

ОРИЕНТАЦИЯ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *Rana ridibunda* ПРИ ПОИСКЕ СВОЕГО ВОДОЕМА

В. В. Шахпаронов, С. В. Огурцов

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

POND SEARCH ORIENTATION IN THE MARSH FROG, *Rana ridibunda*

V. V. Shakhparonov, S. V. Ogurtsov

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

Investigating the Marsh frog's (*Rana ridibunda* Pall.) pond search orientation we found some behavioural differences between northern (west of Moscow region) and southern (Astrakhan's region) populations. During our experiments, we displaced frogs at different distances from their ponds and tracked their movements. The tracking device used in the experiments consisted of a «rucksack» and a sewing machine bobbin with 60 m of thread, which was mounted on the frog's back. In summer, the marsh frogs from northern population (43 individuals) after displacement up to 250 m tended to return to their breeding pond. Southern population frogs (40 individuals) did not show such a fidelity to their ponds and moved to the nearest water. If we displaced frogs at the distance more then a kilometer from all ponds frogs moved in random manner in both populations. We conducted the same experiments in autumn (September) with the frogs from northern population (15 ind.). In this case, frogs caught in the pool and displaced 10—15 m and 150, 250 m away from the pond moved to the Moscow River that serves as a hibernation site for these frogs. At the distance more then a kilometer from the river, they went in a stereotyped compass direction that coincided with the direction of their autumn migration to the hibernation site.

Введение. Хорошо известна необычная способность амфибий из года в год возвращаться к конкретному нерестовому водоему. При этом даже если унести животное из водоема на расстояние в несколько сотен метров, то оно успешно найдет дорогу обратно (Oldham, 1966; Васильев, 1967; Grant et al, 1968). Такая привязанность существует не только к нерестовым водоемам, но и к своим летним участкам (Dole, 1965, 1968, 1972). Однако в большинстве случаев подобные исследования проводили на амфибиях, принадлежащих к сухопутной экологической группе, которые ежегодно совершают миграции к своим нерестовым водоемам, а после размножения идут на летние участки, то есть постоянно сталкиваются с задачей поиска водоема или летнего участка с большого расстояния. А вот как обстоит дело со способностью к поиску водоема у полуводных видов амфибий, которые практически всю жизнь проводят в непосредственной близости от водоема? Этот вопрос изучен гораздо хуже и ограничивался, в основном,

заносами на небольшие расстояния (Васильев, 1967; Бабенко и др., 1973). Кроме этого, практически нет работ, где бы сравнивали ориентационное поведение амфибий из разных частей ареала, хотя таких различий следует ожидать. Так, на юге ареала в период размножения амфибии мотивированы не только необходимостью поиска места нереста как конкретного водоема, но и опасностью более быстрого высыхания при длительном передвижении по суше, что может обусловить поиск на пути миграции новых водоемов с целью пополнения водного баланса организма. Возможно, что такие водоемы будут использоваться и как новые места размножения. В связи с этим мы решили изучить способность к ориентации именно у представителей полуводной группы бесхвостых амфибий. В качестве объекта выбрали именно озерную лягушку *Rana ridibunda* Pall., которая является самым «водолюбивым» видом в нашей фауне и проводит в воде не только лето, но и зимует в воде.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1) Как изменяется стратегия поиска водоема по мере удаления от своего пруда?

2) Существуют ли сезонные изменения в стратегии поиска водоема?

3) Отличается ли стратегия поиска водоема у лягушек в северных и южных частях ареала?

4) Существуют ли различия между особями в ориентационном поведении, связанные с полом, с размером тела или индивидуальными особенностями?

Материал и методика. Для изучения способности лягушек находить направление на свой водоем (место поимки), мы уносили отловленных лягушек на различное расстояние от их водоема и выпускали. Чтобы исключить возможное влияние наклона поверхности, мы старались проводить все эксперименты на ровных площадках. Лягушек, как правило, выпускали в 9—10 ч. вечера, а проверяли в 9—10 ч. утра. Для слежения за перемещением животных мы использовали устройство, предложенное Дж. Долом (Dole, 1965), представляющее собой миниатюрный рюкзачок, изготовленный из половинки пластикового контейнера «киндер сюрприз», в который вставлена шпулька с нитками (60 м). На лягушке он крепится при помощи пояса, охватывающего ее за талию. Свободный конец нити закрепляется за колышек. По размотанной нити мы находили лягушку и картировали ее маршрут. С маршрута для дальнейшей обработки брались следующие данные: азимут с начальной точки движения на конечную, перемещение — расстояние от начальной до конечной точки маршрута по прямой, путь — расстояние, равное длине размотанной нити. Для оценки статистической значимости отличия распределения азимутов движения лягушек от равномерного распределения мы применяли критерий Рейли (Rayleigh test) (Lehner, 1996) и критерий Пао (Rao's spacing test) (Bergin, 1991). Для оценки статистической значимости различий между направлением на водоем и направлением движения лягушек, мы использовали

метод сравнения ожидаемого направления с доверительным интервалом среднего вектора направлений движения лягушек (Lehner, 1996).

Для того, чтобы выяснить, как меняется стратегия поиска водоема по мере удаления от своего пруда, была проведена серия экспериментов в окрестностях Звенигородской биологической станции (Одинцовский район Московской области) в июне 2004 г. Температура воздуха составляла: 11—14°C ночью, 14—26°C днем; относительная влажность воздуха ночью 80—96%; днем 52—83%. Лягушек для данных экспериментов мы отлавливали в прудах, находящихся на территории д/о Мирный в 1.5 км к северо-западу от биостанции. Это комплекс из 4-х близко расположенных друг к другу прудов, общей площадью 30 × 40 м. Пруды расположены в 60 м к югу от р. Москва, течение которой в данном участке ориентировано с запада на восток. Лягушек выпускали на расстоянии 15—20 м, 150 и 250 м, 4 км от водоема, всего в данной серии экспериментов было задействовано 43 озерные лягушки, в том числе 26 самок и 17 самцов.

Для исследования вопроса сезонных изменений в пространственной ориентации лягушек, мы провели аналогичную серию экспериментов в сентябре 2004 г., что соответствует времени ухода озерных лягушек на зимовку в реку. Температура воздуха составляла 3—6°C ночью, 10—15°C днем; относительная влажность воздуха: ночью 90—100%, днем 73—95%. Свои исследования мы начали 14 сентября. К этому времени основная часть лягушек уже покинула очистные пруды, и мы смогли отловить только 15 взрослых особей (6 самцов, 9 самок), поэтому мы были вынуждены использовать во всех выпусках одних и тех же особей. Всего было проведено 5 выпусков. Расстояния от водоема и места выпуска лягушек были те же, что и в июне месяце: 15—20 м от водоема, 150 м, 250 м, 4 км. Был проведен еще один эксперимент на другом (правом) берегу р. Москва, для оценки влияния местоположения реки как места предстоящей зимовки на выбор лягушками направления движения.

В качестве южной популяции нами была взята популяция лягушек, живущая в водоемах, находящихся в 2 км на юго-востоке от г. Харабали Астраханской области. Здесь мы провели аналогичную серию экспериментов, что и с лягушками из звенигородской популяции в летний период. Температура воздуха в период проведения экспериментов: ночью 17—23°C, днем 26—35°C; относительная влажность воздуха ночью 66—81%, днем 33—56%. Лягушек для данных экспериментов мы отлавливали в ерике Сухом, представляющем собой маленькую речушку шириной в среднем 2—3 м и глубиной в среднем 50—60 см. Кроме того, лягушек отлавливали и в небольших прудиках, находящихся в 270 м на юго-западе от начала русла ерика Сухого. Для экспериментов было отловлено 40 лягушек (21 самцов, 19 самок).

Результаты и обсуждение.

1. Результаты экспериментов с лягушками из звенигородской популяции в период размножения.

Вначале была проведена серия экспериментов, в которых лягушек выпускали в ближайших окрестностях своего пруда (15—20 м от него). По нашим наблюдениям, озерная лягушка, несмотря на то, что проводит довольно много времени в воде, регулярно совершает вылазки на несколько десятков метров. Поэтому мы предположили, что в данном случае мы будем выпускать их на знакомой для них местности. Лягушки были выпущены со всех 4-х сторон света по отношению к этой группе водоемов, а также между ними. Всего было выпущено 16 особей. Во всех случаях лягушки ориентировались в сторону очистных прудов и возвращались в один из них. То, что лягушки ориентировали свое движение в сторону очистных прудов, хорошо видно на рис. 1 А. Кроме этого, мы можем сказать, что у них не было определенного предпочитаемого направления движения относительно сторон света (рис. 1 Б).

Далее мы увеличили дистанцию выпуска лягушек до нескольких сотен метров. В этом случае, по нашему предположению, лягушки будут передвигаться по незнакомой для них местности, в то же время им будут доступны некоторые исходящие от водоемов стимулы, такие как, запах воды и брачные крики самцов. Лягушки были выпущены на двух достаточно ровных площадках, находящихся с востока (в 150 м) и с запада (в 250 м) по отношению к очистным прудам. В обоих случаях ближайшим к месту выпуска лягушек водоемом была р. Москва, которая находилась на вдвое меньшем расстоянии, чем очистные пруды. На рис. 1 Д, Ж представлены результаты данных экспериментов. В обоих случаях распределение азимутов направлений движения отличалось от равномерного ($p < 0.01$). Направление движения лягушек совпадало с направлением на очистные пруды, но статистически значимо отличалось от направления на реку ($p < 0.05$).

Наконец, для того, чтобы проверить, как будут вести себя лягушки в случае, когда они не только находятся на незнакомой местности, но и отсутствуют стимулы, исходящие от каких-либо водоемов, был проведен эксперимент, в котором лягушек выпустили на расстоянии 4 км от своих прудов и в 1 км от реки. В отличие от предыдущих экспериментов, распределение азимутов не отличалось от равномерного ($p > 0.05$) (рис. 1 И), что может указывать на то, что выбор направления движения нес, скорее всего, случайный характер.

2. Результаты экспериментов с лягушками из звенигородской популяции в период ухода на зимовку.

В ближних выпусках и выпусках, проведенных на расстоянии нескольких сотен метров, распределение азимутов во всех случаях статистически значимо отличалось от равномерного ($p < 0.01$), однако движение лягушек было направлено не в сторону тех водоемов, в которых они были пойманы, а в сторону Москвы-реки ($p < 0.05$). Особенно ярко это заметно в случае ближних выпусков. Общее направление движения лягушек ориентировано на север, то есть к реке, а не к своему водоему (рис. 1 В, Г). В выпусках,

проведенных на расстоянии нескольких сотен метров, лягушки также двигались в сторону р. Москва (рис. 1 Е, З). Будучи унесенными на расстояние в несколько километров от очистных прудов, лягушки повели себя также совершенно иным образом, нежели летом (рис. 1 К). Осенью распределение азимутов уже не равномерное ($p < 0.01$), а существует общее северо-восточное направление движения. Данное направление не совпадает ни с оптимальным направлением на реку, ни с направлением на очистные пруды, в то же время оно полностью совпадает с направлением движения лягу-

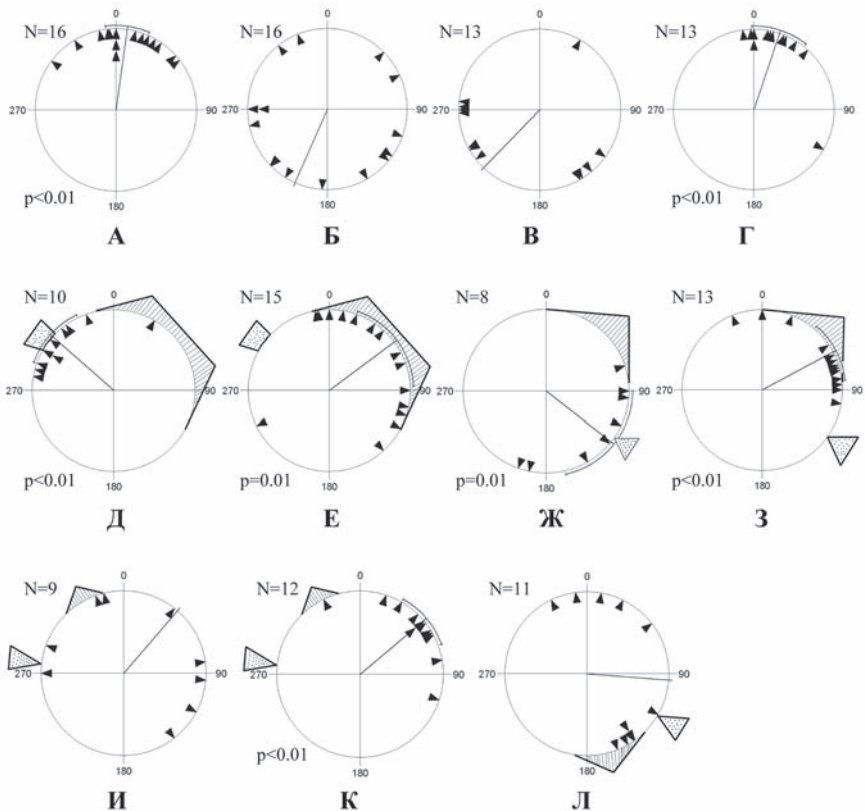


Рис. 1. Круговые диаграммы, отражающие направление движения лягушек в различных экспериментах, проведенных в Звенигороде. А, Б, В, Г – ближние выпуски, Д, Е – 150 м от водоема; Ж, З – 250 м от водоема; И, К – 4 км, Л – выпуск на другом берегу р. Москва.

А, Б, Д, Ж, И – июнь. В, Г, Е, З, К, Л – сентябрь.

0° – направление на север. На А и В 0° – направление на свой водоем.

Указатели на очистные пруды заточкованы, указатели на Москву реку – заштрихованы.

N – число особей. p – достоверность отличия от равномерного распределения согласно тесту Рейли. В тех случаях, где значение p не указано, распределение азимутов не отличается от равномерного.

шек в предыдущих экспериментах, где их выпускали на расстоянии 150 и 250 м (критерий Уотсона U^2 показал отсутствие статистически значимых различий между тремя этими экспериментами). Из этого мы сделали предположение, что в данном случае лягушки использовали движение в стереотипном направлении, примерно соответствующем направлению осенней миграции. На то, что данное направление является стереотипным, косвенно указывает малый разброс азимутов. Для проверки данной гипотезы мы перенесли лягушек на другой берег Москвы-реки и выпустили их там, нас интересовало, определяют ли лягушки местоположение реки (теперь она находилась от них на юге) или снова пойдут в северном направлении. Правда, расстояние до реки было несколько меньше — 450 м. Лягушки разделились на 2 группы, каждая из которых пошла в своем направлении (рис. 1 Л), на что указывает критерий Рао ($p < 0.5$), который, в отличие от критерия Рейли, может оценивать выборку, в которой существует не одно, а два «предпочитаемых» направления. Первая группа пошла на север (5 лягушек из 11), а вторая — на юго-восток в направлении р. Москва ($p < 0.05$). При этом 3 из тех, кто пошел на север, развернулись на юго-восток — к реке. Таким образом, мы видим, что лягушки, оказавшись на незнакомой местности, вначале могут использовать стереотипное направление, совпадающее с направлением их осенней миграции в реку в их месте обитания. Но, тем не менее, с расстояния в 450 м они способны обнаружить реку и в конечном итоге повернуть в ее сторону.

3. Результаты экспериментов с лягушками из харабалинской популяции.

Первая группа лягушек была отловлена в небольшой части русла ерика Сухого, и выпущена в 60 м на север от водоема (табл. 1). В данном эксперименте нас интересовало, смогут ли они сориентироваться именно на тот участок ерика, в котором они были пойманы. Расстояние от водоема было

Таблица 1. Результаты экспериментов с лягушками из южной популяции.

Группа	N	Расстояние до (м)		Критерий Рейли	Статистическая значимость* отличия направления движения лягушек от	
		места поимки	ближайшего водоема		направления на место поимки	направления на ближайший водоем
1	10	70	60	$p < 0,01$	н.р.	н.р.
1**	5	70	60	$p < 0,01$	н.р.	$p < 0,05$
2	10	200	70	$p < 0,05$	$p < 0,05$	н.р.
3	10	200	100	$p = 0,7$		
4	10	2000	800	$p = 0,7$		

N — число особей.

* Значение «р» рассчитано путем сравнения 95% доверительного интервала среднего вектора с направлением на водоем.

** Те особи группы № 1, которые сориентировались в сторону ерика.

сознательно увеличено по сравнению со звенигородскими экспериментами, поскольку лягушки в данной популяции уходят от воды примерно вдвое дальше, нежели в звенигородской популяции. В результате лягушки разделились на 2 группы: половина направилась к воде, а половина лягушек прошла немного вдоль лесополосы в восточном направлении и затаилась. Поэтому в целом для группы мы можем сказать, что направление движения лягушек достоверно не отличается от направления на русло ерика (табл. 1), в то же время те 5 особей, которые направилась точно к ерику, сориентировались именно на место поимки. В качестве контроля мы отловили лягушек из находящихся приблизительно в 300 м от этого места луж (группа № 2, результаты данного эксперимента в таблице не представлены) и выпустили их в том же самом месте. 2 особи из 10 также затаились в лесополосе, а остальные пошли к ерику, но в другую часть русла, нежели лягушки из 1 группы. Примененный нами критерий Уотсона U^2 показывает наличие статистически значимых различий между этими двумя выборками ($p < 0.01$). Таким образом, мы можем констатировать наличие существенных различий в ориентации лягушек, связанных с тем, является ли местность у водоема знакомой для них или нет.

Далее была произведена пара экспериментов, которая соответствует дальним выпускам в Звенигороде. В первом эксперименте с группой № 2 (см. табл. 1) мы выпустили лягушек между лужами, в которых они были отловлены, и руслом ерика. В результате все лягушки направилась в сторону более близкорасположенного русла. Для второго эксперимента из этой серии мы отловили лягушек на небольшом участке русла ерика Сухой и выпустили их в 100 м от русла (в 200 м от места поимки) за дорожной насыпью высотой около 3 м (группа № 3 в табл. 1). В целом распределение азимутов движения лягушек в этом эксперименте не отличалось от равномерного (табл. 1), однако 4 особи явно сориентировались в сторону ерика, и даже перешли через дорожный вал. Четвертая группа особей была отловлена в русле ерика Сухой, унесена на расстояние 4 км и выпущена в поле. Ближайшим водоемом к месту выпуска было расположенное в 800 м к юго-востоку озеро. Лягушки в данном эксперименте были довольно подвижны, но разошлись во все стороны случайным образом ($p > 0.05$), то есть вели себя совершенно аналогично звенигородским.

Кроме этого, в своих исследованиях нам не удалось обнаружить никаких различий по точности ориентации между самками и самцами, а также между крупными ($\text{♀} > 95$ мм, $\text{♂} > 85$ мм) и мелкими ($\text{♀} < 90$ мм, $\text{♂} < 80$ мм) особями. В тоже время, существуют статистически значимые различия между отдельными особями по длине пройденного пути.

Выводы.

1. Для озерных лягушек умеренной зоны летом, в период размножения, наиболее важно попасть именно в свой нерестовый водоем, поэтому, будучи унесенными от него на расстояние в несколько сотен метров, они

идут в его сторону даже при наличии другого более близко расположенного водоема. На расстоянии нескольких километров от всех водоемов лягушки не могут сориентироваться в сторону своего водоема и переключаются на стратегию случайного поиска.

2. В южных популяциях, где опасность обезвоживания гораздо выше, у лягушек нет строгого предпочтения своего нерестового водоема всем остальным, и они направляются к любому наиболее близкорасположенному. На расстоянии нескольких километров от всех водоемов они, так же, как и лягушки из умеренной зоны, используют стратегию случайного поиска.

3. Осенью лягушки северной популяции в связи с уходом на зимовку переключаются на поиск реки как своего зимовочного водоема. На расстоянии более километра от реки, когда ориентиры, связанные с ее местоположением, по-видимому, недоступны, они выбирают компасное направление, которое совпадает с направлением их зимовочной миграции.

Бабенко Л. А., Пащенко Ю. И., Лялюшко Д. М., 1973. Роль органов чувств при ориентации «по хомингу» у постоянноводных амфибий // Вестник зоологии. № 2. С. 30—32.

Васильев Б. Д., 1967. О приспособительном значении различий в работе обонятельного анализатора лягушек трех видов при поисках дома // Исследование адаптивного поведения и ВНД. Рефераты докладов к 3 Совещанию по экологической физиологии, биологии и морфологии. Новосибирск. С. 34—36.

Bergin T. M., 1991. A comparison of goodness-of-fit tests for analysis of nest orientation in western kingbirds (*Tyrannus verticalis*) // The Condor. V. 93. P. 164—171.

Dole J. W., 1965. Summer movements of adult leopard frog, *Rana pipiens* Schreber, in Northern Michigan // Ecology. V. 46. № 3. P. 236—255.

Dole J. W., 1968. Homing in leopard frog, *Rana pipiens* // Ecology. V. 49. № 3. P. 386—399.

Dole J. W., 1972. The role of olfaction and audition in the orientation of leopard frog, *Rana pipiens* // Herpetologica. V. 28. № 3. P. 258—260.

Grant D., Anderson O., Twitty V., 1968. Homing orientation by olfactory in newts (*Taricha rivularis*) // Science. V. 160. № 3834. P. 1354—1355.

Lehner P. N., 1996. Handbook of ethological methods. Cambridge University press. Cambridge. 672 pp.

Oldham R. S., 1966. Spring movements in the American toad, *Bufo americanus* // Canadian Journal of Zoology. V. 44. № 1. P. 63—100.