

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 74

ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЙ СБОРНИК

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЛЕНИНГРАД

1977

К ИЗУЧЕНИЮ МИГРАЦИЙ АМФИБИЙ

В. И. Гаранин

Казанский государственный университет

Низшие наземные позвоночные — амфибии и рептилии — по ряду причин являются удобными объектами для изучения многих теоретических и практических вопросов. Их пойкилотермность позволяет непосредственно исследовать влияние климатических факторов, что значительно труднее делать на млекопитающих и птицах; использованию амфибий и рептилий способствуют также их относительно слабая миграционная способность, нередко высокая численность, довольно большая продолжительность жизни, небольшое количество видов, занимающих, однако, различные биотопы и т. д.

Работы проводились нами на территории стационара лаборатории зоологии Института биологии Казанского филиала АН СССР в Раифском участке Волжско-Камского государственного заповедника с 1948 года, но мечение проводится с 1958 года, поэтому за основу взят этот последний отрезок времени. За 19 сезонов были годы подъемов (1961, 1963, 1965, 1976 гг.) и резких спадов численности (1959, 1962, 1964, 1966—70 гг.). Последнее повлияло на результативность мечения, но позволило провести некоторые наблюдения за популяциями в таких экстремальных условиях, как суровая зима (1968/69, 1971/72 гг.), засуха (1972, 1973, 1975 гг.), а также косвенное воздействие антропогенного пресса (снижение влажности вследствие выкашивания травостоя). Значительная часть материала получена попутно при выполнении работ по основной тематике лаборатории, но тем не менее и эти данные представляют определенный интерес.

Основные методы изучения популяций амфибий и рептилий, применявшиеся нами, сводились к трем группам — визуальные учеты на постоянных и временных маршрутах и площадках, отловы, преимущественно траншеями, и мечение. Мечение амфибий для выяснения отдельных вопросов экологии применяется уже давно (Martof, 1953; Bellis, 1961; Oldham, 1963 и др.). Так, К. Бредер и др. (Breder et al., 1927) привязывали к бедру лягушек метки из картона, алюминия или бусинок. О. Дели (Dely, 1954) метил прудовых лягушек и жерлянок алюминиевыми кольцами. Обзор различных способов мечения делали А. Вудбери (Woodbury, 1956), Г. Хойссер (Heusser, 1958). Широко применяется мечение амфибий путем отрезания пальцев (Hamilton, 1934; Bogert, 1947; Juszczuk, 1951; Blair, 1953; Carpenter, 1954; Twitty, 1959; Turner, 1960; Fraser, 1966; Hazelwood, 1969; Нааранен, 1970 и др.). Способы обозначения меченых животных (нумерация) различны; применяются как цифровые, так и буквенные комбинации.

На территории Советского Союза одним из первых применил мечение П. В. Терентьев (1938) для изучения суточной активности травяной

лягушки под Ленинградом. В 1935—39 гг. при исследованиях на Валдайской возвышенности мечение травяной и остромордой лягушек использовал Б. А. Гумилевский (1941). Летом 1957 г. экологию этих же видов в Подмоскowie изучали с применением мечения путем отрезания пальцев В. Г. Кривошеев и др. (1960). В 1965 и 1967 гг. мечение остромордой лягушки проводилось в Новосибирской области В. А. Котляревской (1976). В 1970 г. учетами и мечением дальневосточной и чернопятнистой лягушек на юге Приморского края занимался Ю. М. Коротков (1973). Использовал мечение путем отрезания пальцев при изучении экологии амфибий в Окском (1969—70 гг.) и Волжско-Камском заповедниках (1972—74 гг.) С. Л. Шалдыбин (1972, 1973, 1974).

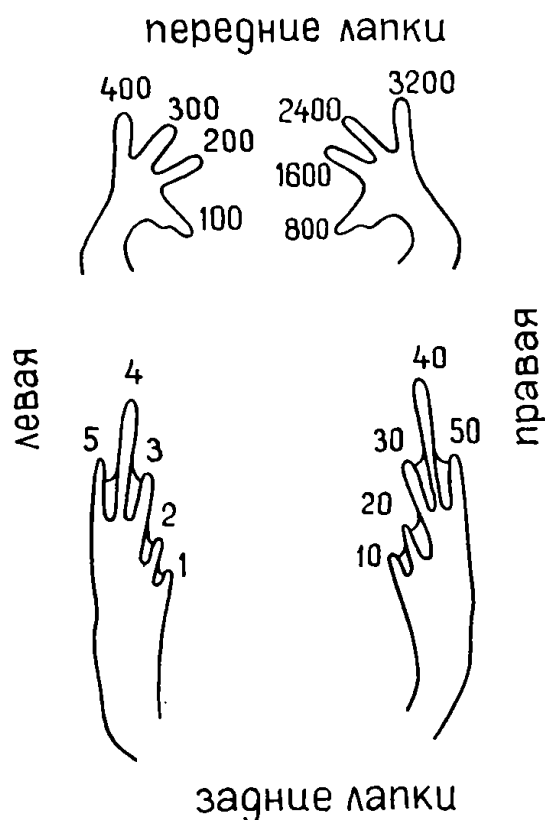


Рис. 1. Схема мечения амфибий (по Martof, 1953a).

Отрезание пальцев для мечения проводилось по методу Б. Мартофа (Martof, 1953a), который мы считаем наиболее удобным по ряду причин. При использовании этого метода не требуется помощник, не надо иметь под рукой специальных таблиц и других записей, кроме порядковой нумерации помеченных животных. Принцип нумерации предельно прост. Счет начинается во всех случаях с внутреннего — первого пальца. Пальцы обозначаются (рис. 1): на левой задней лапке — единицы от 1 до 5 и далее: $5 + 1 = 6$, $5 + 2 = 7$, до $5 + 4 = 9$; на правой задней лапке — десятки от 10 до 50 и далее до $50 + 40 = 90$; на левой передней лапке счет начинается со 100, но поскольку на передних лапках не 5, а 4 пальца, он доходит лишь до $400 + 300 = 700$; на правой передней лапке обозначения пальцев — 800, 1600, 2400 и 3200, а наибольшая сумма — $3200 + 2400 = 5600$. Таким образом, на каждой лапке отрезается не более двух пальцев. Наибольшая цифра, получаемая при этом — $5600 + 700 + 90 + 9 = 6399$. Для наших целей этого вполне достаточно. «Плюсы» этого метода мечения ясны. Что касается «минусов», то о них упоминает Ю. М. Коротков (1973), в частности,

это — травмирование важных для жизнедеятельности амфибий задних конечностей. Здесь особенно важен 4-й, самый длинный, палец. Однако, не менее важную роль играют и передние конечности. Здесь особенно важен 1-й палец у самцов (в период размножения). Поэтому можно соответствующие цифры при мечении взрослых самцов пропускать. В то же время у нас нет данных, доказывающих заметное влияние травм конечностей на выживание амфибий.

Регенерация отрезанных пальцев практически не происходит ни у остромордой лягушки, вопреки данным некоторых авторов (Кривошеев и др., 1960), ни у остальных видов. Из литературы известно, что при ампутации конечностей бесхвостых амфибий возникают атипичные регенераты (Полежаев, 1947; Самарова, 1950; Рогаль, 1952). В наших опытах амфибии с ампутированными пальцами жили в террариуме до 2—3 лет, и пальцы не восстанавливались. В природе помеченные животные также распознавались достаточно хорошо.

1. Миграции остромордой лягушки, *Rana arvalis* Nilss.

Находящаяся под наблюдением популяция остромордой лягушки размещается на территории около 250 га широколиственных и елово-широколиственных лесов в примесь березняков и осинников, с постоянными нерестовыми, кормовыми и зимовочными биотопами Севернее участка, занимаемого указанной популяцией, простираются сосняки липовые с елью. Граница двух растительных ассоциаций довольно хорошо отличается в натуре. По-видимому, она и является северной границей популяции остромордых лягушек. Во всяком случае, за 19 лет отмечен только один, явно случайный переход этой границы. На юге граница популяции обозначена опушкой леса, вероятно, то же — на востоке. Западную границу популяции в связи с резким спадом численности установить не удалось. По расчетам, в 1958—1965 гг. здесь обитало от 5000 до 22000 остромордых лягушек, а добывалось, в основном, траншеями, не более 9% от этого количества. Плотность населения этого вида составляла 20—88 экз./га. Метилось на этом участке от 15 до 527 лягушек за сезон (кроме 1976 г.); всего помечено 3318 экземпляров. Метились здесь и другие массовые виды бесхвостых амфибий — прудовая лягушка (*Rana lessonae* Cam.) и краснобрюхая жерлянка, *Bombina bombina* (L.), а позднее, в годы депрессии численности, — чесночница, *Pelobates fuscus* Laur., и серая жаба, *Bufo bufo* (L.). Разумеется, нумерация применялась отдельно для каждого вида.

Из 3318 помеченных остромордых лягушек встречено вновь 174, в том числе 10 по 2 раза и 1—3 раза. Таким образом, встречаемость составляет 5.2%. Из 186 встреч 160 состоялись через 1—29 дней после мечения; 16 встреч было через 1—11 месяцев после мечения, в том числе 8 — после зимовки; 4 встречи было через 1—2 года, из них 2 после двух зимовок; 6 встреч было через 4—6 лет после мечения, в том числе 2 после пяти и 4 — после шести зимовок. В 158 случаях лягушки встречены там же, где помечены, или в нескольких метрах от этой точки (в той же ловчей траншее, где были помечены). В остальных 28 случаях они обнаружены в другом участке, квартале или даже другом типе леса — от 220 до 1100 м по прямой от места мечения. Эти расстояния лягушки проходили со скоростью от 2 до 200—290 и даже 335 м в сутки. Но большинство лягушек — домоседы, они встречаются на своем индивидуальном участке практически всю жизнь — через 4, 5, 6 лет после мечения. Таким образом, можно говорить о миграциях и о продолжительности жизни остромордых лягушек в природе (Гаранин, 1969). Последняя составляет у самца — 7 лет, у самки — 8—9 лет.

Считается, что половозрелость у остромордых лягушек наступает на 3-й год жизни, т. е. в возрасте не менее 2 лет 9 месяцев, после трех зимовок (Терентьев и Чернов, 1949; Frommhold, 1959; Банников и др. 1971). Однако, у нас были встречи самцов, помеченных сеголетками, которые имели размеры взрослых особей и размножались после второй зимы. Самка, помеченная сеголеткой и встреченная через 1 год и 10 месяцев, уже участвовала в размножении в возрасте не более 1 года 10 месяцев, т. е. на год раньше, чем принято считать.

Все встречи меченых остромордых лягушек можно разделить на следующие группы.

1. *Миграция с мест зимовки в водоемы.* Это относится к половозрелым особям, принимающим участие в размножении. Такие встречи ограничены последней декадой апреля, когда очищаются ото льда мелководные постоянные водоемы и появляются временные с температурой воды 12—20 °С. Эти миграции проходят очень быстро, заканчиваясь, в основном, в течение одной декады. Позже те же особи встречаются уже в водоемах.

2. *Встречи в водоемах.* Время, когда остромордые лягушки попадают в воде, это — третья декада апреля и первая—вторая декады мая. В начале этого срока в водоемы спускаются взрослые животные, среди которых преобладают самцы (66% и более). Преобладание самцов связано с тем, что самки остромордых лягушек после откладки икры не задерживаются в водоеме. Самцы же оставляют водоем только после окончания нерестового периода. В первой декаде мая по окраинам водоемов, а позже — и на пересыхающих временных водоемах появляются неполовозрелые остромордые лягушки, которые тут и кормятся. В нерестовые водоемы лягушки собираются, проходя значительные расстояния, до 800 м. При этом суточная скорость их движения достигает 270 м

3. *Миграции из водоемов в места летнего обитания.* Период этих миграций продолжается с конца апреля до конца мая. Они могут переходить в летние кормовые миграции. При движении из водоемов лягушки снова проходят большие расстояния, но скорость движения теперь становится значительно меньше — до 16—17 м в сутки. Животные в это время кормятся, восстанавливая затраченную в период размножения энергию.

4. *Расселение сеголеток из водоемов.* Этот период в принципе сходен с предыдущим. Расселение молодых животных по лесу начинается после окончания метаморфоза, т. е. с конца июня — начала июля, и переходит в миграции к местам зимовок. Скорость этих передвижений невелика — от 25 до 60 м в сутки, но иногда доходит до 120 м.

5. *Летние и осенние передвижения.* Сюда относятся кормовые передвижения, летние миграции и осенние миграции к местам зимовок. *Кормовыми* передвижениями мы называем кочевки животных в поисках корма в пределах сравнительно небольшого участка — кормового района, когда одна особь попадает несколько раз в одной точке или в непосредственной близости от нее. Время между двумя такими встречами колеблется обычно в пределах 1—76 дней (одна лягушка встречена через 127 дней). У молодых особей период кормовых передвижений начинается сразу после выхода из зимних убежищ, у взрослых — по окончании периода размножения. Кормовые передвижения непосредственно связаны с летними миграциями и в них переходят. *Летние* миграции представляют собой переход животных из одного участка в другой, что приводит не только к смене кормового района, но часто и к смене биотопа. Такая смена биотопов может проходить постепенно, в течение двух и более вегетационных сезонов, со среднесуточной скоростью около 3 м, но часто идет значительно быстрее, в течение нескольких недель в пределах одного вегетационного сезона, со скоро-

стью около 20 м в сутки. Причиной таких миграций может быть изменение микроклиматических или кормовых условий. Из климатических факторов для наземных амфибий, в частности, остромордой лягушки, главным является влажность. Лягушки бывают активны при влажности воздуха выше 70%, причем при влажности 90—100% отмечено около 90% всех встреченных на маршрутах животных. Однако в условиях широколиственного и хвойно-широколиственного леса при минимальном воздействии антропогенных факторов (рубка леса, сенокос) влажность приземного слоя воздуха редко снижается настолько, чтобы лягушки оказались вынуждены мигрировать в более увлажненные участки (исключение — периоды сильных засух). Чаще причиной летних миграций являются поиски более кормных мест. В связи с этим можно отметить случаи перехода остромордых лягушек из осинника и елово-липового леса ближе к опушке в дубово-липовый лес.

Кормовые передвижения и летние миграции переходят осенью в миграции к местам зимовок. У остромордой лягушки нет ярко выраженных массовых миграций, как у некоторых других видов амфибий — дальневосточной лягушки (Куренцов, 1957), травяной лягушки, зеленой жабы, обыкновенной чесночницы. Мы не находили и мест массовых зимовок. Это и понятно, так как на суше трудно найти зимние убежища для большого количества животных. С начала сентября до середины ноября, в зависимости от погоды, лягушки побдиночке пробираются к местам зимовок. Последние их встречи приходятся в разные годы на 13 сентября — 30 октября и даже первую половину ноября (1971).

2. Миграции прудовой лягушки, *Rana lessonae* Camerano

Прудовые лягушки отлавливались для мечения весной и летом в ловчих траншеях и на водоемах, осенью, — в основном, сеголетки — в ловчих траншеях. В районе обитания популяции имеется 4 временных водоема в лесу и 3 постоянных — на опушке. Из 667 помеченных прудовых лягушек вновь встречено 42, из них 5 дважды (встречаемость — 6.3%). Таким образом, процент встречаемости у прудовых лягушек выше, чем у остромордых. Из 47 встреч 30 были через 1—29 дней после мечения, 12 — через 1—11.9 мес., в том числе 5 — после одной зимовки; одна встреча была через промежуток более года, после одной зимовки, одна — более, чем через два года, после трех зимовок, наконец, три встречи было через 4—5 лет, в том числе две — после пяти и одна — после шести зимовок. В 42 случаях лягушки встречены в месте мечения, в остальных — в 600—1100 м от места мечения. Это расстояние животные проходили со среднесуточной скоростью от 1.5 и даже менее 1 м до 88—200 м. Большинство лягушек встречаются в районе мечения через 1—3 зимовки. При этом можно говорить о возрасте отдельных особей в 3—4—6 лет. Однако наибольший возраст отмечен у мигрировавших особей: 7 лет (пройдено около 600 м через 5 зимовок) и дважды по 8 лет (пройдено по 1100 м через 5 и 6 зимовок).

Встречи меченых прудовых лягушек относятся к следующим периодам.

1. *Период миграций из зимовочных водоемов в кормовые.* В отличие от остромордой лягушки, у данного вида из мест зимовок в водоемы мигрируют, в основном, неполовозрелые особи. Причина миграций, видимо, — недостаток кормов, вследствие которого более мелкие молодые животные как бы вытесняются взрослыми. Популяция (микрораспуляция) от этого выигрывает, так как район ее обитания, кормовой район увеличивается, захватывая новые участки. Молодые

лягушки оседают в значительной степени во временных водоемах, в частности, и в тех, которые служат местами размножения остромордых лягушек. Эти миграции продолжаются с первой декады до конца мая. Во временных водоемах молодые прудовые лягушки держатся вплоть до их пересыхания в конце мая — начале июня, перебираясь из них в другие водоемы по ночам или днем, во время дождя. Взрослые лягушки этого вида во временных водоемах встречаются значительно реже — около 16% всех встреч, причем половина таких встреч падает на осень, когда упомянутые водоемы фактически бывают постоянными.

С указанными миграциями сходны летние передвижения молодых прудовых лягушек, продолжающиеся все лето и представляющие собой смену кормовых биотопов. При обоих видах миграций движение проходит не по прямой линии, животное может снова возвращаться на одно и то же место, о чем говорят повторные встречи лягушек в одной точке. Поведение прудовых лягушек в этом случае напоминает поведение остромордых лягушек при их кормовых передвижениях и летних миграциях. Тем не менее, скорость передвижения отдельных особей может быть значительной — до 114 м в сутки.

2. *Расселение сеголетов из водоемов.* Описанные виды миграций сливаются с передвижениями сеголетов прудовых лягушек при их расселении из водоемов, что происходит во второй половине августа — сентябре. Последние встречи сеголетов этого вида отмечены в теплую осень 1961 года — 4 октября.

3. *Встречи в водоемах.* Почти половина встреч меченых лягушек (48%), в том числе более половины взрослых (57%), относятся к водоемам; большая часть взрослых прудовых лягушек (85%) и помечена в водоемах, причем почти три четверти (72%) — в постоянных водоемах, где они размножаются, кормятся и зимуют. Прудовые лягушки отличаются значительно большей консервативностью местообитания и пассивностью в питании, чем остромордые лягушки. Все это, в конечном итоге, обуславливает меньшую подвижность зеленых (водных) лягушек по сравнению с бурыми (наземными). Подобные факты отмечены рядом авторов (Juszczuk, 1951; Dely, 1954; Sanden-Guja, 1961). Это хорошо иллюстрируется относительным весом сердца (в промилле), который у остромордой лягушки в Западной Сибири равен 4.4 (Котляревская, 1976), на Урале — 5.5 ± 0.2 , а у близкого к прудовой лягушке, хотя и более крупного вида — озерной лягушки — 3.5 ± 0.1 (Шварц, 1960). По нашим материалам, относительный вес сердца самцов остромордой лягушки аналогичен данным С. С. Шварца, у самок он меньше — 4.3 ± 0.7 . Такой же относительный вес сердца самок остромордой лягушки в Западной Сибири (Котляревская, 1976). Относительный вес сердца прудовой лягушки — 3.9 ± 0.7 (самки), 4.5 ± 0.4 (самцы). Большой относительный вес сердца у самцов соответствует их большей подвижности, особенно в период размножения. Таким образом, по относительному весу сердца прудовая лягушка стоит между озерной и остромордой; подвижность самцов прудовой лягушки близка к подвижности самок остромордой лягушки.

3. Миграции краснобрюхой жерлянки, *Bombina bombina* (L)

Краснобрюхие жерлянки метились, в основном, в водоемах весной и осенью и отчасти летом, на пути к ним или от них. Всего помечено 725 жерлянок. Вновь встречено 113 экземпляров, из них 24 дважды, 5 — трижды, 5 — четырежды, три экземпляра — по 5 раз. 95.3% встреч приходится на место мечения. 108 встреч было через 1—29 дней (63%), 27 встреч — через 1—11.9 месяцев, в том числе 22 через 8 и более меся-

цев после одной зимовки; 30 встреч было через 1 год, из них 19 — после одной и 11 — после двух зимовок; 7 встреч было через 2 года, в том числе 5 — после двух и 2 — после трех зимовок; две встречи было через 7 лет 4 месяца — 7 лет 11 месяцев, после семи и восьми зимовок. Как известно, жерлянки зимуют на суше, хотя вегетационный сезон проводят в воде, где кормятся и размножаются. Поэтому их передвижения отличаются от передвижений как остромордых, так и прудовых лягушек.

1. *Миграции с мест зимовки в водоемы.* Движение жерлянок в водоемы проходит с начала третьей декады апреля до конца первой декады мая. Таким образом, в отличие от остромордых лягушек, у жерлянок период миграций в водоемы растянут. Кроме того, в этих миграциях участвуют не только взрослые животные, но и молодые всех возрастов, включая перезимовавших жерлянок первого года жизни. Скорость их движения достигает 40 м в сутки.

2. *Встречи в водоемах.* В воде жерлянки встречаются все лето. Здесь проходит размножение, здесь они кормятся, преимущественно, на поверхности воды. Окраска жерлянки считается покровительственной как сверху — под цвет дна водоема, так и снизу, имитируя поверхность воды с ряской, освещенную солнцем, с тенями и солнечными бликами (Терентьев, 1924). Даже профиль головы жерлянки, уплощенный, с выпуклыми глазами и концом морды, похожий на укороченный профиль головы крокодила, указывает на ее приспособленность к жизни на поверхности воды, на границе двух сред — воздушной и водной. Обычно жерлянки держатся в самых мелких, хорошо прогреваемых солнцем частях водоема. Во время размножения взрослые жерлянки, особенно самцы, встречаются и в нескольких десятках метров от берега.

3. *Летние миграции.* Схематически передвижения жерлянок можно представить в таком виде: место зимовки — водоем — место зимовки. Но материалы мечения говорят о том, что схема летних миграций жерлянок на деле несколько сложнее. На такую мысль наводят прежде всего постоянные встречи жерлянок весной во временных водоемах, до снеговых луж включительно. Во всех этих водоемах жерлянки активно кормятся. При высыхании временных водоемов они постепенно мигрируют в постоянные водоемы. Взрослые жерлянки, участвующие в размножении, вероятно, мигрируют из временных водоемов ранее их пересыхания, так как количество взрослых животных во временных водоемах уменьшается во второй половине мая. Жерлянки с их периодом развития около 90 дней не могут размножаться во временных водоемах, как остромордые лягушки с периодом развития 55—70 дней, но используют их в качестве кормовых биотопов. Таким образом, схема миграций жерлянок, приведенная выше, относится лишь к части популяции. Миграциям другой части популяции соответствует схема: место зимовки — кормовой водоем — нерестовый водоем (который является и кормовым в дальнейшем, хотя и не всегда) — место зимовки (для взрослых особей). У неполовозрелых животных, разумеется, нерестового водоема нет, но происходит смена кормовых водоемов. Расстояние между упомянутыми водоемами может быть довольно значительным — до 800 м по прямой. То, что подобная смена водоемов не является случайной, доказывается повторными встречами жерлянок в одном и том же временном водоеме подряд 2, 3 и даже 4 сезона.

Большинство встреч жерлянок в районе мечения относится к одному временному водоему — «болоту Калужниц», где они отмечались от конца апреля до начала июня. Это — мелководная лужа площадью от 0.25 гектара и глубиной не более 50—70 см, расположенная на вырубке и хорошо прогреваемая. Благоприятные микроклимати-

ческие условия и обилие травянистой растительности способствуют многочисленности различных водных и приводных беспозвоночных животных, являющихся кормом амфибий. Все это и обуславливает притягательность данного водоема для земноводных, особенно жерлянок и молодых прудовых лягушек. В постоянных же водоемах — более затененных и глубоких озерах и болотах, расположенных поблизости, кормовая база развивается значительно позднее, так как прогреваются они примерно на три-четыре недели позднее.

4. *Расселение молодых животных из водоемов и миграции их к местам зимовок.* Эти два вида миграций мы объединяем, так как они, по существу, сливаются во времени и пространстве. Молодые жерлянки начинают оставлять водоемы с конца августа — начала сентября и, в зависимости от погоды, могут попадаться на пути к местам зимовок до конца октября (Гаранин, 1971). В это же время жерлянки старших возрастов мигрируют к местам зимовок, однако настоящих массовых миграций у них мы не отмечали. Массовые миграции к местам зимовок молодых жерлянок иногда отмечались в Волжско-Камском заповеднике — в Сараловском участке в 1952 г. (Попов и др., 1954) и в Раифском участке в 1966—68 гг.

Обсуждение

Анализ результатов мечения трех видов амфибий позволяет выявить некоторые особенности их сезонных передвижений, судить об их подвижности и выживаемости. Кроме того, с 1961 г. метились путем отрезания пальцев серые жабы и с 1968 г. — обыкновенные чесночницы. Ранее, в 1961 г., в Раифском участке заповедника было выпущено 99 сеголеток чесночниц, привезенных из Сараловского участка. Всего помечено 185 чесночниц, встречено вновь 4 (2.2%), из них одна дважды в одном сезоне и одна через 4 зимовки, в возрасте 3 года 11 месяцев. Только одна особь обнаружена в 400 м от места мечения, пройдя это расстояние со скоростью 5.3 м в сутки.

Серых жаб всего помечено 275 штук, повторно встречено 5 (1.8%), из них одна — через 9 лет 3 месяца 15 дней, т. е. через 9 зимовок. Этот экземпляр был встречен не на месте мечения, пройдя около 600 м со скоростью 0.4 м в сутки.

Сравнение основных показателей мечения 5 видов *Anura* дано в таб. 1.

Таблица 1

Основные показатели мечения амфибий (1958—1976 гг.)

Вид	% от общего кол-ва помеченных особей	% встреч всего	из них после зимовок	Максим. продолжительность жизни
<i>Bombina bombina</i>	14.0	15.5	35.1	11 лет
<i>Pelobates fuscus</i>	3.5	2.2	25.0	3 года 11 месяцев
<i>Bufo bufo</i>	5.3	1.8	20.0	10 лет 3 месяца
<i>Rana lessonae</i>	12.9	6.3	21.3	8—9 лет
<i>Rana arvalis</i>	64.3	5.2	10.3	8—9 лет

Из полученных данных можно сделать следующее заключение. Наиболее разнообразны виды миграций у остромордой лягушки. Поэтому, в частности, меняется ее роль в биогеоценозе (Tagwid, 1961). Можно сказать, что особи этого вида находятся в постоянном движении. Остромордую лягушку, как волка, «ноги кормят». Являясь вполне наземным животным, остромордая лягушка свою добычу разыскивает

активно, а не поджидает пассивно, как другой вид этого рода — прудовая лягушка, которая нередко использует один и тот же водоем как нерестовый, кормовой и зимовочный биотоп. Промежуточное положение по отношению к воде занимает жерлянка, совершающая, кроме миграций из мест зимовок в водоемы, смену водоемов. Миграции чесночницы и серой жабы, насколько можно судить по предварительным данным, сходны с миграциями остромордой лягушки. Среди перезимовавших амфибий наиболее низка встречаемость остромордых лягушек, не имеющих постоянных убежищ. У прудовых лягушек на суше гибнут от хищников и холодов, в основном, молодые особи при их расселении. Взрослые животные, обитающие в постоянных водоемах, менее доступны для врагов и почти не подвержены воздействию как низких, так и высоких температур. Численность этого вида снижают морозные малоснежные зимы и сильные засухи (конец 60-х и первая половина 70-х гг.). Процент встреч прудовых лягушек после зимовки в 2 раза выше, чем у остромордых лягушек. Еще выше процент встреч после зимовки серой жабы и чесночницы. Эти виды имеют химическую защиту, а чесночнице помогает и подземный образ жизни. Краснобрюхие жерлянки, как принято считать, в основном, не живут дольше двух с половиной лет и лишь немногие погибают на четвертом году жизни (Банников, 1950). По нашим данным, отмечено 17 встреч жерлянок на четвертом году жизни и 30 — в возрасте 4—5 лет и старше, в том числе две — старше 10 лет. Гибель этих амфибий связана с наземными зимовками и особенно с путями к ним и от них, в гораздо меньшей степени — с хищниками. От последних жерлянки хорошо защищены кожными выделениями, секрет которых (фринолизин) считается сильнее секрета серой жабы (Павловский, 1931), оказывая, в отличие от первого, за счет летучих компонентов воздействие на слизистые верхних дыхательных путей и глаз (Федярова, 1973). По продолжительности жизни в природе жерлянка стоит на первом месте среди пяти упомянутых видов амфибий. Возможно, что ей не уступает в этом серая жаба, по нашим данным, пока занимающая второе место.

Мечение амфибий, проводимое в течение ряда лет, в сочетании с другими методами, дает возможность составить представление о важнейших характеристиках популяций — их структуре и типе динамики численности, дает возможность подойти к установлению границ популяции на местности и связи их с другими компонентами биогеоценозов, к определению площади участка, занимаемого популяцией, к определению объема популяции, к выявлению особенностей экологии отдельных видов в определенных биогеоценозах.

Метод мечения амфибий (как и рептилий) путем отрезания пальцев, все еще слабо распространенный, несмотря на его простоту, особенно пригоден для экологических исследований, проводимых при стационарных работах. Мечение можно сочетать с определением возраста по спилам костей по методике Э. М. Смирновой (1973, 1976) у живых животных и с использованием фенетических показателей (Яблоков, 1973). Все это может иметь существенное значение для детальных исследований в области популяционной экологии и биогеоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г. 1950. Возрастной состав популяции и его динамика у *Bombina bombina* L. — Докл. АН СССР, т. 70, № 1 101—103.
- Банников А. Г., Даревский И. С. и Рустамов А. К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М., изд. «Мысль» 1—303.
- Гаранин В. И. 1969. Продолжительность жизни амфибий в природе. — Природа № 10 : 105.

- Гаранин В. И. 1971. К экологии краснобрюхой жерлянки. — В сб.: «Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 3», Казань, изд. Казанск. гос. ун-та : 94—104.
- Гумилевский Б. А. 1941. О некоторых эколого-фаунистических исследованиях на Валдайской возвышенности. — Изв. Всесоюзн. Геогр. о-ва, т. 73, № 1 : 129—136.
- Коротков Ю. М. 1973. О количественном учете некоторых амфибий на местах размножения в Приморском крае. — Вестник зоологии, Киев, № 2 : 80—82.
- Котляревская В. А. 1976. Земноводные и пресмыкающиеся Кулундинской степи. — В сб.: «Охрана и преобразование природы лесостепи Зап. Сибири», Новосибирск, изд. «Наука» : 229—241.
- Кривошеев В. Г., Опенко З. М. и Шабанова Е. В. 1960. Материалы по биологии травяной и остромордой лягушек. — Зоол. ж., т. 39, вып. 8 : 1201—1208.
- Куренцов А. И. 1957. Миграция травяных лягушек. — Природа, № 2 : 119.
- Павловский Е. Н. 1931. Ядовитые животные СССР. М.—Л., Медгиз : 1—68.
- Полежаев Л. В. 1947. Регенерация конечностей у взрослых Ануга. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 4 : 539—571.
- Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П. и др. 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС. — Труды Казанск. Фил. АН СССР, сер. биол. н., вып. 3 : 7—217.
- Рогаль И. Г. 1952. Регенерация конечностей у остромордой лягушки (*Rana terrestris*). — Докл. АН СССР, т. 83, № 5 : 757—760.
- Самарова В. А. 1950. Исследование регенерационного процесса у бесхвостых амфибий. — Учен. зап. Харьковск. гос. ун-та, Труды научн.-исслед. ин-та биол., т. 14—15 : 275—291.
- Смирин Э. М. 1973. Определение возраста бесхвостых амфибий. — В сб.: «Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюзн. герпетол. конф.», Л., изд. «Наука» : 165—166.
- Смирин Э. М. 1976. Особенности структуры костной ткани амфибий и рептилий и проблема определения их возраста. Автореф. канд. дисс., Московск. гос. ун-т : 1—24.
- Терентьев П. В. 1924. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. М., Госиздат : 1—98.
- Терентьев П. В. 1938. Суточный цикл активности *Rana temporaria* L. — Зоол. ж., т. 17, вып. 3 : 549—553.
- Терентьев П. В. и Чернов С. А. 1949. Определитель земноводных и пресмыкающихся. Изд. 3, М., изд. «Сов. наука» 1—340.
- Федярова Н. А. 1973. К токсикологии секрета кожных желез краснобрюхой жерлянки. — В сб.: «Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюзн. герпетол. конф.», Л., изд. «Наука» : 187—188.
- Шалдыбин С. Л. 1972. Биотопическое размещение и численность амфибий в Окском государственном заповеднике. — Учен. зап. Горьковск. гос. пед. ин-та, вып. 130, сер. биол. н. : 112—118.
- Шалдыбин С. Л. 1973. Перемещение амфибий. — В сб.: «Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюзн. герпетол. конф.», Л., изд. «Наука» : 202—203.
- Шалдыбин С. Л. 1974. Роль бесхвостых амфибий в прибрежных биогеоценозах. Автореф. канд. дисс., Казанск. гос. ун-т : 1—19.
- Шварц С. С. 1960. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных признаков наземных позвоночных животных. — Труды Ин-та биол. Уральск. Фил. АН СССР, Свердловск, вып. 14 : 113—177.
- Яблоков А. В. 1973. Рептилии и амфибии как объекты микроэволюционного исследования. — В сб.: «Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюзн. герпетол. конф.», Л., изд. «Наука» : 227—229.
- Bellis E. 1961. Growth of the wood frog, *Rana sylvatica*. — Copeia, n. 1 : 74—77.
- Blair W. F. 1953. Growth, dispersal and age at sexual maturity of the Mexican toad (*Bufo valliceps* Wiegmann). — Copeia, n. 4 : 208—212.
- Bogert C. M. 1947. A field study of homing in the Carolina toad. — Amer. Mus. Novit., n. 1355 : 1—24.
- Breder C., Breder B. a. Redmond A. 1927. Frog tagging: a method of studying anuran life habits. — Zoologica, vol. 9, n. 3 : 201—229.
- Carpenter Ch. C. 1954. A study of amphibian movement in the Jackson Hole Wildlife Park. — Copeia, n. 3 : 197—200.
- Dely O. G. 1954. Markierungsversuche an Fröschen. Vorläufige Mitteilung. — Ann. Hist.-Natur. Mus. Nat. Hungar., (ser. nov.), Budapest, t. 5 : 457—463.
- Fraser J. F. 1966. A breeding colony of toad (*Bufo bufo* (L.)) in Kent. — Brit. J. Herpetol., vol. 3, n. 10 : 236—252.
- Frommhold E. 1959. Wir bestimmen Lurche und Kriechtiere Mitteleuropas. Radebeul, Neumann Verlag : 1—218.
- Haapanen A. 1970. Site tenacity of the common frog (*Rana temporaria* L.) and the moor frog (*R. arvalis* Nilss.). — Ann. zool. fenn., vol. 7, n. 1 : 61—66.

- Hamilton W. I. J. 1934. The rate of growth of the toad (*Bufo americanus americanus* Holbrook) under natural conditions. — *Copeia*, n. 2 : 88—90.
- Hazelwood E. 1969. A study of a breeding colony of frogs at the Cañon Slade Grammar School, near Bolton. *Lancs. — Brit. J. Herpetol.* vol. 4, n. 4 : 96—103.
- Heusser H. 1958. Markierungen an Amphibien. — *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, Bd. 103 : 304—320.
- Juszczyk W. 1951. The migrations of the aquatic frog, *Rana esculenta* L. — *Bull. intern. Acad. Polon. Sci. Lettr.*, ser. B., n. 7—10 : 341—369.
- Martof B. 1953. Home range and movements of the green frog. *R. clamitans*. — *Ecology*, vol. 34, n. 3 : 529—544.
- Martof B. 1953a. Territoriality in the green frog *Rana clamitans*. — *Ecology*, vol. 34, n. 1 : 165—174.
- Oldham R. S. 1963. Homing behaviour in *Rana temporaria* Linn. — *Brit. J. Herpetol.*, vol. 3, n. 5 : 116—127.
- Sanden-Guja W. 1961. Ortstreue eines grünen Wasserfrosches (*Rana esculenta*). — *Zierpsychol.*, Bd. 18, T. 3 : 261—264.
- Tarwid K. 1961. Zróżnicowanie niszy ekologicznej gatunku jako wskaźnik jego roli w biozozie (na przykładzie *Rana terrestris* Andr.). — *Ecol. Polska*, ser. B, t. 7, zs. 1 : 13—21.
- Turner F. R. 1960. Population structure and dynamics of the western spotted frog, *Rana p. pretiosa* Baird and Girard, in Yellowstone Park, Wyoming. — *Ecol. Monographs*, vol. 30, n. 3 : 251—278.
- Twitty V. C. 1959. Migration and speciation in newts. — *Science*, vol. 130, n. 3391 : 1735—1743.
- Woodbury A. M. 1956. Uses of marking animals in ecological studies: marking amphibians and reptiles. — *Ecology*, vol. 37, n. 4 : 670—674.

ON THE STUDY OF AMPHIBIAN MIGRATIONS

V. I. Garanin

Kazan State University

From 1958 to 1976 investigations on the ecology of anuran amphibians (*Rana arvalis*, *R. lessonae*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*) were carried out at the Volzhsko-Kamsky State Reserve territory. Investigations were performed by using the marking method of Martof (1953). Dynamics of amphibians population in different years has been traced under extreme conditions (severe winter, drought). Population area and borders were determined, type of migrations of species was established and life duration in nature was noted. Most regular is combination of marking with observations on constant or temporary routes or areas, with catch (in particular with trenches) with determination of age by bones transverse sections and by using phenetic indices.