

## СПЕКТРЫ ПИТАНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ЧЕСНОЧНИЦЫ И ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (ANURA) ПРИ ОБИТАНИИ В ОДНОЙ СТАЦИИ \*

С. В. Лукиянов (Саранск)

А. Б. Ручин, кандидат биологических наук (Саранск)

Концепция экологической ниши является одной из фундаментальных в экологии. Понятие это, несмотря на свою абстрактность, продолжает существовать и развиваться трудами многих отечественных ученых [8; 9; 20; 22]. Такое внимание к экологической нише обусловлено, видимо, тем, что оно способно дать представление об экологическом положении вида в экосистемах, суммируя все экологические адаптации вида к среде по всем существующим параметрам [22]. В результате этих обобщений для каждого вида организмов вырисовывается свой уникальный  $n$ -мерный экологический гиперобъем, осями которого являются  $n$ -параметры (факторы) среды [22]. Вполне естественно, что не все факторы среды влияют на организмы одинаково. Роль одних — определяющая, другие создают лишь, так называемый «экологический шум».

К числу императивных факторов для многих организмов относят обеспеченность пищей, зависящую как от потребностей (пищевых запросов) самого организма, так и от способности среды их удовлетворить. Конечно, устойчивое существование вида возможно лишь при совпадении запросов организма со способностью среды их удовлетворить. Но если на вторую организм практически никогда повлиять не может, то первые входят в состав его фундаментальной трофической ниши. Иначе говоря, фундаментальная трофическая ниша — это совокупность возможных объектов питания для вида в качественном плане (ширина спектра питания, размер добычи и т. д.) и предпочтение одних объектов другим в количественном плане. Однако для популяций, обитающих в определенной части ареала в конкретном биотопе в определенное время, реализуется

лишь часть фундаментальной трофической ниши — реализованная трофическая ниша, с которой обычно и имеет дело исследователь. С другой стороны, трофическую нишу следует, видимо, рассматривать как положение вида в трофических сетях биоценоза.

В общей системе анализа экологических ниш особое место занимает изучение сходства или различия трофических ниш у видов, сосуществующих в одних экосистемах и, следовательно, использующих общие ресурсы. Эмпирических данных о величине перекрытия ниш до настоящего времени крайне мало; среди позвоночных они в основном рассчитаны для грызунов и рептилий [19; 27]. Оценка перекрытия трофических ниш амфибий, насколько нам известно, проводилась лишь в одной работе [28]. Обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* Laur.) и остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilss.), хотя и не близкородственные виды, часто обитают совместно. В изучаемой нами экосистеме оба вида встречаются в одних биотопах, т. е. пространственные ниши двух видов перекрываются. Поэтому интересно посмотреть насколько близкими окажутся их трофические ниши.

**Материал и методы.** Материал для определения степени перекрытия трофических ниш собирали в июне 2005 г. на территории биостанции Мордовского университета (Большеберезниковский район Республики Мордовия). Для получения сравнимых результатов объем выборок составил по 30 экземпляров каждого вида со сходными размерами; остромордые лягушки —  $42 \pm 10$  мм, чесночницы —  $37,5 \pm 8,5$  мм. Отлов производили в одной станции в одно время с 22 ч 30 мин до 23 ч 30 мин.

\* Работа выполнена при частичной поддержке ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям, науки и техники» (проект 2006-РП-19.0/001/078).

Степень перекрытия трофических ниш мы оценивали, руководствуясь рекомендуемыми в литературе формулами. В частности, мы использовали показатель информационной меры сходства  $C_{ih}$  [28]:

$$C_{ih} = -0,5 \Sigma \left[ (p_{ij} + p_{hj}) * \left( \frac{p_{ij}}{p_{ij} + p_{hj}} \cdot \log \frac{p_{ij}}{p_{ij} + p_{hj}} + \frac{p_{hj}}{p_{ij} + p_{hj}} \cdot \log \frac{p_{hj}}{p_{ij} + p_{hj}} \right) \right]$$

где  $i$  и  $h$  — сравниваемые виды;  $P_{ij}$  и  $P_{hj}$  — частоты использования ресурса  $j$  видами  $i$  и  $h$ ; и индекс сходства Мороситы  $I'_e$  [16]:

$$I'_e = \frac{2 \cdot \sum_i p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sum_i (p_{ij}^2 + p_{ik}^2)}$$

где  $P_{ij}$  и  $P_{hj}$  доли  $i$ -го компонента в диетах  $j$  и  $k$  вида соответственно.

Однако оба эти показателя, рассчитываемые по всему диапазону потребляемого корма, не дают представления о количестве (в долях или процентах) кормов одной и той же систематической группы, утилизированных сосуществующими видами, и не позволяют понять, каким образом происходит трофическое разобщение (или сближение) при использовании общей кормовой базы несколькими видами. Поэтому нами был произведен расчет доли (в %) общих пищевых ресурсов, потребляемых отдельным видом амфибий  $C_i$ :

$$C_i = \frac{n}{\sum_{k=1}^m n_k} \cdot 100 \%, \quad \sum_{k=1}^m n_k = n_1 + n_2 + \dots + n_m,$$

где  $i$  — номер исследуемого вида;  $n_i$  — число экземпляров определенного вида корма, обнаруженных в желудке  $i$ -го вида;  $m$  — число сравниваемых видов [28]. Исследование перекрытия трофических ниш проводили, объединив объекты питания в таксоны одного ранга.

Кратко проанализируем спектры питания двух видов. В спектре питания остромордой лягушки значительный процент составляли жуки (36,4 %), перепончатокрылые (13,9 %) и равнокрылые (12,8 %). Остальные группы занимали в спектре менее 10,0 %. Чесночница отличалась обилием в спектре перепончатокрылых (44,0 %), жуки играли меньшую роль (19,4 %). Доли остальных компонентов питания не превышали в спектре 6,0 %. Таким образом, наблюдались яркие отличия в спектрах питания двух видов (табл.).

В литературе есть достаточно много данных о питании видов. На территории Мордовии изучением питания амфибий, в том числе и двух интересующих нас видов, занимался В. И. Астрадамов (1973), который в качестве основных кормов для *R. arvalis* указал: жуков Coleoptera (45 %), двукрылых Diptera (19 %), личинок Lepidoptera (8 %), муравьев Formicoidea (7 %), моллюсков Mollusca (6 %), дождевых червей Lumbricidae (5 %), пауков Aranei (5 %) и др. Для *P. fuscus* им указаны: муравьи Formicoidea (28 %), двукрылые Diptera (17,5 %), моллюски Mollusca (13 %), жуки Coleoptera (7 %), пауки Aranei (6,5 %), дождевые черви Lumbricidae (4 %), перепончатокрылые Hymenoptera (4 %). Сравнивая эти данные с полученными нами, отметим их совпадение лишь по доминирующим для видов группам.

Рассматривая же сведения по питанию видов из разных географических пунктов и биотопов, мы заметили существенные колебания долей каждой из групп в спектрах питания видов. Однако нам представляется возможным, суммируя данные, выделить ряд групп, встречающихся в питании видов наиболее часто. Для спектра питания остромордой лягушки, безусловно, доминирующей группой являются жуки Coleoptera (до 72 %), среди которых преобладает семейство жужелиц Carabidae, меньше щелкунов Elateridae, хрущей Scarabaeidae, листоедов Chrysomelidae, долгоносиков Curculionidae [1 — 7; 10 — 14; 17; 18; 21; 25; 26; 28]. Кроме жуков многие авторы отмечают большое количество личинок Lepidoptera (до 18%) [5; 7; 10; 13; 23 — 25], двукрылых Diptera [2; 4; 5; 15; 17; 18] и пауков Aranei [5; 11; 14; 21]. Из остальных групп чаще других упоминаются клопы Hemiptera, перепончатокрылые Hymenoptera, равнокрылые Homoptera, брюхоногие моллюски Gastropoda, дождевые черви Lumbricidae. Нередко эти группы играют значительную роль в спектре.

Говоря о литературных данных по питанию чесночницы, можно отметить, что многие исследователи в качестве основных объектов питания выделяют жуков Coleoptera [1; 4; 7; 18; 28] муравьев Formicoidea [2] и пауков Aranei, отводя на эти группы до 90 % всего рациона [11; 21; 23]. Среди жуков наибольший процент составляют семейства жужелиц Carabidae и щелкунов Elateridae [1; 7; 11; 21; 23], из других

Спектр питания и доля использования определенного корма  $C_1$ 

Таксон добычи	<i>Rana arvalis</i>			<i>Pelobates fuscus</i>		
	Кол-во, экз.	Отн. кол-во, %	С, %	Кол-во, экз.	Отн. кол-во, %	С, %
<b>Oligochaeta</b>						
Lumbricidae	2	1,0	100	—	—	—
<b>Mollusca</b>						
Stilommatophora	8	4,1	80	2	1,3	20
<b>Arachnida</b>						
Opiliones	1	0,5	100	—	—	—
Aranei	14	7,2	77,8	4	2,5	22,2
Parasitiformes	1	0,5	16,7	5	3,1	83,3
<b>Insecta</b>						
Collembola, im.	—	—	—	3	1,9	100
Homoptera, im.	25	12,8	73,5	9	5,7	26,5
Hemiptera, im.	8	4,1	80	2	1,3	20
Coleoptera, im. +l.	71	36,4	69,6	31	19,5	30,4
Raphidioptera, im.	1	0,5	100	—	—	—
Hymenoptera, im. +l.	27	13,9	27,8	70	44,0	72,2
Lepidoptera, l.	8	4,1	72,7	3	1,9	27,3
Insecta, неопределенные, im. + l.	18	9,3	40,9	26	16,3	59,1
Итого:	195	100	55,1	159	100	44,9

Примечание: im. – имаго, l. – личинки

семейств следует упомянуть мягкотелок Cantharidae, долгоносиков Curculionidae [1; 7; 28] и хрущей Scarabaeidae [1]. В большинстве случаев менее значимыми, чем жуки, являются гусеницы Lepidoptera [1; 4; 7], дождевые черви Oligochaeta [21; 23] и двукрылые Diptera [2]. Совсем редки в спектрах многоножки Myriapoda [7] и моллюски Gastropoda [2]. Эти данные совпадают с нашими по основным группам. Высокое количество перепончатокрылых и равнокрылых в "питании остромордой лягушки является, видимо, частным случаем, и в литературе имеются сведения о подобной роли этих групп в спектре [15; 24; 18; 6]. Приоритетные объекты питания чесночницы вообще оказались сходными с таковыми, указанными в литературе.

Теперь оценим степень перекрытия трофических ниш, используя специальные формулы. Рассчитав информационную меру сходства

$C_{ih}$ , мы получили значение степени перекрытия, равное 72,9 %, а используя формулу индекса сходства Мориситы  $I_{\alpha}$ , — 69 %. Таким образом, трофические ниши до некоторой степени специфичны, а значительный процент перекрытия объясняется совместным обитанием и сходствами биологии и экологии видов. Используя показатель доли общих пищевых ресурсов, потребляемых отдельным видом амфибий, попробуем понять, за счет каких групп происходит разобщение ниш. Оказалось, что почти 70 % жуков Coleoptera, свыше 70 % всех двукрылых Diptera, гусениц Lepidoptera и равнокрылых Homoptera, свыше 75 % пауков Aranei, 80 % клопов Hemiptera и моллюсков Stilommatophora, 100 % верблюдов Raphidioptera, сенокосцев Opiliones и дождевых червей Lumbricidae из общих пищевых ресурсов поедает остромордая лягушка.

Чесночница потребляет 72 % всех перепончатокрылых Hymenoptera (главным образом муравьев Formicoidea), 83 % всех клещей Parasitiformes и 100 % ногохвосток Collembola. Очевидно, что во многом из общего спектра питания каждый вид предпочитает потреблять свои объекты. На примере чесночницы видно, что не каждый из объектов одинаково количественно важен для спектра питания вида. Основу трофической ниши формируют предпочтения среди компонентов спектра с наибольшим относительным количеством. Поэтому можно утверждать, что в основе расхождения трофических ниш лежат предпочтения остромордыми лягушками жуков Coleoptera и равнокрылых Homoptera и предпочтения чесночницей перепончатокрылых Hymenoptera.

Перекрытие трофических ниш этих двух видов уже оценивалось Г. В. Шляхтиным [28]. Его исследования, проведенные в течение ряда лет, показали, что перекрытие трофических ниш колеблется из года в год, составляя в разные годы величины от 86,5 до 90,5 %. По его мнению, это большое перекрытие объясняется конкуренцией из-за животных небольших линейных и весовых размеров, а также сходным характером и манерой охоты.

Мы также попробуем выявить некоторые причины расхождения трофических ниш двух видов. С эволюционной точки зрения, причину расхождения трофических ниш следует искать в разных историях формирования видов, которые в каждом из случаев приводят к появлению свойственных виду биологических особенностей. Эти особенности часто становятся причиной того, что разные объекты питания оказываются в разной степени доступными для вида. Некоторые из таких особенностей были выявлены нами. Одной из причин является несколько различающийся у видов характер суточной активности. Остромордая лягушка выходит на охоту в вечернее время несколько раньше чесночницы, что обуславливает поедание ею наиболее активных из доступных в это время групп.

Чесночница по той же причине сталкивается с группами, активными в более темное время суток [7]. Наши наблюдения за положением пищевого комка в желудочно-кишечном тракте подтверждают эти предположения: у большинства вскрываемых остромордых лягушек пища находилась в желудке (у 29 особей, 97 %), свидетельствуя о том, что животные уже приступили к охоте, и она продолжалась уже около часа; у многих чесночниц в желудке также обнаружены объекты питания (у 22 особей, 73 %), но лишь в 30 % случаев (у 10 особей) желудок был полон ими. Чаще же основная часть пищи находилась в кишечнике (у 20 особей, 60 %), указывая на то, что вид к питанию только что приступил, а обнаруженные в кишечнике объекты, видимо — результат предыдущего приема пищи.

Другой предпосылкой расхождения трофических ниш является, видимо, различный характер двигательной активности амфибий. Остромордая лягушка как обладающая более развитыми ногами — более подвижна, что позволяет ей охотиться за летающими и быстро передвигающимися объектами. Не обладающая такими физическими возможностями чесночница предпочитает, видимо, своих жертв подкарауливать. Подтверждением этому предположению следует считать очень значительное количество муравьев в спектре питания вида, которых чесночница, видимо, поедает, расположившись возле их путей следования. Кроме того, некоторую специфику, видимо, обуславливает и способ схватывания добычи двумя видами. В силу того, что язык у *R. arvalis* длиннее, устремляющееся на жертву животное выбрасывает наружу вытягивающийся липкий язык, бьющий по жертве. *P. fuscus* обладает более коротким языком, прикрепленным ко дну ротовой полости на значительном протяжении, и это, несомненно, накладывает отпечаток на ее манеру охоты [7]. Вероятнее всего, существуют и другие причины расхождения трофических ниш этих двух видов, которые нами не были выявлены.

Таким образом, трофические ниши двух видов амфибий, обитающих в одной стадии, оказались специфичными. Это, видимо, в какой-то мере обусловлено различиями в суточной активности и манере охоты видов.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. **Алейникова М. М.** К вопросу о роли амфибий в полезащитных лесных насаждениях / М. М. Алейникова, Н. М. Утробина // Зоол. журнал. 1951. Т. 30, № 3. С. 391 — 397.
2. **Астрадамов В. И.** О питании амфибий Мордовии / В. И. Астрадамов // Материалы конференции молодых ученых МордГУ: мед. и естеств. науки. Саранск, 1973. С. 138 — 139.
3. **Банников А. Г.** Земноводные и пресмыкающиеся СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский. М.: Мысль, 1971. 304 с.
4. **Банников А. Г.** Очерки по биологии земноводных / А. Г. Банников, М. Н. Денисова. М.: Учпедгиз, 1956. 186 с.
5. **Белимов Г. Т.** К биологии остромордой лягушки, обитающей в Якутии / Г. Т. Белимов, В.Т. Седалищев // Экология. 1979. № 5. С. 92 — 95.
6. **Борисовский А. Г.** Анализ избирательности питания бурых лягушек (*Rana temporaria*, *R. arvalis*) на пойменном лугу / А. Г. Борисовский // Вестн. Удмурт, ун-та. Сер. «Биологическое разнообразие Удмуртской Республики». 1999. № 5. Вып. 2. С. 50 — 67.
7. **Гаранин В. И.** Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края / В. И. Гаранин. М.: Наука, 1983. 176 с.
8. **Гиляров А. М.** Современное состояние концепции экологической ниши / А. М. Гиляров // Успехи совр. биологии. 1978. Т. 85, № 3. С. 431 — 446.
9. **Гиляров А. М.** Виды сосуществуют в одной экологической нише / А. М. Гиляров // Природа. 2002. № 11. С. 71 — 74.
10. **Глазов М. В.** О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы / М. В. Глазов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, Вып. 6. С. 59 — 66.
11. **Денисова М. Н.** Отряд бесхвостые земноводные (Anura) / М. Н. Денисова // Жизнь животных. М.: Просвещение. 1969. Т. 4. Ч. 2. С. 35 — 63.
12. Земноводные и пресмыкающиеся: энциклопедия природы России / Н. Б. Ананьева, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, Н. Л. Орлов. М.: АМФ, 1998. 456 с.
13. **Иноземцев А. А.** Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмосквья / А.А. Иноземцев // Зоологический журнал. 1969. Т. 48, № 11. С. 1687 — 1694.
14. **Коротков Ю. М.** Некоторые данные об экологии остромордой лягушки *Rana terrestris* в Туве / Ю. М. Коротков, Е. Б. Короткова // Экология. 1975. № 3. С. 102 — 103.
15. **Красавцев Б. А.** Материалы к экологии остромордой лягушки / Б. А. Красавцев // Вопр. экологии и биоценологии. 1939. № 4. С. 253 — 268.
16. **Кузьмин С. Л.** Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты / С. Л. Кузьмин. М.: Наука, 1992. 167 с.
17. **Лосев А. Н.** К питанию остромордой и сибирской лягушек / А. Н. Лосев, Э. М. Картусова // Природа Томской области и ее охрана. Томск: Изд-во Томского ун-та. 1960. С. 47 — 51.
18. **Медведев С. И.** Материалы к изучению пищи амфибий Северного Донца / С. И. Медведев // Вестник зоологии. 1974. № 1. С. 48 — 52.
19. О перекрывании пространственно-временных ниш в сообществе ящериц Репетекского биосферного заповедника / К. А. Роговин, Д. В. Семенов, С. Н. Таллина [и др.] // ДАН СССР. 1982. Т. 264, № 4. С. 1016 — 1017.
20. **Одум Ю.** Основы экологии / Ю. Одум. М.: Мир, 1975. 40 с.
21. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В.Г. Ищенко [и др.]. М.: Просвещение. 1977. 416 с.
22. **Пианка Э.** Эволюционная экология / Э. Пианка. М.: Мир, 1981. 399 с.
23. **Пикулик М. М.** Земноводные Белоруссии / М. М. Пикулик. Минск: Наука и техника. 1985. 191 с.
24. **Радионенко О. Г.** К экологии земноводных / О. Г. Радионенко // Животный мир Белорусского Поозерья. 1972. Вып. 2. С. 44 — 45.
25. **Рыжевич К. К.** Соотношение ритмов суточной активности и пищевых спектров остромордой и травяной лягушек в луговых биотопах / К. К. Рыжевич // Вопр. герпетологии Л.: Наука, 1985. С. 183 — 184.
26. **Хазиева С. М.** Земноводные, или амфибии / С. М. Хазиева, А. М. Болотников // Животный мир Прикамья. Пермь: Пермское книжное изд-во, 1989. С. 30 — 33.
27. **Шенброт Г. И.** Разделение ресурсов между совместно обитающими видами тушканчиков (Rodentia, Dipodidae) в Каршинской степи / Г. И. Шенброт // Зоол. журнал. 1981. Т. 60. вып. 4. С. 557 — 567.
28. **Шляхтин Г. В.** Трофические ниши совместно обитающих видов бесхвостых амфибий / Г. В. Шляхтин // Экология. 1985. № 6. С. 24 — 32.

Поступила 18.10.06