

УДК 597.8:591.53

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ АМФИБИЙ (ANURA, AMPHIBIA)

А.Б. Ручин¹, С.К. Алексеев²

¹ Мордовский государственный университет
Россия, 430000, Саранск, Большевикская, 68
E-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

² Калужское общество изучения природы
Россия, 248600, Калуга, Старообрядческий пер., 4

Поступила в редакцию 29.07.2008 г.

Изучены спектры питания и степень их перекрытия у трех видов амфибий (*Bufo bufo*, *Rana arvalis* и *R. temporaria*), обитающих синтопично. Основными кормовыми объектами у всех видов были различные членистоногие. У серой жабы отмечена склонность к мирмекофагии. У бурых лягушек состав жертв характеризовался отсутствием явного преобладания какой-либо одной группы беспозвоночных и зависел от биотопа. Спектры питания серой жабы и бурых лягушек перекрывались незначительно. В наибольшей степени перекрытие наблюдалось в паре бурых лягушек, с минимумом (42.52%) в ельнике и максимумом (84.10%) в черноольшанике. Различия в спектрах питания связаны со временем активности и способом охоты видов.

Ключевые слова: амфибии, *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria* спектры питания, трофические ниши.

В сообществе животных перекрытие экологических ниш происходит тогда, когда две организменные единицы используют одни и те же ресурсы или другие переменные среды (Пианка, 1981; Одум, 1986). Т.В. Шенер (Schoener, 1974) проанализировал 81 случай совместного обитания близких видов животных. Он показал, что трех, а зачастую и двух факторов бывает достаточно для разделения ниш сосуществующих видов. По его подсчетам (Schoener, 1974) наиболее часто наблюдается расхождение видов в пространстве, реже – по пище, а наиболее редко – по времени активности. У рептилий и птиц выявлено пространственное размежевание близких видов, которое способствует снижению конкуренции в сообществах (Hofer et al., 2004).

Обычно под трофической нишей в большинстве батрахологических работ подразумевается спектр питания видов. При изучении трофических ниш двух близких видов свистунов (глазчатого – *Leptodactylus ocellatus* и лабиринтового – *L. labyrinthicus*) выяснилось, что у первого вида она шире. По пищевым объектам она перекрывается только на 68%, что объясняется различной мобильностью видов, один из которых более подвижен в поисках добычи (Franca et al., 2004). В пределах одного вида разделение пищевых ресурсов у неотенических и метаморфизирующих особей альпийского тритона (*Triturus alpestris*) происходит благодаря потреблению ракообразных первыми и наземных беспозвоночных, падающих в воду, вторыми (Denoël, 2004). Спектры питания личинок трех видов тритонов при синтопичном обитании отличались мало, однако у взрослых особей зафиксировано

значительное их расхождение (Кузьмин, Тархнишвили, 1987). Сравнение спектра жертв желтобрюхой жерлянки *Bombina variegata pachypus* в Италии с тремя синтопичными видами (*Triturus carnifex*, *Rana hispanica*, *R. italica*) показало большее преобладание у первого наземных жертв (Papa et al., 2001). В парке Пинета-ди-Аппьяно (Италия) серая жаба *Bufo bufo* во всех микроместообитаниях предпочитала муравьев, лягушка *Rana dalmatina* – двукрылых, пауков и прямокрылых, тогда как съедобная лягушка *R. esculenta* – двукрылых и перепончатокрылых (Antonelli et al., 2001). Цель данной работы – изучение спектра питания и степени его перекрытия трех видов бесхвостых амфибий (серой жабы – *B. bufo*, остромордой – *Rana arvalis* и травяной – *R. temporaria* лягушек) в различных биотопах при совместном обитании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в Калужской области (широколиственный лес, ельник и черноольшаник) и Республике Мордовия (пойменный луг). Сбор из указанных биотопов проводили в одно время (т.е. пространственная и временная ниши были одинаковы), анализ пищеварительных трактов делали у одноразмерных особей. Для получения сравнимых результатов объем выборок составлял одинаковое количество особей (обычно за 2 – 3 суток отлова по 2 – 4 равноразмерных экземпляра каждого вида). Амфибий отлавливали модифицированными ловушками Барбера (диаметр горлышка 80 мм, объем около 1200 мл) с полиэтиленовыми навесиками на проволочном каркасе (Ручин, Алексеев, 2007). Всего в каждом биотопе было установлено по 30 ловушек, в линию через каждые 10 м. В ловушки заливали 2%-ный раствор формалина.

Сборы проводились в разных биотопах, кратко рассмотренных ниже. Широколиственный лес характеризовался типичной серой лесной почвой (механический состав почвы: суглинистый). В древесно-кустарниковом ярусе произрастали ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), клен платановидный (*Acer platanoides*), липа мелколистная (*Tilia cordata*), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), клен полевой (*A. campestre*), черемуха птичья (*Padus aveum*), ива козья (*Salix caprea*), лещина (*Corylus avellana*), бересклет европейский (*Euonymus europaea*) и бородавчатый (*E. verrucosa*), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylostemum*), крушина ломкая (*Frangula alnus*). В травянистом ярусе: сныть (*Aegopodium podagraria*), зеленчук (*Galeobdolon luteum*), пролесник (*Mercurialis perennis*), копытень (*Asarum europaeum*), медуница (*Pulmonaria obscura*), бор развесистый (*Milium effusum*), колокольчик широколистный (*Campanula latifolia*), осока волосистая (*Carex pilosa*) и др.

В ельнике почва дерново-легкоподзолистая среднеглинистого механического состава. В древесно-кустарниковом ярусе произрастали ель европейская (*Picea abies*), отдельные кусты лещины (*Corylus avellana*) и рябины (*Sorbus aucuparia*). В травянистом ярусе: кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Maiantum bifolium*), копытень (*Asarum europaeum*), голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopterum*). Черноольшаник характеризовался дерново-подзолистой глееватой почвой слабосуглинистого состава. В древесно-кустарниковом ярусе: ольха черная

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

(*Alnus glutinosa*), береза пушистая (*Betula pubescens*), ива козья (*Salix caprea*); в травянистом ярусе – таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), щитовник Карпузиуса (*Dryopteris carthusiana*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), хвощи – лесной (*Equisetum sylvaticum*) и болотный (*E. palustre*), кипрей болотный (*Epilobium palustre*), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*), хмель (*Humulus lupulus*), селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium*), чистяк весенний (*Ficaria verna*), калужница болотная (*Caltha palustris*).

Пойменный луг отличался от предыдущих биотопов легкой супесчаной почвой и полным отсутствием древесного яруса. Из кустарников произрастали только различные виды ив (*Salix* sp.). Травянистый покров хорошо выражен и представлен различными осоками (*Carex* sp.), тимофеевкой (*Phelium* sp.), луговой геранью (*Geranium pratense*), на отдельных участках поймы произрастал подбел (*Andromeda polifolia*).

Во всех случаях по возможности пищевые объекты определялись до вида. Когда определение было затруднено, объект относили к тому или иному роду или семейству (в дальнейшем все идентифицированные объекты «доводили» до одного систематического ранга). Использовались обычные определители по беспозвоночным (Определитель насекомых..., 1965; Мамаев и др., 1976; Негроров, Черненко, 1989; Горностаев, 1998, 1999). При расчетах относительного количества тех или иных объектов питания данные округлялись до сотых. Кроме того, была проведена их дифференцировка по степени подвижности и пространственной группировке (Кузьмин, 1992).

Сравнение проводили по индексу Мориситы, который мало зависит от объема выборки и обычно используется для подобных анализов в отношении земноводных (Песенко, 1982; Кузьмин, 1992). В этом случае расчеты делали, исходя из относительных количеств объектов питания одного систематического ранга (обычно отрядов или семейств применительно к имаго Coleoptera, Hymenoptera и Diptera).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пищевой комок у изученных видов амфибий состоял из представителей трех типов беспозвоночных (Annelida, Mollusca, Arthropoda); основную роль в питании играли членистоногие (табл. 1, 2). Позвоночные животные в пище не найдены. Многие авторы (Медведев, 1974; Велиева, 1981; Плешанов, Лямкин, 1981; Гаранин, 1983; Кутенков, Гурулева, 1988; Завгородний, 2001; Писанец, 2007; Antonelli et al., 2001) указывали на склонность серой жабы к мирмекофагии (избирательному поеданию муравьев). Нами также отмечено подобное явление. Во всех биотопах этот вид потреблял Formicidae, которые составляли 61.69 – 74.69% от всех объектов питания. Помимо муравьев, в значительном числе серая жаба потребляла имаго Carabidae и Staphylinidae и различные группы Arachnida. Остальные группы в пище встречались единичными экземплярами.

В отличие от серой жабы, в пище остромордой лягушки хорошо выраженного лидирующего компонента выявлено не было. Основную часть объектов питания у нее составляли несколько таксономических групп, которые варьировали в зависи-

мости от биотопа (см. табл. 1 и 2). Так, в широколиственном лесу этот вид потреблял в основном червей, равноногих, сенокосцев, пауков, ногохвосток, жужелиц, стафилинид и гусениц, составлявших в сумме 70.52% относительного количества. В ельнике преобладали другие группы (моллюски, ногохвостки, пауки, тли, жужелицы, стафилиниды, наездники, двукрылые), на долю которых приходилось 80.79% относительного количества объектов. Некоторые отличия в спектрах питания также были выявлены у остромордой лягушки, обитающей в черноольшанике и на пойменном лугу. Сходной особенностью для всех местообитаний было наличие в пище этого вида значительного количества пауков и жужелиц.

Таблица 1

Спектры питания у трех синтопичных видов амфибий в широколиственном лесу и ельнике (% от общего числа объектов питания)

Таксон добычи	Широколиственный лес			Ельник		
	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>
1	2	3	4	5	6	7
ANNELIDA	0.07	5.98	4.92	0.17	1.44	1.61
Oligochaeta	0.07	5.98	4.92	0.17	1.44	1.61
Mollusca	0.43	2.79	8.81	0.17	7.21	7.70
Gastropoda	0.43	2.79	8.81	0.17	7.21	7.70
Arthropoda	99.50	91.23	86.27	99.66	91.35	90.69
Crustacea	1.42	9.16	4.15	–	–	0.81
Isopoda	1.42	9.16	4.15	–	–	0.81
Arachnida	6.32	20.32	11.66	2.53	18.75	21.37
Opiliones	3.55	7.17	3.63	1.35	3.85	4.43
Aranei	2.27	12.35	7.51	1.18	14.90	14.92
Acarina	0.50	0.80	0.52	–	–	2.02
Myriapoda	4.40	0.80	1.55	3.88	0.96	2.01
Diplopoda	2.77	–	1.29	2.70	0.48	0.40
Chilopoda	1.63	0.80	0.26	1.18	0.48	1.61
Insecta	87.36	60.95	68.91	93.25	71.64	66.50
Collembola	2.27	15.14	25.90	3.37	6.25	10.08
Psocodea	–	–	0.26	–	–	–
Homoptera	–	3.59	6.48	0.17	5.33	1.21
Auchenorrhyncha	–	2.79	6.48	–	0.48	0.40
Aphidodea	–	0.80	–	0.17	4.85	0.81
Heteroptera	0.92	1.99	2.85	0.84	0.96	4.43
Coleoptera, l. (неопред.)	0.07	0.40	0.26	–	0.48	–
Coleoptera, im. (неопред.)	0.43	0.80	–	–	–	–
Carabidae, l.	–	–	1.04	–	–	–
Carabidae, im.	7.24	7.97	2.59	4.55	6.25	4.43
Catopidae, im.	1.06	1.19	0.26	0.34	0.48	–
Leiodidae, im.	1.63	–	–	0.51	–	0.40
Silphidae, l.	0.07	1.59	1.55	0.17	–	–
Silphidae, im.	0.43	–	0.26	0.51	–	–
Staphylinidae, l.	0.07	–	0.77	0.17	0.48	0.40
Staphylinidae, im.	4.33	6.37	3.63	4.38	12.97	6.85
Helodidae, im.	–	–	–	–	–	0.40
Scarabaeidae, im.	0.07	–	0.26	–	0.96	–
Byrrhidae, im.	0.07	–	–	–	–	–

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Buprestidae, im.	0.07	–	–	–	–	–
Elateridae, l.	–	–	–	–	0.48	–
Elateridae, im.	0.07	1.19	0.26	0.51	0.96	2.02
Cantharidae, l.	–	–	0.52	–	–	–
Cantharidae, im.	0.07	–	0.52	–	–	–
Cryptophagidae, im.	0.07	–	–	–	–	–
Coccinellidae, im.	0.21	–	–	–	–	–
Chrysomelidae, im.	0.07	–	–	–	–	0.40
Anthribidae, im.	–	–	–	–	–	0.40
Curculionidae, im.	2.13	1.19	0.26	1.69	2.40	3.63
Нymenoptera	64.60	5.18	6.73	75.53	7.69	8.06
Нymenoptera, l.	–	0.40	–	–	0.48	1.21
Ichneumonidae, im.	2.91	3.98	6.73	0.84	7.21	6.45
Formicidae	61.69	0.80	–	74.69	–	0.40
Rhaphidioptera, l.	0.07	–	0.26	–	–	–
Neuroptera, l.	–	0.40	0.26	–	0.48	0.40
Neuroptera, im.	0.07	0.40	–	–	0.48	–
Lepidoptera, l.	0.07	6.38	3.37	–	3.36	6.45
Lepidoptera, im.	–	–	0.26	–	0.48	–
Diptera	1.20	7.17	10.36	0.51	21.15	16.94
Tipulidae, im.	0.21	2.79	2.85	–	8.65	5.65
Brachycera, im.	0.92	3.58	7.51	0.34	6.25	4.03
Diptera, l.	0.07	0.80	–	0.17	6.25	7.26
Обработано особей	27	26	26	28	28	29
Количество объектов	1408	251	386	593	208	248

Таблица 2

Спектры питания у трех видов синтопичных амфибий в черноольшанике и на пойменном лугу (% от общего числа объектов питания)

Таксон добычи	Черноольшаник			Пойменный луг		
	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana temporaria</i>
1	8	9	10	11	12	13
ANNELIDA	0.14	3.51	2.42	–	–	–
Oligochaeta	0.14	3.51	2.42	–	–	–
Mollusca	0.55	3.51	9.70	1.00	5.06	1.03
Gastropoda	0.55	3.51	9.70	1.00	5.06	1.03
Arthropoda	99.31	92.98	87.88	99.00	94.94	98.97
Crustacea	0.28	1.75	0.61	–	–	–
Isopoda	0.28	1.75	0.61	–	–	–
Arachnida	3.18	25.44	20.59	1.33	25.32	2.06
Opiliones	0.28	6.14	4.24	0.17	–	–
Aranei	1.66	19.30	14.53	1.16	25.32	2.06
Acarina	1.24	–	1.82	–	–	–
Myriapoda	4.00	0.88	3.64	8.71	–	–
Diplopoda	2.90	0.88	1.82	8.71	–	–
Chilopoda	1.10	–	1.82	–	–	–
Insecta	91.85	64.91	63.04	88.96	69.62	96.91
Collembola	0.83	5.26	1.21	–	–	–
Blattodea	–	0.88	–	–	–	–
Orthoptera	–	–	–	–	1.27	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Homoptera	0.28	–	1.82	–	6.33	5.15
Auchenorrhyncha	0.14	–	1.82	–	6.33	5.15
Aphidoidea	0.14	–	–	–	–	–
Heteroptera	0.14	1.75	3.03	–	–	3.09
Coleoptera, l. (неопред.)	0.14	–	0.61	–	–	–
Coleoptera, im. (неопред.)	0.41	3.51	1.21	1.66	–	–
Carabidae, l.	0.14	–	–	0.33	–	1.03
Carabidae, im.	8.96	7.89	5.45	13.29	20.25	31.98
Catopidae, im.	0.14	–	0.61	0.17	–	–
Leiodidae, im.	0.41	–	–	–	–	–
Silphidae, im.	0.28	–	–	–	–	–
Staphylinidae, l.	0.28	2.63	0.61	–	–	1.03
Staphylinidae, im.	2.62	2.63	5.45	4.65	5.06	6.19
Helodidae, im.	–	–	0.61	–	1.27	–
Scarabaeidae, l.	0.14	–	–	–	–	–
Scarabaeidae, im.	–	–	–	0.33	–	–
Anthicidae, im.	–	–	–	1.33	1.27	–
Elateridae, l.	0.14	0.88	1.21	–	–	–
Elateridae, im.	0.83	3.51	0.61	0.66	2.53	2.06
Cantharidae, im.	–	0.88	–	–	2.53	4.12
Nitidulidae, im.	–	–	0.61	–	–	–
Cryptophagidae, im.	0.14	–	–	–	–	–
Coccinellidae, im.	–	–	–	–	–	1.03
Mycetophagidae, im.	0.14	–	–	–	–	–
Chrysomelidae, im.	0.41	0.88	0.61	0.66	2.53	2.06
Anthribidae, im.	–	–	–	0.33	–	–
Curculionidae, im.	0.28	1.75	1.21	0.33	2.53	7.22
Mecoptera, im.	–	–	–	–	1.27	–
Hymenoptera	73.89	7.02	17.57	64.89	5.06	5.15
Hymenoptera, l.	0.14	–	1.21	–	–	–
Ichneumonidae, im.	1.66	7.02	7.27	0.33	–	4.12
Formicidae	72.09	–	9.09	64.56	5.06	1.03
Neuroptera, im.	0.14	–	0.61	–	–	–
Lepidoptera, l.	0.28	10.53	7.88	–	5.06	5.15
Lepidoptera, im.	–	0.88	–	–	1.27	–
Diptera	0.83	14.03	12.12	0.33	11.39	21.65
Tipulidae, im.	0.14	7.89	4.85	0.33	5.06	12.37
Brachycera, im.	0.28	3.51	3.03	–	3.80	6.19
Muscidae, im.	–	–	–	–	2.53	3.09
Diptera, l.	0.41	2.63	4.24	–	–	–
Обработано особей	18	18	18	10	10	10
Количество объектов	725	114	165	602	79	97

Спектр питания остромордой лягушки изучался многими исследователями. Обычно доминирующими кормовыми группами являются жуки, среди которых преобладают жужелицы, шелконы, хрущи, листоеды, долгоносики (Алейникова, Утробина, 1951; Иноземцев, 1969; Астрадамов, 1973; Медведев, 1974; Глазов, 1975; Гаранин, 1983; Шляхтин, 1985; Лукиянов и др., 2006; Ручин, Алексеев, 2007; Шляхтин и др., 2008). Кроме жуков, многие авторы отмечают большое количество гусениц (до 18%) (Иноземцев, 1969; Глазов, 1975; Гаранин, 1983), двукрылых

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

(Красавцев, 1939; Астрадамов, 1973; Медведев, 1974) и пауков (Гаранин, 1983; Лукиянов и др., 2006; Ручин, Алексеев, 2007).

Как и в случае с остромордой лягушкой, спектр питания травяной лягушки также варьировал в зависимости от биотопа. Основная доля объектов питания (62.94%) в широколиственном лесу приходилась на брюхоногих моллюсков, пауков, коллембол, цикад, наездников и комаров, тогда как в черноольшанике преобладали брюхоногие моллюски, пауки, жужелицы, стафилиныды, наездники, муравьи и личинки бабочек (59.37%). На пойменном лугу в пище травяной лягушки преобладали жужелицы, двукрылые, гусеницы, долгоносики, стафилиныды и цикады (77.34%). Сходные пищевые объекты встречались у травяной лягушки в других регионах (Лебединский, 1979; Гаранин, 1983).

Наибольшую часть пищевого комка у серой жабы во всех биотопах составляли бегающие формы; жертвы с другим типом подвижности были представлены небольшим числом особей. Основную часть объектов серая жаба съедает, схватывая с поверхности земли, в связи с чем в пище значителен процент беспозвоночных – обитателей герпетобия и стратобия (рис. 1 и 2).

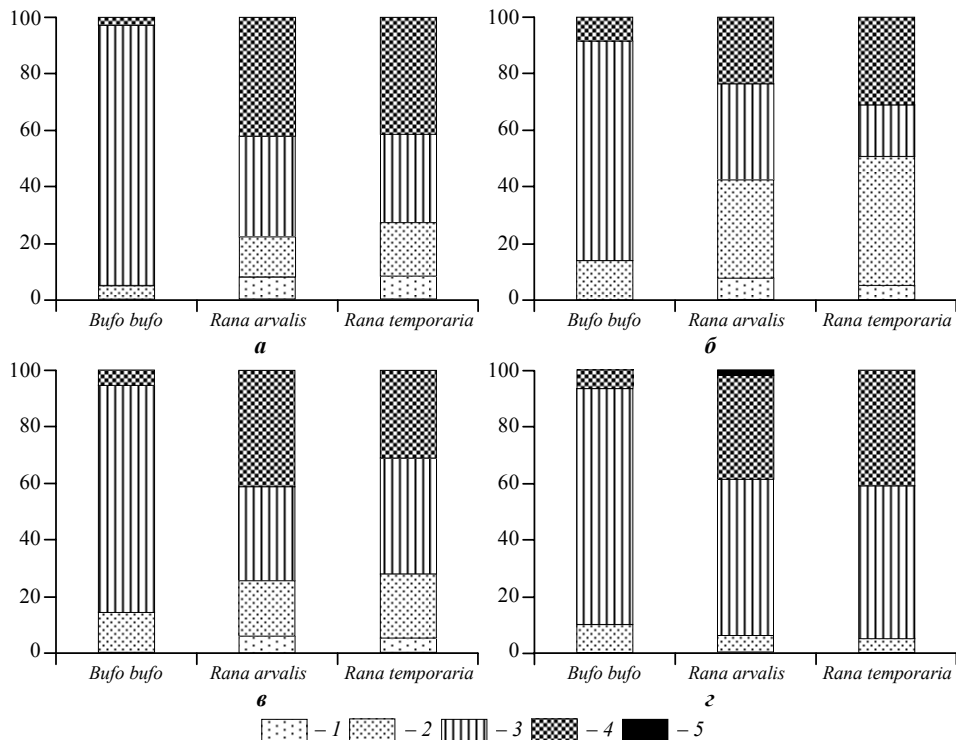


Рис. 1. Доля объектов питания, %, по их пространственной группировке в пищевом комке у трех синтопических видов амфибий в разных биотопах: *a* – ельник, *б* – широколиственный лес, *в* – ольшаник, *г* – пойменный луг; 1 – геобий, 2 – стратобий, 3 – герпетобий, 4 – филлобий, 5 – дендробий

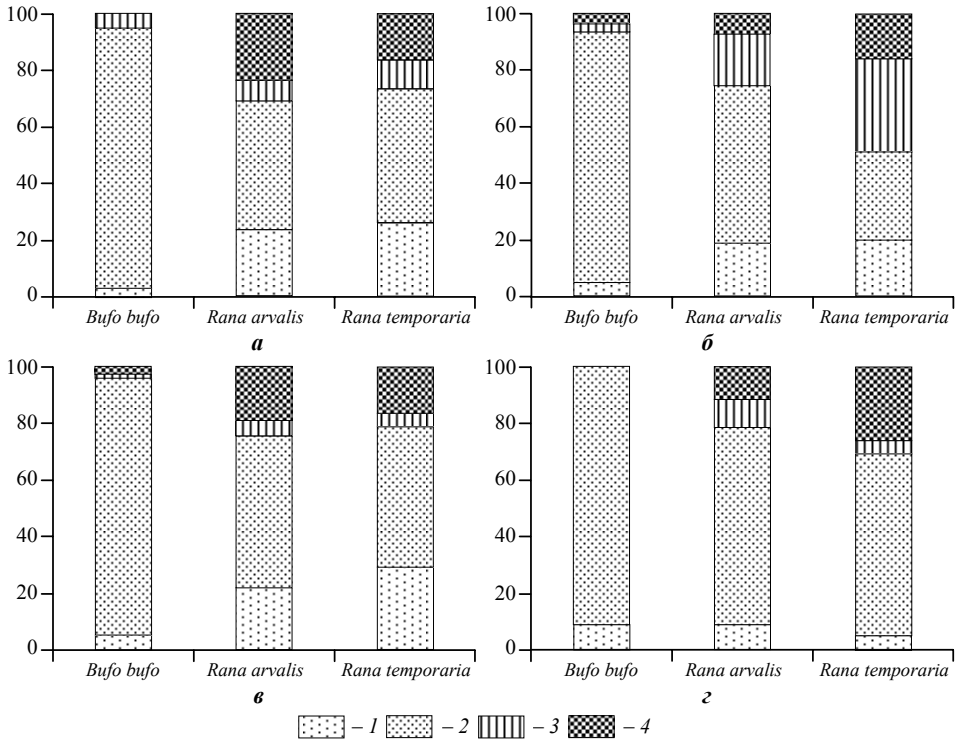


Рис. 2. Доля объектов питания, %, по степени их подвижности в пищевом комке у трех синтопических видов амфибий в разных биотопах: *a* – ельник, *б* – широколиственный лес, *в* – ольшаник, *г* – пойменный луг; 1 – ползающие, 2 – бегающие, 3 – прыгающие, 4 – летающие

У остромордой лягушки во всех местообитаниях в пищевом комке большую долю также имели бегающие формы беспозвоночных. Однако в ельнике и черноольшанике довольно значительную часть составляли летающие формы, в основном перепончатокрылые и двукрылые. В широколиственном лесу ползающие, прыгающие и летающие формы были представлены практически одинаковым числом особей. Из пространственных группировок можно отметить преобладание обитателей подстилки, напочвенного и травянистого яруса в широколиственном лесу. В других типах леса преобладали виды – обитатели поверхности почвы и травы (см. рис. 1 и 2).

В пище травяной лягушки из широколиственного леса бегающие и прыгающие беспозвоночные занимали первые позиции. В остальных местообитаниях основная доля приходилась на бегающие формы. При этом вторую позицию в ельнике и черноольшанике занимали ползающие, а на пойменном лугу – летающие формы. Некоторые отличия выявлены и по пространственной группировке пищевых объектов. Так, в широколиственном лесу пищевой комок у травяной лягушки

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

в основном состоял из обитателей подстилки и травянистого яруса, в ельнике – напочвенного и травянистого ярусов. В черноольшанике в пище у этого вида преобладали в основном представители герпетобия, на пойменном лугу – герпетобия и филлобия (см. рис. 1 и 2). Общим для всех видов являлось практически полное отсутствие в питании форм беспозвоночных, приспособленных к древесному образу жизни (дендробий).

Таксономический спектр питания бурых лягушек связан с их большей подвижностью и активностью при охоте. По замечанию С.Л. Кузьмина (1987), чем сильнее развита у амфибий способность к прыжкам, тем выше в их диете доля беспозвоночных травянистого яруса. Именно это и наблюдалось в наших исследованиях: доля пищевых объектов травянистого яруса в спектре питания бурых лягушек из всех биотопов была неизменно выше таковой у серой жабы.

Особый интерес представляют результаты сравнения спектров питания трех видов (табл. 3). Спектры питания серой жабы и бурых лягушек в трех биотопах, исключая пойменный луг, перекрывались не так значительно, как в паре травяная – остромордая лягушка. Перекрывание трофических спектров между серой жабой и остромордой лягушкой в среднем было меньше такового в паре серая жаба – травяная лягушка (соответственно 10.32 и 14.07%). Расчет коэффициента корреляции индекса Мориситы по парам *bufo* – *temporaria* и *temporaria* – *arvalis* показал довольно высокую положительную тенденцию (0.90) по сравнению с другими: по парам *bufo* – *temporaria* и *bufo* – *arvalis* 0.183, а по парам *bufo* – *arvalis* и *temporaria* – *arvalis* 0.217. Это означает, что при увеличении сходства трофических спектров у травяной лягушки и серой жабы увеличивается сходство и в изученной паре бурых лягушек. Наименьший индекс Мориситы при сравнении любых пар видов получен в ельнике.

Таблица 3

Перекрывание спектров питания амфибий (индекс сходства Мориситы, %) в разных биотопах

Пары видов	Широколиственный лес	Ельник	Черноольшаник	Пойменный луг
<i>Bufo bufo</i> – <i>Rana arvalis</i>	9.90	3.50	4.75	23.11
<i>Bufo bufo</i> – <i>Rana temporaria</i>	6.75	5.09	26.24	18.19
<i>Rana temporaria</i> – <i>Rana arvalis</i>	63.22	42.52	84.10	69.13

Наибольшим перекрыванием трофических спектров (42 – 84%) характеризовались бурые лягушки. Обычно на это указывают и литературные данные (Северцов и др., 1998). Хорошо известно (Кузьмин, 1992), что чем ниже систематический ранг пищевых объектов, тем меньше степень перекрывания потребителей. Как мы отмечали выше, расчеты перекрывания производились на уровне отрядов и семейств (см. табл. 2), но на уровне видов спектры их питания различались: у травяной лягушки обычно встречались более крупные виды жуков с более плотными покровами.

У бесхвостых амфибий экологически сходные виды в условиях симпатрии нередко обитают совместно. У. Хофер с соавторами (Hofer et al., 2004) предположили, что для них условия абиотической среды (например, условия мест размно-

жения) являются более важными ограничителями, чем межвидовая конкуренция за пищу. Для земноводных в большинстве случаев пища не является лимитированным ресурсом (Кузьмин, 1987). В их биоценологическом окружении объектов питания всегда больше, чем они потребляют (Иноземцев, 1969; Завгородний и др., 2001). Однако результаты многих исследований указывают на различия в трофических спектрах. Например, у сибирской лягушки (*Rana amurensis*) и монгольской жабы (*Bufo raddei*) такие отличия наблюдались по отдельным экологическим группам беспозвоночных. В пище первого вида основную часть объектов составляли животные филлобия, а у второго – герпетобия, в то же время спектр питания по стратобионтам и геобионтам практически не различался (Кузьмин, 1987). Трофические ниши бесхвостых амфибий, ведущих наземный образ и обитающих совместно в одних и тех же биотопах, перекрываются в достаточно сильной степени (на 80 – 90%), но у обитающих в воде степень перекрывания ниже, 28 – 70% (Шляхтин, 1985).

В ряде исследований было указано на небольшое предпочтение жертв различными видами земноводных. К примеру, количество муравьев в желудках серой жабы многократно выше, чем особей, попавших в ловушки Барбера (Завгородний и др., 2001). У травяной и остромордой лягушек в желудках чаще, чем в ловушках, встречаются моллюски, пауки, цикады и личинки насекомых (Завгородний и др., 2001). Сходные данные были получены и А.Г. Борисовским (1999), который выяснил, что бурые лягушки с положительной избирательностью поедают медленно передвигающихся насекомых средних размеров, обладающих удлинённой формой тела (щелкуны, стафилины, личинки насекомых). Аналогичные данные по избирательности питания бурых лягушек опубликованы А.А. Иноземцевым (1969).

Несомненно, что трофические спектры амфибий связаны в основном с беспозвоночными, максимально активными в период наибольшей же активности потенциальных добытчиков. Наши наблюдения за поведением и суточной активностью изучаемых видов свидетельствуют о своеобразном положении травяной лягушки, которая занимает «промежуточное» место среди этих видов амфибий. На постоянных маршрутах в биотопах совместного обитания первой на охоте в вечернее время (20⁰⁰ – 21⁰⁰ ч, данные на июнь) появляется остромордая лягушка, которая, активно перемещаясь по участку, добывает пищу. Сходная активность данного вида зарегистрирована под Минском (Рыжевич, 1985). Через некоторое время (обычно через 30 – 40 мин после появления *R. arvalis*) на маршруте начинают появляться травяные лягушки. Часто время их первого появления связано с выпадением росы. После захода солнца и появления более обильной росы (22³⁰ – 23⁰⁰ ч), в сумерках из дневных укрытий выходит серая жаба, которая охотится примерно до 1⁰⁰ – 1³⁰ ч. Ко времени появления *B. bufo* остромордая лягушка на маршрутах уже практически не встречается, а травяная продолжает активно охотиться. Еще необходимо указать, что часто остромордые лягушки встречаются не только вечером, но и гораздо раньше – в 16⁰⁰ – 18⁰⁰ ч. При этом травяные лягушки могут в это же время отмечаться только в качестве исключений (например, под пологом леса), а серые жабы в столь раннее время никогда нами не наблюдались. Таким образом, различия в спектрах питания исследованных видов связаны со временем их активности и манерой охоты.

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М.М., Утробина Н.М.* 1951. К вопросу о роли амфибий в ползающих лесных насаждениях // Зоол. журн. Т. 30, № 3. С. 391 – 397.
- Астрадамов В.И.* 1973. О питании амфибий Мордовии // Материалы конф. молодых ученых Мордовского гос. ун-та. Медицинские и естественные науки. Саранск: Изд-во Морд. гос. ун-та. С. 138 – 139.
- Борисовский А.Г.* 1999. Анализ избирательности питания бурых лягушек (*Rana temporaria*, *R. arvalis*) на пойменном лугу // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биологическое разнообразие Удмуртской Республики. Вып. 2. С. 50 – 58.
- Велиева З.Д.* 1981. О новых находках и экологии серой жабы в Азербайджане // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпет. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 30 – 31.
- Гаранин В.И.* 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Глазов М.В.* 1975. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80, вып. 6. С. 59 – 66.
- Горностаев Г.Н.* 1998. Насекомые. М.: Изд-во АБФ. 560 с.
- Горностаев Г.Н.* 1999. Определитель отрядов и семейств насекомых фауны России. М.: Логос. 176 с.
- Завгородний А.С.* 2001. Земноводные и пресмыкающиеся (Amphibia et Reptilia) Козельского района Калужской области // Проблемы археологии, истории, культуры и природы Козельского края: Козельские краеведческие чтения. Калуга: Полиграф-Информ. Вып. 3 – 4. С. 211 – 213.
- Завгородний А.С., Алексеев С.К., Шашков М.П.* 2001. Спектры питания массовых видов земноводных (Amphibia) в широколиственных лесах юго-востока Калужской области // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Калуга: Изд-во Н. Бочкаревой. С. 322 – 326.
- Иноземцев А.А.* 1969. Трофические связи бурых лягушек в хвойных лесах Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 48, № 11. С. 1687 – 1694.
- Красавцев Б.А.* 1939. Материалы к экологии остромордой лягушки // Вопросы экологии и биоценологии. Т. 4. С. 253 – 268.
- Кузьмин С.Л.* 1987. Сравнительная экология питания земноводных Монголии // Экология. № 2. С. 82 – 86.
- Кузьмин С.Л.* 1992. Трофология хвостатых земноводных: экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука. 167 с.
- Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н.* 1987. Возрастная динамика питания симпатрических тритонов Кавказа // Зоол. журн. Т. 66, вып. 2. С. 82 – 86.
- Кутенков А.П., Гурулева Е.Л.* 1988. К экологии серой жабы (*Bufo bufo* L.) в южной Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 5 – 15.
- Лебединский А.А.* 1979. К изучению питания травяной лягушки // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та. С. 288 – 289.
- Лукиянов С.В., Ручин А.Б., Рыжов М.К.* 2006. Спектр и динамика питания *Rana arvalis* Nilsson в условиях Мордовии // Бюл. «Самарская Лука». № 17. С. 101 – 107.
- Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н.* 1976. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение. 304 с.
- Медведев С.И.* 1974. Материалы к изучению пищи амфибий Северного Донца // Вестн. зоологии (Киев). № 1. С. 48 – 52.

- Негробов О.П., Черненко Ю.И. 1989. Определитель семейств насекомых. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 184 с.
- Одум Ю. 1986. Экология: В 2 т. М.: Мир. Т. 2. 376 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. М.: Наука. 668 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Писанец Е. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Зоол. музей ННПМ НАН Украины. Киев. 312 с.
- Плешанов А.С., Лямкин В.Ф. 1981. О распространении и экологии обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (L.) в Прибайкалье // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке / Зоол. ин-т АН СССР. Л. С. 82 – 85.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К. 2007. К изучению питания остромордой лягушки *Rana arvalis* в Калужской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти. Вып. 10. С. 128 – 133.
- Ручин А.Б., Алексеев С.К. 2008. Материалы к питанию травяной лягушки – *Rana temporaria* (Anura, Amphibia) в Калужской области // Современная герпетология (Саратов). Т. 8, вып. 1. С. 62 – 66.
- Рыжевич К.К. 1985. Соотношение ритмов суточной активности и пищевых спектров остромордой и травяной лягушек в луговых биотопах // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. 6-й Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 183 – 184.
- Северцов А.С., Лялков С.М., Сурова Г.С. 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биологии. Т. 59, № 3. С. 279 – 301.
- Шляхтин Г.В. 1985. Трофические ниши совместно обитающих бесхвостых амфибий // Экология. № 6. С. 24 – 32.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. 2008. Характеристика пищевого рациона остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilson, 1842) и ее сезонная динамика на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология (Саратов). Т. 8, вып. 1. С. 50 – 57.
- Antonelli M., Guidali F., Scali S. 2001. Alimentazione comparata di tre specie di Amuri in relazione all'habitat // Pianura, Cremona (Italy). № 13. С. 353 – 356.
- Denoël M. 2004. Feeding performance in heterochronic alpine newts is consistent with trophic niche and maintenance of polymorphism // Ethology. Vol. 110, № 2. P. 127 – 136.
- Franca L.F., Facure K.G., Giaretta A.A. 2004. Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in southeastern Brazil // Studies on Neotropical Fauna and Environment. Vol. 39, № 3. P. 243 – 248.
- Hofer U., Bersier L.-F., Borcard D. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level // Oikos, Oxford. Vol. 106, № 2. P. 366 – 376.
- Papa L., Venchi A., Bologna M.A. 2001. Food niche characteristics of the yellow-bellied toad in central Italy // Pianura, Cremona (Italy). № 13. С. 259.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities // Science, Washington. Vol. 185. P. 27 – 39.

ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ТРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ

NUTRITION SPECTRA OF THREE SYNTOPICALLY LIVING
AMPHIBIAN SPECIES (ANURA, AMPHIBIA)

A.B. Ruchin ¹ and S.K. Alekseev ²

¹ Mordovian State University
68 Bolshevistskaya Str., Saransk 430000, Russia
E-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

² Kaluga Natural Society
4 Staro-obriadchesky Per., Kaluga 248600, Russia

The nutrition spectra and degree of their overlap for three syntopically living species of amphibians (*Bufo bufo*, *Rana arvalis*, and *R. temporaria*) have been studied. The basic fodder objects of all the species were various Arthropods. A propensity to mirmecophagia was noted for the grey toad. The victim composition of brown frogs was characterized by the absence of obvious prevalence of any invertebrate group, depending on the biotop. The nutrition spectra of grey toads and brown frogs overlapped insignificantly. The highest overlapping was observed in a pair of brown frogs, with a minimum (42.52%) in a fir-grove and a maximum (84.10%) in black alder thickets. Distinctions in the nutrition spectra are due to the period of activity and hunting ways of the species.

Key words: Anura, *Bufo bufo*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, nutrition spectra, trophic niches.