

primatol. Vol. 42, N 2. Hanby J. P. 1980. Relationships in six groups of rhesus monkeys. II dyads//Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 52, N 4. Harrocks J. A., Hunter W. 1983. Rank relations in vervet sisters: a critique of the role of reproductive value//Amer. Natur. Vol. 122, N 3. Itani J. 1959. Paternal care in the wild Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*)//Primates Vol. 2. Kaplan J. R. 1977. Patterns of fight interference in free ranging rhesus monkeys//Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 47, N 2. Massey A. 1977. Agonistic aids and kinship in a group of pigtail macaques//Behav. Ecol. and Sociobiol. Vol. 2. Niemeyer C. L., Chamove A. S. 1983. Motivation of harassment of matings in stump-tailed macaques (*M. arctoides*)//Behaviour. Vol. 87, N 3—4.

Поступила в редакцию  
26.05.88

## THE INFLUENCE OF KINSHIP AND INDIVIDUAL DISPOSITIONS IN GROUPS OF STUMPTAIL MACAQUES ON SOCIAL AND SEXUAL BEHAVIOR

*M. L. Butovskaya, O. N. Ladygina*  
Summary

The dependent hierarchical relations in two groups of stump-tail macaques were investigated. Both groups were located in large outdoor corals. The position in basic and dependent hierarchies were evidently different. Adult individuals dominated over subadults and juveniles only in basic hierarchy. It was supposed, that in dependent hierarchy a reversion of ranks happened: that is the individual's basic rank is compensated by its status in dependent hierarchy. It was found, that support in agonistic interactions depends on the individual's rank and kinship relations individual's attachments are also sufficient. Interconnection between sexual and social patterns were analysed, the phenomenon of interference in copulation in particular. Individuals basic ranks were not correlated with the intensity of sexual behaviour. The main targets of male's sexual attachments in both groups were females of intermediate basic ranks. The direction of male's attachments in friendly and sexual activity were not coincided.

БИОЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1990. Т. 95, ВЫП. 6

УДК 597.8

## ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ СЕГОЛЕТОК БУРЫХ ЛЯГУШЕК В НАЧАЛЕ ИХ ЖИЗНИ НА СУШЕ

*С. М. Ляпков*

Систематический состав и размеры объектов питания сеголеток бурых лягушек по окончании метаморфоза отличаются от таковых у значительно более крупных взрослых особей (Кузнецов, 1926; Houston, 1973; Белова, Костенко, 1974; Коротков, 1974; Loman, 1979; Ищенко, Скурыхина, 1981; Itämies, 1982). Кроме того, размеры и состав кормов также зависят от размеров самих амфибий (Maigana, 1978; Brooks, 1982; Freed, 1982). На основании этого можно предположить, что по мере роста сеголеток бурых лягушек должно происходить изменение как состава, так и размеров объектов питания.

Размеры выходящих даже из одного водоема сеголеток сильно изменчивы (обзор см.: Ляпков, Смирин, 1983), а размеры сеголеток и травяной и остромордой лягушек, выходящих из различных водоемов одной местности, могут различаться еще сильнее (Ляпков, 1986). Исходные различия размеров сеголеток также должны влиять на особенности их питания.

С другой стороны, темпы роста и, следовательно, размеры сеголеток перед началом зимовки зависят от длительности периода их

питания, определяемой продолжительностью жизни на суше до окончания активного сезона (Richards, Lehman, 1980), а также от состава и обилия кормов (Modzelevski, Culley, 1974; обзор см.: Clausen, Лауне, 1983). От характера питания зависит и количество резервных жиров и углеводов перед зимовкой (Faggar, Dyrge, 1983), а значит, и выживаемость во время первой зимовки. Вместе с тем питание сеголеток травяной и остромордой лягушек мало изучено (Guyetant, 1967, 1968; Leclair, Vallieres, 1981; Вершинин, 1984), особенно по сравнению с питанием взрослых особей (Красавцев, 1935; Алейникова, Утробина, 1951; Топоркова, Зубарева, 1965; Mazur, 1966; Zimka, 1966; Иноземцев, 1969; Blackith, Speight, 1974; Ивантер, 1981).

Задачей нашей работы и явилось изучение характеристик питания сеголеток травяной и остромордой лягушек в начале жизни на суше. Необходимо было выяснить особенности питания при переходе к наземному образу жизни. Далее следовало проанализировать те изменения состава, размерного распределения, весовых и количественных характеристик объектов питания, которые обусловлены влиянием исходных различий и возникающих в процессе роста на суше изменений размеров сеголеток.

Сборы сеголеток для определения содержимого их желудков проводили в течение трех лет под Москвой, в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ, вокруг водоемов, в каждом из которых размножается только один из двух исследованных видов. Пойманных сеголеток сразу помещали в морилку с эфиром. Измерения, взвешивание и вскрытие, а также взвешивание и исследование содержимого желудков проводили в тот же день. Беспозвоночных, извлеченных из желудков, измеряли с помощью окуляра-микрометра с точностью до 0,1 мм, таксономическую принадлежность определяли до отрядов, реже до семейств. Относительное обилие таксонов беспозвоночных, представленных в питании, выражали в процентах от численности всех объектов питания. Другой обычно используемый показатель обилия — доля желудков, в которых встречается данный таксон, — мы не приводим, поскольку в наших выборках он сильно коррелировал с первым показателем ( $r_s = 0,71 - 1,0$ ). Для характеристики относительного веса содержимого желудков мы использовали индекс его наполнения, рассчитанный по формуле П. В. Терентьева (1950). Степень перекрытия различных систематических или размерных категорий объектов питания при сравнении мелких и крупных сеголеток вычисляли по формуле Пианки (Barbault et al., 1978).

В 1982 и 1983 гг. было собрано по две выборки сеголеток каждого вида. Для первой выборки сеголеток отлавливали вблизи берега в период их массового выхода из водоема: в 1982 г. через 16—32 дня, в 1983 г. — через 11—26 дней после начала метаморфоза в данном водоеме. Вторую выборку и в 1982 и в 1983 г. брали в окрестностях водоемов через 34—71 день после начала выхода сеголеток, когда они уже подросли и их размеры не перекрывали размеры особей из первой выборки. Сеголеток травяной лягушки в 1982 г. собирали вокруг нескольких пойменных водоемов, в 1983 и 1984 гг. — только вокруг одного из этих водоемов. Сеголеток остромордой лягушки собирали вокруг старого торфяного карьера, окруженного лесом (водоем 1). Для того чтобы выяснить особенности питания крупных только что покинувших водоем сеголеток по сравнению со сходными по размерам, но более старшими особями из водоема 1, в 1983 г. проводили сборы вокруг небольшой лесной лужи (водоем 2). Сеголетки, покидавшие этот водоем, имели более крупные размеры и более поздние сроки выхода. Эту выборку сеголеток сравнивали далее и с мелкими и с крупными особями из водоема 1. Для выяснения различий в питании мелких и крупных сеголеток, пойманных одновременно, в 1984 г. было взято только по одной выборке: для травяной лягушки — через 53—70 дней,

Характеристики питания сеголеток травяной и остромордой лягушки

Вид	Год	Выборка	L сего- леток, мм	f <sub>г</sub>	Различие распределений длины объектов питания мельких и крупных сего- леток (X <sup>2</sup> )			IL			r (L <sub>о.п.</sub> ; L <sub>сер</sub> )	L <sub>о.п.</sub>		r (L <sub>min</sub> ; L <sub>сер</sub> )	r (L <sub>min</sub> ; L <sub>сер</sub> )	J, %	N
					НОТО- ХВОСТКА	КЛЕЩИ	ДРУГИЕ	НОТО- ХВОСТКА	КЛЕЩИ	ДРУГИЕ		мин	мах				
Травяная лягушка	1982	Мелкие	13,79	0,681	83,97	49,52	76,44	0,643	0,647	0,710	0,360	0,64	3,09	0,56	0,51	9,73	10,8
		Крупные	19,51									1,18	6,78			11,81	11,6
	1983	Мелкие	13,46	0,844	7,32 <sup>н</sup>	0,01 <sup>н</sup>	15,65	0,883	0,835	0,788	0,245	0,98	3,08	0,10 <sup>н</sup>	0,61	8,49	5,9
		Крупные	18,16									0,92	5,68			13,33	14,6
	1984	Мелкие	15,62	0,903	4,53 <sup>н</sup>	0,01 <sup>н</sup>	20,05	0,822	0,995	0,925	0,340	0,82	3,78	0,33*	0,62	13,13	12,1
		Крупные	21,50									1,23	6,65			11,09	8,7
Остромордая лягушка	1982	Мелкие	17,00	0,953	15,29	2,26 <sup>н</sup>	19,65	0,797	0,992	0,913	0,255	0,85	3,96	0,34*	0,55	8,86	10,8
		Крупные	22,00									1,10	7,02			11,65	11,4
	1983	М. 1 (1)	14,78	0,978	14,07*	13,26	19,98	0,919	0,897	0,843	0,237	0,81	2,61			7,38	3,7
		Кр. 1 (2)	19,61	0,851	16,53	2,58 <sup>н</sup>	19,76	0,967	0,900	0,856	0,62	6,13	0,12 <sup>н</sup>	0,56	12,17	19,1	
	1984	(2)-(3)	18,12	0,948	6,44 <sup>н</sup>	11,95	18,09*	0,935	0,743	0,853	0,93	3,67	0,01 <sup>н</sup>	0,06 <sup>н</sup>	5,51	5,2	
		Мелкие	17,29	0,854	12,61*	2,57 <sup>н</sup>	9,49	0,860	0,972	0,949	0,078 <sup>н</sup>	0,93	5,62			13,55	12,8
	Крупные	19,89									1,08	6,55			11,36	9,4	

Примечание. f<sub>г</sub>—индекс перекрывания распределений основных таксонов объектов питания мелких и крупных сеголеток; L<sub>о.п.</sub>—средняя длина тела объектов питания; f—коэффициент корреляции; J—индекс на-  
 длины объектов питания мелких и крупных сеголеток; L<sub>о.п.</sub>—средняя длина тела объектов питания; n—r>0,05; звездочка—0,01<r<0,05; здесь и в  
 табл. 3: м. 1—мелкие особи из водоема 1, кр. 1 и кр. 2—крупные особи из водоемов 1 и 2 соответственно.

для остромордой — через 50—67 дней после начала выхода. Особей делили условно на крупных и мелких так, чтобы их размеры не перекрывались, а численность различалась несильно (размеры сеголеток всех сравниваемых выборок приведены в табл. 1). Для выяснения особенностей начала питания в 1983 г. не завершивших метаморфоз сеголеток собирали на суше рядом с урезом воды.

Среди объектов питания сеголеток выделяются три основные группы: ногохвостки, клещи и «другие беспозвоночные» (табл. 2). Наибольшую долю у сеголеток обоих видов во всех выборках состав-

Таблица 2

Доля (%) основных групп объектов питания мелких и крупных сеголеток

Год	Травяная лягушка					Остромордая лягушка				
	выборка сеголеток	ногохвостки	клещи	другие	общая численность объектов	выборка сеголеток	ногохвостки	клещи	другие	общая численность объектов
1982	мелкие	36,06	25,32	38,62	391	мелкие	18,67	31,20	50,13	375
	крупные	34,32	13,96	51,72	609	крупные	20,68	17,30	62,03	237
	вместе	35,00	18,40	46,60	1000	вместе	19,44	25,28	54,74	612
1983	мелкие	30,85	37,77	31,38	188	мелкие 1	28,17	32,04	49,81	284
	крупные	32,56	17,05	50,39	129	крупные 1	37,17	19,90	42,93	417
	вместе	31,55	29,34	39,12	317	крупные 2	31,56	18,63	49,81	263
1984	мелкие	26,48	15,98	57,53	219	мелкие	44,15	17,06	38,80	299
	крупные	17,44	8,91	73,64	258	крупные	25,51	18,11	56,38	243
	вместе	21,59	12,16	66,05	477	вместе	35,79	17,53	46,68	542

ляли «другие беспозвоночные», вторыми по численности были ногохвостки, последними — клещи. Исключением был лишь состав пищи сеголеток остромордой лягушки в 1982 г. — здесь клещи были второй по численности группой.

При сравнении мелких и крупных сеголеток наблюдались различия в долях от общего числа объектов питания групп объектов питания. В питании крупных сеголеток у обоих видов доля группы «другие беспозвоночные» была выше (среднее за 3 года — 58,6% у травяной и 52,8% у остромордой лягушки), чем у мелких (соответственно 42,5 и 42,9%). Кроме того, в питании крупных сеголеток доля ногохвосток всегда превышала долю клещей, а в питании мелких это наблюдалось лишь у травяной лягушки (во всех случаях  $p < 0,001$  по  $\chi^2$ -критерию).

Анализ соотношения долей различных таксонов объектов питания был проведен также в пределах каждой из трех групп. Среди ногохвосток были выделены и объединены достаточно легко идентифицируемые семейства Sminthuridae и Dicyrtomidae. В питании мелких сеголеток в течение всех трех лет наблюдений и у травяной (в среднем соответственно 18,8 и 11,9%) и у остромордой лягушки (соответственно 14,8 и 19,7%) они имели сравнительно большее значение, чем остальные ногохвостки. У крупных сеголеток их доля была меньше, чем доля остальных ногохвосток (соответственно 10,5 и 17,9% у травяной, 8,3 и 19,3% у остромордой). Эта закономерность не выявлена лишь в питании остромордой лягушки в 1984 г., что, вероятнее всего, связано со слабыми различиями в размерах мелких и крупных сеголеток в данной выборке (табл. 1).

Доля (%) основных таксонов объектов питания мелких и крупных сеголеток (без клещей и ногохвосток)\*

Вид	Год	Выборка сеголеток	Жук**	Личинки жуков**	Несядянки**	Муравьи	Двукрылые**	Личинки двукрылых**	Тля**	Личинки**	Личинки чешуекрылых	Личинки сетчатокрылых	Лягушки**	Многоножки	Моллюски**	Все вместе
Травяная лягушка	1982	мелкие	2,54	3,10	5,35		2,82	1,41	11,27	0,85	0,28	0,56	3,10		2,25	151
		крупные	2,05	2,52	7,10	0,32	6,62	3,79	6,62	6,94	0,47	0,63	3,79	0,16	7,26	315
	1983	мелкие	2,13		5,85		9,57	3,19			0,53	0,53	5,85		3,72	59
крупные		0,78		10,85		10,08	3,10	5,43	0,78	1,55	1,55	6,98	0,78	7,75	65	
Травяная лягушка	1984	мелкие	1,40		18,14		8,84	0,47	7,44	9,30	0,47	0,47	3,26	0,47	4,65	126
		крупные	2,97	0,74	15,24		11,15	5,20	10,04	13,01	1,12	0,37	1,49	4,83	5,58	190
Остромордая лягушка	1982	мелкие	3,43	2,64	10,03		8,44	5,01	5,80	0,53	0,26	3,17	4,49		4,75	188
		крупные	4,50	4,05	12,61		7,21	4,05	9,91	0,90	0,90	4,05	6,31		5,41	147
	1983	м. 1	0,70		8,74		13,29	5,24	3,85	1,40	0,35	2,00	3,15		3,36	113
кр. 1		2,16	0,72	10,07	0,48	10,31	2,64	3,60	4,56	0,24	0,72	2,40	0,48	3,80	190	
1984	кр. 2	1,90	6,08	8,75		8,75	9,51	2,66	1,90	1,90	0,38	4,56		3,80	120	
	мелкие	2,26		2,89		6,43	6,43	2,57	0,64	0,96	0,32	1,61	2,89	4,18	116	
1984	крупные	2,45	0,41	8,57	0,41	11,84	5,31	4,49	4,90	0,41	0,82	2,04	3,67	0,41	7,35	137

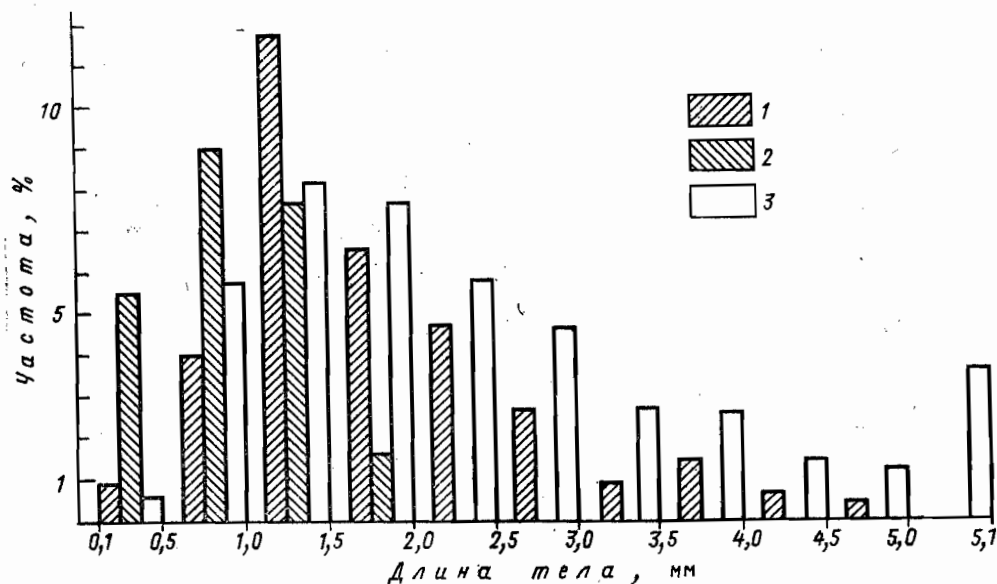
\* Везде приведен процент от общей численности объектов питания.

\*\* Массовые таксоны, по которым проводили сравнение распределений (см. текст).

Среди клещей была выделена группа *Oribatei* (в среднем 10,0% у травяной и 7,2% у остромордой лягушки) и хищных, большей частью относящихся к группе *Gamasida* (соответственно 9,8 и 11,9%). Остальные формы в питании обоих видов встречались сравнительно редко.

Среди 18 таксонов, входящих в группу «другие беспозвоночные», более часто встречались 10 (табл. 3). Доля каждого из этих 10 таксонов не отличалась сильно от доли остальных. Различий в долях этих таксонов в питании крупных и мелких сеголеток не наблюдалось. Только в 1982 г. у мелких сеголеток травяной лягушки доля жуков и тлей была выше, а цикад и улиток ниже, чем у крупных ( $p < 0,001$  по  $\chi^2$ -критерию), однако в другие годы это соотношение не сохранялось. Все это говорит об отсутствии предпочтения в выборке каких-либо таксонов сеголетками различных размеров.

С другой стороны, сравнение распределений массовых таксонов в питании сеголеток выявило различие между видами и в 1983 и в 1984 г. ( $p < 0,005$ ). В 1983 г. у травяной лягушки доля личинок двукрылых, тлей и цикад была выше, а доля улиток ниже, чем у остро-



Распределение длины тела у трех групп объектов питания сеголеток: 1 — ногохвостки, 2 — клещи, 3 — другие беспозвоночные

мордой; в 1984 г. была выше доля наездников и цикад и ниже доля личинок двукрылых и улиток. Вероятно, различия связаны с изменением соотношения численности этих таксонов в природе в зависимости от года и биотопа, что подтверждается данными К. Г. Михайлова (1983), отметившего биотопическое своеобразие в распределении некоторых массовых таксонов беспозвоночных подстилки в окрестностях Звенигородской биостанции.

Таким образом, при сравнении кормов крупных и мелких сеголеток каждого вида не удалось обнаружить различий в распределении таксонов, образующих каждую из трех групп объектов питания. Поэтому при исследовании размерных характеристик объектов питания у крупных и мелких сеголеток мы рассматривали каждую из трех

групп объектов без более дробного ее деления. В размерных распределениях клещей различий обычно не наблюдали (табл. 1). Вероятно, это объясняется сравнительно узким диапазоном размеров клещей (рисунок, 2). Диапазон размеров ногохвосток сравнительно шире (рисунок, 1), и, по-видимому, вследствие этого различия в распределении объектов в питании крупных и мелких сеголеток наблюдали чаще (см. табл. 1). В распределении размеров «других беспозвоночных» такие различия были почти всегда (табл. 1; рисунок, 3). Лишь у остромордой лягушки в 1984 г., когда размеры крупных и мелких сеголеток различались несильно, различий в распределении размеров объектов питания не было.

Особого внимания заслуживает сравнение распределения размеров объектов питания у мелких, выросших и исходно крупных сеголеток остромордой лягушки (табл. 1, 1983 г.). Наиболее сильные различия в распределении были у мелких и выросших сеголеток. Распределение у исходно крупных сеголеток по своей форме было промежуточным. В нем увеличивалась доля средних размерных классов, в то время как доля наиболее крупных объектов питания оставалась низкой. Отсюда, как и из предыдущих сравнений, следует, что отличие мелких сеголеток от крупных состоит в том, что у последних происходит увеличение доли более крупных объектов питания и расширение диапазона размеров в сторону больших значений. К такому же результату приводит рассмотрение корреляции между длиной тела сеголеток и длиной каждого объекта их питания. Эта корреляция всегда слабая ( $r$  не более 0,36 — см. табл. 1), хотя обычно значимая. Сравнение минимальных и максимальных размеров объектов питания мелких и крупных сеголеток и корреляции с длиной их тела показывает, что по мере роста минимальный размер объектов питания увеличивается слабее по сравнению с максимальным (табл. 1). Это подтверждает полученные при рассмотрении размерного распределения данные о расширении диапазона в сторону больших размеров при сохранении значительной доли объектов сравнительно небольших размеров.

Несмотря на значимость различий размерного распределения объектов питания, индекс его перекрытия у мелких и крупных сеголеток обоих видов оставался высоким (табл. 1). Более низкие значения индекса соответствовали лишь случаям наиболее сильных различий размерного распределения (например, для каждой из трех групп объектов питания сеголеток травяной лягушки в 1982 г.). С другой стороны, наибольшие значения индекса перекрытия характерны для питания сеголеток, собранных одновременно (1984 г.).

При сравнении мелких и крупных сеголеток по индексу наполнения желудка различия выявились четко: у крупных он выше. Различий не наблюдали лишь в 1984 г., когда у обоих видов мелких и крупных сеголеток разделяли в пределах одной выборки (см. выше). Однако увеличение индекса наполнения желудка не линейно: у мелких он ниже, чем у более крупных, но у сеголеток, имеющих максимальные размеры, он также несколько ниже (табл. 1).

Для характеристики интенсивности питания сеголеток следует рассмотреть среднее число объектов в одном желудке (табл. 1). Этот показатель обычно не различался значимо у сеголеток разных размеров. Однако при сравнении сеголеток, начавших питаться относительно недавно, с живущими на суше дольше различия выявились (табл. 1 — 1983 г.). Подобно индексу наполнения, этот показатель также имеет максимальное значение у относительно крупных сеголеток, а по мере дальнейшего роста уменьшается (но незначимо — см. табл. 1). Таким

образом, недавно вышедшие, но исходно крупные сеголетки по распределению размеров объектов питания сильнее перекрываются с выросшими сеголетками (сходных с ними размеров), по числу объектов в одном желудке сходны с более мелкими, но больше них жившими на суше сеголетками, а по относительному весу пищи отстают от обеих этих групп.

Непосредственно на берегах водоемов нами были собраны сеголетки с не завершившейся полностью резорбцией хвоста. Среди них более мелкие особи обоих видов (у травяной лягушки  $L=12,70$  мм, у остромордой  $L=16,16$  мм) питались более мелкими объектами (соответственно  $0,5-1,7$  и  $0,6-2,3$  мм) по сравнению с более крупными (соответственно  $L=17,12$  мм и  $L=17,56$  мм), у которых размеры объектов питания имели больший диапазон (соответственно  $1,1-3,2$  и  $0,6-5,9$  мм). Особи, не завершившие метаморфоз, отличались от сеголеток, начавших наземную жизнь, тем, насколько интенсивно они питались. Среднее число объектов в одном желудке (у травяной лягушки 2,6, у остромордой 2,4) у несформировавшихся особей было меньше, чем у особей из всех других выборок (ср. с данными табл. 1).

Питание сеголеток бурых лягушек начинается еще до полного завершения метаморфоза (по нашим данным, при максимальной длине резорбирующегося хвоста 2,5 мм у травяной лягушки и 4 мм у остромордой). В это время в их желудках уже можно обнаружить немногочисленных мелких беспозвоночных. Причина отмеченного В. Л. Вершининым (1984) попадания в желудки растительной пищи (если исключить случайное заглатывание вместе с животными) не совсем понятна. По нашим наблюдениям, у не завершивших метаморфоз особей остатки растений (водоросли) находились только в тонкой и прямой кишке. Только что вышедшие на сушу сеголетки питаются не столь интенсивно, как более сформированные особи, и имеют минимальное среднее число объектов в одном желудке. В это время происходит становление стереотипов пищевого поведения и особенно непосредственного захвата пищи (обзор см.: Мантейфель, 1977). По наблюдениям К. А. Christian (1982), недавно завершившие метаморфоз сеголетки *Pseudacris triseriata* захватывают сравнительно крупные объекты неохотно. В другом опыте сеголетки травяной и прыткой лягушек начинали захватывать относительно крупную добычу только через месяц после начала жизни на суше (Guyétant, 1968). Во время формирования способности к активному питанию большое значение может иметь исходный размер сеголеток, поскольку, по нашим данным, от него зависит широта диапазона размеров жертв и среднее число объектов в одном желудке. Период перехода к активному питанию длится несколько дней, во все последующее время до первой зимовки резких изменений интенсивности питания и спектра кормов не происходит.

Полученные нами данные о систематическом составе объектов питания травяной и остромордой лягушек совпадают с результатами исследований питания сеголеток бурых лягушек (Кузнецов, 1926; Guyétant, 1967; Houston, 1973; Белова, Костенко, 1974; Коротков, 1974; Loman, 1979; Ищенко, Скурыхина, 1981; Leclair, Vallieres, 1981; Itäniemi, 1982; Вершинин, 1984). Все перечисленные в этих работах таксоны беспозвоночных-жертв, наиболее часто встречающиеся в питании, представлены в основном мелкими и достаточно подвижными наземными формами. Находки в питании травяной лягушки водных беспозвоночных (Теплова, 1957; Houston, 1973), по-видимому, представляют собой исключения, связанные либо с околотовным образом жизни,



либо с вынужденным питанием вблизи водоема, из которого они вышли. В большинстве работ отмечается, что по мере роста систематический состав объектов питания сильно меняется. Эти изменения связаны в первую очередь с захватыванием более крупных объектов и характерны также для прыткой лягушки (Guyétant, 1968), обыкновенной жабы (Теплова, 1957) и зеленой жабы (Жукова, 1979). Сходная картина изменения состава и размерного спектра кормов по мере роста наблюдается у *Plethodontidae*, питающихся так же, как и сеголетки лягушек, на поверхности подстилки (Jaeger, 1972) и ловящих добычу с помощью выбрасывания языка. В том случае, когда взрослые особи не сильно превышают размеры молодых, как, например, у карликовой саламандры (Powders, Cate, 1980), сходство их питания высоко.

Наблюдаемое нами изменение соотношения основных групп объектов питания происходило в соответствии с их размерами: у крупных сеголеток уменьшалась доля мелких клещей, в сравнении с клещами и ногохвостками увеличивалась доля других беспозвоночных (см. табл. 2). Это совпадает с данными J. Loman (1979), но противоречит обнаруженному преобладанию клещей над ногохвостками в питании сеголеток травяной лягушки (Houston, 1973). Для других амфибий показано предпочтение ногохвосток клещам (Maiorana, 1978) вследствие большей калорийности первых.

Сравнение состава питания внутри трех выделенных групп жертв у крупных и мелких сеголеток не выявило каких-либо заметных различий (табл. 1, 3). Исключением является лишь снижение в питании крупных сеголеток доли семейств ногохвосток, характеризующихся более мелкими размерами. Во всех случаях степень сходства, оцененная по индексу перекрытия, была велика, а ее уменьшение (табл. 1: травяная лягушка — 1982 г., остромордая — 1983 г.) объясняется разнообразием биотопов, а не различием в размерах сеголеток. Следует отметить, что полученные нами значения индекса перекрытия превышали значения таковых, вычисленных как для близких видов (Vaubault et al., 1978), так и для молодых и взрослых особей одного вида (Holomuzki, 1980). Столь высокие значения (см. табл. 1) вероятнее всего указывают на использование сеголетками наиболее массовых видов беспозвоночных. Еще одно свидетельство в пользу этого — наиболее сильные различия в составе питания сеголеток каждого вида в различные годы, вероятно отражающие изменения обилия таксонов объектов питания, что совпадает и с литературными данными (Best, Gepplago, 1984). Следует, однако, отметить, что использование массового корма еще не является доказательством отсутствия у сеголеток конкуренции за пищу в начале их жизни на суше.

Как отмечено многими авторами (см. выше), существует прямая зависимость между размерами объектов питания и размерами особей данного вида амфибий. Такие результаты были получены при изучении питания особей более старшего, чем сеголетки, возраста, обычно половозрелых. Сходными с нашими данными (см. табл. 1) оказались и значения коэффициентов корреляции: они, как правило, невелики, но достоверны (0,20 и 0,36 для саламандр рода *Plethodon* — Fraser, 1976; 0,27—0,55 для *Batrachoseps attenuatus* — Maiorana, 1978; 0,16—0,92 для *Desmognathus fuscus* — Sites, 1978). Изменчивость размеров объектов питания также влияет на характер этой зависимости. При кормлении квакш насекомыми, мало различающимися по своим размерам, не наблюдали выбора более крупными особями более крупных жертв (Freed, 1980). Однако использование в опыте широкого диапа-

зона размеров жертв позволило получить выявленную и для других амфибий положительную корреляцию (Freed, 1982). Причиной характера зависимости является постепенное расширение диапазона размеров жертв по мере увеличения размеров питающихся ими амфибий (Sites, 1978).

Та же закономерность наблюдается при сравнении размеров объектов питания сеголеток и более старших возрастов остромордой (Глазов, 1975; Loman, 1979), травяной (Houston, 1973; Loman, 1979) лягушек и *P. triseriata* (Christian, 1982). В работах W. W. K. Houston и K. A. Christian увеличение максимальных размеров объектов питания показано наиболее убедительно, поскольку распределение размеров объектов было исследовано во всем диапазоне размеров особей: от сеголеток до половозрелых. Наши данные охватывают сравнительно узкий диапазон размеров у обоих видов (рост в течение первых двух месяцев после начала жизни на суше), но также подтверждают полученную закономерность.

По мере роста сеголеток также происходит постепенное увеличение среднего минимального размера жертв. Его корреляция с длиной тела лягушек положительна, но значима только тогда, когда размеры сеголеток различаются между собой сильно (травяная лягушка, 1982 г. — см. табл. 1). Полученные для *P. triseriata* сходные результаты представляют, по мнению автора (Christian, 1982), исключение: мелкие по сравнению с другими видами взрослые особи имеют возможность выбора среди более многочисленных относительно мелких беспозвоночных (поскольку распределение размеров беспозвоночных в природе напоминает пуассоновское). Для более крупных особей других видов выбор среди более крупных жертв становится уже невозможным вследствие низкой численности последних. Однако, согласно полученным нами данным, размерное распределение объектов питания у сеголеток травяной лягушки слабо перекрывается с таковым у особей после первой зимовки. У этих более крупных лягушек не встречаются объекты мельче 1,5 мм, а мода распределения приходится на интервал 5—10 мм (ср. с рисунком). Кроме того, после зимовки сохраняется меньшее число особей, которым, вероятно, хватает относительно немногочисленных, но более крупных жертв. Поэтому мы считаем, что у всех *Anura*, взрослые особи которых сильно превышают по размерам сеголеток, должно происходить увеличение размеров жертв по мере роста, т. е. увеличение избирательности в отношении размеров объектов питания.

Индекс наполнения желудка показал, что относительно крупные сеголетки не только питались более крупными объектами, но и имели больший относительный вес пищи. По мере дальнейшего роста у травяной и остромордой лягушек относительный вес содержимого желудка (Терентьев, 1950; Chlodny, Mazur, 1969), а также скорость потребления пищи (Loman, 1979) снижаются. Сходные результаты были получены и для других *Anura* (Lillywhite et al., 1973; Brooks, 1982). Индекс наполнения желудка возрастает по мере завершения метаморфоза вышедшими на сушу сеголетками. Исходно мелкие сеголетки остромордой лягушки из водоема 1, прожившие на суше дольше, чем исходно крупные (водоем 2), характеризовались бóльшим индексом наполнения.

Другой показатель интенсивности питания — среднее число объектов в одном желудке — имел небольшие значения только у недавно вышедших сеголеток и по мере дальнейшего роста быстро достигал максимума. Следует отметить, что исходно относительно крупные се-

голетки остромордой лягушки из водоема 2 по этому показателю более похожи на мелких сеголеток, чем на выросших сеголеток из водоема 1, более сходных с первыми по размерам. Интересно, что у *P. tri-seriata* (Christian, 1982) этот показатель изменялся сходным образом, похожими оказались его максимальное значение и размеры сеголеток (18,5 экз./желудок при длине тела 17—19 мм — ср. табл. 1). По мере дальнейшего роста значения этого показателя уменьшаются (Loman, 1979; Christian, 1982), что может быть связано с увеличением средних размеров жертв. Поскольку с началом жизни на суше число объектов в одном желудке быстро достигает максимума, можно предположить, что дальнейшее увеличение относительного веса пищи происходит за счет увеличения размеров (веса) объектов питания, что совпадает с полученными результатами.

### Выводы

1. Питание сеголеток травяной и остромордой лягушек начинается до полного завершения метаморфоза, но характеризуется первоначально небольшими средними значениями относительного веса пищи и числа объектов в одном желудке.

2. Основу питания составляют мелкие формы наземных беспозвоночных разнообразных таксонов. Изменение систематического состава пищи по мере роста связано с различиями в размерах жертв, относящихся к различным таксонам. Иными словами, избирательность питания определяется размерами жертв в большей степени, чем другими их особенностями.

3. Более крупные сеголетки (исходно или выросшие) характеризуются большей долей жертв крупных размеров.

4. По мере роста сеголеток происходит также постепенное увеличение минимальных размеров их жертв и более быстрое — максимальных размеров. Таким образом размерный диапазон жертв расширяется.

5. Относительно крупные сеголетки имеют максимальные средние значения индекса наполнения желудка и числа объектов в одном желудке. По мере дальнейшего роста наблюдается их некоторое снижение.

6. Питание сеголеток травяной и остромордой лягушек, имеющих сходные сроки выхода и размеры, но выходящих из водоемов, расположенных в различных биотопах, различается лишь по систематическому составу объектов, что можно объяснить неодинаковым распределением таксонов жертв по биотопам.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М. М., Утробина Н. М. 1951. К вопросу о роли амфибий в биоценозах полезных лесных насаждений // Зоол. журн. Т. 30, № 5. Белова В. Т., Костенко В. А. 1974. Питание дальневосточной лягушки — *Rana semiplicata* Nicolsky и дальневосточной квакши — *Hyla japonica* Günther в кедрово-широколиственных лесах Южного Приморья // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток. Вершинин В. Л. 1984. Питание сеголеток травяной и остромордой лягушек в период метаморфоза // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 5. Вопросы герпетологии, Свердловск. Глазов М. В. 1975. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80, вып. 6. Жукова Т. И. 1979. Питание сеголеток зеленой жабы // Герпетология, Краснодар. Ивантер Э. В. 1981. К изучению питания травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. Иноземцев А. А. 1969. Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмосковья // Зоол. журн. Т. 48, № 11. Ищенко В. Г., Скурыхина Е. С. 1981. О биоценотической роли остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в зоне предтаежных лесов Зауралья // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. Коротков Ю. М. 1974. Материалы по систематике, распространению и экологии дальневосточной лягушки (*Rana semiplicata*, Nicolsky 1918) // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток. Красавцев Б. А. 1935. О питании травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. Т. 14, № 3. Кузнецов Б. А. 1926. О составе пищи серой лягушки // Русск. гидробиол. журн. Т. 5, 1/2. Ляпков С. М. 1986. Факторы, обуславливающие изменчивость размеров и сроков выхода сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. Т. 65, № 1. Ляпков С. М., Смирин Э. М. 1983. Динамика размеров сеголеток травяной лягушки (*Rana tempora-*

ria) в период выхода на сушу по окончании метаморфоза//Экология. № 2. Мантейфель Ю. Б. 1977. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М. Михайлов К. Г. 1983. Пауки (Arachnida, Aranei) лесной подстилки Звенигородской биостанции МГУ//Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М. Терентьев П. В. 1950. Лягушка. М. Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л. 1965. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале//Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР, Т. 38. Теплова Е. Н. 1957. Амфибии и рептилии Печоро-Ильчского заповедника//Тр. Печоро-Ильчского заповед. Т. 6. M. Barbault R., Grenot C., Uribe Z. 1978. Le partage ressources alimentaires entre les especes de lézards du desert de Mapimi (Mexique)//Terre et vie. Vol. 32. Best T. L., Gennaro A. L. 1984. Feeding ecology of the lizard, *Uta stansburiana* in southeastern New Mexico//J. of Herpetol. Vol. 18, N 3. Blackith M. R., Speight M. C. D. 1974. Food and feeding habits of the frog *Rana temporaria* in Bogland Habits in the west of Ireland//J. of Zool. Vol. 172, N 1. London. Brooks G. R. 1982. An analysis of prey consumed by the Anuran, *Leptodactylus fallax*, from Dominica, West Indies//Biotropica. Vol. 14, N 4. Chlodny J., Mazur T. 1969. Food requirements and utilization of food by *Rana arvalis* Nilss. (Amphibia)//Ekologia polska. Ser. A, Vol. 17, N 38. Christian K. A. 1982. Changes in the food niche during postmetamorphic ontogeny in the frog *Pseudacris triseriata*//Copeia. Vol. 1. Clausen D. L., Layne J. R. 1983. Growth and survival of juvenile toads, *Bufo woodhousei*, maintained of four different diets//J. of Herpetol. Vol. 12, N 2. Farrar E. S., Dupre R. K. 1983. The role of diet in glycogen storage by juvenile bullfrogs prior to overwintering//Comparative Biochem. and Physiol. A75, N 2. Fraser D. F. 1976. Coexistence of salamanders in the genus *Plethodon*: a variation of the Santa Rosalina theme//Ecology. Vol. 57, N 2. Freed A. N. 1980. Prey selection and feeding behavior of the green treefrog (*Hyla cinerea*)//Ibid. Vol. 61, N 3. Freed A. N. 1982. A treefrog's menu: selection for evening's meal//Oecologia, Vol. 53, N 1. Guyétant R. 1967. Etude de l'alimentation de jeunes batraciens anoures durant la saison estivale//Ann. sci. Univ. Besancon Zool. N 3. Guyétant R. 1968. Observation sur le composition alimentaire de jeunes *Rana temporaria* L. et *Rana dalmatina* B. en élevage en laboratoire//Ibid. N 4. Holomuzki J. R. 1980. Synchronous foraging and dietary overlap of three species of plethodontid salamanders//Herpetologica. Vol. 36, N 2. Houston W. W. K. 1973. The food of the common frog, *Rana temporaria*, on high moorland in northern England//J. of Zool. London. Vol. 171, N 2. Itämies J. 1982. On the food of *Rana arvalis* Nilss. in Central Finland//Vertebrata Hungarica. Vol. 21. Jaeger R. G. 1972. Food as a limited resource in competition between two species of terrestrial salamanders//Ecology. Vol. 53, N 3. Leclair R. J., Vallières R. 1981. Regimes alimentaires de *Bufo americanus* (Holbrook) et *Rana sylvatica* Leconte (Amphibia: Anura) nouvellement metamorphoses//Natur. Can. Vol. 108, N 4. Lillywhite H. B., Licht P., Chelgren P. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad *Bufo boreas*//Ecology. Vol. 54, N 2. Loman J. 1979. Food, feeding rates and prey-size selection in juvenile and adult frogs, *Rana arvalis* Nilss. and *Rana temporaria* L.//Ekologia Polska. Vol. 27, N 4. Maiorana V. C. 1978. Behavior of an unobservable species: diet selection by a salamander//Copeia. Vol. 4. Mazur T. 1966. Preliminary studies on the composition of amphibians food//Ekologia Polska. Ser. A, Vol. 14, N 20. Modzelewski E. H., Culley D. D. 1974. Growth Responses of the bullfrog *Rana catesbeiana* fed various live foods//Herpetologica. Vol. 30, N 4. Powders V. N., Cate R. 1980. Food of the dwarf salamander, *Eurycea quadridigitatus* in Georgia//J. of Herpetology. Vol. 14, N 1. Richards C. M., Lehman C. C. 1980. Photoperiodic stimulation of growth in postmetamorphic *Rana pipiens*//Copeia. Vol. 1. Sites J. W. J. 1978. The foraging strategy of the dusky salamander *Desmognathus fuscus* (Amphibia, Urodela, Plethodontidae): an empirical approach to predation theory//J. of Herpetology. Vol. 12, N 3. Zimka J. 1966. The precacity of the field frog (*Rana arvalis* Nilsson) and food levels in communities of soil macrofauna of forest habitats//Ekologia Polska. A14. Vol. 30.

Поступила в редакцию.  
10.09.88

## PECULIARITIES OF THE *RANA TEMPORARIA* JUVENILE FEEDING IN THE BEGINNING OF THEIR LAND-LIFE

S. M. Lyapkov  
Summary

Peculiarities of the *Rana temporaria* juvenile feeding were studied in the beginning of their land-life. The main food-stuff contains small invertebrates of different taxa. The growth of juveniles is accompanied by alteration in the food-stuff taxa com-