

## СИМПАТРИЧЕСКИЕ АМФИБИИ ТИСО-САМШИТОВОЙ РОЩИ

Б. С. Туниев и С. Ю. Береговая

Кавказский государственный биосферный заповедник (Сочи)  
Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Изучение влияния внешних факторов на животных ставит первоочередной задачей их дифференциацию на ведущие (определенное сочетание которых влияет на возникновение, нормальное течение и завершение изучаемого проявления жизнедеятельности организма) и безразличные, на „нейтральном фоне“ которых протекают изучаемые явления (Мончадский, 1958). Учет внешних факторов приобретает особое значение в сравнительно-экологическом изучении симпатрических видов. В герпетологических исследованиях в этом плане рассматриваются, как правило, близкородственные виды (Ogg, Maple, 1978; Toft, 1980; Ананьева, 1981), хотя в любом случае, основное внимание уделяется экологическим связям в сообществах (Pianka, 1973; 1977; Schoener, 1974; 1977; Ляпков, Северцов, 1981).

Анализ экологических взаимоотношений симпатриантов в конечном итоге неразрывно связан с концепцией „экологической ниши“ (Pianka and all, 1979; Ананьева, 1981, Пианка, 1981): чем выше степень симпатрии, тем интереснее анализ эволюции и коадаптации видов в данном сообществе. В СССР наиболее представительные батрахокомплексы известны в Закарпатье и западном Закавказье. В тисо-самшитовой роще Кавказского биосферного заповедника совместно обитают 8 видов амфибий: обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris lantzi*), гребенчатый тритон (*Triturus cristatus karelini*), малоазиатский тритон (*Triturus vittatus ophryticus*), кавказская крестовка (*Pelodytes caucasicus*), серая жаба (*Bufo bufo verrucosissimus*), квакша Шелковникова (*Hyla arborea schelkownikowi*), озерная (*Rana ridibunda*) и малоазиатская (*Rana macrocnemis*) лягушки.

Высокая степень симпатрии амфибий на ограниченной территории рощи (302 га), наряду с неравномерностью распределения побудили к настоящему исследованию.

## Материал и методика

Материал был собран в 1980—1982 гг. в тисо-самшитовой роще Кавказского заповедника и на сопредельной территории.

Маршруты и стационары подбирали с учетом лесной типологии (Гулясашвили и др., 1975). Круглогодичные наблюдения проводили на временных маршрутах и 7 постоянных площадках, описание которых приведено ниже. Интенсивность посещения площадок дифференцировали в зависимости от феноритмики амфибий по сезонам года: осенью—весной — 2—3 раза в неделю, летом — 1—2 раза в месяц. В общей сложности обработано в природе более 200 экз. амфибий.

При отлове животного отмечали место поймки, погодные и температурные условия, характер поведения животного. Помимо срочных замеров температуры в местах отлова животных, в 1982 г. круглогодично фиксировали данные о микро-

климате рощи на метеоплощадке. Температуру и влажность припочвенного слоя воздуха регистрировали недельными термографом (М-16 АН) и гигрографом (М-16 АН), установленными в метеорологических будках, температуру почвы на глубине 3, 10, 15 и 20 см измеряли пращ-термометрами.

Отбор проб воды на химический анализ производили в характерные гидрологические периоды. Химический анализ проводили по общепринятым методикам („Унифицированные методы анализа вод СССР“, 1978 и „Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши“, 1977). Освещенность экспериментальных площадок определяли люксметром с последующим расчетом относительной освещенности (в процентах). Климатограммы составляли по методике А. М. Формозова (1934).

Численность в соответствующих биотопах определяли относительными и тотальными учетами в период максимальной активности животных по общепринятым методикам (Кашхаров, 1927; Андрушко, 1936; Динесман и Калецкая, 1952). Питание изучали бескровным методом (Вержущий и Журавлев, 1977).

## Полученные результаты

## Описание площадок

Площадка № 1. Ручей 118. Небольшой постоянный водоток в смешанно-широколиственном субтропическом лесу (бук восточный, граб обыкновенный, тис ягодный, ясень высокий) с вечнозеленым подлеском (самшит колхидский, ладуб колхидский, лавровишня лекарственная и др.) и внеарусной растительностью (плющ колхидский, сассапариль и др.). Относительная освещенность 1—2%. Ручей протекает по глинистому и частично песчанистому ложу. Питание атмосферно-грунтовое. Вода в ручье по химическому составу гидрокарбонатно-кальциевая, средней минерализации, умеренной жесткости (табл. 1). Активная реакция среды нейтральная или слабощелочная, pH изменяется от 6,89 до 8,50. Из минеральных соединений азота преобладающей формой является азот нитратов 0,97—2,67 мг/л, содержание которого выше, чем в других водоемах, в течение всего времени года, что связано с преимущественным питанием ручья грунтовыми и почвенными водами. Концентрация азота аммония невелика, повышается лишь во время дождевых паводков (до 0,45 мг/л). Таким же образом изменится концентрация нитритного азота, которая достигает 0,08 мг/л. Содержание минерального фосфора на порядок выше, чем в других водоемах (до 0,16 мг/л), что также связано с характером питания ручья.

На площадке обитают малоазиатская и озерная лягушки (табл. 2), малоазиатский тритон, серая жаба, кавказская крестовка, квакша Шелковникова. Малоазиатский тритон и кавказская крестовка размножаются на площадке.

Площадка № 2. Балка Оползневая. Небольшой водный поток с неустойчивым гидрологическим режимом. Фитоценоз аналогичен предыдущему, но преобладают тисовые и буковые древостой, относительная освещенность 2%. Ручей протекает в эрозионной балке, заложеной в карбонатных породах с большой примесью глины. Питание атмосферно-грунтовое. Вода гидрокарбонатно-кальциевая, средней минерализации, мягкая, слабощелочная, pH 8,00—8,27. Содержание биогенных веществ низкое, несколько повышается в период дождевых паводков за счет смыва частиц почвы дождевыми потоками. Амфибии на площадке отсутствуют.

Площадка № 3. Балка Лабиринтовая. Небольшой периодический водоток, расположенный в карстово-эрозионной известняковой крутостенной балке, в самшитнике. Относительная освещенность — 2%. Питание водотока осуществляется за счет атмосферных осадков и карстовых вод. В периоды глубокой межени водоток распадается на ряд отдельных непроточных водоемов. Вода гидрокарбонатно-кальциевая, мягкая, со средней минерализацией. Активная реакция нейтральная или слабощелочная, pH 7,30—8,45. Содержание биогенных веществ невелико, повышается в период дождевых паводков за счет поступления с поверхностным стоком и в период глубокой летней межени за счет разложения органических веществ. На площадке обитает озерная лягушка. Размножается кавказская крестовка.

Площадка № 4. Балка Глубокая. Исследуемый участок представляет собой мелководный проточный водоем, расположенный в известняковой крутостенной балке в самшитнике. Относительная освещенность 2—3%. В питании водоема, помимо атмосферных осадков, принимает участие небольшой карстовый источник с температурой 11—16°, благодаря которому обеспечивается относительно устойчивый гидрологический и температурный режим.

Таблица 1

Некоторые гидрохимические показатели стационарных водоемов

| Место отбора, пробы к кол-во проб | pH                 | Сумма нитратов, мг/л | Общая жесткость, мг-экв/л | Азот, мг/л          |                   | Фосфор минеральный, мг/л |
|-----------------------------------|--------------------|----------------------|---------------------------|---------------------|-------------------|--------------------------|
|                                   |                    |                      |                           | нитратов            | нитритов          |                          |
| Балка Глубокая 15                 | 7,36—8,30*<br>8,02 | 196,0—292,1<br>223,7 | 2,42—3,60<br>2,78         | 0,00—0,026<br>0,009 | 0,16—0,37<br>0,24 | 0,003—0,008<br>0,003     |
| Балка Лабринтовая 10              | 7,30—8,45<br>7,87  | 182,8—380,1<br>268,7 | 2,28—3,67<br>3,08         | 0,0—0,020<br>0,004  | 0,03—0,55<br>0,18 | 0,003—0,029<br>0,009     |
| Балка Оползневая 5                | 8,00—8,27<br>8,17  | 254,3—350,0<br>301,3 | 3,04—3,71<br>3,42         | 0,0—0,034<br>0,020  | 0,08—1,41<br>0,45 | 0,003—0,009<br>0,006     |
| Ручей № 118 15                    | 7,54—8,50<br>8,12  | 347,1—472,9<br>413,4 | 3,91—5,61<br>4,85         | 0,01—0,45<br>0,12   | 0,97—2,67<br>1,78 | 0,013—0,164<br>0,089     |
| Река Хоста 25                     | 7,77—8,50<br>8,12  | 208,2—315,9<br>262,3 | 2,35—3,39<br>2,98         | 0,0—0,016<br>0,006  | 0,02—1,44<br>0,37 | 0,003—0,022<br>0,008     |

Примечание. \* —  $\text{Lim } \frac{\text{Хост} - \text{Хост}}{\text{Хост}}$  предельное значение гидрохимических показателей  
x — среднее значение

Таблица 2

Видовое разнообразие амфибий на экспериментальных площадках

| Вид                         | Экспериментальные площадки |     |     |     |     |     |     |
|-----------------------------|----------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                             | № 1                        | № 2 | № 3 | № 4 | № 5 | № 6 | № 7 |
| <i>Triturus vulgaris</i>    |                            |     |     |     |     | +   | +   |
| <i>Triturus vittatus</i>    |                            |     |     | +   |     | +   | +   |
| <i>Bufo bufo</i>            | 0                          |     |     | 0   | +   |     | 0   |
| <i>Pelodytes caucasicus</i> | +                          |     | +   | +   | +   |     |     |
| <i>Hyla arborea</i>         | 0                          |     |     |     |     | 0   | +   |
| <i>Rana ridibunda</i>       | 0                          |     | 0   | +   | +   | 0   |     |
| <i>Rana macrocnemis</i>     | 0                          | 0   |     | 0   | 0   | +   | +   |

Примечание. + — размножаются, 0 — обитают.

Химический состав воды гидрокарбонатно-кальциевый, минерализация средняя, общая жесткость небольшая 2,42—3,60 мг-экв/л. Активная реакция воды слабощелочная. Содержание биогенных веществ очень мало. Преобладающей формой является азот нитратов — до 0,37 мг/л в летнюю межень. Концентрация аммонийного азота невысока: максимум — 0,04 мг/л, в зимний период концентрация падает до аналитического нуля. Фосфор присутствует в очень незначительном количестве — до 0,01 мг/л.

На площадке отмечено совместное обитание серой жабы, малоазиатской лягушки, озерной лягушки, кавказской крестовки и малоазиатского тритона. Последние 3 вида размножаются здесь.

Площадка № 5. Р. Хоста. Небольшая горная река с площадью водосборного бассейна 96 км<sup>2</sup> длиной 21 км. Водный режим паводочный. Среднегодовой расход воды 5 м<sup>3</sup>/с. В пределах рассматриваемого участка Хоста протекает в каньоне, сложенном верхнемеловыми известняками. Фитоценозы представлены полидоминантными смешанно-широколиственными субтропическими лесами колхидского типа. Относительная освещенность до 100%. В питании реки, помимо атмосферных осадков, принимают участие воды карстовых источников. Химический состав речной воды гидрокарбонатно-кальциевый, минерализация средняя, pH слабощелочная 7,70—8,50. Содержание аммонийного азота невелико, от 0 до 0,07 мг/л, но во время паводков повышается значительно, до 2,32 мг/л, азот нитратов также достигает максимума 1,44 мг/л в период паводков. Концентрация минерального фосфора невысока, в среднем 0,008 мг/л. Газовый режим удовлетворительный: содержание растворенного кислорода 10—15 мг/л, содержание свободной углекислоты до 10 мг/л.

На гидрологический режим реки большое влияние оказывает крупный карстовый источник Нижне-Хостинский воклюз, имеющий расход воды 1—1,5 м<sup>3</sup>/с, постоянную температуру 11—13°. В период глубокой межени р. Хоста выше воклюза практически пересыхает, ее температура колеблется от 0,6° (река замерзает) до 26°. Таким образом, именно Нижне-Хостинский воклюз обуславливает в нижнем течении реки стабильный температурный режим 7—19° и обеспечивает в период межени постоянное питание реки. Следует отметить, что воклюз служит своеобразным барьером при распределении амфибий на рассматриваемом участке. Выше воклюза обитают и размножаются озерная лягушка и квакша Шелковникова, ниже — кавказская крестовка и серая жаба.

Площадка № 6. Водоем Самшит. Небольшой слабопроточный водоем в экотоне грабового леса с относительной освещенностью 100%. Питание водоема атмосферно-грунтовое. Вода имеет гидрокарбонатно-кальциевый состав, среднюю минерализацию, умеренную жесткость. Активная реакция воды слабощелочная.

Из обитающих на площадке квакши Шелковникова, обыкновенного и малоазиатского тритонов, озерной и малоазиатской лягушек последние 3 вида используют площадку в качестве места размножения.

Площадка № 7. Водоем из р. Малая Хоста. Небольшой непроточный водоем в прирусловом лесу. Питание атмосферно-грунтовое. Относительная освещенность 50%.

Экологическая характеристика симпатических

|                             | Распределение      |            |         |                      |                      |                   |      |              |                  |                    |        |
|-----------------------------|--------------------|------------|---------|----------------------|----------------------|-------------------|------|--------------|------------------|--------------------|--------|
|                             | по летним биотопам |            |         |                      |                      | по местам зимовки |      |              |                  |                    |        |
|                             | прирус. лес        | самшитники | грабник | тисняк лавровишневый | тисняк лавровишневый | агроценоз         | река | лужи (дожд.) | протоочные ручьи | слабопроточ. ручьи | озерца |
| <i>Triturus vulgaris</i>    | +                  |            | +       |                      |                      |                   |      |              |                  |                    | +      |
| <i>Triturus vittatus</i>    | +                  | +          | +       |                      |                      |                   |      | +            | +                |                    | +      |
| <i>Bufo bufo</i>            | +                  | +          | +       | +                    | +                    | +                 |      |              |                  |                    |        |
| <i>Pelodytes caucasicus</i> | +                  | +          | +       |                      |                      |                   |      | +            | +                |                    | +      |
| <i>Hyla arborea</i>         | +                  |            | +       |                      |                      | +                 |      |              |                  |                    | +      |
| <i>Rana ridibunda</i>       | +                  | +          | +       |                      |                      | +                 | +    | +            | +                |                    | +      |
| <i>Rana macrocnemis</i>     | +                  | +          | +       | +                    | +                    | +                 | +    |              |                  |                    |        |

По берегам водоема обитает серая жаба. Непосредственно на площадке размножаются обыкновенный и малоазийский тритоны, квакша Шелковникова и малоазийская лягушка.

**Обыкновенный тритон** населяет исключительно стоячие и слабопроточные водоемы в светлых, преимущественно грабовых лесах. Ареал вида захватывает периферийные участки роши и сопредельную территорию. В водоемах тритон появляется в начале марта, в середине марта—апреле приступает к размножению, при температуре воды 10° С. Яйца откладывает в поверхностном, хорошо прогреваемом слое воды, на глубине до 5 см, в водоемах находится до конца июня, зимует в лесной подстилке и ямах (табл. 3).

**Малоазийский тритон** населяет как светлые прирусловые и широколиственные леса, так и густые самшитники на значительной площади роши. В водоемах появляется в конце ноября—январе. С января до середины апреля происходит размножение при температуре воды 7—9° С. Яйца откладываются в поверхностном слое на глубине 5—10 см. Взрослые особи находятся в водоемах до конца мая. Зимовка (если таковая отмечается) проходит в лесной подстилке.

**Серая жаба** встречается по всей территории роши, за исключением крутостенных участков Хостинского каньона. Размножение протекает в проточных, хорошо освещенных водоемах, в р. Хоста с февраля по май, при температуре воды от 9,5° до 16,0° С. Икринные шнуры оплетают корни деревьев и другие подводные предметы на глубине от 20 до 70 см. На зимовку в почву и лесную подстилку жаба уходит в конце ноября—начале декабря.

**Кавказская крестовка** населяет околородные фитоценозы, как правило, проточных и слабопроточных водоемов. Размножение растянуто с конца мая до середины—конца октября при температуре воды 13—18° С. Кладки располагаются на глубине 10—20 см. Зимовка протекает в хорошо оторфованной лесной подстилке.

**Квакша Шелковникова** населяет осветленные пограничные участки роши. Размножение протекает с марта по октябрь в хорошо прогреваемых стоячих водоемах (озерцах, глубоких ямах) при температуре воды выше 11° С. Кладки располагаются на глубине 10—20 см. Зимует квакша в лесной подстилке.

**Озерная лягушка** многочисленна в Хостинском каньоне, обычна по осветленным участкам водоемов в самшитнике. Размножение растянуто с января по март при температуре воды от 5 до 9° С. Зимовка отмечена не во все годы и проходит на дне стоячих водоемов.

**Малоазийская лягушка** имеет сплошное распространение по территории роши, за исключением скальных участков, но немногочисленна. Размножение проходит в феврале—марте, как правило, в хорошо прогреваемых неглубоких водоемах, заполненных атмосферными осадками. Температура воды в них 4—9° С, глубина откладки 0—5 см. В теплые зимы лягушка на зимовку не уходит, обычно же зимует как предыдущий вид.

видов амфибий тисо-самшитовой роши

| по местам зимовки | Сроки размножения |                   |        |         |      |        |     | Глубина откладки икры от поверхности воды, см |     |      |       |       | Предпочитаемая температура воды для размножения, °С |     |     |     |      |
|-------------------|-------------------|-------------------|--------|---------|------|--------|-----|---|-----|------|-------|-------|---|-----|-----|-----|------|
|                   | стояч. водоем     | почва и подстилка | январь | февраль | март | апрель | май | июнь—октябрь                                  | 0—5 | 5—10 | 10—20 | 20—50 | более 50  | 4—5 | 5—7 | 7—9 | 9—18 |
|                   |                   |                   |        |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   |                   |                   |        |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 |                   |        |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 |        |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |
|                   | +                 | +                 | +      |         |      |        |     |   |     |      |       |       |   |     |     |     |      |

**Гребенчатый тритон** — крайне редкий, исчезающий вид черноморского побережья Кавказа, отмечен в тисо-самшитовой роше один раз (пл. № 1).

### Обсуждение.

Сравнение полученных материалов показывает, что для всех видов амфибий характерен определенный набор экологических особенностей, определяющий структуру их «экологических ниш».

По характеру распределения в летних биотопах все виды в той или иной степени симбиотопичны, однако в местах размножения и зимовок есть как симбиотопические, так и аллобиотопические виды (табл. 3).

Наибольшая степень симпатрии в летний период отмечена в прирусловых полидоминантных лесах и грабниках, где встречаются все перечисленные виды, наименьшая — в тисняке лавровишневом (серая жаба и малоазийская лягушка). Тисняк лавровишневый — наиболее древний тип леса, сохранившийся в тисо-самшитовой роше. Общий облик этой растительной формации с третичного периода дошел до нас почти без изменения. Древостой представлен перестойными деревьями тиса, возраст которых колеблется от 500 до 2000 лет. Примечательно, что в этом исконно колхидском типе леса обитают кавказские автохтонные виды: серая жаба и малоазийская лягушка. Видовое многообразие батрахофауны грабников обусловлено рядом факторов: 1) вторичный характер грабовых лесов; 2) осветленная (по сравнению с первичными буковыми лесами) световая структура; 3) наличие пригодных для обитания и размножения водоемов. Граб — дерево-пионер, активно заселяющий пустоши, гари, вырубку и т. п.. В период становления подроста, полуоткрытый ландшафт заселяют такие светолюбивые виды, как озерная лягушка, обыкновенный тритон, квакша Шелковникова. В дальнейшем, при созревании древостоя, его световая структура способствует сохранению светозлюбивых видов при одновременном вселении типично лесных видов (серая жаба, малоазийская лягушка, кавказская крестовка и др.).

В условиях тисо-самшитовой роши в грабнике (пл. № 6) имеются пригодные для обитания и размножения водоемы, что в совокупности с

отмеченными особенностями грабового леса способствует высокой степени симпатрии амфибий.

В самшитниках из батрахокомплекса выпадают наиболее светолюбивые виды: обыкновенный тритон и квакша Шелковникова. В свою очередь, они появляются в агроценозах, примыкающих к юго-западной границе рощи, где к ним по экотонам присоединяются некоторые лесные виды (табл. 3).

Видовой состав ясеновой дубравы, непосредственно примыкающей к тысячу лавровишневого, также представлен основным ядром колхидских флористических элементов (дуб грузинский, горянка колхидская, таммус обыкновенный и др.), что до известной степени объясняет тождественность батрахофауны этих фитоценозов. Интересно, что наиболее эврипотные на летних стациях серая жаба и малоазиатская лягушка выступают стено-топами при выборе мест размножения, причем они биотопически изолированы: серая жаба откладывает яйца в реках, малоазиатская лягушка — в дождевых лужах.

Отмеченная закономерность в выборе мест размножения малоазиатской лягушкой и серой жабой подтверждает мнение Р. Дажо (1975), что вид, ограниченный какой-либо очень специальной средой (в данном случае места размножения), занимающей небольшое пространство, но повторяющейся во многих областях, может быть одновременно эврипотом и стеноэком.

Малоазиатская лягушка и кавказская серая жаба — автохтонные виды, развитие и становление которых проходило в условиях резко пересеченного рельефа Кавказа. Основные типы водоемов — потенциальных мест размножения в геологическом прошлом, по-видимому, были представлены стремительными горными реками и ручьями, а также периодически возникающими за счет атмосферных осадков лужами. Подавляющее большинство озер Западного Кавказа имеет ледниковое, карстовое или обвальное происхождение, т. е. этот тип водоемов возник значительно позже. Из имевшегося набора водоемов каждый из указанных двух видов избрал тот, в котором могли развиваться кладки яиц. Видоспецифичность кладок (комки у лягушки, шнуры у жабы) предопределила возможные варианты в выборе мест размножения. Так, по мнению А. С. Мончадского (1961), степень совершенства адаптаций организмов тем выше, чем древнее данная адаптация.

Известно, что уровень дыхания у личинок малоазиатской лягушки на всех этапах постэмбрионального развития значительно ниже, чем у представителей равнинных форм (Ковальчук, 1979). Выбор специфических мест размножения (лужи), изолированных от других видов, компенсируется ранними сроками яйцекладки, когда температура воды очень низка (отмеченная также М. Ф. Тертышниковым и др., 1978) и аэрация, соответственно, повышена на эмбриональном этапе развития.

У серых жаб проявляется забота о потомстве (оплетение икранных шнуров вокруг подводных корней и коряг), что позволяет использовать в качестве места размножения быстрые горные реки черноморского побережья Кавказа, практически непригодные для других видов. Причем, для этого вида характерно наиболее глубокое расположение кладок (от 20 до 70 см от поверхности), что также способствует сохранению потомства во время весенних паводков. В местах размножения серой жабы с ней симбиотопична кавказская крестовка и озерная лягушка. Последняя откладывает яйца на мелководьях слабoproточных участков рек, либо в их старицах. Размножение

озерных лягушек ограничено коротким периодом зимней межени и продолжается с конца января—середины февраля до конца марта—начала апреля, что связано с предпочитаемой температурой размножения 7—9° С. В период размножения серой жабы проходят весенние паводки, сказывающиеся нередко губительно на кладке яиц. Растяннутость периода размножения (для популяции в целом 4 месяца) вместе с вышеуказанными видоспецифичными особенностями кладок являются компенсаторным механизмом, способствующим выживанию вида.

Кавказская крестовка в реках изолирована от размножающихся жаб и лягушек временным фактором. Первые кладки крестовок изредка появляются в конце мая, обычно же со второй декады июня, когда размножение других видов амфибий завершено; кроме того, различна глубина откладки яиц и способы прикрепления: если жабы оплетают свои шнуры вокруг толстых корней и коряг, крестовки используют осью кладок тоненькие, толщиной 2—10 мм корешки.

Температурный режим р. Хоста способствует дифференцированному использованию видами различных участков реки: ниже вкюлаза размножаются жабы и крестовки, выше — озерные лягушки.

Откладка яиц в реках для крестовок — обычное, но не массовое явление. Их излюбленными местами размножения являются заводи ручьев. Протекающие под пологом леса горные ручьи не испытывают летнего перегрева воды, характерного для среднего и нижнего течений крупных рек черноморского побережья Кавказа (рис. 1). Оптимальные для крестовок температуры играют определяющую роль при выборе ручьев для размножения.

В ручьях с кавказской крестовкой симпатричны озерная лягушка и малоазиатский тритон. Механизм изоляции первых двух видов аналогичен таковому в реках.

Интересно взаимоотношение симпатриантов на пл. № 4. Абсолютная численность малоазиатского тритона здесь — 70—90 особей. Соотношение „тритон—крестовка“ в сообществе — 1:5.

Сложные циклы размножения этих видов позволяют использовать для икрометания одни и те же водоемы, практически исключая конкуренцию. Взрослые малоазиатские тритоны находятся в водоемах с конца ноября—января до конца мая. Личинки тритонов развиваются с марта по август (табл. 4). Размножающиеся крестовки посещают водоемы с мая до середины октября. Из отложенных кладок развиваются две генерации личинок: мелкая летняя и крупная зимняя.

Взаимное ограничение численности имеет место в весьма непродолжительные периоды года. Так, популяция малоазиатского тритона испытывает пресс со стороны крестовок в конце июля — начале августа, когда крестовки поедают часть сеголеток тритонов, покидающих водоемы. И, наоборот, в декабре тритоны, заселяющие водоемы для размножения, уничтожают часть головастиков крестовок, не достигших крупных размеров. При реальном соперничестве между животными наблюдаются подобные смешанные стратегии, которые выражаются либо в том, что разные животные прибегают к различным тактикам (как тактика ястреба и тактика голубя), либо в том, что одни и те же особи изменяют свою тактику (Смит, 1981).

Наибольшая плотность популяций малоазиатских, обыкновенных и гребенчатых тритонов отмечена в небольших лесных озерах. Вместе с тем,

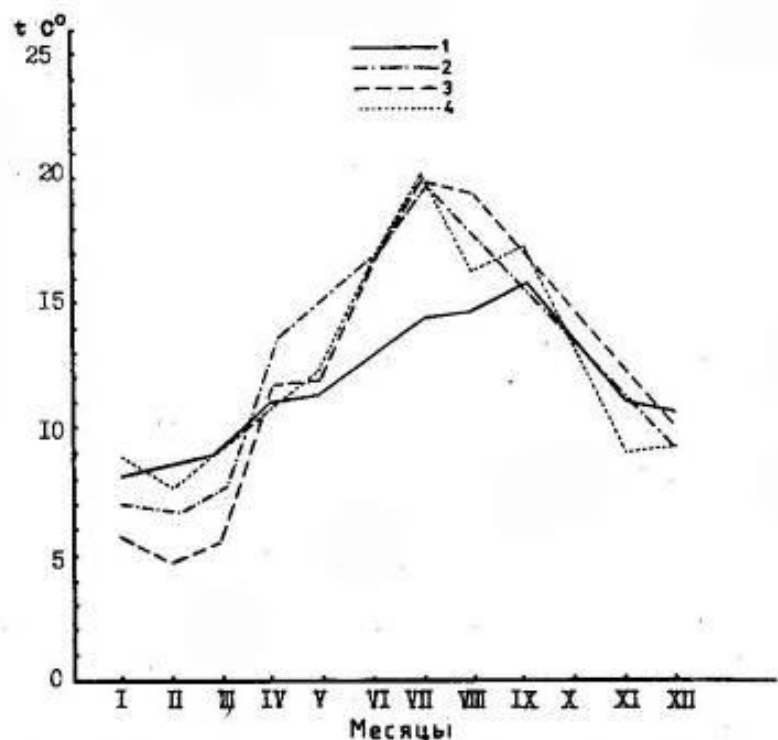


Рис. 1. Среднемесячные температуры стационарных водоемов тисо-самшитовой роши (1980—1982 гг).

1 — балка Глубокая, 2 — ручей № 118, 3 — балка Лабиринтовая, 4 — река Хоста.

все три вида в небольшом числе отмечены в горных ручьях, изобилующих в окрестностях Сочи. По-видимому, ручьи являются станциями переживания этих видов, поскольку озера до известной степени представляют временное явление. При возникновении озер тритоны быстро заселяют их и достигают максимальной плотности популяций: наступает период оптимума или расцвета популяций. При исчезновении или непригодности озер часть популяции

Таблица 4

Сравнение сроков развития малоазиатского тритона и кавказской крестовки

| Вид                               | Месяцы |   |    |     |    |   |    |     |      |    |   |    |
|-----------------------------------|--------|---|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|----|
|                                   | XII    | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI |
| <i>Triturus vittatus</i> (ad.)    | +      | + | +  | +   | +  | + |    |     |      |    |   |    |
| <i>Triturus vittatus</i> (larvae) |        |   |    | +   | +  | + | +  | +   | +    |    |   |    |
| <i>Pelodytes caucasicus</i> (ad.) |        |   |    |     |    | + | +  | +   | +    |    |   | +  |
| larvae                            | +      | + | +  | +   | +  | + | +  | +   | +    | +  | + |    |

Примечание. Прямоугольники показывают периоды взаимного ограничения численности.

сохраняется в окрестных ручьях: популяция находится в состоянии депрессии.

Говоря в целом об озерах, следует подчеркнуть, что в них отмечена наибольшая степень симпатрии амфибий в период размножения (табл. 3). Конкуренция за места размножения сглаживается различием в сроках яйцекладки и выборе микробиотопов в озерах, глубиной и спецификой откладки яиц.

Озера и крупные глубокие ямы (пл. № 7) являются местом размножения квакш. Квакши, вертикально изолированные на летних биотопах от всех остальных амфибий, выступают на местах размножения конкурентами крестовок, поскольку сроки размножения и глубина откладки яиц в значительной степени перекрываются (табл. 3). Кроме того, перекрываются и временные параметры ниши (табл. 5), выражаемые в перекрывании суточной активности.

В самой тисо-самшитовой роше кавказская крестовка и квакша Шелковникова в местах размножения не симпатричны. Вместе с тем, в ряде мест черноморского побережья Кавказа они используют для размножения одни и те же водоемы. Взаимодействие популяций этих видов в зонах симпатрии на побережье не изучено.

Не менее важно для выживания видов наличие и использование мест зимовок. Теплые мягкие зимы с обилием осадков в виде дождя, характерны для черноморского побережья Кавказа (рис. 2). В связи с этим у большинства амфибий спячки как таковой не наблюдается. Животные в отдельные холодные дни впадают в полусонное состояние, в целом же в течение всей зимы можно встретить активными практически всех амфибий, за исключением взрослых крестовок и квакш. Лишь в отдельные холодные зимы с понижением ночных температур до  $-10$ — $-12^{\circ}\text{C}$  все виды амфибий уходят на зимовку.

На местах зимовок амфибии распределяются по двум группам. У первых зимовка протекает в почве и подстилке (сюда относятся роющие формы: серая жаба и кавказская крестовка, а также квакша Шелковникова и тритоны), вторая группа зимует на дне стоячих слабопроточных водоемов (малоазиатская и озерная лягушки). Некоторым исключением является малоазиатская лягушка, зимовка которой может проходить как в водоемах, так и в подстилке. Зимняя температура почвы на глубине 20 см составляет  $3,5$ — $7,2^{\circ}\text{C}$ , что благоприятно сказывается на зимовке амфибий. Температура воды на зимовках лягушек составляет  $5,6$ — $8,6^{\circ}\text{C}$  (рис. 1).

Весенний прогрев водоемов протекает быстрее, чем верхних горизонтов почвы (рис. 3), что, по-видимому, и является причиной более раннего размножения лягушек по сравнению с остальными бесхвостыми амфибиями.

Различие мест зимовок амфибий способствует рациональному использованию всей территории и, в конечном итоге, высокой степени симпатрии.

У симбиотических видов включаются в общий механизм изоляции ниш ярусность (адаптивные группы по Л. Г. Динесману, 1948) и различия в суточной и сезонной активности, что также смягчает конкурентные связи. На рис. 4 показана ярусность распределения амфибий на площадке № 1. Малоазиатские тритоны занимают наиболее низкий подводный ярус; озерная лягушка и кавказская крестовка приурочены к околородному гидрофильному ярусу; малоазиатская лягушка и серая жаба занимают мезофильные, возвышенные участки, и самый верхний древесный надземный ярус

Таблица 5

Суточная активность амфибий тисо-самшитовой роши

| Вид                         | Часы активности |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |   |   |   |
|-----------------------------|-----------------|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|---|---|---|
|                             | 4               | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 1 | 2 | 3 |   |
| <i>Triturus vitanus</i>     | +               | + | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | + | + | + | + |
| <i>Triturus vulgaris</i>    | +               | + | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | + | + | + | + |
| <i>Pelodytes caucasicus</i> |                 |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |   |   |   |
| <i>Bufo bufo</i>            |                 |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |   |   |   |
| <i>Hyla arborea</i>         |                 |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |   |   |   |
| <i>Rana ridibunda</i>       |                 |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |   |   |   |
| <i>Rana macromis</i>        |                 |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |   |   |   |

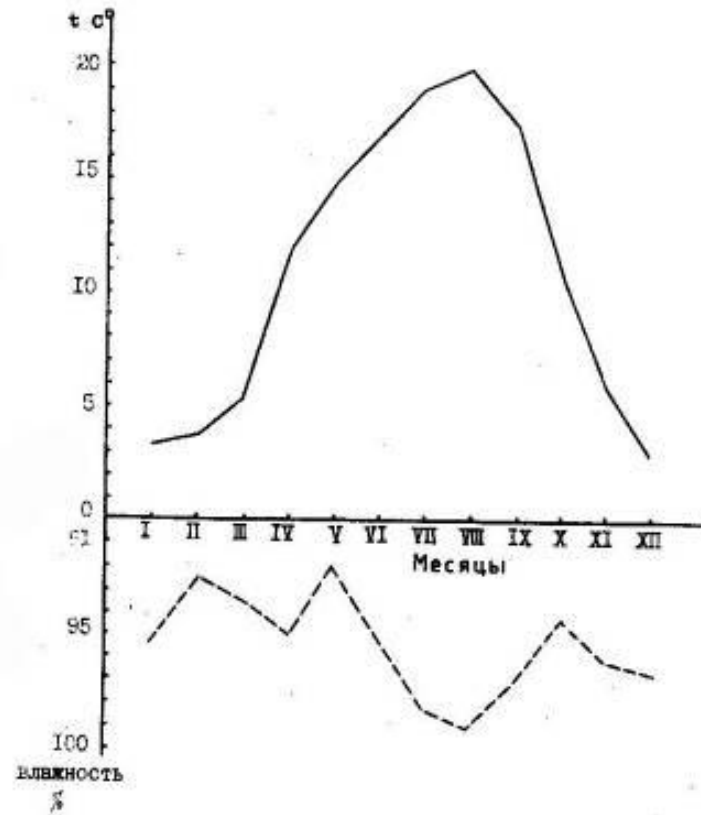


Рис. 2. Климатограмма тисо-самшитовой роши (1982 г.).

занимает квакша Шелковникова. Адаптация при распределении достигается не только изменением скорости отдачи воды, но и изменением количества воды, которое может быть потеряно без вреда для организма (Динесман, 1948). В свою очередь, виды, попарно занимающие одни и те же ярусы, разнятся в периодах суточной активности (табл. 5), что также приводит к ослаблению конкурентных связей.

Приуроченность явлений суточного и сезонного покоя к определенному времени суток или времени года указывает на то, что данные внутренне обусловленные циклы оказались полезными признаками, сохраненными и усиленными естественным отбором (Эмме, 1946). Действие естественного отбора проявляется и в смене естественных покровов, и в смещении времени размножения, являющихся важным моментом в изоляции дивергирующих групп животных для дальнейшего развития адаптивных особенностей (Штрайх, Светозаров, 1940).

По характеру питания амфибии тисо-самшитовой роши разделяются на 3 группы: 1 — питающиеся гидробионтами (тритоны); 2 — питающиеся беспозвоночными кустарникового и древесного ярусов (квакша) и 3 — питающиеся наземными беспозвоночными (все остальные виды). По-видимому, промежуточное положение между 1 и 3 группами занимает озерная

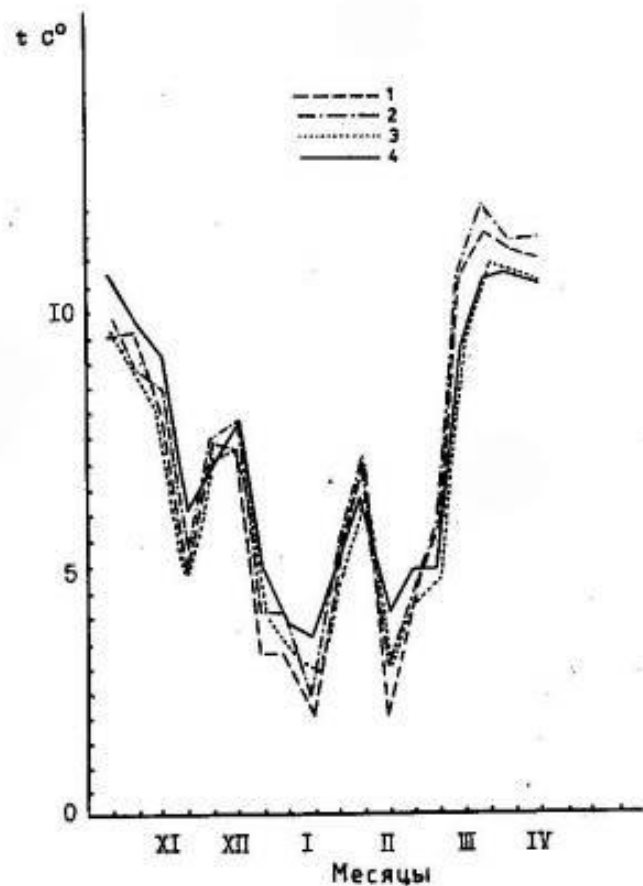


Рис. 3. Зимняя температура почвы тисо-самшитовой рощи (1982—1983 гг.).

1 — на глубине 5 см, 2 — на глубине 10 см, 3 — на глубине 15 см, 4 — на глубине 20 см.

Содержимое экскрементов симпатрических

| Amphibia                    | Coleoptera    |           |              |               |               |              |           |           |            |          |
|-----------------------------|---------------|-----------|--------------|---------------|---------------|--------------|-----------|-----------|------------|----------|
|                             | Curculionidae | Carabidae | Cerambycidae | Chrysomelidae | Coccinellidae | Scarabaeidae | Lucanidae | Silphidae | Elateridae | non det. |
| <i>Triturus cristatus</i>   |               |           |              |               |               |              |           |           |            | +        |
| <i>Triturus vittatus</i>    |               |           |              |               |               |              |           |           |            | +        |
| <i>Bufo bufo</i>            | +             | +         | +            | +             |               | +            | +         | +         | +          | +        |
| <i>Pelodytes caucasicus</i> | ++            | ++        |              | ++            |               |              |           |           |            |          |
| <i>Rana ridibunda</i>       | ++            | +         | +            | +             | +             |              |           |           |            |          |
| <i>Rana macrocnemis</i>     | +             | +         |              |               | +             |              |           |           |            |          |

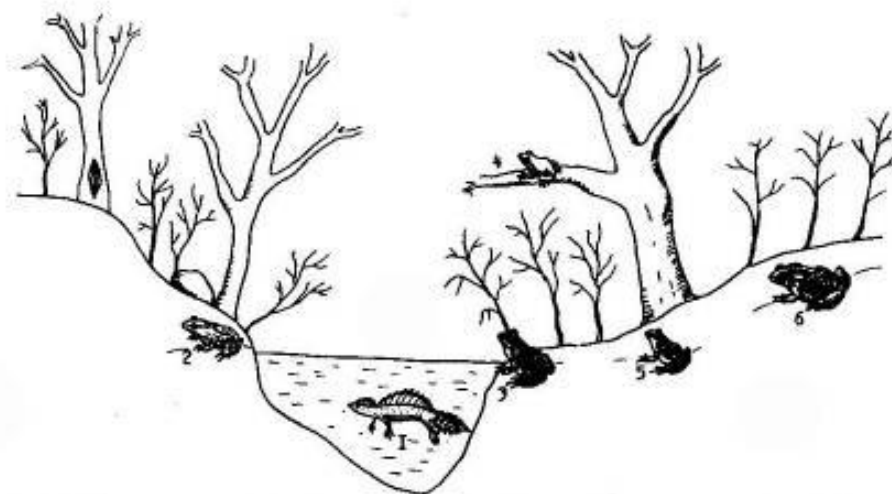


Рис. 4. Распределение симпатрических амфибий на пробной площадке № 1 (тисо-самшитовая роща, ручей № 118).

1 — *Triturus vittatus*; 2 — *Pelodytes caucasicus*; 3 — *Rana ridibunda*; 4 — *Hyla arborea*; 5 — *Rana macrocnemis*; 6 — *Bufo bufo*.

лягушка (табл. 6), в рацион которой входят как наземные, так и водные беспозвоночные. Кроме того, существует также избирательность в размерах величинах пищевых объектов (табл. 7).

Заключение

По мнению Э. Пианки (1981) разнообразие видов возникает вследствие их разделения и замещения в трех главных размерностях ниш, а в зависимости от них видовые различия комбинируются в определенных сочетаниях, устраняющих конкуренцию. У изученных 7 видов амфибий обнаружены биотопическая (включая выбор мест размножения, летние стаи, зимовки), сезонная, суточная, пищевая и др. изоляции. Усиливающими конкуренцию факторами являются 1) перекрытие по сезонному и суточному использованию общих ресурсов; 2) перекрытие пищевых ресурсов; 3) хищни-

Таблица 6

видов амфибий тисо-самшитовой рощи

|  | Diptera   |          |          | Hymenoptera |          | Hemiptera  |              | Annelides     |           | Arthropoda  |             |            | Mollusca  |         |          |
|--|-----------|----------|----------|-------------|----------|------------|--------------|---------------|-----------|-------------|-------------|------------|-----------|---------|----------|
|  | Tipulidae | Muscidae | non det. | Apidae      | Vespidae | Formicidae | Pentatomidae | Pyrrhocoridae | Hirudinea | Oligochaeta | Lepidoptera | Scorpiones | Amphipoda | Isopoda | Pisidium |

|                             |   |   |   |   |   |   |   |   |  |   |  |  |   |  |  |   |
|-----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|--|---|--|--|---|--|--|---|
| <i>Triturus cristatus</i>   |   |   |   |   |   |   |   |   |  |   |  |  |   |  |  |   |
| <i>Triturus vittatus</i>    |   |   |   |   |   |   |   |   |  |   |  |  |   |  |  |   |
| <i>Bufo bufo</i>            |   |   | + |   |   |   |   |   |  |   |  |  |   |  |  | + |
| <i>Pelodytes caucasicus</i> | + |   |   |   |   | + |   | + |  | + |  |  | + |  |  |   |
| <i>Rana ridibunda</i>       |   |   |   | + | + | + |   | + |  |   |  |  |   |  |  |   |
| <i>Rana macrocnemis</i>     |   | + |   |   | + |   | + |   |  |   |  |  | + |  |  |   |

Таблица 7

## Размерные лимиты объектов питания симпатрических амфибий

| Вид                         | Линейные размеры объектов питания, мм |       |       |       |       |       |          |         |       |
|-----------------------------|---------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|---------|-------|
|                             | до 3                                  | 3-3,5 | 3,5-4 | 4-4,5 | 4,5-5 | 5-5,5 | 5,5-14,5 | 14,5-19 | 19-36 |
| <i>Triturus vulgaris</i>    |                                       |       |       |       | +     | +     |          |         |       |
| <i>Triturus vittatus</i>    |                                       |       |       |       |       |       | +        | +       |       |
| <i>Bufo bufo</i>            |                                       | +     | +     | +     | +     | +     | +        | +       | +     |
| <i>Pelodytes caucasicus</i> | +                                     | +     | +     | +     | +     | +     | +        | +       |       |
| <i>Rana macrocnemis</i>     |                                       |       |       | +     | +     | +     | +        | +       |       |
| <i>Rana ridibunda</i>       |                                       |       |       |       |       | +     | +        | +       |       |

чество на разных этапах развития. В тисо-самшитовой роше определяющим фактором обитания и размножения амфибий является гидрологический режим: на стационарных площадках со сравнительно устойчивым гидрологическим режимом отмечено наибольшее количество амфибий. Существенным фактором является температурный режим водоемов, определяющий распределение видов по участкам и оказывающий определяющее влияние на сроки размножения. На наличие видов существенно влияют рельеф и освещенность. По химическому составу и содержанию основных компонентов и биогенных веществ все стационарные водоемы однотипны.

Разнообразные приспособления в результате их интеграции определяют одну общую, кардинальную характеристику организма, а именно, его энергетический баланс (Калабухов, 1946). Многообразие биотопов роши, узкоспецифичные реакции амфибий при значительной экологической валентности многих видов (малоазиатская лягушка, серая жаба, малоазиатский тритон) способствуют симпатрии 7 видов амфибий на ограниченной территории тисо-самшитовой роши.

В заключение нам хочется поблагодарить Н. Б. Аняеву за ценные консультации и предоставленную литературу.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аняева Н. Б. К изучению симпатрических видов на примере рептилий.— В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., Наука, 1981, с. 15—26.
- Андрюшко А. М. Методика и техника количественного учета пресмыкающихся.— Вопросы экологии и биоценологии, 1936, с. 158—167.
- Вержущий Б. Н., Журавлев В. Е. Шадающий метод изучения трофического спектра рептилий.— В кн.: Вопросы герпетологии Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л., Наука, 1977, с. 55—59.
- Гулисашивили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилико Л. И. Растительность Кавказа. М., Наука, 1975, 223 с.
- Дажо Р. Основы экологии. М., Прогресс, 1975, 408 с.
- Динесман Л. Г. Адаптация амфибий к различным условиям влажности воздуха. Зоол. журн. 1948а, т. 27, вып. 3, с. 231—240.
- Динесман Л. Г. К вопросу об экологической дифференциации видов у амфибий.— Бюл. МОИП, 1948б, т. 3, № 6, с. 47—50.
- Динесман Л. Г., Калецкая М. Л. Методы количественного учета амфибий и рептилий.— В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952, с. 329—341.
- Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма, как основа процесса адаптации.— Общая биология, 1946, т. 7, 6, с. 417—434.
- Кашкаров Д. Н. Методика количественного изучения фауны позвоночных и анализа полученных данных. Ташкент, изд. Ср-Аз. гос. ун-та, 1927, 23 с.

- Ковальчук Л. А. Динамика окислительных процессов у представителя горных форм — малоазиатской лягушки в период ее личиночного развития.— Информ. матер. Ин-та экологии растений и животных, Свердловск, 1979, с. 46—47.
- Лялков С. М., Северцов А. С. Механизм сосуществования двух видов дальне-восточных Апита.— Зоол. журн. 1981, т. 60, вып. 3, с. 398—408.
- Мончадский А. С. О классификации факторов окружающей среды.— Зоол. журн. 1958, т. 37, вып. 5, с. 680—691.
- Мончадский А. С. Понятие о факторах в экологии.— Зоол. журн. 1961, т. 40, вып. 9, с. 1299—1303.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М., Мир, 1981, 399 с.
- Руководство по химическому анализу вод суши. Л., Гидрометиздат, 1977, 542 с.
- Смит Дж. М. Эволюция поведения.— В кн.: Эволюция. М., Мир, 1981, с. 195—218.
- Тертышников М. Ф., Логачева Л. П., Кутенков А. П. О распределении и экологии малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) в Центральной части Кавказа.— Вестн. зоол., 1979, № 2, с. 44—48.
- Унифицированные методы анализа вод СССР. Л., Гидрометиздат, 1978, с. 143.
- Формозов А. Н. Особый тип климатогрaмм для целей экологических исследований.— Учен. зап. МГУ, 1934, 2, М.—Л., с. 271—274.
- Штрайх Г., Светозаров Е. Значение внешних факторов в половом цикле холодно-кровных.— ДАН СССР, 1940, т. 29, № 8—9, с. 643—650.
- Эмме А. Параллелизм между суточными и сезонными периодизмами у животных.— Природа, 1946, № 4, с. 62—64.

- Orr L. P., Maple W. T. Competition avoidance mechanisms in salamander larvae of the genus *Desmognathus*.— Copeia, 1978, N 4, p. 679—685.
- Pianka E. R. The structure of lizards communities.— Ann. rev. of ecol. a. system., 1973, N 4, p. 53—74.
- Pianka E. R. Reptilian species diversity.— In: C. Gans(ed.) Biology of the reptilia. vol. 7, London a. New York Acad. Press, 1977, p. 1—34.
- Pianka E. R., Huey R. B. and Lawlor L. R. Niche Segregation in Desert Lizards.— In: Analysis of Ecological Systems. Ohio St. Univ. Press, 1979, p. 67—115.
- Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities.— Science, 1974, 185, N 41—45, p. 27—39.
- Schoener T. W. Competition and the niche.— In: C. Gans(ed.) Biology of the reptilia. vol. 7, London a. New York, Acad. Press, 1977, p. 35—136.

## SYMPATRIC AMPHIBIANS OF THE YEW-BOX GROOVE

B. S. Tuniyev and S. Yu. Beregovaya

Caucasian State Reserve (Sochi)

Seven sympatric amphibians species of yew-box groove in Chosta (*Triturus vulgaris*, *T. vittatus*, *Bufo bufo*, *Pelodytes caucasicus*, *Hyla arborea*, *Rana ridibunda*, *R. macrocnemis*) were examined. Species studied are characterized by different biotopical, seasonal and food niches. The overlap of the seasonal and daily utilization of the common resources, the overlap of the food resources and the predation at different developmental stages have been found. The hydrological regime is the main factor which determines the distribution and reproduction of the amphibians. The temperature of the ponds is also an important factor for the distribution in the microhabitats which influences on the reproduction periods. The diversity of the grooves biotopes and specific responses of amphibians at their considerable ecological valence promote sympatry of 7 species over a limited area.