

УДК 597.851

DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-2

Г. А. Лада, М. В. Пятова, Е. Ю. Холобурдина, Д. С. Аксенов

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРЕХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) В СМЕШАННОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЕ REL-ТИПА

### Аннотация.

*Актуальность и цели.* Среднеевропейские зеленые лягушки (*Pelophylax esculentus* complex) – прекрасная модель для изучения гибридогенного видообразования. Одной из важных исследовательских задач является выявление экологической дифференциации видов комплекса при совместном обитании. В пойме р. Хопер в пределах Хоперского государственного природного заповедника все три вида комплекса, озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), прудовая лягушка *P. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобная лягушка *P. esculentus* (Linnaeus, 1758), встречаются с достаточно высокой численностью. В связи с этим целью настоящего исследования является сравнительная экологическая характеристика (включая распределение по биотопам, особенности питания и гельминтофауны) трех видов зеленых лягушек, сосуществующих в смешанной популяционной системе REL-типа.

*Материалы и методы.* Материал получен в 2006–2017 гг. в ходе собственного полевого исследования в озерах Большое Голое, Малое Голое и Ульяновское, расположенных в окрестностях с. Варварино (Новохоперский район Воронежской области), на территории Хоперского заповедника. Используются стандартные методы описания биотопов и учета численности, методы полного гельминтологического вскрытия и извлечения пищевого комка.

*Результаты.* Численность озерной лягушки находится в прямой зависимости от относительной площади свободного водного зеркала, средней высоты травостоя на берегу и окруженности водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью. Напротив, численность прудовой лягушки отрицательно коррелирует с показателем «относительная площадь свободного водного зеркала». Численность съедобной лягушки положительно коррелирует с такими параметрами, как общее проективное покрытие прибрежно-водной, плавающей, погруженной водной и древесной наземной растительностью. В общей сложности, у зеленых лягушек в районе исследования отмечено 29 видов гельминтов (Trematoda – 20, Nematoda – 9). Наибольшее видовое разнообразие (26 видов) и экстенсивность инвазии гельминтов выявлены у озерной лягушки. Видовой состав гельминтов прудовой лягушки заметно беднее в качественном (19 видов) и количественном отношении. Наименьшее видовое

---

© 2018 Лада Г. А., Пятова М. В., Холобурдина Е. Ю., Аксенов Д. С. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

разнообразие гельминтов (15 видов) свойственно съедобной лягушке, при этом экстенсивность ее инвазии некоторыми гельминтами не всегда ниже, чем у родительских форм. Таксономический состав пищи трех видов комплекса зеленых лягушек в целом сходен, однако количественное соотношение многих кормовых организмов в рационе различается. При анализе среды обитания жертв лягушек установлено, что главную часть рациона составляют хортобионты среднего яруса, на втором месте – хортобионты верхнего яруса (в меньшей степени у прудовой лягушки). По способу передвижения среди кормовых организмов преобладают ходяче-бегающие формы, на втором месте – летающие (кроме прудовой лягушки). Жертвами лягушек в основном становятся фитофаги и зоофаги, при этом родительские виды *P. ridibundus* и в особенности *P. lessonae* предпочитают фитофагов, а гибридная *P. esculentus* – зоофагов.

**Выводы.** Выявлена экологическая дифференциация по предпочитаемым биотопам и кормам, а также по составу гельминтофауны трех видов зеленых лягушек (*Pelophylax ridibundus*, *P. lessonae* и *P. esculentus*), сосуществующих в смешанной популяционной системе REL-типа в пойме р. Хопер в окрестностях с. Варварино.

**Ключевые слова:** зеленые лягушки, *Pelophylax esculentus* complex, экологическая дифференциация, биотопы, гельминтофауна, рацион, Воронежская область, Хоперский государственный природный заповедник.

G. A. Lada, M. V. Pyatova, E. Yu. Kholoburdina, D. S. Aksenov

### ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF THREE SPECIES OF WATER FROGS (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) IN MIXED REL-POPULATION SYSTEM

#### Abstract.

**Background.** Central European green frogs (*Pelophylax esculentus* complex) are an excellent model for the study of hybridogenic speciation. One of the important research tasks is to identify the ecological differentiation of the complex species during the cohabitation. In the floodplain of the Koper River within the Kopersky State Nature Reserve, all three species of the complex, lake frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), pool frog *P. lessonae* (Camerano, 1882) and edible frog *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) meet with a fairly high number. In this regard, the aim of this study is to provide a comparative ecological description (including biotope distribution, peculiarities of feeding and helminthofauna) of three species of green frogs coexisting in a mixed REL-type population system.

**Materials and methods.** The material was obtained in 2006–2017 in the course of own field research in the lakes Bolshoe Goloe, Maloe Goloe and Ulyanovskoe, located in the vicinity of the Varvarino village (Novokhopersky district of the Voronezh region), in the territory of the Kopersky reserve. Standard methods of description of habitats and accounting for the numbers, methods of complete helminthological dissection and extraction of the bolus were used.

**Results.** The numbers of the lake frog is directly dependent on the relative area of the free water surface, the average height of the grass stand on the shore and the circumference of the reservoir by coastal water and semi-loaded water vegetation. On the contrary, the numbers of the pond frog negatively correlates with indicator “the relative area of the free water surface”. The numbers of edible frogs positively correlates with such indicators as the total projective cover of coastal-aquatic, floating, submerged aquatic and woody ground vegetation. In total, 29 species of hel-

minthes (Trematoda – 20, Nematoda – 9) were noted in green frogs in the study area. The greatest species diversity (26 species) and high intensity of helminthes invasion were found in the lake frog. The species composition of helminthes of the pond frog is noticeably poorer in qualitative (19 species) and in quantitative terms. The smallest species diversity of helminthes (15 species) is characteristic of the edible frog, and the extent of its invasion of some helminthes is not always lower than that of the parent forms. The taxonomic composition of the food of the three species of green frog complex is mostly similar, but the quantitative ratio of many forage organisms in the diet is different. In the analysis of the habitat of frog victims, it was found that the main part of the diet consists of the middle-layer chortobionts, in second place – the upper-layer chortobionts (to a lesser extent in the pond frog). On the method of movement among the forage organisms walking-running forms are dominated, in second place – flying ones (except pond frog). Victims of frogs are mainly phytophagous and zoophagous, while parental species *P. ridibundus* and *P. lessonae* prefer especially of phytophages, and the hybrid *P. esculentus* – zoophagous.

**Conclusions.** The ecological differentiation of three species of green frogs (*Pelophylax ridibundus*, *P. lessonae* and *P. esculentus*), coexisting in the mixed population system of REL-type in the floodplain of the Kholer River in the vicinity of the Varvarino village, was revealed by the preferred biotopes and forages, as well as by the composition of helminthofauna.

**Key words:** water frogs, *Pelophylax esculentus* complex, ecological differentiation, biotopes, helminth fauna, diet, Voronezh Province, Khopersky State Nature Reserve.

### Введение

Зеленые лягушки (*Pelophylax esculentus* complex) давно привлекают пристальное внимание биологов различного профиля – зоологов, эволюционистов, генетиков, систематиков, экологов, этологов и др. Это объясняется тем, что для данного комплекса характерны необычные эволюционно-генетические явления: гибридизация, менделевское наследование, полиплоидия [1–3]. По современным представлениям, в Центральной и Восточной Европе комплекс включает три вида: озерную (*P. ridibundus* (Pallas, 1771)), прудовую (*P. lessonae* (Camerano, 1882)) и съедобную (*P. esculentus* (Linnaeus, 1758)) лягушек. При этом последняя рассматривается как особая форма, возникшая в результате гибридизации двух первых видов. Одно из важнейших направлений в исследовании сложных взаимоотношений внутри комплекса зеленых лягушек – изучение экологической дифференциации этих животных. Специальные работы в этом направлении с учетом современных представлений о гибридогенном происхождении *P. esculentus* начаты на востоке Центрального Черноземья свыше десяти лет назад. Результаты частично опубликованы в работах [4–10].

Цель настоящего исследования – выявление экологической дифференциации видов зеленых лягушек. В связи с тем, что выбор местообитаний, взаимоотношения с пищей и врагами являются важнейшими экологическими особенностями животных, для достижения поставленной цели дана сравнительная биотопическая, гельминтологическая и трофологическая характеристика трех видов зеленых лягушек в смешанной популяционной системе REL-типа, т.е. при их совместном обитании.

### Материалы и методы

Сбор материала проводился в июне–августе 2006–2017 гг. в Хоперском государственном природном заповеднике (далее ХГПЗ). В озерах Большое Голое (51°20' с.ш., 41°72' в.д.), Малое Голое (51°19' с.ш., 41°73' в.д.) и Ульяновское (51°22' с.ш., 41°71' в.д.), расположенных в окрестностях с. Варварино (Новохоперский район Воронежской области), представлена смешанная популяционная система *REL*-типа, причем численность всех трех видов достаточно велика [11].

Видовая принадлежность лягушек определялась по внешним морфологическим признакам и голосам самцов [2]. Правильность определения ранее была подтверждена с помощью метода проточной ДНК-цитометрии [11].

Относительная численность видов зеленых лягушек в озерах оценивалась по числу «солирующих» самцов на 1 км береговой линии.

Определение видового состава наземной растительности производилось по М. И. Нейштадту [12], Ю. К. Крубергу и З. В. Чефрановой [13], П. И. Лапину [14], Т. А. Работнову [15], И. А. Губанову и др. [16]. Площадь ее проективного покрытия определялась по методике Т. В. Курнишковой и М. М. Старостенковой [17], на полосе длиной 10 м и шириной 1 м, непосредственно примыкающей к кромке воды. Определение видов водной растительности проводилось по Е. В. Печенюк [18], а ее проективного покрытия – по глазомерной методике, в процентах от поверхности водоема.

Учитывались также такие показатели, как относительная площадь свободного водного зеркала (%), средняя высота травостоя на берегу (см), окруженность водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью (%), затененность поверхности водоема древесно-кустарниковой растительностью (%).

Гельминтологическое исследование выполнено на 479 половозрелых особях зеленых лягушек (*P. ridibundus* – 192, *P. lessonae* – 229, *P. esculentus* – 58). Полное гельминтологическое вскрытие амфибий, сбор, фиксация и обработка гельминтологического материала производились стандартными методами [19–22]. Определение видов и стадий развития гельминтов осуществлялось по К. М. Рыжикову и др. [23], В. Е. Сударикову и др. [24]. Использовались следующие показатели зараженности гельминтами: экстенсивность инвазии (E, %) – процент заражения хозяина паразитами одного вида; интенсивность инвазии (экз.) – минимальное и максимальное число паразитов одного вида; индекс обилия (экз.) – средняя численность паразитов одного вида. Выделялись следующие группы гельминтов по экстенсивности инвазии: доминантные (E > 70 %); субдоминантные (E > 50 %); обычные (E > 30 %); редкие (E > 10 %); единичные (E < 10 %). Сходство состава гельминтов оценивалось по индексу Жаккара ( $I_j$ ) [25]. Достоверность различий экстенсивности инвазии определялась по  $f$ -критерию Фишера ( $F$ ) [26].

Питание лягушек изучалось прижизненно методом промывания желудков, при этом животные временно наркотизировались эфиром [27]. Количественная оценка пищевых компонентов производилась с использованием показателей встречаемости в желудках лягушек и среди экземпляров добычи. В общей сложности было обследовано 580 взрослых особей зеленых лягушек (*P. ridibundus* – 263, *P. lessonae* – 254, *P. esculentus* – 63). Желудки 77 из них

оказались пустыми, из остальных 503 желудков извлекли 6331 экземпляр добычи. В лабораторных условиях определялось таксономическое положение [28–30] каждой жертвы. Экологическая характеристика кормовых организмов лягушек давалась по следующим параметрам: среда обитания, характер передвижения и тип питания.

### Результаты и обсуждение

**Характеристика биотопов.** Данные по этому разделу работы представлены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика биотопов трех видов зеленых лягушек в Хоперском заповеднике

Численность лягушек и показатели биотопов		Озера		
		Большое Голое	Малое Голое	Ульянов- ское
Средняя относительная численность вокализирующих самцов лягушек, ос./км	<i>P. ridibundus</i>	6,21 ± 1,13	2,70 ± 0,42	2,72 ± 0,61
	<i>P. esculentus</i>	3,45 ± 1,03	4,00 ± 1,53	1,72 ± 0,67
	<i>P. lessonae</i>	2,42 ± 0,57	9,04 ± 2,03	7,52 ± 3,06
Общее проективное покрытие прибрежно-водной растительности, %		10	20	12
Общее проективное покрытие плавающей водной растительности, %		33	52	25
Общее проективное покрытие погруженной водной растительности, %		40	83	73
Относительная площадь свободного водного зеркала, %		68	52	25
Общее проективное покрытие травянистой наземной растительности, %		100	100	83
Общее проективное покрытие древесной наземной растительности, %		80	90	40
Средняя высота травостоя на берегу, см		93	60	43
Окруженность водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью, %		90	80	37
Затененность поверхности водоема древесно-кустарниковой растительностью, %		5	10	0

Численность озерной лягушки находится в прямой зависимости от относительной площади свободного водного зеркала, средней высоты травостоя на берегу и окруженности водоема прибрежно-водной и полупогруженной водной растительностью. Напротив, высокий уровень общего проективного покрытия погруженной водной растительности негативно влияет на численность *P. ridibundus*. В результате этот вид наиболее комфортно чувствует себя в озере Большое Голое – крупном, достаточно глубоком водоеме,

имеющем обширное свободное водное зеркало и хорошо защищенном по берегам водной и околоводной растительностью.

Численность прудовой лягушки в отличие от озерной отрицательно коррелирует с показателем «относительная площадь свободного водного зеркала». Именно поэтому *P. lessonae* наиболее многочисленна в сравнительно небольших и неглубоких озерах Малое Голое и Ульяновское.

Для съедобной лягушки наиболее оптимальны условия, которыми характеризуется оз. Малое Голое. Ее численность находится в прямой зависимости от таких показателей, как общее проективное покрытие прибрежно-водной, плавающей, погруженной водной и древесной наземной растительности. Следовательно, этот вид предпочитает сильно заросшие разнообразной растительностью водоемы.

Следует добавить, что даже в пределах одного и того же водоема три вида зеленых лягушек располагаются преимущественно в тех участках, которые обладают наиболее благоприятной совокупностью показателей. Так, в оз. Большое Голое особи *P. esculentus* и *P. lessonae* предпочитают держаться среди зарослей водной растительности, а *P. ridibundus* обычно занимает участки, расположенные вдоль границ свободного водного зеркала. В озерах Малое Голое и Ульяновское *P. lessonae* многочисленна на мелких заросших местах, в основном в южной части названных водоемов, в то время как *P. ridibundus* придерживается более глубоких участков с наличием свободной воды. Редкая в озере Ульяновское *P. esculentus* единичными экземплярами располагается между особями родительских видов.

В целом наши данные дополняют и расширяют опубликованные ранее с нашим участием материалы по биотопической характеристике трех видов зеленых лягушек [9, 31, 32].

**Видовой состав гельминтов.** В общей сложности, у зеленых лягушек ХГПЗ отмечено 29 видов гельминтов: Trematoda – 20, Nematoda – 9 (табл. 2).

Таблица 2

Видовой состав гельминтов трех видов зеленых лягушек в Хоперском заповеднике (в числителе – экстенсивность инвазии, %, в скобках – интенсивность инвазии, экземпляров; в знаменателе – индекс обилия, экземпляров)

Виды гельминтов	<i>P. ridibundus</i> (n = 192)	<i>P. esculentus</i> (n = 58)	<i>P. lessonae</i> (n = 229)
1	2	3	4
TREMATODA			
<i>Gorgoderia microovata</i>	–	$\frac{1,72 \pm 1,71 (2)}{0,03 \pm 0,03}$	–
<i>Gorgoderia pagenstecheri</i>	$\frac{0,52 \pm 0,52 (2)}{0,01 \pm 0,01}$	–	–
<i>Gorgoderia varsoviensis</i>	$\frac{2,08 \pm 1,03 (1-3)}{0,04 \pm 0,02}$	$\frac{1,72 \pm 1,71 (1)}{0,02 \pm 0,02}$	$\frac{2,18 \pm 0,96 (1-4)}{0,34 \pm 0,02}$
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	$\frac{0,52 \pm 0,52 (16)}{0,08 \pm 0,08}$	–	–

1	2	3	4
<i>Halipegus ovocaudatus</i>	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	$26,04 \pm 3,17$ (1–14) $0,70 \pm 0,12$	$25,86 \pm 5,75$ (1–40) $1,38 \pm 0,70$	$13,54 \pm 2,26$ (1–4) $0,30 \pm 0,06$
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	$29,17 \pm 3,28$ (1–20) $1,09 \pm 0,17$	$20,69 \pm 5,32$ (1–7) $0,55 \pm 0,19$	$11,35 \pm 2,10$ (1–52) $0,83 \pm 0,30$
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Pneumonoeces variegatus</i>	$9,90 \pm 2,16$ (1–4) $0,20 \pm 0,05$	$20,69 \pm 5,32$ (1–6) $0,40 \pm 0,13$	$30,13 \pm 3,03$ (1–7) $0,59 \pm 0,07$
<i>Pneumonoeces asper</i>	$6,77 \pm 1,81$ (1–16) $0,17 \pm 0,09$	$10,34 \pm 4,00$ (1–5) $0,21 \pm 0,10$	$0,90 \pm 0,62$ (1) $0,01 \pm 0,01$
<i>Skrjabinoeces similis</i>	$11,46 \pm 2,30$ (1–7) $0,24 \pm 0,06$	$25,86 \pm 5,75$ (1–4) $0,53 \pm 0,14$	$9,61 \pm 1,95$ (1–3) $0,14 \pm 0,04$
<i>Encyclometra colubrimurorum</i> , larvae	$1,04 \pm 0,73$ (2–9) $0,06 \pm 0,05$	–	$12,23 \pm 2,17$ (1–5) $0,30 \pm 0,06$
<i>Pleurogenes claviger</i>	$44,80 \pm 3,59$ (1–36) $2,29 \pm 0,31$	$31,03 \pm 6,07$ (1–10) $0,90 \pm 0,26$	$26,64 \pm 2,92$ (1–15) $0,99 \pm 0,15$
<i>Brandesia turgida</i>	$1,56 \pm 0,90$ (1–3) $0,03 \pm 0,02$	$1,72 \pm 1,71$ (3) $0,05 \pm 0,05$	$1,31 \pm 0,75$ (1–3) $0,02 \pm 0,01$
<i>Pleurogenoides medians</i>	$35,94 \pm 3,46$ (1–77) $3,44 \pm 0,73$	$39,66 \pm 6,42$ (1–52) $3,60 \pm 1,17$	$41,92 \pm 3,26$ (1–106) $4,53 \pm 0,78$
<i>Prosotocus confusus</i>	$34,40 \pm 3,43$ (1–254) $4,64 \pm 1,48$	$29,31 \pm 5,97$ (1–34) $1,55 \pm 0,66$	$16,59 \pm 2,46$ (1–13) $0,69 \pm 0,14$
<i>Strigea strigis</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	$0,44 \pm 0,44$ (3) $0,01 \pm 0,01$
<i>Strigea falconis</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Alaria alata</i> , larvae	–	–	$1,31 \pm 0,75$ (6–176) $1,06 \pm 0,81$
<i>Tylodelphys excavata</i> , larvae	$1,56 \pm 0,90$ (4–6) $0,08 \pm 0,05$	$1,72 \pm 1,71$ (4) $0,07 \pm 0,07$	$1,31 \pm 0,75$ (1–8) $0,06 \pm 0,04$
NEMATODA			
<i>Rhabdias bufonis</i>	$1,04 \pm 0,73$ (1) $0,01 \pm 0,01$	–	–
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	$9,40 \pm 2,11$ (1–30) $0,35 \pm 0,16$	$1,72 \pm 1,71$ (2) $0,03 \pm 0,03$	$6,55 \pm 1,64$ (1–7) $0,15 \pm 0,05$
<i>Aplectana acuminata</i>	$0,52 \pm 0,52$ (1) $0,01 \pm 0,01$	$1,72 \pm 1,71$ (3) $0,05 \pm 0,05$	$0,44 \pm 0,44$ (4) $0,02 \pm 0,02$
<i>Cosmocerca ornata</i>	$2,10 \pm 1,03$ (1–14) $0,10 \pm 0,07$	–	–
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>	$0,52 \pm 0,52$ (2) $0,01 \pm 0,01$	–	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<i>Thelandros tba</i>	–	–	$0,44 \pm 0,44$ (1) $0,004 \pm 0,004$
<i>Spiroxys contortus</i> , larvae	$0,52 \pm 0,52$ (4) $0,02 \pm 0,02$	–	$0,44 \pm 0,44$ (1) $0,004 \pm 0,004$
<i>Icosiella neglecta</i>	$15,10 \pm 2,58$ (1–8) $0,31 \pm 0,07$	$12,07 \pm 4,28$ (1–4) $0,26 \pm 0,10$	$9,17 \pm 1,91$ (1–7) $0,19 \pm 0,05$
Nematoda gen. sp.	$1,04 \pm 0,73$ (30–400) $2,24 \pm 2,09$	–	–
Общее число видов гельминтов	26	15	19

У *P. ridibundus* обнаружено 26 видов паразитов (Trematoda – 18, Nematoda – 8), 6 из которых представлены личиночными формами гельминтов (табл. 2). Среди них отсутствуют доминантные и субдоминантные виды. Обычными видами являются *P. claviger*, *P. medians* и *P. confusus*. Редкими видами можно назвать *D. subclavatus*, *O. ranae*, *S. similis* и *I. neglecta*. Все остальные виды – единичные.

У *P. lessonae* выявлено 19 видов паразитов (Trematoda – 14, Nematoda – 5), 4 из которых представлены личиночными формами (табл. 2). Доминантные и субдоминантные виды также отсутствуют. Обычными видами являются *P. variegatus* и *P. medians*. Редкими были 5 видов: *D. subclavatus*, *O. ranae*, *E. colubrimurorum* (larvae), *P. claviger*, *P. confusus*. Остальные 12 гельминтов – единичные виды.

У *P. esculentus* зарегистрировано 15 видов гельминтов (Trematoda – 12, Nematoda – 3), из которых только 1 вид (*T. excavata*) – на стадии метацеркарий (табл. 2). Среди найденных видов нет доминантных и субдоминантных. К обычным видам относятся *P. claviger* и *P. medians*, к редким – *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. confusus* и *I. neglecta*. Остальные 6 видов гельминтов встречаются единично.

Таким образом, сравнение качественного и количественного состава гельминтов трех видов комплекса зеленых лягушек позволило выявить следующие закономерности. Наибольшее видовое разнообразие (26 видов) и экстенсивность инвазии гельминтов выявлены у озерной лягушки. Видовой состав гельминтов *P. lessonae* заметно беднее в качественном (19 видов) и количественном отношении. Наименьшее видовое разнообразие гельминтов (15 видов) свойственно съедобной лягушке, при этом экстенсивность ее инвазии некоторыми гельминтами не всегда ниже, чем у родительских форм.

Полученные нами результаты в целом подтверждают мнение И. В. Чихляева [33], И. В. Чихляева с соавторами [34], А. И. Файзулина с соавторами [35] о том, что видовой состав гельминтов *P. ridibundus* в Среднем Поволжье заметно разнообразнее, чем у *P. lessonae*. Напротив, С. В. Лукиянов с соавторами [36] и М. К. Рыжов [37] указывают, что видовой состав гельминтов *P. esculentus* и *P. lessonae* в Мордовии более разнообразен, чем у *P. ridibundus*.

У лягушек ХГПЗ выявлены следующие достоверные различия по экстенсивности инвазии гельминтами. *P. ridibundus* в большей степени, чем *P. lessonae*, заражена *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. asper*, *P. claviger* и *P. confusus*, в меньшей степени – *P. variegatus* и *E. colubrimurorum* (larvae). У *P. esculentus*, по сравнению с *P. lessonae*, выше экстенсивность инвазии *D. subclavatus*, *P. asper*, *S. similis* и *P. confusus*, по сравнению с *P. ridibundus*, выше зараженность *P. variegatus* и *S. similis*.

У трех видов лягушек ХГПЗ обнаружено 14 общих видов гельминтов: *G. varsoviensis*, *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus*, *T. excavata*, *O. filiformis*, *A. acuminata* и *I. neglecta*. Большинство (11 видов) составляют взрослые формы трематод. Наибольшее сходство по видовому составу гельминтов имеют *P. lessonae* и *P. esculentus* ( $I_j = 0,70$ ), у них выявлено 14 общих видов: Trematoda – 11, Nematoda – 3. *P. ridibundus* и *P. lessonae* сходны по 17 видам: Trematoda – 13, Nematoda – 4;  $I_j = 0,61$ . Наименьшим сходством характеризуются *P. ridibundus* и *P. esculentus* ( $I_j = 0,52$ ): 14 общих видов паразитов (Trematoda – 11, Nematoda – 3).

**Состав пищи.** Сведения о таксономическом составе кормовых организмов зеленых лягушек представлены в табл. 3.

Таблица 3

Таксономический состав кормовых организмов  
трех видов зеленых лягушек в ХГПЗ (А – встречаемость в желудках;  
В – встречаемость среди экземпляров добычи; i. – имаго; l. – личинки)

Таксоны добычи	<i>P. ridibundus</i> (n = 263)				<i>P. esculentus</i> (n = 63)				<i>P. lessonae</i> (n = 254)			
	А		В		А		В		А		В	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Lumbricidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	3	0,07
Succineidae	29	11,03	108	5,47	6	9,52	23	6,76	45	17,72	285	7,09
Planorbidae	2	0,76	2	0,10	1	1,59	1	0,29	2	0,79	2	0,05
Gastropoda, др.	12	4,56	24	1,22	1	1,59	1	0,29	8	3,15	10	0,25
Crustacea	1	0,38	3	0,15	–	–	–	–	–	–	–	–
Aranei	96	36,50	163	8,26	23	36,51	44	12,94	91	35,83	130	3,24
Acariformes	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Collembola	7	2,66	21	1,06	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Ephemeroptera, i.	1	0,38	1	0,05	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Ephemeroptera, l.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Lestidae, i.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	3	1,18	4	0,10
Lestidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Coenagrionidae	17	6,46	31	1,57	7	11,11	16	4,71	19	7,48	40	1,00
Zygoptera, др.	3	1,14	3	0,15	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Corduliidae, i.	27	10,27	45	2,28	14	22,22	22	6,47	10	3,94	17	0,42
Corduliidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	3	1,18	3	0,07
Libellulidae	4	1,52	4	0,20	2	3,17	4	1,18	7	2,76	12	0,30

## Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Anisoptera, др.	8	3,04	9	0,46	5	7,94	6	1,76	3	1,18	3	0,07
Odonata, i., др.	4	1,52	4	0,20	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Odonata, l., др.	1	0,38	1	0,05	3	4,76	3	0,88	6	2,36	6	0,15
Tettigoniidae	3	1,14	3	0,15	1	1,59	2	0,59	1	0,39	1	0,02
Gryllidae	3	1,14	3	0,15	1	1,59	1	0,29	3	1,18	3	0,07
Gryllotalpidae, i.	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Gryllotalpidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tetrigidae	6	2,28	8	0,41	1	1,59	1	0,29	18	7,09	28	0,70
Acrididae	7	2,66	19	0,96	7	11,11	14	4,12	10	3,94	20	0,50
Orthoptera, i., др.	6	2,28	18	0,91	1	1,59	2	0,59	6	2,36	7	0,17
Orthoptera, l., др.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Forficulidae	3	1,14	11	0,56	–	–	–	–	–	–	–	–
Psocoptera	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Delphacidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Cicadellidae	4	1,52	4	0,20	1	1,59	1	0,29	2	0,79	3	0,07
Aphidinea	36	13,69	195	9,88	1	1,59	4	1,18	17	6,69	2282	56,81
Homoptera, др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Nepidae, i.	5	1,90	5	0,25	1	1,59	1	0,29	10	3,94	10	0,25
Nepidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Naucoridae, i.	26	9,89	44	2,23	5	7,94	5	1,47	5	1,97	11	0,27
Naucoridae, l.	8	3,04	15	0,76	–	–	–	–	–	–	–	–
Notonectidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Pleidae	2	0,76	3	0,15	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Mesoveliidae	21	7,98	72	3,65	–	–	–	–	5	1,97	21	0,52
Veliidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Gerridae, i.	38	14,45	64	3,24	5	7,94	15	4,41	46	18,11	91	2,27
Gerridae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	3	1,18	11	0,27
Anthocoridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Saldidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Lygaeidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Coreidae	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Scutelleridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Pentatomidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	4	1,57	4	0,10
Cydnidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	2	0,05
Hemiptera, i., др.	18	6,84	22	1,11	3	4,76	3	0,88	12	4,72	16	0,40
Hemiptera, l., др.	6	2,28	13	0,66	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Mecoptera	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Haliplidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Dytiscidae, i.	9	3,42	9	0,46	2	3,17	2	0,59	7	2,76	7	0,17
Dytiscidae, l.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Carabidae, i.	20	7,60	21	1,06	8	12,70	12	3,53	32	12,60	43	1,07

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Carabidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Hydrophilidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	12	4,72	12	0,30
Histeridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Silphidae	2	0,76	2	0,10	1	1,59	1	0,29	7	2,76	9	0,22
Staphylinidae, i.	4	1,52	4	0,20	1	1,59	1	0,29	10	3,94	11	0,27
Staphylinidae, l.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Scarabaeidae	9	3,42	9	0,46	3	4,76	4	1,18	15	5,91	22	0,55
Buprestidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Dryopidae	–	–	–	–	1	1,59	13	3,82	–	–	–	–
Heteroceridae	3	1,14	3	0,15	1	1,59	1	0,29	5	1,97	61	1,52
Elateridae	1	0,38	2	0,10	1	1,59	1	0,29	4	1,57	4	0,10
Cantharidae	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	3	1,18	4	0,10
Dermestidae, i.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Dermestidae, l.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Nitidulidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Coccinellidae, i.	24	9,13	26	1,32	3	4,76	3	0,88	25	9,84	35	0,87
Coccinellidae, l.	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	3	1,18	10	0,25
Lagriidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tenebrionidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Cerambycidae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Chrysomelidae, i.	53	20,15	265	13,42	9	14,29	28	8,24	48	18,90	159	3,96
Chrysomelidae, l.	6	2,28	29	1,47	1	1,59	2	0,59	8	3,15	104	2,59
Curculionidae	12	4,56	47	2,38	1	1,59	1	0,29	16	6,30	23	0,57
Coleoptera, i., др.	15	5,70	17	0,86	3	4,76	3	0,88	10	3,94	10	0,25
Coleoptera, l., др.	6	2,28	6	0,30	2	3,17	2	0,59	8	3,15	11	0,27
Sphingidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Noctuidae, i.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–
Noctuidae, l.	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Lepidoptera, i., др.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	5	1,97	5	0,12
Lepidoptera, l., др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Trichoptera, i.	10	3,80	16	0,81	3	4,76	3	0,88	6	2,36	7	0,17
Trichoptera, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tenthredinidae, l.	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Ichneumonidae	8	3,04	15	0,76	3	4,76	3	0,88	9	3,54	25	0,62
Vespidae	6	2,28	10	0,51	4	6,35	10	2,94	18	7,09	32	0,80
Scoliidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Sphecidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–
Apidae	6	2,28	6	0,30	2	3,17	2	0,59	6	2,36	9	0,22
Apoidea, др.	2	0,76	4	0,20	2	3,17	2	0,59	2	0,79	2	0,05
Formicidae	23	8,75	33	1,67	4	6,35	4	1,18	41	16,14	97	2,41
Hymenoptera, др.	23	8,75	50	2,53	7	11,11	21	6,18	19	7,48	37	0,92

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Limoniidae	–	–	–	–	2	3,17	2	0,59	3	1,18	4	0,11
Tipulidae	5	1,90	5	0,25	1	1,59	1	0,29	5	1,97	7	0,17
Culicidae	29	11,03	86	4,36	7	11,11	16	4,71	8	3,15	12	0,30
Chironomidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	2	0,05
Nematocera, i., др.	20	7,60	92	4,66	1	1,59	1	0,29	17	6,69	35	0,87
Nematocera, l., др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Stratiomyidae, i.	1	0,38	1	0,05	2	3,17	2	0,59	5	1,97	6	0,15
Stratiomyidae, l.	13	4,94	16	0,81	–	–	–	–	6	2,36	9	0,22
Tabanidae, i.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Tabanidae, l.	–	–	–	–	1	1,59	1	0,29	1	0,39	1	0,02
Rhagionidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Asilidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Bombyliidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Syrphidae	5	1,90	5	0,25	–	–	–	–	3	1,18	3	0,07
Dolichopodidae	9	3,42	14	0,71	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Chloropidae	18	6,84	37	1,87	3	4,76	3	0,88	1	0,39	1	0,02
Ephydriidae	4	1,52	5	0,25	–	–	–	–	2	0,79	2	0,05
Scatophagidae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Lauxaniidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	2	0,05
Muscidae, i.	2	0,76	3	0,15	1	1,59	1	0,29	–	–	–	–
Muscidae, l.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Anthomyiidae	5	1,90	11	0,56	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Calliphoridae	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Tachinidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Brachycera, i., др.	15	5,70	22	1,11	1	1,59	1	0,29	6	2,36	7	0,17
Brachycera, l., др.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,39	6	0,15
Diptera, i., др.	19	7,22	24	1,22	4	6,35	7	2,06	13	5,12	22	0,55
Diptera, l., др.	11	4,18	13	0,66	1	1,59	1	0,29	14	5,51	41	1,02
Insecta, i., др.	44	16,73	95	4,81	9	14,29	10	2,94	34	13,39	39	0,97
Insecta, l., др.	4	1,52	5	0,25	–	–	–	–	1	0,39	5	0,12
Arthropoda, др.	1	0,38	1	0,05	–	–	–	–	–	–	–	–
Osteichthyes	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	5	1,97	6	0,15
Ranidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Lacertidae	2	0,76	2	0,10	–	–	–	–	1	0,39	1	0,02
Итого	–	–	1974	100,00	–	–	340	100,00	–	–	4017	100,00

Среди всех объектов питания трех видов комплекса зеленых лягушек найдены животные из четырех типов: кольчатые черви (Annelida), моллюски (Mollusca), членистоногие (Arthropoda) и хордовые (Chordata). Основа пищи – членистоногие (92,53 % всех жертв). Заметную долю в рационе лягушек, особенно *P. lessonae*, составляют брюхоногие моллюски (преимущественно янтарки, реже катушки). Кольчатые черви (дождевые черви Lumbricidae) отме-

чены в желудках двух особей *P. lessonae*. Позвоночные (рыбы, сеголетки *P. ridibundus* и *Lacerta agilis*) изредка поедаются *P. ridibundus* и *P. lessonae*.

Наибольшее значение в питании всех видов лягушек имеют насекомые (87,16 % всех жертв). Они представлены в желудках амфибий 14 отрядами. Жесткокрылые (21 семейство) найдены в пищеварительных трактах большинства особей всех трех видов лягушек. Суммарно они составляют более 1/5 пищи *P. ridibundus* и *P. esculentus*. Лишь в рационе *P. lessonae* они уступают первое место равнокрылым (Homoptera, почти исключительно тли Aphidinea), составляющим более половины (56,90 %) жертв лягушек этого вида. Для сравнения, *P. ridibundus* потребляют равнокрылых гораздо реже (10,13 %), а *P. esculentus* – совсем редко (1,47 %). Двукрылые (Diptera) (19 семейств) часто поедаются *P. ridibundus* (17,31 %), реже *P. esculentus* (10,57 %) и совсем редко *P. lessonae* (4,12 %). Доля полужесткокрылых (Heteroptera) (14 семейств) среди жертв лягушек уменьшается в ряду *P. ridibundus* (12,40 %) – *P. esculentus* (7,63 %) – *P. lessonae* (4,24 %). Стрекозы (Odonata) часто добываются *P. esculentus* (15,00 %), гораздо реже *P. ridibundus* (5,01 %) и *P. lessonae* (2,23 %). Перепончатокрылые (Hymenoptera, 7 семейств) играют определенную роль в питании зеленых лягушек, особенно *P. esculentus*. Из прямокрылых (Orthoptera) чаще других добываются саранчовые (*P. esculentus*) и прыгунчики (по встречаемости в желудках *P. lessonae*). Роль насекомых из других отрядов в пище зеленых лягушек незначительна. Кроме насекомых, лягушки всех трех видов охотно поедают пауков (Aranei): они встречаются примерно в трети осмотренных желудков; их доля среди жертв снижается в ряду *P. esculentus* (12,94 %), *P. ridibundus* (8,26 %) и *P. lessonae* (3,24 %).

Таким образом, таксономический состав пищи трех видов комплекса зеленых лягушек в целом сходен, однако количественное соотношение многих кормовых организмов в рационе различается.

Сведения об экологических группах животных, представленных в рационе лягушек, даны в табл. 4.

Таблица 4

Экологическая характеристика кормовых организмов трех видов зеленых лягушек (по встречаемости среди экземпляров добычи, %)

Экологические группы кормовых организмов	<i>P. ridibundus</i>	<i>P. esculentus</i>	<i>P. lessonae</i>
1	2	3	4
Среда обитания			
Хортобионты верхнего яруса	22,7	28,2	6,2
Хортобионты среднего яруса	40,6	29,4	75,4
Герпетобионты	4,7	6,2	5,3
Норные герпетобионты	0,1	0,3	0,2
Эдафобионты	–	–	0,1
Гидробионты	5,5	3,8	1,8
Пленочные гидробионты	3,3	4,4	2,6
Среда обитания не установлена	20,5	27,6	8,4

Окончание табл. 4

1	2	3	4
Способ передвижения			
Активно летающие	23,2	29,4	6,7
Ходяче-бегающие	51,2	41,8	78,6
Прыгающие	2,6	5,6	1,4
Активно плавающие	4,1	3,2	1,2
Ползающие	0,1	0,3	0,2
Малоподвижные	7,6	7,3	7,7
Способ передвижения не установлен	11,1	12,3	4,2
Тип питания			
Фитофаги	43,8	35,3	75,3
Зоофаги	30,1	44,1	15,2
Фитодетритофаги	1,9	0,9	1,3
Фитозоофаги	1,1	1,5	0,4
Детритозоофаги	0,1	–	0,2
Детритофитофаги	1,1	0,6	0,7
Афаги	5,6	2,0	1,2
Тип питания не установлен	16,2	15,6	5,6

По среде обитания главную часть рациона всех видов лягушек составляют хортобионты среднего яруса. Это особенно характерно для *P. lessonae* (эта группа занимает более 3/4 всех экземпляров добычи), в заметно меньшей степени – для *P. ridibundus* (40,60 %) и в еще меньшей – для *P. esculentus* (29,40 %). Значительно реже среди кормов лягушек (особенно *P. lessonae*) попадаются хортобионты верхнего яруса. Исключение составляет *P. ridibundus*, потребляющая организмов из этой экологической группы почти столь же интенсивно (28,20 %), как хортобионтов среднего яруса. Водные организмы (гидробионты) и обитатели пленки поверхностного натяжения (пленочные гидробионты) поедаются редко, чаще других их потребляет *P. ridibundus*, связанная с водой в большей степени, чем другие виды зеленых лягушек. Реже других жертвами лягушек становятся норные герпетобионты и эдафобионты (последние – только в пище *P. lessonae*).

По способу передвижения среди кормовых организмов лягушек, особенно в рационе *P. lessonae*, преобладают ходяче-бегающие формы. Летающие насекомые добываются реже, это особенно характерно для *P. lessonae*. Плавающие организмы чаще поедаются *P. ridibundus*, реже – *P. lessonae*. *P. esculentus* занимает промежуточное положение. Малоподвижные беспозвоночные потребляются тремя видами лягушек практически в одинаковых количествах. Прыгающие формы чаще становятся жертвами *P. esculentus*. Реже всех в желудках амфибий встречаются ползающие формы.

При анализе типа питания жертв лягушек установлено, что ими в основном становятся фитофаги и зоофаги. При этом родительские виды *P. ridibundus* и в особенности *P. lessonae* предпочитают фитофагов, а гибридная

*P. esculentus* – зоофагов. Детритофаги, зоодетритофаги, фитодетритофаги и фитозоофаги попадают в желудках амфибий в незначительных количествах. Афаги чаще поедаются *P. ridibundus*.

Нами выявлены статистически достоверные различия встречаемости большинства экологических групп кормовых организмов в пище трех видов зеленых лягушек. В большинстве случаев наиболее высоко достоверны различия между родительскими видами *P. ridibundus* и *P. lessonae*, далее следуют различия между *P. lessonae* и *P. esculentus*, наименьшими являются различия между *P. ridibundus* и *P. esculentus*.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о наличии заметной экологической дифференциации трех видов зеленых лягушек, обитающих на общей территории в смешанной популяционной системе *REL*-типа.

*Благодарности.* А. И. Зобов, А. В. Головков, Н. А. Карпов, Н. Ф. Марченко и В. В. Давыденко (Варварино Воронежской области) оказали помощь в организации исследования в ХГПЗ. И. В. Чихляев (Тольятти) подтвердил правильность видовой идентификации гельминтов. М. Н. Цуриков (Галичья Гора Липецкой области) содействовал определению кормовых организмов лягушек. А. В. Гончаров, М. П. Болдырева и А. С. Моднов (Тамбов) помогли в сборе материала. Авторы искренне благодарны всем перечисленным лицам за оказанную помощь в работе.

#### Библиографический список

1. **Günther, R.** Die Wasserfrösche Europas (Anura – Froschlurche) / R. Günther. – Wittenberg ; Lutherstadt : A. Ziemsen, 1990. – 288 s.
2. **Лада, Г. А.** Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему / Г. А. Лада // Флора и фауна Черноземья. – Тамбов, 1995. – С. 88–109.
3. **Plötner, J.** Die westpaläarktischen Wasserfrösche / J. Plötner. – Bielefeld : Laurenti-Verlag, 2005. – 161 s.
4. **Кулакова, Е. Ю.** Материалы по питанию зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Хоперском заповеднике / Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения : материалы Международ. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рожд. И. И. Спрыгина. – Пенза, 2008. – Ч. 2. – С. 207–209.
5. **Кулакова, Е. Ю.** Таксономический состав пищевых компонентов в рационе зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Хоперского государственного заповедника (Новохоперский район Воронежской области) / Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2009. – Т. 14, вып. 3. – С. 549–554.
6. **Кулакова, Е. Ю.** Питание зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в смешанной популяционной системе *REL*-типа в Хоперском заповеднике (Воронежская область) / Е. Ю. Кулакова, Г. А. Лада, М. В. Резванцева // Вопросы герпетологии : материалы IV съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. – СПб., 2011. – С. 124–128.
7. **Резванцева, М. В.** Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) на востоке Центрального Черноземья / М. В. Резванцева, Г. А. Лада, И. В. Чихляев, Е. Ю. Кулакова // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях : материалы III региональной конф. – Липецк, 2008. – С. 114–119.
8. **Резванцева, М. В.** Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья /

- М. В. Резванцева, Г. А. Лада, Е. Ю. Кулакова // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2010. – Т. 15, вып. 2. – С. 646–659.
9. **Аксенов, Д. С.** Сравнительная характеристика некоторых показателей биотопов трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья / Д. С. Аксенов // Биоразнообразие: результаты и перспективы исследований : материалы заоч. науч. конф. – Тамбов, 2009. – С. 9–17.
  10. **Rezvantseva, M. V.** Helminth faunas of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia / M. V. Rezvantseva, G. A. Lada, I. V. Chikhlyayev, E. Yu. Kulakova // Russian Journal of Herpetology. – 2011. – Vol. 18, № 1. – P. 1–6.
  11. **Lada, G. A.** Distribution, population systems and reproductive behaviour of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia / G. A. Lada, L. J. Borkin, A. E. Vinogradov // Russian Journal of Herpetology. – 1995. – Vol. 2, № 1. – P. 46–57.
  12. **Нейштадт, М. И.** Определитель растений средней полосы европейской части СССР / М. И. Нейштадт. – М. : Учпедгиз, 1954. – 492 с.
  13. **Круберг, Ю. К.** Школьный определитель высших растений / Ю. К. Круберг, З. В. Чефранова. – М. : Учпедгиз, 1960. – 308 с.
  14. **Лапин, П. И.** Деревья и кустарники СССР / П. И. Лапин. – М. : Мысль, 1966. – 635 с.
  15. **Работнов, Т. А.** Дикорастущие полезные растения СССР / Т. А. Работнов. – М. : Мысль, 1976. – 360 с.
  16. **Губанов, И. А.** Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР / И. А. Губанов, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. – М. : Просвещение, 1981. – 287 с.
  17. **Курнишкова, Т. В.** Полевая учебная практика по географии растений с основами ботаники : метод. пособие для студентов-заочников II курса географических факультетов педагогических институтов / Т. В. Курнишкова, М. М. Старостенкова. – М. : Просвещение, 1982. – 79 с.
  18. **Печенюк, Е. В.** Атлас высших водных и прибрежно-водных растений / Е. В. Печенюк. – Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. пед. ун-та, 2004. – 128 с.
  19. **Скрябин, К. И.** Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека / К. И. Скрябин. – М. : Изд-во МГУ, 1928. – 45 с.
  20. **Судариков, В. Е.** Новая среда для просветления препаратов / В. Е. Судариков // Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами (Труды ГелАН). – М., 1965. – Т. 15. – С. 156, 157.
  21. **Воейков, Ю. А.** Опыт использования эпоксидной смолы ЭД-6 для приготовления постоянных препаратов трематод и цестод / Ю. А. Воейков, В. А. Ройтман // Паразитология. – 1980. – Вып. 3. – С. 164, 165.
  22. **Быховская-Павловская, И. Е.** Паразиты рыб. Руководство по изучению / И. Е. Быховская-Павловская. – Л. : Наука, 1985. – 121 с.
  23. **Рыжиков, К. М.** Гельминты амфибий фауны СССР / К. М. Рыжиков, В. П. Шарпило, Н. Н. Шевченко. – М. : Наука, 1980. – 279 с.
  24. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В. Е. Судариков, А. А. Шигин, Ю. В. Курочкин, В. В. Ломакин, Р. П. Стенько, Н. И. Юрлова. – М. : Наука, 2002. – Т. 1. – 298 с.
  25. **Мэгарран, Э.** Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М. : Мир, 1992. – 121 с.
  26. **Ивантер, Э. В.** Основы биометрии / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 1992. – 304 с.
  27. **Борисовский, А. Г.** Экология земноводных и пресмыкающихся Удмуртии: распространение, распределение, питание : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Борисовский А. Г. – Ижевск, 2000. – 18 с.

28. **Плавильщиков, Н. Н.** Определитель насекомых / Н. Н. Плавильщиков. – М. : Гос. учеб.-пед. изд-во Министерства просвещения РСФСР, 1957. – 248 с.
29. **Мамаев, Б. М.** Определитель насекомых по личинкам / Б. М. Мамаев. – М. : Просвещение, 1972. – 400 с.
30. **Мамаев, Б. М.** Определитель насекомых Европейской части СССР / Б. М. Мамаев, Л. Н. Медведев, Ф. Н. Правдин. – М. : Просвещение, 1976. – 304 с.
31. **Лада, Г. А.** Смешанные популяционные системы *REL*-типа зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в пойменных биогеоценозах реки Воронеж (Липецкая и Тамбовская области) / Г. А. Лада // Вопросы герпетологии : материалы I съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. – Пушкино ; М., 2001. – С. 154–157.
32. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги / А. Б. Ручин, Г. А. Лада, Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, М. К. Рыжов, Р. И. Замалетдинов // Поволжский экологический журнал. – 2009. – № 2. – С. 137–147.
33. **Чихляев, И. В.** Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Чихляев И. В. – М., 2004. – 19 с.
34. **Чихляев, И. В.** Трофические связи и гельминтофауна зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Anura, Amphibia) урбанизированных территорий Волжского бассейна / И. В. Чихляев, А. И. Файзулин, Р. И. Замалетдинов, А. Е. Кузовенко // Праці Українського Герпетологічного Товариства. – 2009. – № 2. – С. 102–109.
35. **Файзулин, А. И.** Амфибии Самарской области / А. И. Файзулин, И. В. Чихляев, А. Е. Кузовенко. – Тольятти : Кассандра, 2013. – 140 с.
36. **Лукиянов, С. В.** К изучению гельминтофауны земноводных Мордовии / С. В. Лукиянов, И. В. Чихляев, А. Б. Ручин, М. К. Рыжов // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов : материалы Междунар. конф. – М., 2006. – С. 171, 172.
37. **Рыжов, М. К.** Земноводные и пресмыкающиеся Республики Мордовия: распространение, распределение, трофические связи и состояние охраны : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Рыжов М. К. – Тольятти, 2007. – 19 с.

#### References

1. Günther R. *Die Wasserfrösche Europas (Anura – Froschlurche)* [European water frogs (Anura – Froschlurche)]. Wittenberg; Lutherstadt: A. Ziemsen, 1990, 288 p.
2. Lada G. A. *Flora i fauna Chernozem'ya* [Chernozem's flora and fauna]. Tambov, 1995, pp. 88–109.
3. Plötner J. *Die westpaläarktischen Wasserfrösche* [West palearctic water frogs]. Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005, 161 p.
4. Kulakova E. Yu., Lada G. A., Rezvantseva M. V. *Bioraznoobrazie: problemy i perspektivy sokhraneniya: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 135-letiyu so dnya rozhd. I. I. Sprygina* [Biodiversity: problems and preservation prospects: proceedings of an International scientific conference devoted to the 135<sup>th</sup> birthday of I. I. Sprygin]. Penza, 2008, part 2, pp. 207–209.
5. Kulakova E. Yu., Lada G. A., Rezvantseva M. V. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2009, vol. 14, iss. 3, pp. 549–554.
6. Kulakova E. Yu., Lada G. A., Rezvantseva M. V. *Voprosy gerpetologii: materialy IV s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva imeni A. M. Nikol'skogo* [Problems of herpetology: proceedings of IV congress of the Herpetological society named after A. M. Nikolskiy]. Saint-Petersburg, 2011, pp. 124–128.
7. Rezvantseva M. V., Lada G. A., Chikhlyayev I. V., Kulakova E. Yu. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya v Tsentral'nom Chernozem'e i sopredel'nykh territoriyakh: materialy III regional'noy konf.* [Ecological and faunistic research in the Central Chernozem]

- area and adjacent territories: proceedings of III regional conference]. Lipetsk, 2008, pp. 114–119.
8. Rezvantseva M. V., Lada G. A., Kulakova E. Yu. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov University. Series: Natural and engineering sciences]. 2010, vol. 15, iss. 2, pp. 646–659.
  9. Aksenov D. S. *Bioraznoobrazie: rezul'taty i perspektivy issledovaniy: materialy zaoch. nauch. konf.* [Biodiversity: research results and prospects: proceedings of a distant scientific conference]. Tambov, 2009, pp. 9–17.
  10. Rezvantseva M. V., Lada G. A., Chikhlyayev I. V., Kulakova E. Yu. *Russian Journal of Herpetology*. 2011, vol. 18, no. 1, pp. 1–6.
  11. Lada G. A., Borkin L. J., Vinogradov A. E. *Russian Journal of Herpetology*. 1995, vol. 2, no. 1, pp. 46–57.
  12. Neyshadt M. I. *Opredelitel' rasteniy sredney polosy evropeyskoy chasti SSSR* [Identifier of plants of the middle zone of the European part of the USSR]. Moscow: Uchpedgiz, 1954, 492 p.
  13. Kruberg Yu. K., Chefranova Z. V. *Shkol'nyy opredelitel' vysshikh rasteniy* [School identifier of embryophytes]. Moscow: Uchpedgiz, 1960, 308 p.
  14. Lapin P. I. *Derev'ya i kustarniki SSSR* [Trees and shrubs of the USSR]. Moscow: Mysl', 1966, 635 p.
  15. Rabotnov T. A. *Dikorastushchie poleznye rasteniya SSSR* [Useful wild plants of the USSR]. Moscow: Mysl', 1976, 360 p.
  16. Gubanov I. A., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Opredelitel' vysshikh rasteniy sredney polosy evropeyskoy chasti SSSR* [Identifier of embryophytes of the middle zone of the European part of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1981, 287 p.
  17. Kurnishkova T. V., Starostenkova M. M. *Polevaya uchebnaya praktika po geografii rasteniy s osnovami botaniki: metod. posobie dlya studentov-zaochnikov II kursa geograficheskikh fakul'tetov pedagogicheskikh institutov* [Field training on plant geography with basic botany: tutorial for extramural 2<sup>nd</sup>-year students of geographical faculties of pedagogical institutes]. Moscow: Prosveshchenie, 1982, 79 p.
  18. Pechenyuk E. V. *Atlas vysshikh vodnykh i pribrezhno-vodnykh rasteniy* [Atlas of water and bank-water embryophytes]. Voronezh: Izd-vo Voronezh. gos. ped. un-ta, 2004, 128 p.
  19. Skryabin K. I. *Metod polnykh gel'mintologicheskikh vskrytiy pozvonochnykh, vklyuchaya cheloveka* [The method of full helminthological dissection of vertebrates, including human]. Moscow: Izd-vo MGU, 1928, 45 p.
  20. Sudarikov V. E. *Voprosy biologii gel'mintov i ikh vzaimootnosheniy s khozyaevami (Trudy GeLAN)* [Problems of helminths' biology and their interaction with hosts (Proceedings of HeLAS)]. Moscow, 1965, vol. 15, pp. 156, 157.
  21. Voeykov Yu. A., Roytman V. A. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1980, iss. 3, pp. 164, 165.
  22. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. *Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu* [Parasites of fish. Study guide]. Leningrad: Nauka, 1985, 121 p.
  23. Ryzhikov K. M., Sharpilo V. P., Shevchenko N. N. *Gel'minty amfibiyy fauny SSSR* [Helminths of amphibians in the USSR]. Moscow: Nauka, 1980, 279 p.
  24. Sudarikov V. E., Shigin A. A., Kurochkin Yu. V., Lomakin V. V., Sten'ko R. P., Yurlova N. I. *Metatserkarii trematod – parazity presnovodnykh gidrobiontov Tsentral'noy Rossii* [Metacercarias of flukes – parasites of fresh-water hydrocoles of Central Russia]. Moscow: Nauka, 2002, vol. 1, 298 p.
  25. Megarran E. *Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie* [Ecological diversity and its changes]. Moscow: Mir, 1992, 121 p.
  26. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Osnovy biometrii* [Basic biometrics]. Petrozavodsk: Izd-vo Petrozavod. gos. un-ta, 1992, 304 p.
  27. Borisovskiy A. G. *Ekologiya zemnovodnykh i presmykayushchikhsya Udmurtii: rasprostraneniye, raspredeleniye, pitaniye: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Ecology of amphibians reptiles of Udmurtia: dissemination, distribution, nutrition: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Izhevsk, 2000, 18 p.

28. Plavil'shchikov N. N. *Opredelitel' nasekomykh* [Identifier of insects]. Moscow: Gos. ucheb.-ped. izd-vo Ministerstva prosveshcheniya RSFSR, 1957, 248 p.
29. Mamaev B. M. *Opredelitel' nasekomykh po lichinkam* [Insect identifier by larvae]. Moscow: Prosveshchenie, 1972, 400 p.
30. Mamaev B. M., Medvedev L. N., Pravdin F. N. *Opredelitel' nasekomykh Evropeyskoy chasti SSSR* [Insect identifier in the European part of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1976, 304 p.
31. Lada G. A. *Voprosy gerpetologii: materialy I s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva imeni A. M. Nikol'skogo* [Problems of herpetology: proceedings of I congress of the Herpetological Society named after A. M. Nikolskiy]. Pushchino; Moscow, 2001, pp. 154–157.
32. Ruchin A. B., Lada G. A., Borkin L. Ya., Litvinchuk S. N., Rozanov Yu. M., Ryzhov M. K., Zamaletdinov R. I. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* [Volga region ecological journal]. 2009, no. 2, pp. 137–147.
33. Chikhlyayev I. V. *Gel'minty zemnovodnykh (Amphibia) Srednego Povolzh'ya (fauna, ekologiya): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Helminths of amphibians of Middle Volga region (fauna ecology): author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 2004, 19 p.
34. Chikhlyayev I. V., Fayzulin A. I., Zamaletdinov R. I., Kuzovenko A. E. *Pratsi Ukrain'skogo Gerpetologichnogo Tovaristva* [Proceedings of the Ukrainian Herpetological Society]. 2009, no. 2, pp. 102–109.
35. Fayzulin A. I., Chikhlyayev I. V., Kuzovenko A. E. *Amfibii Samarskoy oblasti* [Amphibians of Samara region]. Tol'yatti: Cassandra, 2013, 140 p.
36. Lukyanov S. V., Chikhlyayev I. V., Ruchin A. B., Ryzhov M. K. *Fauna, biologiya, morfologiya i sistematika parazitov: materialy Mezhdunar. konf.* [Fauna, biology, morphology and semantics of parasites: proceedings of an international Conference]. Moscow, 2006, pp. 171, 172.
37. Ryzhov M. K. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Respubliki Mordoviya: rasprostraneniye, raspredeleniye, troficheskie svyazi i sostoyaniye okhrany: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Amphibians and reptiles of the Republic of Mordovia: dissemination, distribution, trophic links and protection status: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Tolyatti, 2007, 19 p.

---

**Лада Георгий Аркадьевич**

доктор биологических наук,  
доцент, профессор кафедры  
природопользования и землеустройства,  
Тамбовский государственный  
университет имени Г. Р. Державина  
(Россия, г. Тамбов,  
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: [esculenta@mail.ru](mailto:esculenta@mail.ru)

**Lada Georgiy Arkad'evich**

Doctor of biological sciences, associate  
professor, professor at the sub-department  
of wildlife management and land  
management, Tambov State University  
named after G. R. Derzhavin  
(33 Internatsionalnaya street,  
Tambov, Russia)

**Пятова Марина Викторовна**

кандидат биологических наук, старший  
преподаватель, кафедра медицинской  
биологии с курсом инфекционных  
болезней, Тамбовский государственный  
университет имени Г. Р. Державина  
(Россия, г. Тамбов,  
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: [asfodeli\\_m@mail.ru](mailto:asfodeli_m@mail.ru)

**Pyatova Marina Viktorovna**

Candidate of biological sciences, senior  
lecturer, sub-department of medical biology  
with a course of infectious diseases,  
Tambov State University named after  
G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya  
street, Tambov, Russia)

**Холобурдина Евгения Юрьевна**

учитель биологии, Лицей № 28  
имени Н. А. Рябова (Россия, г. Тамбов,  
ул. Куйбышева, 1)

E-mail: oreola83@mail.ru

**Kholoburdina Evgeniya Yur'evna**

Biology teacher, Lyceum № 28 named  
after N. A. Ryabov (1 Kuybysheva street,  
Tambov, Russian)

**Аксенов Денис Сергеевич**

лаборант, центр эколого-фаунистических  
исследований, Тамбовский  
государственный университет имени  
Г. Р. Державина (Россия, г. Тамбов,  
ул. Интернациональная, 33)

E-mail: farm777@yandex.ru

**Aksenov Denis Sergeevich**

Laboratory assistant, the center  
of ecological and faunal studies, Tambov  
State University named after  
G. R. Derzhavin (33 Internatsionalnaya  
street, Tambov, Russia)

---

УДК 597.851

**Лада, Г. А.**

**Экологическая дифференциация трех видов зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) в смешанной популяционной системе REL-типа / Г. А. Лада, М. В. Пятова, Е. Ю. Холобурдина, Д. С. Аксенов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 3 (23). – С. 12–31. – DOI 10.21685/2307-9150-2018-3-2.**