

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА ВЗРОСЛЫМИ ОСОБЯМИ СЕРОЙ ЖАБЫ, *Bufo bufo*, В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

С. В. Огурцов

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет

SPACE UTILIZATION DURING SUMMER PERIOD IN ADULT COMMON TOADS, *Bufo bufo*

S. V. Ogurtsov

M. V. Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology

Using a mechanical tracking device («rucksack» with a bobbin of thread, weighing 4 g) we described the movements of 22 adult common toads *Bufo bufo* at their terrestrial home ranges during 3—23 days in June—July, 2001—2005 in the vicinity of Zvenigorod biological station of Moscow State University. We showed that toad's home range included 2—3 activity centers (up to 100 m² each) and connecting routes between them. Recaptures of toads individually recognized by photographic database and movements of 1 toad tracked at her summer home range during 2 consecutive years make us think that location and structure of the home range is retained from year to year. Control experiments with 8 toads showed no influence of tracking device on feeding behaviour and locomotor activity of amphibians. We did not observe any decrease in the body weight of individuals wearing a tracking device. Tracking 12 toads displaced 40—3000 m from their home ranges during 1—3 days we discovered that amphibians tried to leave an unknown area actively moving in northeastern direction that in that habitat coincided with the direction to the river. Within their home ranges toads' movements were slow and nondirectional.

Введение. Изучение пространственной ориентации животных подразумевает знание того, как животные используют окружающее их пространство в течение жизненного цикла. Серую жабу, *Bufo bufo*, изучают давно, однако большая часть работ касается поведения жаб в нерестовый период, в частности в ходе их нерестовых миграций. Хорошо известно, что взрослые серые жабы проявляют привязанность к своим нерестовым прудам и могут совершать миграции к ним с расстояния до 3 км (Sinsch, 1987 а, 1992). Нерестовый период достаточно короткий, и большую часть года жабы проводят на суше. Но именно по летнему периоду существует меньше всего данных о перемещениях жаб. Мнения исследователей о том, существуют ли у бесхвостых амфибий индивидуальные участки вне периода размножения, расходятся. Например, существует предположение, что иллюзию существования у них индивидуальных участков создает ограниченность перемещений амфибий летом (Северцов и др., 1998). По данным мечения и повторного отлова серых жаб из популяции, обитающей в окрестностях Звенигородской биостанции (Одинцовский район Московской области), только 8% повторно встреченных особей уходят дальше 100 м

от места предыдущей поимки, а около 42% встречаются на том же самом месте (Хмелевская, 2001). Это позволяет предположить, что у жаб летом существуют ограниченные участки обитания, о чем также свидетельствуют работы немецких авторов (Sinsch, 1987 b). Поскольку серые жабы звенигородской популяции размножаются только в одном из окрестных прудов (Стерляжий пруд на территории биостанции) и расходятся летом на расстояния до 1.5 км от места размножения, интересным представляется вопрос, сохраняется ли у них привязанность к летним участкам обитания от года к году?

В нашей работе мы попытались изучить структуру «индивидуального пространства» у взрослых особей серой жабы, *Bufo bufo*, в летней период. Основными вопросами являлись:

1. Отличается ли поведение жаб на участке обитания и вне его?
2. Каков размер участка обитания?
3. Насколько равномерно используется участок обитания?
4. Сохраняют ли жабы привязанность к участку обитания от года к году?

Материал и методика. В последние годы зарубежные исследователи все чаще используют для изучения перемещений амфибий миниатюрные радиодатчики и радиотражатели, некоторые из которых весят всего 0.1 г. Эти устройства позволяют проследить дальние передвижения амфибий, например при нерестовых миграциях. Как правило, при использовании этого метода положение животного регистрируется раз в 1—3 дня. Определенное неудобство при поиске «меченого» животного представляет также ограниченность радиуса действия самых легких радиотражателей — всего 12 м (Pilliod et al., 2002; Pellet et al., 2006). Если же требуется более детально отследить траекторию движения особи, например, суточные перемещения на летнем участке обитания размером несколько квадратных метров, незаменимым и наиболее дешевым устройством по-прежнему остается «рюкзачок» с катушкой с ниткой, предложенный в 1965 г. американцем Дж. Долом (Dole, 1965, Forester et al., 2006). В наших экспериментах при использовании для крепления «рюкзачка» пояса из резинки около 1/3 особей, снабженных им, избавлялось от этого устройства в первые 12 ч после выпуска (Бочарова и др., 2003). При использовании шлейки (только для самок) почти всех животных удавалось наблюдать, по крайней мере, в течение нескольких дней. Для сравнения, в аналогичных работах с применением радиодатчиков «потери» животных составляют более 50% (Pilliod et al., 2002; Forester et al., 2006; Pellet et al., 2006).

Контрольные опыты показали, что двигательная активность жаб при ношении «рюкзачка» не меняется. Скорость и точность схватывания добычи также не изменяются: в большинстве случаев жабы успешно ловят червя с первого раза. В процессе ношения рюкзака в течение 3—23 суток на своих участках обитания жабы увеличивают вес в среднем на 3.5 г ($p <$

0.05), что соответствует весу 2—3 дождевых червей, и такое увеличение веса следует считать естественным для нагульного периода.

Под наблюдением находилась звенигородская популяция серых жаб. В июне — июле 2001—2005 гг. отлавливали взрослых особей, фотографировали для индивидуального распознавания (по форме и размеру бугров на голове и рисунку на животе) и выпускали в место поимки, снабдив их механическим устройством для отслеживания их перемещений. Устройство представляло собой «рюкзачок», сделанный из половинки пластиковой капсулы «киндер сюрприза», в которую была вставлена пластиковая шпулька с 50—60 м нитки. «Рюкзачок» надевали с помощью пояса (или шлейки — для самок) из бельевой резинки на «талию» жабы, закрепляли свободный конец нити за колышек на земле, и по размотанной нити можно было судить о траектории движения животного. Выпущенных жаб проверяли 2 раза в день, в 8.00 и в 20.00, и при необходимости на месте заменяли катушку с ниткой. Таким образом, можно было сравнить дневной и ночной ход животного. Для этого данные по дневным и ночным маршрутам для каждой особи усредняли и использовали для сравнения критерий Вилкоксона для сопряженных пар.

В каждый учет траекторию движения заносили на карту местности, а с траектории снимали следующие показатели: длину траектории — длину размотанной нити, перемещение — расстояние по прямой из начала в конец траектории, азимут относительно сторон света из начала в конец траектории. Длина траектории служила показателем двигательной активности амфибий. Используя значения перемещения и азимута, заносили маршрут движения жабы в компьютер в программах MapInfo 6.5 и ArcView 3.2 (модуль Animal Movement 2.0), в которых затем строили границы участков обитания по методу «минимального участка» и по методу «кернала» (Worton, 1989). Площадь участка обитания рассчитывали по методу «минимального участка» для всех особей. Метод «кернала» применяли для описания структуры участка только тех особей, которых отслеживали не менее 5 суток, т. е. для которых получено не менее 10 точек их местоположения.

Отслеживающее устройство было предложено американцами (Dole, 1965), но нами усовершенствовано. Используя пластиковые детали, мы уменьшили вес «рюкзачка» с ниткой с 8 до 4 г. Для сравнения, вес жаб, участвовавших в экспериментах, составлял 31—48 г у самцов и 50—118 г у самок. За период наблюдений были прослежены перемещения 22 особей (18 самок и 4 самца) на их участках обитания. Часть особей сбрасывала «рюкзачок», поэтому продолжительность слежения за жабами варьировала от 3 до 23 суток. В этот период с помощью электронного термометра-гигрометра регистрировали температуру и влажность воздуха (текущие, минимальные и максимальные параметры) каждые 12 часов в момент проведения учета. Для оценки влияния указанных погодных факторов на двигательную активность жаб использовали коэффициент корреляции Спирмена.

Чтобы выяснить, не оказывает ли «рюкзачок» негативного воздействия на пищевую и двигательную активность жаб, провели контрольные опыты с 8 особями (3 самки и 5 самцов). Опыты проводили при температуре воздуха 18—30°C. Жаб содержали в лаборатории без прикрепления к ним «рюкзачков». Для проверки их пищевой мотивации им предлагали в пустом аквариуме на расстоянии 10 см от них дождевого червя длиной примерно 6 см. При этом регистрировали время, прошедшее от момента предъявления корма до первой попытки схватить добычу, а также число неудачных бросков на добычу. Для проверки двигательной активности жаб их помещали на улице на ровную асфальтированную площадку в тени в светлое время суток и регистрировали длину маршрута, пройденного в свободном хождении в течение 5 минут. С каждой особью в течение 2 дней провели по 3 опыта, как на пищевую мотивацию, так и на двигательную активность; данные по каждой особи затем усредняли. Затем тем же жабам надели «рюкзачки» и после 2 дней ношения устройства, не снимая его, их протестировали в тех же поведенческих ситуациях. В качестве дополнительного контроля жаб, выпускаемых с «рюкзачком» в места поимки, взвешивали до их выпуска с отслеживающим устройством, и после окончания слежения. Для сравнения поведения особей в ситуациях без «рюкзачка» и с надетым «рюкзачком», а также для сравнения веса особей до начала выпуска в места поимки и после окончания слежения применяли критерий Вилкоксона для сопряженных пар.

Чтобы проверить, проявляют ли жабы привязанность к своему участку обитания, в июле 2003 г. был проведен эксперимент с переносом жаб на расстояние 40—3000 м от места поимки. В опыте участвовало 12 особей (10 самок и 2 самца). Их заносили в разные стороны от места поимки, в разные биотопы, с разным уклоном поверхности и выпускали по двое в одном биотопе; расстояние между двумя особями во время выпуска составляло 10—15 м. Жаб выпустили 7 июля около 20.00, продолжительность слежения за ними с момента выпуска составила от 1 до 3 суток. Проанализировали отдельно направление движения жаб по окончании первых 12 часов движения и через 1—3 суток по окончании слежения. Для сравнения распределения азимутов движения жаб с равномерным распределением применяли критерий Рейли (Rayleigh). Для сравнения двигательной активности жаб, перемещающихся на участке обитания, с активностью тех, которые были занесены от участка на некоторое расстояние, использовали критерий Манн-Уитни.

Для расчетов по критерию Рейли использовали программу Oriana 1.0, для расчетов по критерию Вилкоксона для сопряженных пар, по критерию Манн-Уитни и коэффициента Спирмена — программу Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение. Поведение жаб на своем участке обитания и в стороне от него на расстоянии 40—3000 м заметно различалось. В стороне от участка обитания амфибии в первые 12 ч двигались в разных на-

правлениях, возможно, определяя свое местоположение (рис. 1 Б). Но через 1—3 суток почти все жабы сориентировались в северо-восточном направлении (рис. 1 В), которое в данном районе совпадает с направлением на р. Москву, но не везде совпадает с наклоном местности в сторону реки. Северо-восточное направление движения жаб не соответствовало направлению на места поймки жаб, т. е. они двигались не в сторону своих участков обитания (рис. 1 А). Единственная особь, пошедшая в ином направлении, была выпущена ближе всех от своего участка, всего в 40 м, поэтому могла оказаться в пределах своего знакомого участка обитания и руководствоваться другой мотивацией в выборе направления движения по сравнению с остальными. Особи, перемещавшиеся на своем участке, какой-либо направленности в движении не продемонстрировали.

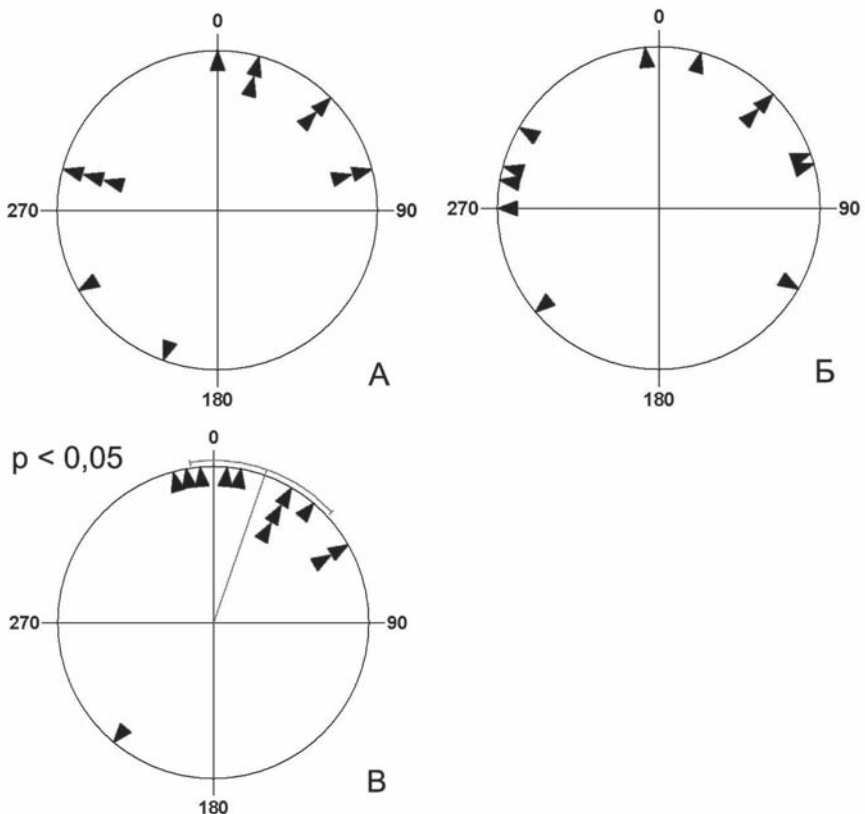


Рис. 1. Направление движения жаб, перенесенных на 40 – 3000 м от участка обитания ($N = 12$): А – азимуты на места отлова жаб, Б – в первые 12 ч., В – через 1 – 3 суток (отмечена достоверность отличия распределения от равномерного и указано направление среднего вектора). Все диаграммы ориентированы 0 на север.

Кроме того, двигательная активность или скорость движения жаб, унесенных в сторону от своего участка обитания, возросла. На участке обитания за 12 ч жабы в среднем проходили около 5 м, а в 40—3000 м в стороне от участка — около 15 м ($p < 0.001$).

Традиционно считается, что серые жабы — строго сумеречные животные. Однако наши наблюдения показывают, что, хотя ночная двигательная активность у жаб на участке обитания выше дневной примерно вдвое ($p < 0.01$), днем они также совершают небольшие перемещения (в среднем около 4 м в течение 12 ч).

Площадь участка обитания серых жаб за время наблюдения варьировала у разных особей от 2 до 491 м². Размер участка прямо зависел от продолжительности наблюдений ($R = 0.54$, $p < 0.05$). При этом размер участка увеличивался не постепенно, а скачкообразно от 2—100 м² до 250—350 м² и потом до 450—500 м². Похоже, что жабы совершают быстрые дальние переходы с одного небольшого участка на другой, в результате чего площадь участка меняется резко и значительно. Из 22 особей мы отобрали 11, за которыми удалось пронаблюдать от 5 до 23 суток. Для них описали использование участка по методу «кернала». 3 из 11 особей за время наблюдения оставались на одном небольшом участке обитания площадью около 100 м², остальные особи перемещались между 2—3 участками такой же площади на расстояния от нескольких метров до нескольких десятков метров. В основном такие перемещения происходили между относительно сухими участками, находящимися на возвышении вблизи построек человека, и более влажными участками, находящимися в оврагах, понижениях и вблизи водных стоков. Такая схема перемещений соответствует предположению о поведенческом регулировании водного баланса своего организма этими амфибиями. По нашим данным, для более точного определения площади участка обитания серых жаб необходимо проводить наблюдения продолжительностью не менее 12 суток.

Из более ранних работ известно, что серые жабы, обитающие в окрестностях биостанции, предпочитают летом сидеть вблизи построек человека (Хмелевская, 2001). При этом видимого беспокоящего воздействия на жаб присутствие человека не оказывает. Как показывают наши наблюдения, жабы активно используют для своих перемещений и в качестве мест ночной охоты асфальтированные дорожки и тропинки на территории биостанции, часто устраивая дневные убежища под жилыми домами (например, в студенческом душе). В некоторых случаях на тропинках и дорожках происходил обрыв нити человеком, что однако существенно не изменяло вид траектории движения жабы за счет свободного разматывания запаса нити на катушке при рывке. Кроме того, такие искусственно созданные на тропинках петли нити исключались из обработки. В подтверждение этого мы провели сравнение размеров участков обитания 13 жаб, передвигавшихся в окрестностях жилых домов, и 9 жаб, обитавших в лесу и пойме.

Согласно критерию Манн-Уитни, ни размер участка (медиана составила 53 м^2 и 61 м^2 соответственно), ни продолжительность слежения за животным не различались в этих двух стациях.

В 2005—2006 гг. мы проводили учет повторных встреч жаб по фотографиям бугров спины и рисунка живота. 3 особи из 27 сфотографированных были встречены на следующий год. 1 самка и 1 самец встретились на тех же самых участках обитания. Еще 1 самка была поймана в 25 м от места прошлогодней поимки, но из ее траектории движения в предыдущий год можно предположить, что она периодически перемещается между этими двумя участками даже в течение лета. Иными словами, все повторно встреченные через год особи находились на своих прежних участках обитания. Более того, удалось проследить за перемещениями одной из самок на ее участке в 2004 и 2005 г. с помощью механического отслеживающего устройства (рис. 2). Несмотря на то, что разница в продолжительности наблюдений составила 7 и 23 дня соответственно, и площадь участка также возросла с 35 м^2 до 271 м^2 , ядро участка осталось прежним. Как и в 2004 г., в 2005 г. жаба предпочитала влажные укрытия из досок и шифера у старого сарая, а также открытый сухой участок вблизи фонаря (примерно в 10 м от сарая), где она охотилась в ночное время. В эти места жаба возвращалась неоднократно. Тем не менее, в 2005 г. она трижды делала вылазки на несколько метров в разные стороны от освоенного участка, а также освоила новое пространство под выстроенным в предыдущем году домом, примыкающим к ее участку. Постоянно влажное и прохладное пространство под новым домом стало третьей точкой на участке, часто посещаемой жабой. Неизвестно, уходила ли эта самка с участка весной на нерест в Стерляжий пруд (до пруда около 600 м), но в любом случае такое точное повторение структуры использования местности в течение 2 лет говорит о хорошей пространственной памяти этих животных. В этом случае действительно можно говорить о существовании у жаб индивидуальных участков.

Выводы.

1. Участок обитания серой жабы, *Bufo bufo*, в летний период составляет не менее 250 м^2 . Он включает в себя 2—3 центра активности (до 100 м^2 каждый) и маршруты переходов между ними. Есть основания предполагать, что расположение и структура участка сохраняется от года к году.

2. Попадая в незнакомую местность, жабы активно стремятся уйти из нее в компасном направлении, совпадающем с направлением на реку, в районе которой находятся их участки обитания. На своем участке обитания жабы, наоборот, двигаются медленно и не направленно.

Благодарности. Автор выражает благодарность студентам 1 курса 2001—2005 гг. Биологического факультета МГУ, принимавшим участие в сборе материала в ходе выполнения ими самостоятельных работ на летней полевой практике на Звенигородской биостанции.

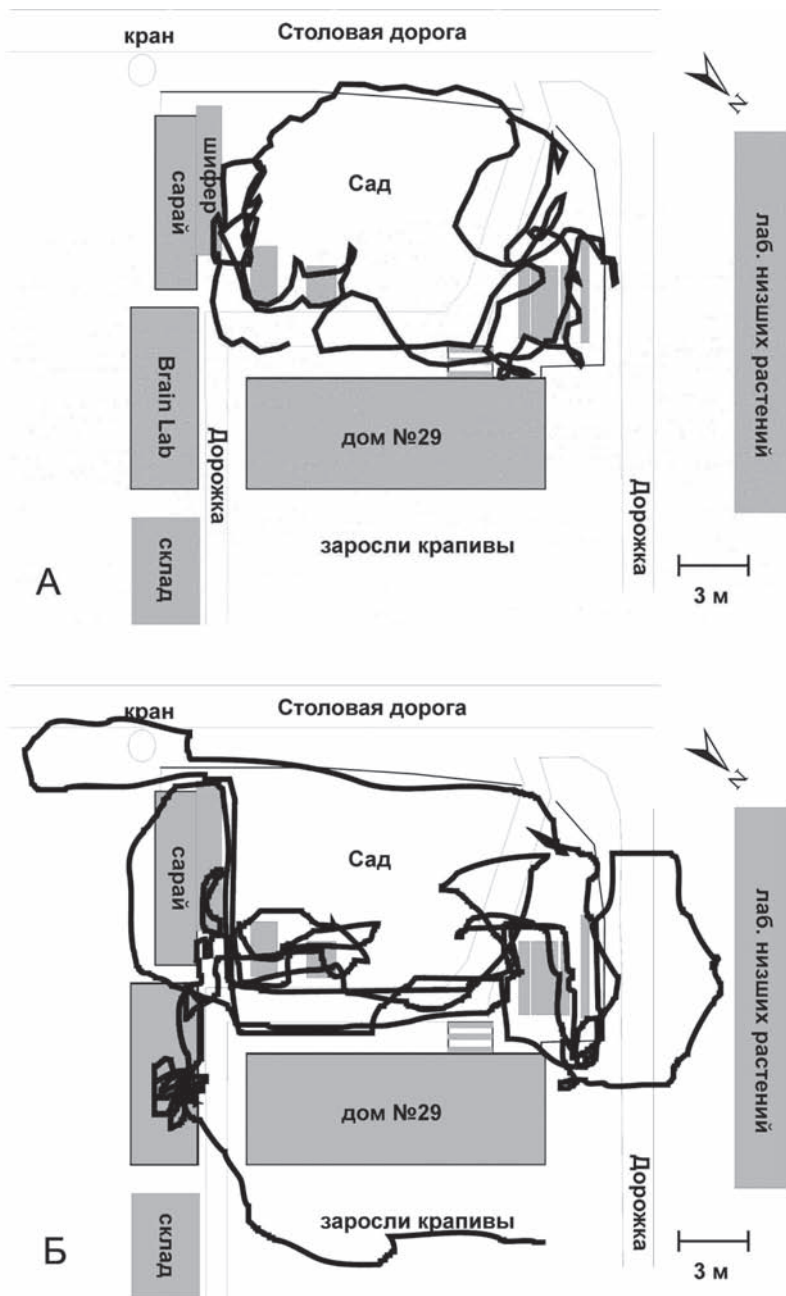


Рис. 2. Траектория движения самки серой жабы на своем участке обитания в разные годы: А – 2004 г. (7 дней наблюдений), Б – 2005 г. (23 дня наблюдений).

- Бочарова Е. С., Замкова М. А., Малышева С. В., Пономарева Е. В., Тертицкая А. Г., Огурцов С. В., 2003. Особенности поведения взрослых бесхвостых амфибий в летний период // Флора и фауна западного Подмосковья. Вып. 2. М. С. 154—163.
- Северцов А. С., Лялков С. М., Сурова Г. С., 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журнал общей биологии. Т. 59. № 3. С. 279—301.
- Хмелевская Н. В., 2001. Жабы на территории Звенигородской биостанции // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. М.: Ойкос. С. 170—172.
- Dole J. W., 1965. Summer movements of adult Leopard frogs, *Rana pipiens* Schreber, in Northern Michigan // Ecology. V. 46. № 3. P. 236—255.
- Forester D. C., Snodgrass J. W., Marsalek K., Lanham Z., 2006. Post-breeding dispersal and summer home range of female american toads (*Bufo americanus*) // Northeastern Naturalist. V. 13. № 1. P. 59—72.
- Pellet J., Rechsteiner L., Skrivervik A. K., Zürcher J.-F., Perrin N., 2006. Use of the harmonic direction finder to study the terrestrial habitats of the european tree frog (*Hyla arborea*) // Amphibia — Reptilia. V. 27. P. 138—142.
- Pilliod D. S., Peterson Ch. R., Ritson P. I., 2002. Seasonal migration of Columbia spotted frogs (*Rana luteiventris*) among complementary resources in a high mountain basin // Canadian Journal of Zoology. V. 80. P. 1849—1862.
- Sinsch U., 1987 a. Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site // Journal of Comparative Physiology A. V. 161. № 5. P. 715—727.
- Sinsch U., 1987 b. Migratory behaviour of the toad *Bufo bufo* within its home range and after displacement // Proceedings of the 4th O.G.M. Societas Europea Herpetologica. Nijmegen. P. 361—364.
- Sinsch U., 1992. Amphibians // Animal Homing. Eds. Papi F. Chapman & Hall. P. 213—233.
- Worton B. J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies // Ecology. V. 70. № 1. P. 164—168.