

УДК 597.6/9+598.1/591.53(470.324-25)

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПАХ г. ВОРОНЕЖА

© 2003 г. Г.С. Бутов, Л.Н. Хицова

Воронежский государственный университет

Антропогенное влияние на городские популяции земноводных и пресмыкающихся приводит к изменению ряда экологических показателей, в том числе и трофических цепей. Изучены пищевые взаимоотношения четырех городских видов амфибий и рептилий: *Pelobates fuscus* Laur., *Bufo viridis* Laur., *Rana ridibunda* Pall., *Lacerta agilis* L. Усиливающийся в условиях городских ландшафтов синтопизм приводит к увеличению степени перекрывания трофических спектров разных видов амфибий и рептилий и обуславливает выработку механизмов, направленных на снижение межвидовой конкуренции.

ВВЕДЕНИЕ

Выявление и сохранение разнообразия живых организмов городов требует детального изучения параметров окружающей среды, обеспечивающей существование в городских биотопах популяций диких животных, одним из ключевых факторов которой является обеспеченность животных пищевыми ресурсами. Влияние антропогенного пресса, выражающееся в изоляции городских биотопов, изменении физико-химических показателей наземной, водной и воздушной среды, структуры растительности и ряда других показателей приводит к значительной перестройке пищевых цепей и обуславливает необходимость подробного их изучения.

Наши исследования посвящены выяснению особенностей питания амфибий и рептилий, как представителей фауны позвоночных города. С этой целью с июня по сентябрь 2002г. изучался рацион четырех, наиболее массовых, в городских биотопах

Воронежа видов земноводных и пресмыкающихся: обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laur.), зеленой жабы (*Bufo viridis* Laur.), озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.). Использовалась общепринятая методика взятия выборок (объемом около 20 особей) каждого из четырех видов. Пищевые ингредиенты устанавливались путем изучения непереваренных остатков в фекалиях животных по Вержужскому, Журавлеву [1]; Целлариусу [9]. Определение проводилось по “Определителю насекомых Европейской части СССР” [7]. Большую помощь в определении пищевых остатков оказал к.б.н. Цуриков М.Н., которому авторы выражают глубокую благодарность.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Как показали исследования, спектр питания земноводных и пресмыкающихся достаточно широк и включает представителей 2 типов, 5 классов, 17 отря-

Таблица 1

Встречаемость беспозвоночных в рационе земноводных и пресмыкающихся городских биотопов г. Воронежа

Перечень групп беспозвоночных	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo viridis</i>	<i>Rana ridibunda</i>	<i>Lacerta agilis</i>
Mollusca: Gastropoda	-	-	*	-
Bivalvia	-	-	+	-
Aranei	*	*	+	*
Acari	-	-	+	*
Geophylomorpha	-	-	+	-
Odonata ближе не опред.	+	-	*	+
Odonata (larvae)	-	-	*	-
Ephemeroptera ближе не опред.	-	-	+	-
Orthoptera ближе не опред.	-	+	-	+
Acrididae	-	-	-	*
Dermaptera ближе не опред.	-	+	-	-
Thysanoptera (larvae)	-	-	+	-
Homoptera: Psyllidae	-	-	+	-
Aphididae	+	-	*	-

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ В АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПАХ...

Cicadellidae	+	+	-	*
Heteroptera: Naucoridae	-	-	+	-
Naucoridae (larvae)	-	-	+	-
Pleidae	-	-	+	-
Tingitidae	-	+	+	+
Pyrrhocoridae	-	+	-	-
Lygaeidae	+	+	+	+
Pentatomidae	+	+	+	-
Scutelleridae	-	+	-	-
Heteroptera (larvae)	-	-	+	-
Heteroptera (larvae) водн.	-	-	+	-
Coleoptera: Carabidae	*	*	*	*
Halipidae	-	-	+	-
Dytiscidae	-	-	+	-
Hydrophilidae	-	+	+	-
Histeridae	+	-	-	-
Scarabaeidae	*	*	+	+
Orthoperidae	-	-	+	-
Silphidae	-	+	-	-
Staphylinidae	+	*	+	-
Elateridae	*	+	-	-
Throscidae	+	-	+	-
Cantharididae	-	+	+	-
Dryopidae	-	+	+	-
Dermestidae	-	+	-	-
Melyridae	-	+	-	-
Phalacridae	+	-	-	-
Nitidulidae	-	+	-	-
Coccinellidae	+	*	+	*
Anthidae	*	+	+	+
Tenebrionidae	*	*	-	+
Cerambycidae	-	+	-	-
Chrysomelidae	+	*	*	*
Bruchidae	+	+	+	-
Curculionidae	*	*	*	*
Apionidae	*	+	*	+
Coleoptera (larvae)	-	-	+	*
Hymenoptera: Parasitica	+	*	*	*
Alesiinae	-	-	+	-
Vespidae	-	+	+	-
Apidae	-	+	+	-
Formicidae	*	*	*	*
Diptera: Nematocera ближе не опр.	*	+	*	+
Cylindrotomidae	-	-	+	-
Bibionidae	-	-	*	-
Culicidae	+	-	+	-
Heleidae	-	-	*	-
Brachycera ближе не опр.	*	*	*	+
Rhagionidae	-	-	+	-
Therevidae	-	-	+	-
Phoridae	+	-	-	-
Syrphidae	-	-	+	-
Tephritidae	-	-	-	+
Opomyzidae	-	+	+	+
Ephydriidae	-	-	*	-
Chloropidae	+	-	-	-
Diptera (larvae)	-	-	+	-
Trichoptera ближе не опред.	-	-	+	-
Lepidoptera ближе не опред.	+	-	-	-
Noctuidae (larvae)	-	+	+	+

- группы беспозвоночных, отсутствующих в питании данного вида;

+ группы беспозвоночных, входящих в состав данного вида;

* группы беспозвоночных, являющихся основными в составе питания данного вида (встречающиеся более, чем в 20% желудков).

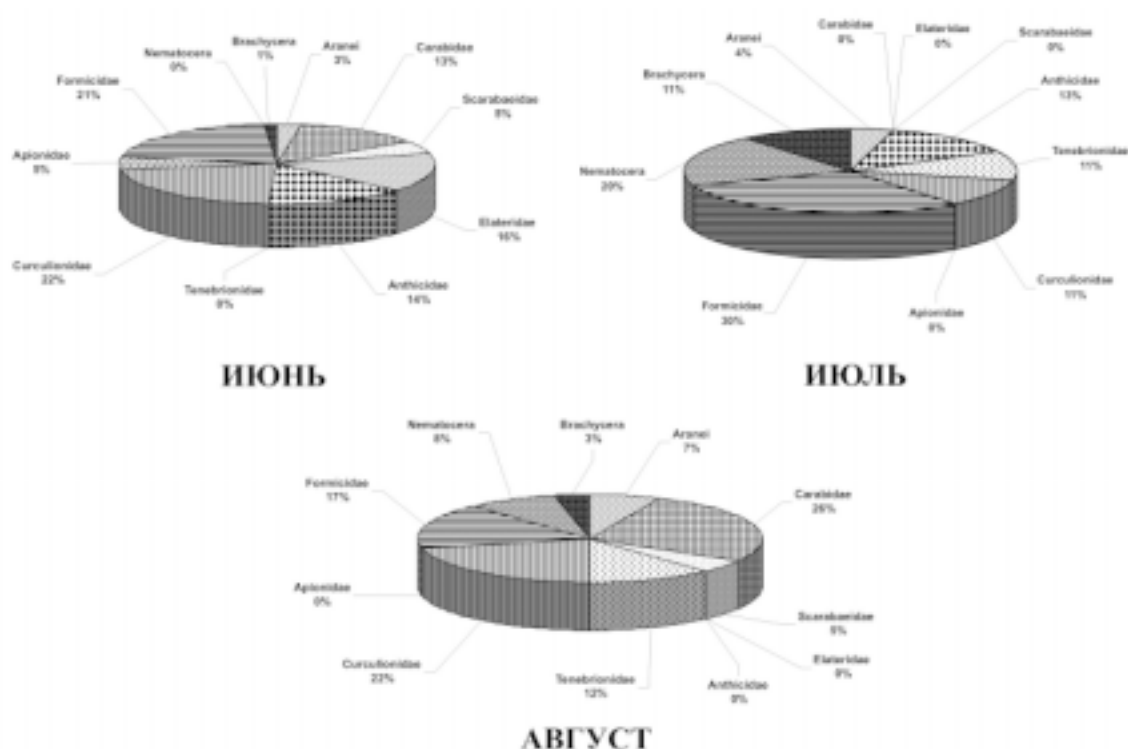


Рис. 1. Сезонные изменения в трофическом спектре обыкновенной чесночницы

дов и около 65 семейств (табл.1). Однако основу питания модельных животных составляет лишь относительно небольшое количество групп беспозвоночных.

Выяснилось, что представители большинства семейств встречаются в питании амфибий и рептилий в незначительных количествах. Исходя из этого, мы сочли целесообразным проанализировать значимость и сезонную динамику тех пищевых объектов, которые составляют основу питания изучаемых видов. К ним мы отнесли тех беспозвоночных, которые встречаются в желудках 20% и более обследованных особей. В рационах обыкновенной чесночницы, зеленой жабы и прыткой ящерицы было выделено 11 таких “пищевых” групп, а в рационе озерной лягушки – 15.

Обыкновенная чесночница ведет роющий образ жизни и связана с водой только в период размножения. Вне этого периода индивидуальные участки чесночниц могут располагаться на значительном расстоянии от водоемов, что объясняет отсутствие в их пище беспозвоночных – гидробионтов. Представители большинства групп членистоногих, поедаемых чесночницами, относятся к герпетобионтам (обитателям напочвенного яруса) – *Aranei*, *Carabidae*, *Tenebrionidae*, *Anthicidae*, *Formicidae*, *Scarabaeidae*. В меньшей степени остатки пищи составляют – *Apionidae*, *Curculionidae*, *Elateridae*, *Diptera* (рис. 1).

Сезонный спектр питания чесночницы формируется из разных пищевых объектов. Так в июне основу питания чесночниц составляли 9 из 11 групп изученных беспозвоночных, в июле – 7, а в августе – 8. В большин-

стве случаев, ко временным кормам относятся насекоме-фитофаги, активность которых связана с состоянием травянистой растительности (*Apionidae*, *Elateridae*). Представители других семейств фитофагов в силу своей высокой численности не исчезают из рациона чесночниц совсем, но их вклад в питание данного вида значительно снижается (*Curculionidae*).

Подобное временное снижение доступности некоторых кормов компенсируется увеличением поедаемости тех групп, численность и активность которых характеризуется большей стабильностью (*Aranei*, *Formicidae*). Как показывают исследования, одними из наиболее поедаемых беспозвоночных у всех четырех изученных нами видов земноводных и пресмыкающихся являются муравьи. В определенной степени это может быть связано с тем, что в условиях супесчаных слабозадерненных почв первой надпойменной террасы реки Воронеж представители этого семейства повсеместно достигают высокой численности.

Анализ литературы показал, что спектр семейств насекомых, являющихся основными в рационе чесночницы, подвержен значительной географической изменчивости [5, 11]. На несхожесть получаемых различными авторами результатов, по-видимому, влияют также биотопические различия. В целом, полученные нами результаты согласуются с данными других исследователей, но по нашим сведениям имеет место снижение роли *Oligochaeta*, *Heteroptera* и *Lepidoptera* в питании чесночниц из городских популяций и преобладание в качестве одного из основных кормов жуков сем. *Elateridae*.

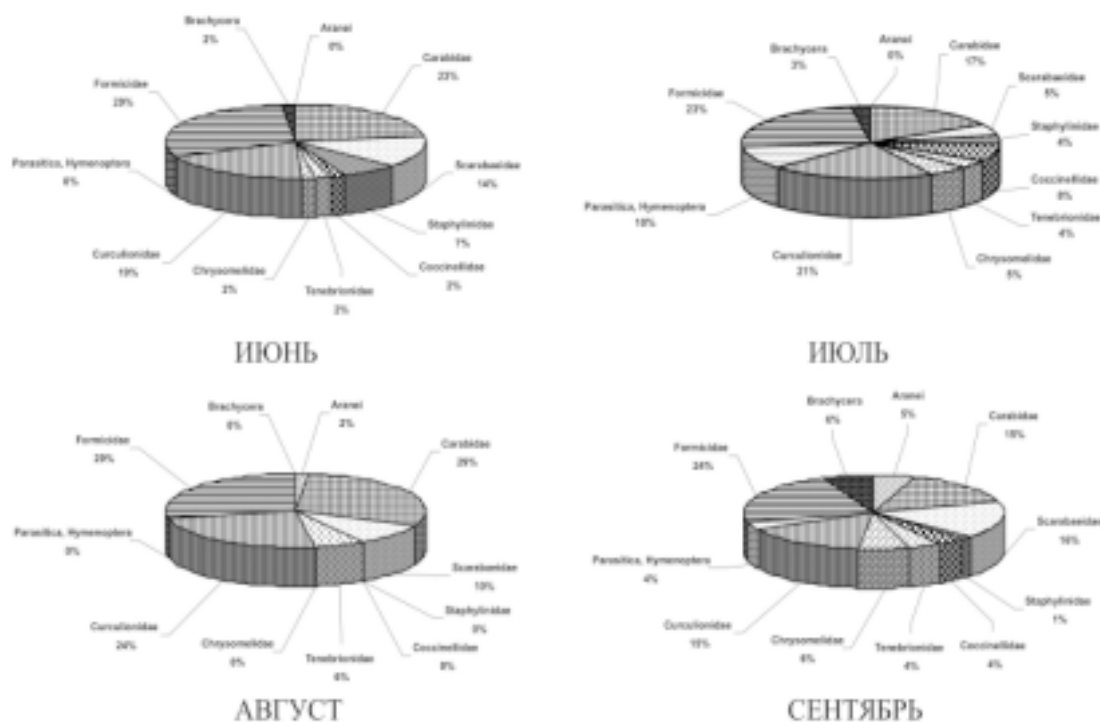


Рис. 2. Сезонные изменения в трофическом спектре зеленой жабы

В условиях первой надпойменной террасы реки Воронеж зеленая жаба занимает те же биотопы, что и обыкновенная чесночница. Это в значительной степени обуславливает сходство рационов названных двух видов. Сходство групп беспозвоночных, составляющих основу в питании жаб и чесночниц, достигает 64%. Основное место в питании жаб также составляют герпетобионты – *Aranei*, *Carabidae*, *Scarabaeidae*, *Staphylinidae*, *Tenebrionidae*, *Formicidae*, в меньшей степени потребляются хортобионты (*Coccinellidae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Brachycera*); антобионты (посетители цветков) представлены группой паразитических *Hymenoptera*, что носит явно случайный характер.

По систематической принадлежности беспозвоночных, входящих в состав питания жаб, первое место занимают представители различных семейств *Coleoptera*. Характерной особенностью питания зеленых жаб является их ярко выраженная мирмекофагия [5]. По нашим данным, количество муравьев, находящихся в желудке одной жабы может достигать 220 штук. Характерно, что в рационе молодых животных муравьи играют значительно меньшую роль, хотя и входят в число основных компонентов питания [3].

Исследования разных авторов, изучавших питание данного вида, говорят о меньшей изменчивости роли одних и тех же групп насекомых в питании жаб из разных регионов, по сравнению с обыкновенной чесночницей. Но и здесь процент от общего числа экземпляров добычи, наиболее поедаемых жабами беспозво-

ночных, может сильно колебаться. Так, в Харьковской области, число жужиц в пище зеленой жабы достигает 45%, в Литве, Татарии и Ставропольском крае колеблется в пределах 15-16%, а в Закарпатье и Дагестане составляет не более 2-4%. Подобным колебаниям подвержены и другие группы – *Curculionidae*, *Chrysomelidae*, *Diptera* (имаго и личинки) [5]. В этом отношении, от остальных семейств сильно отличаются *Formicidae*, представители которых в большинстве исследованных регионов составляют от 20 до 80% от общего числа экземпляров добычи.

Сезонные изменения видового разнообразия пищевых объектов жаб мало выражены и характеризуются снижением его в августе (рис. 2). Таким образом проявляется все та же тенденция к уменьшению разнообразия кормовых объектов во второй половине лета, что и у обыкновенной чесночницы. Общим для этих двух видов является и постепенное увеличение доли *Aranei* в составе потребляемых ими кормов от начала лета к осени.

Пищевая специализация озерной лягушки значительно отличается от остальных, рассматриваемых нами видов земноводных, что обусловлено рядом факторов. Во-первых, озерная лягушка является типично водным видом и в течение всего периода своей активности тесно связана с водой. Это объясняет преобладание в ее рационе беспозвоночных-гидробионтов – *Gastropoda*, *Odonata* (лич.). Во-вторых, в отличие от уже рассмотренных видов, озерная лягушка характеризуется дневным периодом активности, что в значи-

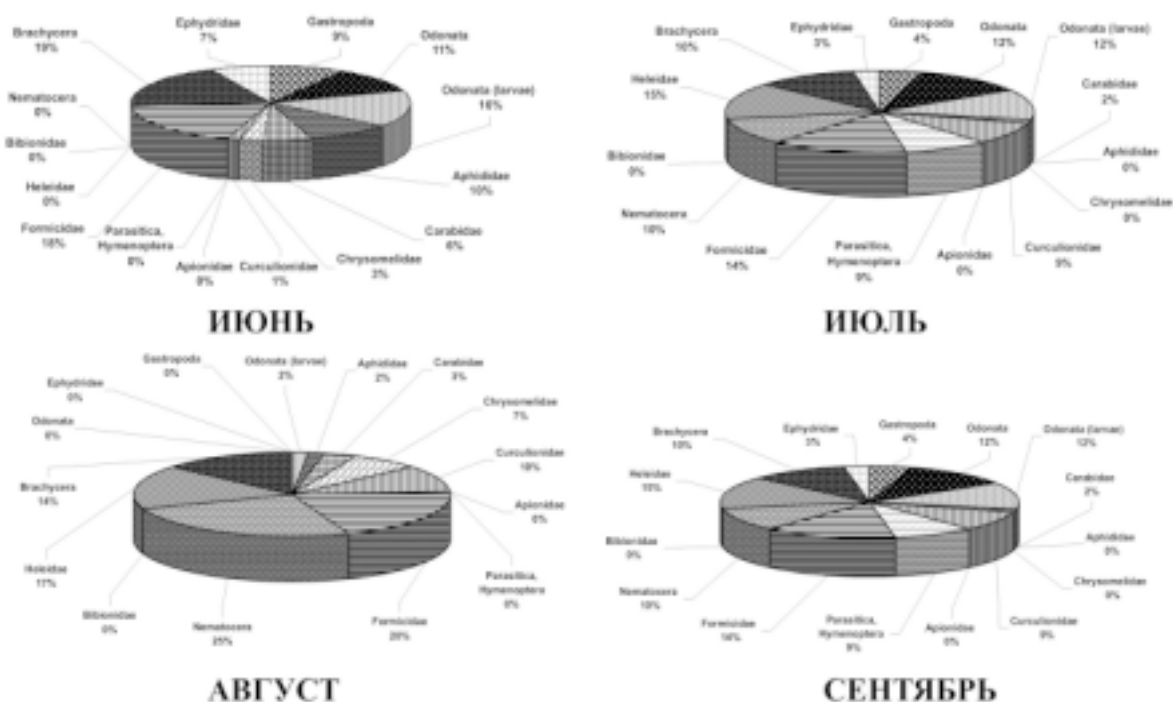


Рис. 3. Сезонные изменения в трофическом спектре озерной лягушки

тельной степени сказывается на составе потребляемых кормов. Относительно крупные размеры и анатомически обусловленная способность совершать большие прыжки позволяет озерной лягушке в большей степени, по сравнению с другими видами, использовать беспозвоночных хорто- и антобиального ярусов.

Являясь в трофическом отношении высокопластичным видом, озерная лягушка потребляет наиболее широкий набор кормов, по сравнению с остальными видами. Нами выделено 15 групп беспозвоночных, составляющих основу питания лягушки в условиях антропогенного ландшафта г. Воронежа. В отличие от трофических спектров обыкновенной чесночницы и зеленой жабы, в питании озерной лягушки доминируют хортобионты – *Odonata*, *Aphididae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Apionidae*; антобионты включают паразитических *Hymenoptera*, *Heleidae*, *Bibionidae*, *Ephydridae*, а герпетобионты представлены семействами *Carabidae*, *Formicidae*.

Авторы, изучавшие питание озерной лягушки в различных частях ее ареала, приводят различные данные. Опубликованные Кузьминым [5] сравнительные данные показывают, что доля большинства групп беспозвоночных, входящих в пищевую рацион этого вида, может сильно колебаться (от 0 до 30–40 %), а некоторые группы (семейство *Carabidae*) вообще отсутствуют. В то же время Жукова [2] считает, что в изучаемой ею популяции озерной лягушки жу-желицы – единственное семейство из *Coleoptera*, которое можно отнести к группе основных кормов.

Начиная с работ Идельсона и Вонокова [4] герпетологами обсуждается вопрос о роли рыб и их молоди в питании озерной лягушки. Нами не зарегистрировано ни одного случая питания рыбой лягушек из популяции, расположенной на берегу Воронежского водохранилища. Таким образом, полученные нами результаты подтверждают тезис о том, что в условиях средней полосы рыба в рационе озерной лягушки встречается крайне редко [10].

Согласно полученным нами данным, изменение разнообразия пищевых объектов по сезонам не носит у данного вида ярко выраженного характера: в июне спектр основных кормов включал 10 групп, в июле – 11, в августе – 9, а в сентябре снова 11 (рис.3). Это может быть объяснено большим количеством, входящих в состав питания этого вида групп, облегчающим их сезонную взаимозаменяемость.

В первой половине лета в рационе озерной лягушки в значительных количествах присутствуют виды-гидробионты: *Gastropoda*, *Odonata* (личинки). Во второй половине лета в питании озерной лягушки возрастает доля представителей семейств *Coleoptera*: *Curculionidae*, *Chrysomelidae*. С этого же времени возрастает употребление представителей *Diptera*. К группам, присутствующим в питании озерной лягушки на протяжении всего периода ее активности относятся *Formicidae*, *Brachycera*.

По набору групп беспозвоночных прыткая ящерица приближается к обыкновенной чесночнице и зеленой жабе. Это может быть связано с тем, что в

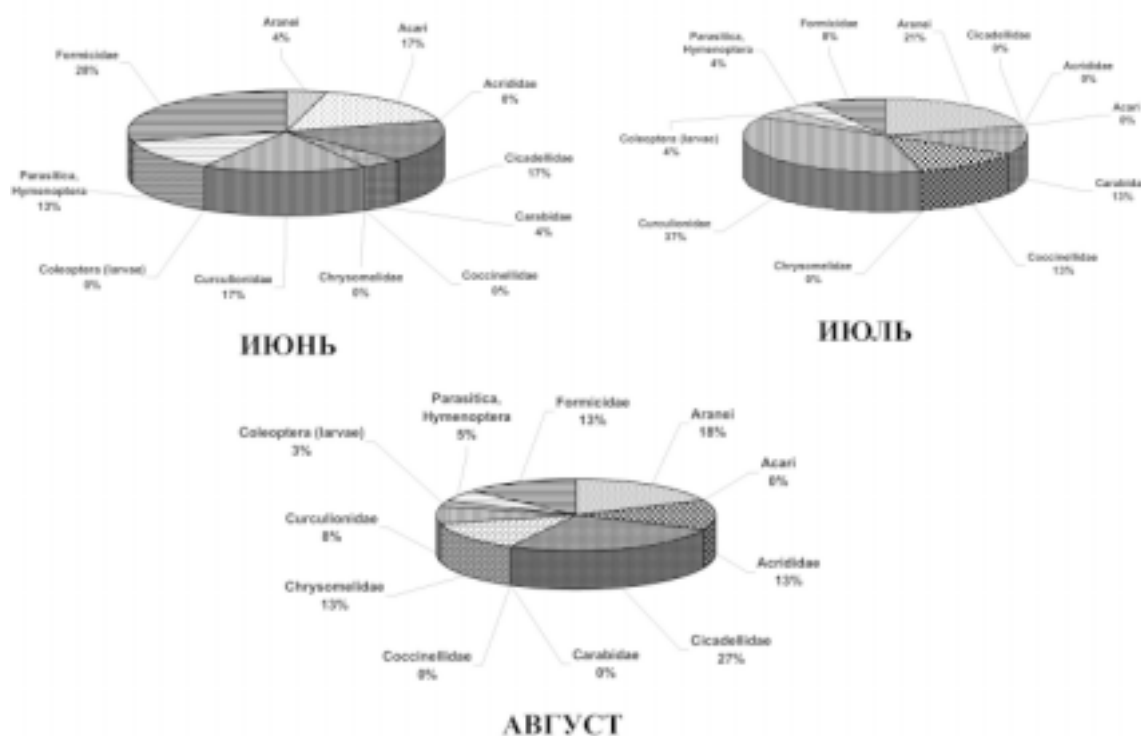


Рис. 4. Сезонные изменения в трофическом спектре прыткой ящерицы

условиях описываемой территории все эти виды занимают одни и те же биотопы.

По сведениям Лукиной и др. [6] в желудках прыткой ящерицы по частоте встречаемости на первом месте стоят представители класса насекомых (100%), затем паукообразных (21.3%) и ракообразных (4.4%). Из потребляемых ящерицей насекомых, в качестве доминирующих указываются *Coleoptera* (99.16%), *Hymenoptera* (20.9%), *Lepidoptera* (11.62%), *Orthoptera* (6.39%), *Diptera* (4.82%), *Heteroptera* (2.42%) и *Homoptera* (1.07%). Остальные отряды в пище ящерицы очень малочисленны и составляют от 0.2 до 0.1%.

Результаты наших исследований отличаются от приводимых Лукиной. Так, нами отмечено резкое снижение роли представителей семейства *Orthoptera* в питании ящерицы городских биотопов и практически полное отсутствие в их рационе *Lepidoptera*. Нам представляется, что подобные отличия могут быть связаны с относительно низкой численностью прямокрылых в антропогенных биотопах. Вместе с тем, в питании ящерицы выявлено доминирование равнокрылых хоботных (сем. *Aphididae*), доля которых в составе других пищевых объектов может достигать 10%.

В целом, в питании ящерицы преобладают жуки: *Carabidae*, *Coccinellidae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*.

Помимо них используются в пищу *Hymenoptera* (паразитич.), *Formicidae*, *Aranei*, *Acari* (паразитич.), *Acrididae* (*Orthoptera*).

В большинстве случаев добычей прыткой ящерицы становятся обитатели хортобиального яруса. Это, в основном, представители отряда *Coleoptera* (за исключением *Carabidae*). Из герпетобионтов отмечены *Aranei*, *Carabidae* и некоторые личинки *Coleoptera*. Из обитателей антобиального яруса в питании ящерицы присутствует группа паразитических *Hymenoptera*.

В отличие от обыкновенной чесночницы и зеленой жабы у ящерицы не отмечается резких различий в количестве потребляемых в пищу групп беспозвоночных по сезонам. Изменяется только величина вкладов отдельных групп и семейств в общий спектр (рис.4). Так, в июне ведущая роль в питании ящерицы принадлежит *Formicidae*, *Curculionidae*, *Acari*, в июле – *Curculionidae*, *Aranei*, в августе – *Aranei*, *Coccinellidae*.

Отдельно следует остановиться на группе паразитических *Acari*, представители которых в июне встречаются в желудках 35% отлавливаемых ящериц. По нашему мнению это объясняется тем, что ящерицы скисывают клещей с поверхности своего тела. Мы, к сожалению, не располагаем статистическими данными по встречаемости этих эктопаразитов в городских популяциях ящериц, однако, наблюдения показывают, что в пределах описываемой территории встречи пораженных клещами ящериц происходят довольно часто.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях городских ландшафтов недостаток территорий, пригодных для существования популя-

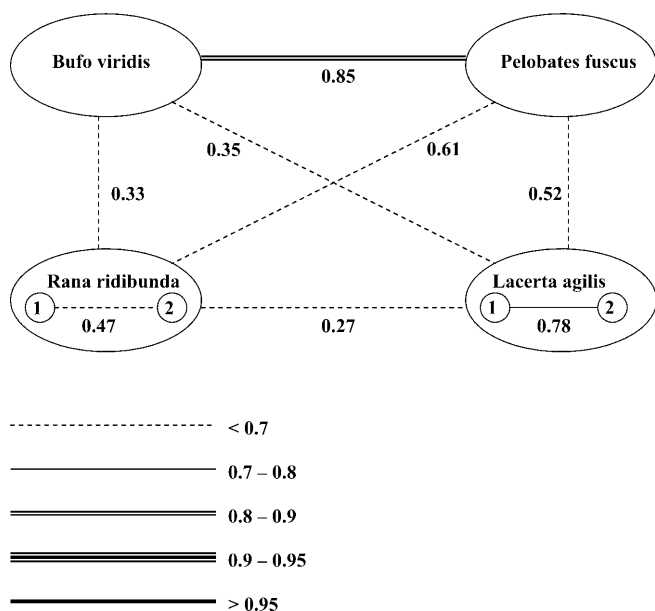


Рис. 5. Трофическая структура видового комплекса земноводных и пресмыкающихся г. Воронежа

ций амфибий и рептилий, приводит к увеличению их синтопизма, что может инициировать обострение конкурентных взаимоотношений.

Нами была рассчитана степень сходства рационов изученных видов земноводных и пресмыкающихся, как показателя, характеризующего интенсивность межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы.

Для этой цели использовался индекс Чекановского-Сьеренсена (ICS):

$$J_{csf} = 2 \sum P_{ij} P_{ik} D / \sum P_{ij}^2 + \sum P_{ik}^2,$$

где P_{ij} , P_{ik} – состав пищевого рациона (%) отдельных видов.

По результатам проведенных расчетов была составлена схема трофической структуры комплекса видов земноводных и пресмыкающихся (рис.5). Условные обозначения степени общности рационов даны по Т.К.Сергеевой [8].

Расчеты показали, что в абсолютном большинстве случаев для видового комплекса земноводных и пресмыкающихся г. Воронежа характерен относительно низкий (<0.7) коэффициент сходства пищевых рационов, что может быть связано с различиями в размерах отдельных видов животных, способах добывания пищи, времени охотничьей активности и использовании для этого различных микростаций.

Низкие значения коэффициента J_{csf} свидетельствуют о идущих процессах дифференциации занимаемого популяциями пространства, направленных на снижение конкуренции между видами. Исключения составляют близкие по своей стратегии добывания корма виды – обыкновенная чесночница и зеленая жаба. Коэффициент сходства их пищевых рационов оказался равным 0.85 (рис.5).

Анализ степени сходства рационов различных популяций одного и того же вида выявил следующие закономерности.

В двух, занимающих различные биотопы, популяциях прыткой ящерицы, отмечается довольно высокое значение индекса J_{csf} равное 0.78, что свидетельствует о наличии у данного вида определенных трофических предпочтений.

Напротив, для озерной лягушки – вида, использующего наиболее широкий спектр кормов, – уровень сходства рационов в двух популяциях, занимающих различные биотопы, может быть даже ниже (0.44), чем в синтопичных популяциях озерной лягушки и обыкновенной чесночницы (0.61), что может свидетельствовать о слабой пищевой избирательности вида, чей рацион и соотношение в нем различных компонентов напрямую зависит от занимаемого популяцией биотопа и обилия в нем тех или иных потенциальных пищевых объектов.

Таким образом, полученные нами данные позволяют сделать ряд выводов:

1. В условиях антропогенного ландшафта г. Воронежа в питании исследуемых видов земноводных и пресмыкающихся встречаются представители около 65 семейств беспозвоночных, объединяемых в 17 отрядов, 5 классов и 2 типа. Наибольший вклад в общий спектр питания приходится на отряды *Coleoptera* и *Diptera*.
2. Представители абсолютного большинства таксонов встречаются в желудках животных в очень небольших количествах. Это может косвенно подтверждать мнение о слабой пищевой избирательности амфибий и рептилий.
3. Для всех изученных нами видов характерно изменение их пищевого спектра по сезонам. Это выражается как в снижении общего разнообразия кормов во второй половине лета, так и в изменении вклада отдельных групп беспозвоночных в общий спектр питания по месяцам.
4. К особенностям питания земноводных и пресмыкающихся в городских биотопах можно отнести:
 - а) снижение вклада отдельных групп беспозвоночных (*Orthoptera*, *Lepidoptera*) в рацион животных;
 - б) значительное перекрытие трофических спектров разных видов земноводных и пресмыкающихся вследствие усиливающегося, в условиях антропогенных ландшафтов, их синтопизма; он компенсируется процессами, направленными на дифференциацию, занимаемого популяциями пространства и ведущими к снижению межвидовой конкуренции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вержущий Б.Н., Журавлев В.Е. // Вопросы герпетологии. 1977. С. 58-59.

2. Жукова Т.И. // Герпетология. Сборник научных трудов. 1976. С. 63-73.
3. Жукова Т.И. // Герпетология. Межвузовский сборник научных трудов. 1979. С. 52-62.
4. Идельсон М.С., Воинов. // Тр. Волго-Каспийск. науч. рыбхоз. ст. 8 (1). 1938. С. 3-29.
5. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М. Товарищество научных изданий КМК. 1999. 298 с.
6. Лукина Г.П., Жаркова В.К., Щепотьев Н.В. и др. // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М. Наука. 1976. С. 179-213.
7. Определитель насекомых Европейской части СССР. В 5 томах. Л. Наука. 1970.
8. Сергеева Т.К. // Животные в биогеоценозах. Доклады на XIV ежегодном чтении памяти академика В.Н.Сукачева. М. изд-во РАН. 1996. С. 101-142.
9. Целлариус А.Ю. // Вопросы герпетологии. 1977. С. 219-220.
10. Шарыгин С.А., Бандура В.И. // Наземные и водные экосистемы. Горький. изд-во Горьковского гос. ун-та. 1980. С. 66-74.
11. Шилова С.А. // Вопросы герпетологии. 1964. С. 77-78.