

ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ БУРЫХ ЛЯГУШЕК В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

А. В. КОРОСОВ, С. Н. ФОМИЧЕВ

Петрозаводский государственный университет

Изучали локализацию мест икрометания бурых лягушек в контексте территориального распределения ведущих факторов среды (обводнение, растительность, микро- и макрорельеф) на о. Кижь с помощью ГИС-технологии и компонентного анализа. Кладки травяной лягушки диффузно разбросаны по территории, поскольку обнаружены в основном в многочисленных скоплениях снеговой талой воды. Икрометание остромордой лягушки наблюдается в зонах весеннего подтопления болот озерной водой и обычно территориально приурочено к узкой приозерной полосе прибрежных болот.

A. V. KOROSOV, S. N. FOMICHEV. TERRITORY LOCALIZATION OF *RANA TEMPORARIA* AND *R. ARVALIS* SPAWNING

The localization of *Rana temporaria* and *R. arvalis* spawning sites with regard to territory distribution of leading environmental factors (water supply, vegetation, micro- and macro- relief) on the Kizhi Island has been investigated using GIS-technology and component analysis. Spawn layings of *R. temporaria* are diffusively spread on the territory because spawn is preferably laid in the large pools of water from melted snow. Spawning of *R. arvalis* takes place in zones of spring waterlogging of mires by lacustrine water and therefore is attached to a narrow lakeside zone of near-shore mires.

Среди разнообразных направлений биогеографического мониторинга особое место занимает «изучение формы использования животными территории и исследование внутривидовой изменчивости как важнейшего приспособительного механизма вида» (Наумов, 1969, с. 145). Определяющая роль здесь принадлежит экологической зоогеографии, которая изучает влияние факторов среды на распространение животных (Ивантер, 1993) (вопросы, находящиеся на стыке географии и экологии). Отчетливый экологический мотив таких исследований связан с изучением процессов функционирования популяций в контексте сезонной смены действия ведущих факторов (исследование кормовых, репродуктивных миграции, расселения молодых животных и др.) или в связи с антропогенным прессом (зонирование объемов нагрузки вблизи от источников загрязнения). География в этом альянсе обеспечивает как ме-

тодологию, принципы пространственного анализа геосистем, так и методику, картографический метод исследований, который рассматривает карту в первую очередь как источник информации (Исаченко, 1995), а не только как наглядный способ представления результатов исследования.

В связи с широким распространением программных средств «настольной картографии» (например, пакет MapInfo) в арсенале биологов появляется мощный инструмент эффективного сбора первичных данных с карты (Коросов, Коросов, 2006). В то же время примеров его использования не так и много (Горелик, 1989; Шагнев, 1990; Китов, 2000). Одна из целей нашего сообщения состоит в разработке, апробации и популяризации техники такого рода исследования.

Изучаемые нами животные, бурые лягушки (травяная, *R. temporaria*, и остромордая,

R. arvalis), служат удобными объектами эколого-зоогеографического исследования, поскольку при относительной малоподвижности активно отыскивают благоприятные факторы среды, в первую очередь для откладки икры, в силу чего кладки закономерно распределяются в пространстве. Сопряженный анализ размещения животных (кладок) и области распространения тех или иных экологических (экоклимат) и географических (рельеф) факторов позволяет установить биологически значимые зависимости. Особую роль здесь играет площадь и качество этих репродуктивных водоемов, в большей степени определяющих уровень численности лягушек у северных границ ареала (Кутенков и др., 1990). Не случаен и выбор места работы, островов Кижского архипелага (Онежское озеро), на которых средняя численность каждого вида приближается к 150 экз./га (Коросов, Фомичев, 1999). Эта величина превышает даже максимальные показатели обилия на материковой части Карелии (120 экз./га и 30 экз./га для травяной и остромордой лягушек, соответственно;

Кутенков, 1988; Кутенков, Коросов, 2001) и позволяет собирать репрезентативные выборки.

Цель работы состояла в изучении факторов территориального размещения бурых лягушек в период икрометания.

Материалы и методы

Работы выполняли в мае 1997-1998, 2000-2001, 2006 гг. на одном из приозерных болот о. Кизи (Причальное, площадь 5.4 га) (рис. 1), где идет нерест лягушек. Болото граничит с высокотравным лугом, здесь преобладают эвтрофные хвощовые и осоковые растительные сообщества (Кузнецов и др., 1999).

Технология географического исследования включает этапы полевого построения карт (абрисов) изучаемых характеристик, считывание с карты данных, формирование массивов данных, доступных для обработки, их анализ с помощью количественных методов (Quantitative geography, 1981). ГИС-технология автоматизирует некоторые этапы и добавляет новые; мы рассмотрим их детальнее.

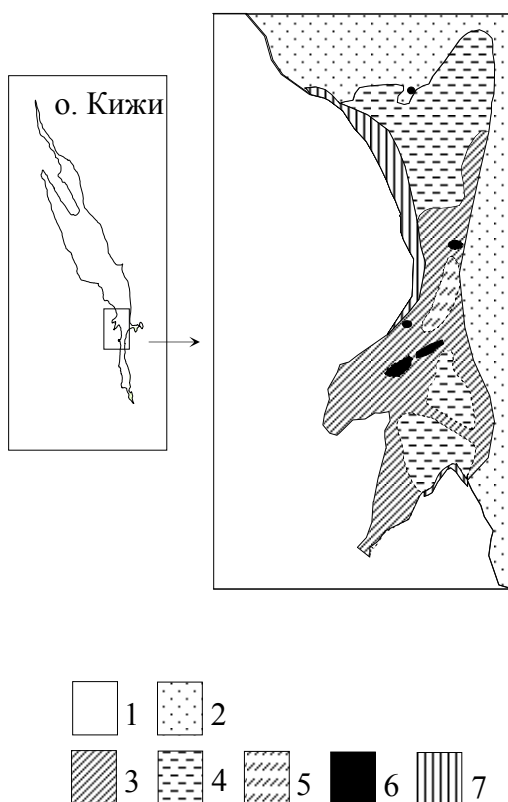


Рис. 1. Распространение факторов на изученной территории

1 – озеро, 2 – луг, 3 – лиственное мелколесье и кустарники, 4 – осоковое болото, 5 – хвощевое болото, 6 – обширные мочажины (лужи), 7 – заросли тростника и камыша

Получение исходных абрисов. С помощью сети пикетов (шаг 10 м) были выполнены карты распространения значимых для лягушек факторов укрытия (затенения, зарастания) и обводнения. Отмечены границы болота с лугом и озером, выделы мелколесья, тростника, зарослей хвоща, открытые участки воды в разные фазы весеннего половодья (09, 13, 21.05.1997; 09, 13, 21.05.1998; 24, 26, 28.05.2000; 05, 09, 15.05.2001) с отметками глубины, нанесено размещение всех кладок икры в отмеченные периоды. Всего получено 4 карты растительности, 12 карт обводнения, 12 карт размещения кладок (рис. 1). Выделы среды «луг», «озеро», «лес», «тростник», «хвощ», «лужи» получали значение 1,

если фактор присутствовал в данной точке болота, или 0 – при отсутствии. «Обводнение» (S) оценивали значениями из диапазона от 0 до 3. При отсутствии воды в данной точке в день учета показатель S получал значение 0; если в день следующего учета площадка была залита водой (около 30%), то предыдущее значение увеличивалось на 1. Этот прием позволил одновременно охарактеризовать и наличие воды на площадке, и ее относительную глубину. По исходным картам подсчитывали число свежих кладок данного вида лягушки (N), найденных в каждом квадрате к определенной дате (рис. 2 А).

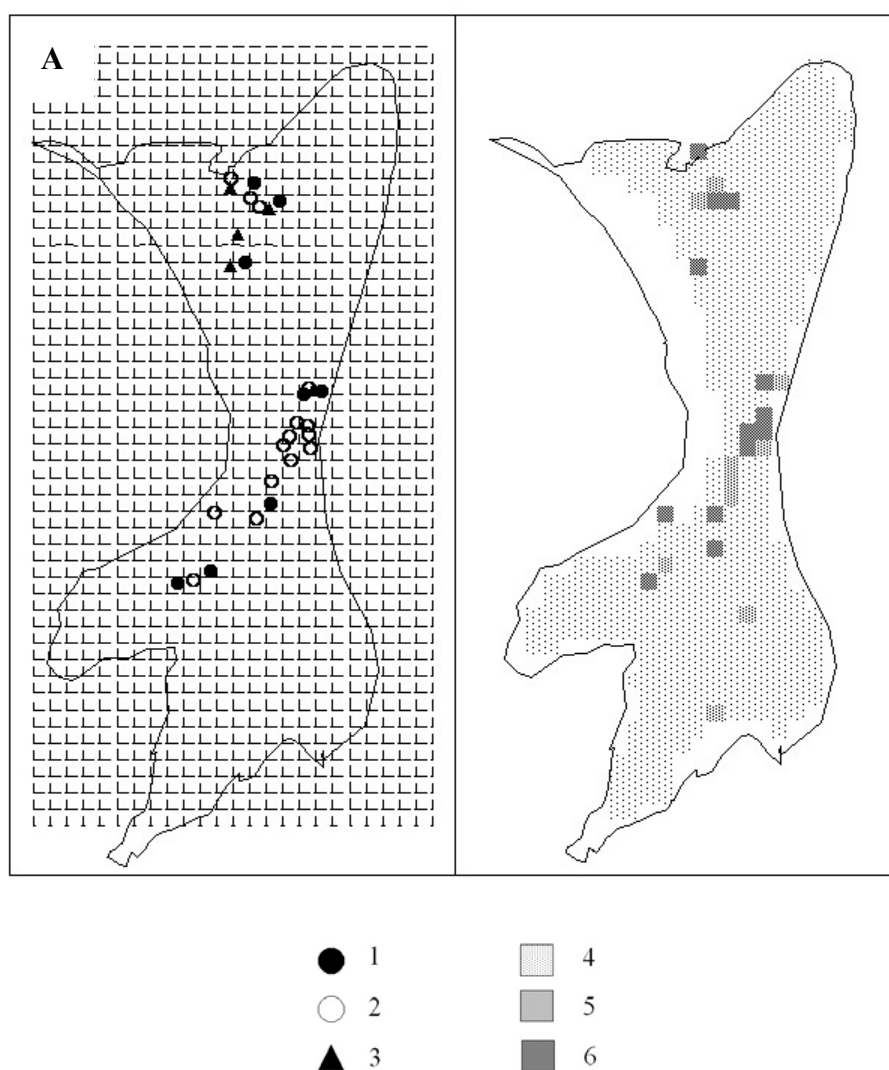


Рис. 2. Анализ территориального размещения лягушек во время нереста

А — смена мест скопления кладок травяной лягушки на протяжении весны 1998 г.

(на фоне сети регулярных ячеек): 1 – 09.05.1998; 2 – 13.05.1998; 3 – 21.05.1998

Б – картограмма значений первой компоненты C_1 для весны 1997 г. (см. табл. 3):

4 – от 0 до 1; 5 – от 1 до 2; 6 – больше 2 (ячейки с отрицательными значениями не раскрашены)

Создание электронных векторных карт выполнено вручную в среде MapInfo по сканограммам абрисов (растровым файлам исходных карт).

Построение сетки равновеликих квадратных ячеек автоматически выполняется в среде MapInfo приложением GRIDMAKR.MBX. Сеть создает основу географической базы данных для считывания информации с карт: «данные снимают в пересечениях линий сетки, наложенной на карту» (Александрова, 1975, с. 21). В нашем случае для покрытия всей территории болота потребовалась сеть из 136 площадок размером 20*20 м.

Считывание данных с карт выполняется в полуавтоматическом режиме в среде MapInfo с помощью SQL-запросов. В результате строка данных для каждой ячейки подготовленной сети пополняется значениями всех характеристик среды, над выделами которых находится центр данной ячейки. Результирующая база данных содержала 31 поле (3 индексных и 28 атрибутивных).

Расчеты выполнялись в среде Excel, куда данные экспортировались из среды MapInfo. Общий смысл анализа состоял в том, чтобы найти корреляции между числом отложенных кладок и условиями среды и таким образом определить биотопические предпочтения лягушек. С технической стороны пробная площадка, разбитая на серию ячеек, представляет собой таблицу, в которой одна запись соответствует ячейке, а отдельный столбец — характеристике среды или показателю размножения лягушек. Парный коэффициент корреляции, рассчитанный между столбцами, будет иметь смысл географической корреляции между картами распространения этих двух переменных в пространстве, т. е. покажет зависимость между фактором среды и охватом процессами репродукции этой территории. Для представления этих связей в компактной форме применили компонентный анализ (Коросов, 1996, 2007). В качестве основного результата метода главных компонент рассчитывается матрица факторных нагрузок (U), исполняющих роль интегрированных коэффициентов корреляции между исходными признаками. Кроме того, этот метод на основе реальных значений позволяет рассчитать индексы (C), «главные компоненты», замещающие собой по информативной насыщенности исходные признаки. Как и исходные признаки, их можно отображать на картах в форме обобщенных показателей.

Результаты и обсуждение

Бурые лягушки выбирают для нереста разнообразные временные (лужи, колеи, придорожные канавы, естественные карстовые пруды) и постоянные (приозерные болота) водоемы, но на о. Кизи большая часть размножается в болотах (Фомичев, Коросов, 2001). По мере снеготаяния (конец апреля — 5 мая) талая вода начинает прибывать: сначала заполняются временные водоемы, затем — окраины болот; постепенно сходит керза (болотный лед). В это время (обычно 25.04-20.05, пик 02-12.05) идет икрометание травяной лягушки. Со второй декады мая начинается быстрый подъем воды в Онежском озере (в отдельные годы выше 52 см), подтапливаются приозерные болота и начинается нерест остромордой лягушки (обычно 03-25.05, пик 14-20.05). Ход весны 1997 и 2001 гг. был типичным и привел к равномерному и последовательному затоплению болот сначала тальными водами, затем озерными. В 1998 и 2000 гг. раннее таяние снега и незначительное поднятие уровня озерной воды привело к тому, что затопленными остались лишь прибрежные участки болот. Для откладки икры лягушки выбирают специфические условия обводнения, которые меняются год от года в зависимости от запаса снега, хода снеготаяния, уровня воды в озере. В результате места откладки икры меняются как в течение весны, так и в разные годы (табл. 1).

В самой обобщенной форме описать эти закономерности территориального распределения лягушек в контексте наличных факторов среды позволяет компонентный анализ (табл. 2). Показательны обычно лишь две первые главные компоненты, содержащие значимые ($U > 0,7$) значения факторных нагрузок для показателя «число кладок». Эти значения следует рассматривать как аналоги коэффициентов корреляции между числом кладок и теми факторами среды, факторные нагрузки которых также велики ($U > 0,7$) (Коросов, 1996, с. 61).

Для травяной лягушки первая главная компонента почти во все годы отчетливо показывает известную динамику числа кладок. Так для числа кладок в начале, середине и конце размножения 1997 г. нагрузки U_1 составили, соответственно, 0,83, 0,98 и 1,00 от степени затопления болота озерной водой (показатель обводнения S имеет нагрузки U_1 0,68, 0,93, 0,95). Интерпретация эффекта очевидна, область распространения кладок на болоте четко связана с площадью, залитой талой водой (рис. 1, 2А). Обводнение болот — важнейший фактор территориального распределения травяной лягушки (Кутенков и др., 1990).

Таблица 1. Ход икрометания травяной (Rt) и остромордой (Ra) лягушек и динамика затопления исследуемого болота в мае 1997, 1998, 2000 и 2001 гг.

Период			Количество кладок						уровень в озере, см воды	Доля затопления, %			площади	
			Дата учета	от- ложен-ных за период между уче- тами		от- ложен-ных к данному числу		до от всех кладок за сезон, %		всей щади та	от пло- боло- числа	целиком залитой части	от	
				т	а	т	а	т						а
Начало	На-	09.05.97	5		5				28		18		39	
	Се-	12.05.97	71		06		7		37		29		65	
Середина	Ко-	21.05.97	1	8	97	8	00	00	56		46	0	10	
	На-	09.05.98	8		8		2		18		2		7	
Конец	Се-	13.05.98	30		89		8		27		22		67	
	Ко-	21.05.98	10	43	99	43	00	00	34		33	0	10	
Начало	Се-	24.05.00	6	7	6	7		9	29		18		39	
	Се-	26.05.00	03	0	39	17	4	8	31		20		61	
Середина	Ко-	28.05.00	65	3	01	20	00	00	35		34	0	10	
	На-	05.05.01	4	4	4	4	4	4	48		42		91	
Конец	Се-	09.05.01	5	42	49	96	3	3	50		44		97	
	Ко-	15.05.01	1	53	60	07	00	00	52		46	0	10	

Таблица 2. Компонентный анализ влияния факторов среды на динамику икрометания травяной лягушки в 1997-1998 и 2000-2001 гг.
(выделены значимые факторные нагрузки первых трех компонент)

Фактор	1997		1998		2000		2001			
	U ₁	U ₂	U ₁	U ₂	U ₁	U ₂	U ₃	U ₁	U ₂	
Хвощ	0,68	-0,62	0,23	0,70	0,09	-0,18	0,78	0,07	-0,08	
Тростник	0,38	0,50	0,65	-0,22	0,55	-0,18	-0,68	0,18	-0,62	
Луг	-0,32	-0,21	-0,02	-0,64	-0,18	0,49	-0,34	-0,23	-0,14	
Озеро	-0,44	-0,15	-0,20	-0,23	-0,20	0,11	-0,20	-0,27	0,21	
Лужи	0,80	-0,23	0,21	1,00	0,17	-0,79	1,00	0,75	0,12	
Лес	0,36	-0,50	0,22	0,66	0,08	-0,72	0,90	0,36	-0,04	
С начало	0,68	1,00	0,98	-0,14	0,67	-0,60	-0,58	1,00	-0,95	

S середина	0,93	0,85	0,83	0,13	0,99	-0,27	-0,56	1,00	-0,98
S конец	0,95	0,79	0,74	0,42	1,00	-0,33	-0,22	0,98	-0,98
N начало	0,83	-0,72	0,77	-0,39	0,44	0,34	0,55	0,99	0,99
N середина	0,98	-0,63	1,00	-0,27	0,68	0,96	0,60	0,99	1,00
N конец	1,00	-0,55	1,00	-0,14	0,67	1,00	0,73	0,99	1,00
Дисперсия	3,96	2,70	4,66	1,75	3,13	2,03	1,53	4,28	2,20
Дисперсия, %	33	22	38	14	26	16	12	35	18

Вторая главная компонента (1997, 2001 гг.) показывает на первый взгляд странную тенденцию — отрицательную корреляцию числа кладок травяной лягушки со степенью затопления болота (высокие нагрузки для N и S имеют разные знаки: в 1997 г. -0,72 против 1,00, 0,85, 0,79; в 2001 г. 1,00-0,99 против -0,95 - -0,99). Фактически же коэффициенты показывают, что кладки травяной лягушки не могли появиться на участках, которые лишь позже будут затоплены озерной водой. Иными словами, размножение лягушек идет на участках болота, уровень воды в которых зависит в основном от снеготаяния, а не от уровня воды в озере.

Третья главная компонента редко бывает интересна. Для 2000 г. она четко показала наличие кладок травяных лягушек в мелководных теплых лужах, где растет хвощ (в том числе и в мелколиственном лесу), но куда не проникает озерная вода: нагрузка для числа кладок ($U_{3, N}$ конец) в конце размножения 0,73 так же велика, как и нагрузки для факторов «хвощ», «лужи» и «лес» — 0,78, 1,00 и 0,90.

В целом можно сказать, что расположение мест икрометания животных определяется несколькими факторами и связано не только со степенью затопления болота. В обычные годы, когда есть возможность выбора (1997, 2000, 2001 гг.), травяные лягушки предпочитают нереститься в теплых лужах, где растет хвощ, и в бочажках между корнями невысокого кустарника (рис. 2 Б). При нарушении снеготаяния (пессимальные условия 1998 г.) места размножения этого вида определялись только степенью затопления болота: лягушки размножались в мочажинах, образовавшихся в узкой полосе вдоль границы болота с озером, поскольку остальная часть болота оставалась сухой.

Для остромордой лягушки во все годы наблюдений проявлялась жесткая связь между числом кладок и степенью обводнения болота. Высокая корреляция четко проявилась в 1998-2001 гг. (нагрузки в первой главной компоненте для N и S выше 0,6) (табл. 3). Массовый нерест лягушек в относительно глубоких

местах (мочажинах) начинается лишь в тот момент, когда вода из озера затопливает прибрежные части болот.

Остальные учтенные факторы не играют для остромордых лягушек положительной роли. Вторая главная компонента (для 2000, 2001 гг.) выявила свойственное остромордым лягушкам избегание мелких луж и хвощовых участков болота — они всегда размножались на открытых участках в глубоких мочажинах среди тростников. По этой причине область распространения кладок остромордой лягушки год от года меняется: чем ниже уровень воды в озере, тем уже приозерная полоса репродуктивных водоемов.

Таблица 3. Компонентный анализ влияния факторов среды на динамику икрометания остромордой лягушки в 1997-1998 и 2000-2001 гг. (выделены значимые факторные нагрузки первых трех компонент)

Фактор	1997		1998		2000		2001	
	U1	U2	U1	U2	U1	U2	U1	U2
Хвощ	0,15	0,86	0,36	0,91	0,05	0,73	0,05	-0,40
Тростник	0,50	-0,49	0,64	-0,62	0,36	0,64	0,39	0,19
Луг	-0,31	-0,05	-0,16	-0,53	-0,14	-0,55	0,02	0,68
Озеро	-0,36	-0,41	-0,33	0,06	-0,04	-0,51	-0,26	0,07
Лужи	0,41	1,00	0,40	1,00	0,05	1,00	0,39	-0,82
Лес	0,02	0,98	0,20	0,97	0,03	0,74	0,38	-0,10
S начало	0,91	-0,37	0,86	-0,09	0,93	0,30	0,99	-0,50
S середина	1,00	-0,03	1,00	-0,44	0,92	0,68	1,00	-0,47
S конец	0,98	0,05	0,99	-0,17	0,85	0,89	1,00	-0,46
N начало	-	-	-	-	0,99	-0,63	0,58	0,72
N середина	-	-	-	-	1,00	-0,73	0,65	1,00
N конец	0,33	-0,49	0,76	0,10	0,95	-0,78	0,67	0,99
Дисперсия	3,34	1,74	3,23	1,66	3,83	2,07	3,76	2,27
Дисперсия, %	33	17	32	16	31	17	31	18

Наш анализ показал, что территориальное размещение травяной лягушки во время икрометания диффузное, занимает более обширные площади разнообразных местообитаний и не сильно привязано к берегу озера. Это дает ей возможность апробировать самые разные условия для эффективного размножения.

Остромордая лягушка гораздо более зависима от наполнения болот озерной водой, привязана к береговой линии болот и, следовательно, более уязвима к действию неблагоприятных факторов. Видимо, поэтому ее численность высока только в окрестностях приозерных болот (как на Кижском архипелаге), но существенно ниже на остальной территории Карелии.

Работа выполнена при финансовой и организационной поддержке музея-заповедника «Кижский», РФФИ (грант 05-04-97506-р_север_а) и программы «Университеты России» (грант ур.07.01.244).

Литература

- Александрова Т. Д. 1975. Статистические методы изучения природных комплексов. М.: Наука. 96 с.
- Горелик И. С. 1989. Географические информационные системы и дистанционное зондирование // Географические информационные системы, дистанционное зондирование и их практическое использование. М. С. 3-80.
- Ивантер Э. В. 1993. Общая зоогеография. Петрозаводск. 68 с.
- Исаченко А. Г. 1995. Экологическая география Северо-запада России. СПб. 206 с.
- Китов А. Д. 2000. Компьютерный анализ и синтез геоизображений. Новосибирск. 220 с.
- Коросов А. В. 1996. Экологические приложения компонентного анализа. Петрозаводск. 152 с.
- Коросов А. В. 2007. Специальные методы биометрии. Петрозаводск. 364 с.
- Коросов А. В., Коросов А. А. 2006. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии. Петрозаводск. 186 с.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н. 1999. Фауна амфибий и рептилий Кижского архипелага // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Петрозаводск. С. 96-99
- Кузнецов О. Л., Бразовская Т. И., Стойкина Н. В. 1999. Флора, растительность и генезис болот в охранной зоне музея-заповедника «Кижский» // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Петрозаводск. С. 48-54
- Кутенков А. П. 1988. Земноводные и пресмыкающиеся // Фауна заповедника «Кивач». Флора и фауна заповедников СССР. М. С. 9-11.
- Кутенков А. П., Коросов А. В. 2001. Материалы по биогеографии амфибий Карело-Кольского края // Тр. Карельского научного центра РАН. Биогеография Карелии. Серия Б. Биология. Выпуск 2. Петрозаводск. С. 103-109.
- Кутенков А. П., Панарин А. Е., Шкляревский Ф. Н. 1990. Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова // Наземные позвоночные животные в заповедниках севера европейской части РСФСР. М. С. 54-70.

Наумов Г. В. 1969. Краткая история биогеографии. М.: Наука. 201 с.

Фомичев С. Н., Коросов А. В. 2001. Специфика видовой структуры населения амфибий Заонежья // Биоразнообразие Европейского Севера: Тез. докл. Петрозаводск. 3-7 сент. 2001 г. Петрозаводск. С. 202-203.

Шагнев Е. А. 1990. Реализация на ЭВМ алгоритма отбора данных для составления картоматериалов // Анализ данных и моделирование процессов в природных системах. Владивосток. С. 21-26.

Quantitative geography. 1981. London. 419 p.