

УДК 597.8:591.5

СЕЗОННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРИЕНТАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA RIDIBUNDA*) ПРИ ПОИСКЕ СВОЕГО ВОДОЕМА

© 2008 г. В. В. Шапаронов, С. В. Огурцов

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия

e-mail: Wshakh@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.06.2007 г.

Изучали способность к поиску своего водоема у озерных лягушек из двух разных популяций: на западе Московской обл. (северная) и в окрестностях г. Харабали Астраханской обл. (южная). В ходе экспериментов лягушек выпускали на разном расстоянии от своего водоема, отслеживая их перемещения по размотанной нити (катушка с нитками (60 м) находилась в рюкзаке на спине лягушки). В ходе исследования выявлены различия в поведении лягушек из северной и южной популяций. В период размножения лягушки из северной популяции ($N = 51$) успешно ориентировались в сторону своего пруда с расстояния до 350 м даже при наличии другого, ближе расположенного водоема. Лягушки из южной популяции ($N = 40$) в такой же ситуации выбирали любой ближайший водоем, что связано, по-видимому, с опасностью обезвоживания в условиях низкой влажности. На расстоянии нескольких километров от водоемов лягушки из обеих популяций расходились во все стороны случайным образом. С лягушками, обитающими на западе Московской обл., провели опыты в период их ухода на зимовку ($N = 15$). В этот период лягушки стремились попасть в свой зимовочный водоем – реку, а не в пруд, где они были отловлены, и ориентировались в сторону реки с расстояния до 450 м. С расстояния в несколько километров они следовали в направлении, совпадающем с направлением их осенней миграции в реку.

Хорошо известна способность амфибий из года в год возвращаться на нерест в один и тот же водоем. При этом животные, унесенные из водоема на расстояние нескольких сотен метров, успешно находят дорогу обратно (Oldham, 1966; Васильев, 1967; Grant et al., 1968). Такая привязанность существует не только по отношению к нерестовым водоемам. Так, для леопардовой лягушки (*Rana pipiens*) и серой жабы (*Bufo bufo*) отмечены консервативность в выборе летнего участка обитания и активный поиск этого участка в случае искусственного перемещения животных за его пределы (Dole, 1965, 1968, 1972; Sinsch, 1987a). Существует определенная сезонная динамика: в период размножения животные активно ищут свой нерестовый водоем, а в нагульный период они проявляют такую же привязанность к летнему участку обитания. Однако в большинстве случаев подобные исследования проводили на амфибиях, принадлежащих к сухопутной экологической группе, представители которой ежегодно совершают миграции к своим нерестовым водоемам, а после размножения уходят на летние участки, то есть постоянно сталкиваются с задачей поиска водоема или летнего участка с большого расстояния. Вопрос о способности к поиску водоема у полуводных видов амфибий, которые практически всю жизнь проводят вблизи воды, исследован гораздо хуже и ограничивался изуче-

нием их способности возвращаться к месту поймки с небольших расстояний (до 150 м) в отсутствии выбора между несколькими водоемами (Васильев, 1967; Лялюшко, 1972; Бабенко и др., 1973). Поэтому такие исследования не могут ответить на вопрос, существует ли у полуводных амфибий привязанность именно к своему водоему. В подобных работах не рассматривали возможные различия в ориентационном поведении амфибий из разных частей ареала, которая хорошо известна для других групп позвоночных, в частности для птиц (Соколов, 1991). Такие географические различия могут быть связаны с разными условиями обитания, а потому их изучение поможет понять адаптивность тех или иных механизмов ориентационного поведения.

Мы изучали способность к ориентации у представителей полуводной группы бесхвостых амфибий, а в качестве объекта выбрали озерную лягушку (*Rana ridibunda* Pall.), которая является самым “водолюбивым” видом в нашей фауне: проводит в водоемах лето, зимует также в воде. Предстояло выяснить, как изменяется стратегия поиска водоема на разных расстояниях от своего пруда; существуют ли сезонные изменения в стратегии поиска водоема; различается ли стратегия поиска водоема у лягушек в северных и южных частях ареала.

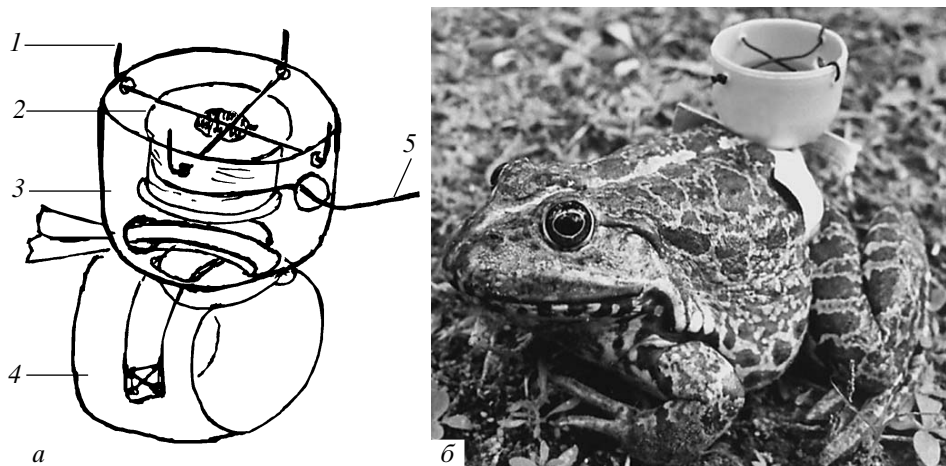


Рис. 1. Устройство рюкзачка (а) и его крепление на лягушке (б): 1 – проволочки-держатели, 2 – шпулька с нитью, 3 – корпус рюкзачка, 4 – пояс, 5 – свободный конец нити.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения способности лягушек определять направление на свой водоем отловленных лягушек уносили на разное расстояние от него и выпускали. Для слежения за перемещением животных использовали устройство, предложенное Доулом (Dole, 1965), в нашей модификации (вес устройства был снижен с 8.5 до 4 г). Масса озерных лягушек, взятых для опытов, составляла в среднем 90 г (70–130 г). Устройство представляет собой миниатюрный “рюкзачок”, изготовленный из половинки пластикового контейнера “киндер сюрприз”, в который вставлена шпулька с нитками (60–70 м). На лягушке он крепится при помощи пояса (рис. 1). Основу пояса составляет склеенный в 2 слоя медицинский пластырь шириной 2 см, к которому пришиты 2 резинки 6 см длиной. Эти резинки продеваются в отверстия рюкзака. Такая конструкция пояса не приносит вреда нежной коже амфибий.

Перед экспериментом лягушку с рюкзачком сажали в непрозрачный транспортировочный контейнер на 2 ч, чтобы она могла привыкнуть к устройству. Затем ее приносили на место проведения опыта и высаживали на землю, а свободный конец нити катушки закрепляли за колышек. Лягушек выпускали в 9–10 ч вечера (т.к. днем, как правило, влажность воздуха вдали от водоема достаточно низкая, и животные затаиваются), а в 9–10 ч утра по размотанной нити находили лягушку и картировали ее маршрут. Для анализа направления движения лягушек использовали данные, полученные после первой проверки, поскольку, по нашему мнению, за это время лягушки проходят достаточное расстояние, чтобы оценить успешность их ориентации на водоем. Маршрут 13 лягушек был прослежен до водоема при смене размотанных катушек на новые каж-

дые 12 ч (см. Структура маршрута лягушек). Определяли следующие показатели: азимут от начальной точки движения лягушек на конечную; перемещение – расстояние от начальной до конечной точки маршрута по прямой; длину пройденного пути (расстояние, равное длине размотанной нити). Кроме того, вычисляли показатель прямолинейности маршрута (K), равный отношению “перемещения” к длине пройденного пути. Значения данного показателя лежат в интервале от 0 до 1 ($0 \leq K \leq 1$): чем прямолинейнее двигалась во время эксперимента лягушка, тем ближе значение K к 1.

Для оценки статистической значимости отличия распределения азимутов движения лягушек от равномерного распределения применяли критерий Рейли (Rayleigh test) (Lehner, 1996). Однако данный критерий не чувствителен к бимодальному распределению (в случае 2 предпочитаемых направлений движения), поэтому в случае такого распределения применяли критерий Рао (Rao's spacing test) (Bergin, 1991). Для оценки статистической значимости различий между направлением на водоем (ожидаемое направление) и направлением движения лягушек использовали метод сравнения ожидаемого направления с доверительным интервалом среднего вектора направлений движения лягушек (Lehner, 1996). Для сравнения результатов двух экспериментов (выпусков) использовали F -критерий Уотсона (Watson-Williams F -test) (Lehner, 1996). Все вычисления проводили, используя программу Oriana 2.0 (Kovach Computer Services).

В остальных случаях для сравнения данных по длине и кривизне маршрута применяли непараметрические критерии: критерий Манн-Уитни (для парного сравнения выпусков), критерий Крускал-Уоллиса (для множественного сравнения

выпусков). Для расчета этих критериев была использована программа Statistica 6.0 (StatSoft Inc. 1984–2001)

Работа выполнена в 2004–2005 гг. В качестве северной популяции была выбрана популяция озерной лягушки, обитающая в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ (Одинцовский р-н Московской обл.). Здесь были проведены опыты для изучения изменений в стратегии поиска водоема у лягушек в зависимости от расстояния до своего пруда в период размножения (конец мая – начало июля). В период проведения экспериментов в 2004 г. (конец мая – начало июля) температура воздуха была 11–14 ночью, 14–26°C днем при относительной влажности воздуха ночью 80–96, днем 52–83%. В 2005 г. (середина июня) температура воздуха 9–13 ночью, 17–21°C днем при относительной влажности воздуха 80–86 ночью и 56–62% днем. Лягушек отлавливали в прудах, расположенных на территории д/о Мирный (в 1 км на запад от биостанции). Это комплекс из 4 близко расположенных друг к другу очистных прудов площадью 40 × 12, 45 × 15, 15 × 15 и 15 × 20 м. Берега этих водоемов покрыты растительностью из злаков и осок высотой до 1 м, которые на расстоянии 3–10 м сменяют кустарники и деревья (преобладают липа и ольха). Пруды расположены в 60 м к югу от р. Москва.

Лягушек отлавливали и выпускали на расстоянии 15–20, 150, 350 м и 4 км от прудов. При выборе дистанций исходили из следующих соображений: 15–20 м полоса, примыкающая к прудам, хорошо знакома животным, поскольку, по нашим наблюдениям, они регулярно совершают вылазки на такое расстояние для охоты на насекомых, что известно и по другим работам (Идельсон, Воноков, 1938). Следовательно, в этой полосе они смогут использовать для поиска водоема хорошо известные им ориентиры местности. В данных экспериментах нас интересовало не только то, смогут ли лягушки найти свой водоем, но и выберут ли они из этих 4 близкорасположенных прудов именно тот пруд, в котором они были отловлены. Во втором случае, на расстоянии 150 и 350 м от прудов, лягушки будут передвигаться предположительно по незнакомой для них местности, в то же время им могут быть доступны сигналы, указывающие на присутствие водоемов (например, запах водоема и брачные крики самцов). Кроме того, в этой серии опытов у лягушек был альтернативный водоем – р. Москва, которая находилась на расстоянии вдвое меньшем, чем пруды. Наконец, для проверки того, как будут вести себя лягушки в случае, когда они находятся не только на незнакомой местности и им недоступны сигналы, исходящие от каких-либо водоемов, был проведен эксперимент, в котором лягушек выпускали на расстоянии 4 км от своих прудов и в 1 км от реки. В этих экспериментах использовали

43 озерных лягушки (26 самок и 17 самцов). В первой серии экспериментов было выпущено 16 лягушек на расстоянии 15–20 м от прудов: 5 особей с севера, 5 с запада и по 3 особи с юга и востока. Таким образом, параллельно проверяли, есть ли у лягушек предпочитаемое направление движения относительно сторон света. Во второй серии экспериментов 10 лягушек было выпущено на расстоянии 150 м к востоку от прудов и 8 лягушек на расстоянии 350 м к западу от прудов. Первую группу выпустили на бывшем футбольном поле, поросшем негустым травостоем высотой 10–15 см, вторую группу – на некошеном лугу с довольно густой травой высотой 30–40 см. В качестве контроля использовали 8 лягушек (4 самца и 4 самки), отловленных в небольшой заводи р. Москвы (где шло активное размножение лягушек), находящейся в 100–120 м ниже по течению от прудов. Эти лягушки были выпущены в 150 м к востоку от прудов. В последней серии экспериментов 9 лягушек было выпущено на некошеном, ровном поле с невысокой (10–25 см) и редкой травой, расположенном в 4 км к востоку от прудов.

Для исследования сезонных изменений в пространственной ориентации лягушек была проведена серия аналогичных экспериментов в сентябре 2004 г. во время ухода озерных лягушек на зимовку в реку. Температура воздуха была 3–6°C ночью и 10–15°C днем при относительной влажности воздуха: 90–100% ночью и 73–95% днем. Исследования были начаты 14 сентября: к этому времени основная часть лягушек уже покинула очистные пруды, и было отловлено только 15 взрослых особей (6 самцов, 9 самок), поэтому мы были вынуждены использовать во всех экспериментах одних и тех же животных. Всего было проведено 5 выпусков. Расстояния от водоема и места выпуска лягушек были те же, что и в июне месяце. 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. Место выпуска представляло собой выкошенное сельскохозяйственное поле.

В качестве южной популяции нами была взята популяция лягушек, обитающая в 2 км на юго-востоке от г. Харабали Астраханской обл. Температура воздуха в период проведения экспериментов была 17–23 ночью и 26–35°C днем при относительной влажности воздуха 66–81% ночью и 33–56% днем. Лягушек для данных экспериментов отлавливали в ерике Сухом. Ерик Сухой представляет собой речку шириной 2–3 м и глубиной 50–60 см, текущую из небольшого озера в ерик Ашулук. Вода чистая и прозрачная, течет относительно быстро. Северный берег высокий и крутой (2 м), южный берег пологий. Прилежащие к руслу поля, на которых выпускали лягушек, покрыты невысокой (10–15 см) травой. Кроме того,

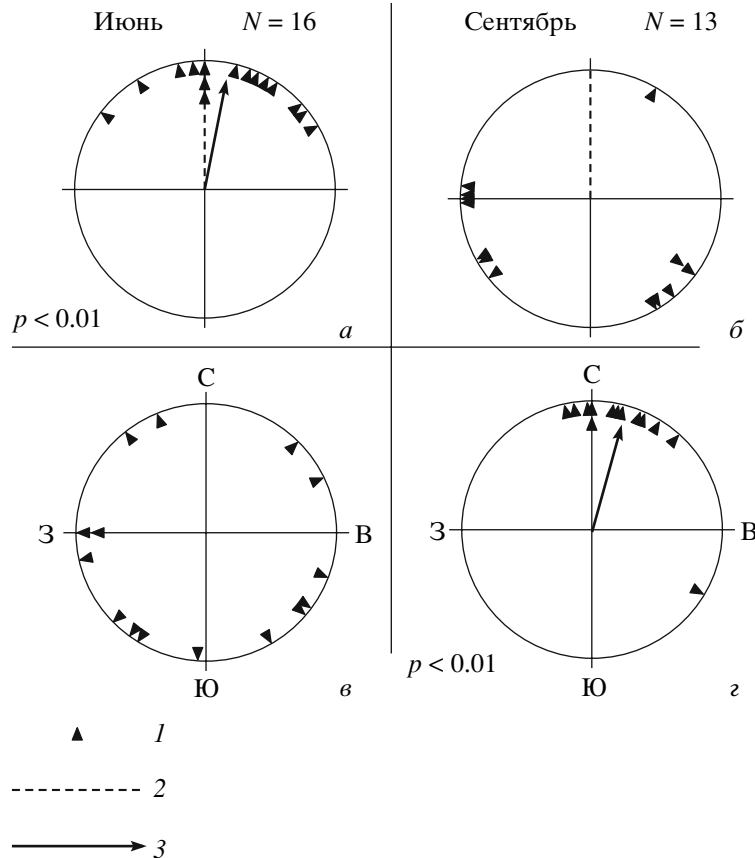


Рис. 2. Направления движения лягушек звенигородской популяции, выпущенных на расстоянии 15–20 м от своего водоема в июне и сентябре: *а, б* – направление на свой водоем; *в, г* – направление на север: *1* – направление движения отдельной особи; *2* – направление на свой водоем; *3* – средний вектор направления движения лягушек (длина стрелки отражает степень дисперсии направлений); *N* – число особей; *p* – критерий Рейли (в случаях, где *p* значение не указано, распределение азимутов не отличается от равномерного).

лягушек отлавливали и в небольших прудах, находящихся в 270 м на юго-западе от истока русла ерика Сухого. Вода в этих водоемах грязная и мутная, очень много роголистника.

Всего было проведено 5 экспериментов с 40 лягушками (21 самец, 19 самок), по 10 особей в каждой группе. Лягушки 1, 3, 4 групп были отловлены в ерике Сухом, животные второй группы в прудах (с группой 2 было выполнено 2 эксперимента). В первой серии опытов первая группа лягушек была выпущена в лесополосе в 60 м к северу от русла ерика Сухой. В данном эксперименте нас интересовало, смогут ли лягушки сориентироваться именно на тот участок ерика, в котором они были пойманы. Расстояние от водоема было сознательно увеличено по сравнению с расстоянием в звенигородских экспериментах (там оно составляло 15–20 м), поскольку лягушки данной популяции, по нашим наблюдениям, уходят от воды примерно вдвое дальше, чем лягушки звенигородской популяции. Кроме того, для оценки влияния такого фактора, как знание лягушками местности, по которой им предстояло возвра-

щаться, в качестве контроля в том же самом месте были выпущены лягушки из группы 2.

Во второй серии экспериментов, соответствующей выпускам в Звенигороде на расстоянии нескольких сотен метров, лягушки из группы 2 были выпущены между прудами, в которых они были отловлены, и руслом ерика (в 70 м от ерика Сухого и в 200 м от прудов). Кроме того, лягушки из группы 3 были выпущены в 110 м на север от русла ерика за дорожной насыпью высотой около 3 м.

В третьей серии экспериментов лягушки из группы 4 были унесены от русла ерика на расстояние 2 км в южном направлении и выпущены в поле. Ближайшим водоемом к месту выпуска было озеро, расположенное в 800 м к юго-востоку.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Опыт с лягушками звенигородской популяции в период размножения

В первой серии экспериментов все 16 лягушек, выпущенных в 15–20 м от очистных прудов, сори-

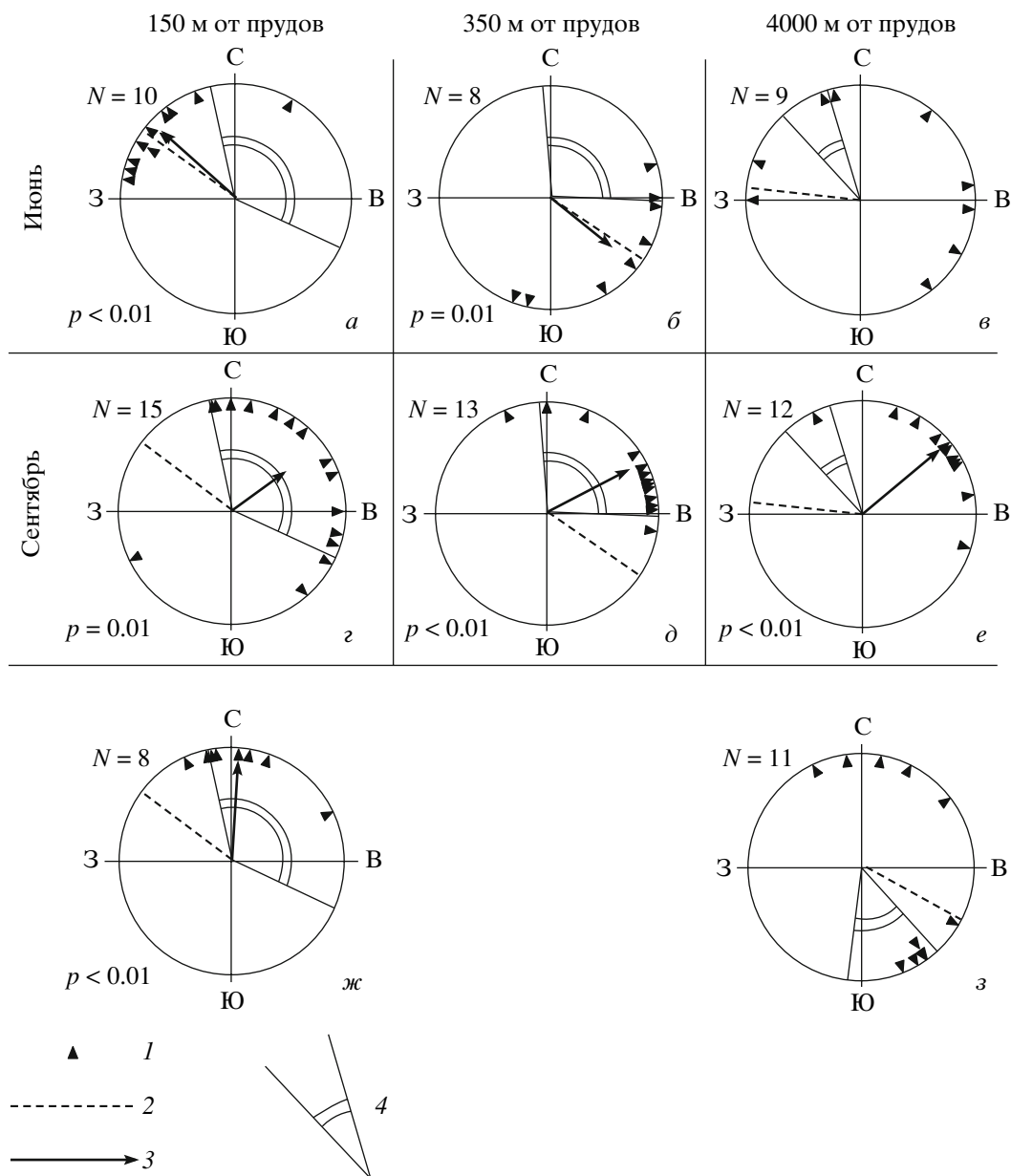


Рис. 3. Направление движения лягушек звенигородской популяции, выпущенных на расстоянии 80–4000 м от своего водоема в июне и сентябре: *a–e* – опыты с лягушками, пойманными в прудах; *ж* – опыт с лягушками, пойманными в р. Москва и выпущенными в 150 м от прудов и в 80 м от реки (июнь); *з* – опыт с лягушками, пойманными в прудах и выпущенными на левом (противоположном) берегу р. Москва в 2000 м от прудов и в 450 м от реки (сентябрь); 1 – направление движения отдельной особи; 2 – направление на пруды; 3 – средний вектор направления движения лягушек (длина стрелки отражает степень дисперсии направлений); 4 – сектор направлений на р. Москва; *N* – число особей, *p* – критерий Рейли (в случаях, где *p* значение не указано, распределение азимутов не отличается от равномерного).

ентировались в их сторону и возвратились в один из этих водоемов (рис. 2а). В первые сутки эксперимента половина лягушек вернулась сразу в тот водоем, где они были отловлены, остальные 8 – в ближайший, на 2-й или 3-й день 5 из них перешли в свой водоем. Движение лягушек было ориентировано на водоемы, и предпочитаемого направления относительно сторон света выявлено не было (рис. 2в). Траектории движения лягушек

к воде были достаточно прямолинейны, несмотря на густую траву и заросли кустарников (рис. 4в).

Во второй серии экспериментов с расстояний 150 и 350 м движение лягушек было направлено в сторону очистных прудов, где они были выловлены, а не в сторону ближе расположенной р. Москва ($p < 0.05$) (рис. 3а, 3б). Различия между опытами, проведенными на расстоянии 150 и 350 м, состояли в том, что на расстоянии 350 м от прудов у ля-

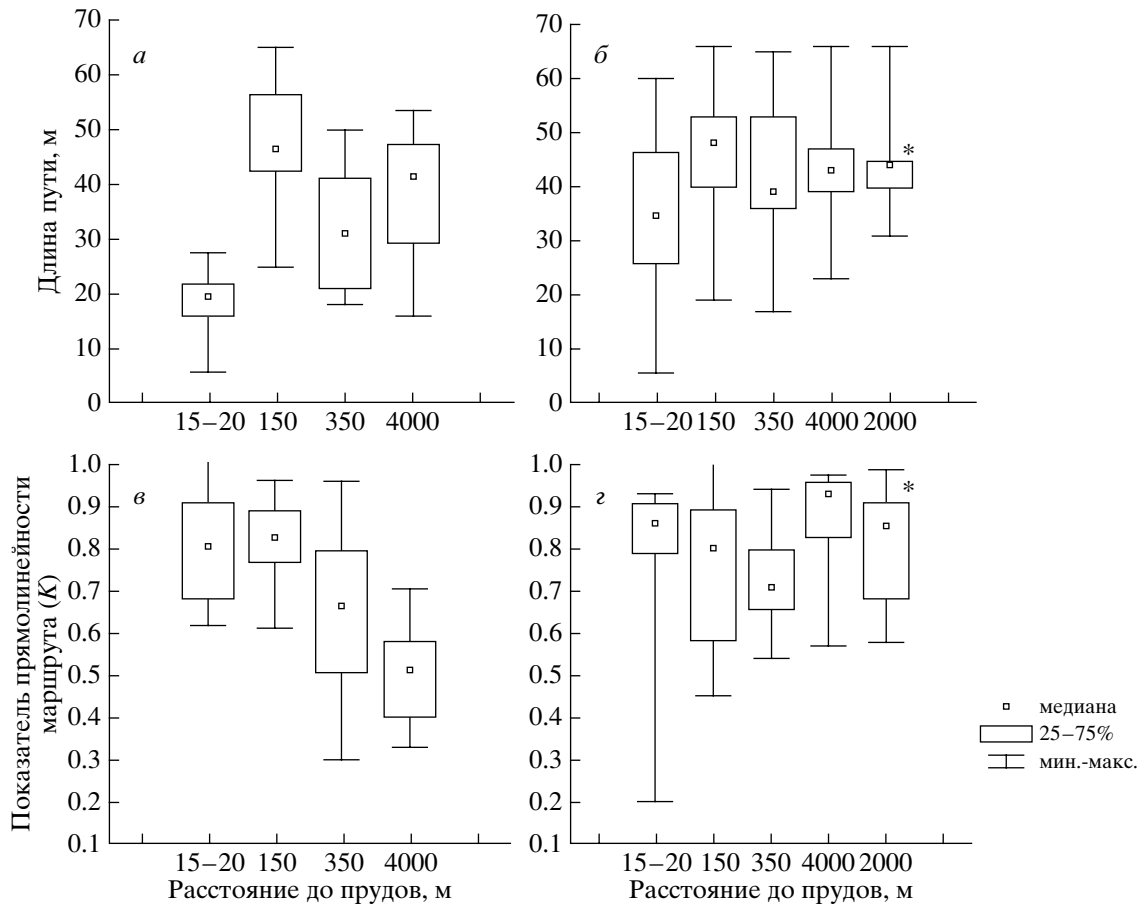


Рис. 4. Длина пути и прямолинейность маршрута лягушек звенигородской популяции в июне и сентябре: а, в – июнь; б, г – сентябрь; * – выпуск на другом берегу р. Москва.

гушек был большой разброс в выбранных направлениях движения, а их траектории были более извилисты (рис. 4в) (различия близки к статистически значимым, $p = 0.06$). Кроме того, на поле, находящемся в 350 м от прудов, с более высокой и густой травой лягушки за одно и то же время эксперимента проходили меньшее расстояние, чем лягушки выпущенные, в 150 м от водоема ($p < 0.05$, критерий Манн-Уитни) (рис. 4а). Лягушки из контрольной группы (отловленные не в очистных прудах, а в реке) пошли в сторону р. Москва, а не в сторону прудов (рис. 3ж). Различия в поведении лягушек из р. Москва и лягушек из прудов являются статистически значимыми ($p = 0.01$, F -критерий Уотсона).

В третьей серии экспериментов на расстоянии 4 км от своего водоема, в отличие от предыдущих опытов, лягушки разошлись во все стороны равномерно (рис. 3в), т.е. выбор направления движения, скорее всего, был случайным. Траектории движения были очень извилисты: показатель прямолинейности K для данной группы ниже K для групп лягушек, выпущенных на расстоянии 15–20 и 150 м от прудов (различия статистически

значимы $p < 0.05$, критерий Манн-Уитни) (рис. 4в). При этом лягушки проходили в среднем около 40 м, то есть не отличались по своей подвижности от лягушек, выпущенных на поле в 150 м от водоема (рис. 4а).

Опыт с лягушками звенигородской популяции в период их ухода на зимовку

Осенью в отличие от опытов, проведенных в нерестовый период, лягушки, выпущенные как на расстоянии 15–20 м от прудов (рис. 2б, 2г) так и на расстоянии 150 и 350 м от них (рис. 3г, 3д), пошли в сторону р. Москва, а не в сторону прудов, в которых они были отловлены. Во всех этих экспериментах лягушки были подвижны (рис. 4б), и статистически значимых различий по этому параметру не было обнаружено. Наиболее искривленные маршруты осенью, как и летом, были отмечены у лягушек на поле, расположенном в 350 м от своего водоема, а в двух других случаях маршрут был более прямолинейен. На расстоянии 4 км от прудов лягушки вели себя иным образом чем летом (рис. 3е). Если летом они разошлись во все

Таблица 1. Результаты экспериментов с лягушками из южной популяции

Группа	N	Расстояние (м) до		Отличие от равномерного распределения (критерий Рейли)	Отличие направления движения лягушек от направления на	
		места поймки	ближайшего водоема		место поймки	ближайший водоем
1	10	70	60	$p < 0.01$	Нет различий	Нет различий
1*	5	70	60	$p < 0.01$	Нет различий	$p < 0.05$
2	10	200	70	$p < 0.05$	$p < 0.05$	Нет различий
3	10	200	100	$p = 0.7$	Не опр.	Не опр.
4	10	2000	800	$p = 0.7$	Не опр.	Не опр.

Примечание. N – количество особей; не опр. – не определено, т.к. распределение азимутов направления движения лягушек не отличалось от равномерного.

* Особи группы 1, вернувшиеся на место поймки.

стороны случайным образом, то осенью лягушки двигались в северо-восточном направлении. Данное направление не совпадало ни с кратчайшим направлением на реку, ни с направлением на пруды. В то же время оно полностью совпадало с направлением движения лягушек в экспериментах, где их выпускали на расстоянии 150 и 350 м (*F*-критерий Уотсона показал отсутствие статистически значимых различий между этими тремя экспериментами). Из этого мы сделали предположение, что в данном случае лягушки использовали движение в стереотипном компасном направлении, примерно соответствующем направлению их осенней миграции в реку. На то, что данное направление является стереотипным, косвенно указывает малый разброс азимутов и тот факт, что они двигались практически прямолинейно (рис. 4з). Для проверки данной гипотезы мы выпустили лягушек на другом берегу р. Москва. Нас интересовало, определяют ли лягушки местоположение реки (теперь она находилась от них на юге, а не на севере, как в предыдущих экспериментах) или снова пойдут в северном направлении? Правда, расстояние до реки в этом эксперименте было несколько меньше – 450 м. В результате 5 лягушек из 11 пошли на север, а остальные – на юго-восток по направлению к р. Москве (рис. 3з). Для подтверждения того факта, что в данном случае распределение азимутов направлений движения лягушек не случайно, а носит бимодальный характер, использовали тест Рао ($p < 0.05$). Интересен тот факт, что из лягушек, двигавшихся на север, 3 особи через 25, 32, 35 м повернули на юго-восток, т.е. к реке. Траектории движения лягушек в данном эксперименте также достаточно прямолинейны (рис. 4з). Таким образом, лягушки, оказавшись на незнакомой местности, вначале могут использовать стереотипное направление движения, совпадающее с направлением их осенней миграции в реку. Тем не менее, с расстояния в

450 м они способны обнаружить реку и в конечном итоге повернуть в ее сторону.

Опыты с лягушками южной популяции

В первой серии экспериментов, соответствующей выпускам на расстоянии нескольких десятков метров от своих водоемов в Звенигороде, лягушки из группы 1, выпущенные в 60 м от ерика Сухого, сориентировались в сторону его русла (табл. 1), однако поведение лягушек внутри группы было неоднородно. Половина особей (5 из 10) направилась точно к месту их поймки (нитки хватило, чтобы проследить их путь до конца); остальные двинулись тоже в сторону ерика, но вдоль лесополосы (в которой они были выпущены); 3 из них, пройдя небольшое расстояние, затаились. Лягушки из группы 2, пойманные не в ерике Сухом а в прудах и выпущенные на том же месте, так же пошли в ерик Сухой (2 особи из 10 затаились в лесополосе), однако в другую часть его русла, нежели лягушки из группы 1 ($p < 0.01$ *F*-критерий Уотсона) (результаты данного эксперимента в табл. 1 не приведены).

Во второй серии экспериментов все лягушки из группы 2, выпущенные между руслом ерика Сухого и прудами, в которых они были отловлены, пошли в сторону ближе расположенного русла (табл. 1). Из лягушек группы 3, выпущенных в 110 м от русла за дорожной насыпью только 4 особи сориентировались в сторону ерика (даже перешли через насыпь), остальные разошлись в разные стороны и затаились, поэтому в целом распределение азимутов движения лягушек в этом эксперименте не отличалось от равномерного (табл. 1).

В третьей серии экспериментов лягушки из группы 4, выпущенные в 2 км от ерика Сухого, разошлись равномерно во все стороны (табл. 1), то есть вели себя так же, как и лягушки звенигородской популяции.

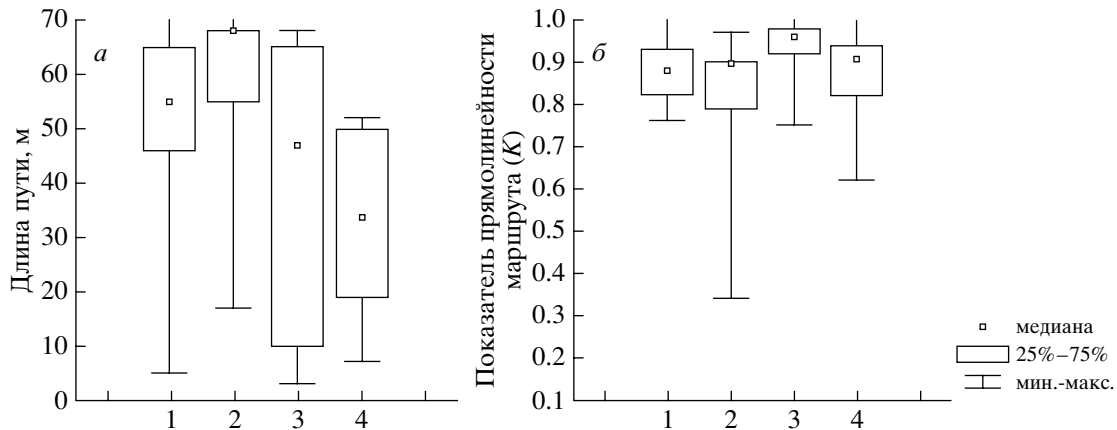


Рис. 5. Длина (а) и прямолинейность (б) маршрута лягушек из южной (харабалинской) популяции: 1, 2, 3, 4 – номера групп.

Во всех экспериментах траектории движения лягушек были достаточно прямолинейны (рис. 5б), даже в эксперименте, где их унесли на 2 км от места поимки (статистически значимых различий в величине K между группами, согласно критерию Крускал-Уоллиса, не обнаружено). Что касается подвижности, лягушки во всех экспериментах проходили довольно большое расстояние (рис. 5а). Только во время эксперимента с группой 4, проведенного вдали от всех водоемов, лягушки проходили меньшее расстояние (рис. 5а). Стоит отметить еще одну особенность, присущую лягушкам данной популяции: часть лягушек двигалась очень быстро, а часть, пройдя небольшое расстояние, затаивалась и закапывалась в грунт; при этом число таких лягушек увеличивалось по мере удаления от водоемов. Так, если в экспериментах с лягушками групп 1 и 2, выпущенными вблизи ерика, таких стремящихся затаиться особей было соответственно 3 и 0 из 10, то в экспериментах с группами 3 и 4, которые проводились вдали от всех водоемов, так вела себя половина животных.

Структура маршрута лягушек

Прежде чем прийти к выводу, что отрезок пути, который лягушки проходят за первые 12 ч, может быть использован для дальнейшего анализа направления движения лягушек, был проведен ряд опытов, в которых прослеживали весь маршрут от места выпуска до водоема. Во время этих экспериментов размотанную катушку в “рюкзачке”, заменяли на новую каждые 12 ч. Опыты были проведены с лягушками звенигородской популяции на поле, находящемся в 150 м к востоку от прудов. Удалось проследить маршруты 8 из 10 лягушек, отловленных в прудах, и 5 из 8 лягушек, отловленных в р. Москва. Из 8 лягушек, пойманных в прудах, одна лягушка в первые 12 ч передвигалась в сторону реки ($A = 30^\circ$) и через сутки

достигла ее, все время придерживаясь выбранного направления. Остальные 7 особей дошли до прудов (табл. 2). Все 5 лягушек, отловленных в р. Москва, вернулись в реку (табл. 2). Для сравнения направлений движения лягушек в первом и последующих двенадцатичасовых интервалах был использован F -критерий Уотсона, который показал отсутствие значимых различий между ними. Это говорит о том, что лягушки придерживались выбранное в первые 12 ч направление движения в сторону своего водоема. Кроме того, при сравнении результатов первого учета с последующими отмечено уменьшение разброса азимутов направлений движения: приближаясь к водоему, лягушки все более точно ориентировались в его сторону. При этом их маршрут становился более прямолинейным (рис. б). Отсутствие статистически значимых различий (критерий Манн-Уитни) между расстояниями, которые проходили лягушки за первый и последующие двенадцатичасовые интервалы, позволяет заключить, что используемое нами отслеживающее устройство, по крайней мере, за двое суток не утомляет лягушек и не приводит к снижению их активности.

В связи с тем, что отрезок пути, который лягушки проходят за первый двенадцатичасовой интервал, хотя и имеет сходное направление с последующими, но значительно более искривлен ($p < 0.05$, критерий Манн-Уитни), было проведено дополнительное исследование маршрута для выявления причин подобных различий. Для изучения маршрута лягушек были использованы данные всех экспериментов проведенных в окрестностях ЗБС. Всего проанализировано 43 траектории движения 43 лягушек, участвовавших в летних экспериментах, и 64 траектории 15 животных из осенних экспериментов (данные разных экспериментов с одними и теми же животными анализировали отдельно).

Таблица 2. Различия между направлением движения лягушек в первом учете и направлением движения в последующих учетах

Параметр	Учеты с 12-часовым интервалом				На всем маршруте до водоема
	1	2	3	4	
Лягушки, пойманные в прудах					
<i>N</i>	7	7	7	6	7
μ	301°	301°	313°	308°	311°
95%-ный доверительный интервал μ	283–319°	287–315°	305–322°	297–319°	305–317°
<i>r</i>	0.95	0.97	0.99	0.98	0.99
<i>F</i> -критерий Уотсона	–	$p = 1$	$p = 0.18$	$p = 0.48$	$p = 0.26$
Лягушки, пойманные в реке					
<i>N</i>	5	5	3	н. п.	5
μ	14	27	32	»	24
95%-ный доверительный интервал μ	338–50°	10–44°	22–41°	»	10–38°
<i>r</i>	0.88	0.97	Недостаточно данных	»	0.98
<i>F</i> -критерий Уотсона	–	$p = 0.51$	Недостаточно данных	»	$p = 0.6$

Примечание. *N* – количество особей, μ – направление среднего вектора (°), *r* – длина среднего вектора, н. п. – не проводили, прочерк – не сравнивали.

Анализ маршрутов лягушек, которые они проходят за первые 12 ч, показал, что часто в самом начале животные идут в направлении, противоположном тому, которое они выбирают к концу опыта. Для доказательства этого измерили направление движения лягушек на первых трех метрах маршрута и сравнили с направлением на конечную точку всего маршрута (табл. 3). На рис. 7 показан один из экспериментов. Хорошо видно, что на первых трех метрах маршрута распределение азимутов направления движения лягушек не

отличалось от равномерного (рис. 7а), тогда как по окончании эксперимента движение лягушек уже было ориентировано в сторону реки (рис. 7б). Такое поведение лягушек указывает на то, что ориентирование происходит не сразу, а на небольшом начальном отрезке пути. На этом участке лягушка определяет нужное направление, после чего ее движение становится целенаправленным и более прямолинейным. Были определены размеры “начального петлеобразного отрезка” по изменению показателя прямолинейности маршрута

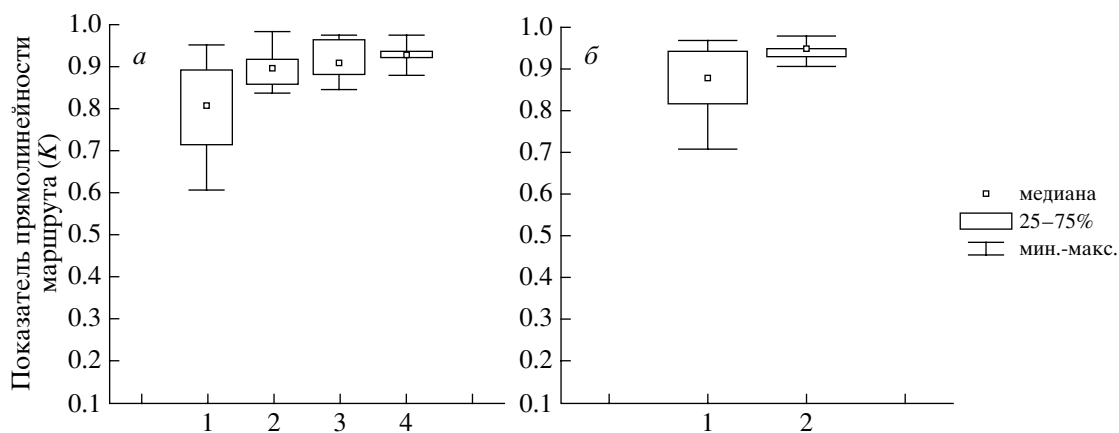


Рис. 6. Изменение кривизны маршрута по мере приближения к водоему: а – лягушки, отловленные в прудах; б – лягушки, отловленные в реке; 1, 2, 3, 4 – номер учета с 12-часовым интервалом.

Таблица 3. Характеристика направлений движения лягушек

Расстояние от прудов, м	Первые 3 м			За весь маршрут		
	μ	r	Критерий Рейли	μ	r	Критерий Рейли
Период нереста						
15–20	Не опр.	Не опр.	$p = 0.51$	11°	0.88	$p < 0.01$
150	299°	0.53	$p = 0.05$	312°	0.87	$p < 0.01$
350	Не опр.	Не опр.	$p = 0.39$	128°	0.73	$p = 0.01$
4000	Не опр.	Не опр.	$p = 0.5$	Не опр.	Не опр.	$p = 0.53$
Период ухода на зимовку						
15–20	Не опр.	Не опр.	$p = 0.55$	16°	0.87	$p < 0.01$
150	198°	0.52	$p < 0.05$	53.2°	0.57	$p < 0.01$
350	Не опр.	Не опр.	$p = 0.25$	62°	0.83	$p < 0.01$
4000	77.5°	0.68	$p < 0.01$	50°	0.86	$p < 0.01$
2000*	27°	0.71	$p < 0.01$	Не опр.	Не опр.	$p = 0.2$

Примечание. μ – направление среднего вектора (град); r – длина среднего вектора; не опр. – не определено, т.к. распределение азимутов направления движения лягушек не отличалось от равномерного.

* Эксперимент, проведенный на левом (противоположном) берегу р. Москва.

та K на протяжении всего пройденного лягушкой пути. Использованный нами алгоритм расчета был следующим: маршрут лягушки разбивали на равные трехметровые отрезки (длина шага в наших измерениях), затем вычисляли перемещение и величину K для первого отрезка маршрута, затем шестиметрового, девятиметрового и так далее. В итоге мы получали серию значений показателя прямолинейности маршрута K , соответствующую последовательному приращению траектории на выбранную длину шага в 3 м. Длина шага в 3 м была выбрана для получения более точных результатов. На рис. 8 представлена последовательность значений K , рассчитанная для траектории маршрута одной из лягушек. Значение показателя прямолинейности в начале маршрута падает, что соответствует начальному петлеобразному движению лягушки, а затем, достигнув наименьшего значения, возрастает и асимптотически при-

ближается к максимальному значению, свидетельствуя о постепенном спрямлении маршрута при направленном движении. Таким образом, конец “начального петлеобразного отрезка” маршрута устанавливали по наименьшему значению K . Длина “начального петлеобразного отрезка” и наименьшее значение показателя прямолинейности у разных особей могут быть различны, однако такое поведение функции в целом характерно для всех исследованных нами маршрутов лягушек. Это указывает на то, что наличие начального петлеобразного движения является неотъемлемой частью поведения лягушек. В то же время замечено, что длина “начального петлеобразного отрезка” в маршруте лягушек может изменяться в зависимости от расстояния до водоема (рис. 9).

В летних и осенних экспериментах длина “начального петлеобразного отрезка” в маршрутах лягушек, выпущенных на расстоянии 15–20 м от

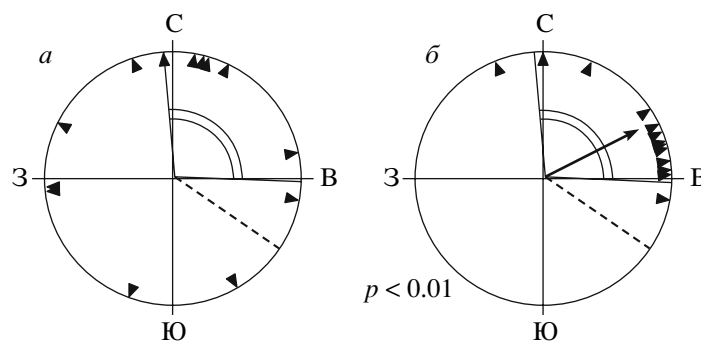


Рис. 7. Направление движения лягушек в одном из осенних экспериментов: *а* – на первых 3 м маршрута; *б* – на всем маршруте; остальные обозначения как на рис. 3.

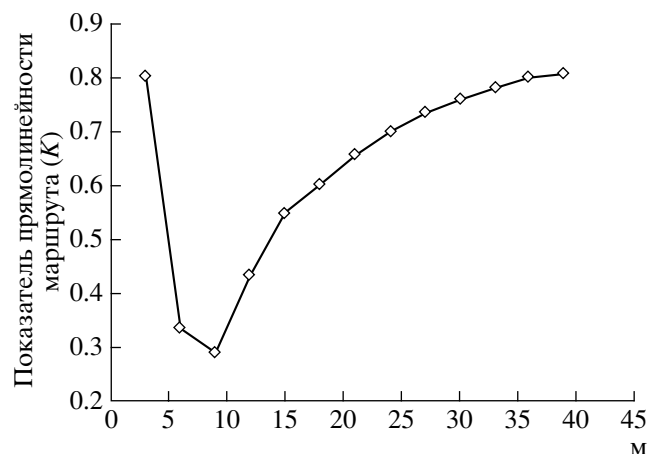


Рис. 8. Показатель прямолинейности маршрута (м) одной из лягушек.

прудов, была небольшая (медиана <10 м) (рис. 9а, 9б). У лягушек, выпущенных на расстоянии 150 м от водоема, длина этого отрезка сильно возрастает (медиана >20 м). При дальнейшем увеличении расстояния (350 м, 4 км) в летних опытах длина “начального петлеобразного отрезка” у лягушек оставалась более или менее постоянной (рис. 9а). Осенью его длина сокращалась и на расстоянии в 4 км была та же, что и во время опытов, где лягушек выпускали в 15–20 м от их прудов (рис. 9б). В опыте, проведенном на левом берегу р. Москва (рис. 9б), длина “начального петлеобразного отрезка” увеличилась по сравнению с его длиной в опыте, где лягушек выпускали на расстоянии 4 км от прудов. Отмечен большой разброс значений. Это связано с тем, что часть лягушек быстро развернулась на юго-восток – к реке, а часть довольно долго шла в северном направлении.

ОБСУЖДЕНИЕ

Перед началом опытов мы предполагали определенную модель поведения лягушек: с небольшого расстояния лягушки будут всегда возвращаться в свой водоем, а, если это группа маленьких близкорасположенных прудов, они будут возвращаться сразу именно в тот водоем, где были пойманы. Если водоем протяженный, такой как река, они возвратятся на тот участок реки, на котором их поймали. Мы делали это заключение, опираясь на работы Олдхама (Oldham, 1966), который показал, что жабы во время нереста стараются вернуться не просто в свой пруд, а именно к месту поймки. Если лягушек отнести от своего водоема на расстояние нескольких сотен метров, они также смогут вернуться в него, но в случае, если рядом будет находиться другой водоем, по крайней мере, треть особей пойдет именно в него. Такое наблюдали Олдхам (Oldham, 1966) на *Bufo americanus*, а также Бабенко и Пащенко (1979), экспериментировавшие на жерлянках (*Bombina variegata*). Мы предположили, что у озерных лягушек, унесенных на 150 м от своего водоема, тенденция освоить новый водоем, который располагается на вдвое меньшем расстоянии (около 80 м), будет выражена гораздо сильнее, чем у желтобрюхих жерлянок, так как озерные лягушки более влаголюбивы и гораздо быстрее гибнут от недостатка воды (Котляревская, 1969). Необходимость побыстрее попасть в водоем у них должна превалировать над необходимостью вернуться именно в свой нерестовый водоем. Мы предположили также, что лягушки, унесенные на очень большое расстояние (1–2 км), будут расходиться в разные стороны хаотично, поскольку с такого большого расстояния им уже недоступны исходящие от водоема стимулы, и, следовательно, у них не будет общего направления движения. Это предположение было продемонстрировано в

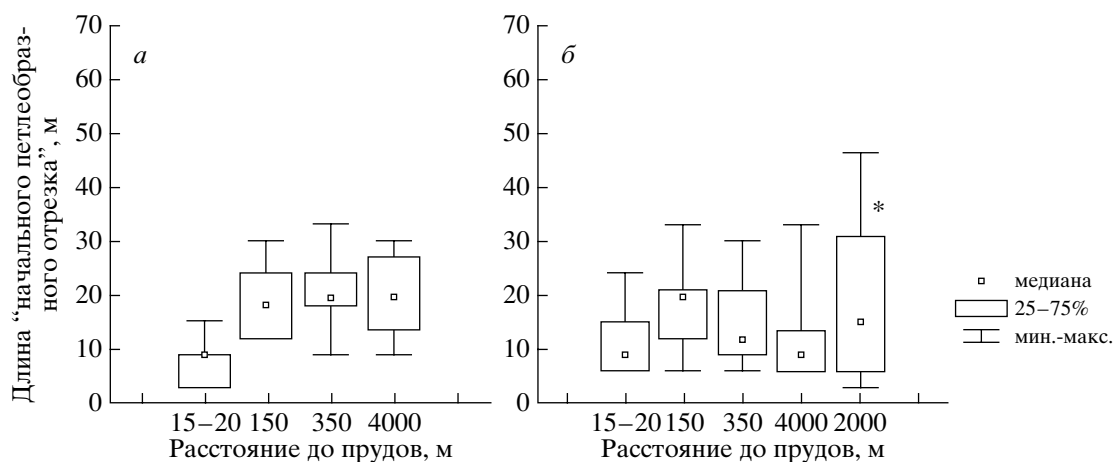


Рис. 9. Длина “начального петлеобразного отрезка” маршрута лягушек звенигородской популяции летом (а) и осенью (б); * – выпуск лягушек на другом берегу р. Москва.

работах многих авторов (Sinsch, 1987; Dole, 1968) на других видах амфибий.

Сравним полученные данные с описанной моделью поведения лягушек. Проведенные летом в Звенигороде эксперименты показали, что озерные лягушки в период нереста действительно способны разыскивать свой водоем или, по крайней мере, ориентироваться в его сторону. Однако поведение лягушек в наших опытах несколько отличалось от того, что мы предполагали. Так, во время ближних выпусков (15–20 м от очистных прудов) лягушки в первые сутки возвращались обязательно в тот пруд, в котором они были пойманы. При дальнейшем прослеживании их перемещений мы выяснили, что на 2-й – 3-й день большинство из них перешло именно в свой водоем. По всей видимости, близкорасположенные пруды воспринимаются лягушками как единое жизненное пространство, поскольку, по нашим наблюдениям, они достаточно часто перемещаются между ними. Подобное поведение озерных лягушек было отмечено и в более ранних работах (Идельсон, Воноков, 1938). В опытах, проведенных в Астраханской обл., лягушки, выпущенные вблизи русла ерика (в 60 м), также ориентировались в его сторону, при этом половина животных шла именно к тому участку, где они были пойманы. Лягушки из другого водоема, выпущенные в том же месте, хотя и ориентировались в сторону воды, но выбранное ими направление движения значимо отличалось от того направления, которое выбирали “местные лягушки”. Подобная разница в поведении говорит в пользу нашего предположения, что лягушки знают ближайшие окрестности своего водоема, и это помогает им ориентироваться вблизи него.

В литературе есть данные о способности амфибий, принадлежащих к полуводной экологической группе, таких как *R. ridibunda*, *R. lessonae*, *Bombina bombina*, возвращаться к своему водоему с расстояния в 150 м (Лялюшко, 1972; Бабенко и др., 1973). Однако в наших экспериментах расстояние заноса было увеличено до 350 м и место выпуска выбирали таким образом, чтобы рядом, кроме своего нерестового водоема, находился еще и альтернативный водоем. В Звенигороде таким альтернативным водоемом была р. Москва. Расстояние от мест выпуска до реки было вдвое меньше, чем до прудов. Тем не менее, во всех экспериментах лягушки ориентировались в сторону прудов (в ряде случаев был прослежен весь их путь до водоема), стремясь попасть именно в свой нерестовый водоем. Это утверждение подкрепляется и контрольным экспериментом, в котором лягушки, выпущенные на том же месте, но отловленные не в очистных прудах, а в реке, тоже шли в свой нерестовый водоем, которым являлась заводь р. Москва. Однако с увеличением расстояния, на которое уносили лягушек от прудов, уве-

личивались разброс в выборе направлений движения и кривизна маршрута. Подобная тенденция прослеживалась и в экспериментах на серых жабах (*B. bufo*), унесенных от места нереста на 150 и 250 м (Sinsch, 1987). Другими словами, при увеличении расстояния от водоема падала точность и скорость ориентации, что, скорее всего, являлось следствием ослабления сигналов, исходящих от этих водоемов, на которые, вероятно, и опирается лягушка при выборе направления движения. Стремление лягушек вернуться именно в свой нерестовый водоем, по-видимому, связано с тем, что там встреча с половым партнером для них гораздо более вероятна (Sinsch, 1992; Shimoyama, 1993). Относительно высокая влажность воздуха и почвы в умеренной зоне позволяет им совершать такие дальние передвижения по суше. В Астраханской обл. с более засушливым климатом и высокой опасностью обезвоживания при длительном передвижении по суше поведение лягушек было иным: они старались попасть в любой ближайший водоем или найти подходящее укрытие. Последнее достаточно ярко иллюстрирует тот факт, что при увеличении расстояния от водоема всего до 110 м число особей, стремящихся найти укрытие и затаиться, настолько возрастало, что распределение азимутов их движения становилось равномерным. Таким образом, мы можем наблюдать довольно существенную разницу в поведении лягушек из двух популяций, вызванную, по всей видимости, различными условиями среды обитания, которые привели к смене приоритетов в выборе направления движения.

При увеличении расстояния до нескольких километров мы наблюдали сходную картину во время экспериментов в Звенигороде и в г. Харабали – лягушки расходились во все стороны случайным образом. Отсутствие общего направления движения при заносе на 1000 м и более описано и для сухопутных видов, таких как *B. bufo* (Sinsch 1987), *B. americanus* (Oldham, 1966), *R. pipiens* (Dole, 1968). Подобное единообразие поведения разных видов амфибий показывает, что животные с такого расстояния уже не получают достаточного объема информации в виде сигналов, исходящих от нерестового водоема, и не могут определить его местоположение. По этой причине они используют стратегию случайного поиска, что и выражается в отсутствии общего направления ориентации.

Однако несмотря на то, что лягушки звенигородской и харабалинской популяций, оказавшись на большом расстоянии от водоема, используют стратегию случайного поиска, их поведение различалось. В звенигородских экспериментах лягушки, выпущенные на большом расстоянии от воды, петляли гораздо сильнее, чем лягушки, выпущенные на меньшем расстоянии, а в Харабали траектории движения лягушек были достаточно

прямолинейны во всех случаях. Подобное различие в поведении обусловлено, по-видимому, тем обстоятельством, что в Харабали местность более открытая, чем в Звенигороде (более низкий и редкий травяной покров), и влажность значительно ниже. В этих условиях лягушки могут ориентироваться по легко определяемому градиенту влажности (Grubb, 1973), поэтому чтобы найти водоем, им выгоднее просто быстро перемещаться по прямой, тем более, что опасность высохнуть достаточно велика.

Осенью ситуация с ориентацией относительно своего водоема изменилась кардинальным образом: лягушки и в ближайших окрестностях водоема, и на расстоянии 150 и 350 м направились в сторону р. Москва, которая, по всей видимости, является для лягушек зимовочным водоемом в данном местообитании. Лучше всего лягушки ориентировались вблизи своих водоемов, поскольку по мере увеличения расстояния от прудов от 15–20 до 350 м, маршрут лягушек становился менее прямолинейным, так же как и во время летних экспериментов. Будучи унесенными на расстояние в несколько километров, лягушки выбирали то же северо-восточное направление, что и в предыдущих выпусках, хотя в период размножения на таком же расстоянии лягушки расходились в разные стороны равномерно. По-видимому, это связано с тем, что осенью они выбрали компасное направление, совпадающее с направлением осенней миграции в реку. И хотя на противоположном берегу реки лягушки смогли сориентироваться в сторону реки, это не противоречит нашему предположению, поскольку, во-первых, 2/3 выпущенных лягушек прошли довольно значительное расстояние (20–30 м) в северном или северо-восточном направлении и лишь потом развернулась к реке и, во-вторых, река находилась на расстоянии всего 450 м, поэтому исходящие от нее сигналы в конце концов скорректировали движение амфибий в нужную сторону.

Подобный феномен ориентации в компасном направлении, совпадающем с направлением соответствующей сезонной миграции, описан для птиц под названием “нонсенс-ориентации” (Соколов, 1991). Среди амфибий существование стереотипно направленной миграционной активности описано Миодом (Miaud et al, 2005) для сеголеток *R. temporaria*, расселяющихся от водоема в определенном компасном направлении, которое различается у разных популяций. Причем способность к определению такого направления сохраняется и у искусственно выращенных сеголеток, что, по мнению этого автора, указывает на генетический контроль подобных процессов. Интересно, что у озерных лягушек подобный феномен “нонсенс-ориентации” проявляется только во время осенней миграции, но не проявляется в нерестовый период, хотя у звенигородских озерных лягушек в этот период должно существовать юж-

ное или юго-западное направление весенней миграции из реки в пруды. Вполне возможно, это связано с тем, что период весенней миграции из реки в летние нерестовые водоемы очень короток и происходит за несколько недель до начала размножения, поэтому в период размножения мы не наблюдаем эффекта “нонсенс-ориентации”.

Если сравнить сезонные изменения в ориентационном поведении озерной лягушки с аналогичными изменениями у представителей сухопутной экологической группы, то известно, что серые жабы (*B. bufo*) осенью мигрируют по направлению к нерестовому водоему. У серой жабы, по мнению Синша (Sinsch, 1988), это связано с необходимостью перезимовать поближе к месту предстоящего нереста. Однако в характере перемещения лягушек и жаб есть различия. Так, жабы в экспериментах Синша осенью перемещались по гораздо более извилистым траекториям и проходили меньшие расстояния, чем в период весенней миграции (в период размножения). В нашем случае лягушки осенью были не менее активны, чем летом в период размножения, и двигались по довольно прямолинейным траекториям. Данное расхождение связано, по всей видимости, с тем, что для озерных лягушек, зимующих в непромерзающих и относительно хорошо аэрированных водоемах, таких как реки, осенняя миграция является жизненно необходимой, поскольку в противном случае они не смогут успешно перезимовать (Berger, 1982; Кузьмин, 1999). Поэтому перемещение животных должны быть быстрыми и четко ориентированными. У зимующих на суше жаб перемещение в сторону нерестового водоема не влияет на их выживаемость и не является строго необходимым, поскольку не все особи участвуют в размножении каждый год (Sinsch, 1992).

Исследование структуры маршрута движения лягушек показало, что за первые 12 ч лягушки определяют направление своего движения и в дальнейшем только его поддерживают. Однако определение этого направления происходит не сразу. Вначале она петляет, часто меняя направление своего движения. Это “петляние” мы назвали “начальным петлеобразным отрезком” маршрута. Длина “начального петлеобразного отрезка” отражает то, насколько лягушки быстро выбирают окончательное направление движения. На знакомой территории, где лягушкам доступны хорошо известные ориентиры местности, ориентирование происходит довольно быстро, поэтому длина начального отрезка небольшая, это вполне понятно. Однако осенью они так же быстро выбирают окончательное направление движения и на расстоянии 4 км, где им недоступны не только какие-либо знакомые ориентиры местности, но и сигналы, исходящие от водоемов. Мы можем объяснить это тем, что в отсутствии каких-либо знакомых ориентиров и сигналов, указывающих точное местоположение водоемов,

лягушки сразу переключаются на ориентацию в компасном направлении, используя при этом различные глобальные ориентиры. Летом этого переключения не происходит, поэтому лягушки довольно долго петляют. Большая длина “начальных петлеобразных отрезков” в траекториях движения лягушек, выпущенных на расстоянии 150 м от водоема, является следствием того, что на данном расстоянии лягушкам уже не доступны какие-либо знакомые наземные ориентиры, а ориентирование по сигналам исходящим от водоемов происходит медленно (возможно, в виду нерегулярности поступающих сигналов), поэтому величины “начальных петлеобразных отрезков” в летних и осенних экспериментах сходны. Отсутствие этих различий мы можем объяснить еще и тем, что осенью исходящие от водоемов сигналы, по всей видимости, блокируют быстрый переход к ориентации в компасном направлении. С увеличением расстояния влияние данного фактора ослабевает, поэтому осенью на расстоянии 350 м от водоема длина “начального петлеобразного отрезка” сокращается, в то время как летом она остается неизменной. Интересен с этой точки зрения эксперимент, проведенный осенью на левом берегу р. Москва. Как показано на рис. 9, значения длины “начального петлеобразного отрезка” имеют очень большой разброс, что связано с эффектом конфликта между стереотипным поведением, диктующим лягушкам движение в северо-восточном направлении (в котором лягушки сориентировались вначале), и ориентацией к реке, находящейся для них теперь не на севере, а на юге. В конце концов, лягушки развернулись в сторону реки, но у разных особей изменение маршрута произошло на разном расстоянии от точки выпуска. Таким образом, изменение длины начального отрезка в зависимости от ситуации, в которой оказывается лягушка, говорит в пользу нашего предположения о том, что наличие “начального петлеобразного отрезка” в траектории движения лягушек связано с процессом ориентации на местности. По-видимому, для определения своего местоположения относительно цели и выбора направления дальнейшего движения лягушкам необходимо некоторое время перемещаться в различных направлениях недалеко от точки выпуска, анализируя изменения информации, поступающей к их органам чувств. А в зависимости от качества и объема поступающей информации будет меняться и то расстояние, которое проходят лягушки, прежде чем определить конечное направление движения. В то же время мы не исключаем, что начальное петлеобразное движение лягушек может быть обусловлено и другими причинами: например, беспокойством в начале эксперимента. Однако такое объяснение не дает ответа относительно изменения длины “начального петлеобразного отрезка” в зависимости от расстояния до знакомого водоема.

Зарубежные естествоиспытатели довольно часто прибегают к исследованию ориентационных способностей лягушек на местности, высаживая их в круглые арены малого радиуса до 1 м (Sinsch, 1992; Mazerolle, Vos, 2006). Согласно проведенным исследованиям структуры маршрута, такие методики не могут дать достоверного результата, поскольку радиус арены в 1 м слишком мал, чтобы животные смогли нормально сориентироваться.

Озерные лягушки в своей стратегии ориентации при поиске водоема имеют общие черты с представителями сухопутной экологической группы амфибий и способны сориентироваться в сторону водоема с расстояния нескольких сотен метров. При этом в период размножения лягушки из северной популяции успешно ориентируются в сторону своего нерестового водоема даже при наличии другого, ближе расположенного. Озерные лягушки южной популяции, напротив, выбирают в подобной ситуации любой ближайший водоем, поскольку длительное путешествие по суше может грозить им обезвоживанием и гибелью. На расстоянии более 1 км от всех водоемов в летний период лягушки из обеих популяций, так же как и жабы, переключаются на стратегию случайного поиска, что выражается в отсутствии общего для всей группы направления движения. Осенью в связи с уходом на зимовку в реку поведение озерных лягушек меняется существенным образом. Они стремятся попасть в реку (зимовочный водоем), а не в тот водоем, в котором их отловили перед началом экспериментов, и достаточно успешно ориентируются в ее сторону с расстояния до 450 м. На расстоянии более километра, когда ориентиры, связанные с местоположением реки, по-видимому, недоступны, они выбирают северо-восточное направление, которое совпадает с направлением их естественной зимовочной миграции в данном местообитании.

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 ближе расположенного водоема. В южных популяциях, где опасность обезвоживания гораздо выше, у лягушек нет строгого предпочтения своего нерестового водоема всем остальным, и они направляются к любому ближайшему водоему.

2. На расстоянии нескольких километров от всех водоемов лягушки не могут сориентироваться в сторону своего водоема и переключаются на 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко Л.А., Пащенко Ю.И., 1979. Некоторые особенности ориентации желтобрюхой жерлянки (*Bombina variegata* L.) в опытах по хомингу // Вестник зоологии. № 5. С. 61–65.
- 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. Материалы III Совещ. по экологич. физиологии, биологии и морфологии. Новосибирск. С. 34–36.
- Идельсон М.С., Воноков И.К., 1938. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) на пойменных водоемах дельты р. Волга и необходимость ее истребления (по материалам опытного ильменя “Лощина” 1936) // Труды Волго-Каспийской научной рыбохозяйственной станции. Т. VIII. № 1. С. 3–32.
- Котляревская В.А., 1969 Материалы по биологии некоторых земноводных. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических работ. Новосибирск. 28 с.
- Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Лялюшко Д.М., 1972. Ориентация лягушки прудовой (*Rana esculenta* L.) // Вестник зоологии. № 4. С. 41–45.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоологического института. Т. 230. 233 с.
- 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. – 1968. Homing in leopard frog, *Rana pipiens* // Ecology. V. 49. № 3. P. 386–399. – 1972. The role of olfaction and audition in the orientation of leopard frog, *Rana pipiens* // Herpetologica. V. 28. № 3. P. 258–260.
- Grubb J.C., 1973. Olfactory orientation in *Bufo woodhousei fowleri*, *Pseudacris clarki* and *Pseudacris streckeri* // Animal Behaviour. V. 21. P. 726–732.
- 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 p.
- Oldham R.S., 1966. Spring movements in the American toad, *Bufo americanus* // Canadian J. of Zoology. V. 44. № 1. P. 63–100.
- Mazerolle M.J., Vos C.C., 2006. Choosing the Safest Route: Frog Orientation in an Agricultural Landscape // J. of Herpetology. V. 40. № 4. P. 435–441.
- Miaud C., Serandour J., Martin R., Pidancier N., 2005. Preliminary results on the genetic control of dispersal in the common frog *Rana temporaria* // Herpetologia Petropolitana: Proceedings 12th Ord. Gen. Meet. SEH. Russian J. of Herpetology. V. 12. Suppl. P. 247–251.
- Shimoyama R., 1993. Chorus Organization and Male Mating Behavior in the Japanese Pond Frog, *Rana porosa brevipoda* // J. of ethology. № 11. P. 91–97.
- Sinsch U., 1987. Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site // J. Comp. Physiol. A. № 161. P. 715–727. – 1987a. Migratory behavior 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. – 1988. Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements // Oecologia. № 76. P. 390–398. – 1992. Animal Homing. L.: Chapman and Hall. P. 213–233.

SEASONAL AND GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF ORIENTATION BEHAVIOR IN THE MARSH FROG (*RANA RIDIBUNDA*) IN SEARCH OF ITS OWN WATER BODY

V. V. Shakhparonov, S. V. Ogurtsov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia
e-mail: Wshakh@yandex.ru

The capability of marsh frogs (*Rana ridibunda* Pall.) from northern (western Moscow region) and southern (vicinities of the town of Kharabali, Astrakhan region) populations to search for their own water body was studied. In experiments, frogs were carried away from their own ponds to different distances and let them move. A special device was used to observe their movement. It consisted of a small “rucksack” attached to the frog back with a bobbin with threads (60 m). Some differences in the behavior of frogs from the populations studied were revealed. In summer, the frogs (51) of the northern population displaced at a distance of 350 m from their breeding pond tended to return to it. The frogs (40) of the southern population moved to the nearest pond, probably, due to a threat of their dehydration under dry climatic conditions. In the case of the displacement of the frogs at a distance of more than 1 km from water bodies, animals of both populations moved randomly. In the autumn test with the frogs (15) of the northern population displaced at a distance of 450 m, the animals moved to the river – their hibernation site. From a distance of farther than 1 km from the river, they moved using the stereotypical compass direction, which corresponded to that of their autumn migration to the hibernation site.