

**ТРАВЯНАЯ ЛЯГУШКА (*RANA TEMPORARIA*) НА КАМЧАТКЕ:
ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРВОЙ ПОПУЛЯЦИИ****С. М. Ляпков***Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
Биологический факультет
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1
E-mail: lyapkov@mail.ru*

Поступила в редакцию 06.05.2016 г.

Приведены результаты первого краткосрочного исследования в мае 2015 г. уникальной популяции травяной лягушки, сформированной на юге Камчатки в результате выпуска 150 неполовозрелых особей весной 2005 г. Численность размножившихся в 2015 г. самок составила 2648. Длительность сезона активности в месте выпуска на 2 месяца короче, чем в месте сбора переселенных особей в Подмоскowie (4 месяца). Предположительно этой успешной интродукции способствовали наличие (кроме многочисленных непогреваемых мелких водоёмов) небольшого подогреваемого термальными водами водоёма, а также изменение соотношения роста и развития до завершения метаморфоза и достижение половой зрелости при меньших размерах.

Ключевые слова: географическая изменчивость, предметаморфозный рост, развитие, интродукция, самоподдерживающаяся популяция, травяная лягушка, юг Камчатки.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-123-128

ВВЕДЕНИЕ

Формирование популяций озёрной лягушки на Камчатке, начавшееся в конце 1990-х гг. в результате завоза особей из европейской части России и последующего переноса местными жителями во многие термальные водоёмы, исследуется в течение последних 10 лет (Ляпков, 2014 *а, б*). Вместе с тем в начале 2015 г. автору статьи удалось получить от коллег-герпетологов сведения о первой успешной интродукции травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) и формировании популяции вида на юге Камчатки. В конце мая 2015 г. эта популяция, сформировавшая вблизи частной базы для охоты и рыбалки, была исследована автором в течение 5 дней. К сожалению, автору не было гарантировано посещение этого частного владения в мае следующего (2016) года. Поэтому задача данной статьи – изложение результатов первого краткого сезона исследования весной 2015 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Краткое описание места работы и нерестовых водоёмов. Местообитание исследованной популяции находится вблизи поселения «Голыгинские ключи» (51°51'35" с.ш., 157°1'49" в.д.) Усть-Большерецкого района Камчатского края России (далее – Голыгино). Эта частная база для охоты и рыбалки расположена на юге Камчатки, в среднем течении р. Голыгина, в месте выхода термальных источников, обеспечивающих слабый подогрев нескольких мелких пойменных водоёмов.

Основной выход термальной воды питает небольшой искусственный бассейн с температурой +42.5°C и не используется лягушками в качестве нерестового водоёма. В период нерестовых миграций в этом бассейне из-за слишком высокой температуры ежедневно гибнет около 5 особей. Рядом расположен еще один термальный водоём (с температурой +33.5°C), также имеющий короткий сток в протекающий рядом холодный ручей. Все остальные слабо подогреваемые водоёмы находятся на другом, левом берегу этого ручья и используются в качестве нерестовых водоёмов (рис. 1, *а*). На расстоянии около 200 м от ручья выход термальных вод прекращается, и остальные многочисленные здесь пойменные водоёмы уже не имеют естественного подогрева. Далее в этом направлении, на расстоянии около 1 км от ручья, на 1-й пойменной террасе расположено небольшое олиготрофное озеро, также используемое как нерестовый водоём (рис. 1, *б*). В противоположном направлении от базы на расстоянии около 1.5 км в р. Голыгина впадает ее небольшой приток (р. Кузанек), разливы которого, как и протекающего через базу ручья, также служат нерестовыми водоёмами (рис. 1, *в, г*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки размножения, учеты кладок и состав эмбриональных и личиночных стадий развития. Работа проводилась с 27 по 31 мая 2015 г. Во всех указанных выше водоёмах (в радиусе около 1.5 км от базы) были учтены все кладки травяной

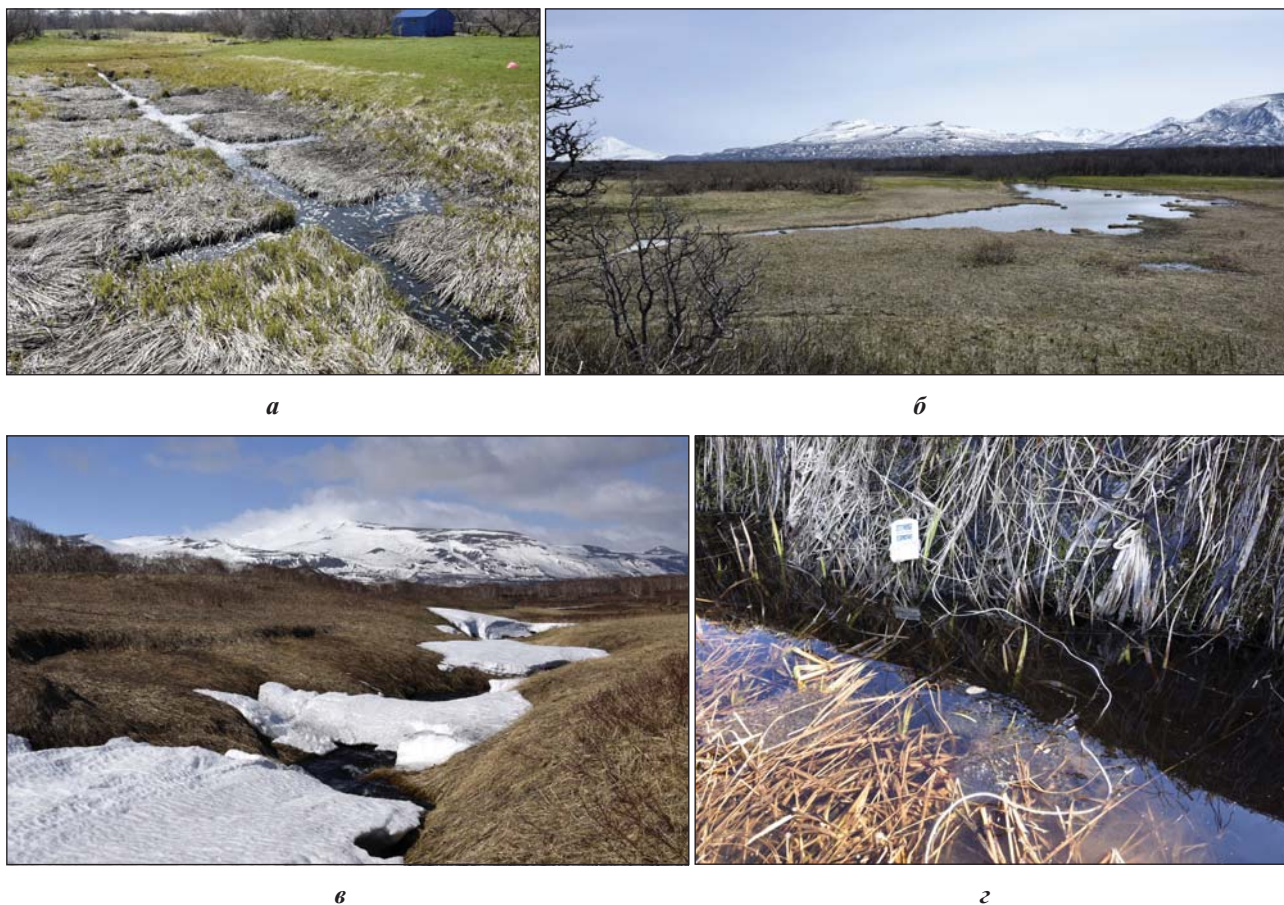


Рис. 1. Биотопы и нерестовые водоёмы травяной лягушки вблизи базы «Голыгинские ключи»: *а* – общий вид подогреваемого и искусственно углубленного нерестового водоёма, вблизи которого выпустили особей, привезенных из Московской области; *б* – общий вид небольшого озера на 1-й террасе; *в* – биотоп с ручьем; *г* – кладки в ручье

лягушки. К 27 мая большая часть кладок была уже отложена, за последующие 3 дня удалось обнаружить всего около 30 новых кладок. Судя по наличию головастиков 42-й стадии развития (по таблицам нормального развития Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой (1975)), раньше всего размножение начинается в подогреваемой луже (максимальная температура $+22^{\circ}\text{C}$), искусственно углубленной канавками (см. рис. 1, *а*). По наблюдениям сотрудников базы, размножение началось здесь около 10 мая (в большинстве других водоёмов – между 15 и 20 мая). Головастики несколько более ранних стадий (39 – 40) были найдены также в мелких и слабо подогреваемых лужах ($+18$ – $+20^{\circ}\text{C}$) поблизости. Во всех остальных нерестовых водоёмах без подогрева ($+16^{\circ}\text{C}$) развитие проходило медленнее. Всего было учтено 2648 кладок. Отметим, что сходное число размножающихся самок было выявлено нами в фазе низкой численности популяции травяной лягушки в Подмоскowie (минимальное число кладок в этой популяции составило 1130) (Ляпков и др., 2006), однако площадь занимаемой популяцией территории и нерестовых водоёмов была приблизительно в 2-3

раза больше. Распределение кладок популяции Голыгино по водоёмам различного типа (таблица) показывает предпочтение к небольшим стоячим открытым водоёмам, большинство из которых не питается термальными водами, но прогревается солнцем. Однако наиболее мелкие из этих водоёмов (всего около 30% от общего числа) пересыхают уже до конца мая. Существенно реже в качестве нерестовых водоёмов используются старицы и разливы ручьев (см. рис. 1, *в*, *г*), где развитие проходит при необычно низкой температуре ($+4$ – $+5^{\circ}\text{C}$).

Следует также отметить, что практически все водоёмы (кроме немногих подогреваемых) используются в качестве мест размножения многочисленной популяции сибирского углозуба (рис. 2, *а*). Общее число кладок этого вида превышало число кладок травяной лягушки приблизительно в 3 раза, в некоторых наиболее мелких лужах (особенно часто – в колеях) были найдены только кладки углозуба.

Была также выявлена нехарактерная для других популяций растянутость сроков икротетания в пределах одного водоёма. Во всех ранее ис-

ТРАВЯНАЯ ЛЯГУШКА (*RANA TEMPORARIA*) НА КАМЧАТКЕ

Распределение кладок по водоёмам различного типа в популяции Голыгино

Тип водоёма	Число кладок	Доля от общего числа, %	Минимальная стадия	Максимальная стадия
Старицы и разливы в русле ручьев	134	5.06	Раннее дробление	Поздняя хвостовая почка
Мелкие стоячие водоёмы коренного берега в колеях и понижениях рельефа	734	27.72	Поздняя бластула	Выклев
Мелкие стоячие водоёмы поймы и 1-й террасы	1193	45.05	Ранняя бластула	39 – 40
Подогреваемая лужа с прорытыми канавками	115	4.34	Средняя гастрюла	42
Небольшое озеро на 1-й террасе	472	17.82	Ранняя бластула	Выклев

следованных популяциях травяной лягушки, в каждом данном водоёме икроемещение проходит в сжатые сроки, обычно 3 – 5 суток, причем большая часть кладок откладывается в течение 1 – 2 суток (Сурова, Северцов, 1985). Растянность сроков размножения в пределах популяции связана с тем, что используются различные по времени оттаивания водоёмы. Так, в популяции травяной лягушки Звенигородской биостанции (Подмосковье) длительность сезона размножения может достигать 20 – 25 дней из-за наличия рано и поздно оттаивающих нерестовых водоёмов. Однако ранее в литературе не была описана ситуация, когда в одном нерестовом водоёме встречались бы недавно отложенные кладки и головастики 39 – 42-й стадий развития. Как следствие таких сильных различий, в некоторых водоёмах был выявлен канныализм, т.е. поедание активно питающимися головастиками 39 – 42-й стадий развития личинок 31 – 35-й стадий, которые после выклева уже не были защищены галлертами (рис. 2, б).

Взрослые и неполовозрелые особи. С первого дня исследования взрослые особи в нерестовых водоёмах вблизи скоплений кладок не были замечены. Вероятно, после икроемещения они выходят

на сушу быстрее, чем в других популяциях. Можно предположить, что в водоёмах они уязвимы из-за хищничества, что подтверждается крайне осторожным поведением углозубов, дольше задерживающихся в нерестовых водоёмах. Все взрослые и неполовозрелые особи были отловлены на суше, обычно неподалеку от нерестовых водоёмов, на увлажненных луговых или кустарниковых участках поймы, террасы и коренного берега. Наибольшая их плотность выявлена вблизи крутых склонов на границе поймы с 1-й террасой, т.е. в местобитаниях с максимальным прогревом в течение дня. Часть неполовозрелых лягушек была собрана вблизи мест их водных зимовок: по берегам ручьев, основного русла рек Голыгина и Кузанека, а также мест выхода небольших родников (ключей), которые, по сообщению сотрудника базы, зимой не замерзают и покрыты толстым слоем снега.

Соотношение полов составило 0.5 (доверительный интервал ± 0.204 при $p = 0.01$). Средняя длина тела половозрелых самок составила 63.70 мм ($n = 20$), самцов – 66.00 мм ($n = 20$) (различия между полами недостоверны), неполовозрелых особей – 47.18 мм ($n = 33$). От неполовозрелых дискретно отличалась группа более мелких годовиков (22.50 мм;



а

б

Рис. 2. Случай близкого расположения кладок травяной лягушки и сибирского углозуба в водоёме (а); канныализм у головастиков травяной лягушки, т.е. поедание головастиками 39 – 40-й стадий развития личинок 31 – 35-й стадий развития (б)

$n = 107$). Взрослые особи характеризовались необычно мелкими размерами, свойственными обычно южным популяциям этого вида (Ляпков, 2012). Вероятно, эта особенность связана с невозможностью быстрого постметаморфозного роста в условиях короткого и сравнительно холодного сезона активности. Согласно нашим предварительным данным определения возраста методом скелетохронологии, первое размножение самок происходит после 3-й или 4-й зимовки.

Характеристики метаморфов, выращенных в лаборатории. Были также собраны фрагменты 15 недавно отложенных кладок, которые затем перевезли на Звенигородскую биостанцию и выращивали в стандартных лабораторных условиях до завершения метаморфоза. У особей из этих кладок была выявлена сравнительно низкая наследуемость времени развития, скорости роста и длины тела метаморфов, что соответствует изменчивости, направленной против градиента условий среды. Кроме того, у метаморфов популяции Голыгино (в отличие от всех остальных популяций) выявлена отрицательная генетическая корреляция размеров метаморфов и времени их развития до завершения метаморфоза, что интерпретируется нами как начальная фаза адаптации к условиям сравнительно короткого сезона активности (подробнее см.: Ляпков, 2016).

Модель роста численности. Согласно сообщению коллеги, осуществившему интродукцию, в конце мая 2005 г. в Голыгино было выпущено 150 неполовозрелых травяных лягушек, собранных на месяц раньше в Московской области и содержащихся до перевозки на Камчатку в холодильнике. Первое размножение немногих особей наблюдали уже в следующем году, а в 2007 г. было отложено еще больше кладок, причем только в подогреваемой луже, которая весной оттаивает на 2 недели раньше остальных водоёмов. К 2010 г. лягушки размножались уже во многих водоёмах вблизи базы.

Чтобы оценить основные популяционные параметры, сопутствующие быстрому росту численности самок, нами была построена простая имитационная модель в среде Excel. Среднее значение плодовитости (1500) было вычислено на основе средней длины тела самок и параметров аллометрической зависимости плодовитости от длины тела (Ляпков и др., 2002 а). Выживаемость до завершения метаморфоза принимали равной 0.1, ежегодная выживаемость вышедших на сушу особей до первого размно-

жения считали несколько меньшей, чем ежегодная выживаемость после первого размножения (поскольку выживаемость лягушек связана с их размерами (Ляпков, 1997)), и эти значения варьировали от 0.4 до 0.75, что укладывается в диапазон значений, выявленных в различных популяциях вида (Ляпков и др., 2002 б). Допускали, что все эти выживаемости не зависели от численности, а также что все самки одной генерации достигали половой зрелости одновременно. Поскольку половина всех привезенных особей (75) были самками, среди которых двухлетних было намного меньше, чем однолетних, в качестве двух начальных генераций были взяты 10 самок 2003 года рождения, размножавшихся впервые в Голыгино в 2006 г., и 65 самок 2004 г. р., размножавшихся впервые в 2007 г. В модели были прослежены численности всех генераций до возраста 6 лет, вплоть до 2013 года рождения, которые были вторым поколением, т.е. внучками привезенных самок. Были рассмотрены два варианта, в которых различался возраст первого размножения: в 1-м – 4 года, во 2-м – 3 года. В 1-м варианте наиболее близкая к учтенной (2648) численность самок в 2015 г. соответствует сравнительно высоким значениям ежегодной выживаемости: неполовозрелых 0.509 и половозрелых 0.75, во 2-м – сравнительно более низким значениям, соответственно 0.33 и 0.56. Таким образом, определенная учетами в 2015 г. численность позволяет предположить возможность первого размножения самок уже в возрасте 3 лет. Скорее всего, в возрасте 3 лет достигает половой зрелости лишь часть всех самок каждой генерации. Различается также и прогноз численности на 2016 год: в 1-м варианте модели – 4530 самок, во 2-м варианте – 6032.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные итоги. Местообитание в Голыгино, куда были переселены лягушата из Подмосковья, характеризуется длительностью сезона активности, близкой к минимальной в пределах естественного ареала вида (см.: Кутенков, 2009). Размножение вида в Московской области начинается в начале или середине апреля, длительность сезона активности – около 6 месяцев, в Голыгино – размножение на месяц позднее и длительность сезона активности – около 4 месяцев. Насколько можно судить по литературным данным, столь успешная интродукция путем разового выпуска небольшого числа особей, взятых из популяции с существенно более длитель-

ным сезоном активности и с быстрым ростом популяции, выявлена впервые. Считается, что при числе выпускаемых особей менее 100 интродукция обречена на неудачу, а от 100 до 1000 – будет удачной с вероятностью всего 40% (Germano, Bishop, 2008). Очевидно, наличие подогреваемого водоёма, удлиняющего сезон активности почти на месяц, облегчило «первопоселенцам» переход к более суровым условиям. Можно также предположить, что растянутость сезона размножения связана с более ранним выходом с зимовки части половозрелых особей, размножающихся в немногочисленных подогреваемых водоёмах и в наиболее рано оттаивающих пойменных водоёмах. Неожиданным результатом являются также изменения характеристик предметаморфозного роста и развития, выявленные по прошествии всего двух поколений.

Перспективы дальнейших исследований. Первая и наиболее важная задача – определение возраста взрослых особей методом скелетохронологии и оценка темпов роста после метаморфоза. При возможности продолжения полевых работ в 2017 г., кроме сбора взрослых и неполовозрелых особей, учет численности кладок и их распределения по водоёмам разного типа (причем на большей, чем в 2015 г., территории, для выявления пределов распространения популяции), планируется также определение плодовитости и размеров яиц, исследование темпов роста и развития головастиков в водоёмах с различной степенью подогрева. Будет проведено выращивание особей от ранних эмбриональных стадий до метаморфоза в стандартных лабораторных условиях при различных температурных режимах с целью получения оценок темпов роста и развития и их пластичности, а также потребления кислорода (характеризующего метаболизм) в водной фазе жизненного цикла.

Благодарности

Автор благодарен за предоставленные сведения коллеге, заселившему Гольгино травяной лягушкой из Московской области, который пожелал, чтобы его имя не было названо.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01771).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дабаян Н. В., Сленцова Л. А. 1975. Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М. : Наука. С. 442 – 462.
- Кутенков А. П. 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-Западе России. Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. 140 с.
- Ляпков С. М. 1997. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки // Зоол. журн. Т. 76, № 3. С. 356 – 363.
- Ляпков С. М. 2012. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки : формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. № 2. С. 21 – 44.
- Ляпков С. М. 2014 а. Озерная лягушка (*Pelodytes ridibundus*) в термальных водоёмах Камчатки // Зоол. журн. Т. 93, № 12. С. 1427 – 1432.
- Ляпков С. М. 2014 б. Озерная лягушка (*Pelodytes ridibundus*) на Камчатке : распространение, местообитания и особенности структуры популяций // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. XV междунар. науч. конф. / Камчатск. филиал Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский : Изд-во «Камчатпресс». С. 62 – 66.
- Ляпков С. М. 2016. Структура изменчивости размеров и темпов роста завершивших метаморфоз травяных лягушек географически удаленных популяций // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2016, вып. 3. С. 86 – 91.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. 2002 а. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. Т. 81, № 6. С. 719 – 733.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. 2002 б. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. Т. 81, № 10. С. 1251 – 1259.
- Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. 2006. Регуляция численности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по данным многолетних наблюдений за одной популяцией // Зоол. журн. Т. 85, № 9. С. 1128 – 1142.
- Сурова Г. С., Северцов А. С. 1985. Гибель в раннем онтогенезе травяной лягушки (*Rana temporaria*) и вызывающие ее факторы // Зоол. журн. Т. 64, № 1. С. 61 – 71.
- Germano J. M., Bishop P. J. 2008. Suitability of Amphibians and Reptiles for Translocation // Conservation Biology. Vol. 23, № 1. P. 7 – 15.

С. М. Ляпков

**RANA TEMPORARIA IN THE KAMCHATKA:
FORMATION OF THE FIRST POPULATION**

S. M. Lyapkov

*Moscow State University, Biological Faculty
1 Leninsky Gory, Moscow 119234, Russia
E-mail: lyapkov@mail.ru*

The results of our first short-term study of a unique *Rana temporaria* population in May, 2015, are reported. This population was formed in the southern Kamchatka as a result of releasing 150 immature frogs in the spring of 2005. The numbers of breeding females was 2,648 in 2015. The activity season duration at the release locality (4 months) is 2 months shorter than that at the original locality of the translocated frogs in Moscow district. The presence of a small pool warmed by thermal waters (along with numerous unwarmed ones), changes in the relationship between larval growth and development, and the maturation at smaller body sizes probably promoted this successful introduction.

Key words: geographic variability, premetamorphic growth, development, introduction, self-maintaining population, *Rana temporaria*, Southern Kamchatka.