

УДК 597.8:591.557

ТРОФИЧЕСКИЕ НИШИ СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Г. В. Шляхтин

Изучали характер использования в разных экосистемах общей кормовой базы бесхвостыми амфибиями при совместном существовании обыкновенной чесночницы, зеленой жабы и остромордой лягушки, а также озерной лягушки и краснобрюхой жерлянки. Показано соотношение числа жертв и их биомассы в диете каждого вида. Рассчитано, что у амфибий, ведущих преимущественно наземный образ жизни, уровень перекрытия трофических ниш выше (80—90%), чем у обитающих в воде (28—70%). Описаны наиболее вероятные способы снижения конкуренции за пищу между совместно обитающими видами бесхвостых амфибий.

В общей системе анализа экологических ниш (Hutchinson, 1957; Schoener, 1970, 1974; Одум, 1975; Гиляров, 1978; Пианка, 1981) особое место занимает изучение сегрегации трофических ниш у видов, сходных по биологии, сосуществующих в одних экосистемах и, следовательно, использующих общие ресурсы. Эмпирических данных о величине перекрытия ниш до настоящего времени крайне мало; среди позвоночных они в основном рассчитаны для грызунов (Brown, 1975; M'Closkey, 1976; Meserve, 1976; Шенброт, 1982) и рептилий (Роговин и др., 1982). Насколько нам известно, оценка величины перекрытия трофических ниш у бесхвостых амфибий не проводилась.

Трофические ниши мы исследовали у обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus* Laur), зеленой жабы (*Bufo viridis* Laur.) и остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills.), ведущих преимущественно наземный образ жизни, а также у озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) и краснобрюхой жерлянки (*Bombina bombina* L.), обитающих в воде или в прибрежной зоне. Материал собирали в июле 1982—1984 гг. в пойме р. Медведицы в Лысогорском районе Саратовской области, в окрестностях г. Саратова (озеро в левобережной пойме р. Волги) и на одном из волжских островов. Для получения сравнимых результатов выборки ограничивали 25 экз., близкими по длине тела: чесночницы — $49,6 \pm 2,9$ мм, жабы — $59,8 \pm 2,6$ мм, остромордые лягушки — $49,5 \pm 2,2$ мм, озерные лягушки — $68,8 \pm 1,8$ мм, жерлянки — $40,7 \pm 1,7$ мм. Проанализировано содержимое 600 желудков. Дополнительно собирали и определяли фауну беспозвоночных. Проводили также учет численности амфибий в районах исследования в первой декаде июля; наземных амфибий подсчитывали на учетных площадках при помощи пяти метровых канавок с ловчими цилиндрами, а водных — в утренние часы путем сплошного учета плавающих животных на поверхности воды. Пищевые объекты, обнаруженные

в желудках, определяли, подсчитывали и взвешивали. Рассчитав среднюю восстановленную массу каждого компонента питания, определяли суммарную биомассу жертв из конкретного класса или отряда беспозвоночных. Для количественной оценки перекрытия трофических ниш использовали информационную меру сходства C_{ih} (Ногн, 1966; Colwell, Futuyma, 1971), определяемую по формуле

$$C_{ih} = -\frac{1}{2} \sum \left[(P_{ij} + P_{hj}) \left(\frac{P_{ij}}{P_{ij} + P_{hj}} \log \frac{P_{ij}}{P_{ij} + P_{hj}} + \frac{P_{hj}}{P_{ij} + P_{hj}} \log \frac{P_{hj}}{P_{ij} + P_{hj}} \right) \right],$$

где i и h — сравниваемые виды; P_{ij} и P_{hj} — частоты использования ресурса j видами i и h .

Однако информационная мера сходства C_{ih} , рассчитываемая по всему диапазону потребляемого корма, не дает представления о количестве (в долях или процентах) кормов одной и той же систематической группы, утилизированных сосуществующими видами, и не позволяет понять, каким образом происходит трофическое разобщение (или сближение) при использовании общей кормовой базы несколькими видами. Расчет доли (в %) общих пищевых ресурсов, потребляемых отдельным видом амфибий, проводился по формуле

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

где C_i — доля использования определенного корма видом i (i — номер исследуемого вида); n_i — число экземпляров определенного вида корма, обнаруженных в желудке i -го вида; m — число сравниваемых видов. Параллельно рассчитывали соотношение числа и биомассы жертв в диете каждого вида.

Чесночница, жаба и остромордая лягушка, хотя и не близкородственные виды, часто обитают совместно. В изучаемой экосистеме (пойма р. Медведицы) популяции чесночницы и жабы занимают всю территорию пойменного леса; их пространственные ниши практически полностью перекрываются. Пространственная ниша остромордой лягушки ограничена опушкой леса и прилегающим к ней заболоченным лугом. Таким образом, часть пространства (опушка леса) используется всеми видами, другая (лес) — жабой и чесночницей и третья (луг) — только остромордой лягушкой.

Как показал анализ содержимого желудков, эти виды близки по пищевым потребностям: из 21 вида кормов 17 являются общими (табл. 1). Из единой кормовой базы жаба изымает 72,2%, т. е. большую часть, чесночница — 18,8% и остромордая лягушка — 9% (рис. 1). По утилизированной биомассе эти различия также существенны: на долю жабы приходится 60,1%, чесночницы — 27,4% и остромордой лягушки — 12,5% из общего количества съеденных кормов. Данные виды не конкурируют только по четырем группам кормов: специфической пищей в исследуемом сообществе в диете чесночницы являются ракообразные и стрекозы, жабы — личинки уховерток и остромордой лягушки — ногохвостки. Однако количество этих кормов в их рационе незначительно.

Конкуренция за пищу между видами снижается прежде всего вследствие различий в предпочтительности кормов одной и той же систематической группы. Более детальный анализ показывает, что чесночница наиболее предпочитает представителей класса Murgioroda и отряда Orthoptera (класс Insecta), жаба — виды отрядов Hemiptera, Dermaptera, Coleoptera и Homoptera (класс Insecta), остромордая лягушка — представителей класса Oligochaeta и отряда Diptera (класс Insecta). Еще большая предпочтительность кормов выявляется на уровне семейств. Например, частота встречаемости жуков из семейства Carabidae у остромордой лягушки составляет 5%, у чесночницы — 70%, у жабы — 90%. Жесткокрылые хотя и занимают ведущее место по биомассе в питании жабы (25,4%), чесночницы (17,5%) и остромордой лягушки (5,1%), но у каждой из них преобладают виды из разных семейств (рис. 2). Коли-

Число животных (над чертой) и их биомасса (под чертой) в питании чесночницы, жабы и остромордой лягушки (пойма р. Медведицы), %

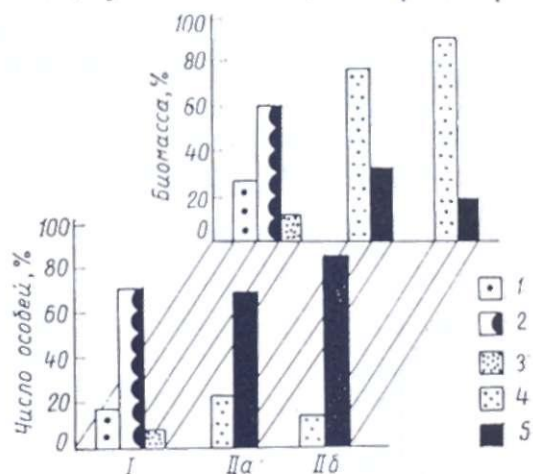
Класс, отряд	Соотношение в диете			Доля утилизации общей кормовой базы		
	<i>P. fus-cus</i>	<i>B. viri-dis</i>	<i>R. arva-lis</i>	<i>P. fus-cus</i>	<i>B. viri-dis</i>	<i>R. arva-lis</i>
Oligochaeta	—	33,3	66,7	—	0,17	0,34
Gastropoda	42,8	28,6	28,6	0,17	1,29	2,57
	42,6	28,7	28,7	0,06	0,11	0,11
Crustacea	100,0	—	—	—	—	—
	100,0	—	—	—	—	—
Arachnidae	28,2	47,1	24,7	1,35	2,25	1,18
	28,2	47,1	24,7	0,25	0,42	0,22
Myriopoda	76,2	14,3	9,5	0,90	0,17	0,11
	76,2	14,3	9,5	0,11	0,02	0,01
Insecta	—	—	100,0	—	—	—
	—	—	100,0	—	—	—
Odonata	100,0	—	—	—	—	—
	100,0	—	—	—	—	—
Orthoptera	64,7	29,4	5,9	0,62	0,28	0,06
	50,8	45,2	4,0	2,85	2,54	0,23
Dermaptera: imago	18,8	81,2	—	0,17	0,73	—
	18,8	81,2	—	0,94	4,10	—
larvae	—	100,0	—	—	—	—
	—	100,0	—	—	—	—
Homoptera	21,8	70,5	7,7	1,91	6,17	0,68
	6,7	80,7	12,6	0,25	2,98	0,46
Hemiptera: imago	4,5	94,0	1,5	0,67	14,03	0,23
	4,2	94,5	1,3	0,49	10,91	0,15
larvae	37,5	62,5	—	0,34	0,56	—
	37,5	62,5	—	0,10	0,18	—
Coleoptera: imago	29,5	60,4	10,0	6,12	12,52	2,08
	36,5	52,9	10,6	17,51	25,35	5,08
larvae	17,9	69,2	12,8	0,39	1,51	0,28
	10,1	41,9	48,0	0,17	0,73	0,83
Lepidoptera: imago	45,0	40,0	15,0	0,51	0,45	0,17
	45,0	40,0	15,0	0,39	0,35	0,13
larvae	33,3	45,5	21,2	0,62	0,84	0,39
	33,3	45,5	21,2	2,41	3,28	1,53
Hymenoptera	10,8	83,7	5,4	3,59	27,78	1,80
	13,5	76,4	10,1	1,04	5,90	0,78
Diptera: imago	9,1	54,5	36,4	0,28	1,69	1,12
	5,3	61,8	32,9	0,02	0,26	0,14
larvae	50,0	50,0	—	0,11	0,11	—
	50,0	50,0	—	0,07	0,07	—
Наскомые (ближе не определены)	25,6	64,1	10,3	1,12	2,81	0,45
	25,6	64,1	10,3	0,70	1,75	0,28

ественное соотношение жертв из семейств отряда Coleoptera у всех трех видов неодинаково: в диете чесночницы более половины составляют различные виды семейства долгоносиков (50,9%), у жабы и остромордой лягушки доминируют виды семейства жужелиц (26,3 и 37,1% соответственно).

Различны у каждого вида и дополнительные корма: у жабы — это полужесткокрылые и перепончатокрылые, у чесночницы — прямокры-

Рис. 1. Число особей и их биомасса, утилизируемые амфибиями из общей трофической базы:

I — чесночницей, жабой и остромордой лягушкой; II — озерной лягушкой и жерлянкой (а — в пойме р. Медведицы, б — в пойменном озере р. Волги); 1 — *P. fuscus*, 2 — *B. viridis*, 3 — *R. arvalis*, 4 — *R. ridibunda*, 5 — *B. bombina*.



лые, у остромордой лягушки — малощетинковые кольцецы и личинки чешуекрылых (см. табл. 1).

Снижение пищевой конкуренции между жабой, чесночницей и остромордой лягушкой происходит и за счет предпочтения различных по

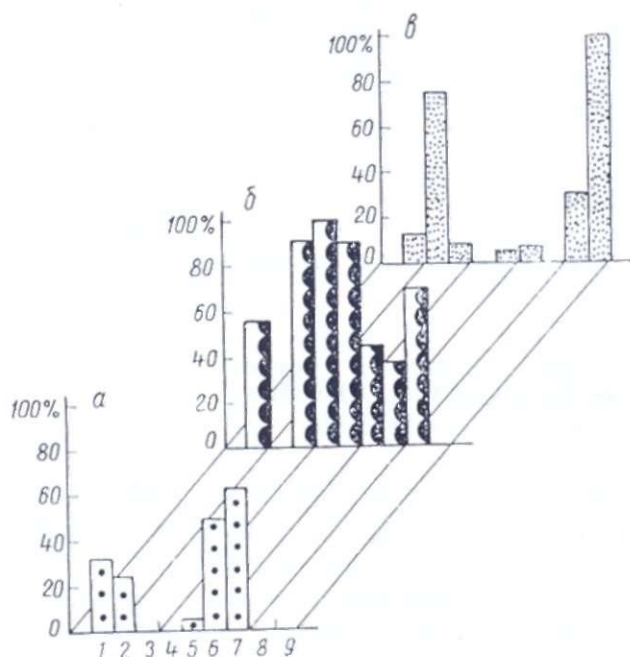


Рис. 2. Различия в предпочитаемости жертв чесночницей (а), жабой (б) и остромордой лягушкой (а) из разных семейств отряда жесткокрылых:

1 — Carabidae; 2 — Carulionidae; 3 — Staphylinidae;
4 — Elateridae; 5 — Coccinellidae; 6 — Chrysomelidae;
7 — Scarabaeidae; 8 — Anthicidae; 9 — Cantharidae.

массе и размерам тела добываемых ими беспозвоночных (рис. 3). Жабы ловят самую крупную добычу. Между чесночницей и остромордой лягушкой различия по весу жертв не очень существенны, но последняя добывает в основном хорошо летающие формы, которые менее доступны первой. По длине тела жертв в добыче чесночницы и остромордой ля-

гушки значительно больше мелких животных (до 5 мм), чем у жабы (15,5, 31,5 и 1,3% соответственно). Животные с длиной тела 5—10 мм являются добычей всех трех видов, однако жаба потребляет наибольшее их число, и в ее кормовом рационе они составляют 52,2%.

Существенную роль в трофических коадаптациях этих видов играют морфологические особенности строения аппарата схватывания и удержания добычи, тактика и стратегия охоты. Как известно, жабы и чесночницы по сравнению с остромордыми лягушками имеют более короткий язык; у жаб челюсти, в отличие от чесночницы, лишены зубов. Во время охоты остромордая лягушка способна делать высокие и длинные прыжки, поэтому она наиболее активно (возможно — монополюно) ис-

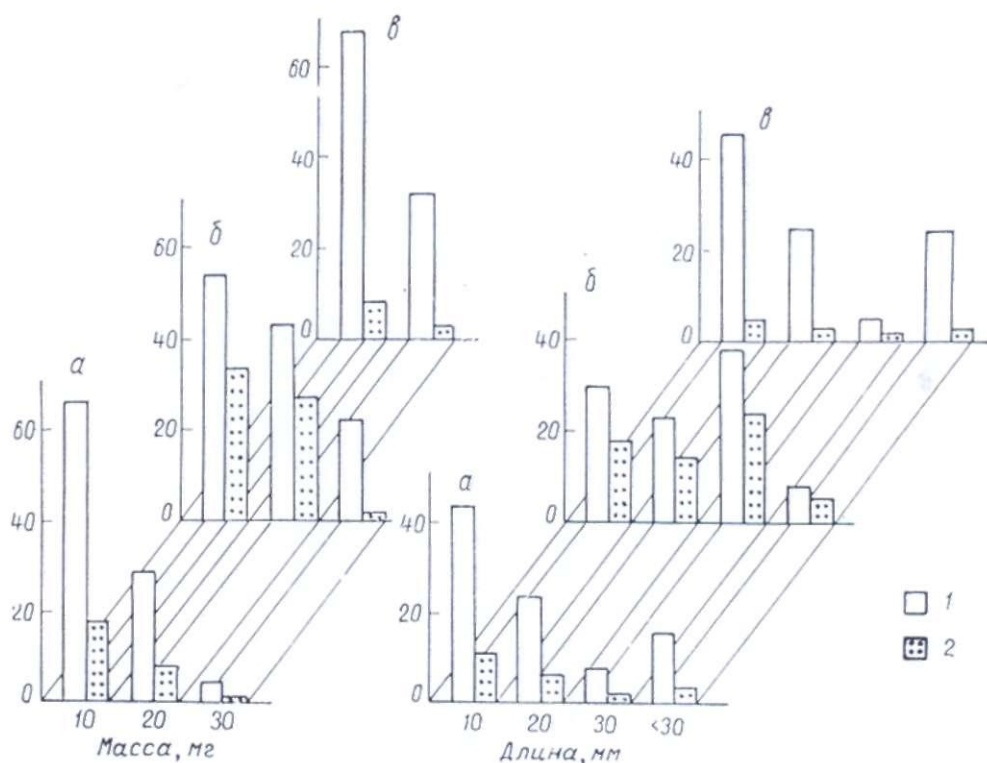


Рис. 3. Различия в массе и длине тела жертв, добываемых чесночницей (а), жабой (б) и остромордой лягушкой (в):

1 — соотношение в диете, %; 2 — количество из общей кормовой базы, %.

пользует самый верхний ярус наземного слоя, где добывается корм: летающие насекомые в ее диете составляют значительную часть (табл. 2). Охотящиеся жабы передвигаются небольшими прыжками, и радиус охоты у них по сравнению с другими видами относительно невелик. Значительно меньше у жаб и «угол атаки» (в их диете летающие

Таблица 2

Соотношение летающих, водных и наземных форм в диете амфибий (пойма р. Медведицы, июль 1983 г.), %

Формы	<i>P. fuscus</i>	<i>B. viridis</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>
Летающие . . .	8,3	7,9	43	37,7	7,3
Водные	0,5	0,2	—	20,3	91,2
Наземные . . .	99,5	99,8	100	79,7	8,8

формы составляют всего 7,9%). Но благодаря ночному видению они активно добывают животных, передвигающихся ночью на поверхности земли. Чесночницы, как и жабы, ловят в основном плохо летающих животных.

Число животных (над чертой) и их биомасса (под чертой)
в диете озерной лягушки и жерлянки (пойма р. Медведицы), %

Класс, отряд	Соотношение в диете		Доля утилизации общей кормовой базы	
	<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. ridibunda</i>	<i>B. bombina</i>
Gastropoda	75,0	25,0	0,15	0,05
	75,5	24,5	0,23	0,07
Crustacea	32,1	67,9	0,91	1,91
	32,1	67,9	1,77	3,75
Arachnidae	74,2	25,8	1,16	0,40
Insecta	74,2	25,8	0,85	0,30
Collembola	4,9	95,1	2,52	48,59
	4,9	95,1	0,04	0,74
Ephemeroptera: imago	18,2	81,8	0,20	0,91
	10,0	90,0	0,12	1,11
larvae	57,1	42,9	0,20	0,15
	72,7	27,3	0,25	0,09
Odonata	100,0	—	—	—
	100,0	—	—	—
Orthoptera	100,0	—	—	—
	100,0	—	—	—
Dermaptera (larvae)	52,2	47,8	1,21	1,11
	80,0	20,0	1,08	0,27
Hemiptera: imago	46,4	53,6	0,66	0,76
	99,0	1,0	13,29	0,13
larvae	42,9	57,1	1,06	1,41
	81,5	18,5	5,95	1,36
Coleoptera: imago	81,5	18,5	2,67	0,60
	80,7	19,3	18,37	4,39
larvae	100,0	—	—	—
	100,0	—	—	—
Trichoptera	33,3	66,7	0,10	0,20
	33,3	66,7	0,92	1,85
Lepidoptera: imago	44,1	55,9	0,76	0,96
	44,1	55,9	2,31	2,93
larvae	60,0	40,0	0,15	0,10
	60,0	40,0	2,31	1,54
Hymenoptera	77,8	22,2	1,06	0,30
	70,6	29,4	1,92	0,80
Diptera: imago	29,2	70,8	7,61	18,45
	60,1	39,9	15,46	10,26
larvae	36,5	63,5	0,96	1,66
	79,3	20,7	2,34	0,61
Насекомые (ближе не определены)	71,4	28,6	0,76	0,30
	71,4	28,6	1,85	0,74
Amphibia (larvae)	100,0	—	—	—
	100,0	—	—	—

Изучение использования общей кормовой базы озерной лягушкой и жерлянкой проводилось в пойме р. Медведицы и в пойменном озере р. Волги близ г. Саратова. В исследуемых сообществах пространственная ниша жерлянки охватывает лишь прибрежную зону водоемов. Озерная лягушка также обитает в прибрежной полосе, но дальше уплывает от берега и много времени проводит на суше. Следовательно, более узкая пространственная ниша жерлянки полностью вписывается в нишу озерной лягушки.

Анализ содержимого желудков показал, что для озерной лягушки и жерлянки из поймы р. Медведицы 17 групп кормов являются общими, а четыре — специфическими только для озерной лягушки (табл. 3). По количеству экземпляров из общей кормовой базы озерная лягушка потребляет 22,1%, а жерлянка — 77,9%; из общей биомассы — 69,1 и 30,9% соответственно. В пойменном озере р. Волги специфические корма имеются у обоих видов, однако более половины кормовых объектов также общие. В этом водоеме еще более контрастно соотношение количества экземпляров и биомассы в питании сравниваемых видов (см. рис. 1).

В обоих типах водоемов жерлянка и озерная лягушка в той или иной степени являются пищевыми конкурентами. Один из возможных путей снижения конкуренции — разная предпочтительность кормов. Так, в пойме р. Медведицы основу питания (по биомассе) озерной лягушки составляют личинки амфибий, жесткокрылые, двукрылые и полужесткокрылые; в диете жерлянки доминируют двукрылые, жесткокрылые, ракообразные и чешуекрылые. Основной корм у озерной лягушки в озере — полужесткокрылые (80,2%) и личинки амфибий (10,9%), у жерлянки — жесткокрылые (34,9%) и брюхоногие моллюски (13,6%).

В обоих водоемах наблюдается общая тенденция к потреблению жерлянкой большего количества жертв, но с небольшой массой. Озерные лягушки, напротив, ловят более крупную добычу, поэтому их суммарная утилизируемая биомасса в несколько раз превосходит таковую жерлянок (см. рис. 1). Основу питания жерлянки составляют животные с массой тела не более 5 мг (95,1%) и длиной тела — 5—10 мм (99,4%). У озерной лягушки жертвы с массой тела более 25 мг составляют около половины ее добычи (44,2%).

Существенны различия у этих видов в питании наземными, водными и летающими животными (см. табл. 2). Озерная лягушка в основном питается наземными (79,7%) и в ее диете значительно больше летающих форм, чем у жерлянки (37,8 и 7,3% соответственно). Такие различия определяются морфологией ротового аппарата и тактикой охоты. Жерлянка при схватывании добычи совершает небольшие прыжки, и в ее питании преобладают мелкие и малоподвижные (в основном водные) беспозвоночные. Озерные лягушки, как и остромордые, способны делать длинные прыжки, поэтому в их рационе сравнительно большое количество летающих форм. Снижение конкуренции между этими видами также происходит за счет более интенсивного использования озерными лягушками ресурсов пространственной ниши, расположенной в наземной среде, а жерлянками — водной. Тем не менее в присутствии конкурирующего вида (жерлянки) численность и плотность популяции озерной лягушки ниже, чем на волжских островах, где обособленно обитает озерная лягушка.

Данные о количественном перекрывании трофических ниш (табл. 4) показывают, что конкурентные отношения из-за ниши у наземных амфибий более выражены, чем у ведущих водной и околоводной образ жизни. При совместном существовании чесночницы, жабы и остромордой лягушки наибольшее перекрывание трофических ниш в исследуемом сообществе наблюдается у чесночницы и остромордой лягушки.

В отдельные годы (например, в 1982 г.) оно может составлять 90%. Такое высокое перекрытие, очевидно, обуславливается конкуренцией из-за животных небольших линейных и весовых размеров, а также сходным характером манеры охоты. Наименьшее (но также высокое) перекрытие ниш характерно для жабы и остромордой лягушки (около 80%). Примерно на таком же уровне перекрытие трофических ниш у жабы и чесночницы (82%); в данном случае на уровень конкурентных отношений за пищу существенное влияние оказывают симбиотопия и сходный способ охоты. Общая тенденция перекрытия трофических ниш у попарно сравниваемых видов прослеживается на протяжении всех лет наблюдений. В среднем перекрытие между парами видов составляет 80—90%. Эти величины близки к данным анализа математических моделей случаев совместного обитания видов в относительно стабильной среде (May, MacArthur, 1972; May, 1974).

Таблица 4

Величины перекрытия трофических ниш бесхвостых амфибий

Годы	<i>P. fuscus</i> — <i>B. viridis</i>	<i>R. arvalis</i> — <i>P. fuscus</i>	<i>B. viridis</i> — <i>R. arvalis</i>	<i>R. ridibunda</i> — <i>B. bombina</i>	
				пойма р. Медве- лицы	озеро в пойме р. Волги
1982	0,834	0,905	0,782	0,426	0,544
1983	0,826	0,897	0,812	0,284	0,698
1984	0,815	0,865	0,802	0,315	0,672
$\bar{M} \pm \sigma$	0,824 ± 0,008	0,889 ± 0,017	0,798 ± 0,018	0,341 ± 0,062	0,638 ± 0,067

У амфибий с водным и околородным образом жизни величины перекрытия трофических ниш ниже и более лабильны, чем у амфибий, обитающих в наземной среде, и как следствие — сильное разобщение в диете сравниваемых видов по месту и способу добычи корма, а также по количеству летающих, наземных и водных животных в их диете. При этом у озерной лягушки и жерлянки из поймы реки величины перекрытия всегда меньше и более изменчивы во времени, чем в пойменном озере. Возможно, такая ситуация зависит от уровня численности сравниваемых видов: в реке численность (в расчете на 1 га) у озерной лягушки ($437,6 \pm 36,5$) и жерлянки ($96,3 \pm 9,0$) во все годы наблюдений была выше, чем в озере ($368,0 \pm 35,9$ и $64,6 \pm 21,6$ соответственно).

Таким образом, величина перекрытия трофических ниш у амфибий зависит от состава сообщества, и прежде всего от видового разнообразия и обилия используемых кормов, различий в стратегии и тактике добычи корма и его размерах, разного предпочтения в пище, а также суммарной численности самих амфибий.

Саратовский госуниверситет
имени Н. Г. Чернышевского

Поступила в редакцию
8 января 1985 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Гилларов А. М. Современное состояние концепции экологической ниши. — Усп. совр. биол., 1978, 85, 3, с. 431—446.
- Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975, 740 с.
- Пиванка Э. Эволюционная экология. Пер. с англ. М.: Мир, 1981, 399 с.
- Рогович К. А., Семенов Д. В., Галлина С. П., Маури М. Е. О перекрытии пространственно-временных ниш в сообществе ящериц Репетекского биосферного заповедника. — ДАН СССР, 1982, 264, № 4, с. 1016—1017.
- Шенброт Г. П. Разделение ресурсов между совместно обитающими видами тушканчиков (*Rodentia*, *Dipodidae*) в Карпинской степи. — Зоол. журнал, 1981, 60, вып. 4, с. 557—567.
- Woin J. P. Geographical ecology of desert rodents. — In: Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, 1975, p. 315—341.

- Colwell R. K., Futuyma D. J. On the measurement of niche breadth and overlap. — *Ecology*, 1971, 52, № 4, p. 567.
- Horn H. S. Measurement of «overlap» in comparative ecological studies. — *Amer. Natur.*, 1966, 100, p. 419—424.
- Hutchinson G. E. Concluding remarks. — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1957, 22, p. 415—427.
- May R. M. On the theory of niche overlap. — *Teor. Pop. Biol.*, 1974, 5, № 3, p. 297—332.
- May R. M., MacArthur R. H. Niche overlap as a function of environmental variability. — *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1972, 69, № 5, p. 1109—1113.
- M'Closkey R. T. Community structure in sympatric rodents. — *Ecology*, 1976, 57, № 4, p. 728—739.
- Meserve P. L. Habitat and resource utilization by rodents of a California coastal sage scrub community. — *J. Animal. Ecol.*, 1976, 45, № 3, p. 647—666.
- Schoener T. W. Nonsynchronous spatial overlap of lizards. — *Ecology*, 1970, 51, № 3, p. 408—418.
- Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities. — *Science*, 1974, 185, p. 27—39.
-