

О РОЛИ ПОГОДНОГО ФАКТОРА В ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИИ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*Rana temporaria*) НА СЕВЕРЕ

© 1998 г. А. П. Кутенков

Государственный природный заповедник "Кивач"

186200 Республика Карелия, г. Кондопога

Поступила в редакцию 29.01.96 г.

Прослежена многолетняя динамика относительной численности генераций при параллельном круглогодичном контроле погодных условий. Ежегодная успешность метаморфоза независима от количества продуцируемой икры и связана лишь с водным балансом репродуктивных водоемов. Обилие сеголеток осенью мало зависит от успеха размножения, в большей мере оно связано с продолжительностью нагула и погодой в этот период. Обилие годовиков, нечетко зависящее от их численности в возрасте сеголеток, определяется как продолжительностью и условиями нагула перед первой зимовкой, так и условиями зимы. Группа половозрелых осенью представлена в основном двух- и трехлетними лягушками в непостоянной и неопределенной пропорции. Численность этой группы зависит от условий (температура среды), в которых составляющие ее животные провели свою первую зиму.

Естественные популяции лягушек испытывают многолетние изменения численности, обусловленные как межгодовыми различиями количества особей новых генераций, так и их дальнейшей смертностью. Численность каждой возрастной группы зависит от обилия особей этой генерации на предшествующей возрастной стадии. Однако внешние условия, снижая выживание или способствуя ему, могут существенно изменять или нивелировать данную зависимость. Исследования выживания и причин смертности на ранних стадиях онтогенеза (икра, личинки, сеголетки) достаточно многочисленны. В то же время попытки сопоставления многолетних рядов данных об обилии особей, слагающих на разных стадиях онтогенеза конкретную популяцию, с флуктуациями важнейших погодных характеристик мне не известны.

Наша задача состояла в установлении общих тенденций изменений численности генераций при переходах от одной стадии биологического цикла к последующей под воздействием абиотических факторов в локальной группировке травяной лягушки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в природном заповеднике "Кивач", расположенном в Южной Карелии (62°20' с.ш., 33°20' в.д.). Здесь, на северной периферии ареала *R. temporaria*, биотические и климатические условия еще не становятся неблагоприятными для вида (Кутенков, 1991). Мы наблюдали за группировкой травяных лягушек, занимающей площадь около 60 га с удобным зимовочным водоемом (неглубокая река) и хвойно-лиственным ле-

сом и лугами, используемыми как летние местообитания. Здесь же находятся около 60 постоянных мест икрометания во временных водоемах. Популяция не изолирована от соседних, однако на сопредельной территории население вида более разрежено.

Поскольку в план работы не входили ни расчет плотности населения, ни точная оценка демографических параметров, излишние при указанной постановке задачи, мы использовали показатели относительного обилия, установленные следующими способами.

1. Количество кладок икры, продуцируемое популяцией (*ККИ*) – по результатам пересчета кладок в репродуктивных водоемах (1981–1994 гг.; пределы 711–3177 кладок).

2. Успешность метаморфоза (*УМ*). Практикуемый способ учета сеголеток у ловчих сооружений (Ищенко, 1982; Ляпков, Северцов, 1994; Verpey, 1990) неосуществим на обширных разветвленных системах водоемов района исследований. Поэтому приняли, что величина *УМ* пропорциональна *ККИ* в водоемах, сохранившихся до начала метаморфоза. Тогда при благоприятном исходе *УМ* соответствует числу кладок в данном водоеме. Если же какие-то водоемы уменьшились настолько, что в них, независимо от исходного количества икры, прошли метаморфоз немногие особи, *УМ* для каждого из них считали соответствующим одной условной кладке. В 1981–1994 гг. пределы *УМ* были пропорциональны выходу сеголеток из 6–2530 кладок.

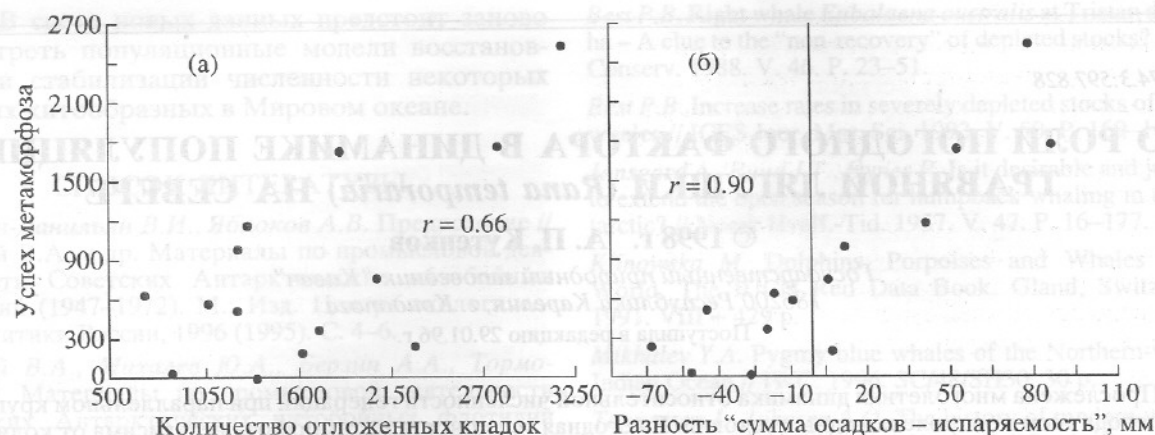


Рис. 1. Соотношение успеха метаморфоза в популяции травяной лягушки (количество кладок икры, из которых вылупились и завершили метаморфоз личинки) и количества продуцируемых ею кладок икры (а), а также зависимость успеха метаморфоза от водного баланса (б) в каждый год наблюдений (r – коэффициент корреляции).

3. Обилие сеголеток перед зимовкой (СПЗ) оценивали в баллах от 1 до 5, обходя в начале сентября места их концентрации (1982–1994 гг.).

4. Длина тела сеголеток перед зимовкой установлена по измерениям в выборках из 29–47 экз.; средние размеры варьировали от 16.6 до 28.0 мм в разные годы.

Параметры 5 и 6 оценивали при многократных, с июня по август, подсчетах на площадке (0.6 га) в оптимальном местообитании; обнаруженных лягушек измеряли и распознавали индивидуально по рисунку на спинке (Кутенков, Перехрестова, 1985). Учеты проведены в часы наибольшей активности (Кутенков, Целлариус, 1988).

5. Обилие годовалых (длина тела менее 50 мм к концу августа) – ОПЛ. Индексом обилия служило максимальное количество встреч лягушек, зафиксированное за один обход площадки в данном сезоне (1983–1994 гг.; пределы 2–45 экз.).

6. Обилие половозрелых (ОПЛ) – то же для особей, достигших 65 мм или имевших большие размеры к середине августа (1983–1994 гг.; 4–16 экз.).

Фиксировали даты начала икрометания (22.IV–10.V), появления сеголеток (20.VI–22.VII) и длительность периода от вылупления до начала выхода сеголеток (44–74 дня). Активный период у лягушек завершался в сентябре, когда они переставали питаться и мигрировали (кроме сеголеток) к зимним убежищам. Погодные характеристики каждого месяца получены по данным метеостанции, расположенной в центре исследуемой территории. Величину испаряемости (E , мм) рассчитывали по эмпирической формуле Иванова: $E = 0.0018(t + 25)^2(100 - a)$, где t – среднемесячная температура и a – среднемесячная относительная влажность воздуха (Борисов, 1948). Разность между суммой осадков и испаряемостью служила

показателем водного баланса репродуктивных водоемов.

Имея многолетние ряды значений популяционных параметров, рассчитывали корреляцию между ними, а также с погодными и другими характеристиками. Всего при попарном сравнении варьирования вычисляли до 35 коэффициентов корреляции (r , формула Браве–Пирсона) для каждого параметра.

Вспомогательные методы исследования и обработки данных упомянуты по ходу изложения результатов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Карелии каждая половозрелая самка травяной лягушки участвует в размножении ежегодно, откладывая единственную кладку икры, соотношение полов близко к 1 : 1 (данные вскрытия сеголеток). Следовательно, число отложенных кладок (ККИ) связано прямой зависимостью с количеством перезимовавших половозрелых особей обоего пола. ККИ зависело и от обилия половозрелых лягушек (ОПЛ) предыдущей осенью: $r = 0.79$, $p = 0.006$.

Успешность метаморфоза (УМ) не строго коррелирует с количеством отложенных весной кладок (рис. 1а), а без учета двух наиболее продуктивных сезонов связи УМ с ККИ не обнаружено ($r = 0.14$, $n = 12$). Очевидна зависимость УМ от показателя водного баланса в июне (рис. 1б), сохраняющаяся и без учета двух наиболее продуктивных лет ($r = 0.83$). Величина УМ связана также с водным балансом в течение всего периода развития (май–июнь, $r = 0.89$) и с количеством осадков в июне ($r = 0.88$).

Не удалось обнаружить какого-либо одного фактора, модифицирующего обилие сеголеток за

время их нагула. Величина *СПЗ* не коррелирует ни с *УМ* (рис. 2а), ни с *ККИ* ($r = 0.23$). Анализ условий жизни ювенильных лягушек в июле "отклоняющихся" лет показывает, что, например, чем дольше период наземной жизни и выше температура воздуха в июле, тем больше их выживает, и наоборот (рис. 2б). В 1982 г. из-за позднего метаморфоза лягушата имели мало времени на нагул в июле, температура была близка к средней многолетней, но минимальное количество осадков и всего шесть дней с дождями (рис. 2в) способствовали успешному выживанию сеголеток.

Сроки начала выхода сеголеток обусловлены температурой воздуха в период личиночного развития (май–июнь, пределы 9.1–13.3°C), однако не коррелируют со сроками начала икрометания: $r = 0.90$ и 0.22 соответственно.

Размеры сеголеток осенью достоверно коррелировали с продолжительностью личиночного периода ($r = -0.91$, $p = 0.01$), температурой воздуха в этот период ($r = 0.94$, $p = 0.01$), температурой в июле (пределы 14.9–18.9°C, $r = 0.91$) и в июле–августе ($r = 0.90$) и, в меньшей степени, с количеством дней с осадками в августе ($r = 0.81$; $p = 0.05$).

То, что длина тела большинства годовалых особей к осени не превышает 50 мм, не только установлено по индивидуальным кривым роста меченых лягушек в сезоны, когда этот возраст доминировал в популяции, но и подтверждено скелетохронологическим анализом. Как и в случае с сеголетками, линейная зависимость между *ОГЛ* и их численностью на предшествующей возрастной стадии в отдельные годы нарушается. Особенно сильно повлиял на форму зависимости 1986 г. (рис. 3а). Многочисленное поколение 1985 г. имело экстремально короткий и прохладный период нагула перед первой зимовкой (1986 г. на рис. 3б), и это было, по-видимому, главной причиной их высокой смертности зимой 1985/86 г. Относительно низкое *ОГЛ* в 1994 г. обусловлено плохой выживаемостью при низкой температуре и тонком снежном покрове в предшествовавшем ноябре (рис. 3в). Напротив, многочисленные генерации 1983 и 1988 гг., имевшие благоприятные условия нагула и зимовки, были обильны в популяции и в годовалом возрасте (1984 и 1989 г. на рис. 3). Дополнительно *ОГЛ* достоверно коррелировало со среднемесячной температурой воздуха в июле год назад ($r = 0.82$; $p = 0.002$). Погодные условия сентября и октября не влияли на выживание лягушат.

В районе исследований лягушки становятся половозрелыми при длине тела не менее 65 мм. Они созревают к осени и идут на нерест после очередной зимовки. Основу репродуктивной части популяции осенью составляют двух- и трехлетние особи, половое созревание которых завершилось в данный сезон. Это выяснили при на-

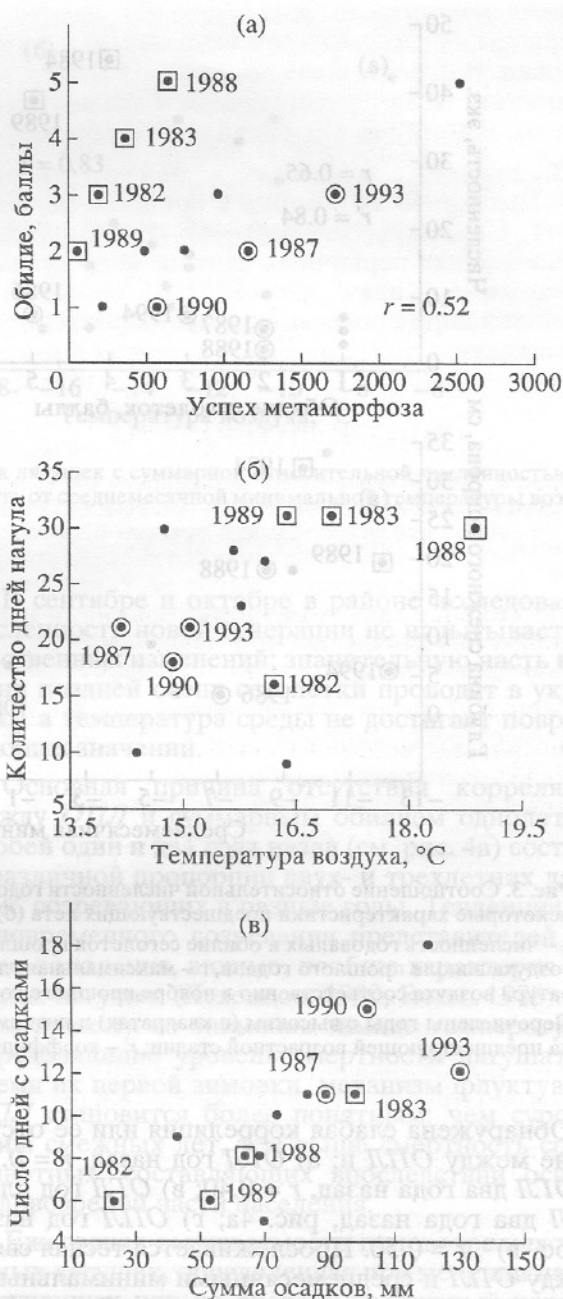


Рис. 2. Обилие сеголеток осенью и успех метаморфоза (а), а также погодные характеристики июля (б, в) в каждый год наблюдений. Перечислены годы с высоким (в квадратах) и низким (в кругах) обилием сеголеток при данном успехе размножения.

блюдениях за ростом меченых животных, на основе измерений в период нереста, по данным вскрытий лягушек из окрестностей заповедника, а также при скелетохронологическом исследовании выборок разных лет. Меньшая часть представлена старшими особями, размножавшимися не менее одного раза до поимки на площадке в конкретном году.

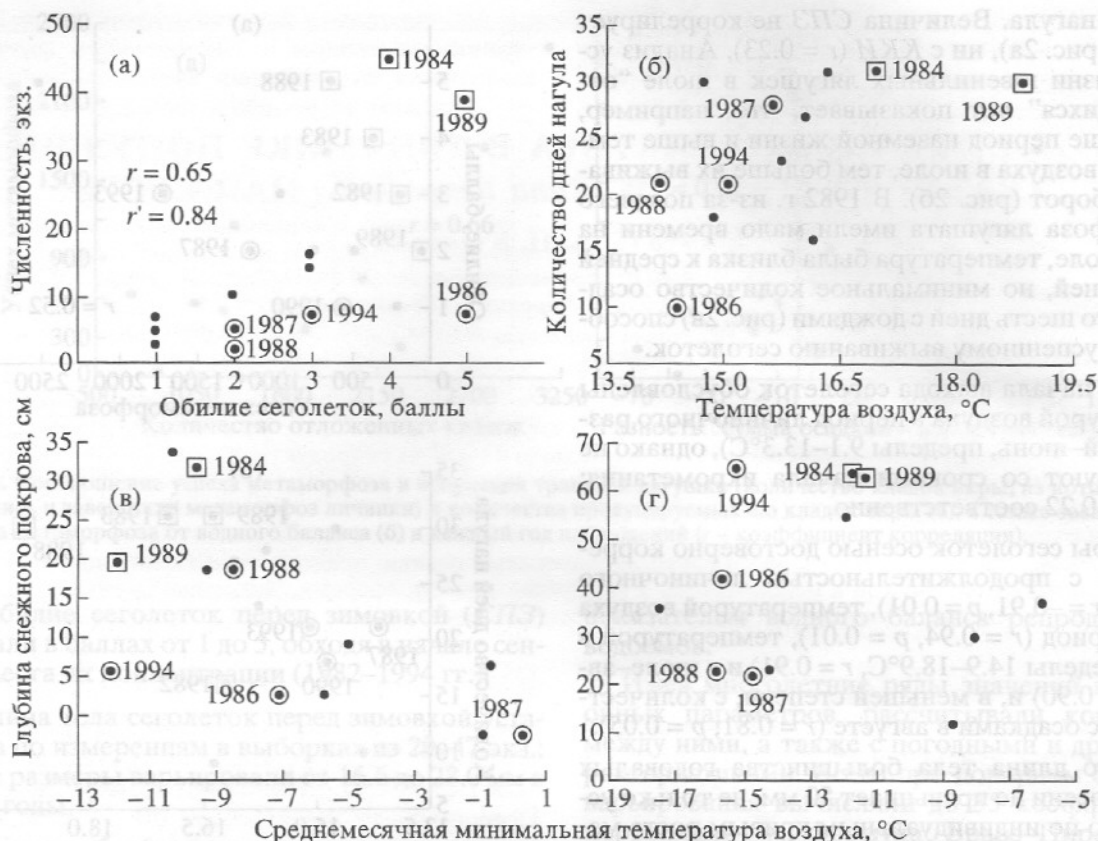


Рис. 3. Соотношение относительной численности годовалых особей с обилием сеголеток прошлой осенью (а), а также некоторые характеристики предшествующих лета (б) и зимы (в, г) в каждый год наблюдений.

а — численность годовалых и обилие сеголеток прошлой осенью; б — число дней нагула и среднемесячная температура воздуха в июле прошлого года; в, г — максимальная глубина снежного покрова и среднемесячная минимальная температура воздуха соответственно в ноябре прошлого года и для периода с ноября по февраль предшествующей зимы.

Перечислены годы с высоким (в квадратах) и низким (в кружках) обилием годовалых особей при данном их обилии на предшествующей возрастной стадии; r' — коэффициент корреляции без данных за 1986 г. ($n = 11$).

Обнаружена слабая корреляция или ее отсутствие между ОПЛ и: а) ОГЛ год назад, $r = 0.26$; б) ОГЛ два года назад, $r = 0.40$; в) ОПЛ год плюс ОГЛ два года назад, рис. 4а; г) ОПЛ год назад плюс “в”, $r = 0.50$. Прослеживается тесная связь между ОПЛ и среднемесячными минимальными температурами воздуха в период с ноября по февраль: зимой два года назад (пределы от -17.4 до -5.9°C , $r = 0.82$) и зимой один и два года назад (рис. 4б).

Причины смертности головастиков различны, но усыханию водоемов, влияющему на этот процесс как прямо, так и опосредованно — через увеличение плотности скоплений личинок с вытекающими негативными последствиями, отводится главенствующая роль, когда речь идет о видах, размножающихся во временных водоемах (Банников, 1948; Ивантер, 1969; Гаранин, 1971; Северцов, Сурова, 1979; Ищенко, Леденцов, 1987; Кутенков, 1990; Кутенков и др., 1990; Ляпков, Северцов, 1994; Seigel, 1983; Pechman et al., 1991). В исследуемой популяции УМ прямо зависит от водного ба-

ланса репродуктивных водоемов и часто не соответствует ККИ, отложенных весной.

Смертность ювенильных лягушек оказывается наивысшей в начале жизни (Смирин, 1980; Savage, 1961). Ее масштабы зависят от условий, в которых проходят поздние стадии метаморфоза, от размеров сеголеток при выходе на сушу и его сроков (Ищенко, Леденцов, 1985; Ляпков, 1986, 1988; Berven, 1990). На *R. temporaria* и *R. arvalis* показано, что исходные размеры сеголеток из разных водоемов в пределах конкретной территории устойчиво различаются, но в популяции в целом межгодовая вариация размеров перекрывает “водоемоспецифичную” (Ищенко, 1982; Ляпков, Северцов, 1994). Рост сеголеток наиболее интенсивен в первый месяц наземной жизни, тогда же его скорость существенно зависит от температуры среды (Гоголева, 1985).

В Карелии обилие сеголеток, доживших до осени (СПЗ), во многом зависит от состояния погоды в период нагула и от продолжительности на-

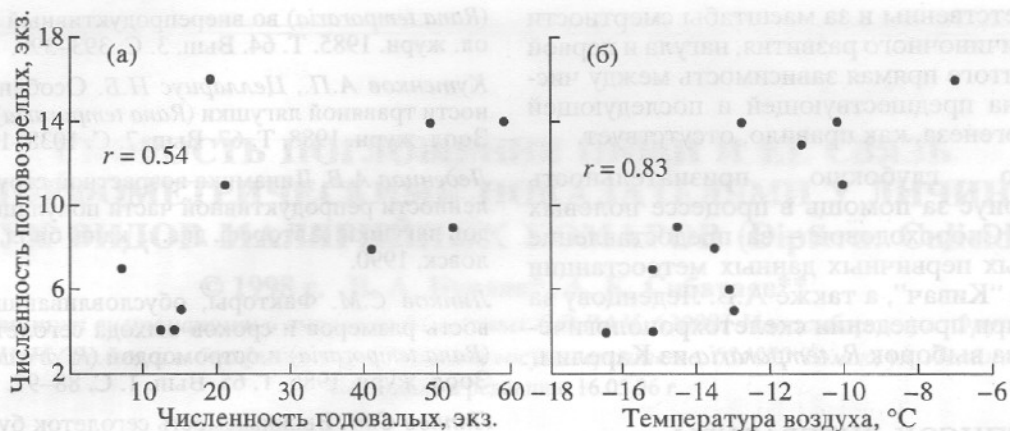


Рис. 4. Соотношение относительной численности половозрелых лягушек с суммарной относительной численностью годовалых особей один и два года назад (а), а также ее зависимость от среднемесячной минимальной температуры воздуха в зимы (ноябрь–февраль) два и три года назад (б).

гула в июле (см. рис. 2); последняя, в свою очередь, определяется температурой во время развития личинок. Благоприятное сочетание условий приводит к высокому СПЗ даже при относительно невысокой УМ. По нашим данным, эти же факторы определяют и размеры сеголеток перед зимовкой.

В северной части ареала подавляющее большинство взрослых травяных лягушек зимует под водой (Koskela, Pasanen, 1974; наши данные). Сеголетки бесхвостых амфибий умеренной зоны, однако, еще не обладают сложным физиологическим механизмом подготовки к гипобиозу, он устанавливается только после экспозиции годовым циклом местного климата (Wing-Larsen, Jørgensen, 1987). В отсутствие физиологической мотивации и не знакомые с расположением водоемов многие сеголетки *R. temporaria* остаются зимовать в случайных наземных укрытиях. В этой ситуации масштабы их смертности зависят от условий зимы или даже первого холодного месяца. Важно и "качество" впервые зимующих животных: наибольшая смертность в этот период отмечена среди сеголеток, не достигших определенных размеров и не сформировавших необходимые энергетические депо за время нагула (Ищенко, Леденцов, 1985; Berven, 1990). На Севере как условия и продолжительность нагула, регулирующие степень подготовленности сеголеток травяной лягушки к зимовке, так и условия зимы независимо и в равной мере могут сказываться на их выживании (см. рис. 3). Таким образом, именно значительные погодные флуктуации объясняют несоответствия в соотношении ОПЛ летом и СПЗ прошлой осенью: генерации с отклонившейся от линейной зависимости численностью обязательно попадали в условия экстремальных значений как минимум одного из выделенных факторов.

В сентябре и октябре в районе исследований численность новой генерации не испытывает существенных изменений: значительную часть времени поздней осени сеголетки проводят в укрытиях, а температура среды не достигает повреждающих значений.

Основная причина отсутствия корреляции между ОПЛ и суммарным обилием однолетних особей один и два года назад (см. рис. 4а) состоит в различной пропорции двух- и трехлетних лягушек, созревающих в разные годы. Тенденция неодновременного созревания представителей одного поколения, видимо, вообще характерна для бурых лягушек (Леденцов, 1990; Ruser, 1988). Но если принять во внимание зимние температуры, определяющие уровень смертности лягушат во время их первой зимовки, механизм флуктуаций ОПЛ становится более понятным: чем суровее зимы смежных лет, тем выше смертность среди животных, составляющих впоследствии основу половозрелой части населения.

Ежегодная выживаемость половозрелых травяных лягушек, определенная при мечении на нерестилищах или во внепродуктивный период, оказалась сходной в разных частях ареала и составила 30–46% (Loman, 1984; Ruser, 1986; Elmborg, 1990). В результате мечения самцов на нерестилищах на протяжении пяти лет мы получили среднюю величину 44% при вариации 36–51%. Такой устойчивый показатель выживания половозрелых лягушек объясняет скоррелированность ККИ с ОПЛ предшествующим летом.

Таким образом, в основе механизма, порождающего динамику численности популяций *R. temporaria* на Севере, лежит погодный фактор. С одной стороны, погодные условия определяют морфофизиологический облик новой генерации, их влияние сказывается уже на личиночной стадии и продолжается до осени. Одновременно погодные

условия ответственны и за масштабы смертности в периоды личиночного развития, нагула и первой зимовки. В итоге прямая зависимость между численностью на предшествующей и последующей стадиях онтогенеза, как правило, отсутствует.

Выражаю глубокую признательность Н.Б. Целлариус за помощь в процессе полевых работ, С.Б. Скороходовой – за предоставление обработанных первичных данных метеостанции заповедника “Кивач”, а также А.В. Леденцову за содействие при проведении скелетохронологического анализа выборок *R. temporaria* из Карелии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г. О колебании численности бесхвостых амфибий // Докл. АН СССР. 1948. Т. 61. № 1. С. 131–134.
- Борисов А.А. Климаты СССР. М.: Учпедгиз, 1948. 224 с.
- Гаранин В.И. К вопросу о динамике численности земноводных и пресмыкающихся // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань, 1971. Вып. 3. С. 79–93.
- Гоголева Н.П. Некоторые закономерности линейного и весового роста амфибий // Экология. 1985. № 1. С. 61–66.
- Ивантер Э.В. Материалы по экологии травяной лягушки на Севере // Труды заповедника “Кивач”. 1969. Вып. 1. С. 136–145.
- Ищенко В.Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) и ее возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23–49.
- Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 11–21.
- Ищенко В.Г., Леденцов А.В. Влияние условий среды на динамику возрастной структуры популяций остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 40–51.
- Кутенков А.П. Размножение бесхвостых амфибий южной Карелии и влияние на него некоторых форм хозяйственной деятельности // Антропогенные воздействия на природу заповедников. М., 1990. С. 38–50.
- Кутенков А.П. Состояние популяций травяной лягушки, *Rana temporaria*, на северной периферии ареала // Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС, 1991. Вып. 1. С. 54–60.
- Кутенков А.П., Панарин А.Е., Шкляревич Ф.Н. Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова // Наземные позвоночные животные в заповедниках Севера европейской части РСФСР. М., 1990. С. 54–70.
- Кутенков А.П., Перехрестова М.В. Размещение и характер использования территории у травяной лягушки (*Rana temporaria*) во внепродуктивный период // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 3. С. 393–399.
- Кутенков А.П., Целлариус Н.Б. Особенности активности травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Карелии // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 7. С. 1038–1045.
- Леденцов А.В. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990.
- Ляпков С.М. Факторы, обуславливающие изменчивость размеров и сроков выхода сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 1. С. 88–97.
- Ляпков С.М. Выживаемость сеголеток бурых лягушек (*Rana temporaria* и *R. arvalis*) в начале наземной жизни // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 10. С. 1519–1529.
- Ляпков С.М., Северцов А.С. Влияние начальной численности генерации на численность завершивших метаморфоз особей, их размеры и сроки выхода у травяной (*R. temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 1. С. 97–111.
- Северцов А.С., Сурова Г.С. Гибель личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 3. С. 393–403.
- Смирнова Э.М. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 12. С. 1831–1840.
- Berven K.A. Factors affecting populations fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*) // Ecology. 1990. V. 71. № 4. P. 1599–1608.
- Elmberg J. Long term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frog, *Rana temporaria* // Can. j. zool. 1990. V. 68. № 1. P. 121–127.
- Koskela P., Pasanen S. The wintering of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Aquilo. Ser. zool. 1974. № 15. P. 1–17.
- Loman J. Density and survival of *Rana arvalis* and *Rana temporaria* // Alytes. 1984. № 3. P. 125–134.
- Pechmann J.H.K., Scott D.E., Semlitsch R.D., Caldwell J.P., Vitt L.J., Gibbons J.W. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations // Science. 1991. V. 253. № 23. P. 892–895.
- Ryser J. Altersstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grasfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) aus der Schweiz // Zool. Anzeiger. 1986. Bd. 217. № 3/4. S. 234–251.
- Ryser J. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology // J. zool. 1988. V. 216. № 4. P. 673–685.
- Savage R. The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). London: Pitman & sons, 1961. 221 p.
- Seigel R.A. Natural survival of eggs and tadpoles of the wood frog, *Rana sylvatica* // Copeia. 1983. № 4. P. 1096–1098.
- Wing-Larsen H., Jørgensen C.B. Hormonal control of seasonal growth in a temperate zone toad *Bufo bufo* // Acta zool. (Stockh.). 1987. V. 68. № 1. P. 49–56.