный в Клепиковском и Рязанском районах Рязанской области. Сведения об обитающих в нём земноводных (11 видов) и пресмыкающихся (6 видов), собранные сотрудниками Рязанского госуниверситета, представлены в «Кадастре позвоночных животных национального парка «Мещёрский»» (2009). Этим же коллективом подробно обследована территория, расположенная в северо-восточной части Рязанского района (к востоку от пос. Солотча), и составлен список видов позвоночных животных проектируемого на данной территории природного парка «Солотчинский» (Лобов и др., 2011). Из представителей герпетофауны отмечены 9 видов амфибий и 5 видов рептилий.

С конца 1990-х гг. сотрудники Окского заповедника выполняют комплексное экспедиционное обследование районов Рязанской области. По результатам учётов опубликован ряд работ, освещающих, в том числе, герпетологические находки (Иванчев и др., 2005; Николаева, Дидорчук, 2008). В настоящее время исследовательские выезды продолжаются, их результаты представлены в данной работе.

Кроме аутэкологических наблюдений за обыкновенным ужом, изучением пресмыкающихся в Окском заповеднике специально не занимались, отдельные сведения поступали в виде бланков регистрации животных и форм наблюдений, которые ведут лесники. С 1996 по 1999 гг. наблюдения за рептилиями проводила с.н.с. И. М. Панченко. С 2000 по 2003 гг. работы по изучению динамики численности земноводных, а также фенологические и экологические наблюдения за амфибиями и рептилиями выполнялись с.н.с. М. В. Дидорчук, с 2009 г. – с.н.с. Э. В. Антонюк.

2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЯЗАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Рязанская область расположена в центре европейской части России и в центре Восточно-Европейской (Русской) равнины между 53°19' с.ш. и 55°22' с.ш., 38°38' в.д. и 42°31' в.д. Граничит с республикой Мордовия, Пензенской, Тамбовской, Липецкой, Тульской, Московской, Владимирской и Нижегородской областями. Максимальная протяжённость области с севера на юг составляет около 225 км, с запада на восток – до 250 км, общая протяжённость границ – около 800 км. Рязанская область образована 26 сентября 1937 г., а в современных границах существует с 1954 г. Площадь её составляет 39605 км². В настоящее время она разделена на 25 районов (рис. 2.1).

На западе области расположена северо-восточная часть Среднерусской возвышенности, восточнее находятся относительно пониженные участки – Мещёрская низменность и приокская часть Окско-Донской равнины. Гидрологическая сеть Рязанской области представлена бассейнами рек Оки (96.5% от всей территории) и Дона. Всего на территории области существует 895 водотоков длиной более 2 км, из которых 257 водотоков длиной более 10 км и общей протяжённостью 6652 км. Общая площадь озёр (n=2838) составляет 245.8 км², болот (n=1230), подавляющая часть которых расположена в Мещёре, – 92.5 тыс. га. В почвенном покрове территории области преобладают дерново-подзолистые (около 35%), серые лесные (около 30%), чернозёмные почвы (более 26%); на долю пойменных почв приходится 8%, болотных – 3% (Востокова, 1970, цит. по: Кривцов и др., 2008). В зональном отношении территория области находится на стыке трёх природных зон: подтаёжной зоны смешанных (хвойно-широколиственных) лесов, широколиственной и лесостепной зоны. Интегрированную характеристику растительного покрова даёт соотношение площадей, занятых разными типами сообществ: синантропная растительность – около 46% территории области, леса – 28.4%, луговая растительность – более 22%, растительность болот и водоемов – 3% (Кривцов и др., 2008).

Поскольку основная часть работ проведена на территории Окского заповедника, остановимся на его физико-географической характеристике более подробно.

Район расположения заповедника по лесорастительным условиям относится к зоне смешанных лесов Европейской части страны, подзоне хвойных (Проект организации и развития лесного хозяйства Окского государственного биосферного заповедника, 1993). Лесные массивы заповедника отнесены



Рис. 2.1. Административные районы Рязанской области

к Мещёрскому лесорастительному району. Характерными чертами Мещёрского края являются относительно пониженное местоположение, высокий процент лесистости, преобладание сосновых насаждений, чередующихся с обширными болотами, наличие большого количества озёр разной величины. Территория заповедника в 1971-1980 гг. занимала площадь 22579 га, в настоящее время расширена до 55760 га. Она представляет собой типичный участок Мещёры со слабо расчленённым рельефом, с преобладающими высотами 80-100 м н.у.м., постепенно понижающийся в юго-восточном направлении. Доминирующими элементами ландшафта являются междуречные пространства и пойменные долины реки Оки и её притока – реки Пры. С. С. Левицким (1960) в заповеднике выделено девять геоботанических районов: район поймы р. Ока, район поймы р. Пра, боровой район надпойменной террасы р. Ока, боровой район надпойменной террасы р. Пра, боровой район песчаного массива, район еловых и дубравных лесов, район ольховых болот, район центрального болотного массива и водоёмы (рис. 2.2).

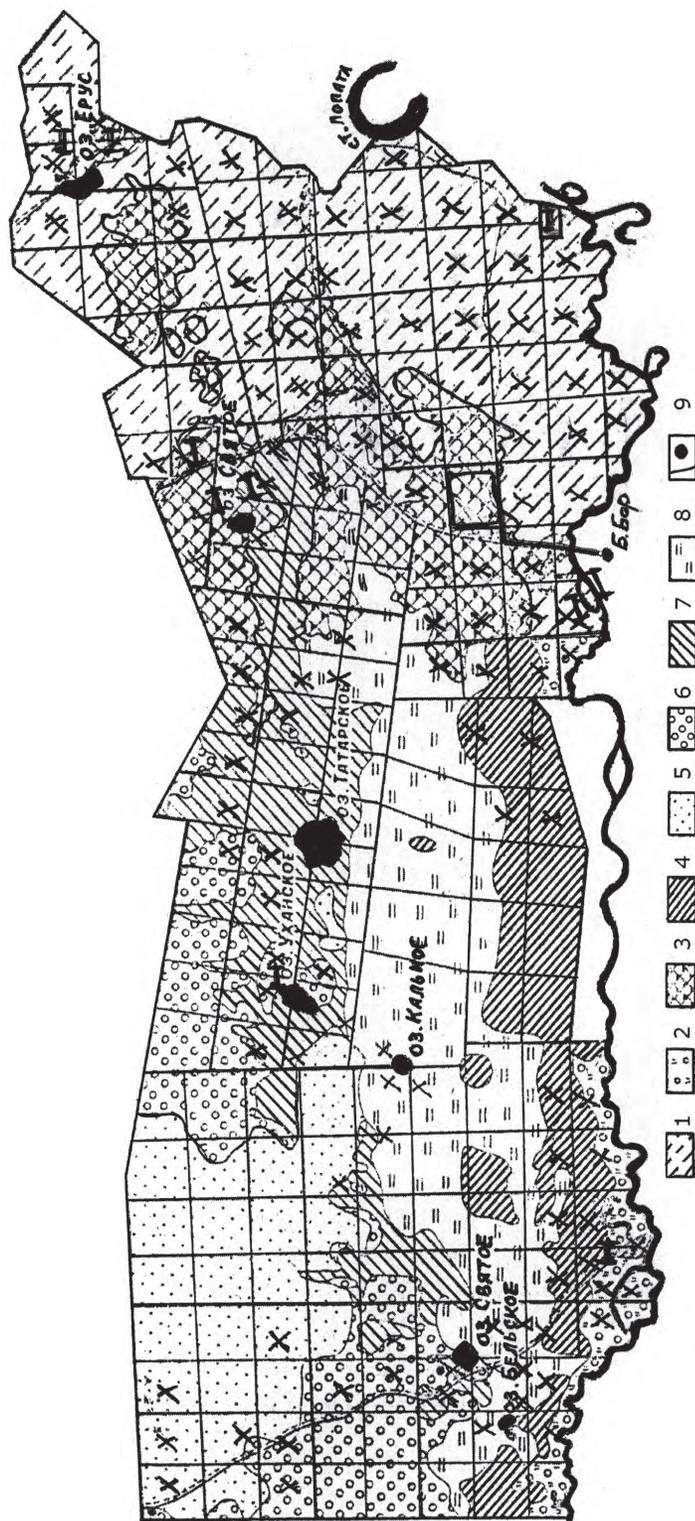


Рис. 2.2. Схематическая карта основных геоботанических районов Окского заповедника (по: Левицкий, 1960)

1 – район поймы р. Ока, 2 – район поймы р. Пра, 3 – боровой район надпойменной террасы р. Ока, 4 – боровой район надпойменной террасы р. Пра, 5 – боровой район песчаного массива, 6 – район еловых и дубравных лесов, 7 – район ольховых болот, 8 – район центрального болотного массива, 9 – водоемы

XX – места проведения учётов амфибий

—|— | — ловчие канавки

□ — стационарная пробная площадь

□ — постоянный маршрут

Наиболее повышенная часть заповедника, расположенная на второй левобережной террасе р. Пра, находится в северо-западной его части и представляет волнистое плато с заболоченными западинками. Северо-западная часть, постепенно понижаясь к югу и юго-востоку, переходит в болота. Западная же часть заповедника представляет равнину с очень незначительными повышениями и понижениями, занятыми болотами. Центральная часть занята на юге кочковатыми, осоково-вейниковыми болотами, иногда заросшими ивняками и березой или черной ольхой; восточная и юго-восточная часть заповедника представлены поймами рек Ока и Пра с заболоченными низинами, занятыми ивняками и черноольховыми древостоями, на повышенных же местах произрастают дубняки. Большое влияние на природу восточной части заповедника оказывают весенние паводки, в некоторые годы заливающие всю пойму. В прирусловой части поймы широко распространены повышенные остепненные участки, в понижениях развиты богатые травостои высоких злаковых ассоциаций, ближе к террасной части располагаются обширные пространства кочковатых осоковых болот. Много болот – стариц Оки, находящихся на разных стадиях зарастания. По всей пойме разбросаны более или менее обширные и высокие холмы и возвышенности, редко или совсем незатопляемые полыми водами.

На одной из таких возвышенностей, Липовой горе, расположенной на границе луговой и лесной поймы р. Ока, в 1971 г. была заложена стационарная пробная площадь (23.5 га) по изучению земноводных (рис. 2.3). В её границы вошли дубрава, луг и четыре нерестовых водоёма площадью 6 га (Большие Сады – 3.6 га, Большая Толпега – 1.4 га, Малые Сады – 0.5 га, Дубовое –

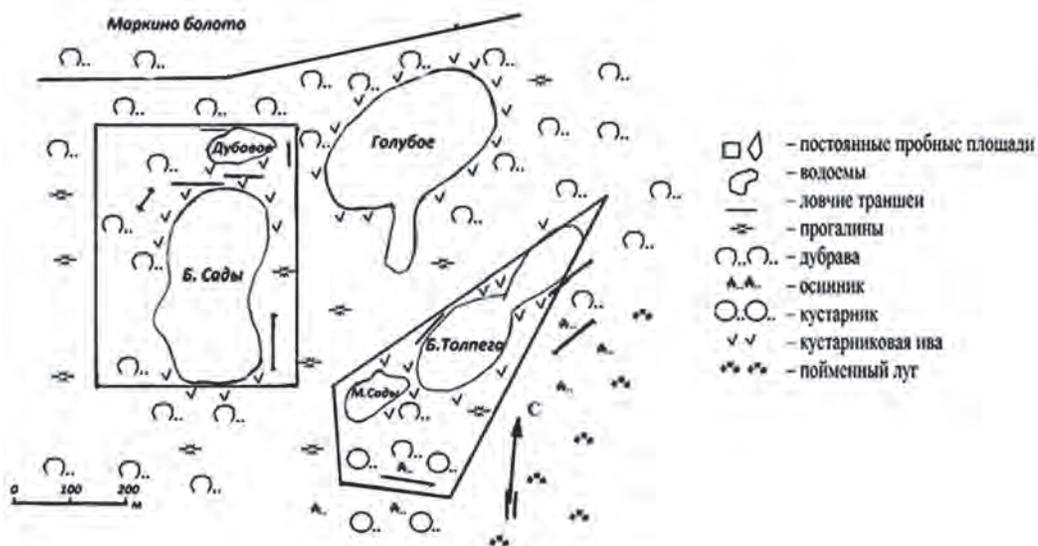


Рис. 2.3. Схема размещения постоянных пробных площадей по изучению земноводных

0.5 га). По происхождению эти водоёмы переходные, осоковые, пересыхающие болота, существующие, в первую очередь, за счёт полых вод и атмосферных осадков. Их максимальные глубины не превышают 70-150 см. В сухие годы водоёмы сильно мелеют, а самый мелководный из них, Большие Сады, пересыхает. В течение периодов размножения и развития земноводных реакция воды (рН) изменялась от 6.5 до 5.8 и ниже, температура – от +5-+6 до +26-+28°C.

2.2. КЛИМАТ

Климат типичен для средней полосы европейской части РФ. Удалённость от морей обуславливает его континентальность с относительно холодной зимой и умеренно тёплым, а иногда жарким летом. Сезонность, определяемая соотношением основных климатообразующих факторов, выражена весьма отчётливо. Средняя температура самого холодного месяца – января – понижается с запада на восток от -10.5°C в районе г. Михайлов до -12.0°C на границе с республикой Мордовия. Средняя температура самого тёплого месяца – июля – повышается с северо-запада на юго-восток от +18.5°C до +19.5°C. На большей части области она составляет +19.0°C -+19.2°C.

Среднегодовая температура воздуха положительная. Продолжительность безморозного периода в среднем составляет от 134 дней в северной части области до 150 дней в южной. Около 70.0% осадков выпадает с апреля по октябрь, причем больше всего к северу от долины Оки.

Зимой на всей территории области формируется снежный покров. Среднее количество осадков за холодный период (с ноября по апрель) колеблется от 120 до 200 мм. Устойчивый снежный покров образуется в конце ноября и держится до конца марта, иногда до второй декады апреля, т.е. от 145 дней на севере до 136 дней на юге. Мощность его к концу зимы достигает 0.3-0.5 м.

Годовая сумма осадков на территории области составляет от 700 мм в северной части до 600 и менее на юго-западе области. Северная часть области, расположенная на левобережье Оки и на правобережье Мокши, характеризуется избыточным увлажнением. К югу от Рязани увлажнение становится недостаточным. На севере переход среднесуточных температур через +10°C весной происходит к концу первой декады мая, осенью – к концу второй декады сентября, на юге соответственно 2-5 мая и 25-28 сентября (Кривцов и др., 2008).

Поскольку основной материал по земноводным собран в Окском заповеднике в 1971-1980 гг., приведём погодную характеристику на его территории по материалам метеостанции заповедника за этот период (табл. 2.1).

Таблица 2.1.

Характеристика климата Окского заповедника в течение 1971-1980 гг.

Показатели	Средние значения	Мин.-Макс.
Среднегодовая T воздуха (°C)	4.3	2.0-5.8
Продолжительность периода со среднесуточной T воздуха не ниже ... °C, дней		
0°	234	208-263
+5°	178	166-191
+10°	138	124-160
+15°	83	58-101
Сумма осадков за год, мм	693.5	500.8-897.1
из них в виде дождя	425.0	278.9-614.5
Относительная влажность воздуха, %	78.0	73.0-81.0

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При сборе материала и его обработке применялись общепринятые методики экологических исследований (Новиков, 1953; Веденяпин, 1967). Так как в работе затронуто несколько проблем, характеристика материала и описание методик приведены отдельно по каждой из них.

Изучение распределения и плотности населения земноводных в основных биотопах заповедника. Сочетали применение учётов на постоянных и временных маршрутах, на постоянных площадках, отлов ловчими канавками и ямками, учёты на водоёмах, мечение (Птушенко, 1934; Динесман, Калецкая, 1952; Чугунов, 1966; Воронов, 1974; Гаранин, Попов, 1977). При проведении учётов отмечали температуру воздуха, влажность, осадки, ветер. Ширину учётной полосы определяли на месте в зависимости от степени её просматриваемости и плотности земноводных на участке. Обычно она составляла 1.5 м («размах рук» – Терентьев, 1938).

Единовременные маршрутные учёты проведены в основных биотопах всех геоботанических районов. С этим видом учёта в 1971-1980 гг. пройдено 492 км.

Постоянный маршрут протяжённостью 11 км проходил через основные геоботанические районы. Учёты проводили в конце июня – июле 1971-1980 гг.

Суточный маршрутный учёт проводили в 1971-1980 гг. в пойме р. Ока, в дубраве и на лугу. Протяжённость маршрутной ленты в дубраве 560 м, на лугу – 440 м. Маршрут проходили через каждые 2 ч в течение суток. Проведено 16 суточных учётов. Учтено около 5000 земноводных пяти видов.

В течение 1977-1980 гг. в десяти характерных биотопах заповедника (сосняке, березняке и дубраве на надпойменной террасе; ольшанике, березняке и на лугу в пойме р. Пра; дубраве, осиннике, на сухом и заливаемом лугу в пойме р. Ока) функционировали постоянные пробные площадки по 1000 м². Границы площадок обозначали в натуре. Площадки делили на ленты шириной 1.5-2.0 м и проходили их с палкой, стараясь выпугнуть земноводных из укрытий. Всех пойманных амфибий по окончании отлова измеряли, определяли вид, пол, возраст (сеголетки, годовики, старше), отмечали феногруппу. Всего на площадке проведено 120 учётов амфибий. При этом поймано 2919 остромордых лягушек. Наиболее достоверные результаты этот способ учёта даёт для бурых лягушек. Остальные виды амфибий попадались единично. Применение индекса Линкольна, или метода маркировки и вторичного отлова (Макфедьен, 1965), возможно лишь по отношению к половозрелым особям, частично к годовикам, у которых существует привязанность к индивидуальным участкам (Кривошеев и др., 1960; Naaranen, 1970). Поскольку сеголетки – ми-

грирующая часть популяции, то показатели их численности, рассчитанные по результатам мечения и повторного отлова, получаются завышенными в десятки раз. При проведении параллельно учётов на суточном маршруте и пробной площадке нами, в отличие от А. А. Иноземцева (1969), отмечено, что при проведении маршрутного учёта, даже в часы максимальной суточной активности остромордой лягушки, численность взрослых особей (условно все особи, за исключением сеголеток) её ниже, чем при учётах на пробной площадке в среднем в 1.5 раза (объясняется это тем, что периоды покоя и активности у отдельных особей не совпадают) (Чугунов, 1966; Кузнецов, 1973; Попова, Чурносоев, 1976). Несомненно, учёты на пробных площадках (с полным выловом амфибий) достовернее маршрутного учёта.

Так как при маршрутных учётах и учётах на площадках учитывается, в основном, только остромордая лягушка, то для выяснения видового соотношения земноводных в разных геоботанических районах проводили отлов ловчими канавками и ямками. В 1971-1980 гг. функционировало 30 канавок общей протяжённостью 1150 м, отработано 197150 метро-суток (м-с). Поймано около 500000 экз. десяти видов амфибий. В 2010-2013 гг. функционировало 5 канавок общей протяжённостью 150 м, отработано 16590 м-с, поймано 870 экз. амфибий шести видов.

Кроме перечисленных видов учёта, для выяснения видового состава амфибий в разных геоботанических районах регистрировали их по голосам, анализировали уловы головастика.

Материал для 4-5 глав по большинству видов амфибий (остромордая, прудовая лягушки, обыкновенная чесночница, краснобрюхая жерлянка, серая жаба, обыкновенный и гребенчатый тритоны) собран на стационарной пробной площадке. Здесь в 1971-1972 гг. было вырыто 14 канавок общей длиной 500 м. Постоянно функционирующими, контрольными, являлись 5 из них общей длиной 150 м. Длина отдельных канавок 12.5, 25.0 и 50.0 м, что определяется, в первую очередь, особенностями микрорельефа.

Экологические и популяционные особенности земноводных Окского заповедника. Значительное внимание уделено изучению фенологии. Отмечали сроки прохождения следующих явлений: первой встречи, массового появления, нерестовых миграций, начала и продолжительности брачного токования, образования первых пар, появления первой икры, массового размножения, последней кладки, ухода размножающихся особей из водоёма, появления головастика, сеголеток, зимовальных миграций, начала зимовки.

При выяснении популяционных особенностей земноводных заповедника взяты пробы амфибий из разных геоботанических районов. Измерительным циркулем были промерены длина тела (L.), головы (L.c.), бедра (F.), голени (T.), первого пальца задней конечности (D.p.) и наибольшая длина пяточного бугра (C. int.) (Герентьев, 1950) у 397 экз. остромордой лягушки, 228 экз. прудовой лягушки, 223 экз. краснобрюхой жерлянки и 57 экз. обыкновенной чесночницы. Выяснено, что по морфометрическим показателям выборки ам-

фибий из разных районов не различаются. Поэтому обитающие у нас популяции разных видов земноводных мы условно называем окскими популяциями, т.е. окская популяция остромордой лягушки, окская популяция краснобрюхой жерлянки и т.д.

С первого года работы для решения ряда вопросов применяли мечение (Панченко, 1977). В 1971 г. 1949 экз. пяти видов бесхвостых амфибий были помечены птичьими кольцами. Возврат колец был очень низким (в 1972 г. – 0.4-1.2 %, в 1973 г. – 0.1%), что в значительной степени связано с потерей колец, травмированием и гибелью амфибий. С 1972 г. проводилось индивидуальное мечение посредством ампутации пальцев по ключу Мартофа (Martof, 1953). Всего помечено 10955 бесхвостых амфибий, в последующие годы получен 2191 возврат (табл. 3.1).

Таблица 3.1.

Число амфибий, помеченных по ключу Мартофа, и величина возврата их в последующие годы

Виды амфибий	Число экз.*	Величина возврата в последующие годы**, %:					
		через 1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
Краснобрюхая жерлянка	3049/622	6.0/5.5-8.3	3.4/0.7-6.5	2.4/1.3-3.4	2.9/1.3-4.6	1.0	0.4/0.3-0.5
Обыкновенная чесночница	3313/318	3.3/1.9-5.2	2.2/0.9-4.5	1.5/0.8-2.4	0.9/0.7-1.0	2.2	0.1
Серая жаба	488/301	14.6/10.9-17.6	14.1/10.7-15.3	15.6/9.5-23.5	8.7/4.3-12.3	5.5/4.7-6.5	1.4/1.2-1.5
Прудовая лягушка	2159/824	10.1/3.2-18.4	4.9/2.4-6.6	5.4/1.5-8.2	2.0/1.4-2.5	1.8/1.4-2.1	0.5/0.2-0.9
Остромордая лягушка	1946/126	3.5/2.0-5.3	0.9/0.4-1.3	0.3	-	-	-

*в числителе – число помеченных особей, в знаменателе – число повторных встреч через год и более после мечения;

**в числителе – средняя величина, в знаменателе – мин. – макс.

Кроме этого, ампутацией пальцев было помечено индивидуально 279 экз. хвостатых амфибий, причём установлено, что рана на месте вырезанного до основания четвертого пальца передней конечности гладко заживала и в последующие годы (до 4 лет) встречались такие меченые особи.

При мечении серой жабы Кларком (Clarke, 1974) отмечено, что вероятность повторного отлова помеченных особей обратно пропорциональна числу повреждённых мечением пальцев. Нами по повторным встречам этого же вида через год и более после мечения установлено, что вероятность возврата особей с 1-2 отрезанными пальцами (48.7% по 39 экз.) не отличается от величины возврата жаб с 4 и более ампутированными пальцами (50.0% по 32 экз.).

Помимо индивидуального, проводили массовое мечение. При этом ампутировали один определённый палец, чаще на передних конечностях. Так метили генерации разных лет рождения, взрослых особей при выяснении их

абсолютной численности на нерестовых водоёмах. Всего этим методом помечено 35198 экз. семи видов амфибий.

При изучении экосистем основное внимание было уделено универсальным и сравнимым показателям, в первую очередь численности и биомассе на единицу площади (Второв, 1980). Для выяснения этих показателей на стационаре проводили отлов канавками и учётные работы на нерестовых водоёмах. Канавки вырыты на берегах нерестовых водоёмов земноводных или на пути к ним. Мечением установлено, что амфибии привязаны к водоёмам размножения, нерестовые миграционные пути их из года в год постоянны. По изменению количества амфибий в уловах канавками во время нерестовых миграций в течение ряда лет можно судить о многолетней динамике их численности. Всего на стационаре отработано в 1971-1980 гг. 175000 м-с, из них в апреле – мае – 59765, в 2010-2013 гг. – 2240 м-с. При этом соответственно отловлено в 1971-1980 гг. 314472 и 148784 экз. земноводных, в 2010-2013 гг. – 538 экз. земноводных. У всех пойманных амфибий определяли вид, возраст (сеголеток, годовик, взрослая особь), пол; у значительной части особей измерена длина тела (79707 экз.) и вес (20513 экз.). Длину тела измеряли штангенциркулем, вес определяли на рычажных весах фотолобителя (1971-1980 гг.) и электронных весах ПетВес НВ-600-М (2010-2013 гг.).

На нерестовых водоёмах проведены учёты размножающихся амфибий, икры, головастиков, метаморфизирующих сеголеток. Поющих самцов остромордой лягушки учитывали визуально. В маловодные годы таким же образом пытались учитывать самцов прудовой лягушки, серой жабы и жерлянки. Но, в основном, для этих видов применяли индекс Линкольна. Расчёт животных на участке проводили по несколько модернизированной формуле:

$$N = n(n_1 + 1) / n_2 + 1 \text{ (Brown, Alcalá, 1970),}$$

где n – число помеченных при первом отлове животных, n_1 – число пойманных при повторном отлове, n_2 – среди них помеченных. Всего для выяснения численности размножающихся на участке земноводных на водоёмах помечено 5122 экз. пяти видов амфибий. При этом получено 1116 возвратов. Измерена длина тела у 2634 экз., длина и вес – у 2941 экз., проведены основные промеры (L., L.c., F., T.) у 550 экз.

Учёты икры проведены на общей площади 316388 м², в основном методом пробных площадок в 1 м². Количество икринок в комках определяли по объёмной пробе (Щупак, 1970а). Кладки жерлянки, чесночницы, небольшие комки икры прудовой лягушки просчитывали в чашке Петри. На выживаемость обследовано 911 кладок, на число икринок – 764 кладки 4 видов бесхвостых амфибий.

Учёты головастиков проводили после полного выхода их из икры, во время массового появления задних конечностей и выхода на сушу (учёты сеголеток). Для учётов использовали биоценометр высотой 0.6 м со стороной 0.5 м. Биоценометр – ящик без дна, внутренняя поверхность его окрашена белой

краской и снабжена вертикальной линейкой для измерения глубины. Площадки закладывали на разных глубинных горизонтах. За время одного учёта в водоёмах обследовали площадь 5-10 м². Часть личинок (обычно пробы по 50-100 экз.) брали на анализ: выясняли стадию развития (Терентьев, 1950), вес (сырой и сухой), длину тела с хвостом и без него. Всего была заложена 801 площадка, при этом поймано более 7 тыс. головастиков семи видов амфибий.

Метаморфизирующих сеголеток учитывали этим же биоценометром. Площадки закладывали на разном удалении от берега (0-1, 1-2, 2-5, 5-10 м) и затем проводили дифференцированный пересчёт на длину береговой линии. Параллельно проводили отлов канавками (А. С. Северцов и Г. С. Сурова (1979) установили, что число возвращающихся в канавку однажды пойманных сеголеток травяной лягушки от 6 до 12% за сезон). Биоценометром заложено 666 площадок, обследованная площадь составила 166.5 м². Кроме этого, заложено 305 площадок по 1 м², огороженных полиэтиленовым заборчиком. Поймано 1084 особи пяти видов амфибий. У сеголеток определяли вид, длину тела, вес, феногруппу.

При выяснении плотности населения остромордой лягушки на стационаре исходили из числа токующих самцов, количества комков икры, отложенных на участке. Учитывая пригодность водоёмов в данный год для размножения и количество самок, прошедших через канавки на нерест, выясняли общее количество самок на участке и, зная соотношение самцов и самок, взрослых и неполовозрелых особей в уловах канавками, вычисляли общее число остромордых лягушек на участке, а затем плотность населения и биомассу вида на единицу площади. Плотность населения прудовой лягушки, жерлянки и серой жабы выясняли на основании мечения и повторных отловов этих видов на нерестовых водоёмах. Плотность населения чесночницы и обоих видов тритонов определяли по их относительному проценту в уловах канавками. Биомассу видов на участке вычисляли, исходя из среднего веса самцов, самок и неполовозрелых особей в каждый отдельный год.

Половозрелость определяли по вторичным половым признакам. Для выяснения минимальных размеров размножающихся особей их вскрывали. Для обозначения стадии зрелости половых продуктов мы, подобно тому, как это принято в ихтиологии (Правдин, 1965), применили 6-балльную шкалу зрелости, несколько изменив её: 1 – юношеская, пол неразличим; 2 – пол визуально различается по форме и размерам половых желез (семенники овально-вытянутые, край гладкий; яичники длиннее в 2-3 раза, край чуть изрезан); 3 – половые продукты не достигли нормальных для половозрелых особей размеров, икринки почти неразличимы, яичники светло-желтые в мелких черных пятнышках; 4 – готовность к нересту: икринки крупные, их можно отделить одну от другой; 5 – нерест; 6 – половые продукты выметаны.

Для решения проблем динамики популяций необходимо знание возраста животных. До конца 70-х гг. прошлого века основным способом определения возраста амфибий являлся анализ кривых размерного распределения выбо-

рок (Залежский, 1938; Банников, 1940, 1948, 1950; Терентьев, 1950; Ивантер, 1968; Шварц, Ищенко, 1971; Белова, Костенко, 1976; Ищенко, 1979 и др.). Но, как верно отмечает ряд авторов (Смирин, 1972; Шалдыбин, 1976), дифференцировать возраст амфибий старше 5-6 лет способом построения вариационных кривых невозможно, т.к. пределы размеров разных возрастных групп сильно перекрывают друг друга. Непродолжительное время пытались определять возраст амфибий по весу хрусталика глаза (Копейн, Шукаева, 1968; Копейн, 1970; Bruggers, Jackson, 1974), однако этот метод признан недостоверным, так как, хотя вес хрусталика увеличивается с возрастом, эти значения перекрываются во всех группах, кроме сеголеток (Schroeder, Baskett, 1968; Шварц, Ищенко, 1971). А. Е. Гончаренко (1979) была предложена формула, позволяющая определять возраст амфибий в течение всей их жизни, но при этом вся жизнь земноводных сводится к 6-8 годам. В последующие годы всё большее число исследователей (Смирин, 1972, 1973, 1974, 1976, 1977, 1980; Мина, 1974; Шалдыбин, 1975, 1976; Боркин, Тихненко, 1979; Тертышников и др., 1979; Ляпков, Северцов, 1981) перешло к определению возраста земноводных по «регистрирующим структурам» (Мина, 1973). В нашей стране методика определения возраста амфибий по окрашенным срезам костей разработана Е. С. Клейненбергом и Э. М. Смиринной (1969) и успешно применяется специалистами в последние годы (Леденцов, 1990; Ляпков, Корнилова, 2007; Реминный, 2007; Матковский, 2012; Ляпков, Волонцевич, 2013 и др.). Однако в 70-е гг. прошлого века, когда был собран основной материал по земноводным региона, у этой методики было довольно много недостатков и её применение требовало специального и не всегда доступного оснащения (Руководство..., 1989).

М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976) показали, что абсолютный возраст амфибий можно определить, располагая дополнительными сведениями о возрасте хотя бы одной из размерных (возрастных) групп, выделяемых по кривой распределения. Подобные дополнительные сведения получают при мечении земноводных. Этот метод широко использовали отечественные и зарубежные учёные (Blair, 1960; Tarwid, 1961; Bellis, 1965; Dole, 1965; Frazer, 1966; Heusser, 1968a, 1968-1972; Гаранин, 1969, 1970б; Blankenhorn et al., 1969; Brown, Alkala, 1970; Hedeem, 1972; Briggs, 1978 и др.). Мы при определении возраста амфибий также за основу брали мечение и последующие возвраты меченых особей. Кроме этого, строили размерные и весовые ряды, следили за их изменением, как на протяжении отдельных сезонов активности, так и в течение изучаемых лет. Наиболее «чуткими» являются весовые ряды самцов в период нерестовых миграций. На них чётче выражены возрастные пики, «просматриваются» малочисленные генерации «неурожайных» лет. Наиболее результативно массовое мечение отдельных генераций и контроль их в течение последующих лет.

Роль земноводных в тропических цепях биоценозов и их практическое значение. Выявить роль земноводных в природе можно, только зная их биомассу

и биомассу потребляемой ими пищи. «Охотничьи угодья» амфибий – подстилка и травяной ярус. Земноводные – хищники, питающиеся, в основном, беспозвоночными. Основной материал по питанию собран в 1976-1978 гг. Плотность населения земноводных выясняли на 10 пробных площадках, заложенных в наиболее характерных биотопах. Рядом с этими площадками брали пробы беспозвоночных и отлавливали земноводных для изучения их питания. Для определения биомассы, качественного и количественного состава беспозвоночных, обитающих в верхнем слое подстилки и травяном ярусе, применяли биоценометр и сачок (Рихтер, 1950; Королькова, 1966; Адрианова, 1970; Фасулати, 1971; Иноземцев и др., 1980). Использовали биоценометр с квадратной рамой (31.5 см×31.5 см). Площадки закладывали по диагонали на расстоянии 20 м одну от другой. По внутренней стороне рамки ножом вырезали слой подстилки и полностью переносили его в полиэтиленовый мешок. Учёты проводили в июне – начале августа во всех изучаемых биотопах. Одновременно в каждом биотопе закладывали по 5-10 площадок. Учёт населения травы проводили методом кошения энтомологическим сачком. Применяли сачок с диаметром кольца 36 см. Полными обкосами пробных площадок выяснено, что при 100 взмахам сачком учитывается количество беспозвоночных, обитающих на площади 10 м². Собранные пробы фиксировали хлороформом. Всего взято 332 пробы. Разбор их проведён в лабораторных условиях. Пробы взвешивали на аптечных весах, разбирали по группам, определение проводили, в основном, до семейств, многочисленные и заметные формы (особенно жуков) до родов, видов (Плавильщиков, 1957; Хейсин, 1962; Мамаев и др., 1976; Воронцов, Мозолевская, 1978). Беспозвоночных измеряли, составляли контрольные коллекции, которые в дальнейшем использовали для определения состава пищевого комка у амфибий.

Содержимое желудков и кишечника земноводных фиксировали в 4% формалине или высушивали и хранили в бумажных пакетиках (Шалдыбин, 1974б; Жукова, 1976). До фиксации пищевой комков взвешивали. Для анализа пищевой комок переносили в чашку Петри с небольшим количеством воды и под бинокулярном при увеличении ×16 с помощью препаровальной иглы и глазного пинцета разбирали на фракции, по которым проводили определение.

Индекс наполненности желудка вычисляли по формуле, предложенной В. П. Терентьевым (1938):

$$И_n = 100P_n\% / P - P_n,$$

где $И_n$ – индекс наполненности желудка, P – общий вес животного, P_n – вес содержимого желудка (в сыром виде) в граммах. Всего просмотрено 955 желудков пяти видов бесхвостых амфибий.

Специально проведёнными исследованиями (Маркузе, 1964; Иноземцев, 1969; Второв, Перешкольник, 1973; Zimka, 1974; Растяпин, 1975) выяснено, что пищеварительный тракт земноводных освобождается от пищи через сут-

ки с небольшим, и суточная потребность в пище лягушек всех возрастов в 1.5 раза превышает вес содержимого полного желудка (Глазов, 1975). Средний вес пищевого комка определяли следующим образом. Выясняли среднюю длину и вес особей в данном биотопе. По нескольким особям с максимально наполненными желудками из разных размерных групп вычисляли средний индекс наполненности желудка. И затем по среднему индексу уточняли вес пищевого комка для «средней» особи. То есть, если средний индекс составил 8.3%, то средний вес пищевого комка равен вес «средней особи» $\times 8.3/100$.

Величину изъятия земноводными беспозвоночных вычисляли как соотношение биомассы пищевых объектов, изъятых земноводными с определённой площади, и общей биомассы беспозвоночных животных, обитающих на этой площади в доступных амфибиям ярусах.

Наличие избирательности в питании разных видов земноводных выражали показателем элективности (Ивлев, 1955):

$$E = \frac{b}{a} - \frac{a}{b} + a,$$

где E – показатель элективности, a – процент определённого вида или определённой группы беспозвоночных в пробах, взятых в природе; b – процент этих же животных в питании земноводных.

«Коэффициент полезности» амфибий вычисляли по формуле Б. А. Кравцова (1935):

$$K = \frac{p}{i} - \frac{i}{t},$$

где K – коэффициент полезности, p – число вредных животных в питании, i – число полезных животных, t – общее число съеденных животных.

Во время экспедиционных выездов по территории области (2010-2014 гг.) земноводных и пресмыкающихся отмечали на маршрутных учётах, проводимых по методике, предложенной Л. Г. Динесманом и М. Л. Калецкой (1952). Маршруты прокладывали в наиболее предпочтительных для животных местообитаниях. Ширина трансекты составляла 1.5 м, протяжённость 0.5-1.0 км в пределах одного биотопа. У пойманных амфибий определяли вид, возраст (сеголеток, годовик, взрослая особь), пол, измеряли морфологические показатели. Присутствие некоторых видов амфибий (краснобрюхая жерлянка, зелёная жаба, прудовая и озёрная лягушки) в водоёмах определяли методом аудиального учёта вокализирующих самцов по берегам водоёмов в период репродуктивной активности.

Для установления основных фенологических явлений, численности отдельных видов пресмыкающихся использовали метод маршрутного учёта. Постоянные маршруты были заложены в охранной зоне Окского заповедника в естественных биотопах: надпойменной террасе, пойме р. Пра, пойме р. Ока – притеррасье – надпойменной террасе. Их протяжённость составила от 1.9 до 7.0 км с шириной учётной полосы 2 м. Учёты проводили от появления рептилий после зимнего оцепенения до ухода их на зимовку. Всего

с маршрутными учётами ($n=87$) в сезоны активности 2010-2013 гг. пройдено 488.1 км. При этом отмечено 1679 экз. пресмыкающихся пяти видов (обыкновенный уж, обыкновенная гадюка, ломкая веретеница, прыткая ящерица, живородящая ящерица).

В период весенней и осенней миграции пресмыкающихся наблюдается массовая их гибель под колёсами автотранспорта (Антонюк, 2011а, 2013б). Метод мониторинга погибшей фауны на автодорогах отвечает требованиям стационарных исследований и может использоваться для многолетних наблюдений. Существует ряд работ, в которых оценивается гибель различных групп позвоночных и беспозвоночных животных под колёсами автотранспорта (Файзулин, 2004; Жукова, Пескова, 2007; Журавчак, 2009; Цветков, 2009; Хохлов и др., 2010). Для контроля гибели рептилий были выбраны два однокилометровых участка автодорог, проходящих по смешанному лесу в охранной зоне заповедника. Учёты проводили в апреле – мае и августе – сентябре в период миграционных перемещений животных. Ширина учётной полосы на маршрутах составляла от 6 до 9 м. Общая протяжённость маршрутов составила 237 км. Пересчёт гибели проводили на линейный километр. При этом учтено 1383 экз. рептилий четырёх видов (обыкновенный уж, обыкновенная гадюка, ломкая веретеница, прыткая ящерица). Для выяснения половой структуры популяции обыкновенного ужа проводили измерение погибших особей и вычисляли «индекс пола» по методу Б. Ф. Самариной (1975). У нетравмированных особей измеряли основные морфометрические показатели (L. – максимальная длина туловища; L. cd. – длина хвоста; Sq. – количество чешуй вокруг середины туловища, не считая хвоста; Ventr. – количество брюшных щитков, Scd. – число подхвостовых щитков).

Постоянным местом контроля над весенним пробуждением змей и их последней встречей являются развалины бывшего стеклозавода (возле управления заповедника в п. Брыкин Бор). Они представляют собой разветвлённую сеть подземных сооружений, в большинстве случаев обвалившихся. Обилие подземных убежищ привлекает сюда на зимовку большое количество ужей. За четыре года (2010-2013 гг.) здесь было учтено 1465 экз. ужа обыкновенного.

Кроме этого, фенологические наблюдения за рептилиями проводили на переходном болоте, расположенном на второй надпойменной террасе р. Пра на останцах зандров правобережья, окрестности которого являются местом зимовки многих видов пресмыкающихся. Этот участок не подвержен прямому воздействию весеннего половодья и зимнего паводка и имеет свой уникальный микроклимат, что выделяет его среди других подобных. Причиной тому являются условия места расположения – небольшое понижение на террасе, близкое расположение грунтовых вод. На северо-западном берегу переходного болота находится самое крупное из известных нам место зимовки обыкновенной гадюки. Здесь в 1996-1998 и 2010-2013 гг. проводили наблюдения за сроками весеннего пробуждения, изменением числа зимующих особей, цветовыми вариациями змей.

4. ОБЩИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗЕМНОВОДНЫХ РЕГИОНА

4.1. ВЕСЕННЕЕ ПОЯВЛЕНИЕ И НЕРЕСТОВЫЕ МИГРАЦИИ

Первые земноводные появляются с исчезновением остатков снега и оттаиванием почвы. Массовое пробуждение половозрелых особей остромордой лягушки, обоих видов тритонов и чесночницы отмечено с установлением максимальной суточной температуры в +10-+11°C. Почти одновременно с ними появляется серая жаба. С установлением температурного максимума в +15-+16°C пробуждаются взрослые особи жерлянки и неполовозрелые особи остромордой лягушки, чесночницы и тритонов. Последними после зимовки появляются прудовые лягушки и годовики жерлянок (табл. 4.1).

Таблица 4.1.

Сроки пробуждения земноводных поймы р. Ока в 1971-1980 гг.

Виды амфибий	Возрастная группа	Дата первой встречи		Дата массового появления	
		средняя	мин. – макс.	средняя	мин. – макс.
Остромордая лягушка	Взрослые	10.04	1-23.04	12.04	3-24.04
	Молодые	14.04	2-26.04	19.04	4.04-3.05
Гребенчатый тритон	Взрослые	11.04	3-21.04	13.04	4-23.04
	Молодые	21.04	3-28.04	21.04	5.04-3.05
Обыкновенный тритон	Взрослые	11.04	4-23.04	14.04	4-23.04
	Молодые	16.04	4.04-1.05	17.04	4.04-1.05
Обыкновенная чесночница	Взрослые	12.04	3-24.04	14.04	4-24.04
	Молодые	16.04	4-30.04	22.04	10.04-4.05
Серая жаба	Взрослые	14.04	4-28.04	15.04	5-28.04
	Молодые	30.04	-	30.04	26.04-8.05
Краснобрюхая жерлянка	Взрослые	16.04	7-26.04	19.04	9.04-3.05
	Молодые	19.04	10.04-4.05	28.04	12.04-10.05
Прудовая лягушка	Взрослые	17.04	4-29.04	24.04	9.04-8.05
	Молодые	24.04	10.04-7.05	30.04	11.04-12.05

Благодаря мечению установлено, что весенние миграционные пути земноводных постоянны, меченые особи повторно попадались в те же канавки, в которых были помечены (табл. 4.2, 4.3).

Таблица 4.2.

Сведения о повторных отловах меченых особей обыкновенной чесночницы окской поймы

№ метки	Пол	Дата		Место мечения и повторной поимки
		мечения	повторных поимок	
54	♂	10.04.1972	12.04.73;20.04.74;19.04.76;12.04.77	к.3
66	♂	10.04.1972	11.04.73; 20.04.74;19.04.76	к.2
404	♀	27.04.1972	20.04.74; 18.05.75; 19.04.74	к.1
67	♂	19.04.1976	12.04.77; 13.04.78	к.3
109	♂	19.04.1976	12.04.77; 27.04.78	к.3
124	♂	19.04.1976	11.04.77; 17.04.78	к.3
125	♂	19.04.1976	11.04.77; 16.04.78	к.3
150	♂	19.04.1976	12.04.77; 14.04.78	к.3
159	♂	19.04.1976	12.04.77; 13.04.78	к.3
190	♂	19.04.1976	19.04.78; 23.04.80	к.3
754	♂	28.04.1976	27.04.78; 29.04.80	к.1
2421	♂	10.04.1977	17.04.78; 26.04.80	к.2
2465	♂	15.04.1977	17.04.78; 26.04.80	к.2

* - приведена часть возвратов

Таблица 4.3.

Направленность и постоянство нерестовых миграционных путей прудовых лягушек в районе работ (по результатам мечения)*

Номер метки	Пол	Мечение		Повторные встречи					
		место	дата	1		2		3	
				место	дата	место	дата	место	дата
34	♂	К. 2	19.04.72	К. 2	21.04.72	К. 2	20.04.73	Б.С.	18.04.72
55	♀	К. 3	19.04.72	Б.Т.	2.05.75	-	-	-	-
86	♀	К. 1	20.04.72	К. 1	24.05.72	М.С.	12.05.75	М.С.	10.06.75
134	♀	К. 1	18.04.72	К. 1	27.05.72	-	-	-	-
216	♂	К. 1	28.04.72	К. 1	17.04.73	К. 1	4.05.73	-	-
313	♂	К. 2	19.04.76	Б. Т.	17.05.76	Б. Т.	27.05.78	-	-
322	♀	К. 1	27.04.76	К. 1	5.05.78	М.С.	24.05.78	-	-
479	♂	К. 2	20.04.73	К. 1	19.05.79	-	-	-	-
497	♂	К. 2	20.04.73	М.С.	14.05.73	-	-	-	-
678	♂	К. 2	5.05.73	К. 1	19.05.73	-	-	-	-
686	♂	М.С	5.05.73	К. 1	12.05.74	К. 1	30.05.74	-	-
868	♂	К. 8	19.05.73	Б.С.	4.05.77	Б.С.	24.05.78	-	-
876	♂	К. 2	20.05.73	К. 1	12.04.75	М.С.	5.05.75	-	-
884	♂	К. 1	6.05.76	К. 1	4.05.78	К. 1	30.04.80	-	-
1150	♂	К. 8	19.04.77	К. 1	5.05.78	М.С.	19.05.78	Б.С.	10.05.79
1201	♂	Б.С.	3.05.77	К. 1	11.05.78	М.С.	19.05.78	Б.С.	24.05.78
1329	♂	Б.С.	6.05.77	К. 1	11.05.78	М.С.	18.05.78	М.С.	19.05.78
1634	♂	М.С.	5.05.75	М.С.	21.05.78	К. 1	27.06.76	М.С.	19.05.76

* - приведена часть возвратов. Условные обозначения: к. – канавка, Б.С. – Большие Сады, М.С. – Малые Сады, Б.Т. – Большая Толпега, Д. – Дубовое

Первые земноводные появляются в дневные часы, так как в ночное время обычны заморозки. Однако с потеплением движение амфибий перемещается на утренние и вечерние часы. В первом потоке у большинства видов преобладают самцы, и лишь на 5-6 день их количество приближается к истинной доле в популяции (табл. 4.4). Понижение температуры вызывает замедление (или прекращение) миграций и увеличение в нерестовом потоке самцов.

Таблица 4.4.

Число самцов у бесхвостых амфибий в первые часы пробуждения вида (уловы канавками)

Виды амфибий	Самцов в первые дни пробуждения, %							Самцов в популяции, %
	1	2	3	4	5	6	7	
Остромордая лягушка	100	63.3	58.8	50.0	50.9	36.2	28.2	42.2
Обыкновенная чесночница	100	93.3	92.6	84.7	74.3	64.9	61.8	68.2
Краснобрюхая жерлянка	100	82.7	70.8	63.6	63.0	52.4	53.9	56.7

Первыми у всех видов появляются особи средних размеров. В последующие дни размерный ряд расширяется в обе стороны, главным образом за счёт впервые приступающих к размножению особей (табл. 4.5).

Таблица 4.5.

Сроки пробуждения половозрелых краснобрюхих жерлянок разных размерных групп (1977 г., уловы канавками)

Дата отлова	Самцы			Самки		
	длина тела, мм		число экз.	длина тела, мм		число экз.
	средняя	мин. – макс.		средняя	мин. – макс.	
11-14.04	48.8	46-52	4	-	-	-
15-16.04	50.6	43-58	29	46.0	-	1
18-20.04	49.6	35-55	319	47.6	42-54	169
21-30.04	44.1	30-55	249	44.6	33-54	230
11-30.04	47.4	30-58	601	45.8	33-54	400

Одной из первых пробуждается *остромордая лягушка*. Средняя дата первой её встречи в Окском заповеднике (10.04) совпадает с пробуждением вида в Центрально-Черноземном, Дарвинском и Волжско-Камском заповедниках (табл. 4.6).

Пробуждение *обыкновенной чесночницы* отмечается одним-двумя днями позднее, чем у остромордой лягушки. Основной поток проходит через повышенные песчаные участки. Зимовки расположены здесь же, как в углублениях на поверхности почвы, так и на ровных, не сильно задернелых участках на глубине 0.5-1 м. Число норок, остающихся после выхода вида на поверхность почвы после зимовки, на незадернелых участках достигало 36 на 1 м². Годовики появляются позднее взрослых примерно на полторы недели. Но в

холодные вёсны (1976, 1979, 1980 гг.), когда выход чесночниц задерживался, все возрастные группы отмечались почти одновременно.

Таблица 4.6.

Сравнительные сроки пробуждения земноводных в разных частях их ареалов

Место наблюдения, источник	Виды амфибий				
	остромордая лягушка	обыкновенная чесночница	серая жаба	краснобрюхая жерлянка	прудовая лягушка
Присамарье (Аврамова и др., 1976)	2-4.04	1-6.04	3-6.04	25.03-7.04	-
Беловежская Пуца (Банников, Белова, 1956)	6-8.04	-	28.04	-	-
Центрально-Черноземный заповедник (Елисеева, 1966)	10.04	конец 04	-	3-20.04	-
Дарвинский заповедник (Калецкая, 1953; Белова, 1978)	12-20.04 9.04	- 14.04	- 7.04	- -	- 30.04
Окский заповедник (наши данные)	12.04	14.04	15.04	19.04	24.04
Предкавказье (Красавцев, 1939а, б)	-	14.04	-	начало 04	-
Волжско-Камский заповедник (Шалдыбин, 1974б)	13.04	-	-	16.04	20.04
Курский край (Птушенко, 1934)	15.04	20.04	-	12.04	-
Средняя Волга (Попов и др., 1954)	19.04	22.04	-	24.04	29.04
Московская обл. (Залежский, 1938; Банников, 1957)	29.04 23.04	- -	- -	- -	6.05 6.05
Южное Зауралье (Топоркова, 1966)	конец 04	27.04	-	-	-

Серая жаба появляется при среднесуточной температуре воздуха +10°C. Первые половозрелые особи вида отмечены в среднем за десятилетие 14 апреля, массовое пробуждение – 15 апреля. Самцы и самки пробуждаются одновременно, неполовозрелые особи позднее примерно на две недели. Взрослые жабы подходят к нерестовым водоёмам с осени и здесь зимуют. Так, 18-20 апреля 1972 г. было помечено 25 жаб. Ни одна из них в течение сезона активности в районе мечения отмечена не была. И только в сентябре три из них (два самца и одна самка) пойманы теми же канавками, что и весной.

Средняя дата первой встречи половозрелых особей *краснобрюхой жерлянки* 16 апреля, массового появления – 19 апреля. Основное движение происходит в первую половину дня.

Половозрелые особи *прудовых лягушек* появляются позднее жерлянок на 1-5 дней. Неполовозрелые особи пробуждаются обычно позднее, но в отдельные годы одновременно со взрослыми особями (1980 г.) или даже раньше их (1973 г.). Основное движение проходит в первой половине дня.

Гребенчатого тритона отмечали после зимовки одним из первых. Это самый устойчивый по отношению к низким температурам европейский вид амфибий (Ивантер, 1975). Средняя дата массового появления вида за 10 лет – 13 апреля. Обычно пробуждение регистрировали одновременно с остромордыми лягушками или на следующий день после их первой встречи. Однако в 1973 г. тритон был отмечен на день раньше остромордой лягушки (соответственно 6 и 7 апреля).

Обыкновенный тритон пробуждается в среднем на день позже гребенчатого, обычно одновременно с чесночницей. Средняя дата массового появления – 14 апреля. Самцы и самки появляются одновременно, годовики – почти в одни сроки с взрослыми.

4.2. РАЗМНОЖЕНИЕ

Первой приступает к размножению *остромордая лягушка* (табл. 4.7). Брачное токование самцов этого вида напоминает бормотание тетеревов. Минимальный температурный порог, при котором они поют, – +7°C. Наивысшей силы крики достигают в 11-14 ч (максимальная инсоляция) и в 17-21 ч (самая тёплая вода), причём вечерний период активности выражен ярче. В годы, когда в дневные часы в связи с понижением температуры активность была приторможена, она смещалась на более позднее время. Брачные пары появлялись спустя 4-7 дней после массового пробуждения вида по достижении водой температуры +9-+10°C. В среднем за 10 лет первая брачная пара в районе работ отмечена 15 апреля, период массового размножения – 17-21 апреля. В других точках ареала сроки размножения вида следующие: в Центрально-Чернозёмном заповеднике – 17-22.04 (Елисеева, 1966), Беловежской Пуще – 11-12.04 (Банников, Белова, 1956), Дарвинском заповеднике начало размножения 16.04, массовый икромет – 19-22.04 (Калецкая, 1953; Белова, 1978), Волжско-Камском заповеднике – 17.04 (Шалдыбин, 1974б), Курском крае – 26.04 (Птушенко, 1934).

Первые лягушки появляются у северных берегов водоёмов, где раньше сходит лёд и прогревается вода. Здесь же отмечены первые кладки икры. Позднее икра появляется и на других участках, обычно в прибрежной полосе. Нерестовые участки постоянны или смещаются с годами на незначительное расстояние. Обычно кладки остромордой лягушки расположены на глубине 10-20 см и прикреплены к лежащим на дне сухим палочкам, листьям, вегетирующей и сухой растительности. Разбухая, икра всплывает. Однако, если она была прикреплена к вегетирующим растениям на глубине и в последующем уровень воды в водоёме не понижался, то «гроздь» икры так и оставались под водой.

Таблица 4.7.

Сроки размножения бесхвостых амфибий окской поймы (1971-1980 гг.)

Виды амфибий	Сроки прохождения отдельных фенофаз (среднее/мин. – макс.)				
	первый крик	массовое токование	первая пара	массовое размножение	последняя кладка
Остромордая лягушка	14.04	16-23.04	15.04	17-21.04	30.04
	5-27.04	7-30.04	7-27.04	8-30.04	19.04-6.05
Серая жаба	15.04	19-24.04	19.04	20-23.04	24.04
	7-28.04	8.04-2.05	9-29.04	9.04-3.05	18.04-3.05
Обыкновенная чесночница	16.04	18-30.04	21.04	22-28.04	10.05
	10-29.04	14.04-7.05	13.04-2.05	18.04-7.05	27.04-29.05
Краснобрюхая жерлянка	17.04	23.04-20.05	30.04	4-18.05	26.05
	8-27.04	16.04-30.05	20.04-7.05	24.04-30.05	19.05-2.06
Прудовая лягушка	20.04	4-24.05	8.05	10-22.04	2.06
	10.04-5.05	21.04-30.05	28.04-18.05	1-31.05	21.05-6.06

Икру откладывают большими скоплениями, что связано, в первую очередь, с тепловым режимом её развития. В период эмбрионального развития нередки случаи значительного понижения температуры. Причём неоднократно икра оказывалась под корочкой льда (1971, 1974, 1977, 1978 гг.). Однако её гибели при этом не происходило и даже более того: при низких температурах её выживаемость была выше, нежели в тёплые вёсны или в поздно отложенных кладках. Откладка икры значительными скоплениями, несомненно, факт положительный, так как внутри таких скоплений температура выше, чем в одиночных кладках и воде. В частности, 27 апреля 1977 г. в 11 ч 30 мин температура воды в Больших Садах составила +9 °С, внутри скопления – +12°С.

Нерест единовременный. Число икринок в 394 просчитанных кладках колебалось от 208 до 1355 штук. Среднее число икринок в одной кладке составило 622, что соответствует величине среднего комка остромордой лягушки (640 икринок) в Ильменском заповеднике (Щупак, Ищенко, 1968). Неоднократно отмечали комки непигментированной или слабо пигментированной икры. Первыми нерестятся уже размножавшиеся в прежние годы самки. Часть самок, впервые приступающих к размножению, запаздывала в нерестовые водоёмы. Их свежееотложенная икра встречалась примерно в течение двух недель после массового размножения вида. Обычно число икринок в этих кладках не превышало 400 штук.

В период размножения самцы остромордой лягушки нередко обхватывают самцов своего вида, представителей других видов земноводных – серых жаб, чесночниц, жерлянок, прудовых лягушек. В 1971 г. было поймано два голубых клубка, состоящих из 7 и 9 самцов остромордой лягушки и одной жабы, находящейся внутри клубка.

Средняя продолжительность массового размножения остромордой лягушки на участке составила 5-11, в среднем 6 дней, в одном водоёме – 3-4 дня. Если не было похолоданий, размножение проходило дружно. За 2-3 дня лягуш-

ки откладывали до 90% икры. Если же температура воды понижалась до +7°C и ниже, то размножение временно приостанавливалось, голосов не было слышно. Самцы из голубых становились лиловато-бурыми. Потепление вызывало новую волну размножения. Отметавшие икру самки сразу покидали водоём, оставаясь в сухие годы близ его берегов всё лето. Самцы задерживались до конца периода размножения. Часто их уход из водоёмов совпадал с появлением первых головастиков, т.к. они находились в них до 2-3 недель.

Серая жаба приступает к размножению почти одновременно с остромордой лягушкой, причём если последняя предпочитает открытые водоёмы, то серая жаба – затенённые. Средние сроки размножения вида в Окском заповеднике 20-23.04, в Присамарье – 9-15.04 (Аврамова и др., 1976), в Дарвинском заповеднике начало икрометания 26.04 (Белова, 1978), в Беловежской Пуще – 29.04-1.05 (Банников, Белова, 1956). Уже при +8°C раздавались голоса самцов, напоминающие крики гусей. Период наивысшей брачной активности приходился на самые тёплые дневные часы суток. Икрометание шло при температуре воды +9°C и выше. В благоприятные годы (отсутствие резких перепадов температуры, нормальный гидрологический режим) размножение проходило за 3-4 дня. Жабам свойственна привязанность к нерестовым водоёмам (табл. 4.8, 4.9).

Таблица 4.8.

Величина возврата помеченных в оз. Дубовое серых жаб (n=488) в последующие годы

Показатели	Величина возврата (%) после мечения через					
	1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
Среднее	28.3	20.4	16.8	10.5	5.9	3.0
Мин. – макс.	16.4-39.6	11.4-33.3	5.7-34.4	2.8-15.1	5.6-6.6	1.6-5.6

Таблица 4.9.

Привязанность серой жабы к нерестовому водоёму (оз. Дубовое) *

Номер метки	Пол	Дата мечения	Дата повторной поимки					
			1	2	3	4	5	6
6	♂	15.04.72	30.04.74	9.04.75	22.04.76	-	-	-
27	♂	15.04.72	16.04.73	26.04.74	20.04.76	24.04.76	15.04.77	-
52	♂	20.04.72	17.04.73	8.04.75	20.04.76	22.04.76	-	-
55	♂	20.04.72	21.04.72	9.04.75	24.04.76	-	-	-
65	♂	20.04.72	25.04.72	9.04.75	16.04.77	18.04.77	-	-
83	♂	21.04.72	30.04.74	9.04.75	19.04.76	20.04.76	24.04.76	-
144	♂	26.04.74	9.04.75	20.04.76	22.04.76	16.04.77	-	-
147	♂	26.04.74	9.04.75	24.04.76	15.04.77	19.04.78	30.04.79	27.04.80
150	♂	27.04.74	19.04.76	11.04.77	18.04.77	15.04.78	17.04.78	19.04.78
154	♂	30.04.74	9.04.75	20.04.76	22.04.76	24.04.76	-	-
161	♂	30.04.74	19.04.76	20.04.76	24.04.76	15.04.77	17.04.78	-
175	♂	30.04.74	9.04.75	24.04.76	15.04.77	17.04.78	3.05.79	-
184	♂	30.04.74	9.04.75	24.04.76	15.04.77	19.04.78	-	-
186	♂	30.04.78	17.04.78	18.04.78	30.04.79	2.05.79	-	-
200	♀	8.04.75	8.04.76	24.04.76	17.04.78	-	-	-

Продолжение таблицы 4.9.

201	♂	13.04.73	8.04.75	15.04.77	16.04.77	17.04.78	19.04.78	-
205	♂	13.04.73	20.04.76	22.04.76	15.04.77	18.04.77	30.04.79	-
231	♀	20.04.76	15.04.78	17.04.78	-	-	-	-
237	♂	20.04.76	24.04.76	16.04.77	19.04.78	2.05.79	-	-
238	♂	20.04.76	24.04.76	30.04.79	27.04.80	-	-	-
250	♂	20.04.76	22.04.76	18.04.77	19.04.78	30.04.79	3.05.79	-
293	♂	9.04.75	20.04.76	24.04.76	15.04.77	18.04.77	17.04.78	-
301	♀	9.04.75	24.04.76	14.04.78	-	-	-	-
302	♀	9.04.75	17.04.78	-	-	-	-	-
306	♂	9.04.75	20.04.76	24.04.76	15.04.77	18.04.77	-	-
307	♂	9.04.75	20.04.76	24.04.76	16.04.77	18.04.77	-	-
316	♂	9.04.75	22.04.76	24.04.76	15.04.77	16.04.77	-	-
376	♂	22.04.76	15.04.77	16.04.77	17.04.78	19.04.78	-	-
403	♂	11.04.77	15.04.77	18.04.77	17.04.78	19.04.78	3.05.79	-
419	♂	24.04.76	16.04.77	17.04.78	30.04.79	-	-	-
425	♀	24.04.76	15.04.78	17.04.78	30.04.79	-	-	-
428	♂	24.04.76	18.04.77	15.04.78	19.04.79	-	-	-
440	♂	24.04.76	16.04.77	18.04.78	30.04.79	2.05.79	27.04.80	-
464	♂	15.04.77	18.04.77	19.04.78	3.05.79	27.04.80	-	-
479	♂	16.04.77	30.04.79	2.05.79	27.04.80	-	-	-

* - приведена часть возвратов

Нерестовые водоёмы серой жабы – Дубовое и Большая Толпега. За годы работы отмечено лишь три случая перехода самцов из одного водоёма в другой. В обоих водоёмах есть постоянные нерестовые участки, расположенные у северо-западного берега. Их площадь 1.5-2.5 м². Глубина зависит от водности года и колеблется от 30 до 70 и более см. В маловодном 1973 г. икра в оз. Дубовое вообще не была отложена, хотя жабы в водоём приходили. Нерест единовременный. Самки сразу покидают водоём, самцы задерживаются до месяца (по возвратам меченных в 1976 г. особей – с 18 апреля по 15 мая).

Размерный состав размножающихся на оз. Дубовое самцов варьировал от 55.0 до 81.0 мм (средняя длина тела в разные годы от 69.6 до 73.8 мм), самок – от 68.0 до 93.0 (75.5-89.0) мм (рис. 4.1).

Неодновременность изменения средних размеров тела у размножающихся самцов и самок в разные годы (уменьшение у самцов на год раньше) связана с тем, что основное количество самцов созревает в возрасте двух лет, а самок – в трёхлетнем возрасте. В частности, самцы многочисленного поколения 1971 г. рождения (с длиной тела 57.5-60.0 мм) приступили к размножению в 1974 г., а самки (68.0-69.0 мм) только в 1975 г. То же с поколениями 1974 и 1976 гг. рождения.

Первыми в нерестовый водоём приходили более сильные физиологически особи средних размеров. В последующие дни происходило расширение размерного ряда, главным образом за счёт впервые приступающих к размножению особей (табл. 4.10).

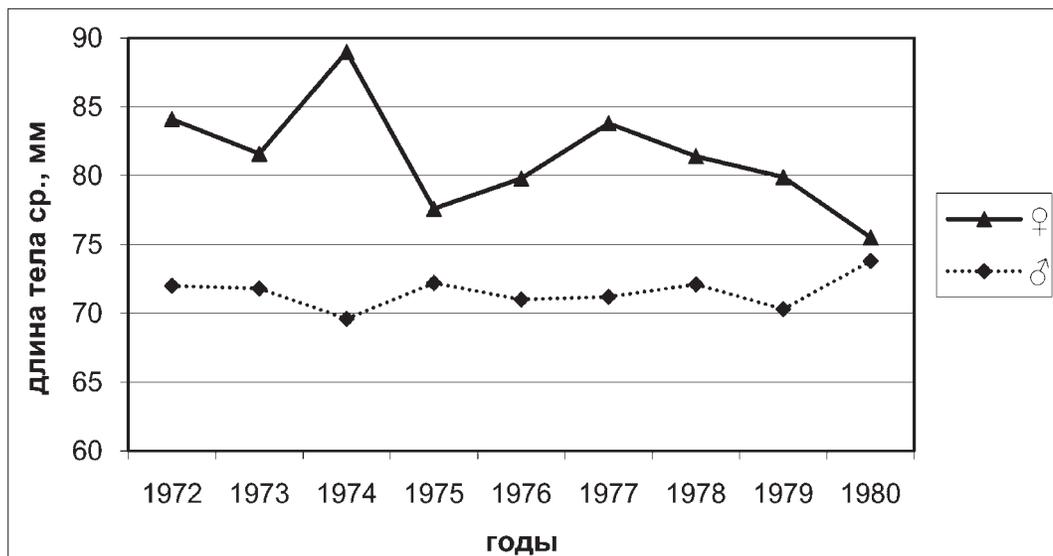


Рис. 4.1. Средняя длина тела размножающихся самцов (n=573) и самок (n=116) серой жабы в оз. Дубовое в 1972-1980 гг.

Таблица 4.10.

Изменение размерного состава серой жабы в течение сезона размножения

(оз. Дубовое, 1976 г.)

Показатели	Самцы			Самки		
	20.04	22.04	24.04	20.04	22.04	24.04
Длина тела, мм средняя	72.1	72.1	70.9	80.8	77.8	80.2
мин. – макс.	60-80	55-81	55-80	76-86	73-83	75-91
Число экз.	36	28	59	6	9	26

Для суждения о размерном составе брачных пар серой жабы были промерены партнеры 97 пар (табл. 4.11).

Самый мелкий самец (58.0 мм) был отмечен в паре с самкой длиной 83.0 мм. Самая мелкая спаренная самка имела длину тела 67.5 мм (с самцом длиной 69.0 мм). Основу размножающихся особей составляли самцы длиной 70.1-75.0 мм (48.5%) и самки длиной 75.1-85.0 мм (67.0%). Практически все половозрелые самки принимали участие в размножении вследствие значительного преобладания самцов на водоёмах. У самцов наиболее активно участвовали в размножении особи длиной 70.1-75.0 мм. Старых, и особенно молодых, особей вытесняли физиологически более сильные (табл. 4.12). В Оксфорде (Англия) 38.5% самцов были оттеснены от самок более крупными самцами (Davies, Halliday, 1978). В оз. Дубовое в 1976 г. эта величина для самцов длиной 55.0-65.0 мм составила 55.6%. Неоднократно отмечали серых жаб в паре с лягушками (озёрной, прудовой, остромордой), чесночницей.

Таблица 4.11.

Размерный состав брачных пар серой жабы, % (97 пар)

Длина тела самок, мм	Длина тела самцов, мм					
	58.0-60.0	60.1-65.0	65.1-70.0	70.1-75.0	75.1-81.0	58.0-81.0
67.5-70.0	-	-	2.1	-	-	2.1
70.1-75.0	-	1.0	5.2	9.3	2.1	17.6
75.1-80.0	-	-	8.2	19.6	9.3	37.1
80.1-85.0	1.0	2.1	7.2	13.4	6.2	29.9
85.1-90.0	-	1.0	1.0	6.2	3.1	11.3
90.1-96.0	-	-	1.0	-	1.0	2.0
67.5-96.0	1.0	4.1	24.7	48.5	21.7	100.0

Таблица 4.12.

Соотношение присутствующих на нерестовых водоёмах и участвующих в размножении самцов серой жабы разных размерных групп (оз. Дубовое, 1976 г.)

Показатели	Длина тела, мм					
	55.0-60.0	60.1-65.0	65.1-70.0	70.1-75.0	75.1-81.0	55.0-81.0
Число в водоёме:						
абс.	6	6	37	41	33	123
%	4.9	4.9	30.1	33.3	26.8	100.0
Число в парах						
абс.	1	1	13	20	11	46
%	2.2	2.2	28.2	43.5	23.9	100.0

Обыкновенная чесночница появляется в водоёмах через 2-3 дня после остромордой лягушки. Голосовая активность никогда не бывает так ярко выражена, как у лягушек и жерлянок. Чесночницы негромко «токают», находясь на дне водоёмов. В течение суток усиление и ослабление голосовой активности совпадает с таковой у остромордой лягушки. Первая икра появляется при температуре воды +11°C. Период размножения растянут. Первые самки откладывают икру вместе с остромордыми лягушками, последние – с прудовыми и жерлянками. Объясняется это неодновременностью подхода самок к водоёмам (разобщённость зимовальных убежищ). Средние сроки размножения 22-28 апреля. В Присамарье пик яйцекладки приходился на 8-14 апреля, в Дарвинском заповеднике начало икрометания 4 мая (Аврамова и др., 1976; Белова, 1978). Отдельные особи с икрой и свежееотложенные «шнуры» икры встречаются до конца мая. Способы прикрепления икры различны (рис. 4.2). Длина «шнуров» икры от 15 до 50 см, единично до 90 см. Концы «шнура» обычно свободны, не прикреплены, чаще обкручены вокруг осоки и других растений. Обычно расположены на глубине 40-70 см. Концентрация отложенной икры бывает очень высокой. В частности, в мелководный 1973 г. в оз. Большая Толпега в прибрежной полосе на 1 м² приходилось до 15-17 «шнуров». Если икра, расположенная близ поверхности воды, оказывается под корочкой

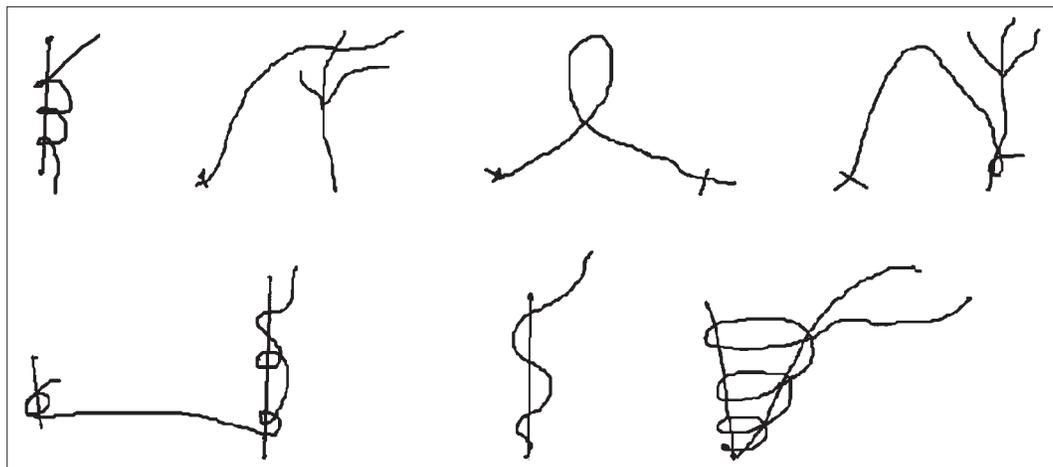


Рис. 4.2. Способы прикрепления кладок икры обыкновенной чесночницы

льда, она гибнет. В общем, за исключением гибели подо льдом и обсыхания, гибель икринок в кладке не превышала 10.0%.

Часто чесночницы гибли в объятиях лягушек. Нередко самцы чесночниц образовывали пары с самцами серой жабы. Регулярно отмечали клубки из нескольких самцов чесночниц. В частности, 30 апреля 1972 г. в 10 ч. утра при температуре воды +12°C на мелководье был встречен клубок из 30 самцов чесночницы с длиной тела от 44.0 до 57.0 мм. В брачных парах (n=16) средняя длина тела самцов составила 47.7 мм, самок – 55.6 мм.

Нижний термальный порог голосовой активности *краснобрюхой жерлянки* – +9°C. Максимальная брачная активность приходится на вечерние часы (19-22 ч), постепенно затухает ночью и сменяется полным покоем до 6-7 ч утра. Первая икра отмечена при температуре +15°C. Средний срок массового размножения – 4-18 мая. Нерест у жерлянок порционный и выражается не только в том, что самка за один вечер откладывает несколько отдельных «бочонков» икры, но и в том, что каждый год на протяжении периода размножения вида существует, по крайней мере, два срока откладки икры.

От массового появления вида до начала размножения, в зависимости от погодных условий, проходит от 3 до 26, в среднем 13-14 дней. Во время размножения жерлянки довольно равномерно распределяются по акватории водоёмов. Самцы даже во время токования очень осторожны. Приблизиться к ним можно было только во время песни. Во время вокализации размеры самцов увеличиваются. Самцы, ведущие в хоре, всегда крупнее. 3-6 мая 1977 г. во время размножения вида в Больших Садах было отловлено, промерено и взвешено 150 жерлянок (как пар, так и токующих самцов). В последующие годы их отлавливали как в Больших Садах, так и на переходах к нерестовым водоёмам (табл. 4.13).

Таблица 4.13.

**Размерные показатели краснобрюхих жерлянок в пик нереста (1977 г.)
и в обычном состоянии (по индивидуальным возвратам)**

Показатели	Самцы			Самки		
	1977	1978	1979	1977	1978	1979
Длина тела, мм						
средняя	56.6	49.8	52.0	48.0	49.7	51.0
мин. – макс.	53-62	45-58	51-53	46-50	48-51	-
Вес тела, г						
средний	12.9	6.8	8.4	7.2	6.8	6.5
мин. – макс.	10.0-17.7	5.7-8.3	7.5-9.3	5.7-8.9	6.1-8.0	-
Число экз.	8	6	2	4	3	1

Чем старше самец, тем значительнее была метаморфоза. Так, например, самец №152 в мае 1977 г. во время размножения имел длину тела 62 мм и вес 17.7 г, а на следующий год, пойманный на подходе к нерестовому водоёму, – 58 мм и 8.3 г; самец №2530 – 58 мм и 13.2 г, на следующий год 50 мм и вес 5.7 г; самец №2527 весной 1977 г. – 57 мм и 13.7 г, а в 1979 г. – 53 мм и 7.5 г. У молодых самцов таких изменений не происходило. Молодой самец №2416, тоже пойманный в мае 1977 г. в пик размножения представителей вида, имел длину тела 42 мм и вес 4.8 г, а на следующий год – 47 мм и 6.1 г.

Для суждения о размерном соотношении особей в брачных парах было промерено 118 пар жерлянок (табл. 4.14). Самая мелкая отмеченная в паре самка имела длину тела 36 мм (в паре с самцом длиной 54 мм), самый мелкий самец – 35 мм (с самкой длиной 38 мм). Наиболее многочисленная группа – самцы длиной 46-55 мм (65.9%) и самки – 46-50 мм (54.9%).

Таблица 4.14.

Размерный состав спаренных особей краснобрюхой жерлянки (118 пар), %

Длина тела самок, мм	Длина тела самцов, мм					
	35-40	41-45	46-50	51-55	56-60	35-60
36-40	0.9	1.7	2.5	1.7	0.9	7.7
41-45	0.9	3.4	5.9	5.9	1.7	17.8
46-50	0.9	3.4	15.2	22.8	12.6	54.9
51-55	0.9	1.7	4.2	6.8	4.2	17.8
56-57	-	-	-	0.9	0.9	1.8
36-57	3.6	10.2	27.8	38.1	20.3	100.0

Кладки икры представляют собой довольно компактные «бочонки» высотой 20-30 мм и диаметром 10-13 мм, прикрепляемые чаще к вегетирующим растениям (осока, рдест и т.п.) как на глубине, так и в прибрежной зоне. На 1 м² обычно приходилось 1-2 кладки. Иногда на одном стебельке было прикреплено одновременно 2-3 кладки. Также отмечены случаи, когда на одном растении сверху был прикреплен «бочонок» жерлянки, а ниже – «шнур» чесночницы. В одной кладке в среднем насчитывали 37 (4-104) икринок (n=186). В первых кладках икра крупнее. Остаточные кладки были отложены комочками по 9-10 икринок, потеряв форму «бочонка». Последние кладки икры жерлянки отмечены в конце мая – начале июня. В других частях ареала размножение вида

затягивалось до середины (Гаранин, 1971б) – конца лета (Лас, 1961; Madej, 1973). У взрослых жерлянок, покидающих в конце мая – начале июня нерестовые водоёмы, отмечены остатки икры 4 стадии зрелости.

Прудовая лягушка приступает к размножению последней. Первый крик самца в среднем за десятилетие (1971-1980 гг.) был зафиксирован 20 апреля. Одиночные крики отмечали при температуре воды +9.5°C, но хоровой активности вид достигал лишь при +16-+17°C. В дни массового размножения максимальная активность приходилась на ночные часы (22-3 час): на водоёмах стоял неумолкающий «треск» прудовых лягушек. В эти дни они не замолкали ни на час, хотя интенсивность криков значительно ослабевала в дневное время. Первая пара и икра отмечены при температуре воды +15-+16°C. Общая, средняя за десятилетие, продолжительность периода размножения – 10-22 мая. Внутри этого промежутка времени существуют периоды затишья и вспышек брачной активности. В общем, за период размножения таких вспышек отмечается не менее двух. Так, в 1973 г. пики в размножении вида были отмечены 4-6 и 15-19 мая; в 1976 г. – 1-5 и 24-27 мая; в 1977 г. – 1-5 и 12-15 мая; в 1979 г. – 7-8, 11-14 и 20-23 мая; в 1980 г. – 12-13 и 27-31 мая. Последняя кладка отмечена 6 июня.

Мечением установлена привязанность вида к нерестовым водоёмам (рис. 4.3).

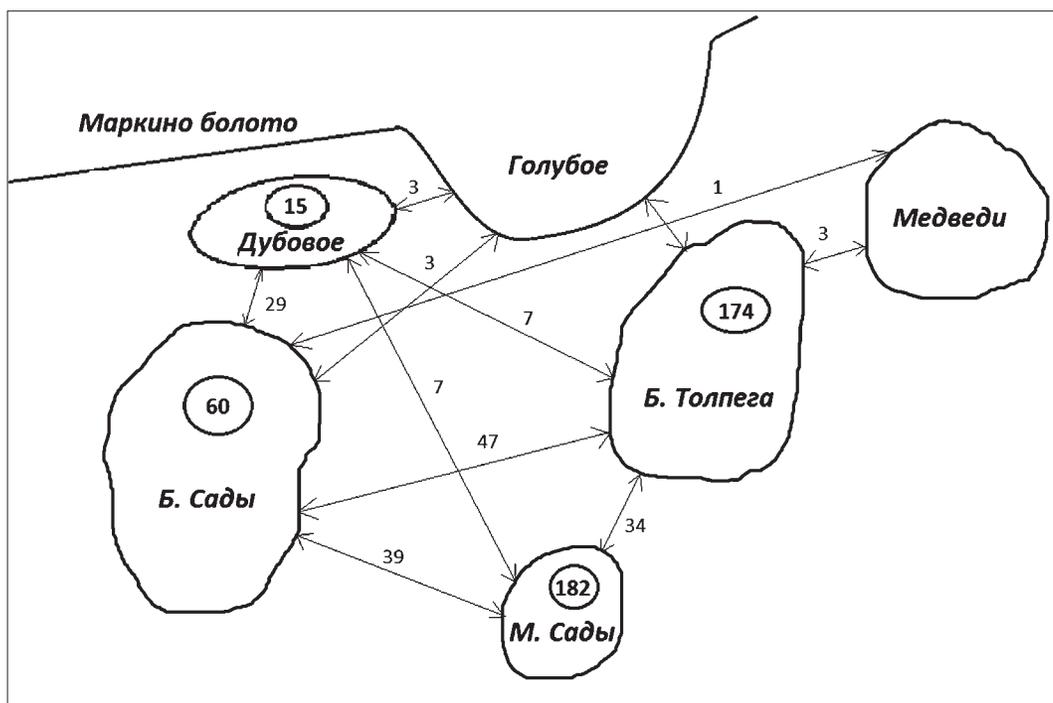


Рис. 4.3. Привязанность прудовой лягушки к нерестовым водоёмам в районе работ (по результатам индивидуального мечения)

Ⓜ – число повторных встреч в одном водоёме
 <—> – число повторных встреч в разных водоёмах

Таблица 4.14.

Привязанность прудовой лягушки к нерестовым водоёмам

№ метки	Пол	Водоём	Дата мечения	Дата повторной поимки							
				1	2	3	4	5	6	7	
687	♂	М. Сады	5.05.73	5.05.75	12.05.76	2.06.76	-	-	-	-	-
714	♂	Б. Толпега	5.05.73	12.04.75	27.05.76	-	-	-	-	-	-
1211	♂	Б. Сады	3.05.77	24.05.78	4.05.79	10.05.79	-	-	-	-	-
1617	♂	М. Сады	5.05.75	21.05.75	19.05.76	26.05.76	19.05.78	-	-	-	-
1624	♂	М. Сады	5.05.75	19.05.75	6.05.76	27.05.76	2.06.76	18.05.78	19.05.78	-	-
1635	♂	М. Сады	5.05.75	7.05.75	12.05.75	19.05.75	2.06.76	18.05.78	19.05.78	29.05.80	-
1648	♂	М. Сады	5.05.75	7.05.75	12.05.75	21.05.75	19.05.76	11.05.78	19.05.78	-	-
1676	♂	М. Сады	7.05.75	12.05.75	19.05.75	2.06.76	10.05.78	18.05.78	24.05.78	-	-
1741	♂	М. Сады	12.05.75	14.05.75	21.05.75	19.05.78	29.05.80	-	-	-	-
2005	♂	М. Сады	19.05.75	27.05.76	26.05.80	-	-	-	-	-	-
2036	♂	Б. Толпега	19.05.75	17.05.76	18.05.76	16.05.79	-	-	-	-	-
2178	♂	Дубовое	21.05.75	14.04.77	25.05.78	-	-	-	-	-	-
2188	♂	Б. Толпега	22.05.75	10.06.75	17.05.76	20.05.76	2.06.76	-	-	-	-

Из 609 повторных встреч прудовых лягушек в нерестовых водоёмах 431 (70.8%) составили особи, не поменявшие водоёма. Многих прудовых лягушек отмечали в одном водоёме в течение 3-5 последующих лет (табл. 4.14).

В многоводные годы Большие Сады являлись основным нерестовым водоёмом. Однако в некоторые годы в Больших Садах практически не было воды (1972, 1975, 1976, мало в 1978 и 1980 гг.). В такие сезоны лягушки перемещались в ближайшие нерестовые водоёмы – Малые Сады, Большую Толпегу, Дубовое. Но и в годы с благоприятным водным режимом части самцов было свойственно посещение за один сезон нескольких нерестовых водоёмов (табл. 4.15).

Таблица 4.15.

Смена самцами прудовой лягушки нерестовых водоёмов

Номер	Дата и место встречи меченых особей							
	1		2		3		4	
	Дата	Место	Дата	Место	Дата	Место	Дата	Место
353	21.05.75	Д*	27.05.76	М.С.	6.05.77	Б.С.	18.05.78	М.С.
1010	24.05.76	Б.Т.	25.05.76	М.	4.05.79	Б.С.	-	-
1013	25.05.76	М.	5.05.77	Б.С.	7.05.79	Г.	-	-
1061	27.05.76	Б.Т.	4.05.76	Б.С.	18.05.78	М.С.	-	-
1172	3.05.77	Б.С.	11.05.77	Б.Т.	25.05.78	Д.	-	-
1214	3.05.77	Б.С.	6.05.77	Б.С.	12.05.77	Г.	-	-
1377	6.05.77	Б.С.	23.05.78	Б.С.	25.05.78	Д.	-	-
1748	13.05.75	Д.	19.05.76	М.С.	25.06.76	М.С.	23.05.78	Б.С.
1841	13.05.75	Б.Т.	26.05.76	М.С.	40.5.78	Б.С.	19.05.78	М.С.
1862	13.05.75	Б.Т.	25.05.76	М.	4.05.78	Б.С.	-	-
1877	13.05.75	Д.	4.05.77	Б.С.	12.05.77	Г.	5.05.79	Б.С.
1902	14.05.75	Б.Т.	4.05.77	Б.С.	19.05.78	М.С.	-	-
1919	14.05.75	Б.Т.	25.05.76	М.	12.05.77	Г.	-	-
2124	18.05.75	Д.	6.05.77	Б.С.	12.05.77	Г.	5.05.79	Б.С.
2184	19.05.75	М.С.	21.05.75	Д.	2.06.76	М.С.	-	-

*Д. – Дубовое, М.С. – Малые Сады, Б.С. – Большие Сады, Г. – Голубое, М. – Медведи

Для определения степени привязанности вида к определённому водоёму мы несколько раз переносили меченых земноводных из одного нерестового водоёма в другой. 14 мая 1975 г. 40 прудовых лягушек было перенесено из Большой Толпеги в Дубовое (500 м), 22 мая 1975 г. 25 лягушек – из Большой Толпеги в Малые Сады. 27.8% прудовых лягушек вернулись в исходный водоём в этот же год и 50.0% на следующий год (табл. 4.16).

Таблица 4.16.

Результаты переноса меченых прудовых лягушек из одного нерестового водоёма в другой

Год	Повторная встреча в водоёме, %			Число экз.
	исходном	переноса	новом	
переноса	27.8	66.7	5.5	18
следующий после переноса	50.0	25.0	25.0	12

12-22 мая 1975 г. было помечено 528 прудовых лягушек: в Большой Толпеге (331 экз.), Малых Садах (124) и Дубовом (73 экз.). Распределение их по водоёмам в год мечения и на следующий год приведено в табл. 4.17.

Таблица 4.17.

Степень привязанности прудовых лягушек к разным нерестовым водоёмам

Показатели	Большая Толпега		Малые Сады		Дубовое	
	1975	1976	1975	1976	1975	1976
Встреча меченых особей:						
в исходном водоёме	95.7	91.2	95.8	73.6	100.0	-
в другом водоёме	4.3	8.8	4.2	26.7	-	100.0
Число экз.	47	34	24	15	6	3

Среди контролируемых озёр Большая Толпега относится к числу водоёмов с наиболее постоянным водным режимом. Очевидно, этим объясняется большая привязанность к этому водоёму обитающих в нем лягушек.

Прудовые лягушки откладывают икру на разных глубинах в зависимости от экологических условий в нерестовых водоёмах. Обычно вымётывают икру на мелководье (20-40 см), прикрепляя комки к вегетирующим и отмершим растениям (рдест, роголистник, жерушник земноводный, осока и т.п.), сухим веткам ивы, палкам, погруженным в воду. В довольно маловодный 1978 г. в Малых Садах пары прудовых лягушек откладывали икру на дне, чуть зарывшись в дубовые листья. Число икринок в комках (n=82) составило от 15 до 285 (в среднем 115).

Размерный состав прудовых лягушек в одном водоёме в течение периода размножения изменялся незначительно (табл. 4.18).

Таблица 4.18.

Изменение размерного состава прудовых лягушек в нерестовом водоёме в течение сезона размножения (Большая Толпега, 1976)

Размерные показатели	Самцы			Самки	
	17-18.05	27.05	2.06	17-18.05	2.06
Длина тела, мм					
средняя	62.0	61.6	61.6	69.5	70.6
мин. – макс.	56.5-72.0	58.0-67.5	57.5-67.0	64.0-75.4	65.0-74.0
Вес тела, г					
средний	20.8	19.5	20.2	30.2	32.2
мин. – макс.	16.5-28.7	14.8-26.3	16.3-27.5	21.5-43.5	27.1-36.0
Число экз.	101	65	55	33	4

В разных водоёмах размерный состав самцов различался (табл. 4.19).

Таблица 4.19.

Размерный состав самцов прудовой лягушки в нерестовых водоёмах (1976 г.)

Показатели	Дубовое	Малые Сады	Большая Толпега	Медведи
Длина тела, мм				
средняя	57.8	61.6	62.1	61.1
мин. – макс.	53.5-63.0	55.0-67.5	56.5-72.0	54.5-65.0
Вес тела, г				
средний	16.3	19.3	20.2	19.0
мин. – макс.	12.7-21.6	13.3-23.0	14.8-28.7	12.6-23.5
Число экз.	32	83	252	18

Более мелкие особи оставались в ближайшем к району зимовок водоёме – оз. Дубовое.

Самые мелкие самцы, отмеченные в брачных парах, имели длину тела 54.0 мм (в парах с самками 71.0 и 72.0 мм), самая мелкая самка – 58.0 мм (в паре с самцом 65.0 мм). Основу размножающихся особей составили самцы длиной 58.1-64.0 мм (62.7%) и самки длиной 66.1-74.0 мм (62.3%) (табл. 4.20).

Таблица 4.20.

Размерный состав спаренных особей прудовой лягушки, % (n=45)

Длина тела самок, мм	Длина тела самцов, мм						Всего
	54.0- 56.0	56.1- 58.0	58.1- 60.0	60.1- 62.0	62.1- 64.0	64.1- 67.0	
58.0-62.0	-	-	4.4	-	-	2.2	6.6
62.1-66.0	-	2.2	-	4.5	-	-	6.7
66.1-70.0	2.2	-	11.1	2.2	8.9	2.2	26.6
70.1-74.0	6.7	4.5	6.7	6.7	8.9	2.2	35.7
74.1-78.0	-	6.7	-	2.2	2.2	6.7	17.8
78.1-81.0	-	-	-	-	4.4	2.2	6.6

Оба вида тритонов появляются в водоёмах одновременно с остромордыми лягушками. Период их размножения растянут. Откладывающие икру пары *гребенчатого тритона* были отмечены в одно время с размножающимися чесночницами (24.04.1972 г. в 16.00; 30.04.1972 г. с самки тритона было снято три самца чесночницы), жерлянками (24.05.1976 г. при температуре воды +22°C), обыкновенной гадюкой (21.04.1975 г. в 12 ч 35 мин при температуре воды +12.5°C у берега, спаренные гадюки рядом на берегу). Со второй половины июня у большинства самцов исчезают вторичные половые признаки: тело становится бурым, гребень едва выдается над поверхностью спины, перламутровая полоса на хвосте становится почти незаметной. В конце июня у самок отмечена резорбция яиц. Взрослые особи покидают водоём в июле – начале августа.

У *обыкновенного тритона*, как и у *гребенчатого*, пары, откладывающие икру, встречались одновременно с размножающимися чесночницами

(7.05.1975 г. в 16.30 при температуре воды 24.5°C), жерлянками и прудовыми лягушками (14.05.1976 г. в 18.00 при температуре воды 20.5°C). Взрослые особи покидают водоём в конце июня – июле, часто с первыми сеголетками.

4.3. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ. МЕТАМОРФОЗ

Продолжительность эмбрионального и личиночного развития земноводных определяется, в первую очередь, температурой лета. Так, в 1975 и 1976 гг., близких по водному режиму, но резко отличающихся по температурным показателям, суммы ежемесячных майско-июльских температур отличались в 1.3 раза, соответственно и продолжительность развития амфибий от откладки яиц до метаморфоза отличалась у разных видов в 1.2-1.4 раза.

Первой завершает метаморфоз *остромордая лягушка* (табл. 4.21).

Таблица 4.21.

Сроки массового появления сеголеток и продолжительность метаморфического развития амфибий поймы р. Ока в 1970-1980 гг.

Виды амфибий	Дата массового появления сеголеток		Общее развитие, дней	
	средняя	мин. – макс.	среднее	мин. – макс.
Остромордая лягушка	22.06	8.06-25.07	63	47-87
Серая жаба	8.07	24.06-24.07	66	64-84
Обыкновенная чесночница	15.07	6.07-16.09	84	63-119
Обыкновенный тритон	16.07	23.06-6.08	67	52-97
Краснобрюхая жерлянка	17.07	27.06-25.07	70	61-78
Прудовая лягушка	20.07	1.07-19.08	72	55-86
Гребенчатый тритон	1.08	9.07-16.08	98	80-120

Первые её сеголетки появлялись в среднем 16 (2-30) июня, массовый выход приходился на 22 июня (8 июня – 25 июля). Из одного водоёма выход лягушек затягивался на 5-23 дня, на участке длился более месяца (табл. 4.22).

Таблица 4.22.

Сроки и продолжительность выхода сеголеток остромордой лягушки из контролируемых водоёмов

Годы	Сроки выхода сеголеток		
	Большая Толнега	Малые Сады	Дубовое
1976	29.06-15.07	29.06-15.07	20.07-1.08
1978	2.07-9.07	18.06-10.07	12.07-19.07

Выход сеголеток из водоёма, в котором они появлялись первыми, обычно растягивался на большее время (Малые Сады: 1976 г. – 17 дней, 1978 г. – 23 дня), нежели в водоёме, где развитие личинок длилось дольше (Дубовое: 1976 г. – 12 дней, 1978 г. – 8 дней). Длина тела метаморфизирующих сеголеток составила от 13 до 19 мм, вес – от 0.3 до 0.75 г. К зимовке длина тела дости-

гала 23-33 мм, вес – 1.0-2.5 г. Сеголетки, вышедшие из водоёмов в первом потоке, крупнее (Большая Толпега – 17 мм, Малые Сады – 15 мм, Дубовое – 17 мм), чем особи, позднее завершавшие метаморфоз (соответственно, 13, 13 и 15 мм). Продолжительность периода эмбрионального развития остромордой лягушки составила 6-19 (в среднем 11) дней, личиночного – от 40 до 75, в среднем 52 дня. В разных частях ареала продолжительность общего развития вида колеблется от 56 до 84 дней (Топоркова, 1966; Щупак, 1970б; Шварц, Ищенко, 1971; Ивантер, 1975; Аврамова и др., 1976; Белова, 1978; Белимов, Седалищев, 1979; Яковлев, 1979; Kowalewski, 1979).

Средняя продолжительность эмбрионального развития *обыкновенной чесночницы* равнялась 8 (5-11) дням, личиночного – 76 (56-96) дням. Была выявлена прямая зависимость между погодными условиями года и продолжительностью развития вида. Самый короткий период метаморфического развития чесночницы (63 дня) был отмечен в 1979 г. – самом тёплом (сумма среднемесячных температур воздуха составила 33.6°C) и самом сухом (сумма осадков 43.4 мм) по майско-июньским показателям году. Головастики чесночницы вначале малозаметны, скрываются на глубине. Начиная с 26 стадии развития, концентрируются на участках с хорошо прогреваемой солнцем водой (незаросшие илистые мелководья; в слое воды, расположенном над полегшей прошлогодней травой и т.п.). Максимальная отмеченная длина головастиков в окской пойме составила 54-106 мм (вес 20.7 г).

Средняя дата массового появления сеголеток чесночницы 15 июля. Массовый выход длился в среднем 10-15 дней. Разница в сроках от первой встречи до массового появления сеголеток достигала 17 дней. Средняя продолжительность личиночного развития (76 дней) ниже приводимой А. Г. Банниковым и М. Н. Денисовой (1956) – 90-100 дней, что объясняется, очевидно, мелководностью и лучшей прогреваемостью водоёмов на изучаемом участке. Однако и в Окском заповеднике в годы с дождливым и прохладным, многоводным летом продолжительность развития чесночницы, особенно в лесных водоёмах, затягивалась. Сеголетки чесночницы, завершавшие метаморфоз в сентябре – октябре, обычно были мельче особей, проходящих развитие в нормальные сроки (соответственно средняя длина тела 25 и 33-38 мм), часто с аномальными конечностями. Зимовка личинок в районе работ невозможна вследствие промерзания водоёмов.

В других частях ареала продолжительность развития вида следующая: в Южном Зауралье – не более 80-90 дней (Топоркова, 1966); в Курганской области – 90-110 дней (Топоркова, Менщиков, 1974); на Украине метаморфоз завершался через 4-4.5 месяца (Тарашук, 1959; Котенко, 1977), однако в степном Приднепровье выход сеголеток, как и в пойме р. Ока, проходил в середине июля (Константинова, 1977); в Полесье метаморфоз длился 76-81 день, а в более глубоких водоёмах до 110 и более дней (Заброда, Ильенко, 1981).

Средняя длина тела завершивших метаморфоз сеголеток составила 35 (26-44) мм, вес – 4.3 (2.8-6.3) г. В Курганской области сеголетки имели длину

тела 21-33 мм (Топоркова, Менщиков, 1974), в Северной Германии – до 30 мм (Filitz, 1967). В экспериментальных условиях выяснено, что при повышении плотности населения личинок обыкновенной чесночницы происходит ускорение их развития и уменьшение размеров (Иванова, 1972).

Серая жаба присутствовала ежегодно весной на нерестовых водоёмах, но выход сеголеток отмечали лишь в 1971, 1973 и 1974 гг. В 1972, 1975, 1976, 1978 и 1979 гг. были отмечена икра и массовый выход личинок, но они погибали до появления зачатков задних конечностей, что связано, очевидно, с повышением кислотности воды в нерестовых водоёмах до 5.8. В литературе имеются указания на токсичность кислой болотной воды для земноводных и их личинок (Hagstron, 1977; Saber, Dunson, 1978). В частности, оптимум рН среды для головастиков травяной лягушки лежит между 7.1 и 7.7 и изменение кислотности начинает сказываться на выживаемости при рН больше 8.4 и меньше 6.0 (Северцов, Сурова, 1979). Средняя продолжительность эмбрионального развития вида в окской пойме составила 12 (8-20) дней, общего – 66 (64-84) дней. В других частях ареала продолжительность метаморфоза серой жабы следующая: на Среднем Урале – 30-33 дня (Топоркова, Шилова, 1980), в Присамарье – 61 день (Аврамова и др., 1976), в Дарвинском заповеднике – 66 дней (Белова, 1978), в Кавказском заповеднике – не менее 70 дней (Хонякина, 1953), в Польше – 65-84 дня (Kowalewski, 1979). Средняя дата появления на суше завершивших метаморфоз сеголеток – 8 июля, то есть примерно на две недели позднее остромордой лягушки. Однако в 1971 г. первый сеголеток серой жабы был отмечен одновременно с массовым появлением лягушки – 24 июня. Длина тела сеголеток составила от 12 до 17 мм, в среднем 14 мм. На Среднем Урале их длина 10-11 мм (Топоркова, Шилова, 1980).

Краснобрюхая жерлянка – вид, икра которого наиболее чувствительна к понижению температуры воды. До 1976 г. мы отмечали, что после похолодания очень высока гибель икры жерлянки, но причины гибели оставались предположительными. Данные, полученные в 1976 г., подтвердили, что температура воды – фактор, определяющий возможность воспроизводства жерлянок. Этот год характеризовался холодным летом, когда количество дней со среднесуточной температурой +15°C и выше составило всего 58 (колебания в остальные годы за десятилетие от 69 до 101) дней. 7 мая 1976 г. в Большой Толпеге при температуре воды +19°C (рН 6.4) отмечено массовое размножение жерлянок. С 8 мая резко похолодало (минимальная температура воздуха 8-10 мая колебалась от +1.8 до +3.1°C). Водоём мелководен (в 1976 г. средняя глубина составляла 35-40 см) и поэтому температурные перепады в нём значительны. 10 мая в 19 ч температура воды составила +8.5°C. При обходе водоёма 12 мая была отмечена гибель 82.0% икры жерлянки, часть кладок сохранилась лишь на глубине свыше 30 см (Панченко, 1979). В 1978 г. размножение жерлянок прошло 7-19 мая. 22-25 мая значительно похолодало, причём минимальная суточная температура воздуха 23 мая составила +2°C, а 4 мая – -1.3°C. 23 мая в 8 ч температура воды в самом мелководном нерестовом водоёме Большие

Сады (средняя глубина в 1978 г. 45 см) составила +9°C, а 24 мая – +8°C. В просмотренных 25 кладках жерлянки на 16-19 стадиях развития число погибших икринок составило от 57.6 до 100.0%, в среднем до 91.0%. Столь же высока была гибель икры (95.0%) и в другом мелководном нерестовом водоёме – Малые Сады. Ниже гибель икры (60.0%) была в более глубоководном (средняя глубина 60 см) лесном водоёме. Однако, хотя отдельные личинки жерлянки ещё отмечались в водоёмах на стадии внутренних жабр, ни один головастик, даже с зачатками задних конечностей, встречен не был. Подобная картина отмечалась и в 1980 г., когда при понижении температуры воды до +8.7°C икра у берегов погибла полностью, а на глубине – более чем наполовину.

В Польше было изучено влияние температуры в режимах от +6.4 до +32.6°C на ход эмбриогенеза желтобрюхой жерлянки и нижний предел развития определён в +12°C (Pawlowska-Indyk, 1980). В нормальные для вида по температурным условиям годы на стадии «точки» гибло, в среднем, 37.0% икринок, ко времени вылупления головастиков в живых оставалось около 40.0% отложенных икринок (n=172). У головастиков уже на 23 стадии развития хорошо выражены две жёлтые полосы, идущие от углов рта через ноздри, лоб (не смыкаясь) и далее вдоль позвоночника у основания спинного плавника. С развитием личинки эти полосы тускнеют, а ко времени метаморфоза исчезают совсем. Накануне появления передних конечностей намечается спинной рисунок. Темп роста личинок жерлянки в сезон 1977 г. в Больших Садах приведён в табл. 4.23.

Таблица 4.23.

Изменение размерных показателей личинок краснобрюхой жерлянки по мере их развития (оз. Большие Сады, 1977 г.)

Средние показатели личинок	Дата взятия пробы				
	18.05	30.05	15.06	15.06	15.06
Стадия развития	24	25	26	27	28
Длина тела, мм					
без хвоста	8.0	14.0	19.0	20.0	20.0
с хвостом	17.0	29.0	43.0	45.0	48.0
Вес 100 личинок, г	12.0	55.8	115.0	150.0	170.0

Средняя дата появления головастиков жерлянки – 13 мая. Продолжительность эмбрионального развития 7 (4-12) дней, личиночного – 63 (51-74) дня. Общая продолжительность развития краснобрюхой жерлянки окской поймы составила от 58 до 80 дней, что значительно короче, чем на Украине, где личиночное развитие вида длилось 9-12, общее – 96 и более дней (Тарашук, 1959; Аврамова и др., 1976; Гончаренко и др., 1978). В Курском крае общая продолжительность развития – 80-90 дней (Птушенко, 1934).

У выходящих на сушу сеголеток хорошо выражен спинной рисунок, пятна на брюхе светло-жёлтые, у многих особей (до 22%) в области лопаток зелёные пятна, почти у всех остальных эти пятна светлее основной окраски спины.

В 1979 г., характеризовавшимся самым жарким за 1971-1980 гг. маем (среднесуточная температура воздуха в мае 1979 г. составила +17.3°C против +12.9°C за десятилетие), у 10.2% сеголеток (n=87) отмечены недоразвитые конечности: у 23.0% от числа аномальных не было одной из задних конечностей; у 30.8% не было голени; у 30.8% – стопы; у 7.7% не было бедра и голени; у 7.7% не было кисти.

Длина тела завершивших метаморфоз сеголеток составила от 14 до 21, в среднем 18 мм. К зимовке средняя длина тела достигала 20 мм.

Средняя продолжительность эмбрионального развития *прудовой лягушки* составила 6 (4-12) дней, личиночного – 66 (47-77) дней. Величина гибели икринок на стадии «точки» в среднем за 1976-1979 гг. составила 19.8% (n=49), ко времени вылупления – 31.6% (n=39).

На ранних стадиях развития у личинок выражена желтоватая полоса, идущая от углов рта к внутренним углам глаз; к 28 стадии развития она становится незаметной. К этому времени у личинок проявлялась светлая дорсомедиальная полоса и более тёмная пятнистость на сером фоне спины и верхней части головы; брюхо серовато-белое.

Средняя дата появления сеголеток – 20 июля. Продолжительность их выхода из одного водоёма не менее 2-3 недель. Средняя длина сеголеток составила 24 (16-31) мм, вес – 0.9 (0.6-1.3) г.

4.4. ПЕРЕМЕЩЕНИЯ, МИГРАЦИИ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО БИОТОПАМ

Анализ уловов канавок в течение сезонов активности 1971-1980 гг. показал, что наивысшая подвижность амфибий приходилась на период нерестовых миграций и расселения сеголеток по кормовым биотопам (табл. 4.24).

Таблица 4.24.

Подвижность земноводных в течение сезонов активности 1971-1980 гг. (уловы канавками, 175000 м-с)

Виды амфибий	Среднее число особей на 100 м-с					
	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
Обыкновенный тритон	6.1	1.1	0.1	2.5	21.1	11.0
Гребенчатый тритон	12.7	2.3	0.3	2.1	2.8	2.4
Краснобрюхая жерлянка	149.4	101.1	18.4	217.5	17.4	3.7
Обыкновенная чесночница	128.7	64.1	17.5	317.3	70.7	12.5
Серая жаба	0.8	0.4	0.1	0.6	0.6	0.9
Прудовая лягушка	5.9	6.6	1.2	1.5	10.1	1.5
Остромордая лягушка	89.3	23.6	434.7	255.6	53.5	11.1

Взрослых особей *краснобрюхой жерлянки* после ухода из нерестовых водоёмов (конец мая – начало июня) встречали в небольшом количестве во влажных местах, но это в основном были молодые особи. Старые жерлянки летом

в уловах практически отсутствовали, осенью были малочисленны. В исследованных биотопах на площадках и маршрутах встречались крайне редко.

Обыкновенные чесночницы в мае – июне были рассредоточены по кормовым биотопам. В основном это влажные леса, в районе стационара – пойменные ежегодно заливаемые весной дубравы, ольшаники. Обычно переходы были ограничены преодолением расстояния в 50-100 м, однако в 1972 г. самец длиной 48 мм, помеченный 28 апреля из улова канавки №1, повторно был встречен 2 августа этого же года в канавке №14, находящейся в дубраве и отстоящей от №1 примерно на 1 км по прямой линии. В июле начинается выход сеголеток и размещение их по кормовым биотопам. В августе отмечено начало зимовальных миграций взрослых особей. В районе стационара чесночницы из заливаемых весной участков перемещались на незаливаемые гривы. В. Л. Булахов (1975) отмечает, что плотность населения чесночниц выше в районах обитания кабанов, поскольку кабан, нарушая задернение грунта, создает благоприятные условия для роющих амфибий.

По завершении периода размножения *серые жабы* перемещаются от нерестовых водоёмов в кормовые биотопы, главным образом, пойменные дубравы. Здесь же держатся неполовозрелые особи. В сентябре жабы приближаются к водоёмам размножения, где протекает их зимовка.

Прудовые лягушки в уловах канавками не бывали многочисленными, что, в первую очередь, определяется их малой подвижностью. Нерестовые водоёмы часто служат им и кормовыми, и зимовочными. Часть взрослых особей по окончании сезона размножения перемещаются в зону затопленных весной полыми водами Маркина болота и луговой поймы р. Ока. Неполовозрелые лягушки предпочитают держаться на солнечных прогреваемых мелководьях (будь то низины, заполненные паводковой или дождевой водой, или мелководные участки крупных водоёмов). Существенных миграций не совершают.

В течение 1977-1980 гг. было проведено изучение динамики численности *остромордой лягушки* на площадках по 1000 м² каждая, заложенных в десяти характерных для заповедника биотопах (рис. 4.4). Учёты проводили в дневные часы, стараясь приурочить их к дождливым дням. При этом влажность воздуха обычно превышала 85.0%, а температура составляла от +15 до +22°C. В течение всех сезонов активности высокая численность вида была отмечена в пойменном ольшанике (в июне 60.0% от числа лягушек, пойманных во всех биотопах; в июле – 38.4%, в августе – 27.2%; при этом средняя плотность населения вида в этом в этом биотопе 566 ос./га), а также в луговой пойме р. Пра, пойменных дубраве и березняке. Значительно ниже была численность *остромордой лягушки* в биотопах, расположенных на террасе: сосняке, дубраве, березняке. Ни в одном из этих биотопов она не превышала 40 ос./га. Невысокая плотность населения была отмечена в осиннике (37 ос./га), расположенном на границе дубравы и луга в пойме р. Ока, и на самом лугу (60 ос./га).

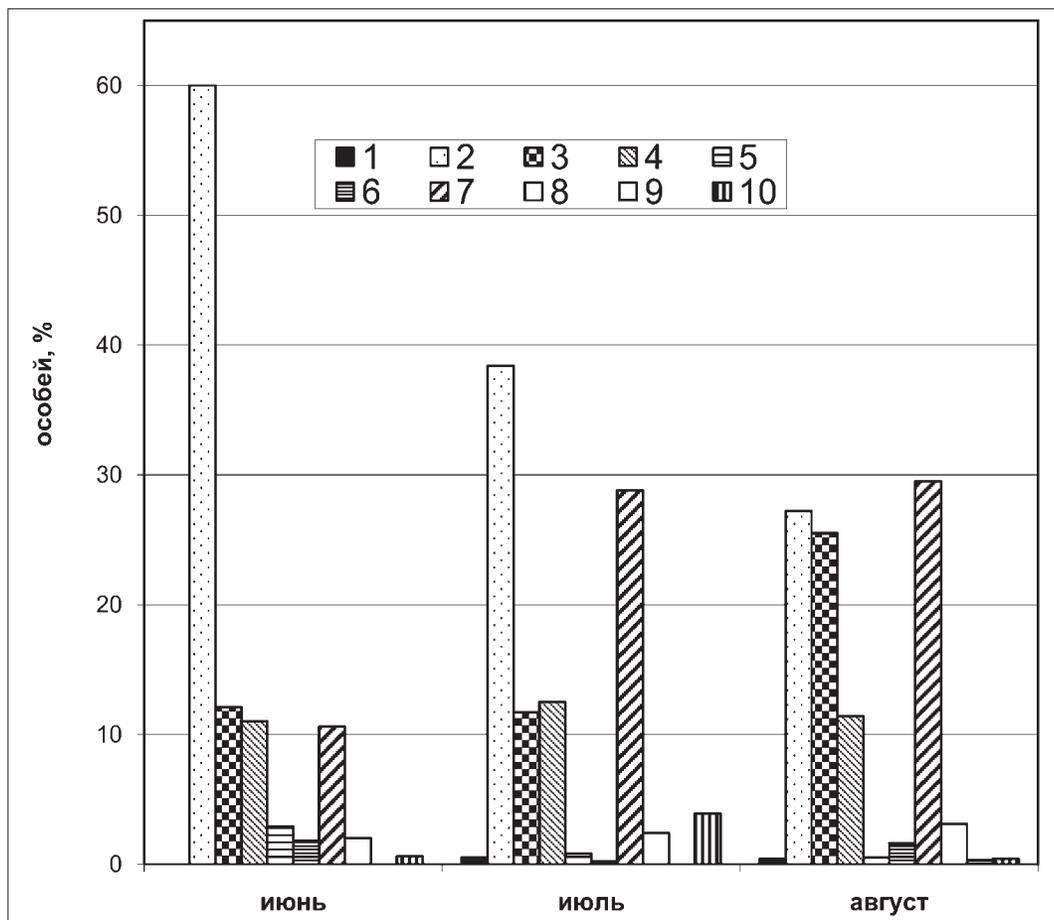


Рис. 4.4. Распределение остромордой лягушки по биотопам в течение летних сезонов 1977-1980 гг. (в % от объема выборки: июнь – 206 экз., июль – 4979 экз., август – 592 экз.).

1 – сосняк террасный, 2 – ольшанник пойменный, 3 – березняк пойменный, 4 – луговая пойма Пры, 5 – березняк террасный, 6 – дубрава террасная, 7 – дубрава пойменная, 8 – осинник пойменный, 9 – луг суходольный, 10 – луговая пойма Оки

На суходольном лугу в июне – июле лягушки отмечены не были, в августе – встречались единично.

4.5. ОСЕННИЕ МИГРАЦИИ. ЗИМОВКА

Обычно с середины августа отмечали начало зимовальных миграций земноводных. В засушливый 1972 г. массовое движение всех видов амфибий началось лишь с полосой дождей, с 14 сентября. Достигшие зимовальных участков земноводные встречались здесь до середины сентября – ноября (табл. 4.25).

Таблица 4.25.

**Сроки массового исчезновения и продолжительность сезонной активности
земноводных поймы р. Ока в 1971-1980 гг.**

Виды амфибий	Дата массового исчезновения		Продолжительность сезона активности, дней	
	средняя	мин. – макс.	средняя	мин. – макс.
Остромордая лягушка	18.10	23.09-16.11	190	169-209
Обыкновенный тритон	14.10	22.09-16.11	186	165-207
Гребенчатый тритон	7.10	22.09-16.11	178	165-191
Обыкновенная чесночница	1.10	23.09-16.11	170	137-207
Серая жаба	19.09	11.09-17.10	159	136-187
Краснобрюхая жерлянка	9.09	25.08-29.09	143	121-157
Прудовая лягушка	6.09	18.08-27.09	136	114-157

Если пробуждение амфибий – хорошо заметное явление, то точно определить дату их ухода на зимовку не всегда удавалось, поскольку вид мог исчезнуть с похолоданием, а с потеплением появиться вновь. Это присуще всем холодовыносливым видам: остромордой лягушке, чесночнице, тритонам. В декабре 1974 г. были отмечены остромордые лягушки на снегу. Подобные явления возможны лишь в том случае, когда земля уходит под снег незамерзшей. Необходимо отметить, что более выносливы по отношению к температуре не сеголетки, как отмечают некоторые авторы (Банников, 1940, 1943; Ивантер, 1975; Голубев, Хозацкий, 1979), а взрослые особи. Более частая встречаемость в осенние дни сеголеток объясняется их неподготовленностью к зимовке. Осенью 2013 г. был отмечен очень высокий уровень воды в реках, старицах, пойменных водоёмах. После установления ледостава происходил подъём воды, который вынуждал амфибий покидать зимовальные убежища. Так, 19 декабря у старицы р. Пра отмечена встреча взрослой остромордой лягушки, передвигавшейся по снегу. В феврале 2014 г. в ядре заповедника на снегу у болота встречена взрослая серая жаба, покинувшая нору из-за потепления и очередного подъёма уровня воды.

4.6. ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ И СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ

Суточная активность освещена в данной главе и подразделе «Размножение». В посленерестовый период суточную активность более заметных видов, остромордой лягушки и обыкновенной чесночницы, изучали на постоянном суточном маршруте. В течение сезона вегетации максимальная активность остромордой лягушки приходилась на разные часы суток (рис. 4.5). Обычно в это время влажность воздуха превышала 85.0% и температура составляла +15-+20°C. В. И. Гараниным с соавторами (Гаранин, Попов, 1977; Гаранин, Ушаков, 1979) отмечено, что остромордая лягушка не встречается на маршруте при температуре ниже +8.6°C. Наивысший процент активных земноводных был отмечен при влажности воздуха 91.0-100.0%.

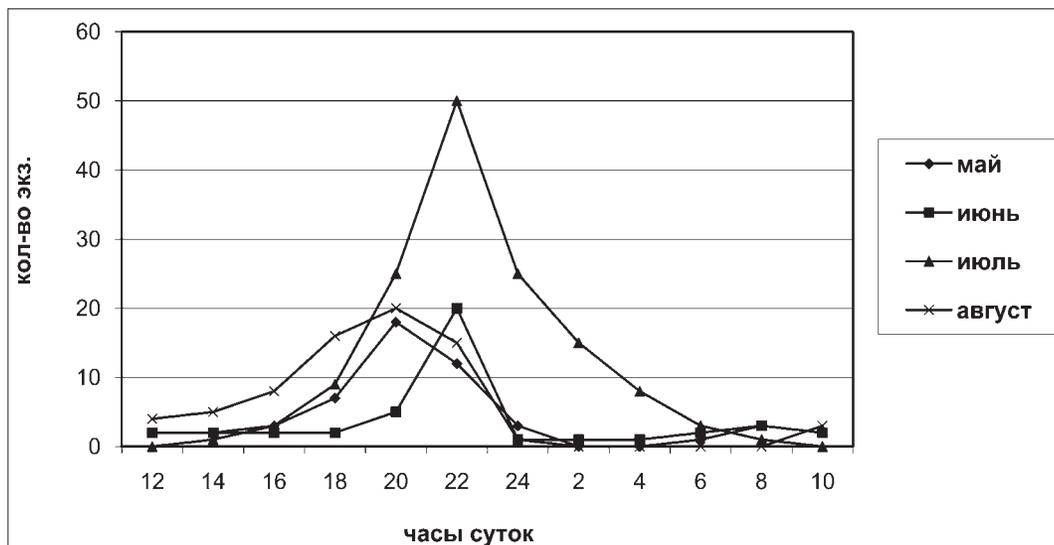


Рис. 4.5. Суточная активность взрослых особей остромордой лягушки в пойменной дубраве в течение сезона вегетации вида

На рисунке приведена усреднённая для 1971-1980 гг. суточная активность остромордой лягушки в пойменной дубраве. Однако в разные годы в зависимости от их погодных особенностей максимальная активность смещалась в течение суток. Так, в засушливый 1972 г. в июле максимальная суточная активность приходилась на 2.00, а в августе – на 4.00. А в холодный и дождливый 1978 г. максимальная суточная активность 1-2 августа была отмечена в 14.00-18.00.

Часы максимальной суточной активности сеголеток остромордой лягушки приходились на более раннее время. Так, если пик суточной активности взрослых особей в июле отмечен в 22.00, то сеголеток – в 19.00-20.00. В засушливый 1972 г. максимальная активность взрослых особей в августе отмечена в 4.00, а сеголеток – в 2.00. В сентябре встречались почти одни сеголетки. Часы их максимальной суточной активности приходились на самые тёплые, дневные часы, когда и влажность днём, по сравнению с летними месяцами, значительно выше.

Максимальная активность обыкновенной чесночницы в течение всего сезона вегетации приходилась на 20.00-22.00. В 1977 г. она распределялась по месяцам следующим образом: июнь – 24.00, июль – 22.00, август – 20.00. Максимальная активность всех возрастных групп приходится на одно время. Влажность в эти часы составила 85.0-98.0%, температура – +11-+17°C.

Максимальная суточная активность серой жабы отмечена в 20.00-22.00, сеголеток в июле в 18.00, в августе – в 12.00-18.00.

На бурых лягушках было показано, что земноводным свойственен полифазный ритм суточной активности (Кузнецов и др., 1972; Чугунов и др., 1973; Чугунов, Кузнецов, 1974; Леонтьева, Глазов, 1977).

В результате обработки сведений по продолжительности сезонной активности земноводных в 1971-1980 гг. и количеству дней в эти годы со средне-суточной температурой, равной и превышающей $+5^{\circ}$, $+10^{\circ}\text{C}$ (табл. 2.1, 4.25) выявили следующую закономерность. Продолжительность сезонной активности гребенчатого тритона за десятилетие (165-191, в среднем 178 дней) и продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха $+5^{\circ}\text{C}$ и выше (166-191, в среднем 178 дней) полностью совпадают. Продолжительность сезонной активности краснобрюхой жерлянки (143 дня) и прудовой лягушки (136 дней) очень близки к продолжительности периода со среднесуточной температурой $+10^{\circ}\text{C}$ и выше (138 дней). Очевидно, для каждого вида существует определённый нижний порог активности и по числу дней в году с температурой, равной и превышающей нижний порог, можно выявить продолжительность сезонов вегетации разных видов земноводных в интересующие нас годы.

4.7. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ ПО ТЕРРИТОРИИ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

С. С. Левицким (1960) в заповеднике было выделено девять геоботанических районов (рис. 2.2). Соотношение биотопов внутри геоботанических районов выяснено путем наложения сетки на «Схему Окского заповедника, окрашенную по преобладающим породам» (составлена Центральным лесохозяйственным предприятием в 1973-1974 гг.).

Вид, наиболее заметный и поэтому легче поддающийся учету, – остромордая лягушка. Плотность населения других видов земноводных выясняли, исходя из их соотношения в уловах канавками (табл. 4.26). Так как у взрослых особей, в отличие от сеголеток, сильнее выражена привязанность к индивидуальным участкам (Андриевский, Базанова, 1976; Parker, Gittins, 1979), то они взяты за основу в расчетах плотности населения видов в разных биотопах.

В 1971-1980 гг. – до расширения территории заповедника – район поймы р. Ока занимал почти четверть его площади (примерно 5 тыс. га). В границах заповедника представлена, в основном, лесная пойма. Преобладают дубравы (31%) и березняки (26%); представлены ольшаники (16%) и осинники (10%). Остальная площадь занята водоемами, кустарниковой ивой, тальниками, участками лугов, прогалинами. Средняя плотность населения остромордой лягушки в этом районе достигала 60 взрослых особей и 240 сеголеток на 1 га. Соответственно, плотность населения других видов амфибий составляла: прудовой лягушки – 31 ос./га, чесночницы – 24 ос./га, жерлянки – 23 ос./га, серой жабы – 23 ос./га. В отдельных биотопах средняя плотность населения остромордой лягушки достигала: в дубраве – 75 ос./га (до 780 взрослых особей и 1450 сеголеток на 1 га), березняке – 25 ос./га, ольшанике – 90 ос./га (до 170 взрослых особей и 1000 сеголеток на 1 га), осиннике – 40 ос./га. Район поймы р. Пра в период обследования достигал

примерно 4.0% площади заповедника. Средняя плотность населения остромордой лягушки составляла 51 ос./га. Соответственно, плотность населения взрослых особей прудовой лягушки и чесночницы – 15 ос./га, жерлянки – 9 ос./га, серой и зеленой жаб – по 1-2 ос./га. Дубовые леса расположены узкой полосой вдоль Пры (42% от площади района). На отдельных участках дубрав плотность населения остромордой лягушки достигала 880 взрослых особей на 1 га, средняя плотность населения – 60 ос./га. В березняках (22%), в зависимости от влажности, отличалась и плотность населения амфибий. Средняя плотность населения взрослых особей – 35-40 ос./га. 21% площади приходится на заросли кустарниковой ивы, где средняя плотность населения остромордой лягушки 80 ос./га.

В боровом районе надпойменной террасы р. Ока преобладают сосновые боры, замещающая порода – береза, изредка – дубравы. Численность остромордой лягушки низкая, в среднем 20 ос./га. Плотность населения взрослых особей других видов соответственно равна: чесночницы – 7 ос./га, прудовой лягушки – 5 ос./га, жерлянки и жаб – по 2-3 ос./га.

Боровой район надпойменной террасы р. Пра представлен сосновыми борами, в значительной степени замещенными березовым лесом. Плотность населения остромордой лягушки низкая: от 3-4 ос./га в сухих сосняках до 20-25 ос./га в более влажных с примесью березы (в среднем 15 ос./га). Плотность населения взрослых особей других видов амфибий в среднем 1-5 ос./га.

Боровой район песчаного массива в основном представлен сухими сосняками с примесью березы, ели. Плотность населения остромордой лягушки самая низкая среди всех геоботанических районов: на отдельных участках она достигает 23 ос./га, в среднем 8 ос./га. Остальные виды немногочисленны или встречаются единично.

В районе еловых и дубравных лесов преобладают березняки; представлены сосна, дуб, осина. Средняя плотность населения взрослых остромордых лягушек 25 ос./га, других видов – до 3 ос./га.

В районе ольховых болот преобладают березняки, примерно треть составляют ольшаники. Средняя плотность населения взрослых особей остромордой лягушки – 55 ос./га. Соответственно, плотность населения других видов амфибий составила: прудовой лягушки – 21 ос./га, чесночницы и жерлянки – по 13 ос./га, серой жабы – 2 ос./га.

Район центрального болотного массива расположен в центральной пониженной части заповедника. Преобладают береза, кустарниковая ива, на гривах – сосняки. Средняя плотность населения взрослых особей остромордой лягушки невелика – 20 ос./га. Плотность населения взрослых особей прудовой лягушки составила 14 ос./га, чесночницы, жерлянки и серой жабы – по 1-3 ос./га.

Таким образом, плотность населения, а, следовательно, и биомасса амфибий в разных геоботанических районах неодинакова, неоднозначна и их роль (табл. 4.27).

Таблица 4.26.
Плотность населения и биомасса бесхвостых амфибий в основных геоботанических районах Окского заповедника (без сеголеток) в 1971-1980 гг.

Геоботанические районы	% от общей площади	Средняя плотность населения, ос./га						Биомасса, кг/км ²
		остромордая лягушка	прудовая лягушка	обыкновен. чесночница	краснобрюх. жерлянка	серая жаба	зелёная жаба	
Район поймы р. Ока	22	60	31	24	23	2	-	143.6
Район поймы р. Пра	4	51	15	15	9	2	1	106.1
Боровой район надпоймен. террасы р. Ока	13	20	5	7	2	2	2	44.4
Боровой район надпоймен. террасы р. Пра	9	15	3	5	2	2	2	35.1
Боровой район песчаного массива	12	8	2	3	1	1	1	20.5
Район еловых и дубравных лесов	10	25	3	3	2	2	1	37.6
Район ольховых болот	12	55	21	13	13	2	1	107.6
Район центрального болотного массива	18	20	14	2	3	2	-	51.0
В среднем по заповеднику	100	33	14	10	8	2	1	73.0

* - поскольку водоёмы расположены на территории других геоботанических районов, то площадь водоёмов включена в их площадь.

Таблица 4.27.

**Средняя плотность населения и биомасса бесхвостых земноводных
на территории Окского заповедника (с сеголетками)**

Виды амфибий	Плотность населения ос./га	Биомасса, г/га	Участие по		Общая биомасса, кг
			численности, %	биомассе, %	
Остроморд.лягушка	230	428	56.8	35.0	9664
Прудовая лягушка	70	308	17.3	25.2	6954
Обыкн. чесночница	50	300	12.3	24.5	6774
Краснобр.жерлянка	40	70	9.9	5.7	1581
Серая жаба	10	88	2.5	7.2	1986
Зеленая жаба	5	29	1.2	2.4	655
Всего	405	1223	100.0	100.0	27614

Средняя плотность населения остромордой лягушки в Окском заповеднике в период 1971-1980 гг. близка к приводимой для других районов страны. В Подмоскowie летом 1964 г. она составляла в разных биотопах от 50 до 100 ос./га (Иноземцев, 1969). На Раифском участке Волжско-Камского заповедника средняя плотность населения остромордой лягушки в 1956-1969 гг. составляла 150 ос./га, а в 1963-1965 гг. в пределах одной популяции изменялась от 50 до 220 ос./га (Гаранин, 1961, 1970а, 1971а, 1977б).

4.8. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ, БИОМАССА ЗЕМНОВОДНЫХ НА СТАЦИОНАРНОЙ ПРОБНОЙ ПЛОЩАДИ

Изучение закономерностей динамики численности – конечная теоретическая и практическая задача экологии (Шварц, 1969). Изменения численности животных определяют изменение биомассы, а, следовательно, и степени воздействия вида на биоценоз (Гаранин, 1971а).

В районе стационара в 1971-1980 гг. ведущими по численности видами являлись краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница и остромордая лягушка (табл. 4.28).

Таблица 4.28.

**Соотношение видов земноводных (%) на стационаре в 1971-1980 гг.
(уловы канавками)**

Виды амфибий	Апрель-май		Апрель-сентябрь	
	среднее	мин. – макс.	среднее	мин. – макс.
Краснобрюхая жерлянка	41.7	24.0-58.2	30.0	5.6-44.4
Обыкновенная чесночница	37.0	18.2-66.4	35.0	15.2-53.5
Остромордая лягушка	15.3	6.1-27.5	28.0	11.8-63.3
Прудовая лягушка	2.6	0.6-5.0	2.1	0.7-3.8
Серая жаба	0.3	0.1-0.8	0.4	0.1-1.3
Гребенчатый тритон	2.4	0.4-4.5	2.2	0.5-4.4
Обыкновенный тритон	0.7	0.2-1.5	2.3	0.6-5.5
Всего, экз.	148791	3469-37776	314472	5512-64424

На самом деле численность прудовой лягушки на стационаре, как будет показано далее (см. 5.8), значительно выше. Поэтому в дальнейшем при вычислении численности, плотности населения и биомассы земноводных на стационарной площади (табл. 4.29) мы исходили из показателей, установленных для отдельных видов (табл. 5.8, 5.18, 5.29, 5.38, 5.45).

Таблица 4.29.

Численность, плотность населения и биомасса бесхвостых земноводных на стационарной пробной площади (23.5 га) в апреле – мае 1971-1980 гг.

Виды амфибий	Численность, экз.		Плотность населения, ос./га		Биомасса, кг/га	
	среднее	мин. – макс.	среднее	мин. – макс.	среднее	мин. – макс.
Краснобрюхая жерлянка	15040	8140-45465	640	346-1960	4.0	2.0-12.0
Обыкновенная чесночница	11369	5502-15140	484	234-644	4.0	2.3-5.4
Остромордая лягушка	6208	2940-14995	264	125-635	1.6	0.7-3.5
Прудовая лягушка	4035	1166-7760	172	50-330	3.3	1.2-6.9
Серая жаба	238	79-528	10	3-22	0.3	0.1-0.8
Всего	36890	17827-83888	1570	758-3591	13.2	6.3-28.6

В среднем за десятилетний период численность бесхвостых земноводных на участке весной составила 36890 экз., соответственно плотность населения 1570 ос./га, биомасса – 13.2 кг/га (с тритонами 38176 экз., 1625 ос./га, 13.5 кг/га). Следует заметить, что суммарные по всем видам пределы, приведённые в табл. 4.26, не соответствуют действительности, так как вовсе не обязательно, чтобы в один год все виды были на площадке в максимуме или минимуме. На самом деле, самая низкая численность земноводных была отмечена в 1976 г., когда их суммарная численность составила 21864 экз., плотность населения 931 ос./га, биомасса – 7.7 кг/га, а самая высокая – в 1980 г.: численность – 82463 экз., плотность населения – 3509 ос./га, биомасса – 24.9 кг/га.

В благоприятные по температурным и гидрологическим показателям годы значительное пополнение давали сеголетки (табл. 4.30).

За десятилетие ежегодный средний выход на стационаре сеголеток остромордой и прудовой лягушек, чесночницы и жерлянки составил более 90 тыс. экз., при этом плотность их населения – 3897 ос./га, биомасса – 6.8 кг/га.

Для других районов страны в те же годы в литературе приведена следующая максимальная биомасса земноводных: на Дальнем Востоке – до 2 кг/га (Белова, 1978), в Красноярском крае биомасса наиболее массовых видов амфибий, остромордой лягушки и серой жабы – до 8 кг/га (Бурский и др., 1977), на Северном Кавказе биомасса малоазиатской лягушки достигала 5 кг/га (Тертышников и др., 1979).

Таблица 4.30.
Плотность населения и биомасса сеголеток бесхвостых земноводных на стационаре в 1971-1980 гг.

Показатели	Остромордая лягушка	Прудовая лягушка	Обыкновенная чесночница	Краснобрюхая жерлянка	Всего
Численность, экз. средняя	36651	4880	27978	22068	91577
мин. – макс.	1448-147629	251-32759	270-137961	0-102440	1969-420789
Плотность населения, ос./га средняя	1560	208	1190	939	3897
мин. – макс.	62-6282	11-1394	11-5871	0-4359	84-17906
Биомасса, кг/га средняя	0.7	0.2	5.4	0.5	6.8
мин. – макс.	0.1-2.3	0.1-1.5	0.1-27.0	0.1-2.6	0.4-33.4

5. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ЗЕМНОВОДНЫХ

5.1. ОБЫКНОВЕННЫЙ ТРИТОН *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758

Морфология, морфометрия, окраска. В районе исследований обитает номинативная форма. Кожа гладкая или мелкозернистая. Голова с тёмными продольными полосками, одна из которых проходит вдоль глаза и всегда заметна. Окраска верхней стороны тела тёмно-песочная, коричневатая; нижней – оранжевая с тёмными пятнами, у самцов – контрастнее. У сеголеток брюшная сторона тела светлее, чем у взрослых особей, чаще жёлтая. Самцы имеют фестончатый гребень вдоль середины спины и широкие перепонки на задних конечностях, особенно развитые в период размножения. Клоакальная припухлость у самцов более округлая и крупная, чем у самок.

Максимальная отмеченная длина тела у самцов и самок достигала 48 мм (2.5 г). Средняя длина вида за десятилетие (1971-1980 гг.) составила 30 мм (табл. 5.1). Средняя длина тела половозрелых особей – 34.8 мм, соответственно самцов – 35.3 мм, самок – 34.5 мм.

Таблица 5.1.

Длина тела обыкновенного тритона в течение 1971-1980 гг. (уловы канавками)

Годы	Длина тела, мм		Число экз.
	средняя	мин. – макс.	
1971	27.2	19.0-46.0	70
1972	32.1	17.0-47.0	121
1973	33.9	14.0-45.0	96
1974	31.4	18.0-43.0	50
1975	31.2	17.0-48.0	41
1976	29.2	19.0-40.0	34
1977	26.5	16.0-40.0	38
1978	29.2	22.0-44.0	47
1979	34.6	19.0-48.0	48
1980	28.1	17.0-44.0	327

Параметры популяции, динамика численности, структура, биомасса. На стационаре в пойме Оки в период 1971-1980 гг. по встречаемости вид стоял на пятом месте (после чесночницы, жерлянки, остромордой и прудовой лягушек), составляя в уловах канавками 2.3%. В 1990-е годы этот показатель снизился до 0.8%. Сохранившаяся тенденция падения численности обыкно-

венного тритона привела к полному отсутствию вида в уловах 2010-2012 гг. и единичной встрече в 2013 г.

В период весенних миграций 1971-1980 гг. половозрелые особи в уловах канавками составили 36.0-95.4% (табл. 5.2). Доля самок больше, чем самцов – 63.3 (50.0-75.0)%. Число сеголеток в разные годы изменялось от 32.5 (1980 г.) до 93.7 (1971 г.), составив в среднем за десятилетие 71.7% от общего числа особей вида.

Таблица 5.2.

Численность и структура популяции обыкновенного тритона поймы р. Ока в течение 1971-1980, 1996, 2010-2013 гг. (уловы канавками)

Годы	Апрель – май				Апрель – сентябрь		
	число экз.		доля ad*, %	доля самок у ad, %	число экз.		доля сеголеток, %
	абс.	на 100 м/с			абс.	на 100 м/с	
1971	38	4.0	51.6	-	363	84.1	93.7
1972	130	17.0	95.4	59.0	247	13.5	52.7
1973	144	13.3	91.0	51.2	1277	30.6	71.4
1974	89	12.4	48.2	62.6	1370	55.0	89.7
1975	42	14.3	57.2	75.0	90	19.4	50.5
1976	24	4.6	66.7	66.7	194	21.2	83.7
1977	52	10.2	53.8	67.9	192	64.2	65.0
1978	267	33.4	36.0	78.0	679	18.8	87.1
1979	50	38.0	80.0	50.0	865	843.0	90.5
1980	399	66.5	39.7	59.4	562	31.8	32.5
1971-1980	1235	21.4	61.9	63.3	5839	134.9	71.7
1996	6	1.0	100.0	50.0	-	-	-
2010-2012	-	-	-	-	-	-	-
2013	1	0.3	0	0	1	0.1	0

ad* –половозрелые

Плотность населения и биомасса обыкновенного тритона в весенние месяцы на стационаре приведена в табл. 5.3.

Таблица 5.3.

Численность, плотность населения и биомасса обыкновенного тритона на стационаре в апреле – мае 1971-1980 гг.

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Число особей на стационаре общее	408	68-1048
на 1 га	17.4	2.9-44.6
Биомасса, кг/га	0.02	0.003-0.048

В летние месяцы после выхода сеголеток из водоёмов численность их на пробной площади увеличивалась в среднем втрое (1971-1980 гг.). Биомасса вида при этом возрастала незначительно (средний вес сеголетка 0.2 г, взрослой особи – 1.5 г).

Половозрелость, плодовитость, эффективность размножения. Половозрелости обыкновенный тритон достигает после двух зимовок при минимальной длине тела 27-30 мм и весе 0.7-0.8 г. Средняя плодовитость вида – 164 (86-282) икринки (по 4 самкам) (по С. Л. Кузьмину (1999) – 60-220). Выход сеголеток на одну размножающуюся самку в разные годы составлял от 1 до 36 особей, в среднем 10 сеголеток, т.е. метаморфоза достигало 7.0-10.0% от числа отложенных икринок.

Темп роста, размерно-возрастной состав, продолжительность жизни особей в популяции. Установить зависимость темпа роста сеголеток от температурных особенностей сезонов активности нам не удалось. В 1977 и 1979 гг. появление сеголеток на суше отмечено 5 июля. Ко времени ухода на зимовку средний прирост сеголеток в 1977 г. составил 1.7 мм, а в 1979 г. почти вдвое меньше – 0.9 мм. Температурные же показатели этих лет очень близки: среднемесячная температура воздуха в июле – сентябре +14.7 °С (1977 г.) и +15.5°С (1979 г.).

По гидрологическим условиям эти годы отличались незначительно. Оба года были многоводными. Но в 1979 г. в контролируемых водоёмах в размножении приняли участие более 600 самок обыкновенного тритона, в то время как в 1977 г. менее 100. У остромордой лягушки тоже в 1979 г. в размножении участвовало примерно в 4 раза больше самок, чем в 1977 г. (соответственно, в 1979 г. ниже процент выхода и размеры сеголеток). У остальных видов земноводных разница была не столь значительна. Возможно, на величине выхода сеголеток, их размерах, ростовом потенциале сказалась повышенная плотность населения личинок в водоёмах в 1979 г.

Средняя длина тела годовиков после зимовки 21-22 мм (пределы 14-25 мм), к осени она увеличивалась до 30-31 мм. Весной 1971 г. средняя длина тела поколения 1970 г. рождения составила 20 мм, в последующие годы она увеличивалась следующим образом: в 1972 г. – 31 мм, в 1973 г. – 34 мм, в 1974 г. – 36 мм, в 1975 г. – 38 мм. Темп роста самцов и самок заметно не отличался. Максимальная продолжительность жизни особей в популяции – не менее 5 лет.

Распространение на территории Рязанской области. Малочисленный, спорадично распространённый вид (Цв. Табл. I). Чаще связан с лесными биотопами, обитает на лугах, в садах, парках, зарослях кустарников. Размножается в мелких стоячих или слабопроточных водоёмах, где его можно обнаружить весной и в начале лета. Достоверные встречи вида отмечены на территории Мещёрской низменности (Клепиковский, Рязанский, Спасский районы) и Среднерусской возвышенности (Милославский район – заболоченный мелководный участок р. Паника у с. Богородицкое). На Окско-Донской равнине нами не встречен в силу недостаточного обследования территории. Учитывая экологическую пластичность вида и наличие подходящих биотопов, обыкновенный тритон должен быть отмечен при дальнейшем изучении и в других районах области.

5.2. ГРЕБЕНЧАТЫЙ ТРИТОН *Triturus cristatus* Laurenti, 1786

Морфология, морфометрия, окраска. Представлена номинативная форма. Окраска сверху чёрная или коричневато-чёрная, брюхо оранжевое с крупными чёрными пятнами. У самцов в брачное время высокий зубчатый гребень и яркая перламутровая полоса у основания хвоста. У сеголеток брюшная сторона тела светлее, чем у взрослых особей. Тёмная пятнистость часто отсутствует на брюхе, но обычно всегда выражена в области грудного пояса. К осени пятна проявляются и на брюхе. По тёмному фону спинной стороны тела рассредоточены мелкие белые бугорки, на вершинах которых расположены железы, похожие на таковые у жерлянок и выделяющие клейкий секрет с резким запахом. Число желез уменьшается к центру спины и увеличивается на боках.

Максимальная отмеченная длина тела у самцов 80 мм, у самок 82 мм, масса, соответственно, 10.7 и 13.4 г. Средняя длина тела особей в окской популяции в среднем за десятилетие (1971-1980 гг.) составила 61.6 мм (n= 2168).

Параметры популяции, динамика численности, структура, биомасса. В весенние месяцы 1971-1980 гг. на стационаре в уловах канавками на долю гребенчатого тритона приходилось 2.4% от общего числа пойманных земноводных. В период весенних миграций в 1970-е годы половозрелые особи в уловах канавками составили 72.5-100.0%, в среднем 90.9%, самок больше, чем самцов – 58.9% (44.0-70.8%) (табл. 5.4). Число сеголеток в течение 1971-1980 гг. изменялось от 1.5 до 92.1%, составив в среднем 32.0% от общего числа особей вида. К 1990-м годам численность вида снизилась в три раза, в 2010-2013 гг. – ещё вдвое.

Таблица 5.4.

Численность и структура популяции гребенчатого тритона поймы р. Ока в течение 1971-1980, 1996, 2010-2013 гг. (уловы канавками)

Годы	Апрель – май				Апрель – сентябрь		
	число экз.		доля ad, %	доля самок у ad, %	число экз.		доля сеголеток, %
	абс.	на 100 м/с			абс.	на 100 м/с	
1971	23	0.9	95.7	-	340	3.2	92.1
1972	205	2.7	98.5	53.5	546	2.1	33.8
1973	674	6.1	91.2	65.0	1368	3.5	20.5
1974	163	2.2	93.3	58.5	722	2.5	70.3
1975	96	3.3	81.2	68.0	150	2.9	26.2
1976	349	5.8	91.5	59.0	374	2.2	9.8
1977	185	6.3	100.0	56.8	240	4.0	28.4
1978	618	7.9	75.2	57.5	894	5.0	25.4
1979	125	9.6	84.5	44.0	192	9.1	12.2
1980	513	8.5	98.0	70.8	596	3.4	1.5
1971-1980	2951	5.3	90.9	58.9	5422	3.8	32.0
1996	10	1.7	100.0	50.0	-	-	-
2010-2013	11	0.8	81.8	33.3	-	-	-

Средняя длина тела особей после пробуждения составила 61.6 мм. Средняя длина тела половозрелых особей – 63.5 мм, соответственно, самцов – 61.6, самок – 65.3 мм.

В весенние месяцы 1971-1980 гг. плотность населения гребенчатого тритона на стационаре в пойме Оки достигала 67 ос./га (табл. 5.5).

Таблица 5.5.

Численность, плотность населения и биомасса гребенчатого тритона на стационаре в апреле – мае 1971-1980 гг.

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Число особей на стационаре общее	878	157-1570
на 1 га	37.4	6.7-66.8
Биомасса, кг/га	0.3	0.05-0.47

Биомасса метаморфизирующих сеголеток на пробной площади за исследованный период составила в среднем 1.7 кг, на 1 га – 0.007 кг.

Половозрелость, плодовитость, эффективность размножения. Половозрелости гребенчатый тритон достигал после двух зимовок при минимальной длине тела самцов 45 мм и самок 48 мм. Однако встречались неполовозрелые самки до 53 мм длиной. Средняя плодовитость вида (по 14 самкам) – 374 икринки (мин.-макс. – 274-523) (по С. Л. Кузьмину (1999) в среднем – 150-200).

Икра чаще желтовато-зеленоватая, желтовато-серая. Икринки разноразмерные. Так, в частности, у самки длиной 68-120 мм и весом 6.7 г икринки диаметром 1.5-1.8 мм составили 66.2% от общего числа икринок, видимых невооруженным глазом (444 икринки).

Выход сеголеток на одну размножавшуюся самку в разные годы составил от 2 до 22 особей, в среднем 5 сеголеток, т.е. метаморфоза достигает примерно 1.3% от числа икринок в яичниках самки. Столь низкая величина выхода сеголеток объясняется тем, что, во-первых, не все яйца откладываются самкой (неоднократно нами отмечались случаи резорбции икры во второй половине июня – начале июля) и, во-вторых, самым продолжительным среди земноводных окской поймы периодом эмбрионального и личиночного развития.

Темп роста, размерно-возрастной состав, продолжительность жизни особей в популяции. Проследить за темпом роста сеголеток сложно, поскольку метаморфоз у них очень растянут и в популяцию обычно вплоть до ухода вида на зимовку поступают особи, только завершившие метаморфоз.

Размеры сеголеток разных генераций (1971-1980 гг.) перед уходом на зимовку отличались, составляя 30.2-40.2, в среднем 36.4 мм.

Средняя длина тела годовиков в апреле 1973 г. составила 40 мм, в мае – 43 мм, в июле – 50 мм, в августе – сентябре – 50-51 мм. Двугодовики к концу лета имели длину тела, равную 58 мм.

Судя по низкой величине пополнения популяции, значительному пре-

обладанию в ней половозрелых особей (в весенние месяцы в среднем 90.9%), максимальная продолжительность жизни особей в популяции выше 7 лет.

Распространение на территории Рязанской области. Немногочисленный, спорадично распространённый вид (Цв. Табл. I). Придерживается лесных местообитаний, предпочитая смешанные и лиственные леса различного происхождения. Встречается на полянах, опушках, в зарослях кустарников, на лугах, в парках и садах. Размножается в прудах, озёрах, карьерах, канавах.

Достоверные встречи вида отмечены на территории Мещёрской низменности (Клепиковский, Рязанский, Спасский районы) и Окско-Донской равнины (Сараевский район). Все отмеченные находки приурочены к водоёмам в смешанных и лиственных лесах. На Среднерусской возвышенности вид не встречен в силу слабой изученности района и скрытного образа жизни.

5.3. КРАСНОБРЮХАЯ ЖЕРЛЯНКА *Bombina bombina* Linnaeus, 1761

Морфология, морфометрия, окраска. Изучаемая популяция размещается близ северной границы ареала вида. Основные морфометрические показатели окской популяции (табл. 5.6) не отличаются от приводимых для номинативной формы (Банников и др., 1977).

Таблица 5.6.

Морфометрическая характеристика краснобрюхой жерлянки Окского заповедника

Пол	Морфометрические показатели			Число экз.
	Л. (мм)	Л./Л.с.	Ф./Т.	
Самцы	48.2 (37.0-53.0)*	4.55 (3.22-5.45)	1.15 (1.0-1.26)	124
Самки	46.5 (40.0-53.0)	4.62 (3.67-5.20)	1.13 (1.0-1.26)	99

* - в скобках – мин. – макс.

Основной тон брюшной стороны тела не красный или ярко-оранжевый, как, явно ошибочно, приводится в ряде отечественных определителей и работ (Терентьев, 1924; Терентьев, Чернов, 1949; Исакова, 1959; Никитенко, 1959; Кузнецов, 1974; Банников и др., 1977; Кузьмин, 1999), а чёрный или серовато-чёрный с довольно правильно распределёнными ярко-жёлтыми, оранжевыми или ярко-красными пятнами, на которых расположены чёрные точки – протоки желез. Окраска брюшной стороны тела краснобрюхой жерлянки Окского заповедника совпадает с приводимой Н. А. Северцовым (1950) для жерлянки Воронежской губернии: «...на брюхе тёмный цвет, чёрный с синим отливом, является господствующим, а оранжевый в виде пятен» (с. 252).

Форма с такой же окраской представлена в Польше, Чехословакии, Румынии, Украине (Lác, 1961; Michalowski, 1961; Стугрен, Попович, 1961; Madej, 1966, 1967; Michalowski, Madej, 1969; Hrabě et al., 1973; Kowalewski, 1973; Писанец, 2007). В области лопаток обычны два тёмных (иногда лирообразных) валика из слившихся продольно-вытянутых железистых бугорков. Иногда между этими валиками расположено два зелёных пятна, изредка сливающихся в одно. Зелёные пятна присутствуют примерно у 7% взрослых особей. У сеголеток число особей с пятнами достигает 22%. Кроме пятен, у жерлянок изредка от ноздрей до ануса по центру спины тянется зелёная полоса (возможно, остаточная личиночная), крайне редко расплывающаяся в зелёное пятно во всю спину. Тело мешковатое. Морда округлая. Впечатление некоторой округлости её создается за счёт тёмных полосок, слагающихся из отдельных тёмных пятнышек и тянущихся от кончика морды через носовые отверстия к внутреннему краю глаз. Наиболее голосистые в брачное время самцы мешкоподобны. За счёт заполнения лимфатических полостей увеличиваются как их размеры, так и вес (с 6-8 до 16-22 г). Они настолько расплываются, что не способны передвигаться по суше. Очень хорошо, особенно в весеннее время, выражена поза «качалки» – жерлянка выгибает тело, поднимая голову и конечности (Цв. Табл. III.2). При этом сверху хорошо видны яркие, крупные, звёздчатые пятна на вывернутых вверх лапках.

Фринолицин, кожный секрет жерлянок, обильно выделяется уже сеголетками. Особенно едок он у старых особей. Обладает раздражающим и ранозаживляющим действием. Токсичен как для самих жерлянок, так и для других видов земноводных. В холодной воде и при низкой температуре воздуха интенсивность кожных выделений приглушается.

Максимальная отмеченная длина тела самцов составила 63 мм, самок – 58 мм, масса, соответственно, 11.9 г и 10.1 г. Однако такие размеры имели единичные особи. Обычно длина тела самцов достигала 57 мм (масса – 10.0 г), самок – 53 мм (8.1 г). Средняя длина тела жерлянок составила 43 (лимит 40-47) мм, ширина ряда – 16-63 (n=12216).

В Волжско-Камском крае самцы достигали длины 52.4 мм, самки – 46.5 мм (Гаранин, 1971б), в Мордовии – 46.0 мм (Ручин, Рыжов, 2003), на Украине – 50.0 мм (Тарашук, 1959), в Молдавии – 44.0 мм (Тофан, 1970), в Западном Казахстане – самцы 44.0, самки 50.0 мм (Искакова, 1959), в Чехословакии – 58.0 мм (Hrabě et al., 1973), в Болгарии – самцы 40.3, самки 41.4 мм (Пескова, Желев, 2010).

Параметры популяции, динамика численности, структура, биомасса. По численности весной на стационаре в 1971-1980 гг. жерлянка находилась на первом месте, в течение сезона активности – на первом-третьем. В период весенних миграций половозрелые особи в уловах канавками составляли 93.2-100.0%. Самок меньше, чем самцов, 38.3-52.5, в среднем – 43.3% (табл. 5.7). В Молдавии самки составляли 66.6% (Тофан, 1970), в Присамарье – 36.5% (Аврамова и др., 1976).

Таблица 5.7.

Численность и структура популяции краснобрюхой жерлянки поймы р. Ока в течение 1971-1980, 1996, 2010, 2013 гг. (уловы канавками)

Годы	Апрель – май				Апрель – сентябрь		
	число экз.		доля ad, %	доля самок, %	число экз.		доля сеголеток, %
	абс.	на 100 м-с			абс.	на 100 м-с	
1971	2409	49.4	93.2	40.7	3558	24.8	17.6
1972	6082	75.8	99.0	42.6	6477	25.0	0.1
1973	10441	96.3	99.8	45.3	10676	33.3	0.08
1974	6231	84.9	99.9	52.5	9198	62.7	45.6
1975	2382	81.3	99.4	39.3	2385	32.7	0.05
1976	3395	61.5	99.9	43.5	3469	21.1	-
1977	3709	92.2	100.0	46.5	10987	149.8	88.0
1978	5562	69.4	99.5	42.7	6257	49.5	0.6
1979	1411	10.7	99.7	38.3	5945	363.0	79.9
1980	21994	336.6	99.8	41.6	26399	149.1	0.01
1971-1980	63616	105.5	99.0	43.3	85378	91.1	23.2
1996	51	8.9	100.0	25.5	-	-	-
2010	260	59.0	100.0	41.2	261	31.1	0.4
2013	11	3.0	27.2	66.6	11	1.6	0

В 1990-е гг. на фоне общего сокращения численности земноводных наблюдали пятнадцатикратное снижение количества жерлянки в уловах канавками (Панченко, 1997). Возобновление работ по учёту земноводных в 2010 г. показало, что численность краснобрюхой жерлянки несколько возросла за эти годы, но всё-таки почти в 2 раза меньше, чем в период 1971-1980 гг. (Антонюк, 2011б, 2012в). После засушливого лета 2010 г. на стационаре произошло резкое сокращение численности вида и лишь в 2013 г. – небольшой подъём.

Сеголетки в сухие годы и в годы с заморозками во время развития икры отсутствовали. В среднем за десятилетие (1971-1980 гг.) они составили 23.2% от общего числа жерлянок.

Средняя длина тела половозрелых особей составила 43.9 мм, соответственно самцов 44.3 (30-63) мм (n=6890), самок – 43.5 (31-58) мм (n=4779) (рис. 5.1).

С 1973 по 1978 г. у представителей обоих полов наблюдали рост длины тела. В 1979 г. было отмечено значительное уменьшение средней длины тела у самцов (-8.8 мм), в то время как у самок сохранялась тенденция к увеличению размеров. И только на следующий год у самок средняя длина тела уменьшилась (-3.6 мм), в то время как у самцов началось увеличение средних размеров (+6.4 мм по сравнению с 1979 г.). Подобное явление объясняется более быстрым созреванием и вступлением в размножение в 1979 г. многочисленного поколения 1977 г. рождения. Основное число самок влилось в размножающуюся часть популяции годом позднее, в 1980 г.

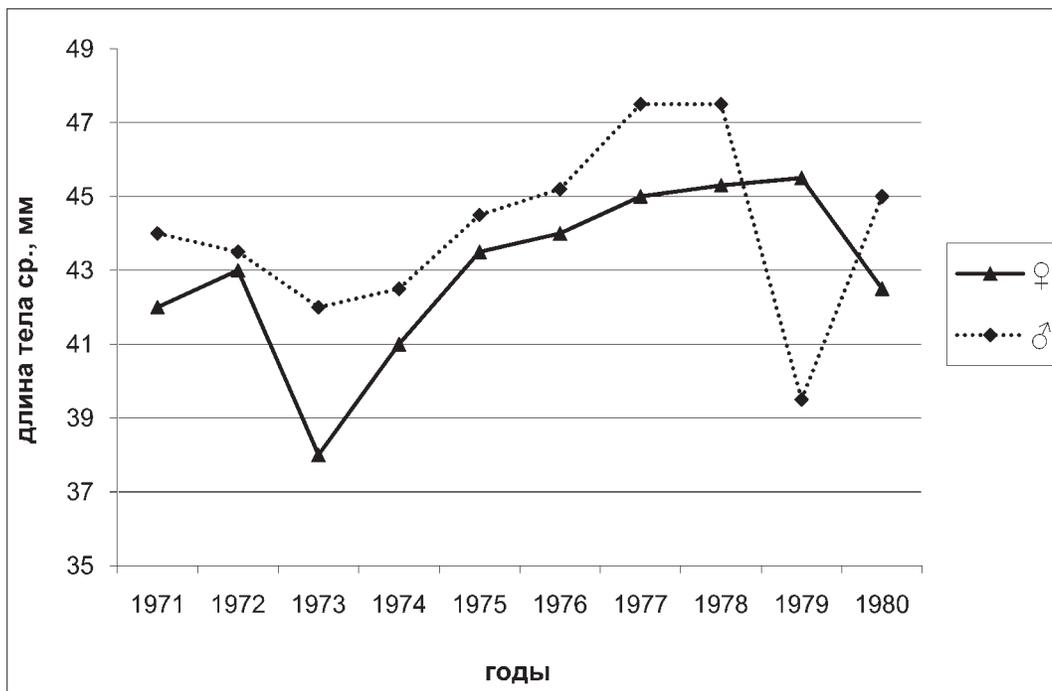


Рис. 5.1. Изменение средних размеров половозрелых самцов (n=6890) и самок (n=4779) краснобрюхой жерлянки в течение 1971-1980 гг. (апрель – май)

Плотность населения вида на стационаре в период размножения 1971-1980 гг. держалась на очень высоком уровне (табл. 5.8).

Таблица 5.8.

Плотность населения и биомасса краснобрюхой жерлянки на стационаре в апреле – мае 1971-1980 гг.

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Плотность населения, ос./га: стационар	640	346-1960
водоёмы	10145	1149-19809
Биомасса, кг/га: стационар	4.0	2-12
водоёмы	60.0	7-120

На контролируемых водоёмах плотность населения колебалась от 1149 до 19809 ос./га, в среднем 10145 ос./га или до 2 особей на 1 м² водной площади. Для сравнения, в Волжско-Камском крае в период размножения плотность жерлянки достигала 74 ос./га, однако на временном водоёме площадью 0.25 га в 1958-1960 гг. численность вида составила 600-800 особей, т.е. до 2400 ос./га (Гаранин, 1964, 1968). Максимальная плотность населения краснобрюхой жерлянки в Волжско-Камском крае составила 6900 ос./га (Гаранин, 1977б). В средней части бассейна р. Южный Буг плотность населения краснобрюхой жерлянки весной достигала 8 ос./м² (Гончаренко и др., 1978)). Биомасса жер-

лянок, приходящаяся в весенние месяцы на 1 га стационара, в среднем за десятилетие составила 4 кг, а на 1 га водоёмов – 60 кг.

Половозрелость, плодовитость, эффективность размножения. Становление пола происходит сразу после метаморфоза. Соотношение полов у сеголеток примерно равное: в 1974 г. самки составили 52.0% (n=127), в 1977 г. – 56.1% (n=114), в 1979 г. – 46.0% (n=131). В отличие от краснобрюхой жерлянки из южных частей ареала (Аврамова и др., 1976), где часть особей созревает уже на втором году жизни, жерлянки окской популяции достигали половозрелости после двух-трёх зимовок. Минимальные размеры самцов с брачными мозолями составили 30 мм, самок с икрой 4 стадии зрелости – 31 мм. Однако в промеренных 118 брачных парах самый мелкий самец имел длину тела 35 мм, а самка – 36 мм (табл. 4.14).

Абсолютная плодовитость самок краснобрюхой жерлянки окской популяции составила в среднем 455 (181-926) икринок. Для сравнения, в Присамарье абсолютная плодовитость вида – 309 икринок (Аврамова и др., 1976, 1977). Максимальная абсолютная плодовитость у самок длиной 46-47 мм – 720 (602-926) икринок. У самки длиной 41 мм было подсчитано число окрашенных икринок: из них икринки диаметром 1.3-1.5 мм составили 56.8%, 0.7-1.2 мм – 43.2%. Семенники от светло- (почти бесцветного) до тёмно-коричневого (почти чёрного) цвета. Обычно семенники, даже у одного самца, разного цвета. Так, у 24 просмотренных самцов жерлянки оба тёмно-коричневых семенника были у 37.5% особей; один тёмно-коричневый, другой – коричневатого-серый – у 20.8%; один тёмный, другой почти бесцветный – у 12.5%; один серый, другой бесцветный – у 8.3%; оба коричневые – у 12.5%; оба серые – у 4.2%, оба бежево-пятнистые – у 4.2%.

Накануне размножения вес яичников по отношению к весу тела достигал 18.6%, составив в среднем 13.3%. У отнерестившихся, покидающих водоём самок в гонадах оставалась икра 4 стадии зрелости, начинавшая резорбироваться. Так, у 6 самок длиной от 40 до 48 мм (средняя длина 45.7 мм) в гонадах оставалось от 107 до 573 (в среднем 296) икринок. Средняя плодовитость самки длиной 45.7 мм – 708 икринок, т.е. 41.8% икры ещё не было выметано (величина, очень близкая к количеству икринок размером 0.7-12.0 мм в начале нереста – 43.2%).

В контролируемых водоёмах была выяснена эффективность размножения краснобрюхой жерлянки в течение периода 1971-1980 гг. (табл. 5.9). Выход сеголеток на одну самку составил в среднем 3.2 особи. По отношению к отложенной икре сеголетки составили от 0.0001 (в 1980 г.) до 3.7% (в 1977 г.), в среднем 9 сеголеток на 1000 отложенных икринок или 0.9%. При этом биомасса сеголеток, по отношению к биомассе икры, равнялась в среднем 221%, варьируя от 0.02 (1980 г.) до 958% (1977 г.). Максимальное число сеголеток было отмечено в 1977 и 1979 гг., когда среднесуточная температура воздуха в мае во время эмбрионального развития вида превышала 17°C (рис. 5.2).

Ко времени вылупления головастика в живых оставалось в среднем 42.0% отложенных икринок. К 24-25 стадиям развития головастики составляли 35.2%, к 26 – 25.2%, к 27-28 – 13.6% к числу отложенных икринок (табл. 5.10).

Таблица 5.9.

Эффективность размножения окской популяции краснобрюхой жерлянки в 1971-1980 гг.

Средние показатели	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1971-1980
Число размножавшихся самок	3087	5267	7174	7337	5233	4404	7065	2530	6776	23027	7170
Абсолютная плодовитость*, шт. икр.	235	334	227	236	342	356	391	423	429	317	329
Отложено икры: икринок, тыс. сырой вес, кг	725 1.8	1759 3.2	1628 3.6	1731 4.4	1790 3.7	1568 3.5	2762 6.4	1070 2.3	2907 6.1	7300 13.8	2324 4.9
Метаморфизировало сеголеток: всего, шт. на одну самку, шт. сырой вес, кг	1355 04 0.7	19 <0.01 0.01	20 <0.01 0.01	41590 5.7 20.8	5 <0.01 <0.01	- - -	102440 14.5 61.3	25 0.01 0.01	75220 11.1 45.1	7 <0.01 <0.01	22068 3.2 12.8
Сеголеток к отложенной икре, %: кол-во экз. биомасса	0.2 38.9	<0.01 0.3	<0.01 0.3	2.4 472.7	<0.01 0.05	- -	3.7 957.8	<0.01 0.4	2.6 739.3	<0.01 0.02	0.9 221.0

* - вычтено 42% резорбирующихся икринок

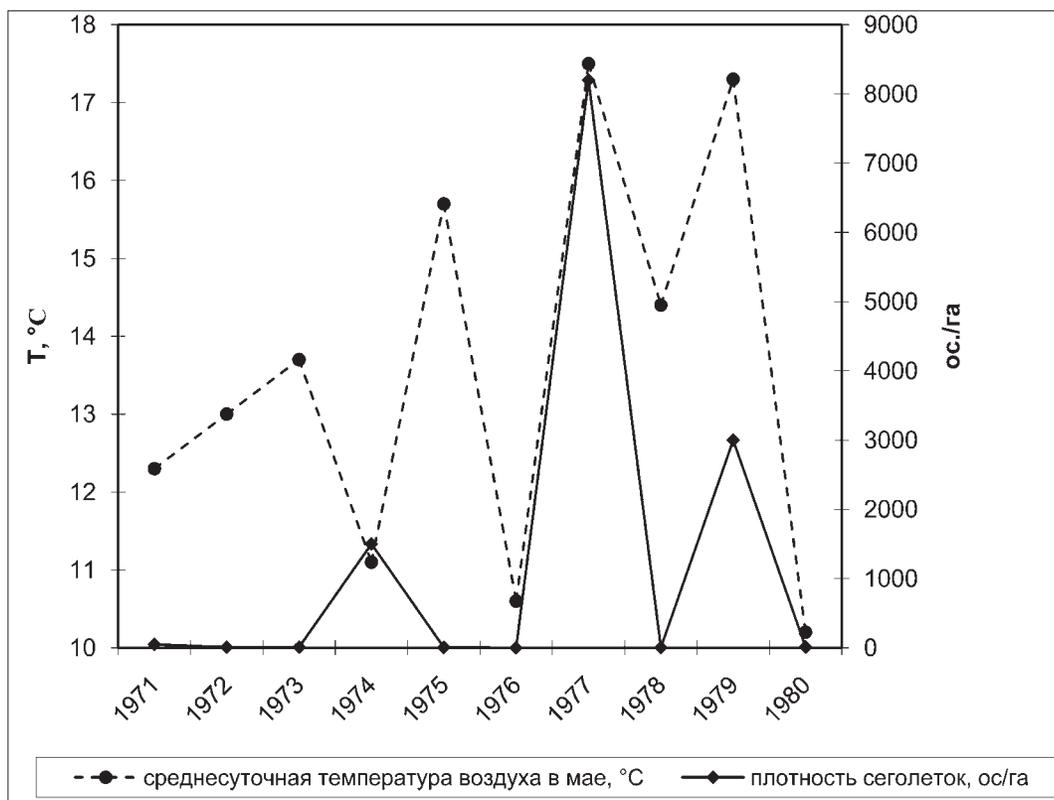


Рис. 5.2. Зависимость эффективности размножения краснобрюхой жерлянки от среднесуточной температуры в мае в 1971-1980 гг.

Таблица 5.10.

Выживаемость жерлянок и изменение их биомассы в течение периода личиночного развития (Большие Сады, 1977 г.)

Показатели	Дата взятия пробы		
	18.05	30.05	15.06
Стадия развития	24-25	26	27-28
Личинок			
всего, тыс. шт.	194	139	75
к икре, %	35.2	25.2	13.6
биомасса, кг	232	77.3	106.5

Несмотря на трёхкратное уменьшение количества икринок, происходило возрастание биомассы более чем в четыре раза.

Темп роста, размерно-возрастной состав, продолжительность жизни в популяции. Для выяснения этих вопросов контролировали изменение размерного состава популяции, проводили индивидуальное (3702 экз.) и массовое (4662 экз.) мечение. Всего через год и более после мечения

было получено 620 индивидуальных и более 500 «массовых» возвратов. Движение помеченной в 1972 г. части популяции вплоть до 1980 г. приведено в табл. 5.11.

Таблица 5.11.

Рост краснобрюхой жерлянки с возрастом (по результатам индивидуального мечения 1972 г.)

Показатели	Длина тела, мм							
	в год мечения	при поимке через						
		1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет	8 лет
Длина тела, мм								
средняя	40.2	44.0	44.0	46.8	45.6	48.5	50.5	51.0
мин. – макс.	17-59	36-50	38-49	42-50	41-49	44-55	46-55	45-55
Число экз.	1382	61	41	13	16	20	15	3

После первой зимовки средняя длина тела краснобрюхой жерлянки окской популяции составляла 20 мм, после второй – 34 мм. Длину тела 40.2 мм жерлянка имела в возрасте не менее трёх лет. Следовательно, в части популяции, помеченной в 1972 г., средний возраст особей составлял 3-4 года, в 1980 г. эти особи достигли одиннадцати-двенадцатилетнего возраста. Но по размерному ряду 1980 г. было выявлено наличие группы более крупных особей. На их долю в апреле 1980 г. пришлось 12.5%. Если предположить, что этим жерлянкам больше 11-12 лет, то за 10 лет популяция обновляется примерно на 85-88%.

Темп роста самцов выше, чем самок (табл. 5.12).

Таблица 5.12.

Рост самцов и самок краснобрюхой жерлянки с возрастом (по индивидуальному мечению 1976 г.)

Пол	Показатели	Длина тела, мм				
		в год мечения	при поимке через			
			1 год	2 года	3 года	4 года
♂	Длина тела, мм:					
	средняя	45,5	50.2	52.8	52.2	52.4
	мин. – макс.	29-53	40-57	42-58	50-54	47-56
	Число экз.	605	40	46	5	13
♀	Длина тела, мм					
	средняя	44.5	46.9	48.4	51.0	49.8
	мин. – макс.	40-51	40-55	43-54	45-55	45-53
	Число экз.	443	20	22	11	4

У сеголеток интенсивный рост происходил в течение первого месяца жизни – в июле (в среднем +1.7 мм), в августе прирост практически отсутствовал. С годами темп роста замедлялся (табл. 5.13).

Таблица 5.13.

Особенности роста старых особей краснобрюхой жерлянки

Пол	№ метки	Длина тела, мм					
		при мечении	при поимке через				
			1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
♀	303	46.0	-	46.0	-	-	-
♀	538	43.5	47.0	47.0	-	-	-
♂	614	45.0	-	55.0	-	55.0	-
♂	650	40.0	-	51.0	-	51.0	-
♂	720	43.0	-	-	53.0	52.0	-
♂	822	41.0	-	49.0	-	48.0	-
♂	966	48.0	50.0	50.0	-	-	-
♀	1027	50.0	-	-	49.0	-	-
♂	1755	35.0	-	-	-	53.0	53.0

В 1971 г. ампутацией второго пальца правой передней конечности из 2409 пойманных жерлянок было помечено 953 особи (396 ос. на 1000). Из них 52.2% составили сеголетки и годовики и 47.8% – особи в возрасте старше 1 года. В 1972 г. на 1000 пойманных жерлянок пришлось 77 меченых, т.е. относительно к прошлому году 1.9%. Поскольку среди помеченных в 1971 г. жерлянок были особи, случайно оказавшиеся на участке, то мы в последующих расчётах принимаем число меченых жерлянок, пришедшихся в 1972 г. на 1000 отловленных особей, за 100%. Соответственно, в 1973 г. число повторно пойманных жерлянок, по отношению к 1972 г., составило 45.5%, в 1974 г. – 59.7%, в 1975 г. – 32.5%, в 1976 г. – 37.7%, в 1977 г. – 45.5%, в 1978 г. – 37.7%, в 1979 г. – 27.3%, в 1980 г. – 13.0% (табл. 5.14).

Таблица 5.14.

Возвраты жерлянок, помеченных в 1971 г., в последующие годы (уловы канавками, апрель – май)

Показатели	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Поймано особей	2409	6082	10441	6231	2382	3395	3709	5562	1405	21994
Из них меченых:										
всего	953	47	36	29	6	10	13	16	3	21
на 1000 экз.	396	7.7	3.5	4.6	2.5	2.9	3.5	2.9	2.1	1.0
Величина возврата, % по отношению к 1971 г.	-	1.9	0.9	1.2	0.6	0.7	0.9	0.7	0.5	0.3
по отношению к 1972 г.	-	100	45.5	59.7	32.5	37.7	45.5	37.7	27.3	13.0

В 1974 г. посредством ампутации четвёртого пальца левой передней конечности было помечено 156 сеголеток жерлянки. В последующие годы возврат сеголеток, по отношению к году мечения, соответственно составил: в 1976 г. – 10.4%, в 1977 г. – 6.4%, в 1978 г. – 6.4%, в 1979 г. – 16.7%, в 1980 г. – 3.0%.

Посредством мечения установлено, что продолжительность жизни краснобрюхой жерлянки в популяции поймы р. Ока составляет не менее 12 лет.

Так, соотношение возрастных групп весной 1979 г. было следующим: особи в возрасте 1 года составили 0.1%, 2 лет – 3.2%, 3 лет – 0.1%, 4 лет – 0.1%, 5 лет – 9.3% и старше 5 лет – 87.2%. В лабораторных условиях краснобрюхая жерлянка живёт до 30 лет (Turner, 1962). По данным С. Л. Кузьмина (1999), продолжительность жизни в природе достигает 12 лет, но обычно гораздо меньше. Для лесостепной зоны Украины предельный возраст вида был определён в 4 года (Гончаренко, 1979), в Московской области популяция обновлялась за 3.5 года (Банников, 1950). По материалам мечения (Гаранин, 1971б) и анализу «регистрирующих структур», особи в возрасте до 4 лет в Волжско-Камском крае составляли 96.0-97.0%.

Распространение на территории Рязанской области. Краснобрюхая жерлянка обитает в зоне широколиственных и смешанных лесов, лесостепи. Встречается в лесных и луговых пойменных водоёмах, старицах, канавах, небольших озёрах, прудах, болотах с хорошо прогреваемой водой и глинистым дном, избегает песчаных берегов и быстрого течения. Предпочитает небольшие водоёмы, заросшие травянистой растительностью.

В настоящее время отнесена к редким видам Рязанской области и занесена в Красную книгу (2011), как имеющий малую численность и спорадически распространённый на значительной территории вид амфибий (3 категория).

Краткосрочное экспедиционное обследование ряда районов области, проведенное в период репродуктивной активности вида в мае 2013 г., позволило выявить многочисленные ранее не отмеченные точки обитания краснобрюхой жерлянки и присутствие большого количества вокализирующих самцов в нерестовых водоёмах. Поющие самцы были отмечены в поймах крупных и малых рек (Ока, Проня, Мокша, Цна, Паника, Манюшка, Лукьяновка), водохранилищах, озёрах, прудах, карьерах, придорожных канавах. Необходимо дальнейшее обследование районов области в период репродуктивной активности амфибий (конец апреля – май), что, возможно, позволит в будущем исключить краснобрюхую жерлянку из списка краснокнижных видов как широко распространённый массовый вид. Вид отмечен на территории всех орографических и большинства административных районов Рязанской области (Цв. Табл. IV).

5.4. ОБЫКНОВЕННАЯ ЧЕСНОЧНИЦА *Pelobates fuscus* Laurenti, 1768

Морфология, морфометрия, окраска. Морфометрические показатели обыкновенной чесночницы Окского заповедника (табл. 5.15) соответствуют приводимым для номинативного подвида (Банников и др., 1977).

Окраска несколько отличается от приводимой для других районов страны (Искакова, 1959; Никитенко, 1959; Тарашук, 1959; Банников и др., 1977; Пикулик, 1981). У большинства особей общий тон верхней части тела тёмно-оливковый. Вдоль спины проходят три-пять более светлых полос. Центральная полоса, тянущаяся от головы до клоаки, обычно цельная, иногда прерывистая. Остальные полосы чаще прерывающиеся, иногда как бы размытые,

крайне мягко переходят в почти белое брюхо у самок и грязно-белое у самцов. На брюхе размытые светло-оливковые пятна. Со спинной стороны тела с заходом на конечности красноватые бугорки. Нередки ржаво-красные экземпляры (до 5.0%). У самца имеется выступающая овальная железа на плече. В брачное время у самцов на спине появляются красноватые или однотонные жёсткие бугорки. У самок бугорчатость выражена слабее.

Таблица 5.15.

Морфометрические показатели обыкновенной чесночницы Окского заповедника

Возрастные и половые группы	Морфометрические показатели				Число экз.
	L., мм	L./L.c.	F./T.	D.p./C.	
Взрослые особи:					
♂	47.0/37-61	3.03/2.70-3.33	1.21/1.12-1.35	1.01/0.67-1.42	38
♀	47.5/41-71	3.08/2.79-3.22	1.18/1.06-1.24	1.18/0.88-1.62	18
Сеголетки	33.8/22-38	2.82/2.66-3.0	1.21/1.17-1.25	1.09/0.90-1.33	11

Чесночный запах присущ как кожным выделениям, так и «струе». Уже сеголетки «несут» этот запах. Особенно резко выражен он у половозрелых особей в период размножения.

Максимальная отмеченная длина тела у чесночниц окской популяции – 71 мм, чаще длина тела самцов достигала 61 мм, самок – 66 мм. Средняя длина тела особей в популяции – 46.2 (23-68) мм (n=16730). Максимальная длина тела особей вида в других частях ареала следующая: в Южном Зауралье до 54 мм (Топоркова, 1965), в Волжско-Камском крае самцы до 56.8 мм, самки – до 60.5 (Попов и др., 1954), в Польше – до 74 мм (Kowalewski, 1973), в Казахстане (Искакова, 1959), в Украине (Таращук, 1959) и в Чехословакии (Hrabě et al., 1973) – до 80 мм. Самки крупнее самцов и в других частях ареала, в частности в Чехословакии (Hrabě et al., 1973), Польше (Andrzejewski et al., 1977), где чесночница является обычным видом (Ruprecht, 1977).

Методом проточной ДНК-цитометрии в Институте цитологии РАН (Санкт-Петербург) было установлено, что чесночницы окской поймы по размеру генома относятся к восточному типу (Лада, 2003).

Параметры популяции, динамика численности, структура, биомасса. По численности на стационаре в 1970-е годы занимала второе место (табл. 5.16). В период весенних миграций половозрелые особи в уловах канавками составили в среднем за десятилетие 74.4%, из них самки – 31.8%, что близко к показателю, приводимому для Окского заповедника С. Л. Шалдыбиным (1974а) – 35-45%. Близкий процент самок в Присамарье – 39.5% (Аврамова и др., 1976). Количество сеголеток в окской популяции за исследованный период варьировало от 0.7 до 96.2%, составив в среднем 35.2%. Однако численность вида неуклонно снижается из года в год и абсолютные уловы в 2010 г. упали в девять раз по сравнению с многолетней средней (Антонюк, 2012а). В 2013 г. доля обыкновенной чесночницы существенно выросла, что в зна-

чительной степени связано с тем, что работа ловчих канавок (23-26 апреля) совпала с миграцией вида к нерестовым водоёмам. При этом 95.0% от числа пойманных особей составили самцы, так как эта часть популяции движется к водоёмам первой.

Таблица 5.16.

Численность и структура популяции обыкновенной чесночницы поймы р. Ока в течение 1971-1980, 1996, 2010, 2013 гг. (уловы канавками)

Годы	Апрель – май				Апрель – сентябрь		
	число экз.		доля ad,	доля самок у ad,	число экз.		доля сеголеток, %
	абс.	на 100 м/с	%	%	абс.	на 100 м/с	
1971	6696	95.0	44.1	-	18061	96.8	51.3
1972	8599	126.4	93.5	43.0	10304	47.4	2.1
1973	9626	88.4	94.9	30.8	11855	8.9	2.4
1974	4592	62.2	97.7	28.8	9737	35.1	53.8
1975	2768	62.7	83.2	25.9	2814	27.1	2.5
1976	2746	47.9	88.3	33.2	3029	18.8	15.1
1977	1200	32.9	94.2	34.7	11462	725.3	96.2
1978	9165	114.2	33.0	33.0	16984	108.7	32.0
1979	878	67.0	45.2	32.2	6163	527.2	94.3
1980	6890	114.8	70.2	25.0	8984	50.6	1.9
1971-1980	53160	81.2	74.4	31.8	101393	164.6	35.2
1996	289	51.3	60.6	23.4	-	-	-
2010	52	10.9	98.1	23.5	62	7.4	16.1
2013	121	33.6	100.0	5.0	125	17.8	3.2

Средняя длина тела половозрелых особей составила 49.0 мм, соответственно, самцов – 47.9 (41-65) мм (n=9041), самок – 51.8 (43-71) мм (n=3335) (рис. 5.3).

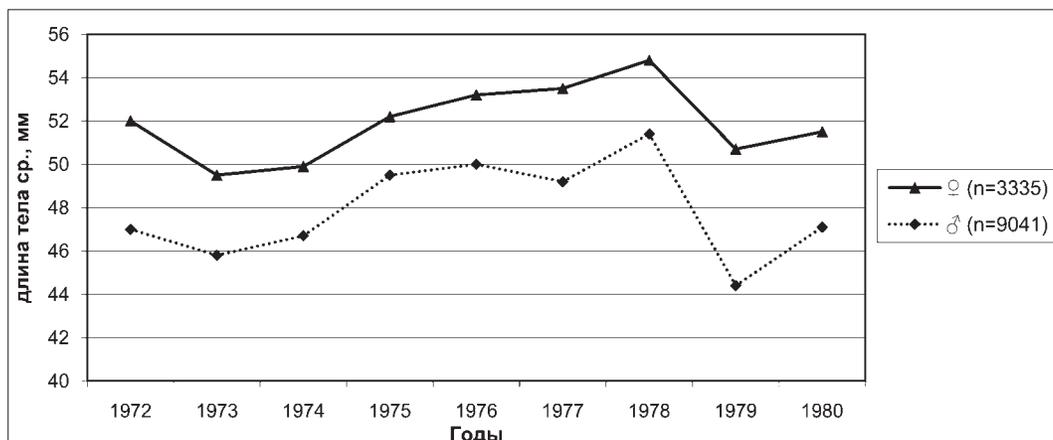


Рис. 5.3. Изменение средней длины тела самцов и самок обыкновенной чесночницы окской популяции в течение 1971-1980 гг. (апрель – май)

Численность чесночницы на стационаре в весенние месяцы 1970-х годов была на очень высоком уровне (табл. 5.17).

Таблица 5.17.

Численность, плотность населения и биомасса обыкновенной чесночницы на стационаре в апреле – мае 1971-1980 гг.

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Число особей на стационаре общее на 1 га	11369 484	5502-15140 234-644
Биомасса, кг общая на 1 га	94.0 4.0	55.0-126.0 2.3-5.4

В период 1971-1980 гг. плотность населения вида на стационаре изменялась от 234 до 644 ос./га, составив в среднем 484 ос./га; биомасса – от 2.3 до 5.4 кг/га, в среднем 4.0 кг/га. В Волжско-Камском заповеднике на отдельных участках плотность населения обыкновенной чесночницы достигала 700 ос./га (Гаранин, 1970а). В летнее время основное число чесночниц перемещалось за пределы стационарной площади в ежегодно заливаемые весной участки пойменного леса. Однако в годы с высоким процентом выхода сеголеток биомасса вида на стационаре превышала весеннюю (табл. 5.18).

Таблица 5.18.

Численность и биомасса сеголеток обыкновенной чесночницы на стационаре в 1971-1980 гг.

Показатели	Численность, экз.		Биомасса, кг	
	общая	на 1 га	общая	на 1 га
Средние	27530	1171	125.8	5.4
Мин. – макс.	270-137961	11-5870	1.3-634.6	0.1-27.0

Половозрелость, плодовитость, эффективность размножения. Пол у обыкновенной чесночницы, как и у других видов бесхвостых амфибий поймы р. Ока, легко определяется по форме и размерам гонад сразу после метаморфоза. Самки у сеголеток составили 49.9% (47.7-52.5%). Характерная для самцов чесночницы овальная плечевая железа хорошо различима уже у особей с длиной тела 33 мм (годовики и старше), однако в нерестовых водоёмах самцов мельче 41 мм встречать не приходилось. Поэтому мы принимали эту длину тела минимальной для половозрелых самцов. Половозрелые самки имели длину тела не менее 43 мм (в южной части ареала, в Присамарье, часть самок чесночницы (14.2%) созревает на втором году жизни, все 100% – после двух зимовок (Аврамова и др., 1976)).

Абсолютная плодовитость окских чесночниц – 933 (334-1850) икрин-

ки (n=82). Абсолютная плодовитость чесночницы в других районах – от 313 до 4483 икринок (Попов и др., 1954; Аврамова и др., 1976; Котенко, 1977; Кузьмин, 1999). С возрастом плодовитость увеличивается: у особей длиной 44-48 мм (n=22) она составила 623 (394-865) икринки, длиной 56-60 мм (n=10) – 1270 (944-1850) икринок. Относительный вес икры к весу тела достигал 22.3%, в среднем 15.7%. Икра серовато-чёрная, диаметр отдельных икринок 1.3-1.8 мм. Семенники бледно-жёлтого, телесного цвета, правый семенник крупнее левого.

На стационаре выясняли эффективность размножения чесночницы в течение 1972-1980 гг. (табл. 5.19). Выход сеголеток по численности в разные годы составил от 0.01 до 6.2%, в среднем 1.5% по отношению к отложенной икре; по биомассе – от 35.1 до 14426, в среднем 3320%, т.е. превысив биомассу икры в 30 раз. Огромную биомассу представляли головастики чесночницы на 27-28 стадиях развития. Так, в 1979 г. только в Больших Садах (3.6 га) биомасса головастиков составляла около 4000 кг (табл. 5.20).

Таблица 5.19.

Изменение численности, плотности и размерно-весовых показателей личинок обыкновенной чесночницы по мере их роста и развития в оз. Большие Сады в 1979 г.

Показатели личинок	24.05	5.06	13.06
Стадия развития	24-25	26-27	27-28
Средняя длина тела, мм	24	40	53
Средний вес тела, г	2.0	10.1	19.1
Число личинок			
всего, шт	338600	290655	189800
в 1 м ³ , шт	6.7	5.8	3.8
к икре, %	44.5	3.2	25.0
Биомасса, кг	687.4	2944.4	3625.2
Сухой вес, кг	27.5	98.1	120.8

Темп роста, размерно-возрастной состав, продолжительность жизни особей в популяции. Слежение за изменением размерного состава популяции сопровождалось индивидуальным (3313 экз.) и массовым (23847 экз.) мечением. Всего через год и более после мечения было получено 318 индивидуальных и более 1700 «массовых» возвратов. Чесночница тяжелее остальных видов переносила мечение. Объясняется это, в первую очередь, её образом жизни. Особенно болезненно индивидуальное мечение с ампутацией пальцев на задних конечностях.

Несмотря на влияние на темп роста ряда факторов, которые мы рассмотрим ниже, в общем, происходило увеличение размеров особей в популяции до определённой максимальной длины (табл. 5.21).

Таблица 5.20.
Продуктивность размножения окской популяции обыкновенной чесночницы в 1972-1980 гг.

Показатели	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1972-1980
Отложено икры кладок, шт.	4880	2537	1683	1646	1613	2048	1191	1622	1969	2132
икринок, тыс. шт.	4729	2131	1407	1636	1761	2236	1382	1458	1869	2068
сырой вес, кг	9.3	4.4	3.0	3.3	4.0	5.3	3.2	3.1	3.7	4.4
Метаморфизировавших сеголеток всего, шт.	1337	425	21651	984	1071	137961	7939	82820	270	28273
на одну самку, шт.	0.3	0.2	12.9	0.6	0.7	67.4	6.7	51.1	0.1	15.5
сырой вес, кг.	5.3	2.7	60.6	3.3	4.2	634.6	36.5	447.2	1.3	132.8
Сеголеток к отложенной икре, % количество экз.	0.03	0.02	1.5	0.06	0.06	6.2	0.6	5.7	0.01	1.5
биомасса	57.0	61.4	2020.0	100.0	105.0	11973.6	1140.6	14425.8	35.1	3324.2

Таблица 5.21.

Усреднённый за ряд лет темп роста обыкновенной чесночницы (по 162 индивидуальным возвратам)

Длина тела (мм) при встрече через:	Длина тела при мечении, мм					
	32-37	38-43	44-47	48-51	52-53	>53
1 год						
средняя	42.0	43.5	46.5	50.9	52.7	50.0
мин. – макс.	-	41-46	45-48	48-54	50-54	-
2 года						
средняя	47.0	47.5	49.0	51.2	52.6	56.8
мин. – макс.	-	44-50	47-55	48-55	49-56	54-59
3 года						
средняя	49.0	49.0	49.8	52.0	-	-
мин. – макс.	45-51	48-52	49-52	50-54	-	-
4 года						
средняя	-	48.5	50.0	52.0	61.0	57.0
мин. – макс.	-	47-50	-	50-54	-	54-60
5 лет						
средняя	52.5	54.0	52.0	53.0	-	-
мин. – макс.	51-54	-	50-55	49-56	-	-
6 лет						
средняя	-	-	53.5	54.5	-	-
мин. – макс.	-	-	51-54	54-55	-	-

Самки крупнее самцов (рис. 5.4).

При рассмотрении темпов роста групп особей, меченных в разные годы (табл. 5.22), видно, что в последующем, невзирая на увеличение их возраста, темп роста то положительный, то отсутствует, то приобретает отрицательные значения.

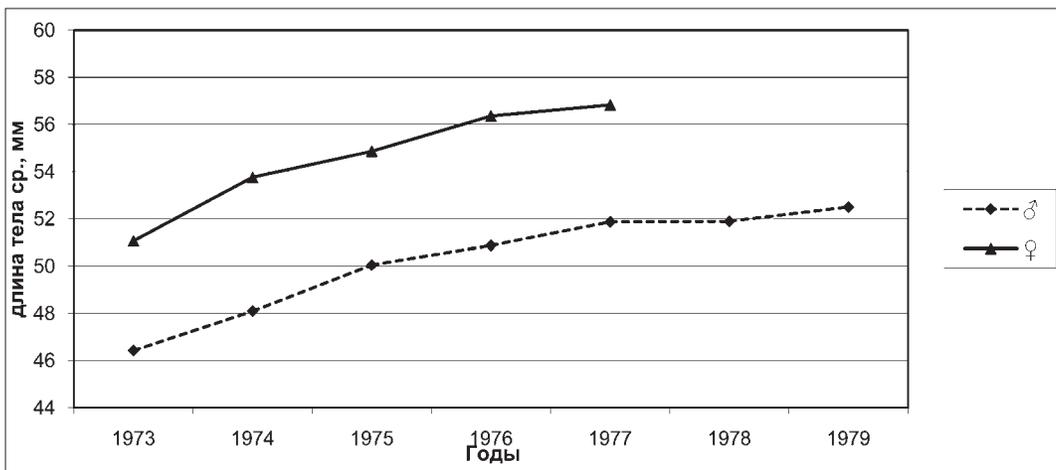


Рис. 5.4. Рост самцов (n=731) и самок (n=123) обыкновенной чесночницы поймы р. Ока с возрастом (массовое мечение 1972 г. – 2680 экз.).

Таблица 5.22.

**Рост особей обыкновенной чесночницы, меченных в разные годы
(по результатам индивидуального мечения)**

Год мечения	Показатели	Годы наблюдения						
		1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
1972	Длина тела, мм: средняя	48.1	47.6	48.2	52.8	51.9	51.0	54.2
	мин. – макс.	36-65	40-56	42-51	47-58	50-56	49-54	51-55
	Средний прирост, мм	-	-0.5	+0.6	+4.6	-0.9	-0.9	+3.2
	Число экз.	1602	26	14	8	10	3	6
1973	Длина тела, мм: средняя	-	43.5	46.1	48.2	50.5	49.8	53.3
	мин. – макс.	-	34-61	41-54	47-53	45-54	47-53	50-56
	Средний прирост, мм	-	-	+2.6	+2.1	+2.3	-0.7	+3.5
	Число экз.	-	451	22	6	9	4	10
1976	Длина тела, мм: средняя	-	-	-	-	50.3	51.3	52.6
	мин. – макс.	-	-	-	-	33-66	43-58	47-61
	Средний прирост, мм	-	-	-	-	+1.0	+1.0	+1.3
	Число экз.	-	-	-	-	1029	38	42
1977	Длина тела, мм: средняя	-	-	-	-	-	49.4	50.6
	мин. – макс.	-	-	-	-	-	39-67	45-56
	Средний прирост, мм	-	-	-	-	-	-	+1.2
	Число экз.	-	-	-	-	-	135	11
Усреднённый прирост, мм		-	-0.5	+1.6	+3.3	+0.7	-0.2	+2.3

На темп роста земноводных оказывали влияние погодные условия в период кормовой активности – в мае – августе (табл. 5.23).

Таблица 5.23.

**Зависимость роста обыкновенной чесночницы от погодных условий
изучаемых лет**

Показатели	1972	1975	1973	1977	1974	1976
Средний прирост за сезон, мм	-0.5	+0.7	+1.6	+2.3	+3.3	-0.2
Количество экз.	26	19	36	69	14	45
Май – июль:						
среднемесячное количество осадков, мм	38.6	39.7	48.1	76.7	96.2	63.7
среднесуточная температура воздуха, °С	17.9	17.7	16.4	17.1	15.5	13.3

Исходные размеры и темп роста поколений разных лет рождения отличались (табл. 5.24).

Таблица 5.24.

**Рост сеголеток обыкновенной чесночницы 1974 и 1977 гг. рождения
в последующие годы (по результатам массового мечения)**

Год мечения	Показатели	Длина тела меченых особей, мм*						
		в год мечения	при встрече через					
			1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
1974	Длина тела, мм: средняя	31.0	32.0	41.3	44.7	48.1	48.5	49.2
	мин. – макс.	24-36	27-38	39-48	40-51	41-53	42-55	45-54
	Число экз.	551	11	7	31	50	4	5
1977	Длина тела, мм: средняя	36.0	37.0	40.2	46.2	-	-	-
	мин. – макс.	32-42	33-41	35-45	40-50.5	-	-	-
	Число экз.	5082	94	20	86	-	-	-

*- «Длина тела меченых особей в год мечения» – длина тела сеголеток в июле – августе, «через 1 год» и более после мечения – длина тела чесночниц после пробуждения.

Максимальная продолжительность жизни обыкновенной чесночницы окской поймы превышает 10 лет. По имеющимся в литературе данным, чесночница живёт в природе 4-5 лет (Гаранин, 1969; Гончаренко, 1979). Подтверждением этому служат результаты мечения и «движение» поколения 1970 г. рождения. Генерация прослеживается в размерных рядах в течение всех изученных лет (1971-1980). Для суждения о выживаемости чесночницы с возрастом проследим за постепенным убыванием с годами меченых особей (табл. 5.25).

Таблица 5.25.

**Выживаемость обыкновенной чесночницы окской поймы с возрастом
(по результатам массового мечения)**

Год мечения*	Поймано особей	Возвраты после мечения через								
		1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет	7 лет	8 лет	9 лет
1971	всево, шт.	197	127	95	62	38	12	16	1	3
	на 1000 м-с, шт	21.0	14.3	9.5	8.1	6.8	3.0	2.0	0.8	0.5
	на 1000 м-с, %	100	61.8	4.5	38.6	32.4	14.3	9.5	3.6	2.4
1972	всево, шт.	302	151	69	82	42	67	-	10	-
	на 1000 м-с, шт	28	20.5	23.6	14.6	10.6	8.4	-	1.7	-
	на 1000 м-с, %	100	73.1	84.0	52.0	37.9	29.8	-	6.0	-
1976	всево, шт.	8	12	2	3	-	-	-	-	-
	на 1000 м-с, шт	2	1.5	1.5	0.5	-	-	-	-	-
	на 1000 м-с, %	100	62.5	63.7	20.8	-	-	-	-	-
1977	всево, шт.	101	25	83	-	-	-	-	-	-
	на 1000 м-с, шт	27.2	19.1	13.8	-	-	-	-	-	-
	на 1000 м-с, %	100	70.2	50.7	-	-	-	-	-	-
В среднем на 1000 м-с		100	68.5	60.9	3.1	35.1	22.0	9.5	4.8	2.4

* - В 1971 г. метили генерации всех лет рождения, включая сеголеток (помечено 11316 экз.), в 1972 г. – в возрасте не менее 2 лет (2650 экз.), в 1976 г. (233) и 1977 г. (5082) – только сеголеток.

Число особей, пойманных через год после мечения на 1000 м-с, составляет, в среднем, всего 3.3% (1.9-5.2%) от числа меченых, что объясняется как гибелью меченых особей, так и, в первую очередь, тем, что среди пойманных для мечения земноводных много мигрантов. Поэтому за 100% принято число чесночниц, пойманных через год после мечения. Исходя из этого числа, рассчитываем процент меченых особей, приходящихся на 1000 м-с в последующие годы. Поскольку исходный возраст чесночниц, меченых в разные годы, отличается, то различается и выживаемость этих групп с возрастом. Средний возраст меченых в 1971 г. особей составил 2 года. В 1980 г. они достигли среднего возраста 11 лет (минимальный возраст чесночниц в этой группе 9 лет) и составили в популяции около 2.0%. В 1972 г. метились только особи в возрасте двух и более лет (мечение проведено до 18 апреля, т.е. до пробуждения годовиков). В 1980 г., т.е. в возрасте 10 и более лет, их число составило 6.0% по отношению к числу повторно пойманных в 1973 г.

По данным мечения сеголеток 1977 г. рождения, средняя гибель чесночниц за промежуток времени от одного до двух лет (по весенним возвратам) составляет 29.8%, от двух до трёх лет – 27.8%. Среди меченых в 1971 г. чесночниц сеголетки составили 67.5%. Если предположить, что и в последующем они составили основу этой группы, то гибель чесночниц от трёх до четырёх лет составляет 14.7%, от 4 до 5 лет – 16.1%, от 5 до 6 лет – 55.9%, от 7 до 9 лет – 74.7%. Наиболее жизнестойки трёх-четырёхлетние особи.

Распространение на территории Рязанской области. Обычный сухопутный вид амфибий. Встречается в смешанных и широколиственных лесах, поймах рек, на огородах, полях. Для чесночницы важную роль имеет механический состав почвы. Отдаёт предпочтение почвам, в которые можно легко закопаться днём – песчаным, супесчаным, распаханым. Места обитания, как правило, привязаны к лесным массивам разного размера, близким к водоемам.

Вид отмечен во всех орографических районах Рязанской области. Незначительное число точек находок вида связано с недостаточной исследованностью территории (Цв. Табл. VI).

5.5. ЗЕЛЁНАЯ ЖАБА *Pseudepidalea viridis* Laurenti, 1768

Длина тела взрослых особей 48-99 мм, как правило, 55-80 мм (Кузьмин, 1999). У самцов имеются резонаторы. Кожа спины бугристая. Верх сероватый или оливковый с зелёными или оливковыми пятнами и красными или оранжево-красными точками на боках. Брюхо сероватое. Самец отличается от самки наличием брачных мозолей на 1-м пальце передней конечности (в брачный период на 1-м, 2-м и 3-м пальцах), более мелким телом, а иногда – более зелёной фоновой окраской (у самки сероватой) в брачный период. Кроме того, самец обычно имеет более лёгкое телосложение и сероватое брюхо (белое у самки).

Обычный вид, заселяющий различные места, но явно предпочитающий открытые ландшафты. В зоне лесов обычно обитает на открытых местах, зачастую далеко от водоёмов. Встречается в лесополосах, разреженных лесах, по долинам и поймам рек и озёр, на лугах, в степи. Жабы обычны в населённых пунктах, встречаются на огородах, полях, в садах и т.п. Жизнедеятельность проявляет в сумерки и ночью, дневная активность отмечена в пасмурную погоду и в период размножения. Зелёная жаба ведёт наземный образ жизни. Для размножения использует самые различные водоёмы: болота, пруды, лужи, канавы, заводи рек и ручьёв, где её легко обнаружить по мелодичным трелям, издаваемым самцами. Кладка имеет вид шнура длиной до 7 м, в котором яйца располагаются в два ряда. Шнуры с икрой оплетают подводную растительность или лежат на дне.

Во время проведения первой инвентаризации герпетофауны Окского заповедника в 1946 г. Е. С. Птушенко указывал на редкость вида и отмечал его присутствие только в открытых биотопах – лугах, полях, населённых пунктах. Повторная инвентаризация батрахофауны, проведенная в 1971-1980 гг., выявила сокращение численности зелёных жаб. Доля вида в уловах канавками составила всего 0.7% от числа учтённых земноводных. При этом на стационарной площади в пойме р. Ока зелёная жаба была отмечена только в 1971 г. после необычайно высокого паводка 1970 г., нарушившего естественные границы размещения ряда мелких видов позвоночных животных (на отсутствие зелёной жабы в зоне затопления паводком в Астраханском заповеднике указывает Л.Г. Динесман (1950)). В 1998-1999 гг. после долгого отсутствия были отмечены единичные сеголетки вида в уловах канавки на надпойменной террасе р. Пра (Дидорчук и др., 2005). В последние годы на территории Окского заповедника и его охранной зоны зелёная жаба не отмечена ни разу.

Данные по фенологии зелёной жабы на территории Окского заповедника отсутствуют из-за малочисленности вида. По данным Д. Судницына (устн. сообщ.), в 2008 г. в окрестностях г. Спасск пробуждение зелёной жабы отмечено 3 апреля, спаривание – 7 апреля, появление икры – 12 апреля. Первые сеголетки встречены в начале августа.

Распространение на территории Рязанской области. Вид везде немногочислен и распространён спорадически. Отмечен во всех орографических районах Рязанской области. Незначительное число точек находок вида связано с недостаточной исследованностью территории (Цв. Табл. VIII).

5.6. ОБЫКНОВЕННАЯ, ИЛИ СЕРАЯ, ЖАБА *Bufo bufo* Linnaeus, 1758

Морфология, окраска, полидактилия. Относится к номинативной форме *Bufo bufo bufo* (L., 1758) (Банников и др., 1977). Сверху однотонного тёмно-оливкового цвета, снизу – грязно-белая с тёмными пятнами. В 1974 г. были пойманы самец длиной 65 мм с оранжевым пятном на правом локте, самец длиной 76 мм с жёлтым пятном ниже левой лопатки, и самка длиной 87 мм

с оранжевым пятном справа от клоаки. В 1976 г. самец с оранжевым пятном на правом локте был пойман вторично. У самцов в брачное время на внутренней поверхности 1-3 пальцев передних конечностей хорошо развиты чёрные шероховатые брачные мозоли.

Неоднократно отмечались случаи полидактилии. Чаще это были особи с шестипальными задними конечностями. Встречались жабы с семипальными задними конечностями, с раздвоенным первым или четвёртым пальцем на передних конечностях. В 1976 г. поймана самка длиной 75.5 мм, у которой первый палец на передних конечностях был раздвоен, правая задняя конечность шестипалая, а левая – семипалая. В том же году отмечен самец длиной 69.5 мм, у которого раздвоены первые пальцы на передних конечностях, на задних конечностях по пять пальцев, а перед первыми пальцами раздвоенные выросты. В 1977 г. у самки длиной 84.0 мм отсутствовала левая голень, на правой задней конечности семь пальцев, а передние – четырёхпалые, но первый палец на конце раздвоен. Доля особей с подобными отклонениями значительна. В оз. Дубовое 8-9 апреля 1975 г. у 11 из 153 (7.2%), а 24 апреля 1976 г. у 6 из 86 (7.0%) пойманных жаб была отмечена полидактилия. В мае 2009 г. неподалеку от стационара в пойме Оки В. П. Иванчевым была встречена взрослая особь, у которой от рождения отсутствовала правая задняя конечность, а место прикрепления левой было немного смещено назад.

Средняя длина тела особей в окской популяции весной составила 70.3 (25.0-96.0) мм (n=978). Длина тела самцов не превышала 81.0 мм (54 г). Самки крупнее. В районе стационара максимальная отмеченная длина самки – 96.0 мм (115 г). В окрестностях п. Брыкин Бор были пойманы две более крупные особи с длиной тела 96.0 мм (120 г) и 117.0 мм (156 г). Данные по максимальной длине серой жабы в других частях ареала приведены в табл. 5.26.

Таблица 5.26.

Максимальная отмеченная длина серой жабы в разных частях ареала

Место наблюдения	Максимальная длина тела, мм	
	самцы	самки
Окский заповедник (наши данные)	81.0	117.0
Дарвинский заповедник (Калецкая, 1953)	90.8	
Средний Урал (Топоркова, Шилова, 1980)	82.0	104.0
Беловежская Пуца (Банников, Белова, 1956)	85.0	101.0
Кавказский заповедник (Хонякина, 1953)	96.0	144.0
Южный Сахалин (Басарукин, Неверова, 1977)	75.0	85.0
Чехословакия (Ресина, 1973)	60.0-90.0	120.0

Параметры популяции, динамика численности, структура, биомасса. Численность вида в пойме р. Ока низкая на протяжении всего периода наблюдений, а в последние годы представители вида в уловах канавками не отмечены (табл. 5.27).

Таблица 5.27.

**Численность и структура популяции серой жабы поймы р. Ока
в течение 1971-1980 гг. (уловы канавками)**

Годы	Апрель – май				Апрель – сентябрь		
	Число экз.		доля ад, %	доля самок у ад, %	Число экз.		доля сеголеток, %
	абс.	на 100 м-с			абс.	на 100 м-с	
1971	9	0.1	88.9	19.0	278	1.2	97.5
1972	23	0.3	96.3	34.7	31	0.1	6.3
1973	43	0.4	72.0	46.0	405	3.3	95.2
1974	60	0.8	65.0	20.7	142	0.6	46.0
1975	44	1.5	90.9	38.2	45	0.6	2.7
1976	57	0.9	89.5	43.2	84	0.4	5.3
1977	21	0.7	95.2	21.0	23	0.2	-
1978	43	0.5	97.5	22.3	69	0.8	24.0
1979	3	0.2	100.0	23.5	5	0.1	50.0
1980	9	0.1	67.0	28.5	15	0.1	60.0
1971-1980	312	0.6	86.3	29.7	1097	0.7	38.7
1995	54	0.4	100.0	18.5	-	-	-
2010-2013	-	-	-	-	-	-	-

В период весенних миграций 1971-1980 гг. серая жаба в уловах канавками составляла от 0.02 до 0.8% от общего числа пойманных на стационаре земноводных. Половозрелые особи в весенних уловах составили в среднем за десятилетие 86.3% (65.0-100.0%), самки – 29.7% (19.0-46.0%). На Среднем Урале самки в популяции серой жабы составляют 30.0% (Топоркова, Шилова, 1980). Количество сеголеток в среднем 38.7% по отношению к общему числу серых жаб. Средняя длина тела половозрелых особей 72.1 мм, соответственно самцов 69.9 (53.0-81.0) мм (n=748), самок 81.1 (69.0-96.0) мм (n=183).

Поскольку основным нерестовым водоёмом на участке являлось оз. Дубовое (0.5 га), то здесь, начиная с 1972 г., ежегодно посредством мечения и повторных отловов определяли численность размножающихся жаб (табл. 5.28).

Таблица 5.28.

**Абсолютная численность и биомасса размножающихся серых жаб на оз.
Дубовое в 1972-1980 гг. (по результатам индивидуального мечения)**

Показатели	1972	1973*	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Численность, шт.									
общая	106	≈30	177	258	150	102	81	31	25
на 1 га**	964	294	345	1720	1470	196	217	56	69
Биомасса, кг									
общая	4.2	1.2	6.9	10.5	6.3	4.1	3.4	1.1	1.0
на 1 га	37.4	11.9	13.5	69.8	61.8	8.0	9.1	2.0	2.7

* - в 1973 г. глубина в водоёме не превышала 25-30 см, жабы приходили и сразу же покидали оз. Дубовое

** - учтено изменение площади водоёма в разные годы

Плотность вида в оз. Дубовое в маловодные годы (1972, 1975, 1976) достигала огромных значений – 964-1720 ос/га. Соответственно очень высоки показатели биомассы – до 60-70 кг/га. В целом, на стационаре плотность вида незначительна (табл. 5.29).

Таблица 5.29.

Численность, плотность и биомасса серой жабы на стационаре в апреле – мае 1971-1980 гг.

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Число особей на стационаре		
всего	238	79-528
на 1 га	10.1	3.4-22.5
Биомасса, кг		
общая	8,1	2.0-19.5
на 1 га	0,3	0.1-0.8

Половозрелость, эффективность размножения. Становление пола происходит в первое лето жизни. Половозрелости основное число самцов достигает в возрасте двух лет, самок – в трёхлетнем возрасте. Плодовитость серой жаб из-за её немногочисленности нами не изучена. Эффективность размножения, в данном случае величина выхода сеголеток, приведена в табл. 5.27.

Темп роста, размерно-возрастной состав, продолжительность жизни особей в популяции. Эти вопросы решались с помощью мечения и изучения размерного состава популяции в течение 1971-1980 гг. Всего помечено индивидуально 488 взрослых особей и массовой ампутацией пальцев 201 сеголеток.

Темп роста самок выше, чем самцов (табл. 5.30). После первой зимовки длина серых жаб составила 23-35 мм, после второй – 45-54 мм, после третьей – 55-61 мм. Чётко вычленивать размеры отдельных возрастных групп, начиная с трёхлетнего возраста, практически невозможно в связи с неодинаковым ростом в разные по погодным условиям годы, ростовыми особенностями генераций разных лет рождения, индивидуальными особенностями.

Таблица 5.30.

Темп роста серых жаб, помеченных в 1975 г. (105 экз.)

Показатели	1975*	1976**	1977	1978
Самцы				
Длина тела, мм				
средняя	72.0	72.5	73.1	75.7
мин. – макс.	65-79	65-79	67-80	74-77
Число экз.***	28	20	15	4
Самки				
Длина тела, мм				
средняя	78.8	81.5	-	81.3
мин. – макс.	72-90	76-91	-	79-87
Число экз.	16	14	-	6

* - возраст меченых самцов и самок примерно одинаков

** - 21.04.1976 г. в первые дни пробуждения вида у оз. Большая Толпега в тальнике по голосам найден клубок из трёх самцов (все самцы длиной 71.5 мм) и одной самки (79.5 мм) серой жабы. Похоже, что это особи одной генерации с одной зимовки

*** - учтены только особи, встреченные повторно

Усреднённый темп роста самцов серой жабы по повторным возвратам особей, меченных в 1972-1977 гг., приведен в табл. 5.31.

Таблица 5.31.

**Усреднённый темп роста самцов серой жабы, меченных в 1972-1977 гг.
(по 242 возвратам)**

Возраст (лет)	Длина тела, мм	
	средняя	мин. – макс.
3	58.5	56-61
4	65.9	61-68
5	67.6	63-73
6	70.5	65-76
7	71.3	65-77
8	73.7	69-77
9	74.8	71-78
10	75.9	71-80
11	77.3	73-81
12	78.3	74-81

*- в популяции серой жабы в окрестностях г. Цюрих самцы к 2-3 годам жизни достигают длины 50-60 мм (Heusser, 1968-1972).

Отличается темп роста поколений разных лет рождения (табл. 5.32). Генерация наиболее засушливого (голодного для земноводных) за десятилетие 1972 г. так и осталась угнетённой в росте на протяжении последующих лет.

Таблица 5.32.

**Рост самцов генераций разных лет рождения, меченных в 1974 и 1976 гг.,
в возрасте трёх и четырёх лет**

Год рождения	Показатели	Возраст, лет						
		3	4	5	6	7	8	9
1970	Длина тела, мм средняя	-	63.8	67.3	70.0	71.0	70.7	71.0
	мин. – макс.	-	61-65	67-68	-	67-75	69-72	-
	Число экз.	-	6	3	1	2	3	1
1972	Длина тела, мм средняя	-	64.2	65.5	65.5	65.5	-	-
	мин. – макс.	-	63-66	63-68	65-66	65-66	-	-
	Число экз.	-	4	4	2	2	-	-
1973	Длина тела, мм средняя	59.0	66.2	70.5	69.0	72.0	-	-
	мин. – макс.	57-61	63-68	70-71	68-70	-	-	-
	Число экз.	8	5	2	2	1	-	-

В разные сезоны вегетации приросты серой жабы отличались, имея в отдельные годы отрицательные значения (табл. 5.33). Сказывается зависимость темпов роста от погодных условий сезонов активности (рис. 5.5). Оптималь-

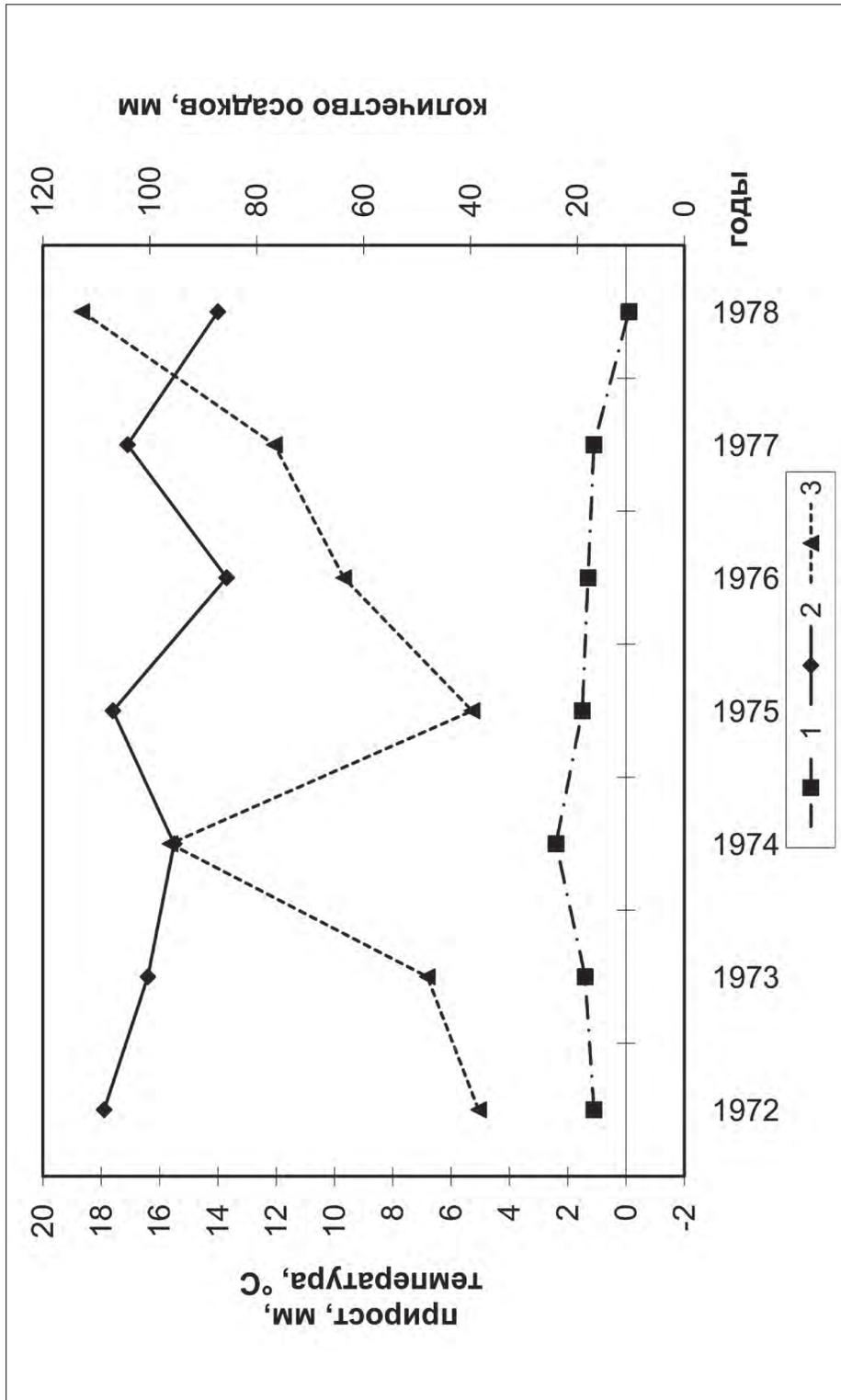


Рис. 5.5. Зависимость темпов роста самцов серой жабы от погодных условий сезонов активности
 1 – прирост, мм
 2 – среднесуточная температура воздуха в мае – июле
 3 – среднемесячное количество осадков в мае – июле

ной температурой для жизнедеятельности вида является 15-16°C. Как повышение, так и понижение среднесуточной температуры вызывает снижение темпов роста. Существует прямая зависимость между влажностью лета и ростом особей. Наивысший темп роста серой жабы отмечен в 1974 г. (среднесуточная температура в мае – июле 15.5°C, среднемесячное количество осадков в эти же месяцы 96.2 мм).

Таблица 5.33.

Темп роста самцов серой жабы, меченных в 1972-1977 гг., с возрастом (апрель – май)

Год мечения	Средние показатели	Годы наблюдений								
		1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
1972	Длина тела, мм	72.6	73.7	74.7	75.7	77.3	77.8	76.0	-	-
	Прирост, мм	1.1	1.0	1.0	1.6	0.5	-	-	-	-
	Число экз.	85	15	12	19	7	4	1	-	-
1973	Длина тела, мм	-	70.4	72.2	74.8	77.5	79.0	74.5	80.0	-
	Прирост, мм	-	1.8	2.6	2.7	1.5	-	-	-	-
	Число экз.	-	46	5	5	2	2	2	1	-
1974	Длина тела, мм	-	-	69.1	72.8	73.9	75.5	75.4	74.7	77.0
	Прирост, мм	-	-	3.7	1.1	1.6	-0.1	-0.7	-	-
	Число экз.	-	-	65	22	12	10	8	3	1
1975	Длина тела, мм	-	-	-	72.0	72.5	73.1	75.7	-	-
	Прирост, мм	-	-	-	0.5	0.6	2.6	-	-	-
	Число экз.	-	-	-	105	20	15	4	-	-
1976	Длина тела, мм	-	-	-	-	67.4	70.0	71.4	70.4	74.0
	Прирост, мм	-	-	-	-	2.6	1.4	-1.0	-	-
	Число экз.	-	-	-	-	140	21	12	7	3
1977	Длина тела, мм	-	-	-	-	-	71.7	72.2	73.8	73.0
	Прирост, мм	-	-	-	-	-	0.5	1.6	-	-
	Число экз.	-	-	-	-	-	47	6	4	2
1972-1977	Прирост, мм	1.1	1.4	2.4	1.5	1.3	1.1	-0.1	-	-

Самый низкий темп роста (у старых особей отрицательный) отмечен в сильно дождливом (112.1 мм) и холодном (14.0°C) 1978 г.

С возрастом рост серой жабы, как и других земноводных, сильно замедляется, а у старых особей прекращается совсем (табл. 5.34).

Если судить по темпам роста меченых самцов (табл. 5.31), то длины 80-81 мм (предельной для самцов) они достигают в возрасте 10-11 лет. Так как меченые с максимальной длиной тела самцы (№№ 6, 52, 184 – табл. 5.34) встречались и через 4 года после мечения, то достигли они при этом возраста 14-15 лет. Мы уверены, что это не предельный возраст серой жабы в природе. В неволе серая жаба доживает до 36-40 лет (Искакова, 1959; Ивантер, 1975; Turner, 1962). В Волжско-Камском крае в естественных условиях меченая серая жаба встречена в возрасте 10 лет 3 месяцев (Гаранин, 1977а), в Швейца-

Таблица 5.34.

Особенности роста старых особей серой жабы (апрель – май)

№ метки	Пол	Длина тела, мм					
		при мечении	при встрече через				
			1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
6	♂	80.0	-	80.0	80.0	80.0	-
18	♂	77.0	-	77.0	77.0	-	-
52	♂	81.0	81.0	81.0	80.5	-	-
56	♂	77.0	-	-	-	77.0	-
62	♂	77.0	-	-	77.0	-	-
184	♂	80.0	79.0	79.0	80.0	80.0	-
201	♂	73.0	-	77.0	-	78.0	78.0
229	♂	75.0	75.0	74.0	-	-	-
237	♂	74.0	74.0	74.0	74.0	-	-
250	♂	76.0	76.0	76.0	76.0	-	-
255	♀	80.0	-	-	80.5	-	-
263	♀	79.0	-	-	79.0	-	-
268	♂	66.0	66.0	66.0	-	-	-
293	♂	75.0	76.0	76.0	76.0	-	-
294	♂	75.0	-	-	75.0	-	-
296	♂	72.5	72.5	73.0	-	-	-
306	♂	71.5	71.0	71.0	-	-	-
316	♂	73.0	73.0	73.0	-	-	-
392	♂	64.0	65.0	65.0	65.0	-	-
403	♂	75.0	75.0	75.0	-	-	-
479	♂	76.0	-	75.0	75.0	-	-
491	♂	76.0	75.0	76.0	-	-	-

рии самые старые из помеченных самцов имели возраст 10-11 лет (Heusser, 1968-1972), в Чехословакии – до 12 лет (Pecina, 1973). По данным С. Л. Кузьмина (1999), максимальная продолжительность жизни серой жабы в природе составляет не менее 10-15 лет.

В работе по определению возраста серой жабы по спилам костей в Мордовском заповеднике Э. М. Смирин (1974) максимальный возраст самцов определила в шесть лет. Мы попытались выяснить соотношение возрастных групп самцов до шести и старше шести лет в окской популяции серой жабы в течение 1972-1980 гг.

Как видно из рис. 5.6, особи старше шестилетнего возраста чаще преобладают и составили в среднем за годы исследования 56.5%.

Распространение на территории Рязанской области. Немногочисленный спорадически распространённый вид, тяготеющий к лесным биотопам. Встречается в садах, парках, окрестностях населённых пунктов. Предпочитает влажные места с густой растительностью. Избегает обширных открытых пространств.

Достоверные встречи вида отмечены на территории Мещёрской низ-

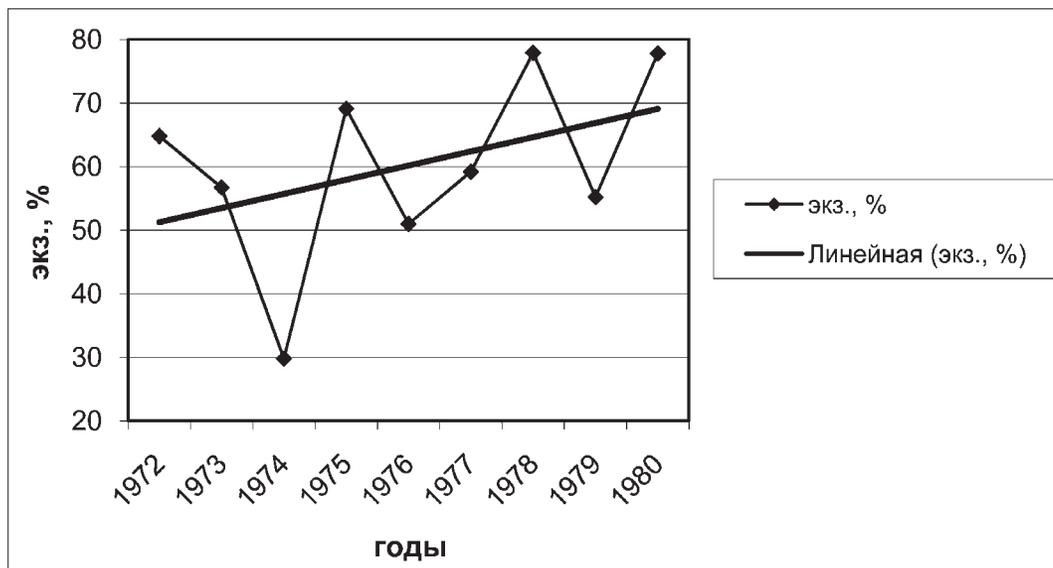


Рис 5.6. Число самцов в возрасте старше шести лет в окской популяции серой жабы (n=744) и линия тренда

менности (Клепиковский, Рязанский, Спасский районы) и Окско-Донской равнины (Шиловский, Сараевский районы). Все отмеченные находки приурочены к водоёмам в смешанных и лиственных лесах. На Среднерусской возвышенности вид не встречен в силу слабой изученности района (Цв. Табл. VIII).

5.7. ОЗЁРНАЯ ЛЯГУШКА *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771

Крупная лягушка, длина тела взрослых особей составляет 48-170 мм. Морда умеренно заостренная. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются. Внутренний пяточный бугор низкий, короче первого пальца задней ноги в 1.36-4.72 раза. Сверху серовато-зелёная, разных оттенков – от совершенно серой до зелёной. На спине имеются крупные тёмные пятна, сильно варьирующие по размерам, числу и расположению. Часто имеется светлая дорсомедиальная полоса. Височное пятно отсутствует. Брюхо серовато-белое или серовато-жёлтое с мраморным узором или узором из тёмных пятен, редко чистое (Кузьмин, 1999). Самец отличается от самки наличием парных резонаторов тёмно-серого или чёрного цвета позади углов рта и брачными мозолями на первом пальце передних ног.

Морфологические признаки озёрной лягушки Рязанской области в целом укладываются в таковые номинативных подвидов (Банников и др., 1977; Кузьмин, 1999) (табл. 5.35).

Таблица 5.35.

Морфометрическая характеристика озёрной лягушки

Возрастные и половые группы	Показатели						
	L., мм	F., мм	T., мм	D.p., мм	C. int.	L./T.	Масса, г
Самцы (n=4)							
среднее	95.5	41.0	45.0	11.0	4.5	2.1	46.0
мин. – макс.	90.0-101.0	39.0-43.0	42.0-47.0	9.0-12.0	4.0-5.0	2.0-2.2	41.0-51.0
Самки (n=4)							
среднее	84.2	38.0	43.5	10.5	4.7	2.0	40.7
мин. – макс.	71.0-96.0	31.0-44.0	36.0-51.0	10.0-11.0	4.0-5.1	1.9-2.0	36.0-43.0
Сеголетки (n=9)							
среднее	27.9	12.6	13.5	4.4	1.4	2.1	1.9
мин. – макс.	24.0-33.4	11.0-14.5	12.0-15.3	-	-	2.0-2.2	1.4-2.5

Обитает в самых разнообразных водоёмах – от мелких луж до крупных рек и озёр, предпочитая открытые хорошо прогреваемые места с богатой травянистой растительностью. Всю жизнь проводит в воде или недалеко от неё, при необходимости совершая перемещения на берег, главным образом, для кормёжки. После зимовки появляется во второй половине апреля. Период размножения растянут, нерест порционный. Количество яиц, откладываемых одной самкой, зависит от её размеров и колеблется от 3900 до 9360 яиц (Банников и др., 1977).

Во время проведения первой инвентаризации герпетофауны Окского заповедника в 1946 г. Е. С. Птушенко отмечал присутствие вида в открытых и достаточно глубоких водоёмах поймы р. Ока и р. Пра. Самые крупные добытые самки имели длину 108 и 112 мм. На стационаре в пойме Оки в период с 1971 по 1996 гг. в уловах канавками был отмечен всего один экземпляр озёрной лягушки. Но на водоёмах по голосам регулярно регистрируют присутствие самцов, приходящих на места нереста прудовых лягушек. Более того, на стационаре был отмечен гибрид прудовой и озёрной лягушек – лягушка съедобная. В охранной зоне заповедника поющих самцов ежегодно отмечают в водах разлива и окрестных озёрах.

Пробуждение отмечено с середины до последних чисел апреля (15-28 апреля) в зависимости от хода весны и её температурных особенностей.

Распространение на территории Рязанской области. Отмечен во всех орографических районах Рязанской области (Цв. Табл. XI). Самый массовый и широко распространённый вид амфибий. Встречается по берегам крупных, средних и мелких водоёмов, за исключением малых рек, протекающих в сплошных лесных массивах. Наибольшую концентрацию наблюдали в мелких хорошо прогреваемых заливах с обильной водной растительностью. На таких участках численность достигала от 50 до 200 ос./км. Особенно много амфибий встречается на рыбопродуктивных прудах, отличающихся богатством кормовых условий.

Краткосрочное экспедиционное обследование ряда районов области, проведённое в мае 2013-2014 гг. в период репродуктивной активности вида, выявило обитание озёрной лягушки в большинстве обследованных водоёмов.

5.8. ПРУДОВАЯ ЛЯГУШКА *Pelophylax lessonae* Camerano, 1882

Морфология, морфометрия, окраска. Основные морфометрические показатели вида не отличаются от приводимых для номинативной формы (Банников и др., 1977) (табл. 5.36).

Сверху ярко-зелёного, буровато-зелёного, жёлто-зелёного, оливкового цвета с тёмно-коричневыми, у самок чаще чёрными, пятнами. Вдоль спины обычно проходит более светлая (светло-зелёная, салатная, жёлтая, иногда почти белая) полоса. Из 350 просмотренных особей у 93.0% присутствовали и полоса, и пятна; у 5.0% контрастно полоса выражена не была; у 1.0% не были отмечены пятна и у 1.0% не были заметны ни пятна, ни полоса. Иногда полоса извилистая или неполная. В брачное время у самок окраска тела заметно не изменяется. Самцы становятся светло-салатными, при этом dorsомедиальная полоса и пятна слабо заметны. На первых пальцах передних конечностей развиваются брачные мозоли. Резонаторы белые.

Таблица 5.36.

Морфометрическая характеристика прудовой лягушки Окского заповедника

Пол	Морфометрические показатели			Число экз.
	L., мм	L./L.c.	F./T.	
Самцы				
среднее	61.3	3.18	1.05	180
мин. – макс.	43.0-73.0	2.91-3.31	1.02-1.15	
Самки				
среднее	67.6	3.22	1.04	48
мин. – макс.	50.0-84.0	2.98-3.32	1.01-1.11	

Отмечены случаи полидактилии. В частности, у самца длиной 56 мм насчитано по 5 пальцев на передних и по 8 пальцев на задних конечностях. Отмечен случай раздвоения последней фаланги первого пальца на задних конечностях.

Максимальная отмеченная длина тела самцов 73.0 мм, самок – 81.0-84.0 мм, масса, соответственно, 31.0 г и 45.0-50.0 г. Средняя длина тела лягушек весной изменялась от 43.2 до 64.0 мм, составив в среднем за десятилетие (1971-1980 гг.) 58.6 мм (n=5988). Крайние значения длины тела прудовых лягушек весной 17.0-84.0 мм. Более крупные особи – гибридная форма между прудовой и озерной лягушками – съедобная лягушка. Число гибридных экземпляров, держащихся с прудовой лягушкой, не превышает 0.5% по отношению к численности прудовой лягушки. Гибридная форма по длине тела, абсолютной и относительной длине бедра и голени, высоте пяточного бугра,

цвету тела и резонаторов, брачному крику занимает промежуточное между родительскими формами положение. От прудовой лягушки съедобная отличается длиной светлой дорсомедиальной полосы: у прудовой лягушки эта полоса оканчивается на уровне основания глаз, а у гибрида, как и у озерной лягушки, достигает кончика морды.

Параметры популяции. Динамика численности. Структура. Биомасса. В уловах канавками процент вида невысок (до 5.0%). Связано это с тем, что молодежь, за исключением рассеивания сеголеток, не совершает значительных перемещений, держась в течение всего лета у водоемов. Взрослые особи обычно недоучитываются канавками (табл. 5.37). Как показали учеты на водоемах путем мечения и повторных отловов, они на участке составляют не менее 10.0% от числа всех земноводных.

Последующие наблюдения (1991-1995 гг.) за состоянием популяций амфибий на стационаре в пойме р. Ока выявили снижение численности прудовой лягушки в пять раз. В 2011-2012 гг. вид в уловах канавками не отмечен. В 2013 г. численность прудовой лягушки составила 0.27 ос./100 м-с.

В период весенних миграций 1971-1980 гг. прудовые лягушки составляли в уловах канавками от 0.7 до 5.0%, в среднем 2.6%. На долю половозрелых особей пришлось 88.6%, из них самок – 30.3%. В северной лесостепи Украины самки в популяции прудовой лягушки составляют 57.0% (Копеин, 1970). За весь сезон активности (апрель – сентябрь) прудовые лягушки в уловах канавками составляли 2.1% (0.7-3.8%) от числа других видов земноводных, на долю сеголеток от общей численности вида приходилось 35.4%. Самки у сеголеток составляли 56.0-61.5, в среднем – 58.7%.

Таблица 5.37.

Численность и структура популяции прудовой лягушки поймы р. Ока в течение 1971-1980 гг. (уловы канавками)

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Апрель – май:		
число экз., абс	409.3	47-1069
на 100 м-с	4.9	0.9-9.9
число взрослых, %	88.6	51.6-99.5
самок у взрослых, %	30.3	17.9-44.9
Апрель – сентябрь:		
число экз., абс	578.5	90-1072
на 100 м-с	8.4	0.7-27.3
сеголеток, %	35.4	4.6-94.0

Средняя длина тела половозрелых особей – 61.6 мм, соответственно самцов – 60.2 мм (n=2361), самок – 67.0 мм (n=1014) (рис. 5.7). Ширина размерного ряда у самцов 45.0-72.0 мм, у самок – 49.0-84.0 мм.

Плотность населения вида на стационаре в 1970-е годы была очень высокой (табл. 5.38). При этом на нерестовых водоёмах плотность населения прудовой лягушки в отдельные (маловодные) годы достигала 9 тыс. экз. на 1 га

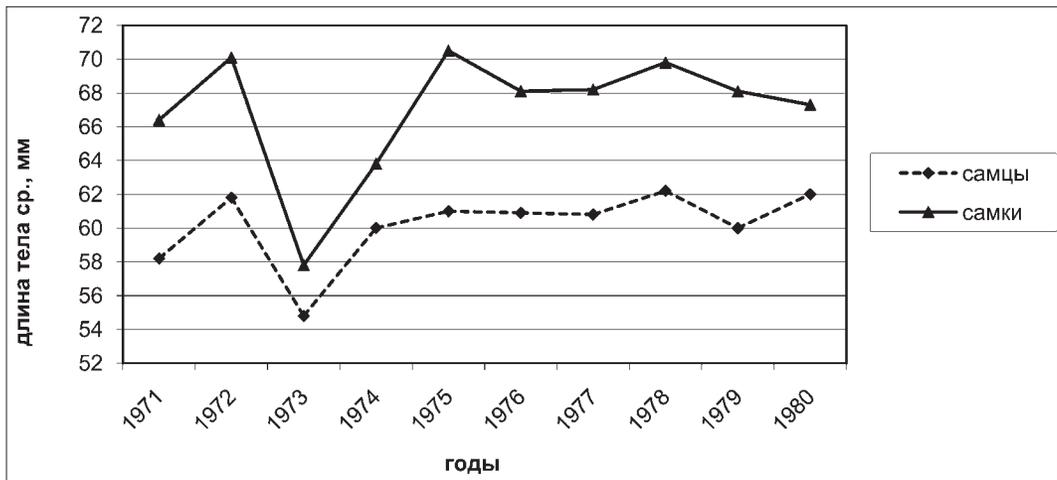


Рис. 5.7. Средние размеры половозрелых самцов (n=2361) и самок (n=1014) прудовой лягушки в течение 1971-1980 гг. (апрель – май)

водной площади, в среднем за десятилетие составил 158 ос./га стационарной площади и 2916 ос./га водоёмов. В Волжско-Камском крае максимальная численность прудовой лягушки достигала 600 особей на 100 м береговой линии (Гаранин, 1964). Значителен запас биомассы. В среднем за десятилетие она составила 59 кг на 1 га площади водоёмов. В маловодные годы, когда концентрация амфибий на водоёмах повышалась, биомасса прудовых лягушек достигала 115-192 кг на 1 га водной площади.

Таблица 5.38.

Плотность населения и биомасса прудовой лягушки на стационаре в апреле – мае 1971-1980 гг.

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Плотность, ос./га стационар водоёмы	172 2915	50-330 257-9173
Биомасса, кг/га стационар водоёмы	3.3 59.0	1.2-6.9 5.7-191.7

Средняя численность сеголеток на участке за исследованный период составила 4880 особей, плотность населения – 208 ос./га. Общая биомасса их на стационаре изменялась от 0.3 до 36 кг, составив в среднем за десятилетие 5.4 кг (0.2 кг/га; в 1979 г. – 1.5 кг/га).

Половозрелость, плодовитость, эффективность размножения. Становление пола происходит сразу после метаморфоза. Самок среди сеголеток несколько больше, чем самцов – 56.0-61.5, в среднем – 56.7%. Минимальные размеры отмеченного с брачными мозолями и резонаторами самца – 43.0 мм, самки с половыми продуктами, готовыми к откладке, – 49.0 мм, однако в про-

меренных брачных парах (табл. 4.20) самые мелкие самцы имели длину тела 54.0 мм, а самки – 58.0 мм. Абсолютная плодовитость составила в среднем 1671 (942-2861) икринку (n=6). В левой гонаде число икринок в среднем на 22.0% выше, чем в правой. Вес гонад, по отношению к весу тела, составил 13.3-15.4%, в среднем – 14.1%. На каждую размножающуюся самку метаморфоза достигает 0.1-45.3%, в среднем – 7.2% сеголеток. Если условно принять, что одна средняя самка (за 1971-1980 гг. средняя длина тела размножающихся самок 67 мм) откладывает за сезон размножения 2 тыс. икринок, то средний выход сеголеток за десятилетие составил 0.4%. Величина эта явно завышена, так как обычно самкой откладывается не вся икра. Отмечены случаи её резорбции.

Темп роста, размерно-возрастной состав, продолжительность жизни особей в популяциях. Всего по ключу Мартофа было помечено 2159 прудовых лягушек. В последующие годы получено 824 возврата. Темп роста самок выше (рис. 5.8). С возрастом он замедляется.

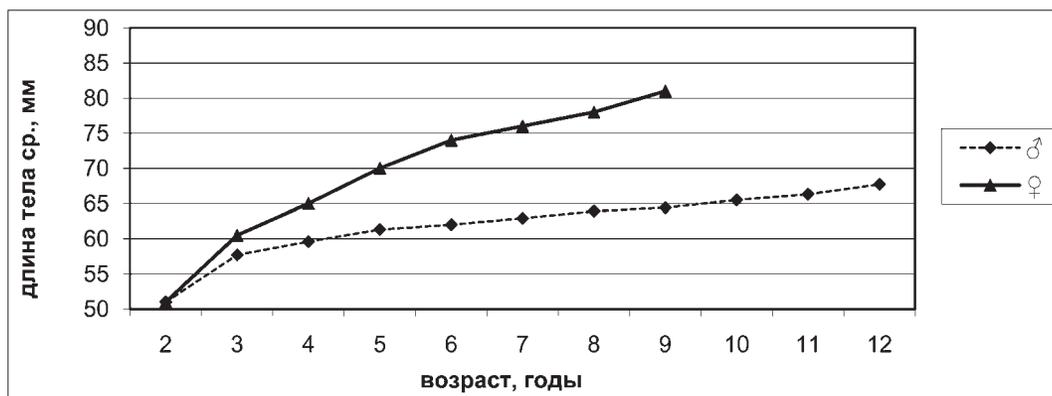


Рис. 5.8. Усредненный темп роста самцов и самок прудовой лягушки окской популяции (по 205 возвратам самцов и 15 самок)

Неодинакова скорость роста в разные годы. Приросты особей определяются погодными условиями этих лет (табл. 5.39).

Таблица 5.39.

Зависимость темпа роста прудовой лягушки от погодных условий изучаемых лет (по 416 индивидуальным возвратам)

Показатели	1976	1978	1974	1973	1979	1977	1975	1972
Средний прирост за сезон, мм	0.1	0.6	0.8	4.1	3.2	1.9	1.0	1.4
Май – июль:								
среднесуточная температура воздуха, °С	13.7	13.9	15.5	16.4	17.0	17.1	17.6	17.9
среднемесячное количество осадков, мм	63.7	112.7	96.2	48.1	40.6	76.7	39.7	38.6

Если для наземных видов земноводных (показано на чесночнице) ведущим фактором является влажность, то для водных – температура среды. Оптималь-

ная среднесуточная температура жизнедеятельности вида – 16-17°C. В холодном 1976 г. (среднесуточная температура воздуха в мае – июле 13.7°C) темп роста лягушек самый низкий. Очень наглядно это выражено на приростах двухлеток прудовой лягушки, помеченных в 1973 г. (табл. 5.41).

Таблица 5.41.

Темп роста двухлетних самцов прудовой лягушки, помеченных в 1973 г., в последующие годы

Показатели	Возраст в годах					
	2 года	3 года	4 года	5 лет*	6 лет	7 лет
Длина тела, мм						
средняя	52.0	57.5	59.8	61.5	61.5	67.0
мин. – макс.	48.0-50.5	56.0-60.0	58.0-62.0	58.0-63.0	61.0-62.0	62.0-66.0
Число экз.	31	8	12	7	2	2

* - летом 1976 г. прироста группы не отмечено

Для каждого вида существует своя предельная длина тела. Для самцов прудовой лягушки окской популяции она составляет 72.0 мм. Однако, помимо популяционной предельной длины, существует ещё и индивидуальная максимальная длина тела, т.е. в популяции присутствуют мелкие особи (в частности, генерации неблагоприятных лет), длина тела которых не достигает предельного значения, характерного для популяции. Так, например, длина тела самца №2178 при мечении в 1975 г. составляла 58.5 мм, в течение трёх последующих лет она не изменилась. То же относится и к ряду других возвратов (табл. 5.42).

Таблица 5.42.

Темп роста прудовых лягушек*

№ метки	Пол	Дата поимки (1) и длина тела (2) меченой особи							
		1	2	1	2	1	2	1	2
52	♂	19.04.72	59.0	14.05.75	65.0	6.05.77	65.0	-	-
99	♂	20.04.72	63.0	11.05.77	63.0	-	-	-	-
109	♂	28.04.72	65.0	22.05.75	64.0	-	-	-	-
245	♂	29.04.72	67.0	9.05.74	66.0	-	-	-	-
275	♂	18.05.72	65.0	12.05.75	65.0	-	-	-	-
353	♂	31.05.72	57.0	21.05.75	63.0	27.05.76	64.0	6.05.77	64.0**
510	♀	20.04.73	56.0	12.05.75	69.0	2.06.76	69.0	-	-
740	♂	7.05.73	60.0	12.05.75	59.0	-	-	-	-
1002	♂	24.05.76	63.5	6.05.77	65.0	26.05.78	65.0	-	-
1013	♂	25.05.76	65.0	5.05.77	65.0	7.05.79	65.0	-	-
1052	♂	26.05.76	63.0	4.05.77	63.0	27.05.78	63.0	-	-
1177	♂	3.05.77	60.0	25.05.78	61.0	7.05.79	61.0	-	-
1211	♂	3.05.77	65.0	24.05.78	64.0	10.05.79	64.0	25.04.80	65.0
1303	♂	5.05.77	62.0	17.05.78	64.0	5.05.79	64.0	-	-

Продолжение таблицы 5.42.

1383	♂	6.05.77	65.0	5.05.79	66.0	12.05.80	66.0	-	-
1609	♂	5.05.75	62.0	24.05.78	61.0	10.05.79	61.0	-	-
1624	♂	5.05.75	62.0	27.05.76	64.0	18.05.78	64.0	-	-
1734	♂	12.05.75	65.0	19.05.78	65.0	-	-	-	-
1778	♂	13.05.75	60.5	17.05.76	62.0	4.05.77	63.0	10.05.78	63.0
1787	♂	13.05.75	58.5	14.05.76	62.0	30.04.78	62.0	-	-
1877	♂	13.05.75	62.0	12.05.77	64.0	23.05.78	64.0	5.05.79	64.0
1902	♂	14.05.75	64.0	6.05.77	67.0	19.05.78	67.0	-	-
2124	♂	19.05.75	58.0	12.05.77	61.0	5.05.79	61.0	-	-
2178	♂	21.05.75	58.5	4.05.77	58.5	25.05.78	58.5	-	-
2238	♂	22.05.75	60.0	21.04.77	61.0	23.05.78	61.0	-	-

* - приведена часть возвратов

** - при поимке 18.05.78 г. имел длину тела 63.0 мм

Продолжительность жизни отдельных особей окской популяции не менее 13 лет. В лесостепной зоне Украины вид живёт в природе до 7 лет (Гончаренко, 1979). В Волжско-Камском крае максимальная продолжительность жизни прудовой лягушки по результатам мечения определена в 8-9 лет (Гаранин, 1977а), по окрашенным срезам костей – 12 лет (Шалдыбин, 1976).

Распространение на территории Рязанской области. Отмечен во всех орографических районах Рязанской области (Цв. Табл. XIV). Обычный вид, предпочитающий водоёмы в лесных массивах. Заселяет мелкие лужи, различные пруды, болота, бывшие карьеры, придорожные канавы. Широко распространён в пойменных озёрах.

Краткосрочное экспедиционное обследование ряда районов области, проведённое в период репродуктивной активности вида в 2013-2014 г., позволило выявить многочисленные ранее не отмеченные точки обитания вида и присутствие большого количества вокализирующих самцов в нерестовых водоёмах.

5.9. ОСТРОМОРДАЯ ЛЯГУШКА *Rana arvalis* Nilsson, 1842

Морфология, морфометрия, окраска. Относится к номинативному подвиду *Rana arvalis arvalis* Nilsson (Банников и др., 1977) (табл. 5.43).

Окраска спинной стороны тела от светло-песочной до оливково-чёрной. Встречаются розовые и почти чёрные экземпляры. Преобладают особи песочного цвета, близкого к цвету преобладающих здесь песчаных почв, лесной подстилки. На затылке обычно тёмное рельефное V-образное пятно. Спинные железы в разной степени выражены по выпуклости и степени концентрации пигмента. На горле, груди, боках пятнистый или дымчатый рисунок. В период размножения у самцов дорсальная сторона тела становится нежно-голубой, на передних конечностях – чёрно-серые брачные мозоли.

**Морфометрическая характеристика остромордой лягушки
Окского заповедника**

Возрастные и половые группы	Морфометрические показатели				Число экз.
	L., мм	L./L.c.	F./T.	D.p./C.	
Самцы среднее мин. – макс	46.2 36.0-59.0	3.06 2.50-3.46	0.96 0.86-1.05	1.62 1.13-2.10	144
Самки среднее мин. – макс	42.0 35.0-56.5	3.11 2.51-3.60	0.96 0.88-1.07	1.55 1.12-2.23	124
Сеголетки среднее мин. – макс	23.3 17.8-30.6	2.78 2.53-3.43	0.98 0.91-1.03	1.79 1.39-2.10	129

В работах сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Шварц, Ищенко, 1968; Шварц, 1969; Шварц и др., 1972; Ищенко, Щупак, 1974, 1975 и др.), занимавшихся фенетикой бурых лягушек, в популяциях остромордой лягушки приводятся, как наиболее распространённые, два фенетических варианта – *striata* (с продольной светлой полосой посредине спины) и *maculata* (без спинной полосы, но с очень многими пятнами и точками). Однако в ряде районов отмечена только бесполосая форма (Stugren, 1966; Tomasik, 1969; Enger, 1970). В монографии В. Г. Ищенко (1978) по фенетике бурых лягушек у остромордой лягушки на основании анализа спинного рисунка выделено пять основных морф: пятнистая – *maculata* (M), неполнопятнистая – *hemimaculata* (hM), чистая – *burnusi* (B), крапчатая – *punctata* (P) и полосатая – *striata* (S). Л. Я. Боркин (1977) предлагает однородный тип окраски спины (без пятен и полосы) обозначать термином «unicolor». Соответственно, из просмотренных В. Г. Ищенко 7255 особей остромордой лягушки из разных частей ареала в пределах бывшего СССР M составили 67.4%, hM – 19.4%, B – 13.2%. Из числа этих особей форма P составила всего 0.3%. Однако в некоторых точках ареала вида на долю P приходится значительно большее число особей. В частности, на левобережье Днепра в окрестностях г. Киев – 4.4%. В окской популяции остромордой лягушки из 3971 особи, просмотренных в 1971-1980 гг., M составили 30.0%, hM – 55.9% (сумма M и hM 85.9% близка к сумме этих феногрупп у В. Г. Ищенко – 86.8%; возможно, мы занижаем число M, переводя их в группу hM), B – 14.1% (у В. Г. Ищенко. – 13.2%), P – 4.6% (близкий показатель в киевской популяции). Необходимо отметить, что форма P более вынослива по отношению к низким температурам. Среди пробуждающихся первыми особей эта феногруппа достигает 23.0%. В среднем за 1975-1980 гг. морфа P среди проснувшихся в первый день остромордых лягушек составила 16.7%, а на второй день уже всего 6.4%.

Самцы крупнее самок. Максимальная отмеченная длина тела самцов 64.0 мм, самок – 62.0 мм; масса, соответственно, 26.1 г и 23.6 г. Однако чаще встре-

чаются самцы с максимальной длиной 59.0 мм, а самки – 57.0 мм. В других частях ареала максимальная длина тела особей вида составляет от 48.0 до 100.0 мм (Залежский, 1938; Попов и др., 1954; Колюшев, 1956; Исакова, 1959; Кривошеев и др., 1960; Fuhrn, 1962; Елисеева, 1966; Топоркова, 1966, 1970; Stugren, 1966; Иноземцев, 1969; Tomasik, 1969; Gelder, Oomen, 1970; Шварц, Ищенко, 1971; Hrabe et al., 1973; Kowalewski, 1973; Глазов, 1975; Ивантер, 1975; Пономарев, 1976; Loman, 1978; Белимов, Седалищев, 1979; Гончаренко, 1979а, 1980). Судя по размещению популяций с разной максимальной длиной тела, более крупные особи обитают на участках, расположенных на большей высоте над уровнем моря, в низинах они мельче.

Длина тела остромордых лягушек окской популяции весной составляла от 15.0 до 64.0 мм. При этом средняя длина тела в разные годы изменялась от 37.0 до 44.0 мм, составив в среднем за десятилетие 40.4 мм (n=9480).

Параметры популяции, динамика численности, структура, биомасса. Количество остромордой лягушки на стационаре в пойме Оки в апрельско-майских уловах составило в среднем за десятилетие (1971-1980 гг.) 15.6% (10.3-27.5%). Среднее число особей вида, приходящихся в апреле – мае на 100 м-с – 41.7 экз., за сезон активности (апрель – сентябрь) – 114.4 экз. (табл. 5.44). При росте численности популяции число половозрелых особей уменьшается, при этом отмечено увеличение относительного количества самок. Среднее число взрослых особей в популяции за исследованный период составило 68.0%, из них 58.7% самок. Очень высокая численность вида была отмечена весной 1972 г. (65.7 ос./100 м-с). Так как год был засушливым, то численность лягушек резко упала, незначительным было пополнение сеголетками (4.0%). Подъём численности отмечался с 1977 г. и уже в 1979 г. превысил численность 1972 г. Самая высокая численность вида на участке отмечена в 1980 г. (118.5 ос./100 м-с). Значительную роль в этом сыграло поколение 1979 г. рождения (92.0%). Сеголетки в среднем за десятилетие составили половину популяции (49.4%). Подток их был наиболее значительным в 1971 (95.0%), 1977 (86.0%) и 1979 (92.0%) гг. Количество самок у сеголеток близко к 50.0% (в среднем 52.2 (48.8-54.5%). Некоторые авторы указывают на преобладание в популяциях остромордых лягушек самцов (Залежский, 1938; Воронов, Болотников, 1970; Enger, 1970; Аврамова и др., 1976). Однако, в большинстве популяций самок больше (Калецкая, 1953; Топоркова, 1966; Копеин, 1970; Gelder, Oomen, 1970; Котляревская, 1976; Шалдыбин, 1976).

Последующие наблюдения (1991-1995 гг.) за состоянием популяций амфибий на стационаре в пойме р. Ока выявили резкое падение численности большинства видов, при этом остромордая лягушка преобладала в уловах канавками – 36.8% от всех пойманных амфибий.

Возобновление работ по учёту земноводных в период размножения 2010 г. выявило практически полное исчезновение вида на данном участке.

Таблица 5.44.

**Численность и структура популяций остромордой лягушки поймы р. Ока
в течение периода исследования (уловы канавками)**

Годы	Апрель – май				Апрель – сентябрь		
	Число экз.		доля ad, %	доля самок у ad, %	Число экз.		доля сеголеток, %
	абс.	на 100 м-с			абс	на 100 м-с	
1971	618	17.7	68.0	60.3	39474	132.6	95.0
1972	4920	65.7	86.0	59.1	8057	23.6	4.0
1973	2515	23.1	93.0	57.5	4707	15.5	36.0
1974	1504	21.0	78.0	55.0	2807	33.7	47.0
1975	762	21.7	69.0	52.3	849	12.1	9.0
1976	1020	17.1	66.0	56.9	1949	14.4	37.0
1977	1237	27.2	65.0	59.0	9218	131.7	86.0
1978	2544	31.9	41.0	61.2	6431	48.7	68.0
1979	953	72.7	76.0	56.0	13220	609.8	92.0
1980	7113	118.5	45.0	61.0	21706	122.1	57.0
1971-1980	23185	41.7	68.0	57.8	108418	114.4	49.4
1991-1995	1660	35.5	42.6	67.1	-	-	-
2010	4	0.9	50.0	50.0	-	-	-
2011-2012	0	-	-	-	0	-	-
2013	7	1.9	57.0	75	11	1.5	36.4

Средняя длина тела особей в популяции после пробуждения от 37 до 44 мм. Соответственно, длина тела половозрелых самцов 46.9 (36.0-64.0) мм (n=3167), самок – 44.3 (35.0-61.0) мм (n=3346) (рис. 5.9).

Плотность населения остромордой лягушки на стационаре весной 1971-1980 гг. была очень высока (табл. 5.45).

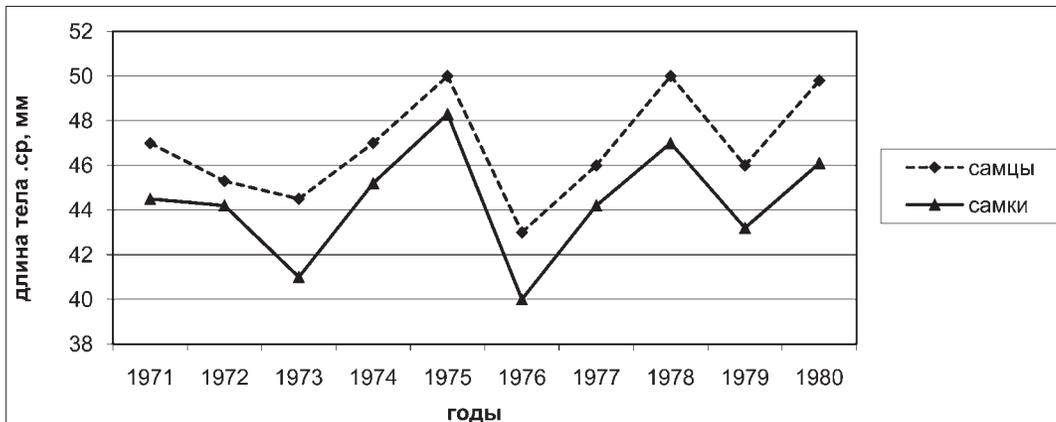


Рис. 5.9. Средние размеры половозрелых самцов (n=3167) и самок (n=3346) остромордой лягушки в течение 1971-1980 гг.

Таблица 5.45.

Численность, плотность населения и биомасса остромордой лягушки на стационаре в апреле – мае 1971-1980 гг.

Показатели	Средние	Мин. – макс.
Число особей на стационаре		
общее	6208	2940-14995
на 1 га	263.4	125-635
Биомасса, кг		
общая	37.5	15.5-82.6
на 1 га	1.6	0.7-3.5

Летом число остромордых лягушек на стационаре значительно сокращается вследствие диффузии их на участки, залитые весной. Ощутимое пополнение дают сеголетки (рис. 5.10). Средняя плотность населения сеголеток вида составила за десятилетие 1560 ос./га, биомасса – 0.7 кг/га. В отдельные годы плотность населения и биомасса достигают очень высоких значений: в 1979 г. – 6300 ос./га и 2.3 кг/га.

Половозрелость, плодовитость, эффективность размножения. Становление пола у окской популяции вида происходит сразу после метаморфоза. Л. Я. Топоркова (1970) отмечает, что в степном Зауралье пол различим уже у сеголеток остромордой лягушки; в горах же Урала, тундре, лесотундре, лесной и лесостепной зонах, т.е. в областях с коротким и прохладным летом, определить пол удастся только на второе лето их жизни. Половозрелости самки достигают при длине тела 35.0 мм. Однако, например, 28.10.1975 г. была отмечена самка длиной 33.0 мм с половыми продуктами 4 стадии зрелости, а в августе 1978 г. икра в стадии III-IV была лишь у самок с длиной тела, превышающей 40.0 мм. На юге Швеции у некоторых самок остромордой лягушки уже при длине тела 32.0-36.0 мм в яичниках были готовые к откладке яйца; однако отдельные особи и после третьей зимовки при длине тела 36.0 мм имели неразвитые яйца (Loman, 1978). В Польше минимальная длина взрослых самок этого вида 40 мм (Tomasik, 1969). Абсолютная плодовитость с возрастом увеличивается (табл. 5.46).

Таблица 5.46.

Изменение абсолютной плодовитости остромордой лягушки по мере её роста

Показатели	Длина тела, мм			
	35-40	41-44	45-47	48-49
Объём выборки	38	39	29	12
Плодовитость, шт. икр.				
средняя	243±9	461±9	594±16	699±29
мин. – макс.	219-413	351-562	445-751	519-860

Относительная плодовитость в среднем для всех возрастов составила 67 икринок на 1 г веса тела, что соответствует относительной плодовитости остромордой лягушки степной зоны Украины – 68 икринок на 1 г веса тела

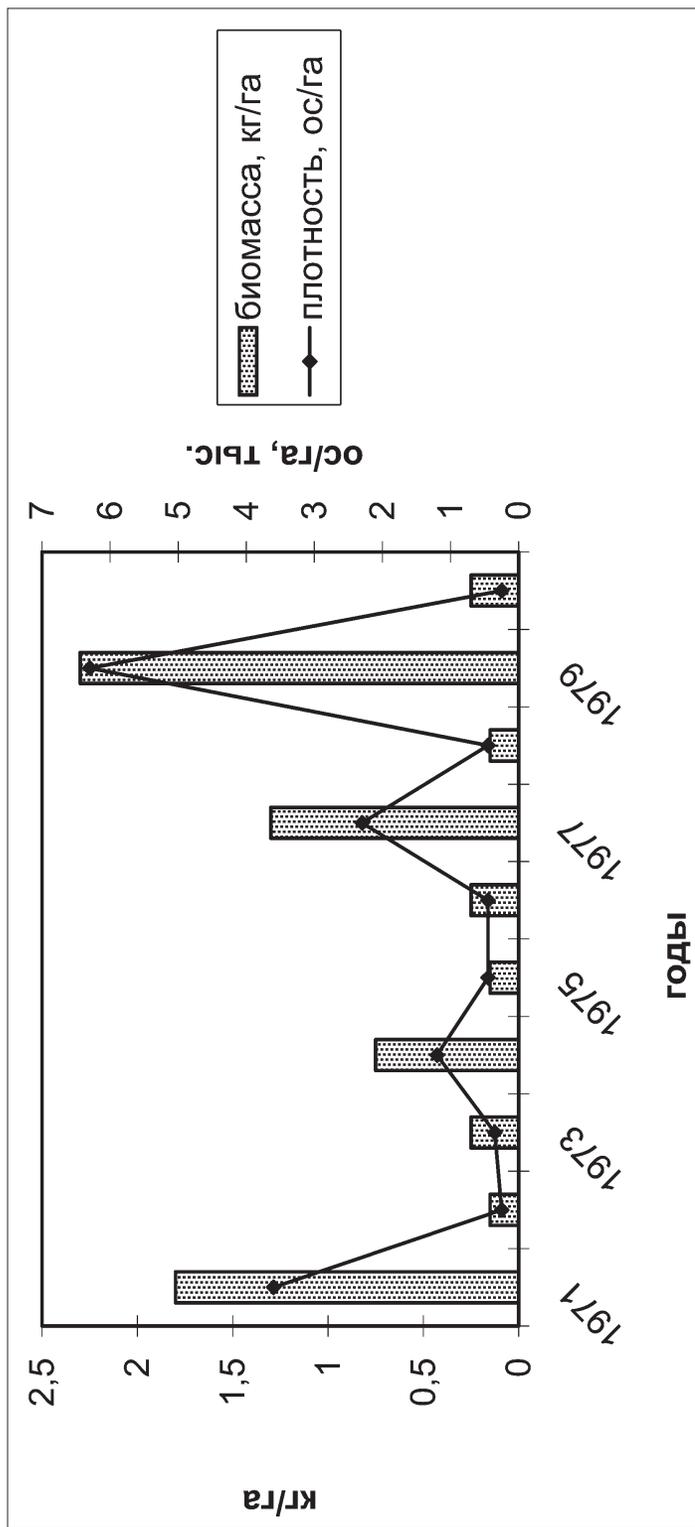


Рис. 5.10. Плотность населения и биомасса сеголеток остроордой лягушки на стационаре в 1971-1980 гг.

(Аврамова и др., 1976). Средняя абсолютная плодовитость почти в два раза ниже приводимой для других районов страны: в бассейне р. Южный Буг – 728-2837 икринок (Гончаренко, 1980), степная зона Украины – 1210 икринок (Аврамова и др., 1976), Волжско-Камский край – 1453 икринки (Попов и др., 1954). Максимальная абсолютная плодовитость, отмеченная нами в окской популяции, 1602 икринки. Правда, в 1974 г. в непигментированной кладке было насчитано 2128 икринок, но, возможно, это была кладка травяной лягушки, которые единично встречаются на участке. В левом яичнике икринок обычно больше, чем в правом, примерно на 10.0%. У остромордой лягушки Волжско-Камского заповедника, наоборот, в левом яичнике икринок в два раза меньше, чем в правом (Шалдыбин, 1974б). У *Rana carnivora* на Яве вес левого яичника постоянно выше, чем правого (Church, 1960).

В 1971 г. был исследован размерно-возрастной состав брачных пар остромордой лягушки (Панченко, 1973). Измерены партнёры 81 пары. В результате было выяснено, что годовалые особи в размножении не участвовали, процент двухгодовалых остромордых лягушек в размножающейся части популяции невелик: самцы – 1.2%, самки – 4.9% (причём в парах отмечены только наиболее крупные представители этой возрастной группы длиной 37.0-39.0 мм, особи длиной 34.0-36.0 мм встречались здесь же, но в спаривании участия не принимали) (табл. 5.47). В подзоне предлесостепных лесов Зауралья к третьему году жизни половозрелости достигает не вся генерация, а лишь часть её, и на долю этой возрастной группы приходится небольшая часть размножающихся особей – 6.1% у самцов и 20.0% у самок (Ищенко, 1969).

Таблица 5.47.

Размерно-возрастной состав спаренных особей остромордой лягушки, % (81 пара)*

Размерно-возрастные группы		Самцы						
		1 (18-28 мм)	2 (30-39 мм)	3 (40-47 мм)	4 (48-52 мм)	5 (53-55 мм)	6 (56-59 мм)	1-6 (18-59 мм)
Самки	1 (18-28)	-	-	-	-	-	-	-
	2 (30-38)	-	-	1.2	-	2.5	1.2	4.9
	3 (39-43)	-	-	17.3	13.6	-	-	30.9
	4 (44-47)	-	1.2	23.5	12.4	3.7	3.7	44.5
	5 (48-51)	-	-	8.6	3.7	-	-	12.3
	6 (52-55)	-	-	-	6.2	1.2	-	7.4
	1-6 (18-55)	-	1.2	50.6	35.9	7.4	4.9	100.0

* - Подобная работа была выполнена в 1973 г. в Московской обл. на травяной лягушке (Мина, 1974). Возраст определяли по числу линий склеивания в кости двух последних фаланг среднего пальца задней лапы. При этом выяснено, что наиболее многочисленными в размножении были четырёхгодовики (40% самцов и 66% самок)

Для выяснения результативности размножения вида на нерестовых водоёмах проведены учёты икры, головастиков, сеголеток (табл. 5.48). Биомасса выходящих на сушу сеголеток в отдельные годы (1971, 1977) достигала 900.0%

Таблица 5.48.
Характеристика размножающихся самок и эффективности размножения окской популяции остромордой лягушки в 1971-1980 гг.

Средние показатели	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1971-1980
Длина тела, мм	44.3	44.1	41.3	45.7	47.6	40.2	44.4	47.2	42.7	46.1	44.3
Абсолютная плодовитость, икринок шт.	516	516	437	580	683	375	520	640	530	687	548
Отложено икры кладок, шт.	2000	2935	850*	1599	1275	590*	1590	1525	5156	3476	20996
икринок, тыс. шт.	1032	1514	371	927	871	221	827	976	2733	2388	11860
сырой вес, кг	4.3	6.3	1.2	3.6	3.1	0.8	3.4	4.7	10.3	8.7	46.4
Сеголеток											
всего, шт.	85380	1448	2550	36137	2370	3630	67414	10432	147629	9522	366512
на самку, шт.	42.7	0.5	3.0	22.6	1.9	6.1	42.4	6.8	28.6	2.7	15.7
сырой вес, кг	38.5	0.7	1.3	16.3	1.2	2.0	31.7	4.5	54.6	4.6	155.4
к икре, %											
число экз.	8.2	0.1	0.7	3.9	0.3	1.6	8.1	1.1	5.4	0.4	3.1
биомасса	895.3	11.1	108.3	452.8	38.7	250.0	932.4	95.7	530.1	529	335.0

* - в основном нерестовом водоёме Большие Сады в 1973 и 1976 гг. средняя глубина составила всего 20-25 см. В результате в 1973 г. икры здесь отложено в 10 раз меньше, чем в предыдущий и последующий сезоны, а в 1976 г. не было совсем.

по отношению к биомассе отложенной икры, что значительно превышает максимальную величину (170.0%), приводимую для бесхвостых амфибий Урала (Ищенко, 1977). Эффективность размножения вида наиболее высокой была в многоводные 1971, 1974, 1977 и 1979 гг., когда плотность кладок отложенной икры составляла 15-32 икринки на 1 м³ воды (рис. 5.11).

В холодные вёсны и в комках икры, отложенных первыми, выживаемость икринок выше. Средняя величина гибели вида на эмбриональной стадии в благоприятные для развития годы составляет 10.0-20.0%, но тёплой весной, и особенно в последних кладках, эта величина достигает 30.0-100.0%. На более низкую выживаемость личинок из поздних кладок указывается в работе О. А. Пястоловой и Н. Л. Ивановой (1979а). Значительная гибель головастиков отмечена на протяжении периода вылупления из икринок – переход к самостоятельной активной жизни. Если принять, что гибель на эмбриональной стадии составляет 30.0% от числа отложенных икринок, то к стадиям 22-24 в водоёмах остаётся в среднем 26.0% от исходного числа икринок, т.е. во время перехода от икринки к головасту 44.0% из них гибнут. К моменту появления задних конечностей остаётся в среднем 11.6% головастиков, а на 28 стадии – их 5.4%. По отношению к отложенной икре выход сеголеток за десять лет составил 3.0%, что согласуется с данными, приводимыми для других видов амфибий (Merrel, 1968; Anderson et al., 1971; Licht, 1974; Shoop, 1974; Ищенко, 1977; Ищенко, Молов, 1979; Кубанцев и др., 1979).

Эффективность размножения остромордой лягушки определяется, в первую очередь, плотностью кладок икры, а позднее плотностью населения личинок в водоёме. При плотности кладок икры до 60 шт. на 1 м³ воды выход сеголеток составляет 0.7-13.1, в среднем 4.3% по отношению к отложенной икре, и биомасса сеголеток в 5-10 раз превышает биомассу икры. При повышении плотности кладок икры до 150 шт. на 1 м³ воды, плотность населения сеголеток снижается до 0.4-2.5, в среднем до 1.3% по отношению к икре, и биомасса икры и сеголеток при этом очень близкие величины. При повышении плотности кладок икры до 750 шт. на 1 м³ воды, выход сеголеток составляет всего 0.07-0.6, в среднем 0.3% к икре, при этом биомасса сеголеток, покидающих водоём, в 3-10 раз ниже биомассы отложенной в него икры. При более высокой плотности кладок икры (соответственно, плотности населения головастиков) выхода сеголеток мы не отмечали. При этом следует помнить, что в контролируемых водоёмах, кроме остромордой лягушки, размножаются и проходят метаморфоз другие виды земноводных, что повышает общую плотность населения головастиков. Влияние головастиков друг на друга осуществляется, в первую очередь, через продукты метаболизма. Этому вопросу посвящено немало работ (Роус, Роус, 1964; Шварц, 1972; Шварц, Пястолова, 1970а, б; Шварц и др., 1976; Пикулик, 1976а, б, 1977а, б, 1978а, б; Ищенко, Щупак, 1979; Северцов, Сурова, 1979 и др.).

На анализируемом по остромордой лягушке материале установлена следующая общая закономерность (Панченко, 1980). Ежегодно во время нерестовых

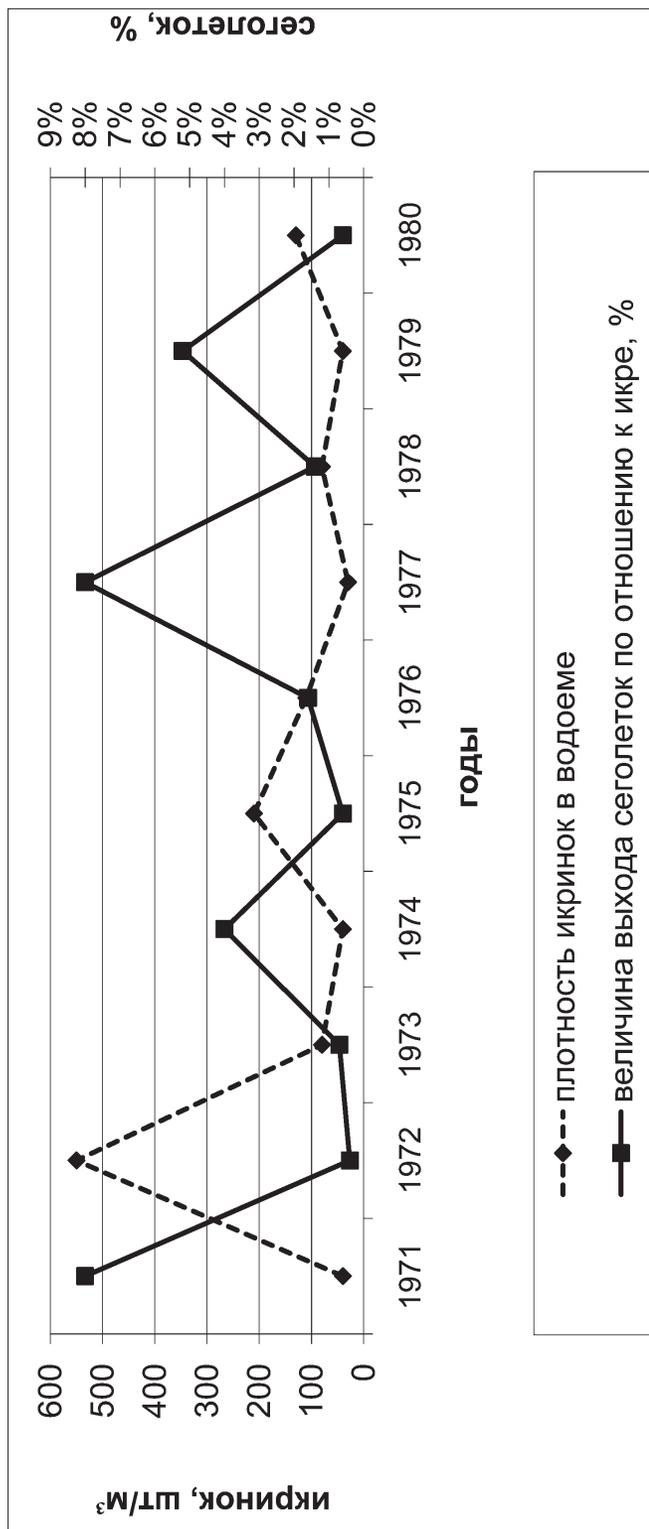


Рис. 5.11. Величина выхода сеголеток остромордой лягушки в зависимости от плотности кладок икры в водоёме

миграций измеряли длину тела у значительного числа самок (от 124 до 684 экз.). Вычислив среднюю длину тела размножающихся самок, зная их среднюю абсолютную плодовитость и сопоставив эту плодовитость со средним количеством икринок в кладке, мы пришли к заключению, что эти величины очень близки. Несомненно, в зависимости от состояния популяции, определённой генерации, особи, условий нагула, абсолютная плодовитость одноразмерных особей отличается. Однако средняя величина большим изменениям не подвержена.

Темп роста, размерно-возрастной состав, продолжительность жизни особей в популяции. У сеголеток время метаморфоза, исходные размеры, продолжительность и условия сезонов вегетации в разные годы отличаются, в результате и средние размеры поколений разных лет рождения неодинаковы и колебались в течение 1971-1980 гг. от 15.0 до 18.0 мм, составив в среднем 16.6 мм (табл. 5.49).

Таблица 5.49.

Изменение длины тела остромордой лягушки от метаморфоза до зимовки

Место наблюдения, источник	Длина тела, мм							
	июнь		июль		август		сентябрь	
	среднее	мин. – макс.	среднее	мин. – макс.	среднее	мин. – макс.	среднее	мин. – макс.
Пойма р. Ока (наши данные)	16.6	13-21	20.0	14-27	23.0	15-32	24.3	16-33
Урал (Пястолова, Иванова, 1979б)	14.0	-	17.9	-	22.4	-	23.4	-
Нидерланды (Gelder, Oomen, 1970)	16.0	15-19	-	-	-	-	30.0	20-34
Швеция (Loman, 1978)	-	-	17.2	до 26	20.7	до 30	21.3	до 32

Неодинаков темп роста земноводных в течение одного сезона активности. Лягушки растут медленнее в начале и конце его, когда ниже температура среды, беднее кормовая база. Приросты у младших возрастных групп выше (рис. 5.12).

Темп роста самцов выше, чем самок. Подтверждением этому служат и средние размеры половозрелых особей в разные годы (рис. 5.17) и результаты мечения (табл. 5.50).

Таблица 5.50.

Темп роста остромордой лягушки поймы р. Ока по результатам мечения (33 возврата самцов и 28 самок)*

Пол	Средняя длина тела (мм) в данном возрасте					
	1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
Самцы	15.0-33.0	38.5	44.0	47.5	50.0	51.0-57.0
Самки	15.0-33.0	36.0	42.0	45.5	48.0	50.0-58.0

* - возвраты получены в основном от особей, помеченных в 1972 г.

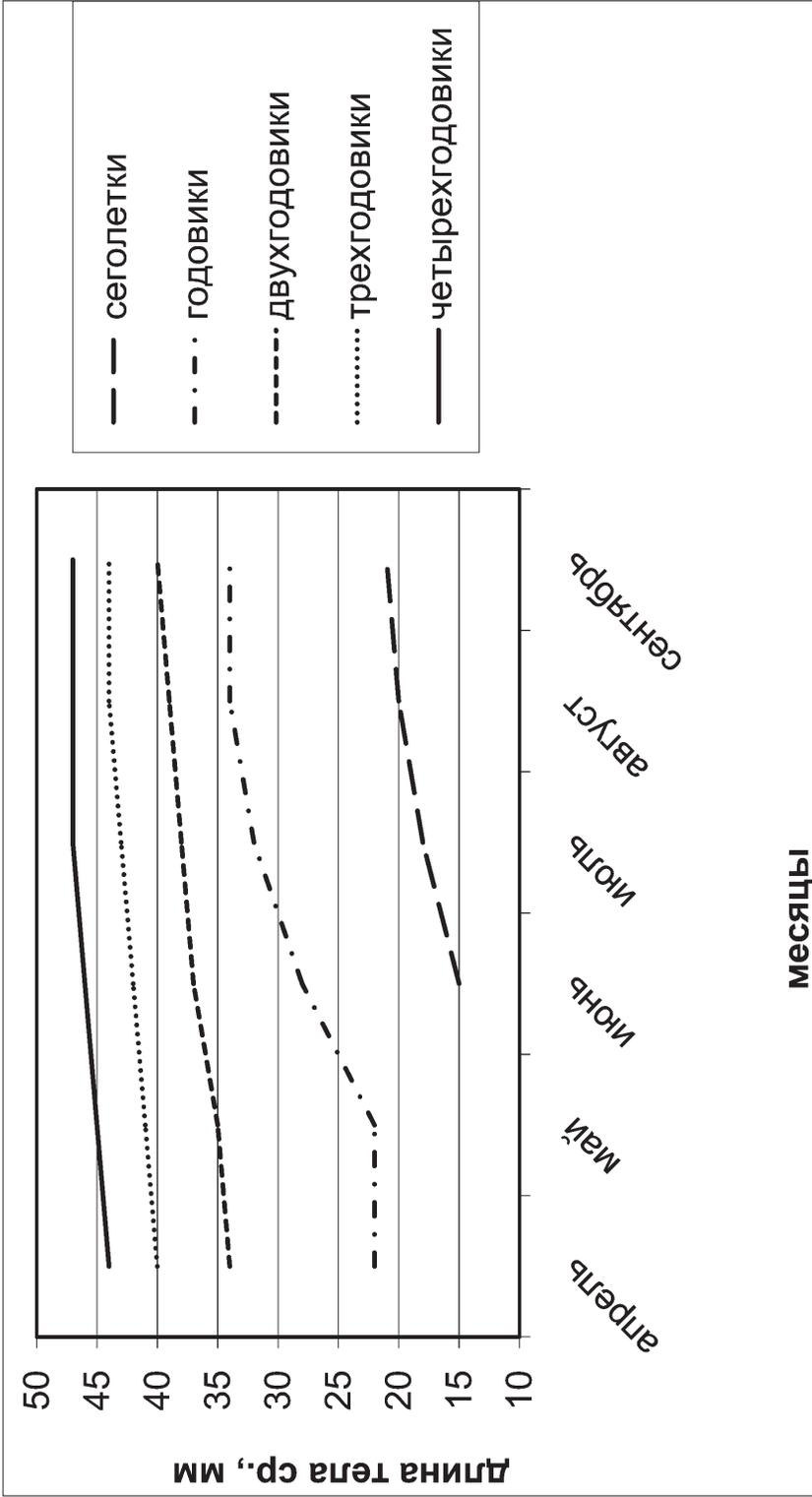


Рис. 5.12. Движение размерно-возрастных групп остромордой лягушки в течение сезона активности 1971 г.

Очень высокий темп роста свойственен популяции при снижении её плотности и благоприятных условиях развития личинок. Так, в частности, поколение 1974 г. рождения весной 1975 г. имело двухпиковую вершину с длинами тела 25 и 29 мм, к весне 1976 г. в эти пики уже входили особи с длиной тела 37 и 40 мм, весной 1977 г. – 45 и 47 мм (это преобладающие в размножении в 1977 г. самки и самцы), весной 1978 г. – 47 и 50 мм. Высокий темп роста этой группы подтверждён и результатами мечения. В 1974 г. было помечено ампутацией четвёртого пальца на левой передней конечности 339 сеголетов. Темп их роста в последующие годы приведен в табл. 5.51.

Таблица 5.51.

Темп роста генерации остромордой лягушки 1974 г. рождения (апрель – май)

Годы	Пол	Длина тела, мм		Вес тела, г		Число экз.
		средняя	мин. – макс.	средняя	мин. – макс.	
1976	♂	39.0	37.0-40.5	4.7	4.5-4.9	5
	♀	37.8	36.0-40.0	5.2	4.7-5.8	3
1977	♂	47.0	45.0-49.0	9.4	8.7-10.1	2
	♀	44.3	43.0-45.0	7.7	7.2-8.2	5
1978	♂	51.0	48.0-53.5	11.0	9.8-13.2	3
	♀	47.2	47.0-48.0	10.5	10.3-11.0	5

Для выяснения продолжительности жизни особей в популяции использованы результаты мечения и прослежено перемещение многочисленного поколения 1971 г. рождения в течение 1972-1978 гг. (рис. 5.13). В течение апреля – мая 1972-1978 гг. максимальное число особей этой генерации «проходит» через следующие размеры: в 1972 г. 23.0 мм для обоих полов, к осени группа достигает длины 32.0-40.0 мм; самцы весной 1973 г. имеют длину 35.0-41.0 (средняя 38.5) мм, весной 1974 г. – 42.0-46.0 (44.0) мм, 1975 г. – 45.0-50.0 (47.5) мм, 1976 г. – 49.0-52.0 (50.5) мм, 1977 г. – 52.0-54.0 (53.0), весной 1978 г. – свыше 54.0 мм (весной 1978 г. самцы с длиной тела, превышающей 54.0 мм,

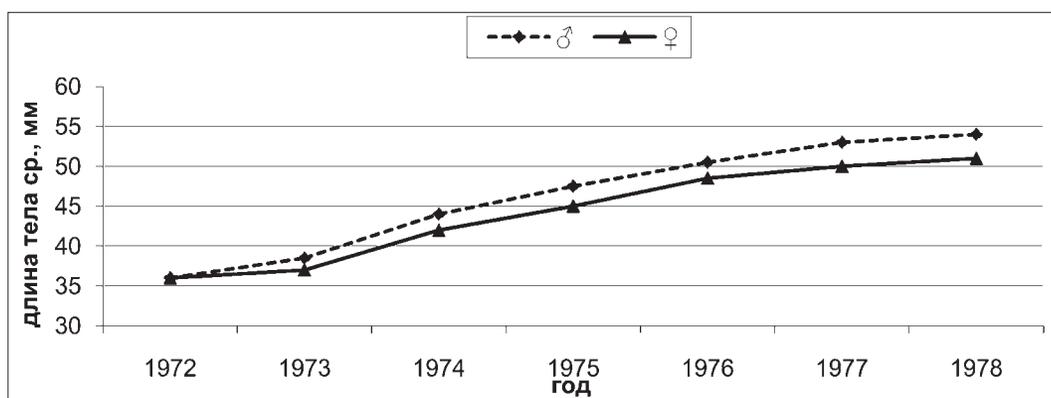


Рис. 5.13. Рост самцов и самок остромордой лягушки 1971 г. рождения (по результатам мечения)

составили 3.3% от пойманных особей). У самок поколение 1971 г. рождения в 1972-1978 гг. имело следующие размеры: в 1973 г. – 34.0-40.0 (37.0) мм, 1974 г. – 40.0-44.0 (42.0) мм, в 1975 г. – 43.0-47.0 (45.0) мм, 1976 – 47.0-50.0 (48.5) мм, в 1977 г. – 49.0-51.0 (50.0) мм, в 1978 г. – более 51.0 мм. Среди самок в 1978 г. особи длиной более 51.0 мм составили 2.5%. Таким образом, окская популяция остромордой лягушки за 7 лет обновляется примерно на 97.0%. Одновременно в ней присутствуют не менее 9-10 возрастных групп. Максимальная продолжительность жизни вида в Волжско-Камском заповеднике, установленная по результатам мечения, – 8-9 лет (Гаранин, 1969, 1977а), по спилам костей – 12 лет (Шалдыбин, 1976); на Среднем Урале, по анализу размерного состава, по меньшей мере, 10 лет (Шварц, Ищенко, 1971).

Выживаемость разных возрастных групп неодинакова. Самая высокая смертность в группе сеголеток. От метаморфоза до зимовки в районе работ остаётся 30.0-50.0% метаморфизировавших сеголеток. Несомненно, часть особей покидает пределы стационара. Величина гибели сеголеток за время зимовки изменялась от 50.0 до 87.0%, составив в среднем 70.0%. Таким образом, к весне остаётся примерно 12.0% достигших метаморфоза сеголеток. На основании анализа индекса печени у сеголеток остромордой лягушки до и после зимовки Е. Л. Щупак (1971) заключает, что в первую очередь гибнут мелкие особи с низким индексом печени, не подготовившиеся к зимовке.

В апреле – мае 1972 г. из 4901 пойманной остромордой лягушки индивидуальной ампутацией пальцев было помечено 796 особей (табл. 5.52).

Таблица 5.52.

Возврат остромордых лягушек, помеченных в 1972 г., в последующие годы

Показатели	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Поймано особей	4901	2353	1505	762	1020	1237	2544
Из них меченных:							
всего, шт.	796	29	16	4	-	-	-
на 1000 экз., шт.	162	12.3	10.6	5.2	-	-	-
на 1000 экз., %	100	7.6	6.5	3.2	-	-	-

В 1972 г. на 1000 особей пришлось 162 меченых. В дальнейшем мы исходим из этого числа, приняв его за 100%. Через год на 1000 проконтролированных особей пришлось 12.3 меченых, т.е. 7.6%, через 2 года (в 1974 г.) – 6.5%, через 3 года – 3.2%. В последующие годы меченые особи в уловах не отмечались. Столь низкий процент возврата на следующий год после мечения в значительной степени объясняется присутствием на участке мигрантов. Следует также помнить о том, что в 1972 г. была сильная летняя засуха, результатом стала повышенная гибель земноводных. Среди помеченных в 1972 г. остромордых лягушек на особей в возрасте 3-5 лет приходилось 76.0%. В 1975 г. они достигли шести-восьмилетнего возраста и число их от исходного числа меченых особей составило 3.2%. Таким образом, результаты мечения подтверждают, что обновление популяции на 97% происходит в среднем через 7 лет.

Распространение на территории Рязанской области. Обычный для области вид. Предпочитает смешанные леса и поймы рек. Заселяет опушки леса и поляны, болота, луга, поля, заросли кустарников, сады и т.д. Отмечен во всех орографических районах Рязанской области (Цв. Табл. XVII).

5.10. ТРАВЯНАЯ ЛЯГУШКА *Rana temporaria* Linnaeus, 1758

Длина тела до 100 мм. Тело коренастое. Морда округлая или тупая. У самцов имеются внутренние резонаторы. Голень короче тела в 1.76-2.0 раза. Если голени расположить перпендикулярно к продольной оси тела, голеностопные сочленения перекрываются. Если заднюю ногу вытянуть вдоль тела, голеностопное сочленение обычно достигает уровня глаз. Внутренний пяточный бугор короче 1-го пальца задней ноги в 2.2-4.4 раза. Общий тон окраски спины очень изменчив: светло-оливковый, шоколадно-коричневый, красноватый, серый до темно-бурого. На затылке обычно ^-образное пятно. Темные пятна в 1-3 мм имеются на спинной и боковой поверхностях. Височное пятно большое. Дорсомедиальная полоса обычно отсутствует. Брюхо и задние ноги снизу белые, желтоватые или сероватые с мраморным рисунком. Самец отличается от самки наличием брачных мозолей на 1-м пальце передней ноги, парными горловыми резонаторами, а в брачный период также голубоватым горлом (Банников и др., 1977; Кузьмин, 1999).

В целом морфологические признаки травяной лягушки в Рязанской области укладываются в таковые номинативного подвида (Банников и др., 1977; Кузьмин, 1999) (табл. 5.53).

Таблица 5.53.

Морфометрическая характеристика травяной лягушки

Возрастные группы	Показатели						
	L, мм	F, мм	T, мм	Д.р., мм	С. int.	L/T.	Масса, г
Взрослые (n=7)							
среднее	53.3	24.2	26.8	6.4	2.1	2.0	14.4
мин. – макс.	47.0-68,0	20.0-28.0	23.0-31.0	6.0-7,0	2.0-3.0	1.9-2.2	13.3-22.0
Годовики (n=6)							
среднее	33.3	16.0	16.9	4.2	1	2.0	2.8
мин. – макс.	32.2-35.5	15.5-16.4	16.0-17.4	3.7-5.0	-	1.8-2.1	2.5-3.1
Сеголетки (n=8)							
среднее	29.5	13.0	14.4	3.9	1.4	2.0	2.2
мин. – макс.	27.0-31.0	12.0-15.0	13.0-16.0	3.5-4.0	1.0-1.5	1.9-2.1	1.6-2.9

Во время проведения первой инвентаризации герпетофауны Окского заповедника в 1946 г. Е. С. Птушенко указывал на крайнюю редкость вида. Это связано с отсутствием на большей территории заповедника незамерзающих водоёмов с достаточной аэрацией, пригодных для зимовки вида. На стационаре в пойме Оки в период с 1971 по 1996 гг. было поймано 20 экземпляров, что составило 0.01% от общего числа пойманных амфибий. Самцы травяной ля-

гушки изредка встречались на местах нереста остромордой лягушки, массовой в месте наблюдения. Кроме этого, единичные экземпляры были отмечены в ур. Сурна (Летопись природы, 2000), на территории Куршинского лесничества заповедника (Летопись природы, 2001; Иванчев и др., 2005).

Распространение на территории Рязанской области. Травяная лягушка населяет смешанные и лиственные леса, живя в весьма разнообразных биотопах: под пологом леса, в кустарниках, на полянах, сухих и заболоченных лугах, болотах и в антропогенных ландшафтах различных типов. В лесостепной зоне привязана к пойменным кустарникам. Обычный вид, массовый в местах с благоприятными для зимовки условиями. Во время экспедиционных выездов по территории области основные места находок представителей вида были приурочены к водотокам, являющимися местами нереста и зимовок. Возрастной группой в большинстве случаев являлись годовики в весеннее время и сеголетки в летние месяцы (в среднем на 1 взрослую приходилось до 10 неполовозрелых особей). Максимальная численность взрослых особей составила 50 ос./км (устье р. Паники). Вид отмечен во всех орографических районах Рязанской области (Цв. Табл. XVII).

6. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РЕПТИЛИЙ

6.1. ЛОМКАЯ ВЕРЕТЕНИЦА *Angius fragilis* Linnaeus, 1758

Сравнительно крупная безногая ящерица со змеевидным телом до 27 см и различным по длине очень ломким хвостом. Чешуя туловища гладкая, расположенная в 21-36 продольных рядов. Молодые сверху серебристо-белого или бледно-кремового цвета с двумя сближенными полосами, берущими начало от расположенного на затылке тёмного треугольного пятна. Бока и брюхо чёрные или чёрно-бурые, причём граница между светлой спинной и тёмной боковой частью тела выражена очень резко. По мере роста животного спинная сторона тела постепенно темнеет и приобретает коричневато-бурую или тёмно-серую окраску с характерным бронзовым отливом. Бока и брюхо, напротив, светлеют, и их тёмная ювенильная окраска сохраняется обычно лишь в виде двух полосок, проходящих по бокам тела. Взрослые самцы часто одноцветные, с двумя рядами крупных голубых или реже чёрно-бурых пятен на спине, особенно чётко выраженных в её передней трети (Банников и др., 1977). У самок довольно часто встречаются небольшие коричневые пятна, неравномерно располагающиеся на спине (Гончаров, 2012).

В лесной зоне (Окский заповедник) размеры тела (L.) варьируют для самцов от 15.3 до 20.0 см, общая длина (L.+ L.cd.) – 28.0-39.0 см (n=3), для самок L. от 12.0 до 20.0 см, L.+ L.cd. – 27.0-32.0 см (n=5). В сопредельных регионах отмечены близкие параметры. В Липецкой области длина тела самцов достигает 20.8, самок – 19.7 см (Климов и др., 1999), в Мордовии – 24.7 и 24.1 см (Ручин, Рыжов, 2006).

Первые встречи веретениц после зимовки регистрируют во второй половине апреля (24-28 апреля), спаривание – в двадцатых числах мая (20-22 мая). Беременность длится около 3-х месяцев, и молодые веретеницы рождаются в середине июля – августе. Самка производит на свет 5-26 (чаще не более 12) детёнышей длиной 38-50 мм, не считая хвоста (Ананьева и др., 1998). У случайно зарезанной при косьбе сена 11 августа 1970 г. самки отмечено восемь вполне сформировавшихся эмбрионов длиной от 82 до 90 мм (общий вес 4 г). У задавленной 24 августа 1987 г. машиной веретеницы отмечено три зародыша длиной 60-70 мм (Приклонский и др., 1997). Последние встречи представителей вида фиксируют в середине сентября.

В Окском заповеднике вид обычен для борового района песчаного массива, района еловых и дубравных лесов и борового района надпойменной тер-

расы. В пойменном районе веретеница впервые была отмечена в 2013 г., куда была занесена в результате высокого уровня полых вод. Для последних лет характерно значительное повышение численности вида – за сезоны 2010-2013 гг. встречены 64 особи (в то время как за период с 1963 по 1996 гг. – 102 особи). Большинство ящериц были отмечены в мае и июне во время маршрутных учётов. Самая высокая плотность населения этого вида (0.7 ос/га) – на границе соснового леса и зарастающих вырубок. Высокий уровень гибели характерен для периода осенних миграций – до 2.5 ос./га на отдельных участках автодорог.

Распространение на территории Рязанской области. Обитает в широколиственных, смешанных, сосновых лесах, встречаясь также у границы леса по окраинам полей и лугов, на лесных просеках и вырубках. Прячется в лесной подстилке, под упавшими стволами деревьев, под корнями, валежником, а также в норках роющих животных.

Встречи ломкой веретеницы на территории области носят преимущественно единичный характер. При специальном изучении ящериц кафедрой зоологии РГПИ (до 1972 г.) за 5 лет в семи районах области веретеница была встречена лишь 8 раз (Гущина и др., 1981). В ходе стационарных и экспедиционных обследований в 1996-2008 и 2009-2011 гг. сотрудниками РГПУ веретеница обнаружена в 8 районах области (Чельцов и др., 2011). Наибольшее число встреч зафиксировано в Клепиковском районе. Так 1.07.2010 г. на железнодорожной насыпи в смешанном лесу (ур. Монашки) за один вечер было учтено 5 особей. Представители вида были отмечены в 2010 и 2012 гг. сотрудниками Окского заповедника в ур. Чернавская дубрава (Милославский район).

Вид отмечен во всех орографических районах Рязанской области. Небольшое число точек находок вида и низкая оценка численности, скорее всего, связаны со скрытым образом жизни веретеницы (Цв. Табл. XX).

6.2. ПРЫТКАЯ ЯЩЕРИЦА *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758

Умеренно крупная ящерица длиной тела до 114 мм и в полтора-два раза более длинным хвостом. Межчелюстной щиток почти никогда не соприкасается с ноздрей. Задненосовых щитков 1-3, неносовых 1-3, скуловых 1-2, реже их нет вовсе. Впереди подглазничного 5, реже 3 верхнегубных щитка. Зёрнышки между верхнересничными и надглазничными щитками ящериц на большей части ареала отсутствуют, там же, где имеются, число их не превышает 12. Центральновисочный щиток обычно выражен, а барабанный, как правило, не развит. Передневерхний край подглазничного щитка достигает уровня переднего края глаза. Два более или менее равных по величине верхневисочных. Горловая складка слабо выражена. Зазубренный воротник состоит из 7-12 чешуй. По средней линии горла 14-25 чешуй. Узкая, с хорошо выраженными рёбрашками, спинная чешуя довольно чётко отличается от более

широкой спинно-боковой. Вокруг середины тела 33-54 чешуйки. Анальный щиток окружён спереди одним или двумя рядами преанальных. Бедренные поры в числе 9-18 всегда достигают коленного сгиба. Окраска и рисунок прыткой ящерицы могут сильно отличаться в разных частях ареала, а также в зависимости от пола и возраста животных. Молодые сверху окрашены в различные оттенки бурого и коричневого цветов со свойственным для них рисунком – три светлые узкие, окаймленные чёрным, полосы. Ниже боковых полос с каждой стороны туловища расположен один ряд мелких белых глазков. У взрослых ящериц вдоль хребта появляется один или два ряда тёмно-бурых или совсем чёрных пятен неправильной формы, с каждой стороны от которых проходят два ряда вытянутых белых пятен, отороченных чёрным. Верхняя сторона тела самцов приобретает салатную, оливковую или зелёную окраску, а у самок она становится или коричневой, или коричневато-бурой, или, значительно реже, зелёной. В окраске брюха преобладают зелёно-голубые или коричнево-жёлтые тона (Ананьева и др., 1998).

На территории Рязанской области обитает восточный подвид *L. a. exigua* Eichw., 1831, характеризующийся тремя светлыми продольными линиями в спинном рисунке. В соседних Липецкой (Климов и др., 1999), Нижегородской областях (Турутина, 1972, цит. по: Прыткая ящерица, 1976) и Мордовии (Ручин, Рыжов, 2006) также распространён восточный подвид, а в Московской области отмечен ещё и южный (херсонский) подвид *L. a. chersonensis* (Дунаев, 1999). Средние размеры тела (L.) самцов в лесостепной зоне области составили 73.3 мм, хвоста (L. cd.) – 114.0 мм, самок – 71.9 и 116.6 мм соответственно, в лесной зоне – 71.4 и 122.0 мм (самцы), 75.4 и 116.6 мм (самки) (Прыткая ящерица, 1976), годовиков – 41.1 и 88.5 мм.

Первую встречу взрослых прытких ящериц после зимовки в Окском заповеднике отмечают в среднем 14 апреля (27 марта – 24 апреля). Годовики появляются позднее. Спаривание приходится на последнюю неделю апреля – начало мая. Кладки содержат 2-12 яиц. Выход сеголеток отмечен в конце июля – августе. Сроки ухода на зимовку зависят от погодных условий и могут сильно колебаться по годам (10 сентября – 12 ноября, в среднем 28 сентября). Продолжительность сезона активности прыткой ящерицы составляет 155-183 дней.

В. К. Жаркова (1971), проводя исследование возрастного состава прыткой ящерицы Рязанской области в конце 60-х гг. прошлого столетия, установила преобладание в популяции сеголеток (43.1%), меньшее количество двухлеток (32.5%) и трёхлеток (17.6%) и совсем малое число ящериц в возрасте старше трёх лет (6.8%).

В Окском заповеднике возрастная структура исследуемой популяции в апреле – июне 2010-2013 гг. была следующей: годовики – 63.7, взрослые – 36.3% (n=816). Сеголетки в августе составляли от 60.0 до 94.7% (в среднем 91.4%) от числа встреченных особей (n=317).

Среди взрослых особей самки преобладали над самцами в пределах

от 53.4 до 70.0% (в среднем 62.1%). Такое же соотношение полового состава (64.6% самок) было отмечено В. К. Жарковой (1973, цит. по: Прыткая ящерица, 1976) для юга Рязанской области, Липецкой (Климов и др., 1999), Тамбовской (Корнева, Яценко, 1990) и ряда других областей.

Анализ данных по встречаемости прытких ящериц с травмированными и регенерировавшими хвостами показал, что из 163 особей, отмеченных на маршрутных учётах в охранной зоне заповедника в апреле – мае 2012 г., 4.3% имели повреждения. При этом доля травмированных самок составила 4.5%, самцов – 12.5%, годовиков – 3.2%. Исследования в других регионах страны выявили более высокий уровень аналогичных повреждений у рептилий. Так, доля особей с аутоамированным хвостом в различных по антропогенному воздействию районах Башкирии составила в среднем 19.2%, при этом меньший пресс испытывали животные в удалённых малопосещаемых местах (Хабибуллин, 1999). На урбанизированных территориях (г. Казань) повреждения хвоста отмечены у 29.6-58.0% самцов и 15.5-47.0% самок в разных районах, что связано с возрастанием пресса на прыткую ящерицу со стороны хищников из-за обеднения видового состава и сокращения численности других компонентов их питания (Хайрутдинов, 2010).

Сведения о биотопической приуроченности и численности рептилий на территории Окского заповедника и его охранной зоны в прошлом веке приведены в рукописной работе Е. С. Птушенко (1946) и статье С. Г. Приклонского с соавт. (1997). По данным первого автора, обследовавшего семь внепойменных и девять пойменных биотопов, в 1940-х гг. прыткая ящерица занимала по встречаемости четвёртое место среди всех видов рептилий, уступая обыкновенному ужу, обыкновенной гадюке и живородящей ящерице. В работе С. Г. Приклонского с соавт. (1997), базирующейся на личных наблюдениях авторов и анализе «Бланков регистрации встреч животных» на территории заповедника и его охранной зоны за период с 1963 по 1996 гг., отмечено значительное возрастание численности прыткой ящерицы и перемещение её на второе место по встречаемости среди рептилий. В настоящее время она является самым массовым видом пресмыкающихся Окского заповедника и его окрестностей. По результатам маршрутных учётов, проводимых в охранной зоне, максимальная плотность в 2010-2012 гг. – 18.0 ос./га – отмечена на маршруте, включающем в себя несколько биотопов (пойма р. Ока – при-террасье – надпойменная терраса) (20 учётов, протяжённость 140 км). При этом большинство встреч приурочено к луговине в районе торфяного болота, сочетающей в себе комплекс оптимальных для вида условий: высокая освещённость, наличие убежищ, богатая кормовая база.

При сравнении данных герпетологических учётов, проведённых на территории надпойменной террасы р. Пра в 1990-х гг. и в текущий период, выявлена смена доминантного вида в биогеоценозе. Произошло смещение мезогигрофильных видов к станциям, связанным с водоёмами. Вероятной причиной этого послужили часто отмечающиеся в последнее десятилетие летне-осенние

засухи (Онуфрения, 2012). Плотность населения обыкновенного ужа сократилась за истекший период времени в три раза, а прыткой ящерицы, напротив, многократно выросла (рис. 6.1).

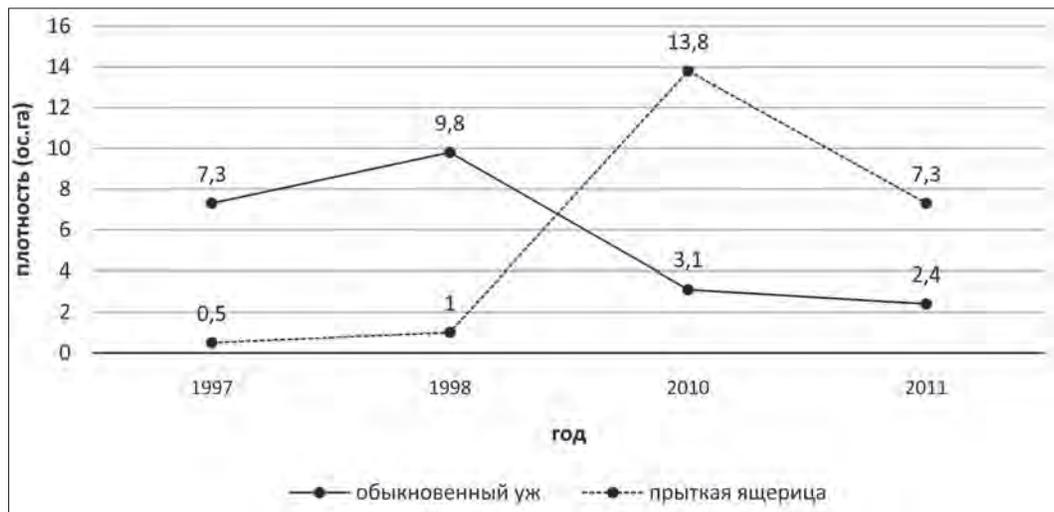


Рис. 6.1. Динамика плотности населения прыткой ящерицы и обыкновенного ужа в надпойменной террасе р. Пра в разные годы

Распространение на территории Рязанской области. Прыткая ящерица – широко распространённый и самый массовый вид рептилий в области. Найден во всех районах исследований (Цв. Табл. XXIV). Обитает в основном на открытых местах, хорошо прогреваемых солнцем. Отмечен в разнообразных естественных (лесные опушки, поляны, зарастающие гари, окраины болот, луга, степи) и антропогенных (парки, сады, обочины дорог, вырубки, склоны карьеров) биотопах. Повсеместно предпочитает сухие и солнечные участки, редко удаляясь от своих убежищ, которыми служат собственные норы и норы других животных, кучи камней или хвороста. Является основным представителем пресмыкающихся в остепнённых районах. При проведении учётов в массе отмечены представители разных генераций обоих полов. Численность колеблется в широких пределах и зависит от биотопа и времени исследования, составляя от 20 до 75 ос./га, а на отдельных участках маршрутов достигает 350-550 ос./га.

6.3. ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА *Zootoca vivipara* Jacquin, 1787

Небольшая ящерица длиной тела до 71 мм и примерно в два раза более длинным хвостом. Голова не приплюснута. Межчелюстной щиток, как правило, не касается ноздри. Задненосовой щиток обычно один. Скуловой щиток 1 или крайне редко отсутствует. Впереди подглазничного щитка 3-4, очень ред-

ко 5 верхнегубых. Верхний заглазничный щиток касается теменного. Между надглазничными и верхнересничными щитками до 5 зёрнышек; у некоторых экземпляров они отсутствуют. Центральновисочный щиток, если имеется, то слабо выражен, а барабанный, как правило, хорошо. Обычно два варьирующих по величине верхневисочных. Горловая складка слабо развита. Воротник зазубрен и состоит из 6-12 щитков. По средней линии горла 13-23 чешуйки. Вокруг середины туловища 25-38 чешуек. Бедренные поры в числе 5-16 доходят до коленного сгиба.

Молодые тёмной окраски, почти без рисунка. По мере их роста окраска светлеет и на основном фоне появляется характерный для взрослых ящериц рисунок. Взрослые бурого, коричневого, желтовато-коричневого или зеленоватого цвета с характерным рисунком, обычно состоящим из тёмной, нередко прерывистой полосы вдоль хребта, двух светлых полосок по сторонам спины и тёмных широких полос по бокам, ограниченных по нижнему краю светлой линией, разбитой иногда на округлые пятнышки. Вдоль спины обычно располагается более или менее вытянутые тёмные и светлые пятна и крапинки, но бывает, что рисунок на спине не выражен; встречаются и совершенно чёрные особи. Характер рисунка у самцов и самок различен. Брюхо, внутренняя поверхность бёдер и основание хвоста у самцов кирпично-красные или оранжевые с многочисленными тёмными пятнышками, у самок – беловатые, кремовые, желтоватые или зеленоватые, обычно без пятен. Самцы отличаются ещё и тем, что их хвост утолщен у основания, а нижняя сторона тела покрыта чёрными пятнышками. В целом характер окраски и рисунка верхней стороны тела во многом определяется типом населяемого ящерицами субстрата (Ананьева и др., 1998).

В лесной зоне (Окский заповедник) средние размеры тела (L.) самцов (n=6) составили 50.0-60.0, в среднем – 52.5 мм, хвоста (L. cd.) – 60.0-98.0, в среднем – 78.0 мм, самок (n=4), соответственно – 60.0-70.0, в среднем – 64.3 и 47.0-65.0, в среднем – 57.3 мм, годовиков (n=2) – 34.5 и 53.5 мм соответственно. По индексу L./L.cd. у живородящей ящерицы выявлен половой диморфизм – у самцов это соотношение на 35% ниже такового у самок. Сходные результаты получены в соседних Нижегородской области и Мордовии (Пестов и др., 2001; Ручин, Рыжов, 2006). Спасаясь от хищников, живородящая ящерица зачастую прибегает к произвольному отламыванию хвоста в результате резкого сокращения мускулов. После регенерации хвост может иметь необычную форму (утолщён на конце, лопатообразно уплощён и т. п.). Так, в 1998 г. в охранной зоне заповедника в сосновой посадке за корой сосны была найдена взрослая особь общей длиной 122.0 мм с раздвоенным хвостом (общая длина хвоста 68.2 мм, основного ствола от раздвоения 20.7 мм, бокового отростка 23.5 мм) (Иванчев, 2000).

Первую встречу взрослых живородящих ящериц после зимовки в Окском заповеднике отмечают в среднем 8 апреля (27 марта – 22 апреля). Годовики появляются позднее. Выход сеголеток приходится на конец июля – август. По-

следнюю встречу отмечают 6-29 сентября, в среднем 16 сентября. Продолжительность сезона активности составляет в среднем 152 дня.

Живородящая ящерица – осторожное, быстрое и проворное животное, обладающее хорошим зрением и слухом и поэтому редко попадающее на глаза наблюдателю. Возможно, поэтому количество учтённых на маршрутах в охранной зоне заповедника особей незначительно. Так, встречи представителей вида отмечены только на одном из четырёх постоянных маршрутов, проходящих в разных биотопах, и максимально отмеченная плотность составляет 0.3 ос./га. При сравнении данных учётов, проведённых на территории надпойменной террасы р. Пра в 1990-х гг. и в текущий период, отмечено полное исчезновение живородящей ящерицы, плотность которой в данном биотопе достигала 0.4 ос./га. Возможно, это связано с частыми засухами, отмечающимися в последние годы и смещением вида к стациям, связанным с водоёмами. Живородящая ящерица не только хорошо плавает и ныряет, но и передвигается по дну, а в случае опасности закапывается в ил или в устилающие дно опавшие листья. В годы с высоким уровнем полых вод наблюдали повышенную концентрацию ящериц по береговой линии разлива. Так, в апреле 2011 г. на кордоне Липовая Гора (Окский заповедник) на отдельных 100-метровых участках маршрута учитывали до 15 особей (150 ос./км). По мере убывания разлива численность рептилий резко сокращалась.

Распространение на территории Рязанской области. Живородящая ящерица – обычный вид рептилий в Рязанской области. Населяет лиственные и хвойные леса, где придерживается облесенных болот, зарастающих вырубков, гарей, обочин дорог, склонов придорожных канав, полей, просек, берегов рек. По типу биотопической приуроченности относится к мезо-гигрофильным видам. Обитание вида зачастую связано с заболоченными увлажнёнными участками. Во время экспедиционных выездов отмечали единичные встречи представителей вида, как правило, неподалёку от водоёмов. Живородящая ящерица отмечена во всех орографических районах области (Цв. Табл. XXV).

6.4. ОБЫКНОВЕННЫЙ УЖ *Natrix natrix* Linnaeus, 1758

Достаточно крупная змея длиной до 1200 мм и в 3-5 раз более коротким хвостом. Обычно встречаются экземпляры длиной тела 800-900 мм. Межносовой щиток имеет более или менее трапециевидную форму, его ширина больше высоты. Шов между межчелюстным и первым верхнегубным щитками не длиннее шва между межчелюстным и межносовым. Предглазничный щиток один (исключительно редко 2). Верхнегубных щитков, как правило, семь. Чешуя спины и боков туловища имеет отчётливо выраженные продольные рёбрышки. Чешуя хвоста со слабо развитыми рёбрышками или гладкая. Вокруг середины тела в одном ряду 19 чешуй. Брюшных щитков 153-193, подхвостовых 50-89 пар. Анальный щиток разделён.

Внешний отличительный, издали видимый признак обыкновенного

ужа – два симметрично расположенных в затылочной части головы беловатых, жёлтых, ярко-оранжевых, редко розовых полулунных пятна, изредка сливающихся друг с другом. Иногда эти пятна бывают размытыми или даже отсутствуют. Общая окраска спинной стороны тела может варьировать от полностью чёрной до светло-серой и оливковой с тёмными пятнами и полосами, либо без них. Часто по всей поверхности тела разбросан характерный сетчатый узор, образованный светлыми или тёмными краями туловищных чешуй. Брюшная сторона матово-белая с вытянутыми поперёк прямоугольными или неправильной формы пятнами, иногда сплошь сливающимися друг с другом. Расположение, форма и окраска затылочных пятен, а также общая окраска тела и ряд признаков фоллидоза послужили основой для описания подвидов обыкновенного ужа. Встречаются меланистические особи, а также почти полные альбиносы (Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998; Бакиев и др., 2004).

Ряд морфометрических признаков обыкновенного ужа Окского заповедника представлен в табл. 6.1.

Таблица 6.1.

Морфологическая характеристика и признаки фоллидоза обыкновенного ужа

Показатель (см), индекс	Самцы (n=19)			Самки (n=13)		
	min – max	X	SE	min – max	X	SE
L.	38.0-56.8	50.2	5.8	35.5-71.4	55.8	11.3
L. cd.	10.0-15.3	14.0	1.7	8.5-16.8	13.0	2.5
L. + L. cd.	48.0-72.1	64.1	7.1	44.0-88.2	68.8	13.8
L./L.cd.	3.4-3.9	3.6	0.2	3.9-4.9	4.3	0.3
L. cd./L.+ L.cd.	0.21-0.23	0.22	0.007	0.17-0.20	0.19	3.8
Vent.	168-178	172.1	2.9	163-178	170.1	4.0
S. cd.	56-73	67.7	4.5	53-68	63.2	0.6
Sq.	17-19	18.6	0.6	17-19	18.3	0.009

Максимальная общая длина тела (L.+L.cd.), измеренная у 1525 погибших на асфальтовых дорогах особей, составила для самок 94.0, для самцов – 88.5 см. Б. Ф. Самариной, длительное время (1966-1984 гг.) изучавшей вид в Окском заповеднике, отмечена наибольшая общая длина тела, равная 118.0, 119.0 и 120.0 см (длина 20 особей (1.3% от числа промеренных особей) превышала 100 см) у самок, 89.0 см – у самцов (Самарина, 1970, 1975; Самарина, Приклонский, 1990). Максимальная отмеченная длина тела ужей в сопредельных регионах составила: в Мордовии – у самок – 105.6, у самцов – 91.0 см (Ручин и др., 2003), в Нижегородской области – 94.0 и 73.0 см (Пестов и др., 2001), Липецкой – 122.1 и 88.0 см (Климов и др., 1999) соответственно. Достоверным отличительным признаком пола является отношение длины хвоста к общей длине тела (L.cd./L.+L.cd.). Этот индекс был выделен Б. Ф. Самариной (1975), как позволяющий с наибольшей степенью достоверности проводить прижизненное определение пола. Ни в одной из исследованных размерных

групп не было зарегистрировано наложения максимальных значений индекса самок на минимальные значения индекса самцов (табл. 6.2).

Таблица 6.2.

Отношение длины хвоста к общей длине тела в различных размерных группах обыкновенного ужа (по Б. Ф. Самариной (1975))

Размер, см	Самки		Самцы	
	n	L. cd./L.+L.cd.	n	L. cd./L.+L.cd.
Менее 60	3	0.17-0.20	10	0.21-0.23
60-69	3	0.17-0.20	45	0.21-0.24
70-79	68	0.17-0.20	38	0.21-0.23
80-89	119	0.17-0.20	6	0.21-0.23
90-99	54	0.17-0.20	-	-
100-109	9	0.17-0.20	-	-
Более 109	3	0.17-0.18	-	-

Географическая приуроченность, морфометрические промеры и признаки фolidоза ужей Рязанской области позволяют отнести их к номинативному подвиду *N. n. natrix* (Банников и др., 1977). Окраска тела (чёрная), конфигурация (раздельные) и цвет затылочных пятен (оранжевые) значительной части особей подходят по описанию к восточному подвиду *N. n. scutata*. Аль-Завахрой (1992, 1997), изучавшей ужей в Татарстане, выделены достоверные различия по ряду признаков фolidоза между двумя подвидами ужей, однако пределы варьирования признаков перекрываются в значительной степени. Кроме этого, за основу выделения подвидов ею взята окраска спины и затылочных пятен. Однако поскольку описание окраски, по мнению многих исследователей, является субъективным (Бакиев и др., 2004, 2009; Кузьмин, Семенов, 2006), и пока не разработана достоверная диагностика разделения номинативного и восточного подвидов, мы признаём обитающих на территории области ужей относящимися к номинативному подвиду.

Период активности обыкновенного ужа в 2009-2013 гг. составил в среднем 196 дней (от 187 до 206), что на две недели превышает показатели, установленные в результате многолетнего мониторинга, проводимого в прошлые годы (1967-1984 гг.) (Самарина, Приклонский, 1990). Появление рептилий после зимовки зависит от особенностей весны. Определяющей погодной характеристикой является установление положительных среднесуточных температур, а точнее – устойчивый переход к положительным максимальным температурам. Чем раньше это происходит, тем раньше регистрируется первая встреча. Кроме того, появление ужей на поверхности почвы определяется скоростью её освобождения от снега.

Первые ужи у развалин бывшего стеклозавода появляются, когда склоны ещё полностью находятся под снегом (глубиной до 40-60 см) и лишь у некоторых деревьев обозначаются приствольные круги диаметром до 10 см. Поскольку количество пробудившихся ужей с каждым днём увеличивается, а ме-

ста на оттаявшей земле не всегда достаточно, то часть из них лежит на снегу, а некоторые висят на кустиках и упавших ветках.

Средняя дата пробуждения обыкновенного ужа – 9 апреля (табл. 6.3). Массовое появление рептилий отмечено через 7-14 дней после первой встречи. Эти сроки характеризуются переходом среднесуточных температур через отметку +6-+7°C.

Таблица 6.3.

Сроки прохождения основных феноявлений у обыкновенного ужа в Окском заповеднике

Годы, источник	Первая встреча весной	Начало спаривания	Первая встреча сеголетка	Последняя встреча осенью
1967-1984 (по: Самарина, Приклонский, 1990)	11.04	24.04	11.08	10.10
1997-1998 (Летопись природы, 1997, 1998)	8.04	19.04	6.08	13.10
2009-2013 (наши данные)	9.04	28.04	6.08	22.10

Начало спаривания отмечают со второй половины апреля рядом с местами зимовок. Массовое спаривание происходит в последних числах апреля – начале мая, обычно на обогреваемых солнцем склонах, опушках, вырубках. В клубках насчитывают до 20 и более особей, число самок в них в несколько раз меньше, чем самцов. Анализ размерных показателей 81 пары ужей, пойманных в момент спаривания, показал, что самцы принимают участие в размножении, а, значит, становятся половозрелыми, когда длина достигает 59-60 см (т.е. в возрасте 3-4 лет). Наименьшая длина самок, участвовавших в размножении, составила 70-71 см (4-5 лет) (Самарина, Приклонский, 1990). В южных регионах ужи принимают участие в спаривании при значительно меньших размерах тела: в Самарской области – самцы 48, самки – 41 см (Бакиев и др., 2009), в Саратовской – от 50 см (Шляхтин и др., 2005), в Центральном Предкавказье – от 40 см (Тертышников, 2002). Самая ранняя откладка яиц отмечена 10 июня, поздняя – 11 июля. Для откладки яиц самки выбирают кучи навоза, старого сена, перегноя, листву, то есть места, где поддерживается высокая влажность и температура. Число яиц в кладке зависит от размеров самки и возрастает при увеличении длины тела. По данным вскрытия, число яиц в яйцеводах составляет от 9-10 штук у самок длиной 71-75 см до 23 у самок длиной 101-105 см. Средний размер яиц 3.1×1.7 см (Самарина, Приклонский, 1990). Иногда несколько самок откладывают яйца в одном месте. Срок развития зародышей в яйце зависит от стабильности температуры и влажности и может колебаться в значительных пределах. В условиях искусственной инкубации ужата вылупляются на 29-35 день (Бакиев и др., 2004). По наблюдениям Б. Ф. Самариной и С. Г. Приклонского (1990), период инкубации у ужа длится 56 дней. В кладке из 12 яиц, отложенной 28 июня 2011 г., развитие эмбрионов шло 46 дней. Аналогичная продолжительность развития (46-48 дней)

отмечена в кладках обыкновенного ужа из Пермского края (Ганцук и др., 2001). Средние сроки появления молоди – конец июля – начало августа. Самая ранняя дата выхода сеголеток – 10 июля, поздняя – первые числа сентября.

В сентябре 2010 г. было отмечено «ложное» спаривание ужей (группы из 2, 3 и 4 особей). Попытки осеннего спаривания ужей (август – сентябрь) описаны рядом авторов (Бакиев и др., 2004; Рябов, 2004). 12 ноября 2013 г. научным сотрудником заповедника Н. Н. Николаевым в Чарусском лесничестве (Окский заповедник) была найдена погибшая самка обыкновенного ужа (L. 60.7 см, L.cd. 14.3 см), у которой половина длины туловища (32.0 см) была «сегментирована» с перетяжками через 3.5 см. При вскрытии отмечено 9 полностью сформированных яиц в пергаментной оболочке размером 3.4-3.5×1.4-1.5 см и зачатки яиц гроздью (около 10 штук) размером до 0.8 см. Крупные яйца расположены по одному вдоль всего тела, в трёх – зачатки эмбрионов размером до 1 см в виде красной спирали, остальные заполнены белым содержимым средней густоты. По данным Е. П. Шабашовой (1987, цит. по: Бакиев и др., 2004), эмбрион обыкновенного ужа в день откладки яйца вполне сформирован и свернут в спираль из пяти витков. Через прозрачные покровы хорошо различимы внутренние органы. Судя по стадии развития эмбрионов у погибшей особи, самка еще не была готова к откладке яиц и, возможно, должна была уйти беременной на зимовку. Учитывая сезон находки особи, размеры яиц и наличие среди них оплодотворённых, можно предположить успешность осеннего спаривания. Для обыкновенной медянки описаны случаи осеннего спаривания в природе с сохранением сперматозоидов в семяприемниках самки до весны, когда происходит оплодотворение (Даревский, 1985; Бакиев и др., 2009). По сведениям из Белоруссии, при холодной погоде сроки появления потомства у обыкновенной гадюки могут откладываться до весны следующего года (Дробенков, 2003, цит. по: Бакиев и др., 2004), а в Карелии в таких случаях перезимовывают только крупные самки (Коросов, Ивантер, 2003, цит. по: Бакиев и др., 2004). В условиях неволи от змей успешно получают потомство дважды в год (Кудрявцев и др., 1991). Но описанных в литературе случаев развития или сохранения до весны яиц у обыкновенного ужа после осеннего спаривания в природе нам найти не удалось.

Наиболее поздняя встреча обыкновенного ужа пришлось на 2 ноября (19 октября – 2 ноября (2009-2013 гг.)). Таким образом, сроки прохождения основных феноявлений в жизни рептилий соответствуют зарегистрированным в 1960-1980 гг., кроме последних встреч перед зимовкой, которые стали отмечать на 10-15 дней позднее, что связано с климатическими изменениями. Согласно данным метеостанции Окского заповедника, начало глубокой осени, приходившееся в 1938-1970 гг. в среднем на 22 сентября, сдвинулось на более поздние сроки и в период 2001-2010 гг. зафиксировано в среднем 5 октября (Онуфреня, 2012а).

Очень крупное зимовальное скопление обыкновенного ужа находится около центральной усадьбы заповедника в районе развалин бывшего стекло-

завода, представляющего собой разветвлённую сеть подземных сооружений. Обилие убежищ, песчаные почвы и глубокое залегание подземных вод привлекают на зимовку большое количество ужей. По данным С. Г. Приклонского и Б. Ф. Самариной (1985), число зимующих здесь змей в 1967-1984 гг. составляло 1000-1200 особей. Проведённый в 1997-1998 гг. подсчёт пресмыкающихся позволил оценить численность популяции примерно в 300 особей, а в 1999 г. – её увеличение в 1.5 раза (Летопись природы, 1997, 1998, 1999). В настоящее время отмечено снижение количества обыкновенного ужа на месте данной зимовки (Антонюк, 2012б). Так, в 2009-2010 гг. за один учёт отмечали порядка 200 особей. В 2011 г. количество ужей у мест зимовки сократилось в два с половиной раза. Вероятной причиной снижения численности вида могла послужить аномальная жара в июле – августе 2010 г., подорвавшая кормовые биотопы рептилий. В последние два года численность популяции постепенно восстанавливается.

Вид населяет разные биотопы, отдавая предпочтение увлажнённым. Учёты, проводимые в охранный зоне заповедника, выявили, что в первые две недели после пробуждения наиболее высока концентрация змей в районе верхового болота, окрестности которого являются местом зимовки ряда видов пресмыкающихся. В апреле максимальная плотность населения обыкновенного ужа в данном биотопе достигает 49 ос./га. В летний период в связи со спецификой питания представители вида более всего тяготеют к берегам водоёмов. Самая высокая плотность населения вида отмечена в пойменном березняке – до 10.2 ос./га. Очень высокая численность обыкновенного ужа характерна для участка, заключённого между сосняком террасным и поймой р. Ока: в период весенних и осенних миграций концентрация вида достигает 5.0 ос./га. В сосняке террасном плотность населения находится на уровне 1.5 ос./га, в смешанном лесу – 0.71 ос./га. На одном из маршрутов, проходящем по надпойменной террасе р. Пра, учёты рептилий проводились в конце 1990-х гг. Численность ужа возрастала на протяжении четырёх лет и составила от 3.3 ос./га в 1996 г. до 11.7 ос./га в 1999 г. (Летопись природы, 1996, 1997, 1998, 1999). В настоящий период (2010-2013 гг.) плотность населения на данном маршруте держится примерно на одном уровне и составляет около 6.0 ос./га.

Сезонная динамика биотопического распределения отражена на рис. 6.2. Пик встреч рептилий в окрестностях верхового болота, где находятся зимовальные убежища, приходится на апрель и сентябрь. В летние месяцы наиболее предпочтительными биотопами являются береговые линии водоёмов. В целом в июне численность вида на маршрутах находится на очень низком уровне, а в июле не зарегистрировано ни одной встречи. Начиная с августа, змеи начинают активное перемещение и отмечены во всех биотопах, кроме верхового болота.

Обыкновенный уж отличается довольно высокой миграционной активностью, связанной, прежде всего, с наличием кормов, нахождение которых зависит от степени влажности биотопов. В связи с этим плотность населения ужей

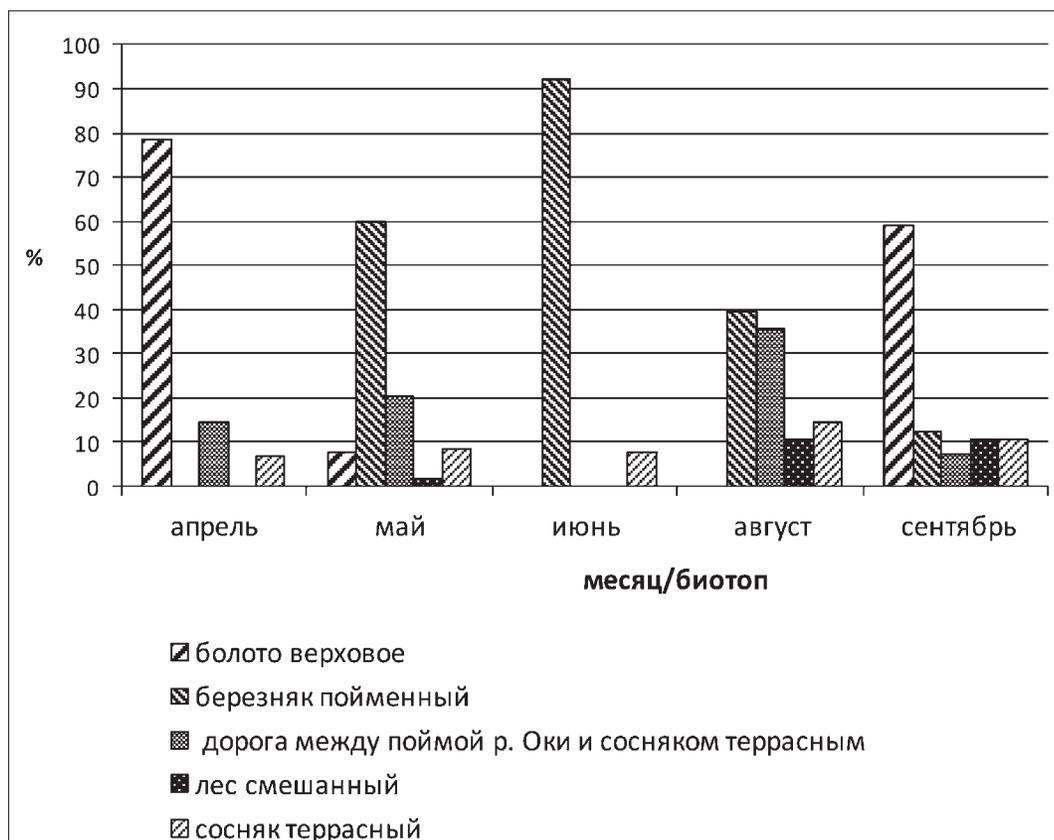


Рис. 6.2. Сезонная динамика биотопического размещения обыкновенного ужа в охранной зоне Окского заповедника

может очень значительно (в десятки раз) меняться как у мест зимовки, так и в местах образования временных водоёмов (Бакиев и др., 2004). Почти все встречи ужей со второй половины лета (до наступления миграций) в 2010 г., ознаменовавшемся аномальной жарой, были приурочены к окрестностям водоёмов. Так, на кордоне Липовая Гора, находящемся в пойме р. Ока, 6 июля 2010 г. была отмечена небывалая численность ужей по берегам мелких водоёмов (на 240 м береговой линии оз. Малые Сады – 34 ужа, т. е. 142 ос./км). Тогда как в середине прошлого века этот вид был крайне редок в низовье Оки и, в частности, на кордоне Липовая Гора (Птушенко, 1946).

По сравнению с 1996-1998 гг., когда проводили учёт погибших пресмыкающихся на автодорогах в период зимовальных миграций, в настоящее время можно констатировать снижение числа гибели ужей в несколько раз (табл. 6.4). Учитывая, что поток автотранспорта становится с каждым годом все интенсивнее (в 1996 г. было учтено 4 единицы техники за 1 маршрутный учёт, в 2009 г. – до 15), более низкая гибель пресмыкающихся, безусловно, связана с уменьшением количества мигрантов.

Таблица 6.4.

**Число ужей, погибших во время осенних миграций на маршруте
п. Брыкин Бор – д. Папушево в 1996-1998 и 2009-2013 гг.**

Сроки проведения учётов	Проведено учётов	Пройдено, км	Площадь учётов, га	Учтено погибших ужей, экз.		
				всего	на 1 км	на 1 га
13.08-18.09.96	16	14.4	13.0	305	21.2	23.5
19.08-19.09.97	25	22.5	20.3	648	28.8	31.9
22.08-22.09.98	21	18.9	17.0	602	31.8	35.4
11.08-29.09.09	50	45.0	40.5	237	5.3	5.8
24.08-29.09.10	26	26.0	23.4	125	4.8	5.3
15.08-9.10.11	30	30.0	27.0	202	6.7	7.5
9.08-1.10.12	20	20.0	18.0	216	10.8	12.0
19.08-19.09.13	25	25.0	22.5	163	6.5	7.2

При распределении погибших особей по половому признаку в целом выявлено преобладание самок (рис. 6.3). В сезоны 2010 и 2011 гг., как в весеннюю, так и в осеннюю миграцию под колёсами автотранспорта преимущественно гибли самки, в 2012 г. – самцы, в 2013 г. весной – самки, осенью – самцы.

Многолетний мониторинг над обыкновенным ужом в Окском заповеднике, проведённый Б. Ф. Самариной (1975), выявил преобладание в популяции

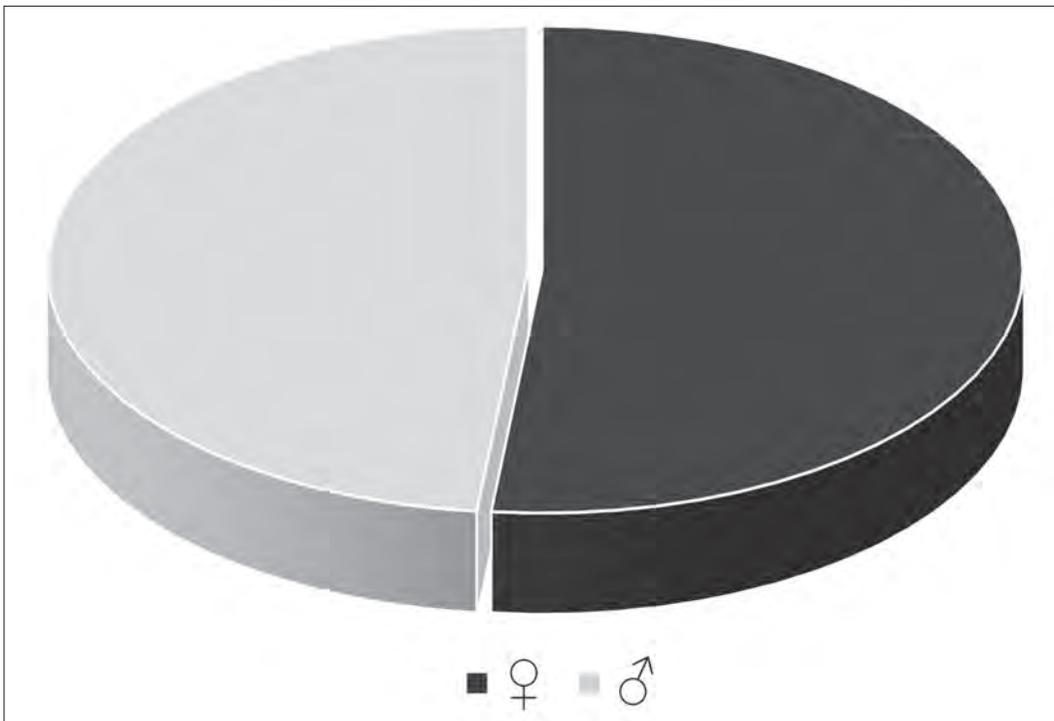


Рис. 6.3. Половая структура популяции обыкновенного ужа в 2010-2013 гг. (по результатам учётов на дорогах)

самцов (в среднем 63.6% весной и 61.8% осенью). По данным В. Я. Гассо (2011), изучавшего вид в лесных биогеоценозах Присамарья (Днепропетровская обл., Украина), самцы составляют от 55 до 68% от числа особей в популяции в разные годы. При этом самцы преобладают при весенних учётах, а самки – при летних. Это связано с повышенной активностью самок в период поиска мест для откладки яиц. Наши учёты на дорогах проходили во время миграционных перемещений вида, когда активны все возрастные и половые группы. Результаты изучения половой структуры популяции обыкновенного ужа могут различаться для популяций, разных местностей, сезонов и годов. Возможно, преобладание самок среди погибших на дорогах особей связано с большей скоростью перемещения самцов. Для уточнения данного вопроса необходимо продолжить работу в будущем.

При распределении погибших экземпляров по размерным параметрам хорошо заметен переход поколений разных лет рождения из года в год. Так, например, сеголетки среди погибших в 1996 г. ужей составили 62.0%, годовики в 1997 г. – 13.0%, двухгодовики в 1998 г. – 11.8% (рис. 6.4). Многочисленность группы сеголеток среди погибших мигрантов указывает на успешное размножение вида в данном сезоне. Однако первую зимовку эта часть популяции переносит очень тяжело и большинство сеголеток погибает. В 1996-1998 гг. эта часть популяции находилась в благополучном состоянии и составляла от 49.0% и выше от числа мигрантов. В настоящий момент наряду с общим падением численности обыкновенного ужа можно наблюдать сокращение доли сеголеток в популяции. Особенно неблагоприятным для вида стал 2010 г., характеризовавшийся аномальной жарой и обеднением кормовых биотопов. Доля сеголеток среди погибших особей упала в 2.5 раза по сравнению с показателем предыдущего года и составила всего 15.1%. Самым продуктивным для вида стал 2011 г., когда количество сеголеток достигло уровня 1998 г. и составило 48.6% от числа мигрантов. Последние годы характеризуются успешным размножением вида и благополучным состоянием этой части популяции.

В остальных возрастных группах колебания численности также значительны. Доля годовиков среди осенних мигрантов изменяется от 9.0 до 23.8%, двугодовиков – от 7.2 до 23.8%, особей старше двух лет – от 18.0 до 37.3%.

Распространение на территории Рязанской области. Обыкновенный уж – широко распространённый и местами массовый в Рязанской области вид (Цв. Табл. XXVII). Обитает в лесах различного происхождения, предпочитая смешанные и хвойные. Чаще встречается на просеках, вырубках, полянах, по берегам рек, озёр и других водоёмов, в пойменных лугах, окрестностях населённых пунктов. Вид отмечен во всех орографических районах области. Основные точки находок в области приурочены к берегам водоёмов и дорогам вблизи населённых пунктов.

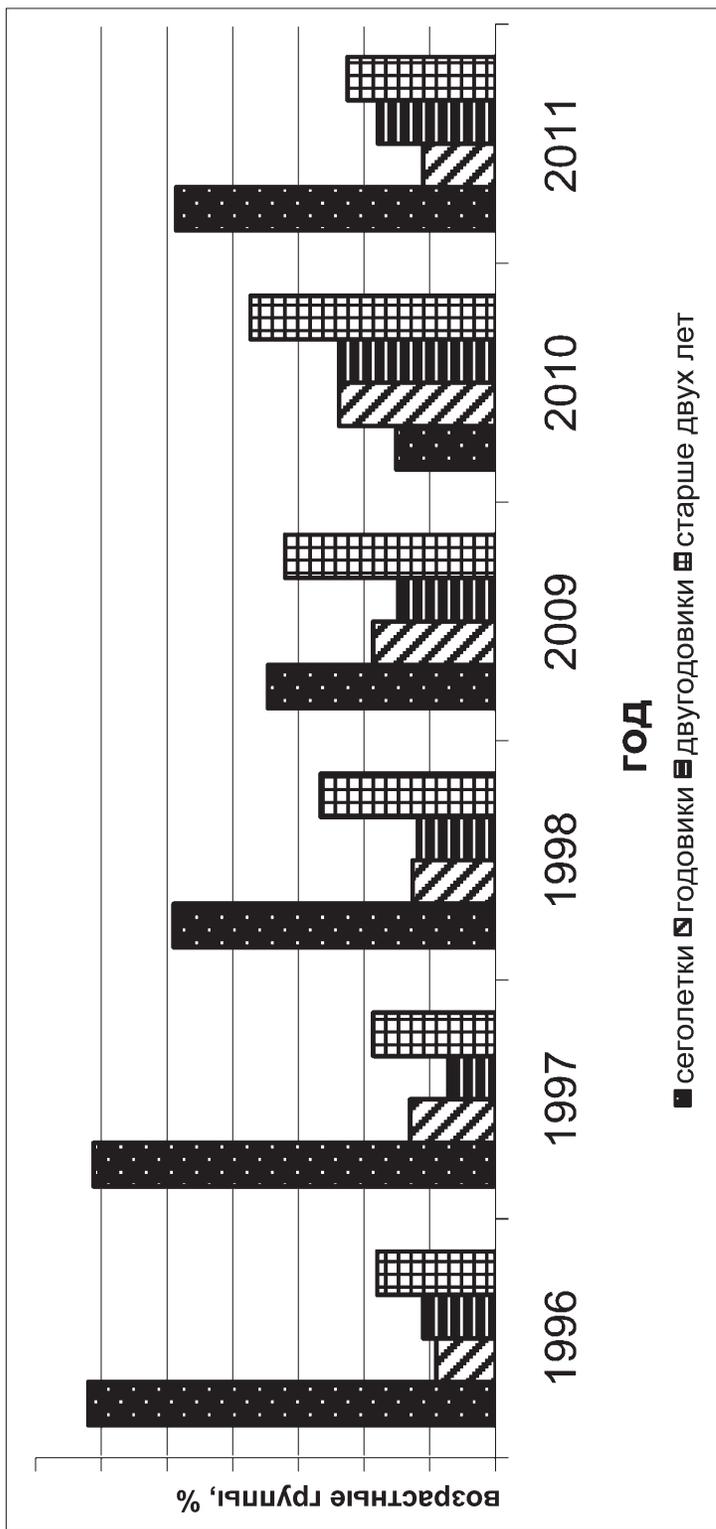


Рис. 6.4. Соотношение возрастных групп среди погибших во время осенних миграций ужей

6.5. ОБЫКНОВЕННАЯ МЕДЯНКА *Coronella austriaca* Laurenti, 1768

Змея средних размеров с длиной тела до 700 мм и хвостом в 4-6 раз короче тела. Голова слегка приплюснута и слабо отграничена от тела. Зрачок круглый. Межчелюстной щиток сильно вдаётся между межчелюстными щитками. Вокруг середины тела 19 чешуй, брюшных щитков 150-182 у самцов и 170-200 у самок, подхвостовых – 40-70 пар. Анальный щиток обычно разделен, в редких случаях может состоять из трёх частей. Брюшные щитки по краям брюха образуют хорошо заметное ребро. Спинные чешуи гладкие, с блестящей поверхностью, правильной ромбовидной или шестиугольной формы. Окраска верхней стороны очень разнообразна в пределах ареала. Сверху желтовато-бурого, серого, серо-бурого или серо-зелёного (реже красновато-бурого или медно-красного) цвета с мелкими тёмными пятнами на спине, расположенными продольными рядами, или без пятен. У самцов в окраске чаще преобладают красноватые тона, у самок буроватые. На шее имеются две короткие тёмные полосы или два пятна, сливающиеся на затылке. Голова сверху тёмная. По бокам головы от ноздри через глаз и угол рта к шее проходит узкая тёмная полоска. Нижняя сторона тела серая, буроватая, желтоватая, розовая, красно-кирпичная, обычно с тёмными пятнышками или тёмно-серой полосой посередине. Горло и нижняя часть хвоста, как правило, светлее брюха (Ананьева и др., 1998; Бакиев и др., 2004).

Пробуждение медянки в Окском заповеднике приходится на конец апреля – начало мая. Спаривание начинается сразу же после выхода из зимовки. Популяция регулярно пополняется сеголетками, появляющимися в конце июля – начале августа. У самок рождается от 2 до 15 детёнышей с длиной тела от 125 до 170 мм. С. Г. Приклонским в западной части заповедника на развалинах деревообрабатывающего завода была поймана медянка, разрешившаяся в полиэтиленовом пакете пятью детёнышами длиной от 157 до 164 мм и весом 2.15-2.20 г. (Приклонский и др., 1998). Последние встречи отмечены в сентябре – начале октября.

По материалам «Летописи природы» Окского заповедника за 2010-2012 гг. были составлены климаграммы сезонной активности медянки (Антонюк, 2013а). Подобные климаграммы использованы А. Т. Божанским (1985) на примере обыкновенной гадюки в Дарвинском заповеднике. В частности, им выяснено, что выход из зимовки и уход на неё проходит при переходе среднесуточных температур через отметку в +5°C.

В Окском заповеднике медянки появляются весной, когда максимальная суточная температура поднимается до +18-+20°C. В 2010 г. первые особи были отмечены 24 апреля, в 2011 г. – 8 мая, в 2012 г. – 25 апреля (спаривающиеся особи в 2012 г. встречены 3 мая). Разница в появлении взрослых медянок и сеголеток в 2010 и 2012 гг. составила 92 дня при сумме среднесуточных температур за этот период 1722°C в 2010 г. и 1718°C в 2011 г. Продолжительность сезона активности составила в 2010 и 2011 гг. 156 (соответ-

ственно сумма температур за этот период 2996°C и 2692°C), в 2012 г. – 162 (2800°C) дня.

В Окском заповеднике медянка обитает на материковой террасе в западной части заповедника в районе сосновых и дубравных лесов. Достоверно отмечена на двух кордонах и развалинах деревообрабатывающего предприятия, расположенных на открытых лесных полянах. На кордоне Кормилицын в июле 2011 г. одновременно отмечено десять взрослых особей, греющихся на завалинке у дома. Предпочитает светлые хорошо прогреваемые леса разного типа и приурочена к полянам, вырубкам, обочинам дорог, склонам материковой террасы. Единичные находки связаны с притеррасной поймой, но везде избегает сырых мест (Климов и др., 1999). В районах лесостепи и степи придерживается опушек леса, кустарниковых зарослей, склонов оврагов. Охотно заселяет заброшенные посёлки. Убежищами служат норы грызунов и ящериц, пустоты под камнями, упавшими деревьями, трещины в скалах, антропогенные сооружения. Зимуют ниже слоя промерзания почвы.

Распространение на территории Рязанской области. Обыкновенная медянка – крайне редкий вид, распространённый спорадически. Достоверно известны находки в 6 районах, расположенных на территории Мещёрской низины и Цнинско-Мокшинской равнины в зоне сосновых и широколиственных лесов (Цв. Табл. XXXII).

6.6. ОБЫКНОВЕННАЯ ГАДЮКА *Vipera berus* (Linnaeus, 1758)

Длина тела взрослых особей достигает 750 мм; длина хвоста самцов 80-120 мм; самок – 65-98 мм. Брюшных щитков у самцов 130-158, подхвостовых – 32-48 пар. Брюшных щитков у самок 140-160, подхвостовых – 24-38 пар. Голова крупная, хорошо отграничена от туловища шейным перехватом. Голову покрывают мелкие щитки, среди которых три крупных (один лобный и два теменных). Носовое отверстие прорезано в середине носового щитка. Кончик морды закруглён. Межчелюстной щиток касается двух апикальных щиточков. Глаз отделён от верхнегубных щитков одним-двумя рядами мелких чешуй. Окраска очень разнообразна. Сверху от сероватого, бурого и красно-бурого цвета до чисто чёрного у меланистов. Вдоль хребта, как правило, проходит зигзагообразная тёмная полоса. На голове X-образный рисунок. От глаз до угла рта проходит тёмная полоска (Ананьева и др., 1998).

Ряд морфометрических признаков обыкновенной гадюки из Окского заповедника представлен в табл. 6.4. Промеры соответствуют параметрам, приведённым в литературе (Бакиев и др., 2004). Достоверная разница ($p < 0.01$) отмечена по индексу L/L , который у самцов в 1.3 раза меньше, чем у самок. Аналогичные данные получены в соседних Тамбовской, Нижегородской областях и Мордовии (Херувимов и др., 1977; Ушаков, Пестов, 1983; Ручин, Рыжов, 2006). Представлены различные цветовые вариации окраски верхней стороны туловища: от чисто чёрных до оранжево-коричневых, многие особи

с заметным зигзагообразным рисунком на спине. В статье С. Г. Приклонского с соавт. (1997) указано, что чисто чёрная форма вида составляет около 80% всех цветовых вариаций. Из 16 гадюк, встреченных нами на двух местах зимовки 17 апреля 2012 г., по 25.0% пришлось на чисто чёрные, чёрные со светлым горлом, и серо-коричневые особи с зигзагообразной полосой на спине, и по 12.5% на чёрные с бурым горлом и чёрные со светлым крапом. Окраска нижней стороны тела также варьирует от чёрной до разных оттенков коричневого и бурого цветов. Кончик хвоста, как правило, окрашен в жёлтый или, реже, розовый цвет.

Таблица 6.4.

Морфологическая характеристика и признаки фоллидоза обыкновенной гадюки

Показатель (см), индекс	Самцы (n=5)			Самки (n=5)		
	min – max	X	SE	min – max	X	SE
L.	33.8-49.3	42.1	5.6	30.9-57.0	47.8	10.9
L. cd.	5.7-8.3	7.1	0.9	3.6-8.0	6.3	1.7
L. + L. cd.	39.5-56.8	49.2	6.4	34.5-64.0	54.0	12.5
L./L.cd.	5.3-6.6	5.9	0.5	7.0-8.6	7.7	0.75
Vent.	138-152	143.6	5.1	143-150	147	2.9
S. cd.	36-37	36.6	0.5	30-36	34.4	2.5
Sq.	20-21	20.7	0.5	20-21	20.2	0.4

Первую встречу взрослых особей обыкновенной гадюки на местах зимовки в Окском заповеднике отмечают в среднем 6 апреля (27 марта – 24 апреля), при максимальной температуре воздуха +6-+8°C (среднесуточной +2.4-+4.3°C). А. Т. Божанским (1985) в Дарвинском заповеднике выяснено, что выход обыкновенной гадюки из зимовки и уход на неё проходит при переходе среднесуточных температур через отметку в +5°C. Животные появляются на поверхности земли, когда уровень снегового покрова достигает 50 см высоты, и только вокруг деревьев обнажаются небольшие проталины. В первые дни гадюк встречают на одних и тех же местах у выхода из зимовальных убежищ. По мере таяния снега площадь их перемещения увеличивается и происходит рассредоточение рептилий по кормовым биотопам. Годовики появляются позднее на одну-две недели. Спаривание приходится на последние числа апреля – начало мая. Появление сеголеток отмечено в конце июля – августе. Сроки ухода на зимовку зависят от погодных условий и могут сильно колебаться по годам – 5 сентября – 2 ноября, в среднем 12 октября. Продолжительность сезона активности обыкновенной гадюки составляет 168-204, в среднем 185 дней.

Обыкновенная гадюка – обычный вид герпетофауны Окского заповедника и его охранной зоны. По данным Е. С. Птушенко (1946), в 1940-х гг. она стояла на втором месте по встречаемости среди пресмыкающихся, уступая по численности лишь обыкновенному ужу. Основная концентрация представителей

вида была отмечена в западной части заповедника, и лишь единичные встречи – на юге и востоке его территории. В работе С. Г. Приклонского с соавт. (1997), базирующейся на личных наблюдениях авторов и анализе «Бланков регистрации встреч животных» на территории заповедника и его охранной зоны за период с 1963 по 1996 гг., отмечено повсеместное распространение при общей малочисленности вида. В настоящее время обыкновенная гадюка остаётся немногочисленной, но встречаются локальные участки с высокой численностью (как правило, в местах зимовок).

На маршрутных учётах встречи гадюк носят в большинстве случаев единичный характер. Выбор места обитания обуславливается комплексом условий – степенью влажности биотопа, наличием укрытий (летних и особенно зимних), степенью инсоляции, кормностью местности, наличием факторов беспокойства. Обыкновенная гадюка – это мезотопный вид, тяготеющий в летние месяцы к увлажнённым местам. В пойменных биотопах плотность составляет до 1.2 ос./га, тогда как в других местообитаниях не превышает 0.3 ос./га. В летние месяцы неоднократно наблюдали, как взрослые гадюки переплывали р. Пра в районе пляжей и мест, отведённых под стоянку туристов. К сожалению, в некоторых случаях люди уничтожали змей.

В 2012 г. из-за высокого уровня весеннего паводка, залившего большие пространства, рептилии были вынуждены концентрироваться на повышениях, где их безжалостно уничтожало местное население. Так, в охранной зоне Окского заповедника на одном из огородов, расположенном на террасном участке рядом с поймой р. Пра, в последних числах апреля за два дня были убиты 13 гадюк, а через несколько дней там же были встречены ещё 4 особи. Все убитые змеи оказались самцами. Это связано с тем, что данная часть популяции появляется первой из зимних убежищ на поверхности и активнее перемещается в последующем, что приводит к её повышенной гибели. Так, многолетние наблюдения над изолированной популяцией гадюк о. Кижы Онежского озера (Карелия) показали, что ежегодно погибает до 38.0% половозрелых самцов, тогда как у самок этот показатель равен 23.0% (Коросов, 2010).

В последних числах июля 2012 г. на маршруте, проходящем вдоль береговой линии р. Пра, найдена убитой беременная гадюка с четырнадцатью полностью сформированными эмбрионами. Масса тела самки составила 132.0 г, общая длина тела (L.+L.cd.) – 640 мм. Двенадцать эмбрионов располагались в яйцевом свободном, два находились в прозрачных плодовых оболочках. Средняя длина эмбрионов (L. + L.cd.) – 171 мм (lim 160-175), масса – 2.9-3.6, в среднем – 3.3 г. Общий вес зародышей был равен 49.5 г, что составило 37.5% от веса самки. По имеющимся данным из Волжско-Камского края, длина туловища (L.) новорождённых гадючат варьирует от 150 до 193 (даже 207) мм. При длине 155-170 мм у них отмечена масса тела 4.4-5.8 г (Бакиев и др., 2004). Самка имела окраску чёрного цвета, все зародыши были окрашены в серо-коричневый цвет и имели зигзагообразную полосу на спине. Давно

отмечено, что потомство чёрных гадюк имеет «медную» (Северцов, 1855, цит. по: Бакиев и др., 2004) или пёструю окраску, которая может меняться с возрастом (Пенго, 1870, цит. по: Бакиев и др., 2004). Все годовики и сеголетки, отмеченные нами на маршрутных учётах и погибшие на асфальтированных дорогах в 2010-2013 гг. (n=30), также имели окраску от песочного до шоколадного и красно-бурого цветов и зигзагообразную полосу на спине. Полностью чёрные особи, встреченные нами, имели общую длину тела не менее 35 см. Учитывая, что в четырёхлетнем возрасте гадюки имеют общую длину тела около 45 см (Банников и др., 1977), чёрную окраску они приобретают в возрасте не менее двух лет.

Во время весенних и осенних миграций отмечена гибель змей под колёсами автотранспорта. На двух участках автомобильных дорог, где проводили учёт смертности рептилий, уровень гибели обыкновенной гадюки составил 0.8 и 6.7 ос./га (в среднем 1.7 ос./га). Более высокий показатель отмечен на участке дороги, проходящем через смешанный лес мимо верхового болота, где расположено место зимовки вида. Среди погибших большинство составили молодые особи (сеголетки и годовики).

Распространение на территории Рязанской области. Распространение вида в области носит спорадический характер. Обычно встречается в лесах различного происхождения, предпочитая поляны, вырубki, опушки. Во многих местах обитания гадюка встречается по берегам озёр, болот и рек. Летом часто рассредоточивается по поймам рек. Обычна возле населённых пунктов. Вид отмечен во всех орографических районах области (Цв. Табл. XXXII).

7. РОЛЬ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В ТРОФИЧЕСКИХ ЦЕПЯХ БИОЦЕНОЗОВ И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Изучение трофических взаимоотношений организмов особенно важно в связи с тем, что через них осуществляется участие отдельных видов в биотическом круговороте веществ и потоке энергии в экосистеме (Второв, Перешкольник, 1973; Винберг, 1974). Земноводные и пресмыкающиеся в биоценозах являются консументами разных порядков (Даждо, 1975; Уиттекер, 1980) и одновременно пищевым потенциалом для плотоядных животных.

7.1. ЗЕМНОВОДНЫЕ

Для выявления роли земноводных в биоценозах нужно знать плотность их населения в разных биотопах, плотность населения обитающих в их кормовых ярусах беспозвоночных животных и величину изъятия земноводными этих беспозвоночных. Охотничьи уголья земноводных – подстилка и травяной ярус. Амфибии принадлежат к высшим трофическим уровням гетеротрофов, обладающих большей регуляторной способностью по сравнению с растительноядными формами. Во многих экосистемах они выступают в качестве доминирующей по биомассе группы позвоночных, а иногда и вообще всех животных. Обычно амфибии как зоофаги имеют высокую степень ассимиляции – 70-90% (Второв, 1973). Польза, приносимая земноводными, особенно возрастает при массовых появлениях вредителей. Земноводные переходят на питание почти исключительно ими, как наиболее доступными, сдерживая их рост и предотвращая вспышки размножения.

Остромордая лягушка. Из 498 просмотренных желудков число наполненных пищей составило 391 (78.3%). Отмечена прямая зависимость между размерами хищника и его жертвы. Среднее число жертв в одном желудке 7.1 экз., максимальное – 39 экз. Максимальная длина тела жертвы 73 мм (дождевые черви). Средний вес наполненного желудка составил 8.5% от веса тела лягушки, максимально наполненного – 15.5%. Основу питания составляют жуки (28.6%), равнокрылые хоботные (14.7%), перепончатокрылые (11.5%) (табл. 7.1).

Таблица 7.1.

Состав и встречаемость пищевых компонентов в желудках остромордой лягушки

Пищевые объекты	Общее число встреченных животных		Число желудков, в которых найдены животные	
	абс.	%	абс.	%
Дождевые черви	85	3.0	57	14.6
Моллюски	160	5.7	102	26.1
Клещи	138	4.9	69	17.6
Пауки	196	7.1	121	30.9
Многоножки	31	1.1	25	6.4
Ногохвостки	101	3.6	43	11.0
Прямкрылые	11	0.4	9	2.3
Равнокрылые хоботные	409	14.7	175	44.8
Клопы	113	4.1	66	16.9
Жуки	795	28.6	256	65.5
Двукрылые	244	8.8	134	34.3
Перепончатокрылые	319	11.5	149	38.1
Чешуекрылые	166	5.9	111	28.4
Настоящие сетчатокрылые	8	0.3	6	1.5
Др. группы животных	9	0.3	9	2.3
Всего	2785	100.0	391	-

Изучение воздействия остромордой лягушки на беспозвоночных животных было проведено в десяти характерных для заповедника биотопах. За месяц остромордая лягушка съедала в среднем 3.4% от общего числа беспозвоночных животных, обитающих в подстилке и травяном ярусе (табл. 7.2). При этом в питании вида преобладали жуки (47.2%), чешуекрылые (11.4%) и моллюски (6.4%). По биомассе остромордая лягушка в среднем по всем биотопам утилизовала 9.6% обитающих в её кормовых ярусах беспозвоночных животных (табл. 7.3). В Белгородской области в биоценозе дубравы остромордая лягушка при плотности 60 ос./га за месяц съедала 5.0-6.0% биомассы доступных лягушкам беспозвоночных или 1.2-2.0% от их общей численности (Глазов, 1975). В хвойных лесах Подмосковья остромордая и травяная лягушки за один месяц снижали численность беспозвоночных, обитающих на поверхности подстилки и в травяном ярусе, примерно на 1.0% (Иноземцев, 1969). В Польше остромордая лягушка потребляла 3.0-4.0% годовой биомассы доминирующих групп зоо- и сапрофагов (Zimka, 1974).

Таблица 7.2.

**Воздействие остромордой лягушки на беспозвоночных животных в биоценозах
Окского заповедника**

Пищевые объекты	В среднем на 1 га				Степень воздействия, %	Избирательность питания $\frac{б-а}{б+а}$
	учтено беспозвоночных		съедено лягушками за месяц			
	абс., тыс. экз.	(а), %	абс., тыс. экз.	(б), %		
Дождевые черви	128.3	10.4	1.8	4.3	1.4	-0.41
Моллюски	45.7	3.7	2.9	7.0	6.4	+0.31
Пауки	165.1	13.4	4.1	9.9	2.5	-0.15
Многоножки	80.0	6.5	0.8	1.8	1.0	-0.56
Равнокр. хоботные	58.8	4.7	2.9	6.8	5.0	+0.18
Клопы	60.1	4.9	0.7	1.8	1.2	-0.46
Жуки:						
жужелицы	13.3	1.1	1.1	2.7	8.3	+0.42
стафилины	27.2	2.2	1.6	3.9	6.0	+0.28
шелкуны	32.1	2.6	0.5	1.3	1.7	-0.33
божья коровка	11.8	0.9	0.4	1.0	3.4	+0.05
листоеды	24.2	1.9	2.3	5.5	9.5	+0.48
долгоносики	43.1	3.5	5.8	13.9	1.5	+0.59
др. семейства	84.0	6.8	4.0	9.7	4.8	+0.17
Двукрылые	205.2	16.7	3.6	8.7	1.8	-0.31
Перепончатокрылые	201.9	16.4	4.6	10.9	2.3	-0.20
Чешуекрылые	21.7	1.7	2.5	5.8	11.4	+0.54
Прочие группы	32.0	2.6	2.1	5.0	6.6	+0.31
Всего	1234.5	100.0	41.7	100.0	3.4	-

Таблица 7.3.

**Величина изъятия остромордой лягушкой биомассы пищевых объектов
в основных биотопах заповедника**

Биотопы	Биомасса пищевых объектов, кг/га	Выедается видом за месяц, кг/га	Величина воздействия, %
Пойма:			
дубрава	34.9	7.9	22.6
ольшаник	87.5	9.8	11.2
березняк	11.2	1.5	13.4
осинник	15.7	0.7	4.4
луг (р. Ока)	27.5	0.7	2.6
луг (р. Пра)	14.6	1.5	10.3
Надпойменная терраса:			
сосняк	15.5	0.2	1.2
дубрава	20.5	0.5	2.4
березняк	8.4	0.4	4.8
луг	5.9	-	-
По всем биотопам	24.1	2.3	9.6

Несомненный интерес представляет роль лягушек как потребителей вредных, полезных и нейтральных животных (при этом не следует забывать об относительности понятий «вредные» и «полезные» животные) в биоценозах. Из 2785 беспозвоночных животных, обнаруженных в желудках остромордой лягушки, вредные составили 62.6%, полезные – 29.0%, нейтральные – 8.8% (Плешанов, 1965; Золотаренко, Соусь, 1976). Показатель полезности вида по этим данным равен 0.33, что превышает таковой, приводимый для остромордой лягушки Прибайкалья – 0.15 (Плешанов, 1965), но несколько ниже приводимого Б. А. Красавцевым (1939б) для Горьковской и Ивановской областей – 0.46.

Прудовая лягушка. Просмотрено 29 желудков, взятых у особей с длиной тела от 21 до 74 мм (средняя длина 42 мм) и весом от 0.9 до 45.9 г (11.3 г). Наличие пищи отмечено в 16 желудках (55.2%). Размеры пищевых объектов колебались от 1.7 до 27 мм. Вес наполненных желудков составил в среднем 9.0% от веса тела, т.е. 1.1 г. Средняя плотность вида в заповеднике составила 70 ос./га. Следовательно, прудовой лягушкой за месяц с 1 га было выедено 2.3 кг беспозвоночных животных. При этом наиболее многочисленны в питании жуки (22.0%), двукрылые (20.7%), перепончатокрылые (20.7%) и равнокрылые хоботные (15.3%) (табл. 7.4). В желудке самки длиной 74 мм обнаружено 5 личинок остромордой лягушки и 2 личинки жерлянки. Из муравьев в желудках отмечено 15 экз. *Lasius niger* L. и 4 экз. *Tetramorium caespitum* L. Количество вредных животных в питании вида составило 52.0%, полезных – 29.0%, нейтральных – 19.0%. Соответственно, показатель полезности вида составил 0.23.

Таблица 7.4.

Состав и встречаемость пищевых компонентов в желудках прудовой лягушки

Пищевые объекты	Общее число встреченных животных		Число желудков, в которых найдены животные	
	абс.	%	абс.	%
Дождевые черви	3	2.0	1	6.3
Моллюски	5	3.3	3	18.8
Клещи	5	3.3	3	18.8
Пауки	4	2.7	4	25.0
Многоножки	1	0.7	1	6.3
Равнокрылые хоботные	23	15.3	9	56.0
Клопы	1	0.7	1	6.3
Жуки	33	22.0	13	81.0
Двукрылые	31	20.7	8	50.0
Перепончатокрылые (из них муравьи)	31 (21)	20.7	12 (6)	75.0
Чешуекрылые	3	2.0	3	18.8
Амфибии, личинки	7	4.6	1	6.3
Др. группы животных	3	2.0	2	12.5
Всего	150	100.0	16	-

Краснобрюхая жерлянка. Было просмотрено 177 желудков, взятых у особей с длиной тела от 15 до 59 мм (средняя длина 30.5 мм) и весом 0.3-16.0 г (2.8 г). В 77 желудках отмечено более одного пищевого объекта. Среднее число жертв в каждом из этих желудков равно 5 экз., максимальное – 24 экз. Размеры пищевых объектов изменялись от 1 до 28 мм. Вес наполненного желудка составил в среднем 5.0% от веса тела (максимальный 7.0%), т.е. 0.14 г. Средняя плотность вида в заповеднике составила 40 ос./га. Следовательно, с 1 га за месяц видом было утилизировано 0.2 кг беспозвоночных животных. Наиболее обильно в питании были представлены панцирные клещи (орбатида) – 20.4%, жуки и их личинки (плавунцы и водолюбы по 13 экз., плавунчики – 12 экз., долгоносики – 9 экз., стафилины – 8 экз., жужелицы – 6 экз., листоеды – 5 экз.) – 28.2%, двукрылые – 18.9%, перепончатокрылые – 13.4% (табл. 7.5). Значение орбатид двояко. С одной стороны, они – промежуточные хозяева ряда гельминтов сельскохозяйственных животных, переносчики фитопатогенных микроорганизмов; с другой – играют большую роль в почвообразовательных процессах (Буланова-Захваткина, 1967).

Таблица 7.5.

Состав и встречаемость пищевых объектов в питании краснобрюхой жерлянки

Пищевые объекты	Общее число встреченных животных		Число желудков, в которых найдены животные	
	абс.	%	абс.	%
Дождевые черви	6	1.5	5	6.5
Моллюски	10	2.5	8	10.4
Клещи	81	20.4	29	37.7
Пауки	16	4.0	12	15.5
Многоножки	6	1.5	4	5.2
Равнокрылые хоботные	24	6.0	12	5.6
Клопы	5	1.3	3	3.9
Жуки	112	28.2	62	80.5
Двукрылые (из них настоящие комары)	75 (48)	18.9	21 (9)	27.3
Перепончатокрылые (из них муравьи)	53 (46)	13.4	35 (33)	45.5
Чешуекрылые	3	0.8	3	0.3
Др. группы животных	6	1.5	5	5.0
Всего	397	100.0	77	-

Количество вредных животных в питании краснобрюхой жерлянки составило 70.6% (283 экз.), полезных – 23.9% (96 экз.), нейтральных – 5.5% (22 экз.). Показатель полезности вида равен 0.47. Близкие коэффициенты полезности краснобрюхой жерлянки отмечены в Предкавказье – 74.0% (Красавцев, 1938) и в бассейне р. Южный Буг – 72.0% (Гончаренко и др., 1978). Зна-

чительно ниже этот коэффициент в Волжско-Камском крае – 21.0% (Гаранин, 1971б) и Львовской области – 42.6% (Полушина, Кушнірук, 1962).

Обыкновенная чесночница. Из 240 просмотренных желудков с пищей оказалось 92 (38.3%). У только завершивших метаморфоз особей (n=40) желудки были пусты. Средний вес тела проконтролированных чесночниц составил 7.0 г. Средний вес наполненного желудка составил 0.4 г, т.е. 6.0% от веса тела. В среднем на один желудок пришлось 7.5 экз. жертв с длиной тела до 168 мм (дождевые черви). Средняя плотность вида в заповеднике составила 50 ос./га. Соответственно, с 1 га за месяц 50 чесночниц выедали 0.6 кг беспозвоночных животных. Наиболее многочисленными в питании были жуки – 39.7% (из них долгоносики – 25.4%, жужелицы – 4.8%, листоеды – 2.2%) и муравьи – 24.2% (табл. 7.6). Только у обыкновенной чесночницы в питании встречены ручейники. Почти во всех просмотренных желудках был обнаружен песок, причём более мелкий, чем в желудках у жерлянок. Как и у всех видов амфибий, во многих желудках отмечены растительные остатки: листья, травинки, почки, цветы, кусочки подстилки, семена берёзы, злаков и других растений.

Таблица 7.6.

Состав и встречаемость пищевых компонентов в желудках обыкновенной чесночницы

Пищевые объекты	Общее число встреченных животных		Число желудков, в которых найдены животные	
	абс.	%	абс.	%
Дождевые черви	48	6.9	32	35.0
Моллюски	37	5.3	27	29.5
Клещи	11	1.6	9	9.8
Пауки	22	3.2	14	15.2
Многоножки	22	3.2	16	17.4
Равнокрылые хоботные	9	1.3	8	8.7
Клопы	10	1.4	9	9.8
Жуки	276	39.7	59	64.5
Двукрылые	47	6.8	24	26.2
Перепончатокрылые (из них муравьи)	173 (168)	25.0	51 (50)	55.5
Чешуекрылые	23	3.3	18	19.6
Др. группы животных	16	2.3	9	9.8
Всего	694	100.0	92	-

Вредные виды в питании чесночницы составили 52.3%, полезные – 43.7%, нейтральные – 4.0%.

В биоценозах Окского заповедника бесхвостыми амфибиями за месяц с 1 га площади, в среднем, выедено 62420 экз. (5.1%) беспозвоночных животных, обитающих в подстилке и травяном ярусе (табл. 7.7). Чаше в питании,

чем в природе, были встречены моллюски, равнокрылые хоботные (возможно, допущен недоучёт мелких форм в природе), жуки и чешуекрылые.

Таблица 7.7.

Воздействие бесхвостых амфибий на беспозвоночных животных в биоценозах Окского заповедника

Пищевые объекты	В среднем на 1 га				Степень воздействия, %	Избирательность питания <u>б-а</u> <u>б+а</u>
	учтено беспозвоночных		съедено амфибиями за месяц			
	абс., тыс. экз.	% (а)	абс., тыс. экз.	% (б)		
Дождевые черви	128.3	10.4	2.6	4.1	2.0	-0.43
Моллюски	45.7	3.7	3.7	5.8	8.1	+0.22
Пауки	165.1	13.4	4.7	7.5	2.8	-0.28
Многоножки	80.0	6.5	1.1	1.8	1.4	-0.56
Равнокр. хоботные	58.8	4.7	4.3	6.9	7.3	+0.19
Клопы	60.1	4.9	0.9	1.5	1,5	-0.53
Жуки	235.8	19.0	23.6	37.8	10.0	+0.33
Двукрылые	205.2	16.7	8.9	14.2	4.4	-0.07
Перепончатокрылые	201.9	16.4	8.9	14.2	4.4	-0.07
Чешуекрылые	21.7	1.7	3.0	4.8	13.8	+0.47
Прочие группы*	32.0	2.6	3.6	5.8	11.2	+0.38
Всего	1234.6	100.0	62.5	100.0	5.1	-

* - в «прочие группы» вошли, в частности, клещи и ногохвостки, которые в пробах, взятых в природе, не учитывались

В среднем биомасса беспозвоночных животных в ярусах охоты земноводных в 1977-1978 гг. составила 24.2 кг/га. Бесхвостые земноводные утилизировали за месяц на 1 га беспозвоночных животных: остромордая лягушка – 2.3 кг, прудовая лягушка – 2.3 кг, краснобрюхая жерлянка – 0.2 кг, обыкновенная чесночница – 0.6 кг, серая и зелёная жабы – 0.2 и 0.1 кг соответственно, т.е. все вместе взятые 5.7 кг или 23.6% биомассы кормовых объектов. Это средние цифры для всей территории заповедника. Несомненно, на участках с высокой плотностью населения амфибий (влажные, прежде всего пойменные, участки) значительно возрастает и их роль как консументов. В лесных биогеоценозах степного Приднепровья годовое изъятие кормовых объектов у бесхвостых земноводных колебалось в разные годы от 1.5 до 288.8 кг/га (Апостолов и др., 1977). При этом в питании бесхвостых амфибий вредные виды беспозвоночных животных составили 61.4%, полезные – 30.7%, нейтральные – 7.9%. Соответственно, показатель полезности бесхвостых земноводных составил 0.31. В питании остромордой и прудовой лягушек, краснобрюхой жерлянки и серой жабы в Литве вредные насекомые составили, в среднем, 59.6%, полезные – 23.3% (Гайжаускене, 1973).

Огромна роль амфибий в питании позвоночных животных (Гаранин, 1976). При изучении питания птиц Окского заповедника земноводные отмечены у хищников (Приклонский, 1955, 1960а, 1960б; Радецкий, 1978; Шепель, 1978 и др.), чёрной и болотной крачек (Карпович и др., 1958), чёрного аиста (Приклонский, 1958). Из млекопитающих в Окском заповеднике земноводные отмечены в питании барсука (Котова, 1975).

В весенние месяцы нам неоднократно приходилось отмечать остромордых лягушек (чаще голубых самцов) в желудках щук (в одном желудке до пяти лягушек сразу). В конце 1970-х гг. с появлением в контролируемых водоёмах ротана-головешки *Percottus glenii* значительно снизился выход сеголеток из Большой Толпеги и Малых Садов, где численность вида особенно высока. На месте пиршества ворон (сухой бугор среди залитой талой водой низины) 16.04.1971 г. собрано 17 расклёванных остромордых лягушек и 1 краснобрюхая жерлянка. Отмечали случаи выклёвывания глаз у лягушек скворцами. Весной 1976 г. на стационаре группа из четырёх сорок охотилась за остромордыми лягушками, хватая их во время прыжка в воду и отрывая при этом у них задние ноги, вырывая бока. В пищеводе кряквы, застреленной 19.08.1976 г. на оз. Чёрное, обнаружено 13 головастиков и 1 сеголеток прудовой лягушки.

В ловчих канавках земноводных загрызают землеройки и куторы. При этом в первую очередь страдают крупные самки лягушек и чесночниц. 23.04.1980 г. кутора, попавшая в канавку, выела глаза у 15 чесночниц и нескольких остромордых лягушек. Землеройки не отказываются и от жерлянок.

Хищниками земноводных являются многие беспозвоночные животные. У личинок плавунцов (плавунец окаймлённый, полоскун) приходилось отбирать не только личинок, но и взрослых земноводных. 12.06.1978 г. во время открывания канавок на дне одной из них подобрано 13 годовиков чесночницы с отъеденными задними конечностями. Через день в цилиндр попала очень крупная медведка.

Особенностью амфибий является то, что их личинки проходят своё развитие в воде, а завершают его, выходя на сушу, связывая, таким образом, экосистемы пресноводных водоёмов и суши. Личинки хвостатых амфибий – хищники поедают массу водных личинок двукрылых и других групп насекомых, а также мелких ракообразных. Личинки бесхвостых земноводных – головастики питаются сине-зелёными водорослями, мёртвой растительной и животной органической массой, способствуя очистке малых водоёмов. Выходя на сушу в период метаморфоза, амфибии становятся хищниками. Состав их пищи свидетельствует о значительной роли в уничтожении вредных для сельского и лесного хозяйства насекомых. Амфибии, в отличие от птиц, поедают насекомых с резким запахом и ядовитыми выделениями, крипточески окрашенных беспозвоночных.

7.2. ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

Пресмыкающиеся играют важную роль в трофических цепях наземных, водных и околородных систем. Обладая характерной для каждой из систематических групп пищевой специализацией, рептилии образуют более сложный, в сравнении с амфибиями, комплекс консументов разного порядка и оказывают более разностороннее воздействие на всю структуру ценотических связей в сообществах.

Рацион ломкой веретеницы не отличается особым разнообразием и имеет определённые особенности, связанные с образом жизни этой ящерицы. Питается преимущественно дождевыми червями, наземными моллюсками, многоножками, мокрицами, а также насекомыми и их личинками. В пищевом спектре веретениц из соседней Мордовии найдены представители кольчатых червей, моллюсков и членистоногих. В желудках 4 особей встречены 8 пищевых объектов с преобладанием дождевых червей и слизней (Ручин, Рыжов, 2008). В питании веретениц из Тамбовской области отмечены паукообразные (12.7%), многоножки (12.7%), насекомые (27.2%), дождевые черви (29.1%) и брюхоногие моллюски (18.2%) (Гончаров, 2012). В. И. Гаранин (1976) отмечает случаи поедания веретеницей молоди змей.

Живородящая ящерица питается различными насекомыми, пауками, моллюсками, червями, добывая их на земле, пнях и стволах деревьев. Однако состав пищи может быть различным, что определяется рядом причин, в том числе обилием и числом видов беспозвоночных в местах обитания ящериц. Трофический спектр живородящей ящерицы Мордовии характеризуется значительным количеством пауков, равнокрылых, жуков и комаров-долгоножек, на долю которых приходится 51.3% от всех объектов питания. Помимо них, отмечены слизи, личинки, имаго бабочек, имаго Culicidae (Ручин, Рыжов, 2008).

Основу питания прытких ящериц составляют насекомые. Представители других классов содержатся в пище в сравнительно небольших количествах. По данным В. К. Жарковой (1969), в Рязанской области в желудках ящериц были обнаружены: насекомые у 80.0% особей, пауки – у 17.7%, олигохеты – у 1.1% и лёгочные моллюски – у 0.8%. Соотношение пищевых объектов было следующим: жуки – 38.0%, пауки – 22.1%, чешуекрылые – 20.2%, прямокрылые – 16.6%, перепончатокрылые – 8.6% и двукрылые 4.8%. При этом частота встречаемости жесткокрылых и прямокрылых была близка к их встречаемости в природе, чешуекрылых и пауков – в 4.5-5.0 раз выше, а двукрылых и перепончатокрылых – в 2.3-5.7 раз меньше, чем в природе. В спектре питания прыткой ящерицы из соседней Мордовии отмечено около 50 видов беспозвоночных, относящихся к кольчатым червям, моллюскам и членистоногим (Ручин, Рыжов, 2006). Наиболее значительно в пищевом комке представлены жуки (31.3%), бабочки (18.0%), двукрылые (16.1%), перепончатокрылые (11.2%) и прямокрылые (10%). В сопредельной Липецкой области трофиче-

ский спектр также преимущественно состоял из насекомых, на долю которых пришлось 94.5%. Чаще других ящерицы поедали жесткокрылых (41.6%), клопов (16.6%), чешуекрылых (13.9%) (Климов и др., 1999).

Основой питания обыкновенного ужа являются земноводные, рыбы, в меньшей степени ящерицы, птицы, млекопитающие. Состав добычи зависит от сезона и конкретных условий обитания. При вскрытии обыкновенных ужей, погибших на дорогах во время миграционных перемещений, нам не удалось обнаружить остатков пищи. Это связано с тем, что наибольшая биомасса утилизируется ужами в летнее время, что согласуется с динамикой их роста (Табачишин, Табачишина, 2002). Летом 2011 г. нами дважды отмечена добыча взрослыми ужами рыбы в старицах Пры на территории заповедника и озёрных лягушек на берегу Пронского водохранилища (август 2012 г.). В пойме Оки отмечен случай поедания ужом птенцов наземногнездящегося лесного конька (Фионина, 2008). Многократно отмечали поедание выброшенных внутренностей рыбы (устн. сообщ. В. П. Иванчева). В рационе ужей из соседней Мордовии на первом месте стоит рыба (ротан-головешка, обыкновенный вьюн *Misgurnus fossilis*, серебряный карась *Carassius auratus*) (65.4%), на втором – земноводные (озёрная, прудовая и остромордая лягушки) (34.6%). При этом пища была обнаружена только у 20.5% изученных особей (n=117) (Рыжов, 2006). В трофическом спектре обыкновенного ужа из Липецкой области, напротив, преобладали амфибии (в основном остромордая лягушка и зелёная жаба) – 83.0%; в меньших объёмах отмечены мальки рыб – 12.0%, ящерицы и мышевидные грызуны и землеройки – по 3.0% (Климов и др., 1999).

Медянку можно назвать факультативным заурофагом, поскольку в питании она является частично специализированным видом: ящерицы составляют основу её рациона. В северо-западном отделе заповедника, где ежегодно регистрируют до 10 особей вида, в большом количестве обитают прыткая и живородящая ящерицы, регулярно встречается ломкая веретеница. На территории Волжско-Камского края медянка питается веретеницами, прыткими и живородящими ящерицами и разноцветными ящурками (Гаранин, 1983; Бакиев и др., 2004). Отмечены случаи поедания мышевидных грызунов: в желудках медянок находили до пяти ещё голых детёнышей рыжей полёвки, взрослую рыжую полёвку, бурозубку (Гаранин, 1988; Бакиев и др., 2004). Согласно литературным сведениям из ряда регионов, медянки поедают также тритонов, ужей, гадюк и особей собственного вида, птенцов (Щербак, Щербань, 1980; Попа, Тофан, 1982; Пикулик и др., 1988).

Спектр питания гадюки состоит из мелких позвоночных: в Волжско-Камском крае это мелкие млекопитающие (бурозубки, серые и рыжие полёвки, лесная мышь), земноводные (обыкновенный тритон, краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница, серая и зелёная жабы, остромордая, травяная, озёрная и прудовая лягушки), ящерицы трёх видов (живородящая, прыткая и веретеница), ужи (обыкновенный и водяной), птенцы мелких птиц (лесной конёк, садовая и серая славки, болотная камышевка, восточный соловей) (Бакиев и др.,

2004). Как и у других видов змей, среди обыкновенных гадюк часто встречаются особи с пустыми желудками, особенно весной и осенью. С. М. Дробенковым (2005), изучавшим питание змей в Беларуси, у самок отмечено два пика трофической активности – в период интенсивного развития эмбрионов и после сезона размножения. При этом доля питающихся самок в летние месяцы составляет от 10.2 до 21.1%. Интенсивность питания самцов достигает максимума в начале июня, когда доля особей с пищей в желудках составляет 25.9%.

Рептилии представляют собой кормовую базу для целого ряда высших позвоночных – птиц и млекопитающих, а также представителей своего класса, амфибий, рыб и насекомых.

Ломкая веретеница становится добычей млекопитающих – лис, куниц, барсуков, дневных и ночных птиц, амфибий (серой жабы), змей (медянка) (Орлова, Семенов, 1999).

Прыткая ящерица служит пищей для большого количества животных. Многие из рептилий являются прямыми врагами вида, а пища обыкновенной медянки почти целиком состоит из ящериц. Очень много врагов у прыткой ящерицы среди млекопитающих (обыкновенный ёж, каменная куница, лисица, крот, енотовидная собака, барсук и т.д.) и птиц (серая цапля, чёрный и белый аисты, чёрный коршун, ястреба перепелятник и тетеревица и т.д.) (Прыткая ящерица, 1976).

Перечень птиц, добывающих живородящих ящериц, достаточно обширен и включает тетерева, глухаря, чёрного аиста, серого сорокопуга и других (Иванчев, Котюков, 1998). Мелкие особи становятся жертвами травяной и озёрной лягушек. Постоянный спутник живородящей ящерицы – гадюка – также представляет для неё реальную опасность (Орлова, Семенов, 1999). Во время весеннего половодья, когда ящерицы вынуждены переплывать водоёмы, они становятся добычей щук, хариусов (Ануфриев, Бобрецов, 1996).

Естественными врагами обыкновенной медянки в Саратовской области являются обыкновенный канюк, чёрный коршун, серая ворона, ласка и белогрудый ёж (Табачишина, 2004). А. Г. Бакиев (2007) для Волжского бассейна дополняет в качестве потребителей вида лесного хоря, барсука, обыкновенного ежа, обыкновенную медянку, орла-карлика, змеяда, обыкновенную несыть, домашнюю курицу.

Обыкновенного ужа в качестве трофического объекта в Волжском бассейне используют, по разным данным, от 56 до 66 видов позвоночных (Чугуевская, 2005; Бакиев, 2007). На ужиные яйца нападают муравьи и жужелицы. Ежи и серая крыса поедают молодь и яйца обыкновенного ужа, а лисица, енотовидная собака, ласка, норки, хорь, лесная куница, барсук, кабан – взрослых особей. Добывают ужа белый и чёрный аисты, серая цапля, пустельга, луни, коршуны, орлан-белохвост, большой и малый подорлики, сарыч, змеяда, скопа, филин, несыть, некоторые виды дроздов, сорока. Степная гадюка, медянка, веретеница, зелёные лягушки, серая жаба поедают ужат (Орлова, Семенов, 1999; Сидорчук, Рожнов, 2010).

К потребителям обыкновенной гадюки в Волжском бассейне относятся 40 видов позвоночных животных, среди которых отмечены представители класса рыб (таймень обыкновенный), пресмыкающихся (ломкая веретеница, обыкновенная медянка, обыкновенный и водяной ужи, обыкновенная гадюка), птиц (серый журавль, белый аист, серая цапля, тетеревятник, чёрный коршун, болотный лунь и т.д.), млекопитающих (обыкновенный ёж, лисица, енотовидная собака, ласка, кабан, лесной хорь и т.д.) (Бакиев, 2007). Больные и молодые особи могут подвергаться нападению муравьёв, жужелиц и ос (Бакиев и др., 2004).

Однако наиболее масштабное негативное влияние на состояние популяций рептилий, особенно змей и ломкой веретеницы, оказывают антропогенные факторы. Их влияние на состояние разнообразия и численности животных связано с масштабными преобразованиями ландшафтов, ведущими к катастрофическому сокращению пригодных местообитаний многих видов рептилий. Не менее существенным явлением, к сожалению, становится прямое уничтожение змей, носящее бессмысленный характер. Как показали исследования А.В. Коросова (2010), у обыкновенной гадюки в природе нет смертности от возраста. Основная причина смертности – антропогенный пресс.

Земноводные и пресмыкающиеся – неотъемлемая часть экосистем. Они играют важную роль в биоценозах, будучи консументами разных порядков, с одной стороны, а с другой – являясь объектами питания многих птиц и зверей. Очень существенен их вклад в регулирование численности беспозвоночных и мелких позвоночных. Так, учитывая, что значительную долю в пищевом рационе гадюк составляют мышевидные грызуны (в разных популяциях 30-95% – как по количеству, так и по весу), очень велика их трофофункциональная роль в биоценозах и полезность для человека как фактор, сокращающий численность носителей зоонозов и вредителей лесных и сельхозкультур. Земноводные и пресмыкающиеся – незаменимые объекты для медицинских и биологических исследований. Без существования некоторых из них (например, гадюк) не может обойтись фармакологическая промышленность.

8. ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

Земноводные и пресмыкающиеся – группа позвоночных, для которой отмечена тенденция к сокращению численности, вымиранию отдельных популяций и даже целых видов. В последнее время этот процесс приобретает глобальный масштаб во многих странах мира (Houlachan et al., 2000). Помимо природных процессов, ведущих к изменению климата и определяющих территориальное распределение герпетофауны, огромное влияние на её состояние оказывает антропогенная деятельность. Сведение и расчистка лесных площадей, мелиоративные работы, загрязнение и изменение гидрологического режима нерестовых водоёмов, разрушение мест обитания, использование ядохимикатов в сельском и лесном хозяйствах, гибель от автотранспорта, прямое истребление людьми и изъятие их из природной среды – вот лишь частичный перечень причин, ведущих к сокращению числа рептилий и амфибий.

На территории Рязанской области обитает 11 видов амфибий и 6 видов рептилий. Три из них – краснобрюхая жерлянка, ломкая веретеница и обыкновенная медянка – включены в последнее издание региональной Красной книги (2011). Краснобрюхая жерлянка – вид, имеющий малую численность и спорадически распространённый на значительной территории (3 категория). Охраняется Бернской Конвенцией (Приложение II). В области находится под охраной с 2001 г. (Красная книга, 2001). Является краснокнижным видом в соседних Московской области и Мордовии. Длительные наблюдения за состоянием вида в пойме Оки (юго-восточная часть Окского заповедника) выявили резкое сокращение численности обитающей там популяции. Экспедиционное обследование ряда районов области, проведённое в период репродуктивной активности вида в 2013 г., позволило выявить многочисленные ранее не отмеченные точки обитания краснобрюхой жерлянки и присутствие большого количества вокализирующих самцов в нерестовых водоёмах. Вид отмечен на территории всех орографических и большинства административных районов Рязанской области.

Ломкая веретеница – малочисленный спорадически распространённый вид. В области находится под охраной с 1977 г., в региональную Красную книгу (2011) занесена со статусом 3. Веретеница отмечена во всех орографических районах Рязанской области. Встречи зарегистрированы на территории Кадомского, Касимовского, Клепиковского, Рязанского, Рыбновского, Ряжского, Сасовского, Спасского, Ермишинского, Кораблинского, Милославского, Шацкого районов и носят, преимущественно, единичный характер. Неболь-

шое число находок вида и низкая оценка численности, скорее всего, связаны со скрытым образом жизни веретеницы. В Окском заповеднике и его охранной зоне, где систематически проводят наблюдения, в последние годы отмечено повышение численности вида.

Обыкновенная медянка – крайне редкий вид, распространённый спорадически. В Красной книге Рязанской области отнесена к I категории, как вид, находящийся под угрозой исчезновения. Медянка внесена в Приложение II к Бернской конвенции (виды животных, для которых требуются специальные меры охраны). В области вид находится под охраной с 1977 г. Охраняется в соседних Московской, Липецкой, Нижегородской и Тамбовской областях, республике Мордовия. В Рязанской области единичные находки обыкновенной медянки зарегистрированы на территории Клепиковского, Касимовского, Рязанского, Спасского, Кадомского и Сасовского районов. В боровых районах северо-западной части Окского заповедника отмечены ежегодные встречи представителей вида.

Результаты проведённого в регионе обследования подтверждают обоснованность включения обыкновенной медянки и ломкой веретеницы в Красную книгу Рязанской области. Необходимо дальнейшее обследование районов области в период репродуктивной активности амфибий (конец апреля – май), что, возможно, позволит в будущем исключить краснобрюхую жерлянку из списка краснокнижных видов, как широко распространённый массовый вид.

Отсутствие во время экспедиционных выездов некоторых видов амфибий и рептилий, не состоящих в списке редких видов Рязанской области, объясняется трудностью их выявления вне сезона размножения, скрытым образом жизни, приуроченностью к определённым биотопам, не входящим в район обследования. С другой стороны, изменения в распространении и численности наблюдаются у экологически менее пластичных видов, связанных с лесными биотопами – гребенчатого тритона, серой жабы, прудовой и остромордой лягушек. Осушение пойменных участков р. Ока в пределах Рязанской области повлекло за собой сокращение численности всех обитающих здесь видов земноводных. Значительная часть амфибий и рептилий гибнет на лугах во время проведения сеноуборочных работ, так как обычно периоды выхода сеголеток на сушу и сенокосения совпадают. Для сохранения видового состава и численности околородных животных необходимо оставлять вдоль берегов 10-20-метровую полосу невыкошенной. В связи с сокращением численности и исчезновением ряда видов амфибий, особенно связанных с лесными и пойменными биотопами, необходимо больше внимания уделять вопросам их охраны. Пойма р. Ока в районе Окского заповедника, где влияние хозяйственной деятельности человека ограничено, представляет собой наиболее благоприятный участок для сохранения всех обитающих здесь земноводных. Однако в последние годы численность амфибий и здесь значительно сократилась. Одной из основных причин этого явились неблагоприятные гидрологические и температурные условия в период их размножения на протяжении ряда лет.

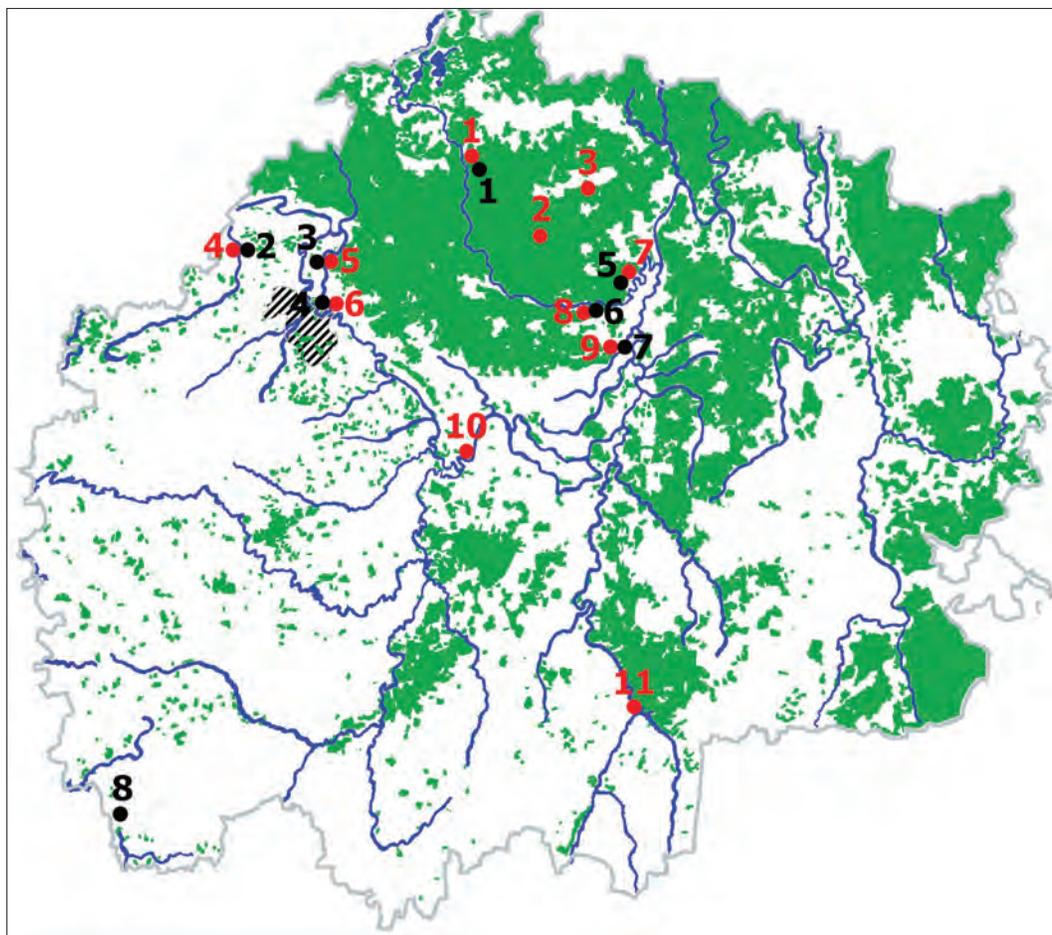


ТАБЛИЦА I. Распространение обыкновенного тритона (чёрный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский»; Рыбновский р-н – 2 – р. Меча у с. Новое-Батурино; Рязанский р-н – 3 – окрестности пос. Солотча, 4 – пойма р. Ока; Спасский р-н – 5 – Окский заповедник; 6 – п. Брыкин Бор, 7 – с. Лакаш; Милославский р-н – 8 – р. Паника у с. Богородицкое.

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Кадастр., 2009; Лобов и др., 2011; Бабушкин, Чельцов, 2011.

Распространение гребчатого тритона (красный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский», 2 – Чарусское лесничество, 3 – пруд у с. Иванково; Рыбновский р-н – 4 – р. Меча у с. Новое-Батурино; Рязанский р-н – 5 – окрестности пос. Солотча, 6 – пойма р. Ока; Спасский р-н – 7 – Окский заповедник, 8 – п. Брыкин Бор, 9 – с. Лакаш, 10 – Спасский затон у г. Спасск; Сараевский р-н – 11 – с. Борец, рыбхоз «Пара».

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Иванчев и др., 2005; Кадастр., 2009; Лобов и др., 2011; Бабушкин, Чельцов, 2011; неопубл. данные М.В. Дидорчук.



ТАБЛИЦА II. 1 – обыкновенный тритон – вид сверху, 2 – обыкновенный тритон – вид снизу, 3 – гребенчатый тритон – вид снизу, 4 – гребенчатый тритон – личинка.



ТАБЛИЦА III. 1 – гребенчатый тритон – вид сверху, 2 – краснобрюхая жерлянка – поза «качалки».

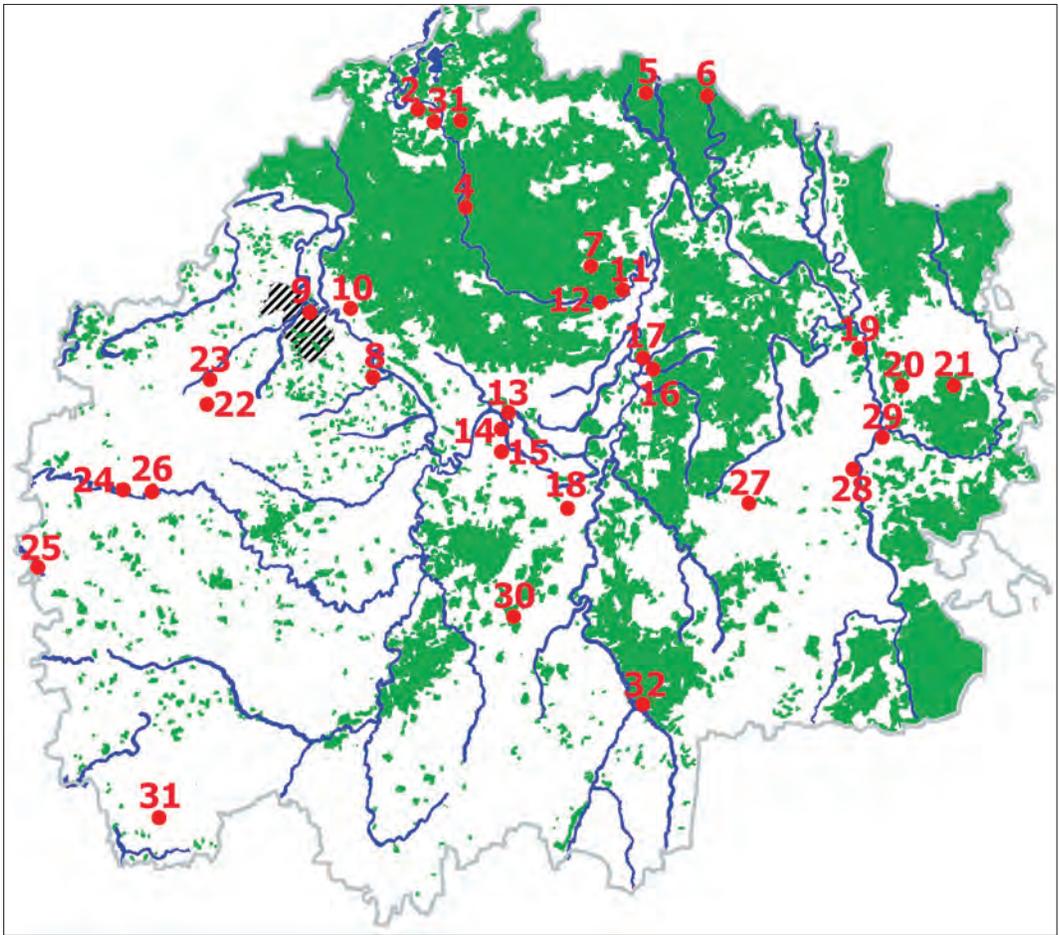


ТАБЛИЦА IV. Распространение краснобрюхой жерлянки на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский», 2 – оз. Сокорёво, 3 – оз. Мартыново, 4 – с. Деулино; Касимовский р-н – 5 – пойма р. Унжа, 6 – р. Нарма у д. Ломакино, 7 – с. Лубяники; Рязанский р-н – 8 – с. Кораблино, 9 – с. Агро-Пустынь, 10 – пос. Солотча; Спасский р-н – 11 – Окский заповедник, 12 – п. Брыкин Бор, 13 – Спасский затон у г. Спасск, 14 – с. Троица, 15 – пойма р. Проня у д. Перкино; Шиловский р-н – 16 – з-к Рязанский, 17 – оз. Лехина, 18 – з-к Шелуховской; Пителинский р-н – 19 – система озёр в пойме р. Мокша у с. Мыс Доброй Надежды; Кадомский р-н – 20 – пойма р. Мокша у с. Восход, 21 – Кадомско-Мокшинский заказник; Захаровский р-н – 22 – р. Манюшка, 23 – п. Трудный; Михайловский р-н – 24 – р. Лукьяновка, 25 – Пронское вдхр. у с. Солнечное, 26 – пойма р. Проня на территории государственного природного заказника Ижеславское городище; Чучковский р-н – 27 – пруд у дороги в р/п Чучково; Сасовский р-н – 28 – карьер у г. Сасово, 29 – пойма р. Мокша и р. Цна; Сапожковский р-н – 30 – з-к Новокрасновский; Милославский р-н – 31 – долина р. Паника у с. Чернавские выселки; Сараевский р-н – 32 – окрестности рыбхоза «Пара».

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Природно-заповедный фонд Рязанской области, 2004; Николаева, Дидорчук, 2008; Кадастр..., 2009; Лобов и др., 2011; Красная книга..., 2011.



ТАБЛИЦА V. 1 – краснобрюхая жерлянка – вид сверху, 2 – краснобрюхая жерлянка – вид снизу, 3 – головастики обыкновенной чесночницы, 4 – сеголеток обыкновенной чесночницы.

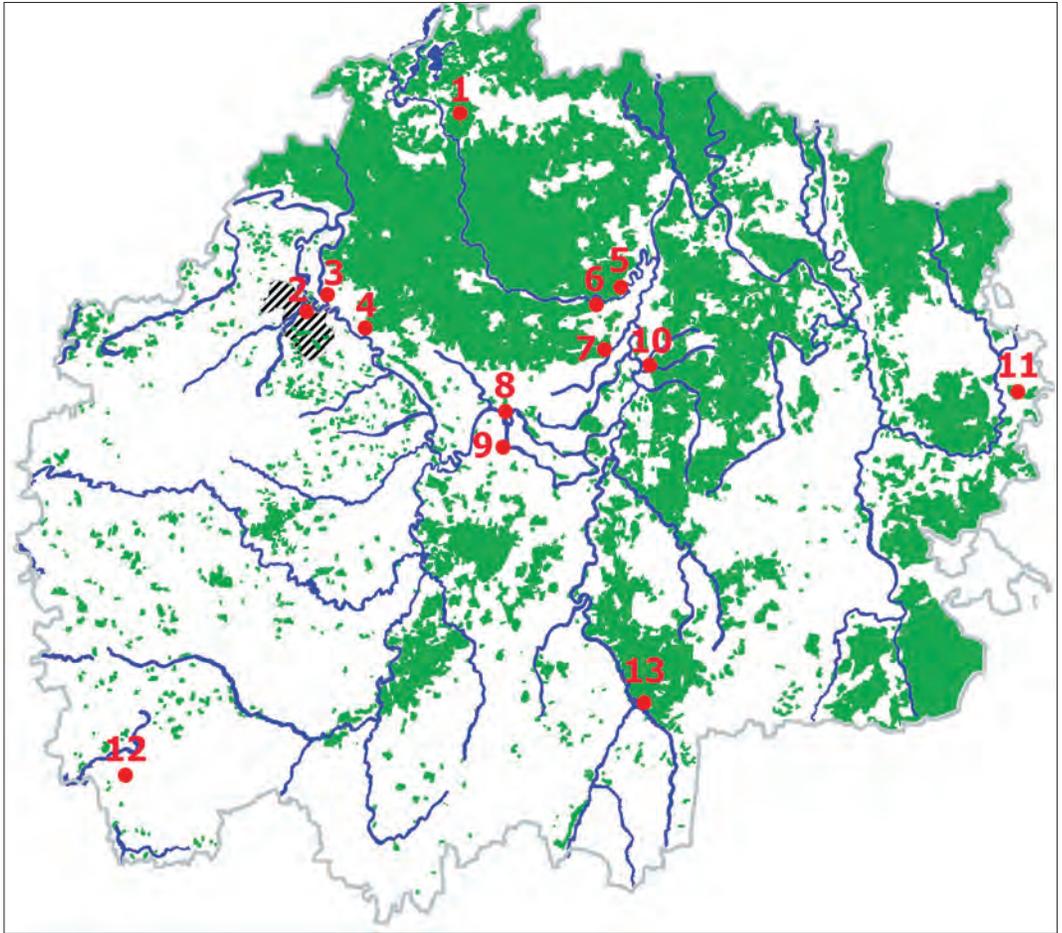


ТАБЛИЦА VI. *Распространение обыкновенной чесночницы на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский»; Рязанский р-н – 2 – пойма р. Ока, 3 – пос. Солотча, 4 – с. Дубровичи; Спасский р-н – 5 – Окский заповедник, 6 – пос. Брыкин Бор, 7 – с. Ижевское, 8 – окрестности г. Спасск, 9 – д. Перкино; Шилловский р-н – 10 – с. Копаново; Кадомский р-н – 11 – окрестности г. Кадом; Милославский р-н – 12 – с. Липяги; Сараевский р-н – 13 – окрестности рыбхоза «Пара». При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Николаева, Дидорчук, 2008; Кадастр., 2009; Лобов и др., 2011.*



ТАБЛИЦА VII. 1 – разные морфы обыкновенной чесночницы, 2 – амplexус обыкновенной чесночницы и краснобрюхой жерлянки (сверху).

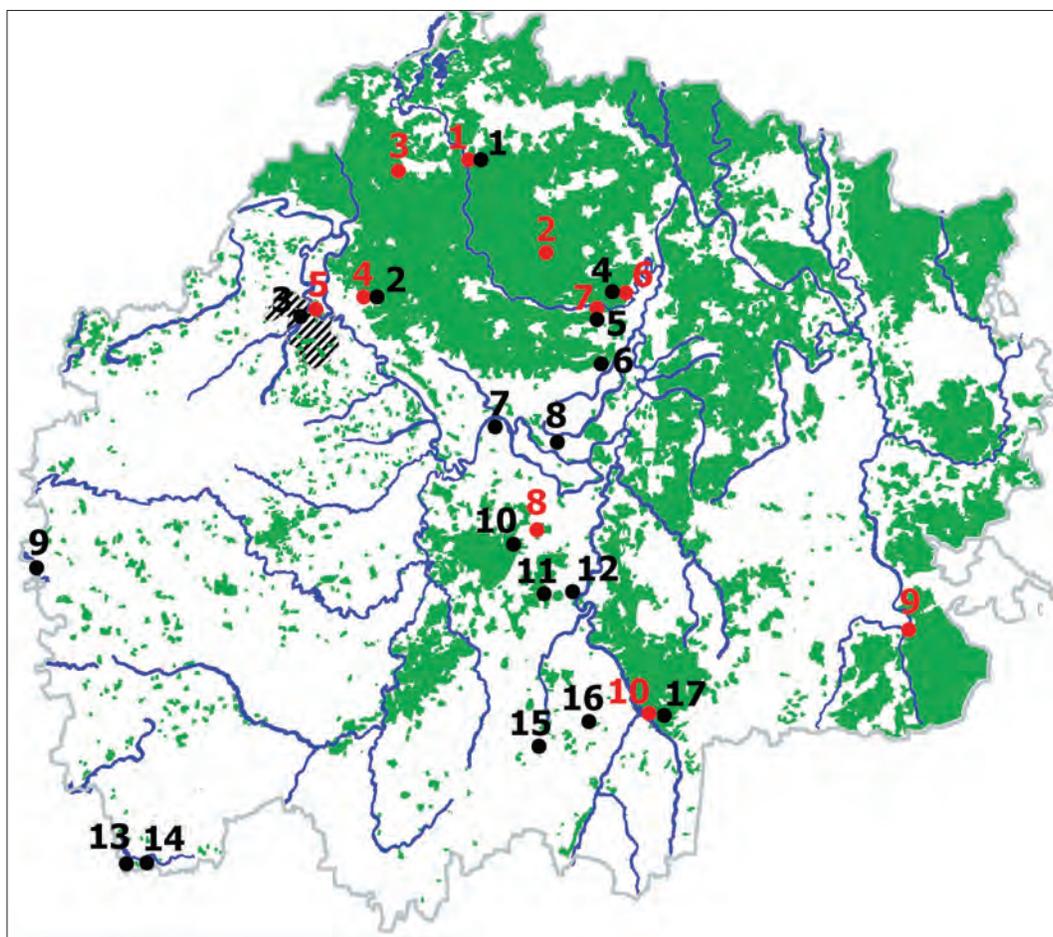


ТАБЛИЦА VIII. *Распространение серой жабы (красный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский», 2 – Чарусское л-во, 3 – оз. Великое; Рязанский р-н – 4 – пос. Солотча, 5 – пойма р. Ока; Спасский р-н – 6 – Окский заповедник, 7 – пос. Брыкин Бор; Шиловский р-н – 8 – п. Лесной; Шацкий р-н – 9 – с. Желанное; Сараевский р-н – 10 – окрестности рыбхоза «Пара».*

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Иванчев и др., 2005; Николаева, Дидорчук, 2008; Кадастр., 2009; Лобов и др., 2011.

Распространение зелёной жабы (чёрный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский»; Рязанский р-н – 2 – окрестности пос. Солотча, 3 – г. Рязань; Спасский р-н – 4 – Окский заповедник, 5 – пос. Брыкин Бор, 6 – д. Добрянка, 7 – г. Спасск; Шиловский р-н – 8 – с. Федосеево-Пустынь; Михайловский р-н – 9 – Пронское вдхр. у с. Солнечное; Сапожковский р-н – 10 – р. Березовка у с. Песочня, 11 – р. Пожва у г. Сапожок, 12 – д. Собчаково; Милославский р-н – 13 – р. Дон у с. Воейково, 14 – р. Кочуровка; Ухоловский р-н – 15 – р. Казма у с. Мостье; Сараевский р-н – 16 – р. Пожва у д. Кутловы Борки, 17 – окрестности рыбхоза «Пара».

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Николаева, Дидорчук, 2008; Кадастр., 2009; Лобов и др., 2011.



ТАБЛИЦА IX. 1 – самец зелёной жабы, 2 – самка зелёной жабы



ТАБЛИЦА X. 1 – серая жаба, 2 – пара зелёных жаб в амплексусе.

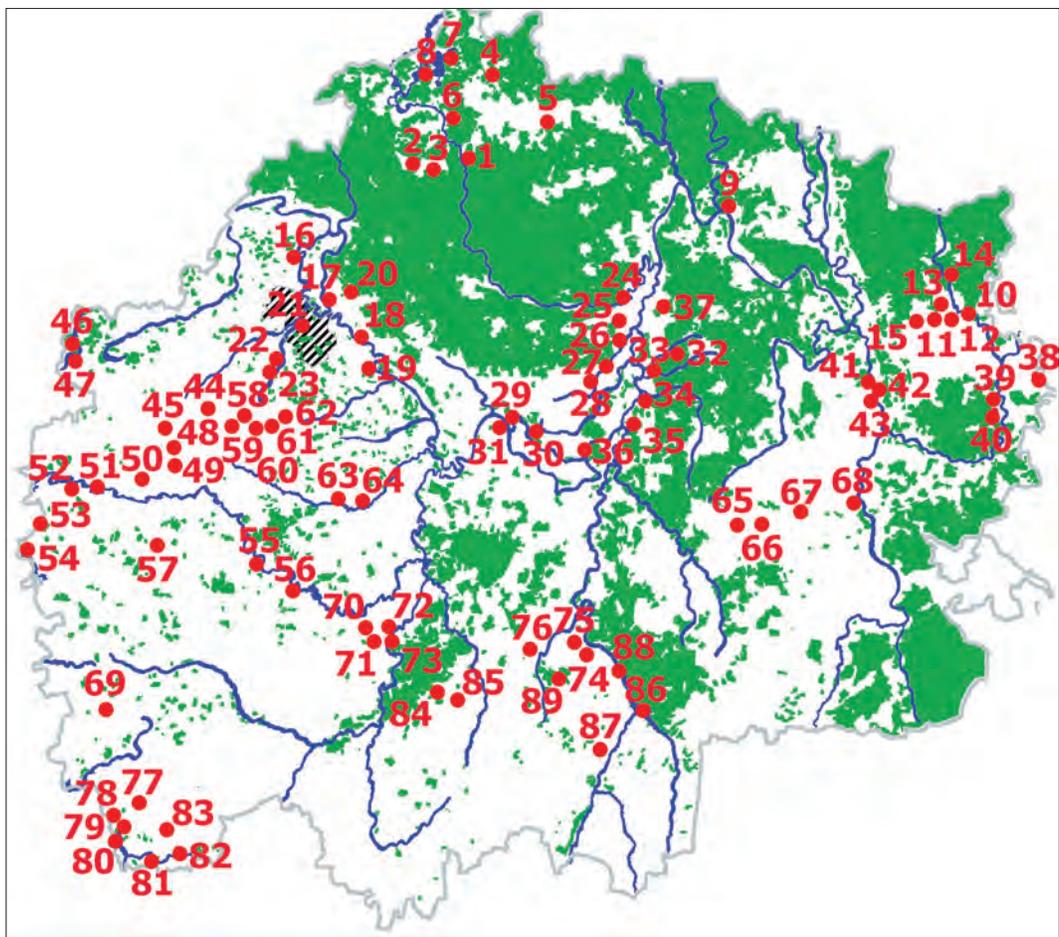


ТАБЛИЦА XI. Распространение озёрной лягушки на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мешиёрский», 2 – оз. Негарь, 3 – оз. Комгарь, 4 – Наумовские торфяники, 5 – п. Тума, 6 – р. Пра у д. Полушкино, 7 – оз. Велико, 8 – оз. Иванковское; Касимовский р-н – 9 – пруд рыбхоза у с. Залесное; Ермишинский р-н – 10 – пруд у д. Турмадеево, 11 – д. Алехино, 12 – р. Ермишь у с. Надежка, 13 – р. Котовка в пгт. Ермишь, 14 – Ермишинский озеро-пруд, 15 – р. Сергеевка у д. Михайлово; Рыбновский р-н – 16 – с. Поцупово; Рязанский р-н – 17 – р. Ока и пруды в с. Коростово, 18 – пойма р. Ока у с. Кораблино, 19 – карьер у с. Алеканово, 20 – пос. Солотча, 21 – г. Рязань, 22 – р. Павловка у с. Никольское, 23 – рыбхоз «Павловский»; Спасский р-н – 24 – Окский заповедник, 25 – д. Папушево, 26 – оз. Лакашинское, 27 – оз. Изжевское, 28 – р. Кишня у д. Жолобова Слобода, 29 – Спасский затон, 30 – с. Старая Рязань, 31 – д. Троица; Шиловский р-н – 32 – оз. Лехина, 33 – с. Копаново, 34 – затон у с. Свинчус, 35 – с. Нармушадь, 36 – с. Юшта, 37 – с. Дубровка; Кадомский р-н – 38 – пруд у с. Никиткино, 39 – пруд в с. Белое, 40 – разлив р. Мокша у с. Восход; Пителинский р-н – 41 – система озёр в пойме р. Мокша у с. Мыс Доброй Надежды, 42 – д. Юрьёво, 43 – р. Пет у д. Потапьево; Захаровский р-н – 44 – р. Жрака, 45 – р. Ведерка, 46 – пруды у д. Осово, 47 – д. Мельгуновка, 48 – с. Захаровские дворики, 49 – р. Истья в д. Байдики; Михайловский р-н – 50 – р. Виленка у д. Виленка, 51 – гос. прир. з-к Ижеславское городище в пойме р. Проня, 52 – ручей Толмач у с. Толмачевка, 53 – р. Проня у д. Завидовка, 54 – Пронское водр. у с. Солнечно; Пронский р-н – 55 – г. Пронск, 56 – Новомихуринское водр., 57 – пруд у с. Возрождение, 58 – р. Обалы у с. Малиници, 59 – р. Радища у с. Тырново; Старожиловский р-н – 60 – р. Радочь у с. Хрущево-Тырново, 61 – р. Каменка у с. Никитинское, 62 – р. Алешенька у с. Ромоданово, 63 – р. Новешика у г. Старожилово, 64 – пруд в д. Акулово; Чучковский р-н – 65 – р. Тырница у д. Ильино, 66 – ручей у д. Подысаково, 67 – придорожная канава у дороги в 1,5 км от р/п Чучково; Сасовский р-н – 68 – р. Цна и карьер у г. Сасово; Скопинский р-н – 69 – р. М. Тобола у д. Ивановка-Селезневка; Кораблинский р-н – 70 – р. Лоша у с. Асники, 71 – р. Проня у д. Незнаново, 72 – р. Ранова у с. Княжое, 73 – пос. Ибердский; Сапожковский р-н – 74 – с. Собчаково, 75 – р. Алешина у д. Морозовы Борки, 76 – р. Пожева у г. Сапожок; Милославский р-н – 77 – р. Паника у с. Богородицкое, 78 – р. Дон у с. Лошаки, 79 – с. Воейково, 80 – р. Кочуровка у с. Воейково, 81 – р. Кочуровка у д. Кочуры, 82 – р. Кочуровка у с. Архангельское, 83 – р. Паника в ур. Черновская дубрава; Ухоловский р-н – 84 – д. Щурово, 85 – пруд в с. Ясенок; Сараевский р-н – 86 – рыбхоз «Пара», 87 – р. Верда у р/п Сараи, 88 – р. Пара у с. Большие Можгары, 89 – р. Пожева у д. Кутловы Борки. При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Природно-заповедный фонд Рязанской области, 2004; Николаева, Дидорчук, 2008; Кадастр..., 2009.



ТАБЛИЦА XII. 1 – озёрная лягушка – вид сверху, 2 – озёрная лягушка – вид снизу, 3 – поющий самец озёрной лягушки.



ТАБЛИЦА XIII. 1 – головастик озёрной лягушки, 2 – сеголеток озёрной лягушки, 3 – самцы озёрной лягушки

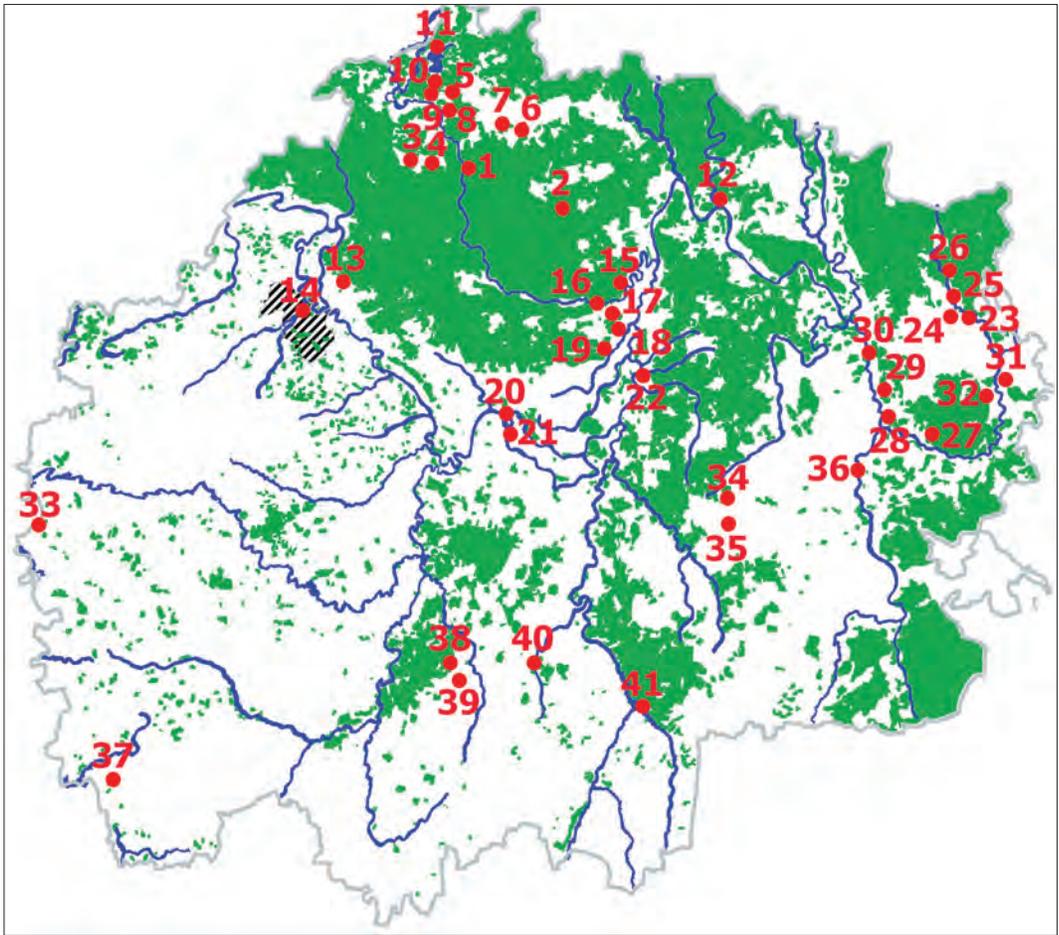


ТАБЛИЦА XIV. Распространение прудовой лягушки на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский», 2 – Куришинское л-во, 3 – оз. Негарь, 4 – оз. Комгарь, 5 – Наумовские торфяники, 6 – придорожные каналы в смешанном лесу в 2 км от пгт. Тума, 7 – д. Рябиновка, 8 – р. Совка в г. Спас-Клепики, 9 – д. Ненашикино, 10 – р. Пра у д. Полушкино, 11 – оз. Иванковское; Касимовский р-н – 12 – р. Нарма у д. Ломакино; Рязанский р-н – 13 – пос. Солотча, 14 – г. Рязань; Спасский р-н – 15 – Окский заповедник, 16 – пос. Брыкин Бор, 17 – д. Папушево, 18 – оз. Лакаш, 19 – оз. Ижевское, 20 – Спасский затон, 21 – р. Ока у г. Спаск; Шиловский р-н – 22 – с. Свинчус; Ермишинский р-н – 23 – пруд у д. Турмадеево, 24 – р. Ермишь у с. Надежка, 25 – р. Котовка в пгт. Ермишь, 26 – Ермишинский озеро-пруд; Пителинский р-н – 27 – р. Пет у д. Потатьево, 28 – д. Юрьево, 29 – д. Огаревские выселки, 30 – система озёр в пойме р. Мокша у с. Мыс Доброй Надежды; Кадомский р-н – 31 – пруд в с. Белое, 32 – разлив р. Мокша у с. Восход; Михайловский р-н – 33 – Пронское вдхр. у с. Солнечное; Чучковский р-н – 34 – придорожная канава в пригороде рп. Чучково, 35 – пруд в пгт. Чучково; Сасовский р-н – 36 – карьер в пойме р. Цна у г. Сасово; Милославский р-н – 37 – с. Липяги; Ухоловский р-н – 38 – д. Щурово, 39 – пруд в с. Ясенок; Сараевский р-н – 40 – р. Пожва у д. Кутловы Борки, 41 – окрестности рыбхоза «Пара».

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Иванчев и др., 2005; Николаева, Дидорчук, 2008; Кадастр., 2009; Бабушкин, Чельцов, 2011; Лобов и др., 2011.



ТАБЛИЦА XV. 1 – прудовая лягушка – вид сверху, 2 – прудовая лягушка – вид снизу

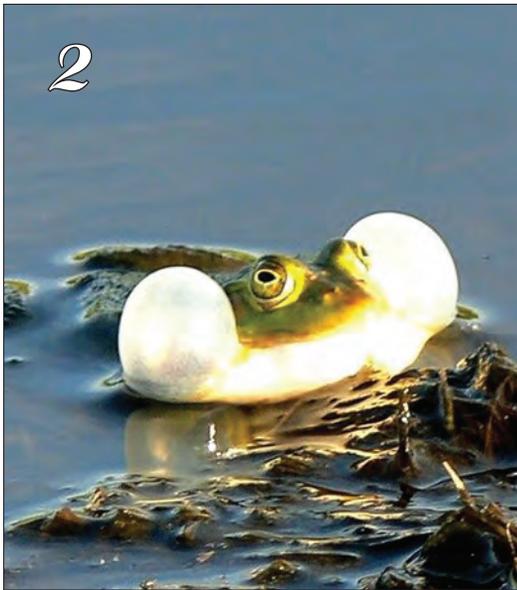


ТАБЛИЦА XVI. 1 – пара прудовых лягушек в амплексусе, 2 – поющий самец прудовой лягушки, 3 – головастик прудовой лягушки

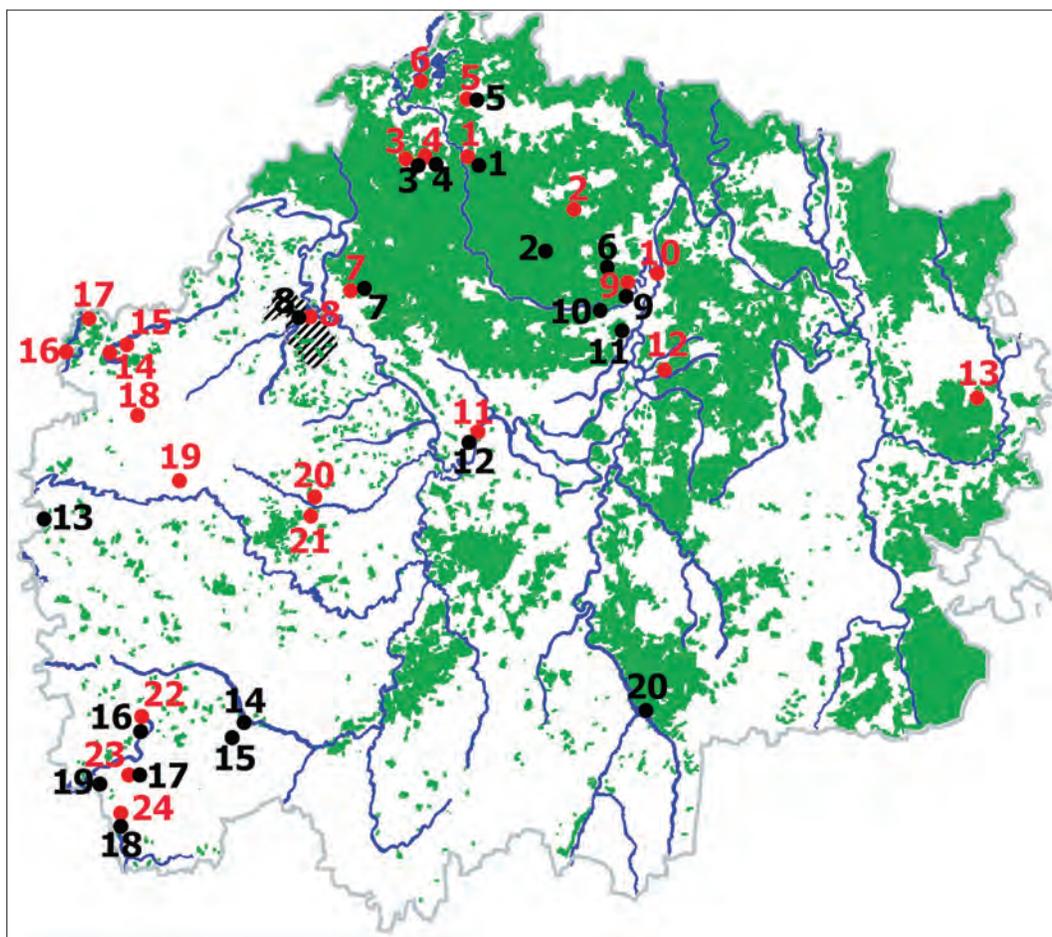


ТАБЛИЦА XVII. Распространение остромордой лягушки (чёрный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – Чарусское л-во, 2 – НП «Междёрский», 3 – оз. Негарь, 4 – оз. Комгарь, 5 – Наумовские торфяники; Касимовский р-н – 6 – с. Кочемары; Рязанский р-н – 7 – пос. Солотча, 8 – г. Рязань; Спасский р-н – 9 – Окский заповедник, 10 – пос. Брыкин Бор, 11 – д. Папушево, 12 – Спасский затон; Михайловский р-н – 13 – смешанный лес возле п. Заря; Скопинский р-н – 14 – р. Мокрая Тобола, 15 – р. Ранова; Милославский р-н – 16 – с. Алексеевка, 17 – р. Паника у с. Богородицкое, 18 – устье р. Паника, 19 – рыбопроизводные пруды у с. Липяги; Сараевский р-н – 20 – окрестности рыбхоза «Пара».

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Природно-заповедный фонд Рязанской области, 2004; Иванчев и др., 2005; Николаева, Дидорчук, 2008; Кадастр., 2009; Бабушкин, Чельцов, 2011; Лобов и др., 2011.

Распространение травяной лягушки (красный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Междёрский», 2 – Куршинское л-во, 3 – оз. Негарь, 4 – оз. Комгарь, 5 – Наумовские торфяники, 6 – оз. Мартыново; Рязанский р-н – 7 – пос. Солотча, 8 – г. Рязань; Спасский р-н – 9 – Окский заповедник, 10 – оз. Андреевское, оз. Хлопотово, 11 – Спасский затон; Шиловский р-н – 12 – з-к Рязанский; Кадомский р-н – 13 – Кадомско-Мокшинский з-к; Захаровский р-н – 14 – р. Вележа, 15 – р. Возжа, 16 – р. Осётр, 17 – р. Пачога, 18 – с. Остроухово; Пронский р-н – 19 – р. Ямна у с. Гремяки; 20 – р. Жрака; Старожиловский р-н – 21 – р. Радочь у с. Хрущево-Тырново; Скопинский р-н – 22 – р. М. Тобола у с. Бугромки; Милославский р-н – 23 – р. Паника у с. Лошаки, 24 – ур. Чернаевская дубрава.

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Природно-заповедный фонд Рязанской области, 2004; Иванчев и др., 2005; Ананьева и др., 2009; Бабушкин, Чельцов, 2011; Лобов и др., 2011.



ТАБЛИЦА XVIII. 1 – самец остромордой лягушки, 2 – самка остромордой лягушки



ТАБЛИЦА XIX. 1 – остромордая лягушка – вид снизу, 2 – икра остромордой лягушки, 3 – личинки остромордой лягушки, 4 – сеголетки остромордой лягушки.

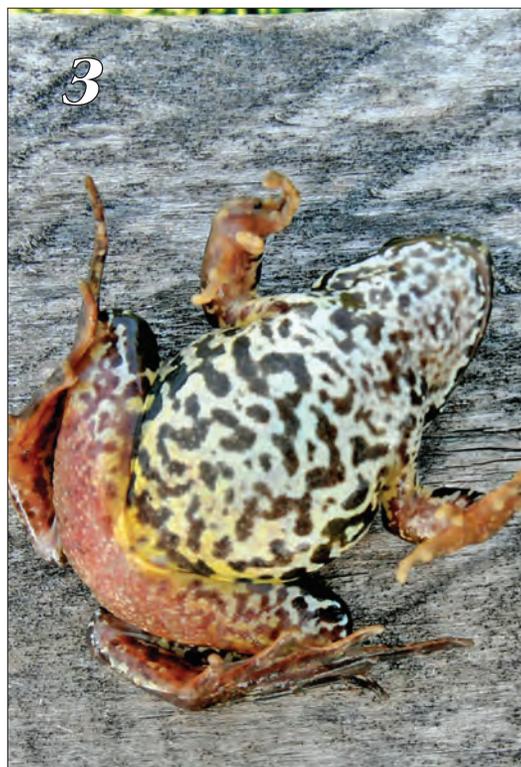


ТАБЛИЦА XX. 1 – травяная лягушка – светлая морфа, 2 – травяная лягушка – тёмная морфа, 3 – травяная лягушка – вид снизу

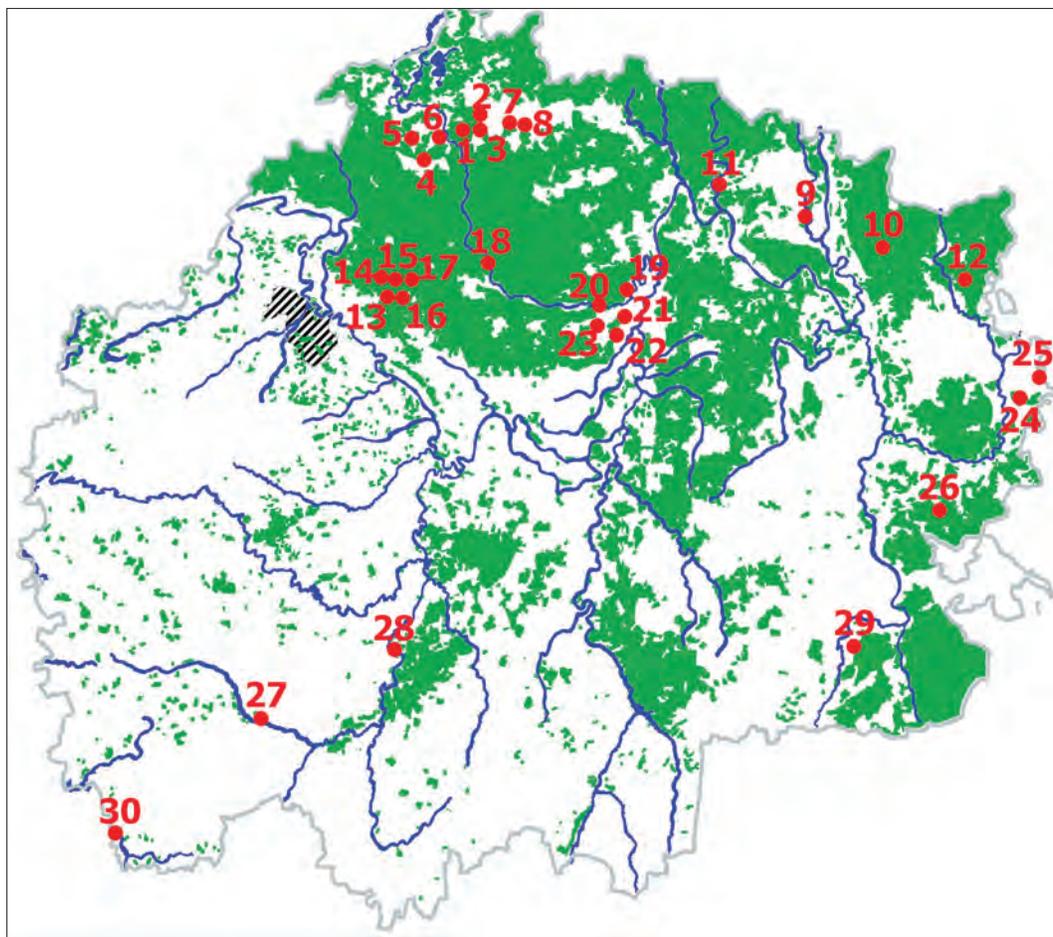


ТАБЛИЦА XXI. Распространение ломкой веретеницы на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – с. Жуковские выселки, 2 – оз. Шуя, 3 – оз. Негарь, 4 – пос. Гришино, 5 – с. Тюково, 6 – с. Ивкино, 7 – ур. Лихунинское болото, 8 – пгт. Тума; Касимовский р-н – 9 – Сосновский з-к, 10 – пам. прир. рег. знач. Зерново, 11 – оз. Светлое; Ермишинский р-н – 12; Рыбновский р-н – 13 – с. Сельцы; Рязанский р-н – 14 – с. Борисово, 15 – оз. Ласковское, 16 – оз. Чёрное, 17 – с. Лопухи, 18 – с. Деулино; Спасский р-н – 19 – Окский заповедник, 20 – п. Брыкин Бор, 21 – д. Папушево, 22 – с. Лакаш, 23 – с. Орехово; Кадомский р-н – 24 – Кадомско-Мокишинский заказник, 25 – с. Сумерки; Сасовский р-н – 26 – с. Кустаревка; Скопинский р-н – 27 – р. Ранова; Кораблинский р-н – 28; Шацкий р-н – 29; Милославский р-н – 30 – ур. Чернавская дубрава.

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Гущина и др., 1982; Чельцов и др., 2011; неопубл. данные М.В. Дидорчук.



ТАБЛИЦА XXII. 1 – самец ломкой веретеницы, 2 – молодая особь ломкой веретеницы, 3 – ломкая веретеница – вид снизу.



ТАБЛИЦА XXIII. 1 – спаривание ломких веретениц. 2 – беременная самка прыткой ящерицы. 3 – самец прыткой ящерицы с регенерировавшим после аутомии хвостом (Липецкая обл., заповедник «Галичья Гора», фото В. П. Иванчева).



ТАБЛИЦА XXIV. 1 – самец прыткой ящерицы, 2 – самка прыткой ящерицы
(фото В. П. Иванчева)

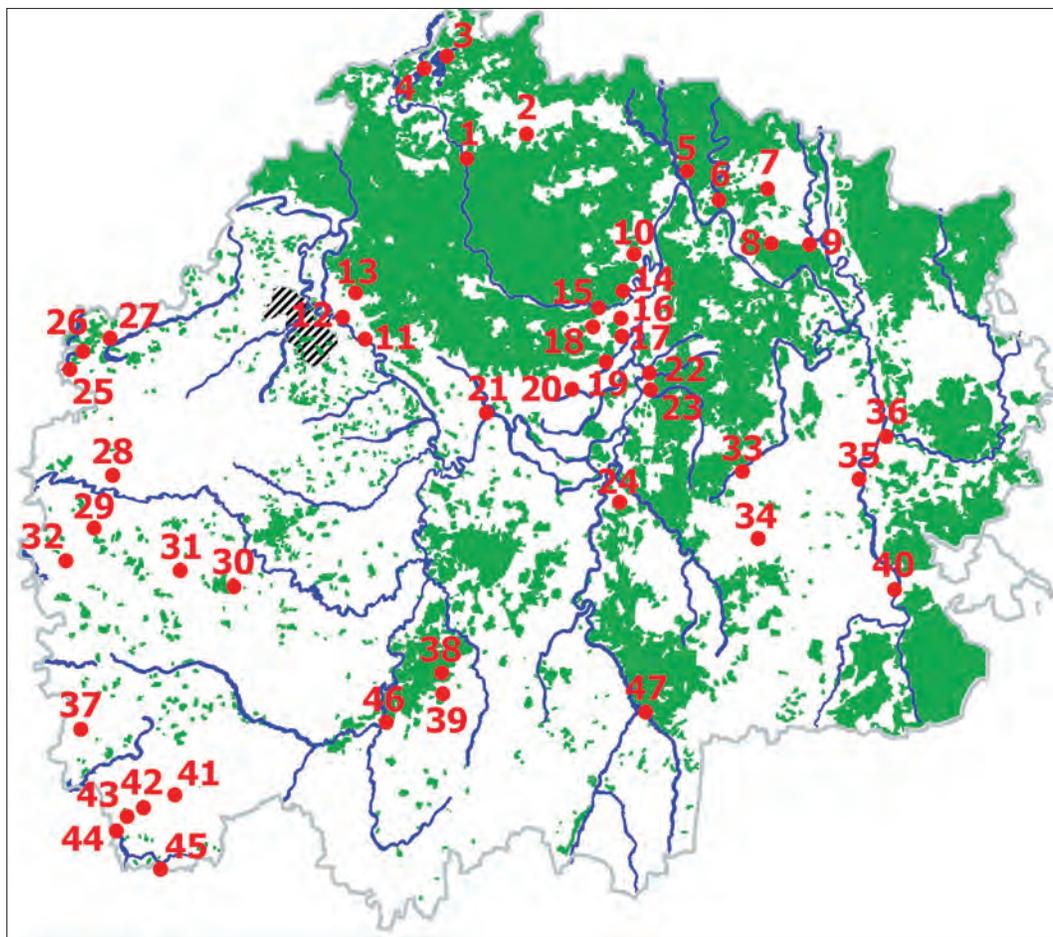


ТАБЛИЦА XXV. Распространение прыткой ящерицы на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский», 2 – рп. Тума, 3 – оз. Великое 4 – д. Ненашино; Касимовский р-н – 5 – д. Ломакино, 6 – п. Погост, 7 – д. Выкуши, 8 – д. Ананьино, 9 – д. Ермолово, 10 – д. Кочемары; Рязанский р-н – 11 – д. Коростово, 12 – д. Алеканово, 13 – пос. Солотча; Спасский р-н – 14 – Окский заповедник, 15 – п. Брыкин Бор, 16 – д. Папушево, 17 – с. Лакаш, 18 – д. Орехово, 19 – с. Ижевское, 20 – с. Ужалье, 21 – г. Спаск; Шиловский р-н – 22 – с. Копаново, 23 – с. Свинчус, 24 – с. Авдотьинка; Захаровский р-н – 25 – Осово, 26 – д. Мельгуновка, 27 – с. Бол. Жокovo; Михайловский р-н – 28 – с. Завидовка, 29 – п. Заря; Пронский р-н – 30 – с. Возрождение, 31 – г. Новомичуринск, 32 – п. Октябрьский; Чучковский р-н – 33 – д. Ильино, 34 – д. Подысаково; Сасовский р-н – 35 – рп. Сасово, 36 – д. Липовка; Скопинский р-н – 37 – с. Ивановка-Селезневка; Кораблинский р-н – 38 – р. Ранова у с. Княжое, 39 – пос. Ибердский; Шацкий р-н – 40 – с. Ямбирно; Милославский р-н – 41 – с. Богородицкое, 42 – с. Липяги, 43 – д. Чернавские Выселки, 44 – д. Дивилки, 45 – с. Воейково; Рязский р-н – 46 – р. Ранова, рыбопроизводные пруды; Сараевский р-н – 47 – р/х «Пара».

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Ручин, Рыжов, 2008; Кадастр..., 2009; неопубл. данные М.В. Дидорчук.

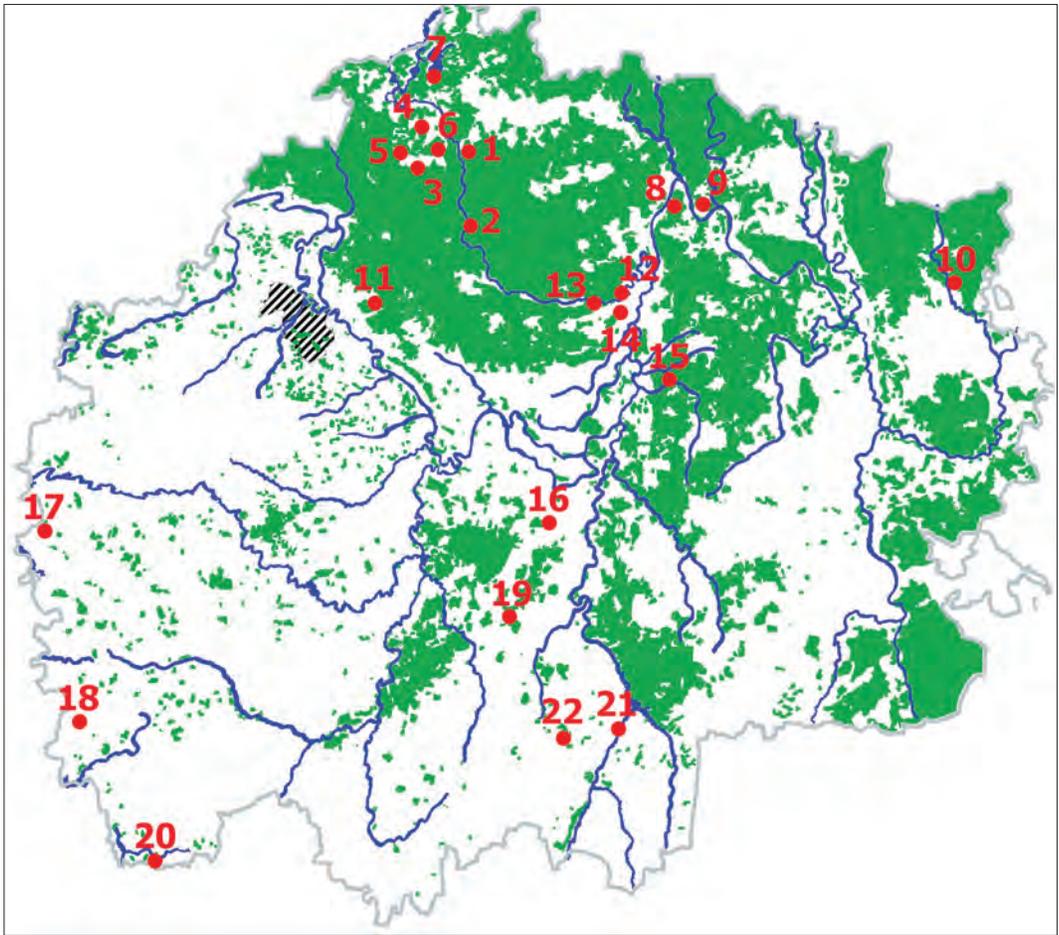


ТАБЛИЦА XXVI. Распространение живородящей ящерицы на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский», 2 – о. Сокорево, 3 – оз. Мартыново, 4 – оз. Урцево, 5 – оз. Негарь, 6 – оз. Комгарь, 7 – оз. Великое; Касимовский р-н – 8 – з-к Гиблицкий, 9 – оз. Святое в 18 км на северо-восток от г. Гусь-Железный; Ермишинский р-н – 10 – з-к Мокшинский; Рязанский р-н – 11 – з-к Борисковский; Спасский р-н – 12 – Окский заповедник, 13 – пос. Брыкин Бор, 14 – д. Папушево; Шилловский р-н – 15 – з-к Рязанский, 16 – з-к Шелуховский; Михайловский р-н – 17 – п. Заря; Скопинский р-н – 18 – с. Бугромки; Сапожковский р-н – 19 – з-к Новокрасновский; Милославский р-н – 20 – с. Воейково; Сараевский р-н – 21 – р. Пара, 22 – з-к Белореченский.

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Кадастр..., 2009; Природно-заповедный фонд Рязанской области, 2004; Красная книга, 2001; неопубл. данные М.В. Дидорчук.



ТАБЛИЦА XXVII. 1 – самец живородящей ящерицы, 2 – самка живородящей ящерицы, 3 – живородящая ящерица с регенерировавшим хвостом, 4 – молодая особь живородящей ящерицы.

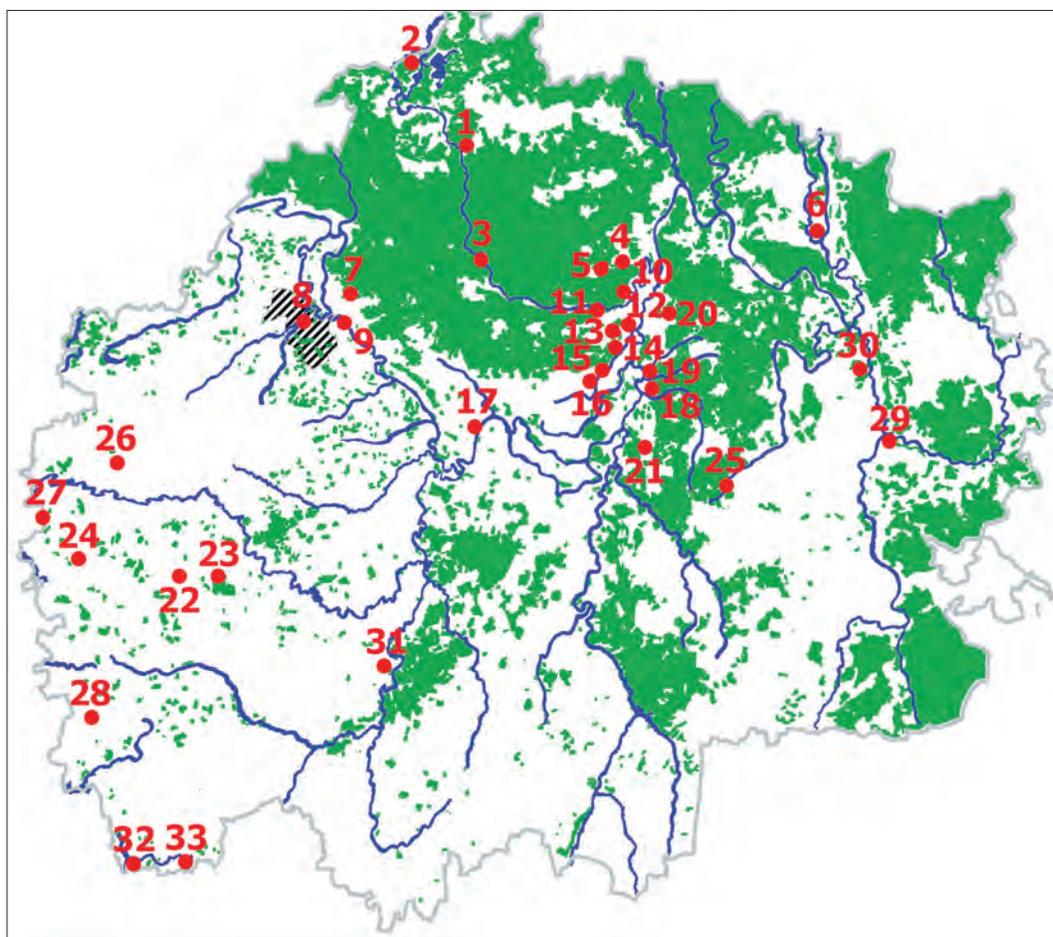


ТАБЛИЦА XXVIII. Распространение обыкновенного ужа на территории Рязанской области: Клепиковский р-н – 1 – НП «Мещёрский», 2 – оз. Иванковское, 3 – с. Деулино; Касимовский р-н – 4 – с. Дуброво; 5 – с. Кочемары; 6 – с. Елатьма; Рязанский р-н – 7 – п. Солотча, 8 – г. Рязань, 9 – д. Коростово; Спасский р-н – 10 – Окский заповедник, 11 – п. Брыкин Бор, 12 – д. Папушево, 13 – д. Добрянка, 14 – с. Лакаш, 15 – д. Воскресеновка, 16 – с. Деревенское, 17 – г. Спасск; Шиловский р-н – 18 – с. Свинчус, 19 – с. Копаново, 20 – с. Нармушадь, 21 – с. Борок; Пронский р-н – 22 – с. Возрождение, 23 – Новомичуринское водохранилище, 24 – с. Октябрьское; Чучковский р-н – 25 – д. Ильино; Михайловский р-н – 26 – с. Завидовка, 27 – с. Толмачовка; Скопинский р-н – 28 – д. Ивановка-Селезневка, Сасовский р-н – 29 – с. Липовка, 30 – с. Шевали-Майданы; Кораблинский р-н – 31 – с. Подвислово; Милославский р-н – 32 – с. Воейково, 33 – с. Архангельское.

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Кадастр..., 2009; Лобов и др., 2011; Бабушкин, Чельцов, 2011.



ТАБЛИЦА XXIX. 1 (фото В.П. Иванчева), 2, 3, 4 – обыкновенный уж, вариации окраски спинной стороны тела и затылочных пятен.



ТАБЛИЦА XXX. 1 – обыкновенные ужи у зимовальных убежищ в первые дни после пробуждения, 2 – ужи в «клубке» в районе зимовки

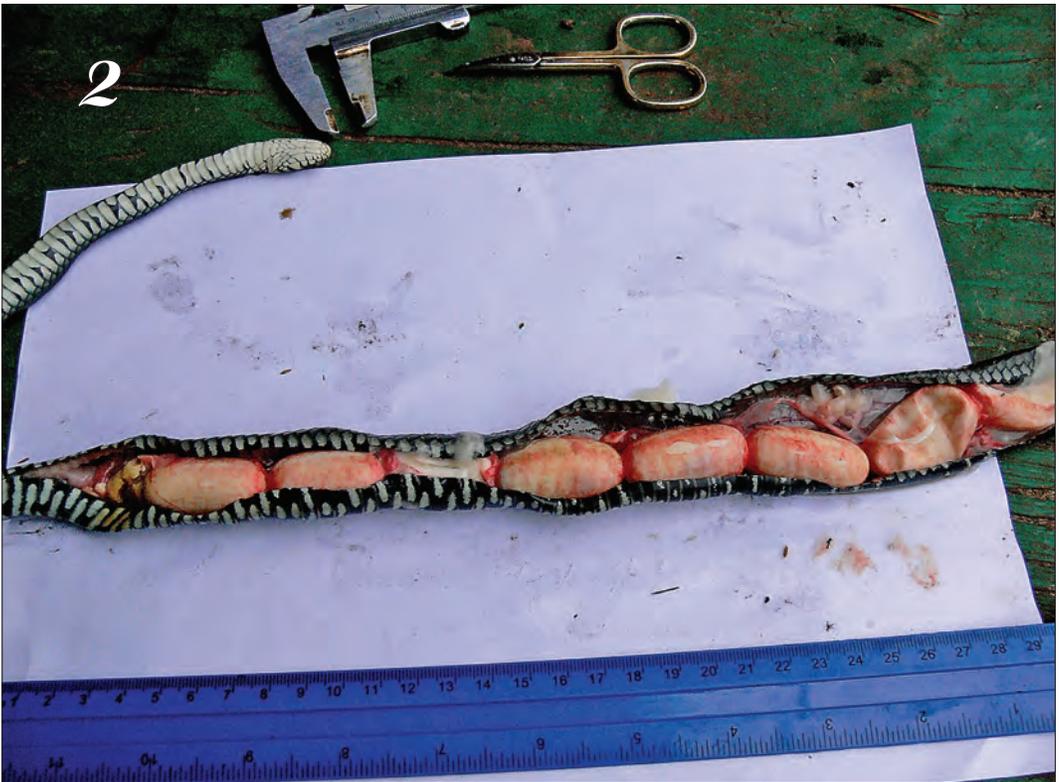


ТАБЛИЦА XXXI. 1 – имитация смерти обыкновенным ужом, 2 – вскрытие беременной самки обыкновенного ужа (12.11.2013 г.)



ТАБЛИЦА XXXII. 1 (фото Н.Г. Белко), 2 (фото В.С. Кудряшова) – обыкновенная медянка.

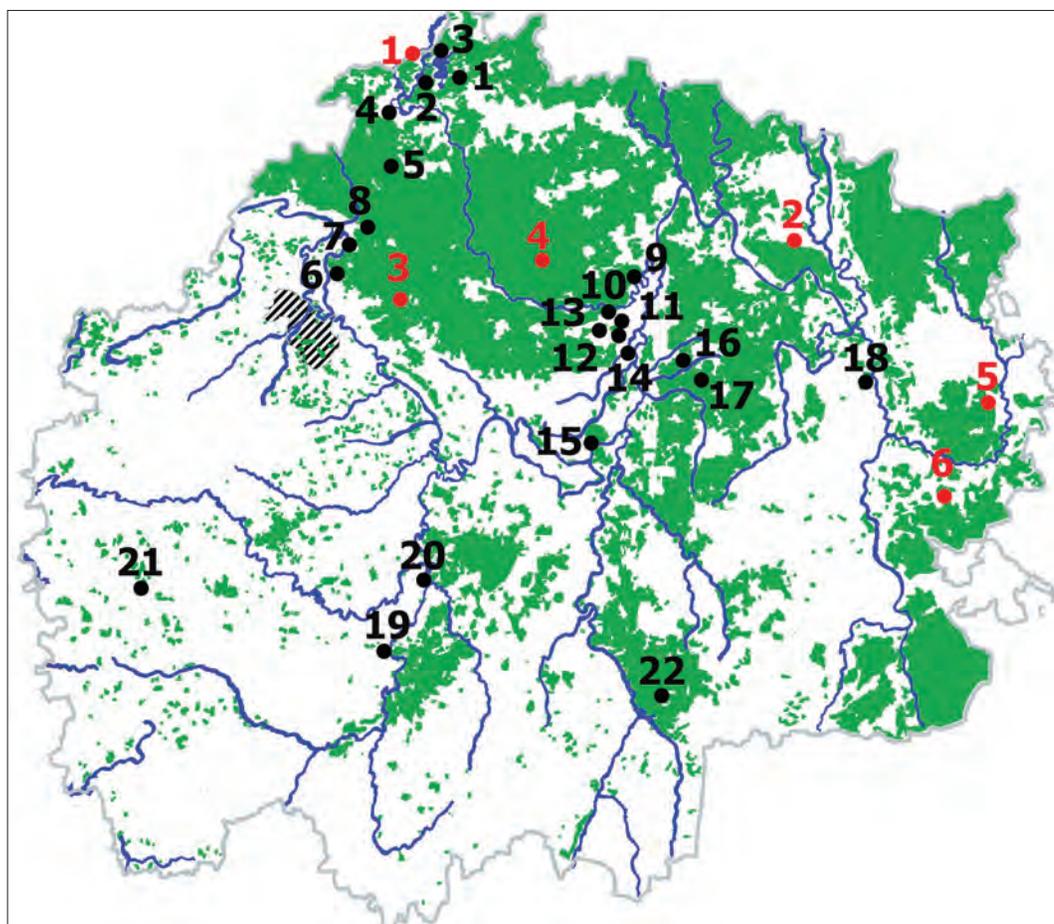


ТАБЛИЦА XXXIII. Распространение обыкновенной мядьянки (красный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н: 1 – оз. Сокоарево; Касимовский р-н – 2; Рязанский р-н – 3 – озёра Ласковское, Сегденское, Черненькое и Уржинское с прилегающей заболоченной территорией; Спасский р-н – 4 – Окский заповедник; Кадомский р-н – 5 – Кадомско-Мокшинский з-к; Сасовский р-н – 6.

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Природно-заповедный фонд Рязанской области, 2004, Красная книга, 2011.

Распространение обыкновенной гадюки (чёрный цвет) на территории Рязанской области: Клепиковский р-н: – 1 – оз. Великое, 2 – оз. Иванковское, 3 – с. Жабье, 4 – с. Ершово, 5 – НП «Мещёрский»; Рязанский р-н – 6 – пос. Солотча, 7 – п. Ласковский, 8 – с. Требухино; Спасский р-н – 9 – Окский заповедник, 10 – п. Брыкин Бор, 11 – д. Папушево, 12 – с. Лакаш, 13 – с. Орехово, 14 – с. Ижевское; Шиловский р-н – 15 – с. Юшта, 16 – с. Свинчус, 17 – оз. Лехина; Сасовский р-н – 18 – с. Шевали-Майданы; Кораблинский р-н – 19 – р. Ранова, 20 – с. Княжое; Пронский р-н – 21 – с. Октябрьское; Сараевский р-н – 22 – р/х «Пара».

При составлении рисунка помимо данных авторов использованы сведения из следующих работ: Лобов и др., 2011, неопуб. данные М.В. Дидорчук.



ТАБЛИЦА XXXIV. 1, 2 – разные цветовые морфы обыкновенной гадюки



ТАБЛИЦА XXXV. 1, 2 – разные цветовые морфы обыкновенной гадюки



ТАБЛИЦА XXXVI. 1, 2 – разные цветовые морфы обыкновенной гадюки



ТАБЛИЦА XXXVII. 1 – самка обыкновенной гадюки с эмбрионами, 2 – обыкновенная гадюка в месте зимовки, 14.04.12 г.



ТАБЛИЦА XXXVIII. 1 – развалины стекольного завода в пос. Брыкин Бор – место зимовки обыкновенного ужа, 2 – Большая Толпега – нерестовый водоём амфибий в пойме р. Ока.

1



2



ТАБЛИЦА XXXIX. 1 – пруд у дороги в рп. Чучково – биотоп краснобрюхой жерлянки и прудовой лягушки, 2 – заболоченный участок поймы р. Ока возле г. Спасска – нерестовый водоём краснобрюхой жерлянки, прудовой и озёрной лягушек.



ТАБЛИЦА XL. Авторы книги: 1 – Элина Владимировна Антонюк, 2 – Ираида Михайловна Панченко

В связи с особой уязвимостью краснокнижных видов животных требуется соблюдать рекомендации по их охране. В выявленных точках обитания редких видов амфибий и рептилий необходимо установить единый природоохранный режим. Запретить осушение водоёмов и изменение их естественного водного режима; выжигание любой растительности, устройство сельскохозяйственных палов, разведение костров в лесу в пожароопасный сезон; движение механизированного транспорта вне дорог общего пользования. Ограничить (либо обозначить информационными аншлагами) поток автотранспорта по дорогам общего пользования, совпадающим с миграционными путями амфибий и рептилий в весенне-осенний период. Проводить разъяснительную работу с местным населением о недопустимости нанесения ущерба охраняемым видам животных.

Большую обеспокоенность вызывает высокий уровень гибели пресмыкающихся на контролируемом участке автодороги, заключённом между террасным и пойменным участками р. Пра. Особому прессу подвергается популяция обыкновенного ужа. Так, во время осенних миграций 1996-1998 гг. было учтено более 1500 погибших особей (30 экземпляров за один учёт на однокилометровом участке автодороги). В настоящее время (2009-2013 гг.) число погибших ужей на данном участке снизилось в пять раз, что связано с сокращением общей численности вида в охранной зоне заповедника. Тем не менее, масштабы гибели рептилий шокируют – более полутора тысяч ужей и около ста особей прыткой ящерицы, обыкновенной гадюки и краснокнижной ломкой веретеницы за пять лет на участке дороги в 1 км. Возможным способом предотвращения массовой гибели животных могло бы стать установление предупреждающих дорожных знаков с изображением рептилий и (или) ограничение проезда автотранспорта в период их миграций. Но самой действенной мерой является строительство защитных сооружений вдоль участков трассы и установление специальных проходов для рептилий и амфибий под дорогой, как это сделано в Березинском заповеднике (Новицкий, Янчуревич, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Длительные наблюдения (1971-1999 гг.) за состоянием популяций амфибий в пойме Оки выявили резкое падение численности всех видов, кроме серой жабы, в середине 1990-х годов. Возобновление работ по учёту земноводных на данном участке в 2010-2013 гг. показало дальнейшее снижение количества особей в популяциях. Так, в 1990-е гг. наблюдали пятнадцатикратное снижение количества жерлянки в уловах канавками. К концу первого десятилетия XXI в. численность вида несколько возросла, но всё-таки не достигла уровня 1971-1980 гг. После засушливого лета 2010 г. вновь произошло резкое её сокращение. Численность вида на стационаре в настоящее время находится на очень низком уровне. Если в 70-80-е годы прошлого века в конце апреля – начале мая воздух буквально «гудел» от брачных песен жерлянки, то в последние годы можно услышать лишь одиночное «унканье».

Численность обыкновенной чесночницы неуклонно снижалась на протяжении трёх десятилетий. Абсолютные уловы сократились к 1995 г. в полтора, к 2010 г. – в восемь раз по сравнению с многолетней средней (1971-1980 гг.). В 2013 г. доля обыкновенной чесночницы существенно выросла, что в значительной степени связано с тем, что работа ловчих канавок совпала с миграцией вида к нерестовым водоёмам. Остромордая лягушка, составлявшая до трети от пойманных канавками амфибий в 70-80 гг. прошлого века, практически не встречается в последние годы.

Серая жаба, пик численности которой пришёлся на период 1991-1995 гг., за последние четыре года не отмечена ни разу ни по голосам, ни на нерестовых водоёмах, ни в уловах канавками. Сохранившаяся тенденция падения численности обыкновенного тритона привела к полному отсутствию вида в уловах 2010-2012 гг., и лишь единичная встреча годовика в 2013 г. указывает на сохранение вида на данном участке. Численность гребенчатого тритона в уловах канавками упала в 6.5 раз, прудовой лягушки – более чем в 20 раз.

Одной из причин, вызвавшей сокращение численности амфибий в пойме Оки, явилось изменение гидрологического режима реки. Большое влияние на природу восточной части заповедника оказывают весенние паводки, в некоторые годы заливающие всю пойму. В течение последних сорока лет наблюдается неуклонное снижение уровня полых вод на Оке (за исследуемый период он упал ровно на 1 м) (Онуфрениа, 2012б). В расположенные на изучаемом участке нерестовые водоёмы амфибий окская вода поступает по низинам в годы с высоким уровнем весеннего паводка. Продуктивность размножения земноводных зависит от уровня воды в этих водоёмах и длительности их существования. За период с 1970 по 1985 гг. окская вода достигала нерестовых водоёмов 9 раз (примерно раз в 2 года), а с 1986 по 2011 гг. – всего 5 раз, т.е. раз в 5 лет. В результате часть из них пересыхала ещё до метаморфоза амфибий. Соответственно, численность земноводных снизилась, в том числе из-за отсутствия пополнения популяций молодью. Так, недостаточность

наполнения водой нерестилищ в 2007-2009 гг. привела к тому, что в 2010 г. в уловах канавками отсутствовали молодые особи (как годовики, так и двухлетки) краснобрюхой жерлянки, чесночницы обыкновенной, остромордой лягушки. Хотя в прошлые годы значительную долю поголовья популяций этих видов составляли годовики и двухлетки (10.4%, 35.2% и 32.0% соответственно). В 2012-2013 гг. уровень весеннего паводка был очень высоким. Благоприятный гидрологический и температурный режим последних двух лет предполагает хотя бы небольшой подъём численности земноводных в будущем.

Батрахологические исследования на территории области до последнего времени носили фрагментарный характер. Экспедиционное обследование ряда районов области выявило многочисленные ранее не отмеченные места обитания ряда видов амфибий. Самым массовым и широко распространённым видом земноводных Рязанской области в настоящее время является озёрная лягушка. Многочисленные точки находок прудовой лягушки и её совместное обитание в большинстве биотопов с озёрной лягушкой предполагают присутствие в этих местах гибридной формы – съедобной лягушки. Однако для подтверждения этого факта необходимо проведение более глубоких исследований с использованием цитометрических и биохимических методов. Широкое распространение краснобрюхой жерлянки по территории области и высокая численность в ряде мест обитания, возможно, позволит в будущем исключить вид из списка краснокнижных, в котором он сейчас находится. Учитывая немногочисленность и скрытый образ жизни ряда видов земноводных – обыкновенного и гребенчатого тритонов, серой жабы, обыкновенной чесночницы – данные об их распространении по-прежнему весьма незначительны. Для полного выявления обитающих в конкретных местах амфибий необходимо проведение более длительных исследований в разные сроки их жизненного цикла, но в первую очередь в период репродуктивной активности видов.

Самым массовым и широко распространённым видом рептилий Рязанской области в настоящее время является прыткая ящерица. В Окском заповеднике и его охранной зоне численность вида по сравнению с 1990-ми гг. выросла в несколько раз. Повсеместные встречи в антропогенных ландшафтах связаны с тем, что прыткая ящерица становится синантропным видом, приспособленным к обитанию рядом с человеком. Является основным представителем класса, приуроченным к остепнённым районам, занимающим значительную часть территории области. Вторым по встречаемости видом пресмыкающихся в регионе является обыкновенный уж. Отмечена высокая численность вида в Окском заповеднике и его охранной зоне. Вместе с тем, прослеживается тенденция к некоторому снижению численности популяций вида по сравнению с 1996-1998 гг., особенно заметному по результатам учётов особей, погибших на автодорогах. Биотопическое размещение претерпело смещение вида к стациям, привязанным к водоёмам. Вероятной причиной этого послужили часто отмечающиеся в последнее десятилетие летне-осенние засухи.

Встречи ломкой веретеницы носят в регионе единичный характер. Однако

к настоящему времени отмечен ряд находок представителей вида во всех орographicеских районах области. Возрастание в последние годы числа встреч веретеницы в Окском заповеднике позволяет констатировать устойчивое состояние популяции. Живородящая ящерица и обыкновенная гадюка – обычные виды рептилий в регионе. Живородящая ящерица зачастую сосуществует с прыткой – обычно в пограничных зонах между разными биотопами, в которых прыткая ящерица выбирает более сухие, а живородящая – более влажные участки. За последние десятилетия произошло сокращение, а на некоторых маршрутах исчезновение встреч живородящей ящерицы в Окском заповеднике. Возможно, как и в случае с ужом, это вызвано частыми засухами и смещением вида к стациям, связанным с водоёмами. Обыкновенная гадюка немногочисленна, но встречаются локальные участки с высокой численностью. В целом, численность в местах постоянных наблюдений не изменилась. Самый редкий вид герпетофауны Рязанской области – обыкновенная медянка. В региональной Красной Книге отнесена к 1-й категории, как вид, находящийся под угрозой исчезновения и распространённый спорадически. Отмечена в пяти районах области. Постоянные встречи обыкновенной медянки регистрируют только в западной части Окского заповедника на материковой террасе в районе еловых и дубравных лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамова О.С., Булахов В.Л., Бобылев Ю.П. 1977. Характеристика плодovitости полуводных амфибий лесных биоценозов Присамарья // *Вопр. степного лесоведения и охраны природы*. Вып. 7. Днепропетровск: 116-126.

Аврамова О.С., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф. 1976. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья // *Вопр. степного лесоведения и охраны природы*. Вып. 6. Днепропетровск: 173-181.

Аль-Завахра Х.А. 1992. Змеи Татарстана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань: 1-18.

Аль-Завахра Х.А. 1997. К систематике ужа обыкновенного // *Чтения памяти В.А. Попова*. Казань: 20-24.

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: 1-576.

Андрианова Н.С. 1970. Экология насекомых. М.: 1-160.

Андриевский И.В., Базанова Е.Е. 1976. Изучение структуры популяций бурых лягушек // *Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в ВУЗе и школе*. Пермь: 178-179.

Антонюк Э.В. 2011а. Гибель пресмыкающихся под колесами автотранспорта в охранной зоне Окского заповедника // *Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Мат. 4-й Международн. науч.-практ. конф.* М.: 16-18.

Антонюк Э.В. 2011б. Долговременный мониторинг численности земноводных в пойме р. Оки (Окский заповедник) // *Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Мат. 4-й Международн. науч.-практ. конф.* М.: 13-15.

Антонюк Э.В. 2012а. Динамика численности амфибий и рептилий юго-востока Мещеры в зависимости от состояния поймы реки Оки // *Структурно-функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки: Мат. 12-й Международн. науч.-практ. экол. конф.* Белгород: 10-11.

Антонюк Э.В. 2012б. К герпетофауне юго-восточной Мещеры. Обыкновенный уж (*Natrix natrix* L., 1758) // *Вопр. герпетологии: Мат. 5-го съезда Герп. об-ва им. А.М. Никольского*. Минск: 24-27.

Антонюк Э.В. 2012в. Краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina*, Linnaeus, 1761) в Рязанской области // *Экология, эволюция и систематика животных: Мат. Международн. науч.-практ. конф.* Рязань: 183-184.

Антонюк Э.В. 2013а. К вопросу о северной границе распространения обыкновенной медянки в восточной части ее ареала // *Вестн. Тамбовского ун-та. Серия: Ест. и техн. науки*. Т. 18. Вып. 6: 2972-2974.

Антонюк Э.В. 2013б. Гибель обыкновенной гадюки в охранной зоне Окского заповедника // *Сохранение биоразнообразия животных и охотничье хозяйство России: Мат. 5-й Международн. науч.-практ. конф.* М.: 12-14.

Ануфриев В.М., Бобрецов А.В. 1996. Фауна европейского Северо-Востока России. Амфибии и рептилии. Т. 4. СПб.: 1-130.

Апостолов Л.Г., Бобылев Ю.П., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф. 1977. Энергетическая оценка трофических связей бесхвостых амфибий в биогеоценозах

степного Приднепровья // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 15-16.

Бабушкин Г. М. 1995. Амфибии. Животный мир Рязанской области. Рязань: 1-20.

Бабушкин Г.М., Бабушкина Т.Г. 2004. Животный мир Рязанской области. Рязань: 1- 286.

Бабушкин Г.М., Чельцов Н.В. 2011. Позвоночные животные Рязанского района Рязанской области // Поведение, экология и эволюция животных. Т. 2. Рязань: 9-41.

Бакиев А.Г. 2007. Змеи Волжского бассейна в питании позвоночных животных // Совр. герпетология. Т. 7. Вып. 1-2: 124-132.

Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: 1-192.

Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В. 2009. Змеи Самарской области. Тольятти: 1-170.

Банников А.Г. 1940. Экологические условия зимовок травяной лягушки *Rana temporaria* L. в Московской области // Сб. научн. студенч. работ. М.: 16.

Банников А.Г. 1943. Экологические условия активности бесхвостых амфибий как фактор, ограничивающий ареал вида // Зоол. журнал. Т. 22. № 6: 124-129.

Банников А.Г. 1948. О колебаниях численности бесхвостых амфибий // Докл. АН СССР. Т. 61. № 1: 131-134.

Банников А.Г. 1950. Возрастной состав популяции и его динамика у *Bombina bombina* L. // Докл. АН СССР. Т. 70. № 1: 17-23.

Банников А.Г. 1957. Об особенностях в сроках размножения и развития бесхвостых земноводных различных биологических групп // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. Т. 65: 66-71.

Банников А.Г., Белова З.В. 1956. Материалы к изучению земноводных и пресмыкающихся Беловежской Пуши // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. Т. 61: 325-402.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: 1-414.

Банников А.Г., Денисова М.Н. 1956. Очерки по биологии земноводных. М.: 1-168.

Басарукин А.М, Неверова Т.Н. 1977. О размножении *Bufo bufo* L. на юге Сахалина // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 25-26.

Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. 1979. К биологии остромордой лягушки, обитающей в Якутии // Экология. № 5: 92-95.

Белова З.В. 1978. Некоторые вопросы биологии амфибий и рептилий Дарвинского заповедника // Охрана и рациональное использование рептилий. М.: 26-37.

Белова В.Т., Костенко В.А. 1976. Некоторые данные по биологии бесхвостых амфибий на юге Приморья // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов. Хабаровск: 58-60.

Бобров В.В., Варшавский А.А. 2007. Разнообразие пресмыкающихся фауны России // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. научн. трудов. Вып. 10. Тольятти: 15-20.

Божанский А.Т. 1985. Использование климаграмм в герпетологических исследова-

дованиях на примере обыкновенной гадюки // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: 32-33.

Боркин Л.Я. 1977. Анализ внутривидового полиморфизма по признаку «striata» и его корреляция с размерными признаками у остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 74: 17-23.

Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д. 1979. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 89: 18-54.

Буланова-Захваткина Е.М. 1967. Панцирные клещи-орибатиды. М.: 1-255.

Булахов В.Л. 1975. Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические и биогеоценотические свойства почв лесных биогеоценозов // Копытные фауны СССР. М.: 159-161.

Бурский О.В., Вахрушев А.А., Цыбулин С.М. 1977. Земноводные Приенисейской южной тайги // Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР. № 31: 293-300.

Веденяпин Г.В. 1967. Общая методика экспериментального исследования и обработки опытных данных. М.: 1-159.

Винберг Г.Г. 1974. Количественное изучение трофических взаимоотношений видов в экосистеме // Тез. Всесоюз. совещ. по пробл. «Вид и его продуктивность в ареале». Л.: 49-62.

Воронов А.Г. 1974. Определение биомассы вида наземных позвоночных в пределах ареала // Тез. Всесоюз. совещ. по пробл. «Вид и его продуктивность в ареале». Л.: 63-66.

Воронов А.Г., Болотников А.М. 1970. О травяной и остромордой лягушках Камского Приуралья // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Вып. 2. Свердловск: 72-73.

Воронцов А.И., Мозолевская Е.Г. 1978. Практикум по лесной энтомологии. М.: 1-294.

Второв П.П. 1973. Пути познания места амфибий и рептилий в потоке энергии экосистем // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: 53-55.

Второв П.П. 1980. Подходы и методы современной синтетической биогеографии // Современные проблемы зоогеографии. М.: 31-60.

Второв П.П., Перешкольник С.Л. 1973. К методике изучения пищевых связей животных // Структура и динамика компонентов природы Тянь-Шаня. Фрунзе: 32-40.

Гайжаускене И.И. 1973. Роль земноводных в истреблении вредителей сельского и лесного хозяйства в Литовской ССР // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: 57-58.

Ганшук С.В., Данилина О.А., Литвинов Н.А. 2001. К биологии и морфологии пресмыкающихся в Камском Предуралье // Вопр. герпетологии: Мат. 1-го съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. Пущино – М.: 64-67.

Гаранин В.И. 1961. К экологии остромордой лягушки // Изв. Казанского филиала АН СССР. Серия биол. и с.-х. наук. № 1. Казань: 196-199.

Гаранин В.И. 1964. Материалы по распространению и численности амфибий Волжско-Камского края // Животный мир. М.: 127-133.

Гаранин В.И. 1968. Некоторые закономерности экологической дифференциации земноводных и пресмыкающихся востока Европы // Природн. ресурсы Волжско-Камского края. Вып. 2. Казань: 113-120.

Гаранин В.И. 1969. Продолжительность жизни амфибий в природе // Природа. № 10: 11-16.

Гаранин В.И. 1970а. О значении амфибий и рептилий в биогеоценозах // Средообразующая деятельность животных. М.: 19-20.

Гаранин В.И. 1970б. О некоторых аспектах изучения популяций амфибий // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Вып. 2. Свердловск: 73-75.

Гаранин В.И. 1971а. К вопросу о динамике численности земноводных и пресмыкающихся // Природн. ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 3. Казань: 79-83.

Гаранин В.И. 1971б. К экологии краснобрюхой жерлянки // Природн. ресурсы Волжско-Камского края. Вып. 3. Казань: 94-104.

Гаранин В.И. 1976. Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природн. ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 4. Казань: 86-111.

Гаранин В.И. 1977а. К изучению миграций амфибий // Герпетол. сб. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 74. Л.: 39-49.

Гаранин В.И. 1977б. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 63-64.

Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: 1-174.

Гаранин В.И. 1988. Пресмыкающиеся // Животн. мир Татари. Позвоночные. Изд. 3. Казань: 63-69.

Гаранин В.И., Попов В.А. 1977. К методике количественного учета земноводных // Охрана природы и биогеоценология. Казань: 53-69.

Гаранин В.И., Ушаков В.А. 1979. Экологические аспекты суточной деятельности некоторых амфибий // Герпетология. Краснодар: 3-9.

Гассо В.Я. 2011. Характеристика популяцій звичайного ужа лісових біогеоценозів Присамар'я // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Біологія. Екологія. Вып. 19. Т. 2: 136-142.

Глазов М.В. 1975. О роли остромордых лягушек в регулировании численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 80 (6): 59-66.

Голубев Н.С., Хозацкий Л.И. 1979. Термотактический оптимум травяной лягушки // Герпетология. Краснодар: 36-43.

Гончаренко А.Е. 1979. Зависимость размеров некоторых земноводных от их возраста // Вестн. зоологии. № 4: 46-50.

Гончаренко А.Е. 1980. Закономерности размножения лягушки остромордой *Rana arvalis* Nilss. в условиях бассейна р. Южный Буг // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс: 65-66.

Гончаренко А.Е., Коваль Н.Ф., Ткаченко А.К. 1978. Материалы по экологии жерлянки краснобрюхой *Bombina bombina* L. в условиях средней части бассейна р. Южный Буг // Вестн. зоологии. № 4: 46-50.

Гончаров А.Г. 2012. К морфологии и экологии ломкой веретеницы *Angius fragilis*

в Тамбовской области // Вопр. герпетологии: Мат. 5-го съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. Минск: 59-63.

Гущина Е.Г., Приклонский С.Г., Тихомиров В.Н., Шапошников Л.В. 1981. Охрана животных и растений Рязанской области. Рязань: 1-112.

Дажо Р. 1975. Основы экологии. М.: 1-415.

Даревский И. С. 1985. Семейство Ужеобразные змеи Colubridae // Жизнь животных. Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся. Изд. 2. М.: 280-311.

Дидорчук М.В., Панченко И.М., Антонюк Э.В. 2005. Многолетние изменения видового состава и численности амфибий и мелких млекопитающих на модельном участке надпойменной террасы реки Пры // Роль заповедников лесной зоны в сохр. и изуч. биологич. разнообразия европейской части России. Тр. Окского заповедника. Вып. 24. Рязань: 135-155.

Динесман Л.Г. 1950. Роль паводка в экологии амфибий и рептилий дельты Волги // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 55 (5): 53-58.

Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. 1952. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: 329-341.

Дробенков С.М. 2005. Величина пищевого рациона и сезонная динамика трофической активности гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 8. Тольятти: 18-25.

Дунаев Е.А. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М.: 1-84.

Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М.: 1-320.

Елисеева В.И. 1966. Фауна низших наземных позвоночных Центрально-Черноземного заповедника // Тр. Центр.-Черн. зап-ка им. проф. В.В. Алехина. Вып. 10: 83-87.

Жаркова В.К. 1967. К экологии ящериц в Рязанской области // Мат. 3-й конф. зоол. пединститутов. Волгоград: 33-37.

Жаркова В.К. 1969. О выборе пищевых объектов прыткой ящерицей // Тр. МОИП. Т. 3: 21-28.

Жаркова В.К. 1971. Специфика лесной и лесостепной популяций прыткой ящерицы в Рязанской области // Уч. зап. Т. 105. Зоология. Рязань: 152-157.

Жаркова В.К. 1973. Возрастные группы прыткой ящерицы в Рязанской области // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 3-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 81-82.

Животный мир Рязанской области. 1972. Под ред. проф. Л.В. Шапошникова. Рязань: 1-192.

Жукова Т.И. 1976. Сезонные изменения в питании озерной лягушки // Герпетология. Научн. тр. Кубанского гос. ун-та. Вып. 218: 63-73.

Жукова Т.И., Пескова Т.Ю. 2007. Гибель земноводных на автодороге в пригороде г. Краснодар // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Мат. 4-й Междунар. научн. конф. Днепропетровск: 364-366.

Журавчак Р. О. 2009. О значении учетов погибших беспозвоночных на автодорогах // Экология, эволюция и систематика животных: Мат. Всерос. науч.-практ. конф. с международн. участием. Рязань: 363-364.

Заброда С.Н., Ильенко Е.П. 1981. Особенности размножения и личиночного

развития обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* Laur. из украинского Полесья // Вестн. зоологии. № 4: 66-71.

Залежский Г.В. 1938. К динамике численности некоторых видов амфибий // Сб. работ научн. студ. кружков МГУ. Вып. 2, 3. Биология. М.: 3-28.

Золотаренко Г.С., Соусь С.М. 1976. Кормовые связи и эндопаразиты остромордой лягушки *Rana terrestris* Andrз. в Северной Кулунде // Охрана и преобразование природной лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: 242-254.

Иванова Н.Л. 1972. О росте и развитии личинок обыкновенной чесночницы в экспериментальных условиях // Экология. № 4: 106.

Ивантер Э.В. 1968. Материалы по экологии травяной лягушки на Севере // Тр. заповедника «Кивач». Вып. 1: 136-145.

Ивантер Э.В. 1975. Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск: 1-96.

Иванчев В.П. 2000. Аномалия хвоста у живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* // Современ. состоян. прир. компл. и объект. Окского зап-ка и некот. район. Европ. части России. Тр. Окского заповедника. Вып. 20. Рязань: 371.

Иванчев В.П., Котюков Ю.В. 1998. Численность, распространение и некоторые вопросы биологии серого сорокопута в юго-восточной Мещере // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. М.: 194-201.

Иванчев В.П., Дидорчук М.В., Иванчева Е.Ю., Котюков Ю.В., Лавровский В.В., Онуфрениа М.В., Уваров Н.В. 2005. Эколого-фаунистический очерк позвоночных животных Куршинского, Комсомольского и Чарусского лесничеств Окского заповедника и прилежащих окрестностей // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России. Тр. Окского заповедника. Вып. 24. Рязань: 53-91.

Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология рыб. М.: 1-252.

Иноземцев А.А. 1969. Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмосковья // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 11. М.: 1687-1694.

Иноземцев А.А., Ежова С.А., Перешкольник С.Л., Френкина Г.И. 1980. Оценка интегрального воздействия насекомоядных птиц на беспозвоночных в дубово-грабовом лесу // Экология. № 1: 65-75.

Искакова К. 1959. Земноводные Казахстана. Алма-Ата: 1-92.

Ищенко В.Г. 1969. Изменение частоты доминантности гена *striata* при изменении возрастной структуры популяции остромордой лягушки // Мат. отчетной сессии лаб. популяционной экологии животных. Вып. 3. Свердловск (УФАН СССР): 1-75.

Ищенко В.Г. 1977. Продуктивность популяций бесхвостых амфибий как функция структуры популяции // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 101-103.

Ищенко В.Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: 1-148.

Ищенко В.Г. 1979. Структура и численность популяции остромордой лягушки в подзоне предлесостепных лесов Зауралья // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: 39-46.

Ищенко В.Г., Молов Ж.Н. 1979. Пространственная структура и продуктивность популяции малоазиатской лягушки *Rana macrosnemis* Blgr. // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: 61-74.

Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. 1974. Об экологических отличиях отдельных генотипов в популяции остромордой лягушки // Экология. № 4: 93-95.

Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. 1975. Экологическая регуляция генетического состава популяции малоазиатской лягушки *Rana macrocnemis* Blgr. // Экология. № 2: 54-64.

Ищенко В.Г., Щупак Е.Л. 1979. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. // Тр. Ин-та экол. раст. и жив. УНЦ АН СССР. № 126: 49-60.

Кадастр позвоночных животных национального парка «Мещерский» / Под ред. С.И. Ананьевой. 2009. Рязань: 1-100.

Калецкая М.Л. 1953. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. Ч. 1. М.: 171-186.

Карпович В.Н., Соловьева-Волынская Т.Н., Шехт И.Н. 1958. К экологии болотных крачек поймы среднего течения реки Оки // Тр. Окского заповедника. Вып. 2. М.: 78-101.

Клевезаль Г.А. 1973. Рост наземных позвоночных // Зоология позвоночных. Т. 4. Рост животных. М.: 116-185.

Клейненберг С.Е., Смирин Э.М. 1969. К методике определения возраста амфибий // Зоол. журн. 48. № 7: 1090-1094.

Климов С.Н., Климова Н.И., Александров В.Н. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Липецкой области. Липецк: 1-82.

Колюшев И.И. 1956. Материалы по амфибиям Закарпатской области // Науч. зап. Ужгородского гос. ун-та. Т. 16: 55-65.

Константинова Н.Ф. 1977. О роли чесночницы обыкновенной в лесных биогеоценозах степного Причерноморья // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 113-114.

Копейн К.И. 1970. Популяция бесхвостых амфибий северной лесостепи // Оптимальн. плотность и оптимальн. структура популяций животн. Вып. 2. Свердловск: 77-80.

Копейн К.И., Шукаєва Л.М. 1968. Методика визначення віку амфібій // Тези доп. та пов. домл. на звітний наук. конф. каф. інституту за 1968 рік. Бердичів: 26.

Корнеева Л.Г., Яценко В.Н. 1990. Популяционные особенности прыткой ящерицы в Тамбовской области // Мат. Всесоюзн. науч.-метод. совещания зоологов педвузов. Ч. 2. Махачкала: 117-118.

Королькова Г.Е. 1966. Закономерности распределения животных в дубравах Теллермановского леса // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: 113-115.

Коросов А.В. 2010. Экология обыкновенной гадюки на Севере. Петрозаводск: 1-261.

Котенко Т.И. 1977. Герпетофауна Черноморского бассейна // Вестн. зоологии. № 2: 55-56.

Котляревская В.А. 1976. Земноводные и пресмыкающиеся Кулундинской степи // Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР. Т. 21: 229-241.

Котова Е. 1975. Экология барсука в Окском государственном заповеднике. Курсовая работа. Горький: 1-41.

Красавцев Б.А. 1935. О питании травяной лягушки *Rana temporaria* L. // Зоол. журн. Т. 14. № 3: 594-600.

Красавцев Б.А. 1938. К биологии краснобрюхой жерлянки // Природа. № 5: 21-23.

Красавцев Б.А. 1939а. К биологии обыкновенной чесночницы // Природа. № 7: 31.

Красавцев Б.А. 1939б. Материалы по экологии остромордой лягушки // Вопр. экологии и биоценологии. Т. 4: 253-268.

Красная книга Рязанской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. (Под ред. В.П. Иванчева). 2001. Рязань: 1-312.

Красная книга Рязанской области. (Под ред. В.П. Иванчева, М.В. Казаковой). 2011. Рязань: 1-626.

Кривошеев В.Г., Опенко З.М., Шабанова Е.В. 1960. Материалы по биологии травяной и остромордой лягушек // Зоол. журн. Т. 39. № 8. М.: 1201-1208.

Кривцов В.А., Ананьева С.И., Бабушкин Г.М., Водорезов А.В., Давыдова И.Ю., и др. 2008. Природа Рязанской области. Рязань: 1-407.

Кубанцев Б.С., Жукова Т.И., Никифорова Т.Н. 1979. Биология размножения озерной лягушки и зеленой жабы на Северном Кавказе // Герпетология. Краснодар: 19-36.

Кудрявцев С. А., Фролов В. Е., Королев А. В. 1991. Террариум и его обитатели. М.: 1-350.

Кузнецов Б.А. 1974. Определитель позвоночных животных фауны СССР. Ч. 1. Круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся. М.: 1-190.

Кузнецов В.Е. 1973. Суточные биологические ритмы у некоторых лягушек в связи с экзогенными и эндогенными факторами, детерминирующими их // Вестн. МГУ. Биол., почвовед. № 6: 14-17.

Кузнецов В.Е., Чугунов Ю.Д., Бродский В.Я. 1972. Суточные ритмы локомоторной и митотической активности травяных лягушек в природных условиях // Экология. № 1: 16-23.

Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: 1-298.

Кузьмин С.Л., Семенов Д.В. 2006. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: 1-139.

Лада Г.А. 2003. Отчет о работе в Окском заповеднике. Рукопись. 1 с.

Левицкий С.С. 1960. Список высших растений Окского государственного заповедника // Тр. Окского заповедника. Вып. 3. Вологда: 201-245.

Леденцов А.В. 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.). Свердловск: 1-23.

Леонтьева О.А., Глазов М.В. 1977. Об экологии бурых лягушек на верховых болотах Новгородской области // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 132-133.

Летопись природы Окского заповедника. 1996. Рукопись. Т. 48. Окский заповедник. 180 с.

Летопись природы Окского заповедника. 1997. Рукопись. Т. 49. Окский заповедник. 194 с.

Летопись природы Окского заповедника. 1998. Рукопись. Т. 50. Окский заповедник. 148 с.

Летопись природы Окского заповедника. 1999. Рукопись. Т. 51. Окский заповедник. 176 с.

Летопись природы Окского заповедника. 2000. Рукопись. Т. 52. Окский заповедник. 182 с.

Летопись природы Окского заповедника. 2001. Рукопись. Т. 52. Окский заповедник. 156 с.

Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Фиолина Е.А., Ананьева С.И., Золотов Г.В., и др. 2011. Фауна позвоночных животных проектируемого природного парка «Солотчинский» // Поведение, экология и эволюция животных. Т. 2. Рязань: 158-184.

Ляпков С.М., Волонцевич Р.В. 2013. Внутрипопуляционная изменчивость и половые различия возрастного состава и длины тела остромордой лягушки популяции Брянского леса // Вестн. Тамбовского ун-та. Серия: Ест. и техн. науки. Т. 18. Вып. 6: 3038-3041.

Ляпков С.М., Корнилова М.В. 2007. Географическая изменчивость репродуктивных стратегий и половых различий по возрастному составу и темпам роста у *Rana temporaria* и *R. arvalis* // Науковий вісник Ужгородського університету. Сер. Біологія. Вып. 21: 63-67.

Ляпков С.М., Северцов А.С. 1981. Механизм сосуществования двух видов дальневосточных Anura // Зоол. журн. Т. 60. № 3: 398-409.

Макфедьен Э. 1965. Экология животных. М.: 1-375.

Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: 1-304.

Маркузе В.К. 1964. Озерная лягушка и ее значение в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги // Зоол. журн. Т. 43. № 10: 15-23.

Матковский А.В. 2012. Экология амфибий северной тайги Западной Сибири. Омск: 1-22.

Мина М.В. 1973. Рост рыб // Зоол. позв. Рост животных. Т. 4. ВНИИТИ: 68-115.

Мина М.В. 1974. Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки *Rana temporaria* L. в одном из малых водоемов Московской области // Зоол. журн. Т. 53. № 12: 1826-1833.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: 1-296.

Никитенко М.Ф. 1959. Земноводные Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. Черновцы: 160-205.

Николаева А.М., Дидорчук М.В. 2008. Предварительные результаты экспедиционного обследования фауны юга Рязанской области и сопредельных территорий (беспозвоночные, мелкие млекопитающие, пресмыкающиеся) // Экол.-фаунист. иссл. в Центр. Черноземье и сопредельных территориях: Мат. 3-й регион. конф. зоол. Липецк: 86-88.

Новиков Г.А. 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: 1-504.

Новицкий Р.В., Янчуревич О.В. 2012. Михаил Михайлович Пикулик – основатель герпетологической школы Беларуси // Вопр. герпетологии: Мат. 5-го съезда Герп. об-ва им. А.М. Никольского. Минск: 210-213.

Онуфрения М.В. 2012а. Метеорологическая характеристика фенологических сезонов и периодов года в Окском заповеднике // Тр. Окского заповедника. Вып. 27. Рязань: 421-445.

Онуфрения М.В. 2012б. Гидрологический режим водоемов Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. Вып. 27. Рязань: 392-420.

Орлова В.Ф., Семенов Д.В. 1999. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: 1-477.

Панченко И.М. 1973. Возрастной состав брачных пар остромордой лягушки // Экология. № 1: 99-100.

Панченко И.М. 1977. Результаты мечения земноводных в Окском заповеднике // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: 165-167.

Панченко И.М. 1979. Фактор, определяющий северную границу распространения краснобрюхой жерлянки // Тез. докл. 7-й Всесоюз. зоогеогр. конф. М.: 299-300.

Панченко И.М. 1980. Эффективность размножения остромордой лягушки юго-востока Мещеры // Экология. № 6: 95-98.

Панченко И.М. 1984. Земноводные Окского заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ВНИИ охр. природы МСХ СССР. Спасск: 1-24.

Панченко И.М. 1990. Материалы к изучению остромордой лягушки поймы Оки в районе Окского заповедника // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника / Тр. Окского заповедника. Вып. 16. М.: 183-197.

Панченко И.М. 1992. Земноводные // Позвоночные животные Окского заповедника / Флора и фауна заповедников СССР. М.: 11-13.

Панченко И.М. 1997. К фауне земноводных Окского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природ. комплексов и объектов: Мат. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Воронежского зап.-ка. Воронеж: 102-103.

Пескова Т.М., Желев Ж.М. 2010. Размеры краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) у южной границы ареала вида // Поволжский экол. журнал. № 4: 447-751.

Пестов М.В., Маннапова Е.И., Ушаков В.А., Катунов Д.П., Бакка С.В., Лебединский А.А., Турутина Л.В. 2001. Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру. Н. Новгород: 1-178.

Пикулик М.М. 1976а. О влиянии условий существования личинок на их рост, развитие и генетический состав сеголеток // Докл. АН СССР. Т. 228. № 3: 756-759.

Пикулик М.М. 1976б. Скорость роста и развития личинок *Rana esculenta* и *R. arvalis* при совместном обитании с личинками *R. temporaria* // Докл. АН СССР. Т. 20. № 11: 1048-1050.

Пикулик М.М. 1977а. Экспериментальное изучение роста и развития личинок *Rana temporaria* в природных условиях // Экология. № 3: 98-101.

Пикулик М.М. 1977б. Экспериментальное изучение роста и развития личинок бесхвостых амфибий в природных условиях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: 1-20.

Пикулик М.М. 1978а. О некоторых морфологических особенностях сеголеток бесхвостых амфибий в зависимости от плотности развития личинок // Вопр. естествознания. Минск: 55-58.

Пикулик М.М. 1978б. Экспериментальное изучение изменчивости генетиче-

ского состава сеголеток земноводных // Физиол. и популяц. экол. животных. Саратов. № 5/7: 85-89.

Пикулик М.М. 1981. Знакомые незнакомцы. Минск: 1-144.

Пикулик М.М., Бахарев В.А., Косов С.В. 1988. Пресмыкающиеся Белоруссии. Минск: 1-166.

Писанец Е.М. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: 1-312.

Павильщиков Н.Н. 1957. Определитель насекомых. М.: 1-548.

Плешанов А.С. 1965. Истребление вредных и полезных насекомых в Прибайкалье // Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Вып. 2. Новосибирск: 94-97.

Полушина Н.А., Кушнірук В.О. 1962. Матеріали до батрахофауны Львівської області // Вісн. Львівськ. ун-ту. Сер. біол. № 1: 127-141.

Пономарев А.В. 1976. О видовом составе земноводных Курганской области // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в ВУЗе и школе. Пермь: 314.

Попа Л.Л., Тофан В.Е. 1982. Земноводные и пресмыкающиеся Молдавии – справочник-определитель. Кишинев: 1-104.

Попов В.А., Попов В.К., Приезжев Г.П. 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казанск. филиала АН СССР. Серия биол. н. 3. Казань: 7-218.

Попова Д.И., Чурносос Е.В. 1976. Суточные циклы бодрствования и покоя у лягушки *Rana temporaria* // Журн. эвол. биохим. и физиол. Т. 12. № 2: 199-201.

Правдин И.Ф. 1965. Руководство по изучению рыб. М.: 1-376.

Приклонский С.Г. 1955. Хищные птицы Окского заповедника. Дипл. работа. Горький: 1-128.

Приклонский С.Г. 1958. Материал по экологии серого аиста в Окском заповеднике // Тр. Окского заповедника. Вып. 2. М.: 102-115.

Приклонский С.Г. 1960а. О питании большого коршуна в устье р. Белой // Орнитология. Вып. 3. М.: 174-179.

Приклонский С.Г. 1960б. Численность и питание дневных хищных птиц в Окском заповеднике // Тр. пробл. и тематич. совещаний ЗИН АН СССР. Вып. 9. М.-Л.: 216-222.

Приклонский С.Г., Иванчев В.П. 1992. Пресмыкающиеся // Позвоночные животные Окского заповедника / Флора и фауна заповедников СССР. М.: 13-15.

Приклонский С.Г., Панченко И.М., Онуфрения М.В. 1997. К фауне пресмыкающихся Окского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов: Мат. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Воронежского зап.-ка. Воронеж: 103-104.

Приклонский С.Г., Самарина Б.Ф. 1985. Некоторые параметры популяции обыкновенного ужа в средней полосе // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф.. Л.: 171.

Природно-заповедный фонд Рязанской области. 2004. Составители М.В. Казакова, Н.А. Соболев. Рязань: 1-420.

Проект организации и развития лесного хозяйства Окского государственного биосферного заповедника. 1993. Воронеж: 1-184.

- Прыткая ящерица. 1976.** М.: 1-374.
- Птушенко Е.С. 1934.** Наземные позвоночные Курского края // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 43. № 1: 35-51.
- Птушенко Е.С. 1946.** Материалы к познанию фауны земноводных и пресмыкающихся Окского заповедника // Рукопись № 54 в библиотеке ОГЗ: 1-30.
- Птушенко Е.С. 1947.** Экологический очерк земноводных, пресмыкающихся и птиц // Рукопись № 42 в библиотеке ОГЗ: 1-71.
- Пястолова О.А., Иванова Н.Л. 1979а.** Влияние фенологии размножения на скорость роста и развития *Rana arvalis* в эксперименте // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. УНЦ АН СССР. № 126: 101-109.
- Пястолова О.А., Иванова Н.Л., 1979б.** Постметаморфический рост земноводных // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. УНЦ АН СССР, № 126: 88-100.
- Радецкий В.Р. 1978.** Сезонные и географические изменения рациона большого подорлика в некоторых частях его гнездового ареала // Тр. Окского заповедника. Вып. 14. Рязань: 123-129.
- Растяпин И.Т. 1975.** Лягушка заглатывает мышь // Природа. № 12: 125.
- Ремінний В.Ю. 2007.** Вікова структура репродуктивної частини популяції озерних жаб *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Ranidae) // Збірник праць Зоологічного музею. № 39: 63-68.
- Рихтер А.А. 1950.** Наставление по сбору насекомых. М.-Л.: 1-36.
- Роус С., Роус Д. 1964.** Выделение головастиками веществ, задерживающих их рост // Механизмы биологической конкуренции. М.: 263-276.
- Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. 1989.** Киев: 1-172.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К. 2003.** Распространение, морфологическая характеристика и питание краснобрюхой жерлянки в Мордовии // Третья конф. герпетологов Поволжья: Мат. регион. конф. Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти: 75-77.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К. 2006.** Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: 1-160.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К. 2008.** О распространении прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) в бассейне Волги и Дона // Вестн. Мордовского ун-та. Серия «Биол. науки». № 2. Саранск: 140-143.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К., Лобачев Е.А. 2003.** Распространение и морфометрическая характеристика обыкновенного ужа из Мордовии // Змеи Восточной Европы: Мат. междунаrodn. конф. Тольятти: 70-72.
- Рыжов М.К. 2006.** Питание обыкновенного ужа в условиях Республики Мордовии // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сб. науч. трудов. Вып. 9. Тольятти: 164-166.
- Рябов С. А. 2004.** К вопросу об экологии рептилий Тульской области // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Сб. науч. трудов. Вып. 2. Тула: 58-69.
- Самарина Б.Ф. 1970.** Материалы по экологии ужа обыкновенного в Окском заповеднике // Экология. № 3: 89-90.
- Самарина Б.Ф. 1975.** Прижизненное определение пола у обыкновенного ужа // Экология. № 4: 104-105.

Самарина Б.Ф., Приклонский С.Г. 1990. К экологии ужа обыкновенного в Окском заповеднике // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника / Тр. Окского заповедника. Вып. 16. М.: 197-210.

Северцов А.С., Сурова Г.С. 1979. Гибель личинок травяной лягушки *Rana temporaria* и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. Т. 58. № 3: 393-404.

Северцов Н.А. 1950. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М.: 1-308.

Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2010. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике // Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: 1-112.

Смирна Э.М. 1972. Годовые слои в костях травяной лягушки *Rana temporaria* // Зоол. журн. Т. 51. № 10: 1529-1534.

Смирна Э.М. 1973. Определение возраста бесхвостых амфибий // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 3-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 165-166.

Смирна Э.М. 1974. О слоистой структуре некоторых костей серой жабы в связи с возможностью определения возраста // Тр. Мордовского гос. зап-ка. Вып. 6: 93-103.

Смирна Э.М. 1976. Особенности структуры костной ткани амфибий и рептилий и проблема определения их возраста / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-24.

Смирна Э.М. 1977. Определение возраста хвостатых амфибий по слоям в кости // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 4-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 192-193.

Смирна Э.М. 1980. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек *Rana temporaria* в первые годы жизни // Зоол. журн. Т. 59. № 12: 1831-1840.

Стугрен Б., Попович Н. 1961. Анализ изменчивости внешних признаков жерлянок Румынии // Зоол. журн. Т. 40. № 4: 568-576.

Табачишин В.Г., Табачишина И.Е. 2002. Распространение и особенности экологии обыкновенного ужа на севере Нижнего Поволжья // Поволжский экол. журн. № 2: 179-183.

Табачишина И.Е. 2004. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера нижнего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: 20 с.

Тарашук В.І. 1959. Земноводні // Фауна України. Т. 7. Київ: 1-112.

Терентьев П.В. 1924. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. М.: 1-98.

Терентьев П.В. 1938. Суточный цикл активности *Rana temporaria temporaria* L. // Зоол. журн. Т. 17. № 3. М.: 549-553.

Терентьев П.В. 1950. Лягушка. М.: 1-345.

Терентьев П.В., Чернов С.А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: 1-340.

Тертышников М.Ф. 2002. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь: 1-240.

Тертышников М.Ф., Логачева Л.П., Кутенков А.П. 1979. О распространении и экологии малоазиатской лягушки *Rana macrocnemis* Boul. в центральной части Северного Кавказа // Вестн. зоологии. № 2: 44-48.

Топоркова Л.Я. 1965. О географической изменчивости морфологических признаков у амфибий // Научн. докл. Высш. школы. Биол. науки. № 1: 31-36.

Топоркова Л.Я. 1966. Заметки по экологии амфибий Южного Зауралья // Уч. зап. Уральск. ун-та. Т. 47: 90-102.

Топоркова Л.Я. 1970. О географической изменчивости некоторых признаков амфибий, связанных с полом // Уч. зап. Уральск. ун-та. Т. 108: 67-70.

Топоркова Л.Я., Менщиков А.П. 1974. К экологии чесночницы обыкновенной на северо-восточном пределе ее ареала // Фауна Урала и Европейского Севера. № 2. Свердловск: 46-50.

Топоркова Л.Я., Шилова О.И. 1980. К экологии серой жабы на Среднем Урале // Фауна Урала и Европейского Севера. № 2. Свердловск: 77-84

Тофан В.Е. 1970. Экология и характер внутривидовой изменчивости жерлянок Молдавии // Уч. зап. Тирасп. гос. пед. ин-та. 17: 27-36.

Туров И.С. 1958. Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. Т. 84. М.: 9-71.

Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: 1-328.

Ушаков В.А., Пестов М.В. 1983. К биологии обыкновенной гадюки в Горьковской области // Вид и его продуктивность в ареале. М.: 76-82.

Файзулин А.И. 2004. Эколого-фаунистический анализ земноводных Среднего Поволжья и проблемы их охраны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: 1-20.

Фасулати К.К. 1971. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: 1-424.

Фионина Е.А. 2008. О разорении гнезд наземногнездящихся воробьиных птиц обыкновенным ужом *Natrix natrix* в Окском заповеднике // Мониторинг редких видов животных и растений и среды их обитания в Рязанской области / Тр. Окского заповедника. Вып. 26. Рязань. С. 314-315.

Хабибуллин В.Х. 1999. Пресмыкающиеся республики Башкортостан / Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа: 1-20.

Хайрутдинов И.З. 2010. Экология рептилий урбанизированных территорий (на примере г. Казани) / Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Казань: 1-20.

Хейсин Е.М. 1962. Краткий определитель пресноводной фауны. М.: 1-148.

Херувимов В.Д., Соколов А.С., Соколова Л.А. 1977. К определению пола и возраста обыкновенной гадюки // Вестн. зоологии. № 6: 39-44.

Хонякина З.П. 1953. Материалы по биологии серой жабы *Bufo bufo* L. Кавказского заповедника // Зоол. журн. Т. 32. № 6: 1193-1197.

Хохлов А.Н., Ильюх М.П., Шевцов А.С. 2010. О гибели птиц на автотрассах восточного Ставрополя // Орнитология в Северной Евразии: Мат. 13-й Международн. орнитол. конф. Сев. Евразии. Оренбург: 319.

Цветков С.А. 2009. Антропогенная трансформация фауны позвоночных особо охраняемых природных территорий южной части Волго-Мешинского междуречья (республика Татарстан). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань: 1-25.

Чельцов Н.В., Лобов И.В., Косякова А.Ю., Водорезов А.В., Заколдаева А.А., Ананьева С.И., Фионина Е.А., Зацаринный И.В., Марочкина Е.А. 2011. Новые встречи ломкой веретеницы в Рязанской области // Поведение, экология и эволюция животных. Т. 2. Рязань: 372-375.

Чугуевская Н.М. 2005. Ужи (Serpentes, Colubridae, Natrix) Волжского бассейна. Тольятти: 1-21.

Чугунов Ю.Д. 1966. О полифазном ритме суточной активности у травяных лягушек // Зоол. журн. Т. 45. № 11: 1962-1965.

Чугунов Ю.Д., Киспоев К.А., Кузнецов Е.В. 1973. Особенности суточных ритмов земноводных // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 3-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 199-200.

Чугунов Ю.Д., Кузнецов Е.В. 1974. О лабильности биологических ритмов у бесхвостых амфибий // Экология и биоценология. М.: 89-94.

Шалдыбин С.Л. 1971. Материалы по экологии амфибий Окского государственного заповедника. Дипл. работа. Горький: 1-109.

Шалдыбин С.Л. 1972. Биотопическое размещение и численность амфибий в Окском государственном заповеднике // Уч. зап. Горьк. гос. пед. ин-та. Вып. 130. Горький: 112-113.

Шалдыбин С.Л. 1973. Перемещение амфибий // Вопр. герпетологии: Автореф. докл. 3-й Всесоюзн. герпетол. конф. Л.: 202-203.

Шалдыбин С.Л. 1974а. К экологии чесночницы Окского государственного заповедника // Уч. зап. Горьк. гос. пед. ин-та. Серия биол. науки. Т. 140. Горький: 58-65.

Шалдыбин С.Л. 1974б. Роль бесхвостых амфибий в прибрежных биогеоценозах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань: 1-20.

Шалдыбин С.Л. 1975. К методике определения возраста амфибий // Сб. аспирантск. работ Каз. ун-та. Ест. науки. Биол., химия. Казань: 12-16.

Шалдыбин С.Л. 1976. Возрастная и половая структура бесхвостых амфибий // Природн. ресурсы Волжско-Камского края. Вып. 4. Казань: 112-117.

Шварц С.С. 1969. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экол раст. и животн. Вып. 65. Свердловск: 1-198.

Шварц С.С. 1972. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6: 32-48.

Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г., Соин В.Ф. 1972. Функциональное единство популяции // Журн. общ. биол. 33. № 1: 3-15.

Шварц С.С., Ищенко В.Г. 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Вып. 73: 127-134.

Шварц С.С., Ищенко В.Г. 1971. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Тр. Ин-та экол раст и животн. Вып. 79. Свердловск: 1-60.

Шварц С.С., Пястолова О.А. 1970а. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 1. Специфичность действия // Экология. № 1: 77-82.

Шварц С.С., Пястолова О.А., 1970б. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия // Экология. №2: 38-54

Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская А.А., Рункова Г.Г. 1976. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: 1-152.

Шепель А.И. 1978. Численность, гнездовые территории и материалы по питанию канюка и осоеда в западной части Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. Вып. 14. Рязань: 130-140.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. 2005. Животный мир Саратовской области. Амфибии и рептилии. Учебн. пособие. Саратов: 1-116.

Щербак Н.Н., Щербань М.И. 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: 1-268.

Щупак Е.Л. 1970а. Динамика биологической продуктивности популяций остромордой лягушки // Экология. № 1. М.: 83-86.

Щупак Е.Л. 1970б. Экология и биологическая продуктивность популяции остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: 19-21.

Щупак Е.Л. 1971. Рост и накопление резервных питательных веществ у сеголеток остромордой лягушки в первый период наземной жизни // Мат. отчетн. сессии лаб. попул. экол. позв. животн. Вып. 4. УФАН СССР. Свердловск: 19-21.

Щупак Е.Л., Ищенко В.Г. 1968. О биологической продуктивности популяций остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. М.: 57-59.

Яковлев В.А. 1979. О размножении и развитии остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. в Алтайском заповеднике // Экология и систематика амфибий и рептилий. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 89. Л.: 109-117.

Anderson J.D., Hassinger D.D, Dalrymple G.H. 1971. Natural mortality of eggs and larvae of *Ambystoma t. tigrinum* // Ecology. V. 52. № 5: 1107-1112.

Andrzejewski H., Przystalski A., Wilezynska B. 1977. The biometric structure of population of the common spadefoot (*Pelobates fuscus* Laur., Salientia, Amphibia) of the environs of Aleksandrow Kujawski // Acta biol. Cracow. Ser. zool. 20. № 1: 65-73.

Bellis E.D. 1965. Home range and movements of the wood frog in a northern bog // Ecology. V. 46. № 1-2: 90-98.

Blair W.F. 1960. A breeding population of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relations to its environment // Ecology. V. 41. № 1: 165-174.

Blankenhorn H., Burla H., Müller-Meyre P., Villiger M. 1969. Die Bestände an Amphibien zur Laichzeit in drei Gewässern des Kantons Zürich // Vierteljahrsscher. Naturforsch. Ges. Zürich. Bd. 114. № 3: 255-267.

Briggs J. 1978. An asymptotic growth model allowing seasonal variation in growth rates, with application to a population of the cascade frog, *Rana cascadae* (Amphibia, Anura, Ranidae) // J. Herpetol. V. 12. № 4: 559-564.

Brown W.C., Alcalá A.C. 1970. Population ecology of the frog *Rana erythraea* in southern Negros, Philippines // Copeia. № 4: 611-622.

Bruggers R.L., Jackson W.B. 1974. Eye-lens weight of the bullfrog (*Rana catesbeiana*) related to larval development, transformation and age of adults // Ohio J. Sci. V. 58. № 5: 282-286.

Church G. 1960. The effect of seasonal and lunar changes on the breeding pattern of the edible Javanese frog, *Rana carnivora* Gravenhorst // Treubia. V. 25. № 2: 215-233.

Clarke R. 1974. The effect of the clipping on survival in Fowler's toad (*Bufo woodhousei fowleri*) // Copeia. № 1: 182-185.

Davies N.B., Halliday T.R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo* // Nature. V. 274. № 5673: 683-685.

Dole J. 1965. Spatial relations in natural populations of the leopard frog *Rana pipiens* Schreber, in Northern Michigan // Amer. Midland Naturalist. V. 74. № 2: 464-478.

Enger J. 1970. Levevis og utbredels hos spissnutet frosk *Rana arvalis* i Fredrikstade – distriktet // Fauna. 23. № 1: 25-35.

- Filitz H. 1967.** Die Knoblauchkröte, *Pelobates fuscus* // Aquar. und Terrar.-Z.. Bd. 20. № 9: 282-284.
- Frazer J. 1966.** A breeding colony of toads (*Bufo bufo* L.) in Kent // Brit. J. Herpetology. V. 3. № 10: 6-10.
- Frost D.R. 2014.** Amphibian species of the world. Version 6.0. Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Fuhn I.E. 1962.** Etude éidonomique et taxonomique de la grenouille oxyryne (*Rana arvalis* Nilss.) de Roumanie // Vest. Cesc. spolec. zool». 26. № 4: 352-364.
- Gelder J.J. van, Oomen H.C.J. 1970.** Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. 1. *Rana arvalis* Nilss.: reproduction, growth, migration and population fluctuations // Neth. J. Zool. V. 20. № 2: 238-252.
- Haapanen A. 1970.** Site tenacity of the common frog *Rana temporaria* L. and the moor frog *R. arvalis* Nilss. // Ann. Zool. Fenn. V. 7. № 1: 61-66.
- Hagström T. 1977.** Grodornas försvinnande i en försurad sjö // Sver. Nature». 68. № 6: 367-369.
- Hedeen S.E. 1972.** Postmetamorphic growth and reproduction of the mink frog, *Rana serratrionalis* Baird. // Copeia. № 1: 169-175.
- Heusser H. 1968a.** Die Lebensweise der Erdcröte, *Bufo bufo* (L.); Wanderungen und Sommerquartier // Rev. Suisse zool. 75. № 4: 927-982.
- Heusser H. 1968-1972.** Die Lebensweise der Erdcröte, *Bufo bufo* (L.); Grössenfrequenzen und Populationsdynamik // Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen. 29: 33-61.
- Houlachan J.E., Findlay C.S., Schmidt B.R., Meyer A.H., Kuzmin S.L. 2000.** Quantitative evidence for global amphibian population declines // Nature. V. 404: 752-755.
- Hrabě S., Oliva O., Opatrný E. 1973.** Klič našich ryb, obojživelníků a plazů. Praga: 1-348.
- Kowalewski L. 1973.** Plazy i gady rezerwatu Zielona Gora kolo Czestochowy // Rocznik museum w Czestochowy, Przyroda. 3: 5-12.
- Kowalewski L. 1979.** Tempo rozwoju zarodkow i larw plasow // Przegląd Zool. 23. № 4: 333-338.
- Lác J. 1961.** Rozšírenie Kuncov (*Bombina bombina* L. a *Bombina variegata* L.) na Slovensku a k problematike ich vsáimného križenia // Biológické práce. 7. № 3: 5-32.
- Licht L.E. 1974.** Survival of embryos, tadpoles and adults of the frogs *Rana aurora aurora* and *Rana pretiosa pretiosa* sympatric in south-western British Columbia // Can. J. Zool. V. 52. № 5: 613-627.
- Loman J. 1978.** Growth of brown frog *Rana arvalis* Nilsson and *R. temporaria* L., in South Sweden // Ecol. pol. V. 26. № 2: 287-296.
- Madej Z. 1966.** Kumaki (*Bombina* Oken, 1916) Beskidu Nieskiego terenów przyległych // Acta zool. Cracov. 11: 335-356.
- Madej Z. 1967.** Zminnosz kumaka nisinnego (*Bombina bombina* L., 1761) na Pojezierzu Suwalskim // Acta zool. Cracov. 30. № 11: 349-368.
- Madej Z. 1973.** Ecologia europejskich kumaków (*Bombina* Oken, 1916) // Przegląd Zool. 17. № 2: 200-204.

Martof B.S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans* // Ecology. V. 34. № 1: 165-174.

Merrell D. 1968. A comparison of the estimated size and the «effective size» of breeding populations of the leopard frog *Rana pipiens* // Evolution. V. 22. № 2: 274-283.

Michalowski J. 1961. Studies on species characters in *Bombina variegata* L. and *Bombina bombina* L. // Acta zool. Cracov. V. 6. № 3: 181-208.

Michalowski J., Madej Z. 1969. Studies on the relationship of *Bombina variegata* L. and *Bombina bombina* L. 3. Taxonomic characters in both species from laboratory and in interspecific hybrids // Acta zool. Cracov. V. 9: 173-200.

Parker A.G., Gittins S.P. 1979. A note on home range in the common toad in mid-Wales and a method for tracking toads for behavioural observation // Brit. J. Herpetol. V. 6. № 1: 7-8.

Pawlowska-Indyk A. 1980. Effect of temperature of the embryonic development of *Bombina variegata* L. // Zoo. Pol. V. 27. № 3: 397-408.

Pecina P. 1973. Ropucha obecná // Ochrana přírody. 28. № 9: 207-208.

Ruprecht A.L. 1977. Rosmieszczenie huczka ziemnego *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) w Polsce // Przegląd zool. 21. № 4: 347-349.

Saber P.A., Dunson W.A. 1978. Toxicity of bog water to embryonic and larval anuran amphibians // J. Exp. Zool. V. 204. № 1: 33-42.

Schroeder E.E., Baskett T.S. 1968. Age estimation, growth rates, and population structure in Missouri bullfrogs // Copeia. № 3: 583-592. **Shoop C.R. 1974.** Jearly variation in larval survival of *Ambistoma maculatum* // Ecology. V. 55. № 2: 440-444.

Stugren B. 1966. Geographic variation and distribution of the moor frog, *Rana arvalis* Nilss. // Ann. zool. Fenn. V. 3. № 1: 29-39.

Tarwid K. 1961. Zróznicowanie niszy ekologicznej gatunku jako wskaźnik jego roli w biocenozie (na przykładzie *Rana terrestris* Andr.) // Ecol. pol. B7. № 1: 13-21.

Tomasic L. 1969. Wielkość ciała dorosłych żab – trawnej (*Rana temporaria*) i moszarowej (*R. arvalis* Nilss.) // Przegląd zool. 13. № 1: 94-98.

Turner F.B. 1962. The demography of frogs and toads // The quarterly review of biology: 303-314.

Uetz P., Hošek J. 2014. The Reptile Database. Electronic Database. <http://www.reptile-database.org>.

Zimka J.R. 1974. Predation of frogs, *Rana arvalis* Nilss., in different forest site conditions // Ecol. pol. 22. № 1: 31-63.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
1. К истории изучения земноводных и пресмыкающихся на территории Рязанской области	6
2. Характеристика района исследований	8
2.1. Краткая физико-географическая характеристика Рязанской области	8
2.2. Климат	12
3. Материал и методика	14
4. Общие экологические особенности земноводных региона	23
4.1. Весеннее появление и нерестовые миграции	23
4.2. Размножение	27
4.3. Эмбриональное и личиночное развитие. Метаморфоз	40
4.4. Перемещения, миграции, распределение по биотопам	44
4.5. Осенние миграции. Зимовка	46
4.6. Особенности сезонной и суточной активности	47
4.7. Распределение земноводных по территории Окского заповедника	49
4.8. Динамика численности, плотность населения, биомасса земноводных на стационарной пробной площади	52
5. Популяционные особенности отдельных видов земноводных	55
5.1. Обыкновенный тритон	55
5.2. Гребенчатый тритон	58
5.3. Краснобрюхая жерлянка	60
5.4. Обыкновенная чесночница	69
5.5. Зелёная жаба	78
5.6. Обыкновенная, или серая, жаба	79
5.7. Озёрная лягушка	87
5.8. Прудовая лягушка	89
5.9. Остромордая лягушка	94
5.10. Травяная лягушка	108
6. Экологические особенности отдельных видов рептилий	110
6.1. Ломкая веретеница	110
6.2. Прыткая ящерица	111
6.3. Живородящая ящерица	114
6.4. Обыкновенный уж	116
6.5. Обыкновенная медянка	126
6.6. Обыкновенная гадюка	127
7. Роль земноводных и пресмыкающихся в трофических цепях биоценозов и их практическое значение	131
7.1. Земноводные	131
7.2. Пресмыкающиеся	139
8. Проблемы охраны земноводных и пресмыкающихся	143
Заключение	146
Литература	149

Научное издание

**Антонюк Элина Владимировна
Панченко Ираида Михайловна**

Земноводные и пресмыкающиеся Рязанской области

**Труды Окского государственного природного биосферного заповедника.
Выпуск 32**

Подписано в печать 16.06.2014 г. Формат 70×100/16.
Усл. печ. л. – 10,5 + 2,5 печ. л. вклейка.

Печать офсетная. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Тираж 500 экз. Заказ № 2227.

Издательство некоммерческого партнёрства по реализации государственной
информационной политики «Голос губернии»
390023, Рязань, ул. Горького, 14

Отпечатано в ГУП РО «Рязанская областная типография»
390023, Рязань, ул. Новая, 69/12