

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. В.П. Астафьева»

А.А. Баранов, С.Н. Городилова

ЗЕМНОВОДНЫЕ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Монография

КРАСНОЯРСК
2015

ББК 28.6
Б 241

Рецензенты:

Доктор биологических наук

Ц.З. Доржиев

Доктор биологических наук

В.В. Виноградов

Баранов А.А., Городилова С.Н.

Б 241 Земноводные лесостепи Средней Сибири: монография. Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. – Красноярск, 2015. – 193 с.: ил.

ISBN 978-5-85981-955-3

Рассматриваются различные аспекты видового разнообразия, распространения, экологии, биологии, филогенетических связей земноводных лесостепи Средней Сибири. Выявляются физиологические и экологические особенности близкородственных видов рода *Rana* в условиях совместного обитания.

Книга предназначена для зоологов, экологов, биогеографов, преподавателей, аспирантов, магистрантов и студентов биологических и географических специальностей.

ББК 28.6

Издаётся при финансовой поддержке проекта 12/12 «Инновационный подход в профессиональной подготовке педагогических кадров по предметам естественнонаучного цикла» Программы стратегического развития КГПУ им. В.П. Астафьева на 2012–2016 годы.

ISBN 978-5-85981-955-3

© Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева, 2015

© Баранов А.А., Городилова С.Н., 2015

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Физико-географическая характеристика и особенности среды обитания земноводных лесостепи Средней Сибири	
1.1. Общая характеристика природных условий лесостепи	7
1.2. Особенности среды обитания земноводных на различных участках лесостепи	13
Глава 2. География исследований авторов. Материалы и методы изучения земноводных	
2.1. География районов исследования	25
2.2. Материалы и методы изучения земноводных	26
Глава 3. Видовой состав, пространственно-биотопическое размещение и население земноводных на территории региона	
3.1. Видовой состав и пространственно-биотопическое размещение земноводных	38
3.2. Население амфибий на различных ключевых участках лесостепи	66
Глава 4. Некоторые аспекты экологии земноводных лесостепи Средней Сибири	
4.1. Фенология и биология репродуктивного периода земноводных в условиях лесостепи	78
4.2. Кормовые объекты бесхвостых амфибий на разных ключевых участках	88
Глава 5. Совместное существование некоторых видов амфибий при симпатрическом распространении в условиях симбиотопии	
5.1. Экологические предпочтения земноводных в условиях симбиотопии на территории Назаровской лесостепи	98
5.2. Морфологические характеристики некоторых видов амфибий в условиях совместного обитания	107
5.3. Физиологические и экологические особенности близкородственных видов рода Rana в условиях совместного обитания на территории Канской лесостепи	113
Заключение	124
Библиографический список	126
Приложение	145

Введение

Актуальность проблемы. Одним из приоритетных направлений современной биологии является изучение и сохранение биоразнообразия, что особенно важно для регионов с невысоким уровнем видового разнообразия [Мордкович, 1994; Криволицкий, 1996]. Это является одной из актуальных задач современности, требующей исследований его изменений на основе изучения динамики ареалов в XX–XXI вв. под влиянием глобальных климатических изменений и антропогенной трансформации ландшафтов.

Для лесостепи Средней Сибири характерна высокая степень многогранного антропогенного воздействия на естественные экосистемы, что отмечается существенным снижением уровня обитателей биогеоценозов. Поэтому требуется особая стратегия использования и сохранения биологического разнообразия с пристальным вниманием к каждому виду, популяции и всей экосистеме в целом [Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Чернов, 1991; Мордкович, 1994]. Около 50 % площади лесостепи Средней Сибири занято пашнями, значительные территории используются под выпас скота, в связи с чем формировалась целая сеть искусственных оросительных каналов. Это привело к появлению дополнительных водоемов искусственного происхождения, новых кормовых угодий, что отразилось на изменении батрахофауны в целом. В связи с этим эколого-фаунистические исследования дают базовую основу при изучении экологии сообществ животных как наиболее значимого компонента экосистем различного уровня.

Актуальность эколого-фаунистического изучения земноводных в условиях Средней Сибири определяется крайней скудностью сведений о распространении, биологии и экологии данной группы в регионе. Имеющиеся отрывочные сведения не систематизированы. Несмотря на то что

амфибии представляют большой научно-теоретический интерес, знания о них все еще весьма ограничены. Они заслуживают внимания прежде всего потому, что занимают особое место в истории развития наземных позвоночных животных, являясь первыми, наиболее примитивными обитателями суши. Помимо этого, биоценотическая роль земноводных в наземных, околотовных и водных экосистемах многогранна и существенна [Даревский, 1953; Второв, 1973; Иноземцев, 1978; Гаранин, 1983; Brown, 1995]. Являясь консументами второго и следующих порядков, земноводные оказывают мощный пресс на многочисленных фитофагов, не позволяя им размножаться выше определенной нормы [Гаранин, 1983]. Кроме того, актуальность исследования обусловлена еще и тем, что три вида амфибий (обыкновенный тритон, зеленая жаба и сибирская лягушка) включены в Красную книгу Красноярского края [2000, 2004].

Основные причины малоизученности данной группы животных – обширность и труднодоступность многих участков территории, а также отсутствие специалистов-батрахологов. Исследования, отвечающие современному уровню, проведены лишь на юге Сибири – в Алтайском заповеднике [Яковлев, 1985; Северо-Восточный Алтай..., 2009]. Помимо этого, спорадичные сведения по распространению и численности фоновых видов земноводных имеются по южной тайге и в подтаежной зоне на территории Средней Сибири [Бурский, 1977; Миллер, 2003; Савченко, 2001]. В последнее десятилетие появилось несколько публикаций по амфибиям Хакасии, но сведения фрагментарны и разрозненны [Дроздова, 1997; Девяткин, 2004; Устинович, 2003, 2004; Быков, 2004, 2005; Ахонен, 2004, 2006, 2007; Ожиганова, 2008; Тоданова, 2008; Толмашова, 2008, 2009]. Совершенно отсутствуют работы по биотопическим предпочтениям земноводных в период размножения, биотическим взаимоотношениям в сообществах амфибий на водоемах региона.

Настоящая монография является первой комплексной работой по земноводным Средней Сибири, в которой проведена инвентаризация батрахофауны и выявлена региональная специфика территориального размещения отдельных видов животных. Впервые в пределах региона обнаружена озерная лягушка и прослежена динамика северо-восточной границы ее ареала. Изучены биотопическое распределение, характер суточной активности, размножение и развитие, морфофизиологические параметры близкородственных видов земноводных рода *Rana* в зоне симпатрии. Дана количественная оценка популяций земноводных на различных ключевых участках лесостепи Средней Сибири. Впервые изучены особенности питания остромордой, сибирской, озерной лягушек и серой жабы в пределах Среднесибирского региона.

Авторы благодарны за неоценимую помощь при работе над монографией всем коллегам кафедры биологии и экологии КГПУ им. В.П. Астафьева, без помощи которых невозможно было бы обработать такой большой объем исследуемого материала.

Глава I.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСОБЕННОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

В физико-географическом отношении Средняя Сибирь понимается как Среднесибирское плоскогорье с прилегающей к нему с запада Енисейской географической областью, переходной к территории Западной Сибири. С севера в нее включены: Северо-Сибирская низменность, п-ов Таймыр с горами Бырранга и архипелаг Северная Земля, а с юга – прилегающая часть Саянского горного пояса. Территория Средней Сибири находится в пределах границ Красноярского края (2401,6 тыс. км²), а также Западной Якутии и Тывы (170,5 тыс. км²). Среднесибирское плоскогорье в пределах описываемой территории занимает площадь около 1500000 км². Наибольшее протяжение с севера на юг по меридиану 95° составляет 2900 км [Средняя Сибирь, 1964].

1.1. Общая характеристика природных условий лесостепи

Лесостепь – природная зона, характеризующаяся чередованием участков леса, степи и лугов. Распространена главным образом в умеренном поясе Сев. полушария. Развивается в условиях значительного количества осадков и неустойчивого переменного увлажнения почв. В Евразии лесостепь образует сплошную полосу, протянувшуюся от восточных предгорий Карпат до Алтая, а в пределах Среднеду-

наистой равнины, некоторых межгорных котловинах Сибири, Монголии и на Дальнем Востоке она формирует отдельные участки [Лесная энциклопедия, 1985].

При изучении природных условий лесостепной части Средней Сибири за основу были взяты материалы из монографии Средняя Сибирь [1964].

Лесостепь Средней Сибири – это череда участков островной лесостепи, которая протянулась относительно широкой полосой с запада на восток. В ней хорошо прослеживается увеличение континентальности и засушливости в восточном направлении.

Территория среднесибирских лесостепей находится в большом удалении от океанов и морей, близко к центру Азиатского материка. На юге она ограничена горными системами Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау. Северная, крайняя западная и восточная границы не имеют орографических рубежей. По долготе лесостепи простираются от 89° до $96^\circ 40'$ в.д., по северной широте – $56\text{--}50^\circ$. Между собой отдельные лесостепные острова разобщены Кемчугским плато на западе, отрогами Енисейского кряжа и Восточного Саяна на востоке [Антипова, 2004]. Характерной чертой этого пространства является ландшафтная мозаичность, которая определяется разнообразным сочетанием условий при контакте с таежной и пустынно-степной зонами.

Климатический режим характеризуется следующими параметрами: продолжительность безморозного периода – 92–120 дней, сумма осадков за год – 325–425 мм, за период с температурой более 10°C – 150–200 мм. [Средняя Сибирь, 1964; Жуков, 2006]. На долю турбулентного тепла приходится 50–60 % радиационного баланса, что обуславливает интенсивную трансформацию воздушных масс в летнее время и, как следствие этого, высокие летние температуры воздуха и, соответственно, наличие лесостепной и степной растительности.

Средняя продолжительность устойчивого снежного покрова – 160–185 дней. Зима характеризуется малым количеством осадков, низкими ночными температурами и большой сухостью воздуха. Для весеннего сезона характерно преобладание сухой, преимущественно малооблачной погоды, со значительными колебаниями температуры воздуха (переход через 0°). Оттаивание почвы происходит в апреле – первой декаде мая, период «послезимья», когда еще часты заморозки и временами появляется снежный покров. Половодье имеет одну-две волны, подъем уровней небольших рек не превышает 1,5 м. Последняя фаза сезона – «предлетье» (11 мая – 10 июня) самое сухое время (до 80 % безосадочных дней). Лето характеризуется как «устойчиво теплое», за счет постоянства дневных и ночных температур. Циклоническая деятельность в этот период обеспечивает выпадение небольшого количества осадков. Для осени характерно быстрое понижение температур с возвратом очень теплой и сухой погоды.

Лесостепные котловины характеризуются сложным геологическим строением, развитием карбонатных пород, сильным эрозионным расчленением. Рельеф холмистовувалистый, за счет чего формируется большое количество водно-болотных угодий. Кроме долин современных рек, здесь развита густая сеть сухих долин и логов и много отдельных сухих и озерных котловин. Все это накладывает резкий отпечаток на их растительный покров [Средняя Сибирь, 1964]. Процент распаханых земель на этой территории местами достигает 50% общей площади, и естественная растительность сохранилась лишь на крутых не пригодных для распашки склонах и в виде отдельных участков на водоразделах и террасах.

Для островных лесостепей характерно проникновение растительных сообществ, типичных для других зон и под-

зон. Так, на крутых южных склонах в долинах рек развиты крупнopolынно-ковыльные и мелкодерновинные, а также каменистые и опустыненные степи, только кое-где по северным склонам растут кустарники или невысокие лиственницы. На днищах долин и кое-где в котловинах появляются заросли сочных однолетних солянок и участки белополынных. По узким холодным долинам тянутся полосы темнохвойных елово-пихтовых или березовых лесов. Зональные типы растительности – разнотравные леса и луговые степи – приурочены к водоразделам и пологим склонам, покрытым чехлом покровных отложений четвертичного возраста. Все эти различные по своей экологии ценозы сменяются на небольших расстояниях и создают исключительно сложную и пеструю картину растительного покрова, не имеющего аналогов на территории всей лесостепной зоны.

Для лесостепи выделено пять комплексов растительного покрова, различных по происхождению и возрасту:

1) комплекс настоящих, сухих и каменистых степей монгольского типа; их ареал островной, причем даже в пределах Канской и Красноярской лесостепей они образуют отдельные участки;

2) комплекс солончаковой пустынной растительности; эта растительность наблюдается в Канской лесостепи, имеет разорванный ареал и является реликтовой, сохранившейся в местах выходов соляных вод;

3) комплекс парковых сосновых и березовых высоко-травных лесов, сходных по видовому составу, наличию эдемов и ритму развития с горными лесами Саян и Кузнецкого Алатау;

4) комплекс темнохвойных елово-пихтовых лесов, имеющих ленточный ареал и приуроченных к долинам рек. Здесь встречается ряд северных и западных видов: напри-

мер, в Канской лесостепи, в холодных узких речных долинах, много березы пушистой, арктической малины, сныти, которые можно рассматривать как реликты – наследие более влажной эпохи;

5) комплекс разнотравных луговых степей и березовых колков, ритм развития которых полностью соответствует современным климатическим условиям. Вероятно, это самый молодой комплекс растительности лесостепей.

Закономерный компонент лесостепей – мелколиственные березовые, осиново-березовые и осиновые леса, занимающие более половины лесной площади и расположенные небольшими массивами (колками) среди полей и по склонам сопок и увалов разной крутизны преимущественно северной и восточной экспозиций. Чистые осинники встречаются относительно редко. Монопородных древостоев сосны и лиственницы сохранилось мало. В сырых и избыточно увлажненных местообитаниях узких долин рек распространены заболоченные березовые, березово-еловые и еловые долинные леса [Антипова, 2006].

Естественный растительный покров лесостепей сохранился лишь на небольших участках, и лесостепи являются преимущественно сельскохозяйственными территориями Красноярского края.

В условиях лесостепи Средней Сибири амфибии приурочены к интразональным участкам (цветная вкладка, рис. 1), которые распространены фрагментарно и расположены в крупных межгорных котловинах: Чулымо-Енисейской, Абакано-Минусинской, Канско-Рыбинской. В них выделяют Канскую, Красноярскую, Ачинскую, Назаровскую, Июсо-Ширинскую и Минусинскую лесостепи, разделенные между собой невысокими залесенными поднятиями Кемчугского нагорья и Южно-Енисейского кряжа [Антипова, 2004] (рис. 1).



Рис. 1. Расположение межгорных котловин на территории Средней Сибири

В растительном покрове островных лесостепей, протянувшихся с севера на юг, можно выделить северную и южную подзоны. В северной подзоне значительные площади водоразделов занимают низкополнотные парковые травяные леса из березы, сосны, местами лиственницы сибирской. Степные ценозы приурочены к сухим долинам и южным склонам расчлененных водоразделов. По долинам рек всюду тянутся темнохвойные елово-пихтовые заболоченные леса [Средняя Сибирь, 1964].

Северные лесостепи Средней Сибири (Ачинская, Красноярская, Канская) расположены изолированными островами среди сплошных лесных массивов на стыке трех тектонических структур: на западе – Западносибирской низменности, на юге – Алтае-Саянской горной системы, на востоке – Среднесибирское плоскогорье. Подтайга, окружающая их, представляет собой различной ширины переходную полосу от лесостепной к лесной зоне и относится к подзоне травянистых мелколиственных и хвойных лесов или к цуркумгемибореальной подзоне бореальной зоны хвойных лесов [Антипова, 2006]. Общая площадь островов лесостепей составляет 27,5 тыс. км², непрерывная полоса вместе с окружающей их подтайгой – 54,5 тыс. км². В пределах Красноярской и Канской лесостепей почвенно-растительный покров, как и климат, характеризуется концентрической зональностью [Антипова, 2003].

Участки южной, наиболее ксерофильной лесостепи разбросаны пятнами среди «типичной», которая к окраинам сменяется северной [Антипова, 2006].

1.2. Особенности среды обитания земноводных на различных участках лесостепи

Амфибии в лесостепях Средней Сибири приурочены к интразональным условиям, где формируется особый микроклимат, благоприятный для жизнедеятельности обитающих здесь земноводных и различных групп беспозвоночных животных, являющихся кормовой базой амфибий.

Канская лесостепь. Канская лесостепь занимает юго-восточную часть Средней Сибири и расположена в области распространения многолетней мерзлоты Канско-Рыбинской котловины [Жуков, 2006]. С юга она ограничена отрогами Восточного Саяна, с северо-запада – Енисейским кряжем с постепенным переходом в Средне-Сибирское плоскогорье.

рье на северо-востоке. На западе граничит с Красноярской впадиной, которая тянется вдоль р. Енисей от г. Красноярска (56° с. ш.) до р. Подъемной (57° с. ш.). Территория Канской впадины охватывает бассейн среднего течения р. Кан с притоками: Рыбная, Большая Уря, Тайна, Курыш и др., а на севере – верхние течения рр. Усолки и Абан, впадающие за пределами Канской лесостепи в р. Тасеева, образующуюся при слиянии рек Чуна и Бирюса (бассейн р. Ангары).

Весь район разделен реками Иланью и Каном на северную и южную половины. Северная часть отличается менее расчлененным рельефом, развитием бугристых степей и засоленных местообитаний; южная – предгорная – широко развитыми группировками каменистых местообитаний [Черепнин, 1956].

Рельеф – волнистая равнина, к югу более приподнятая и пересеченная отрогами Восточного Саяна с абсолютной высотой 450 м над уровнем моря в южной части и 160–175 м над уровнем моря – в северной. Характерной особенностью Канской лесостепи является западно-бугристый микрорельеф. Значительные площади, особенно в центральной части Канской котловины, покрыты комплексной бугристой лесостепью, которая распространена преимущественно по вторым надпойменным террасам рек и склонам водоразделов. Бугры небольшие, площадью около 100–500 м², иногда с весьма сложным рельефом. Во впадинах между буграми более высокая влажность, способствующая формированию небольших водоёмов, которые при недостатке осадков высыхают, а после обильных дождей вновь наполняются водой. В других впадинах формируются небольшие участки древесно-кустарниковой растительности – колки [Жуков, 2006]. На данных участках формируются локальные популяции амфибий на период размножения.

В этой котловине, занимающей более восточное положение по сравнению с лесостепью Западной Сибири, увели-

чивается континентальность климата и развиваются более сухие варианты лесостепных ландшафтов. В центре котловины появляются даже участки степи. Котловина характеризуется концентрической зональностью: её среднюю часть занимает в основном лесостепь, которая по периферии переходит в подтаёжные леса.

Согласно климатическому районированию, Канско-Рыбинская котловина – это часть относительно пониженной подветренной территории Среднесибирского плоскогорья. Характеризуется сравнительно тёплым летом и небольшим количеством осадков (300–350 мм в год). Средний показатель приземной температуры с середины мая до середины июля составляет 13 °С, с середины июля по сентябрь – 15°С. Высота снежного покрова в среднем составляет не более 20–25 см.

В центральной части котловины преобладают безлесные пространства – поля и луга, чередующиеся с колками из берёзы и рощами сосны и лиственницы [Черепнин, 1956]. В центре этой котловины, по руслу р. Кан, находятся небольшие опустыненные каменистые степи. Вокруг степей расположена лесостепь, которая окружена почти со всех сторон травяными лесами и только на западе соприкасается с горно-сосновыми лесами Южно-Енисейского кряжа. Полосы этих лесов проникают в западную часть Канской лесостепи. В основном в этих лесах преобладает сосна, но местами весьма значительна примесь лиственницы и берёзы.

К северу от р. Кан, в долинах и озерных котловинах местами встречаются пухлые солончаки с зарослями сочных солянок (солерос, различные виды свед и однолетние солянки). Они являются основными пастбищами, поэтому их травяной покров во многих местах сильно выбит, что приводит к обеднению видового состава напочвенного покрова, и, как следствие этого, уменьшается разнообразие энтомофауны, основного пищевого спектра амфибий. Таким образом, рас-

тельность поймы в большей мере влаголюбивая. Основной фон поймы – кочкарниково-осоковые, травянистые болота с многочисленными озерами старичного происхождения – характеризуется обилием временных водоемов. Старичные озера – важнейший составной компонент реки Кан. Эти водоемы имеют несколько типов зарастания. Наиболее часто встречается барьерный из рогоза широколиственного и очень редко из тростника. Местами отмечаются участки прибрежно-сплавинного и мозаично-зарослевого типов с кольцевым и сплошным очагами зарастания. На широких плесах хорошо развивается кубышка, рдесты, уруть, роголистник, образуя ковровый тип зарастания.

Земноводные на заболоченных лугах, в поймах рек, старицах образуют локальные популяции. Так искусственный пруд в районе д. Мокруша, который является местообитанием остромордой и сибирской лягушек, сформировался в результате строительства дамбы на реке Алежинка. Его площадь 4,5 км², берега открыты, западный берег заболочен, кочкарники до 1 м в высоту (цветная вкладка, рис. 2).

Красноярская лесостепь. Красноярская лесостепь представляет собой предгорную, высоко поднятую, глубоко расчлененную, пологоувалистую, иногда всхолмленную на юге и плоско-волнистую на севере наклонную равнину. Ее большая часть расположена на левобережье Енисея, вдоль северо-восточного подножия Восточного Саяна, в пределах Приенисейской денудационной равнины. На юго-западе к ней подступают северные отроги Кузнецкого Алатау с темнохвойными насаждениями, на западе – равнинная тайга Западно-Сибирской низменности, на востоке – Енисейский кряж. Протяженность с юга на север составляет 110 – 150 км, с запада на восток – не более 80 км [Антипова, 2003].

В Красноярской лесостепи преобладает глубоко расчлененный холмисто-увалистый рельеф, общее падение высот

которого наблюдается с юго-запада на северо-восток от 600 м до 270 м над уровнем моря [Антипова, 2008].

В течение года на данном участке лесостепи выпадает 350–400 мм осадков, снежный покров имеет мощность до 30–35 мм. Безморозный период наступает с апреля-мая. Засушливая пора приходится на вторую половину весны и начало лета (до 40 % малооблачных погод). Большая часть осадков выпадает в конце лета – начале осени.

Периферическая часть лесостепи наиболее обширная, характеризуется развитием на равнинных участках луговых степей, чередующихся с березовыми колками, приуроченными к склонам северных экспозиций. Количество колков и их размеры к окраине Красноярской степи возрастают и они переходят на равнинные участки. Встречаются здесь и небольшие сосновые леса, реже лиственничные насаждения.

Луговая растительность отличается большим разнообразием и различна в северной и южной подзонах. Это обусловлено глубиной промерзания и связанным с ним водным и солевым режимом почвы.

Среди лугов северной части лесостепи выделяют злаковые и злаково-разнотравные луга, занимающие центральную и прирусловую поймы крупных рек (Енисей, Кача, Бузим, Подъемная). В поймах малых рек располагаются влажные луга, а на склонах и высоких надпойменных террасах – остепненные. На этих увлажненных участках условия благоприятны, что способствует формированию локальных популяций амфибий.

Поймы малых рек покрыты темнохвойными елово-пихтовыми лесами и заняты вейниковыми и вейниково-таволговыми лугами с зарослями кустарников из спиреи иволистной и рябинника рябинолистного. Микрорельеф этих лугов кочковатый. Травяной покров образован лугово-степными и луговыми видами, в составе которых преобладают разнотравье и бобовые.

В южной лесостепи луга приурочены к поймам и низким надпойменным террасам речных долин. Вдоль русел тянутся полосы осоковых лугов, которые нередко чередуются с ивняками или березняками, иногда встречаются осоковые болота [Черепнин, 1956]. На низких надпойменных террасах развиты остепненные, солонцеватые или солончаковатые луга.

Болотистые луга – канареечники и остроосочники – занимают примерно 5% территории поймы [Нокономов, 1959]. Небольшие острова в пойме Енисея поросли ивняком, тополем черным и лавролистным.

Данные условия благоприятны для менее прихотливых видов амфибий (эврибионты): сибирского углозуба, серой жабы и остромордой лягушки.

Ачинская (Ачинско-Боготольская) лесостепь. Ее площадь около 5 тыс. км², представлена пологоувалистой равниной с абсолютными высотами 150 – 210 м над уровнем моря с повышением на юго-западе до 400 м над уровнем моря [Антипова, 2008]. На юге территория ограничена хребтом Арга, на востоке – Чулымо-Енисейской водораздельной возвышенностью, в северном и западном направлениях она постепенно сливается с Западно-сибирской низменностью. Западная граница примерно соответствует меридиану западной оконечности хребта Арга и протягивается на север до с. Б. Улуй [Антипова, 2006], т. е. охватывает северную часть Ачинского и южные части Больше-Улуйского и Боготольского административных районов.

Рельеф волнистый. Данная лесостепь относительно увлажнена: годовое количество осадков составляет 400–430 мм; максимальная высота снежного покрова – 35–40 см. Растительность в большинстве вторичного происхождения и пришла на смену тайге под воздействием производственной деятельности человека. Березовые или осиново-березовые колки разбросаны в виде островков среди распаханых пространств. В северной части района березовые колки переходят

дят в разреженные березовые леса с участием осины. Сохранившаяся степная растительность представляет на равнинных местах участки луговых степей. Так, на склонах древних террас Чулыма, появляются разнотравно-луговые (предгорные) степи, образованные луговыми, лугово-лесными и лесными мезофитами, растениями с широкими тонкими листьями. Помимо этого, по всей территории Ачинской лесостепи на пологих склонах небольшими пятнами также разбросаны перистоковыльно-разнотравные степи (цветная вкладка, рис. 3) [Средняя Сибирь, 1964]. Травянистый покров осиново-березовых перелесков и суходольных лугов состоит из обычного лугово-лесного высокотравья, местами он остепнен. На пойменных лугах господствуют злаки обычного видового состава [Черепнин, 1956].

На данной территории за счет волнистого рельефа образуется большое количество заболоченных участков, стариц крупных и малых рек, которые заселены четырьмя видами амфибий (*Lissotriton vulgaris*, *Rana arvalis*, *R. amurensis* и *Pelophylax ridibunda*).

Назаровская лесостепь. В некоторых источниках данный участок рассматривается как северо-западная часть Чулымо-Енисейской котловины. Она расположена в Назаровской котловине – самой северной из системы Минусинских межгорных котловин. Представляет собой впадину, окруженную низкогорными кряжами: на западе – отрогами Кузнецкого Алатау, на юге и востоке – Солгонским кряжем, на севере – хр. Арга [Зятькова, 1969]. Впадина вытянута в широтном направлении на 180 км, в меридиональном – на 70 км и имеет площадь около 11 тыс. км².

Растительный покров характеризуется господством луговых степей и остепненных лугов в комплексе с березовыми колками. Широко распространены пойменные луга по хорошо развитым долинам р. Чулым и его притоков. В их растительном покрове преобладают злаки. По окраинам озер

и в микропонижениях развивается лугово-болотная растительность [Тупицына, 1986].

Главная водная артерия района – р. Чулым [Арефьева, 1964]. Второстепенное значение имеют его левые притоки – Серж и Урюп. В Назаровской и Чулымо-Енисейской лесостепи расположена так называемая Верхнечулымская система озёр. Она состоит примерно из 20 озёр, общая площадь которых равна 180 км² (Иткуль, Божье (Большое), Белое, Малое, Инголь и др.) (цветная вкладка, рис. 4). Имеются также небольшие водохранилища и пруды. Климат для центральной и южной частей Назаровской котловины, занятой лесостепью, характеризуется умеренно тёплым летом и умеренно суровой малоснежной зимой [Жуков, 2006]. С июня по август выпадает до 80 % осадков, что благоприятно для таких амфибий, как сибирский углозуб, серая жаба, остромордая и озерная лягушки.

Июсо-Ширинская лесостепь. Приурочена к межгорной котловине. Под минусинской впадиной в данном случае понимается вся резко пониженная область, прилегающая к р. Енисей и ограниченная с трех сторон Кузнецким Алатау, Западным и Восточным Саянами. На севере она граничит с Западно-Сибирской низменностью и постепенно переходит в нее. Июсо-Ширинский округ расположен в пределах Чулымо-Енисейской впадины. С запада и юга ограничен горными поднятиями Кузнецкого Алатау и Батеневского кряжа, с востока – Красноярским водохранилищем, на севере – административной границей Хакасской автономной области, но по природным условиям к нему следовало бы отнести некоторые прилегающие районы Красноярского края. Общая площадь округа составляет 7,0 тыс. км² [Куминова, 1976].

Рельеф низкогорный, довольно расчлененный. Абсолютные высоты колеблются в пределах 250–750 м, но наибольшие пространства имеют отметки 300–400 м.

Гидрографическая сеть в северо-восточной части представлена низовьями рек Белый и Черный Июс и небольшим отрезком верхнего течения р. Чулым. Для Июсо-Ширинской лесостепи характерно около 500 озер (Фыркал, Черное, Ошколь) с общей площадью водной поверхности более 10 га [Черепнин, 1956; Состояние окружающей среды..., 2009]. Озера находятся в понижениях преимущественно тектонического происхождения, но есть карстовые и суффизийонные, образовавшиеся от вымывания и оседания почвы: Шира, Белё, Черное, Белое, Учум, Рейнголь. Все озера слабопроточные, за исключением бессточного озера Белё. Фыркал, Ошколь зарастают жесткой надводной растительностью (цветная вкладка, рис. 5). В первой половине мая с озер Ширинской группы сходит лед.

Болота встречаются по долинам рек и нагорных плато. В целом заболоченность территории менее 1%, лишь в бассейнах рек Матур и Уйбат (левые притоки Абакана) – 2–4 %, суммарная площадь болот – 321,34 км² [Состояние окружающей среды..., 2009].

Количество лучистой солнечной энергии обеспечивает сумму температур выше 10° С, равную 1800–2000°, таким образом, лесостепи являются достаточно теплыми при довольно холодной и малоснежной зиме. Высота снежного покрова составляет около 20 см. Безморозный период длится от 100 до 160 дней. Лето характеризуется как устойчиво умеренно-жаркое. Данная территория является недостаточно увлажненной, т.к. испарение (400 мм) превышает количество осадков (250–350 мм). Наиболее сухие участки расположены в подветренной зоне Кузнецкого Алатау – в районе Ширы, где выпадает до 250 мм осадков в год, а также на междуречье Енисея и Абакана (Койбальская степь, 250–300 мм).

Район богат лугами. Травяной покров представлен луговыми степями с участием крупнопольно-ковыльных и каменистых степей по южным склонам. Долина р. Белый Июс

богата пойменными лугами, большая часть которых заболочена [Куминова, 1946]. Кроме того, на территории, наряду с березовыми колками, встречаются и березово-сосново-лиственничные насаждения.

В поймах небольших рек растительный покров значительно однообразен и представлен господствующими солончаковатыми, солонцеватыми и крупнокочковатыми пикульниковыми лугами. К северу и югу пикульниковые луга исчезают. В настоящее время наблюдается широкое развитие этих лугов, что связано с неумеренным выпасом скота [Средняя Сибирь, 1964].

Для северных склонов характерны луговые степи, но местами встречаются отдельные семенные деревья лиственницы в окружении молодых лиственничников с лугово-степным покровом. Это является свидетельством, по мнению Черепнина [1956], что в недалеком прошлом на северных склонах господствовала лиственница сибирская с лугово-степным и степным покровом.

Минусинская лесостепь. Расположена в минусинской впадине, представляет собой резко пониженную область, прилегающую к р. Енисей, ограниченную с трех сторон Кузнецким Алатау, Западным и Восточным Саянами. На севере она граничит с Западно-сибирской низменностью и постепенно переходит в нее. Сама лесостепь тянется узкой лентой и зажата между распаханными степями и тайгой [Реймерс, 1966]. В районе Минусинска на древних террасах Енисея распространены сухие сосновые боры с сильно разреженным (особенно на крутых склонах дюн) травяным покровом из обычных степных и боровых видов, среди которых преобладают вероника белойочковая и овсяница песчаная [Ревердатто, 1940].

Гидрографическая сеть Минусинской котловины в основном определяется крупными пограничными транзитными реками Енисеем и Абаканом с притоками, стека-

ющими с передовых хребтов Западного Саяна и Кузнецкого Алатау.

В данной котловине речная сеть достаточно густая в юго-западной части, где поверхность дренируется низовьями левых притоков Абакана – реками Таштып, Есь, Тея, Сос, Аскиз. При продвижении на северо-восток – более редкая. Здесь протекают реки Камышта (образовавшаяся за счет бифуркации реки Неня), Уйбат с притоками Неня, Бея, Бюра. В северной части в широких долинах протекают реки Кокса и Ерба – левые притоки Енисея. Правобережная часть долины Абакана характеризуется многочисленными рукавами и протоками. Правые притоки Абакана – реки Сабинка, Бея, Табат, Киндирла и более мелкие – не всегда дотягиваются до своих устьев, так как вода из этих рек широко используется для орошения. Левобережье Енисея менее богато островами; главное русло реки здесь чаще подходит вплотную к коренному берегу.

Половодье рек начинается в апреле и заканчивается в середине – конце июня, продолжаясь 80 – 90 суток (Абакан, Оя). В данный период уровень воды повышаются на 1 – 2 м на малых реках, 2 – 4 м – на средних реках и до 4 – 6 м на крупных.

Обширные равнины террас рек Енисей и Абакан сменяются холмисто-увалистым и мелкосопочным рельефом с высотами до 600 м. В правобережье Енисея котловина также имеет разнообразные формы рельефа. Здесь обширные площади занимают гряды дюнных песков, покрытых в настоящее время борами. В междуречье Абакана и Енисея находится обширная равнина – Койбальская степь, в левобережье Абакана – Уйбатская, для которой характерен рельеф с высотами 400–450 м. Существенным элементом этих степей являются озера, которых здесь несколько десятков. В большей своей части они связаны с хозяйственной деятельностью человека, и прежде всего с орошаемым земледелием. Поливные воды сбрасывались за пределы полей в по-

ниженные элементы рельефа, где они в зависимости от геологического строения вызывали заболачивание, засоление и образование временных и постоянных водоемов. Возникшие таким образом озера вначале были только наливными, но затем они стали питаться атмосферными и грунтовыми водами [Озера Хакасии..., 1976]. Эти озера отличаются небольшими глубинами, наличием грязевых пляжей на мелководье, островов различного типа, размещающихся по зеркалу озера, высокой степенью эвтрофированности.

Существенное влияние на климат Минусинской впадины оказывает ее положение между горными хребтами, на которых выпадают осадки, а спускающийся по склону воздух сжимается, прогревается и вызывает иссушающее действие. Такое же влияние на котловину оказывают ветры с северо-западных отрогов Восточного Саяна. Климатические особенности, как и другие компоненты природы в Минусинской впадине, изменяются концентрически от степей, занимающих центральную часть, к лесостепи, подтайге, тайге и высокогорью. Почва и водоемы слабо защищены снегом, глубоко промерзают. Сильные ветры, особенно весной и в начале лета, вызывают дефляцию почв, образование пыльных бурь [Озера Хакасии..., 1976].

По происхождению данные озера являются естественными и искусственными. Котловины первой группы – эрозионного происхождения (Бейское, Черное) или бывшие старицы Енисея (Чалпан). Озера Бугаево, Черное, Сосновое, Подгорное и др. – искусственного происхождения (цветная вкладка, рис. 6). Они образовались в период затопления котловины водой из Койбалльской оросительной системы. Все озера вскрываются ото льда в конце апреля – начале мая.

Таким образом, мозаичность ландшафтов, большое количество увлажненных биотопов, водоемов и энтомологических ресурсов создают благоприятные условия для земноводных, обитающих на территориях лесостепей Средней Сибири.

Глава 2.

ГЕОГРАФИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ АВТОРОВ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ

Эколого-фаунистические исследования, результаты которых составляют содержание настоящей работы, проводились на территории лесостепи Средней Сибири в период с 2003 по 2009 гг.

2.1. География районов исследования

Проведение стационарных работ, в результате которых собрана большая часть материала, осуществлялось в весенне-летний период 2003–2009 гг.

Охват территории – Республика Хакасия, междуречье Белого и Черного Июсов, пограничная зона Июсской лесостепи и предгорных лесов хребта Кузнецкого Алатау; Канская лесостепь в пойме р. Курыш и его притоков; Назаровская лесостепь в районе р. Береш, а также островная лесостепь северо-западной части Восточного Саяна в пойме р. Казыр (цветная вкладка, рис. 7).

В Чулымо-Енисейской котловине предприняты следующие маршрутные ходы: по рр. Чулым и его притокам: Большой Улуй, Улуйка, Сереж, Акатка, Береш, Урюп, Базыр, Черный и Белый Июс. На местах остановок осуществлялись кратковременные наблюдения и опросные сведения. Таким способом были обследованы окрестности озер: Фыркал, Ошколь, Круглое, Малое, Большое, Вязкое, Павловское, Коммунальное, Копытово, Курбатовское, «Мясо-

комбинат». В административном отношении исследованиями были охвачены Большеулуйский, Ачинский, Назаровский, Шарыповский, Ширинский, Ужурский, Шушенский, Курагинский и Канский районы, а также окрестности города Красноярска. Протяженность маршрутов составила 1740 км, было совершено 44 стоянки, которые выбирались в ходе рекогносцировочных экскурсий.

При проведении комплексных исследований были задействованы небольшие группы студентов факультета естествознания КГПУ им. В.П. Астафьева для определения численности отдельных видов земноводных на различных ключевых участках.

2.2. Материалы и методы изучения земноводных

Во время стационарных работ выявлялся видовой состав земноводных, их биотопическое размещение, а также оценивалась сезонная и погодная изменчивость численности и плотности популяции амфибий лесостепи Средней Сибири. Выявлялись первые встречи земноводных после зимовки, их миграции к нерестовым водоемам, сроки икротетания, брачное поведение, распределение по биотопам после завершения репродуктивного периода, появление личинок и сеголеток, их развитие, а также уход амфибий на зимовку.

В задачу маршрутных исследований входили: выявление видового разнообразия, уточнение сведений об ареале, биотопическом распределении, питании и некоторых аспектах биологии Amphibia.

Анализ структуры и массы содержимого желудков амфибий различных биоценозов обрабатывался в лабораторных условиях.

Сбор и камеральная обработка материала проводились общепринятыми методиками полевых исследований земноводных [Новиков, 1949; Банников, 1977; Гаранин, 1989;

Тарашук, 1989; Писанец, 1989; Щербак, 1989а; Измерение и мониторинг ..., 2003].

Идентификация видов батрахофауны осуществлялась по морфологическим признакам при помощи определителей [Банников, 1977; Боркин, 1998; Кузьмин, 1999]. При исследовании амфибий использованы общепринятые промеры морфологических признаков [Терентьев, 1949; Банников, 1977; Ищенко, 1978; Щербак, 1979] с некоторыми дополнениями [Тарашук, 1989; Писанец, 1989; Ноздрачев, 1994; Писанец, 2007].

В процессе изучения видового состава на разных территориях лесостепи Средней Сибири были собраны коллекционные материалы, кроме того проводилась прижизненная обработка отловленных особей.

Для изучения морфологической характеристики популяций измерялись значения признаков, и на основании этих промеров были рассчитаны индексы по стандартным схемам, используемым в систематике [Терентьев, 1949; Тарашук, 1989].

Для хвостатых ($n = 10$): L./L.cd.; L.c./Lt.c., где: L. – длина тела от конца морды до переднего края клоакальной щели; L.cd. – длина хвоста от переднего края клоакальной щели до конца хвоста; Lt.cd. – ширина хвоста, измеряется в самом широком месте; L.c. – длина головы, измеряется от кончика морды до заднего угла челюсти; Lt.c. – ширина головы, расстояние между задними углами челюстей; Sp.in. – расстояние между центрами ноздрей; Sp.ip. – расстояние между глазами; D.n.o. – расстояние между центром ноздри и передним краем глаза (измеряется на одной и той же стороне); S. – количество бороздок по бокам тела между конечностями; а также промеряли расстояние между передней и задней конечностями по их основанию (цветная вкладка, рис 8).

Для бесхвостых земноводных ($n = 445$): L./L.c.; L./T.; F./T.; L.c./Lt.c.; D.p./C.int.; T./C.int.; L./ F.+T., где использова-

лись следующие признаки: L – длина тела, от конца морды до центра клоакального отверстия; L.c. – длина головы, от края морды до верхней точки большого затылочного отверстия (измеряется при прощупывании через кожу); Lt.c. – ширина головы между задними углами челюстей; Sp.in. – расстояние между центрами ноздрей; Sp.ip. – расстояние между глазами; D.n.o. – расстояние между центром ноздри и передним краем глаза (измеряется на одной и той же стороне); L.tym. – максимальная длина барабанной перепонки; F. – длина бедра: от центра клоаки до дистального конца бедренной кости (промеряется на согнутой конечности); T. – длина голени от голеностопного сочленения до края коленного сочленения (промеряется в положении частей конечности под углом 90°); t. – длина стопы, от голеностопного сустава до дистального конца 4-го пальца задней конечности; D.p. (D.h.) – длина первого пальца задней ноги от дистального основания внутреннего пяточного бугра до конца пальца; Dig.4 (D.q.) – длина 4-го пальца задней конечности; C.int. (Lt.ci.) – наибольшая длина внутреннего пяточного бугра; Lt.t.ci. – ширина пяточного бугра; A.t.ci. – высота пяточного бугра; l – ширина брачной мозоли (для самцов). Измерения проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

В связи с тем, что при исследовании были поставлены фаунистические задачи, поэтому, для оценки относительного обилия наземных животных использовали учеты на трансектах. Длина учетной полосы в водную и сухопутную фазы активности составляла от 100 м до 1 км при ширине 2–8 м [Новиков, 1949; Измерение и мониторинг..., 2003]. Для оценки плотности популяции отловленных особей метили путем отрезания одной фаланги четвертого пальца задней ноги. Этот метод является важным, т.к. позволяет оценить не только численность, но и демографические показатели и характер пространственной структуры популяции

[Измерение и мониторинг..., 2003]. Однако данную информацию удалось собрать только по озерной лягушке, т.к. повторно встреченные особи других видов обнаружены небыли.

В период размножения различных видов амфибий проводился подсчет кладок в отдельных нерестилищах, определялись количество и структура водоемов используемых для нереста [Басарукин, 1975; Ищенко, 1982]. Для некоторых видов амфибий (*Salamandrella keyserlingii*, *Rana arvalis*, *R. amurensis*) оценивалась численность размножающихся самок при расчете «одна кладка» – «одна самка». На нерестилищах велся учет токующих самцов и пар бесхвостых амфибий, находящихся в состоянии амplexуса [Терентьев, 1948; Измерение и мониторинг..., 2003]. При изучении суточной цикличности жизнедеятельности популяции использован метод регистрации встреченных особей на постоянном маршруте каждые два часа [Новиков, 1949]. Данное исследование повторяли в течение сезона неоднократно, т.к. активность животных меняется в разные периоды жизнедеятельности [Щербак, 1966].

В период размножения и развития земноводных обследованы 72 водоема. Определены характер их происхождения (постоянный или временный), тип, площадь, дно, водная и прибрежная растительность, наличие хищников. Кроме этого, отслеживалась динамика температуры в воде и на суше. Для этого ежедневно измерялась температура воды в 9 и 22 часа (на поверхности водоема, на уровне кладок, на дне), атмосферы (каждые два часа). А также была оценена степень воздействия человека на данные биогеоценозы.

Длительность периода размножения учитывали по вокализации особей в местах нереста (для *Rana arvalis* и *Pelophylax (Rana) ridibunda*); продолжительность икротения определяли по появлению первых и последних кладок;

окончание эмбриогенеза – по выходу первых личинок; а личиночное развитие – по метаморфизировавшим сеголеткам.

Половую принадлежность определяли по наличию (у самцов) или отсутствию резонаторов по бокам головы (для *P. ridibunda*), а также брачных мозолей в период размножения [Банников, 1977]. У отловленных особей ($n = 62$) половозрелость определяли по состоянию гонад: ♂ – семенников, ♀ – ооцитов (промеры снимали при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм).

В водоемах отмечали и наносили на карты-схемы места массового икрометания, расположение кладок и их глубину прикрепления, характер субстрата, на котором они были отложены.

Для определения плодовитости (F) самок амфибий (число яиц в кладке) осуществлен поштучный подсчет икринок в комках (для бесхвостых) и мешках (для хвостатых) ($n_{\min.} = 10$, за исключением кладок сибирского углозуба в Канской лесостепи, там $n = 4$). Причем считали все икринки, в том числе, и погибшие, и неоплодотворенные. При этом учитывали форму кладки, характер соединения икринок в комках между собой, для хвостатых – измеряли длину и ширину мешка, а также количество витков. Диаметр яиц (D при $n = 10$, где n – количество промеренных икринок с каждой кладки) измеряли под бинокуляром с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,01 мм на стадии развития икры от нулевой до поздней гастрюлы. Известно, что диаметр икринок начинает увеличиваться со стадии ранней бластулы [Кабардина, 2004]. У части особей ($n = 62$), отловленных до нереста, осуществлен поштучный подсчет икры из яичников в чашке Петри при помощи препаровальных игл.

Гонады головастиков на каждой стадии развития, а также неполовозрелых и половозрелых особей фиксировали в 4 %-м растворе формалина или в 70 %-м этиловом спирте для после-

дующего анализа. Часть животных, отловленных в биотопах непосредственно перед размножением, была помещена для наблюдения за спариванием и откладкой икры в лабораторные аквариумы при соблюдении условий естественного биотопа. В это время проводились фото- и видеосъемка.

Развитие животных прослеживалось от свежих кладок, помещенных в садки ($n_{\min.} = 10$; $n_{\max.} = 27$, где n – изученное количество комков икры) [Измерение и мониторинг..., 2003]. Перед началом работы в садок (емкость размером не менее $0,25 \text{ м}^2$, изготовленная нами из нетонущего материала (полиуретановые кольца), к которому пришивается мелкаячеистая москитная сеть), помещают одну свежую кладку, в которой предварительно подсчитывают количество икринок, и дальше ведут наблюдение за ее развитием. После выклева личинок подсчитывают количество особей и погибшей икры. Отмечались сроки выклева головастика и их созревание. Затем на разных этапах развития осуществлялся морфометрический анализ головастика ($n_{\min.} = 10$) ($L + + L.cd.$ – общая длина; L – длина тела; $L.cd$ – длина хвоста) и определялись стадии их развития (цветная вкладка, рис. 9). Контрольной группой служили свободноживущие личинки из естественных водоемов.

Стадии развития бесхвостых амфибий определялись по таблицам нормального развития *Rana temporaria* [Дабаян, 1975]. При анализе данных по росту и развитию использовалась классификация личиночного периода [Etkin, 1964]. Таким образом, было обработано 227 головастика (81 остромордой, 53 сибирской и 93 озерной лягушек).

У *Pelophylax ridibunda* проводили анализ фенотипа, где были использованы 4 типа рисунка спины [Боркин, 1979]: 1) *Striata* (s) – полосатость, т. е. наличие на спине светлой дорсомедиальной полосы; 2) *Maculata* (m) – пятнистость – наличие крупных, от 2 до 3 мм в диаметре, пятен; 3) *Punctata*

(р) – крапчатость, т. е. присутствие на спине у обследованных особей мелких точек; 4) *Burnsi* (В) – полное отсутствие пятнистости и крапчатости на верхней части туловища. Кроме этого, отмечали различные вариации признаков окраски: протяженность полосы, формы пятен спины, горла и брюха (цветная вкладка, рис. 10).

Отлов животных ($n = 388$) с целью изучения питания и снятия морфометрических параметров (массы животного, желудка и его содержимого) проводился по общепринятым методикам [Новиков, 1949; Щербак, 1998б; Измерение и мониторинг..., 2003]. Взвешивание животных осуществлялось на электронных весах с разрешающими возможностями от 0,1 до 500 г.

Изучение велось в направлении сравнительного анализа питания у разных видов амфибий.

Пищевые компоненты фиксировались в 70 %-м этиловом спирте для дальнейшей лабораторной обработки. Таксономическая идентификация пищевых объектов проведена по соответствующим определителям (часть кормов определена до вида) [Павловский, 1948; Хейсин, 1951; Мамаев, 1972; Определитель..., 1975; Мамаев, 1976; Определитель..., 1977; Патрушева, 1982; Шалапенок, 1988; Плавильщиков, 1994].

Прежде всего, выявлялась избирательность питания исследуемых животных. Для этого были определены фоновые виды беспозвоночных животных в местах обитания амфибий. При взятии проб сухопутных беспозвоночных использовался метод кошения энтомологическим сачком (50 ударов по траве равно примерно 1 м^2) [Фасулати, 1971]. При учете водной фауны использовали сачок, с ячейей до 0,1 мм. При помощи его извлекали всю фауну с ограниченной площадки (1 м^2), которую фиксировали 15 %-м формалином. Затем рассчитывали индекс по формуле Ивлева (1955): $E = (r_i$

$- p_i)/(r_i + p_i)$; $-1 \leq E \leq +1$, где r_i – доля компонента в спектре питания; p_i – его доля в среде. Избирательность объекта снижается по мере приближения E к нулю [Кузьмин, 1992].

Коэффициент наполняемости желудка определялся по Красавцеву [1935] [Терентьев, 1950; Кузьмин, 1992]: $J = m \times 100/M - m$ (в %), где M – масса животного; m – вес содержимого его желудка.

Была определена степень общности пищевых компонентов в разных биогеоценозах и районах исследования на основе показателей коэффициентов Чекановского–Сьеренсена [Песенко, 1982]:

$K_s = 2a/2a+b+c$, где a – число общих видов; b – число видов, присутствующих в первой выборке; c – во второй.

Определение интегральных показателей белкового и углеводного обменов, гемоглобина может быть информативным в отношении адаптаций земноводных к различным условиям окружающей среды в разные периоды их жизни.

Определение гемоглобина в крови амфибий осуществлялось гемиглобинцианидным методом с набором реактивов «Клини Тест-ГемЦ» (НПУ «Эко-Сервис» СПб). Концентрацию гемоглобина в крови рассчитывали по формуле: $C = E_o/E_k \times 120$, где C – концентрация гемоглобина в опытной пробе; E_o – оптическая плотность опытной пробы; E_k – оптическая плотность калибровочной пробы; 120 – концентрация гемоглобина в калибровочном растворе. Забор крови производился сразу же после отлова амфибий путем декапитации. В качестве антикоагулянта использовали гепарин.

Определение метаболитов проводили в плазме крови, которую получали путем центрифугирования крови при 3000 об./мин и до использования хранили в замороженном состоянии. Образцы плазмы со следами гемолиза отбраковывались.

Альбумин в плазме крови определяли по интенсивности окраски с бромкрезоловым зеленым, фотоколорметрически используя набор реагентов Агат (ООО Агат-Мед).

Глюкозу определяли глюкозооксидазным методом с набором реагентов «Глюкоза-ФКД» (ООО «Фармацевтика и клиническая диагностика»).

Белковый электрофорез, наряду с методами цитогенетическим и секвенированием митохондриальной ДНК, может использоваться для приблизительной оценки генетического полиморфизма популяций при выяснении филогенетической близости видов и популяций животных [Роговин, 1999]. Среди разных методик электрофореза денатурирующий полиакриламидный гель (ПААГ) отличается высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью. Сопоставляли электрофореграммы белков плазмы крови исследуемых видов.

Перед исследованием образцы плазмы в течение ночи диализовали против 5 мМоль/л Трис HCl pH=7,4.

Белки плазмы разделяли в вертикальных пластинах ПААГ в буферной системе Laemmly [1970]. Рабочий гель имел концентрацию акриламида 10%, концентрирующий – 5%. На трек наносилось 100 мкг белка. В качестве белков маркеров использовали бычий сывороточный альбумин (67 кДа), яичный альбумин (45 кДа) и карбоангидразу (29 кДа). Электрофорез проводили при постоянной силе тока 3 мА/см² при комнатной температуре. Продолжительность разделения обычно составляла 3,5 – 4 ч.

После завершения электрофореза белки на геле фиксировали и окрашивали Кумасси G250 в 3,5% хлорной кислоте в течение 1,5 ч. Отмывание от краски проводили в растворе 7% CH₃COOH. Гели с окрашенными полосами белков (электрофореграммы) фотографировали и для количественного анализа использовали электронные фотографии (рис. 11).

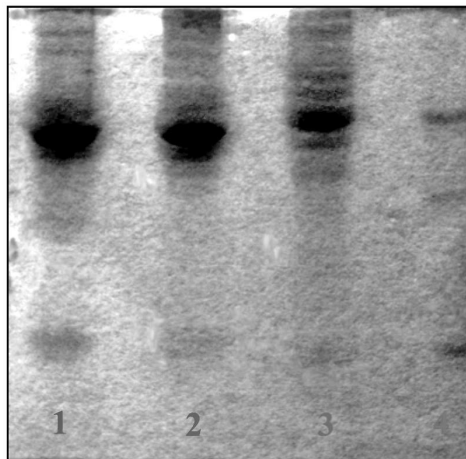


Рис. 11. Электрофореграммы белков сыворотки крови исследуемых видов амфибий: 1 – сибирская лягушка; 2 – остромордая лягушка; 3 – озерная лягушка; 4 – белки маркеры

Количественный анализ электрофореграмм включал определение количества белков в смеси, молекулярные массы белков в диапазоне 29–67 кДа. Молекулярные массы белков оценивались по калибровочному графику зависимости логарифма молекулярной массы белков-маркеров от их подвижности. Подвижность определяется положением белка на геле, и тем она выше, чем дальше от старта находится белковая полоса. Содержание белка пропорционально площади и интенсивности окраски белковой полосы. Количественному анализу этих параметров предшествует денситометрия электрофореграмм.

Денситометрию электронных фотографий электрофореграмм, определение количества белковых полос, их относительной площади и положения проводили с помощью компьютерной программы, разработанной сотрудником Института вычислительного моделирования СО РАН В.А. Китаевым [Темников, 1999].

Первый этап обработки – получение графика распределения плотности на всем треке. Плотность изображения определяется по сумме яркости красного, зелёного и синего цветов пикселей изображения на экране. Это даёт возможность использовать как чёрно-белые, так и цветные изображения электрофореграмм. Для снижения числа возможных ошибок от неоднородностей на изображении яркость усредняется вдоль горизонтальной линии пикселей, расположенной между маркерными линиями.

Непосредственно анализ денситограммы основан на представлении графика плотности суммой пиков гауссовой формы и постоянного в пределах анализируемой области фона (рис. 12). Интенсивность фона, амплитуда, ширина и положение каждого пика подбираются по методу наименьших квадратов. Результаты – относительная площадь, амплитуда и положение центра каждого пика – записываются в специальный файл.

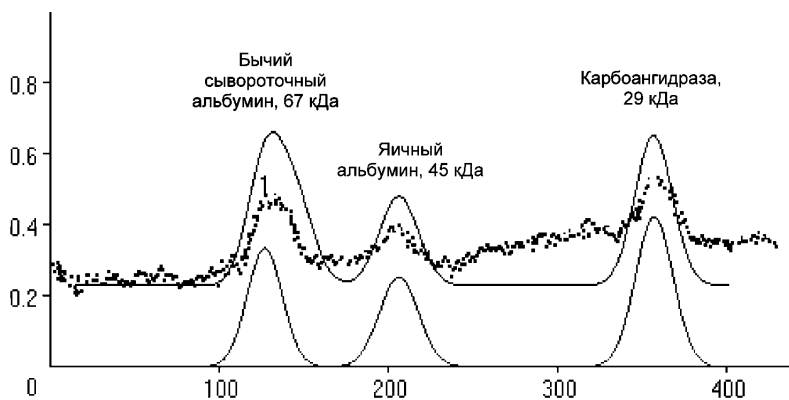


Рис. 12. Результаты компьютерного анализа денситограммы. Красная линия – аппроксимация графика плотности денситограммы пиками гауссовой формы и постоянным фоном. Тонкие зеленые пикеты, опирающиеся непосредственно на ось абсцисс, получаются из красной кривой после вычета фона

Сопоставление сходства-различия белковых спектров осуществлялось на основе показателей подвижности одних и тех же фракций у разных видов, для чего использовался кластерный анализ. Таким образом, этот показатель послужил комплексной оценкой межвидовых дистанций по составу белков с различной молекулярной массой.

Обработка полученных результатов проводилась с использованием статистического пакета MS Excel 1997 по общепринятым алгоритмам [Лакин, 1990; Мэгарран, 1992].

За период исследования отснято 12 часов видеоматериала по поведению, размножению, питанию амфибий, а также выполнено большое количество оригинальных фотографий, часть из которых представлена в работе.

Глава 3.

ВИДОВОЙ СОСТАВ, ПРОСТРАНСТВЕННО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И НАСЕЛЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РЕГИОНА

3.1 Видовой состав и пространственно-биотопическое размещение земноводных

Батрахофауна лесостепной части Средней Сибири относительно небогата, насчитывает пять видов бесхвостых земноводных (22,7 % от фауны России) и два – хвостатых (40 %), которые относятся к двум отрядам и пяти родам (табл. 1). Общий систематический список амфибий лесостепи Средней Сибири представлен семью видами, систематика и номенклатура которых приведена по С.Л. Кузьмину [Боркин, 1987; Кузьмин, 1999; Кузьмин, 2006]., с некоторыми дополнениями [Скоринов, 2009; Frost et al., 2006].

Состав батрахофауны является смешанным и включает элементы трех фаунистических комплексов: европейские виды (обыкновенный тритон, серая жаба, остромордая и озёрная лягушки); сибирские виды (сибирский углозуб, сибирская лягушка); монгольские виды (зелёная жаба) [Ананьева, 1998; Лазарева, 2001].

Происхождение современных видов и семейств амфибий связано как с различными геохронологическими периодами развития жизни на Земле, так и с различными территориями [Литвинчук, 2009].

Таблица 1

**Видовой состав земноводных лесостепи Средней Сибири
в сравнении с фауной России, Западной
и Восточной Сибирию и Дальним Востоком**

№	Виды земноводных	Количество видов, шт					
		Россия*	Западная Сибирь**	Лесостепь Средней Сибири	Восточная Сибирь***	Дальний Восток****	Обилие*****
		долевое распределение к фауне России, %					
1	2	3	4	5	6	7	8
	Отряд: <i>Caudata</i> Orpел, 1871 – Хвостатые амфибии	5	2	2 40 %	1	2	
1.	Род: <i>Salamandrella</i> Dybowski, 1870 – Сибирские углозубы <i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowski, 1870 – Сибирский углозуб Низкий уровень изменчивости	1	1	1 100 %	1	1	3
2.	Род: <i>Lissotriton</i> Bell, 1839 – гладкие тритоны <i>Lissotriton vulgaris</i> Linnaeus, 1758 – Обыкновенный тритон Подвид: <i>L. v. vulgaris</i>	1	1	1 100 %	–	–	1
	Отряд: <i>Anura</i> Rafinesque, 1815 – Бесхвостые амфибии	22	6	5 22,7 %	5	7	
3.	Род: <i>Bufo</i> Laurenti, 1768 – Жабы <i>Bufo bufo</i> Linnaeus, 1758 – Обыкновенная жаба Подвид: <i>B. b. bufo</i>	6	2	2 33,3 %	2	2	3
4.	<i>Bufo viridis</i> Laurenti, 1768 – Зелёная жаба						0

1	2	3	4	5	6	7	8
5.	Род: <i>Rana Linnaeus, 1758</i> –лягушки <i>Rana (Rana) arvalis</i> Nilsson, 1842 – Остромордая лягушка Подвид: <i>R. a. arvalis</i> Подвид: <i>R. a. wolterstorffi</i>	5	2	2 40 %	2	2	4
6.	<i>Rana (Rana) amurensis</i> Boulenger, 1886 – Сибирская лягушка Подвид: <i>R. a. amurensis</i>						3
7.	Род: <i>Pelophylax Fitzinger, 1843</i> – Зеленые, или водные лягушки <i>Pelophylax ridibunda</i> Pallas, 1771 – Озёрная лягушка	4	1	1 25 %		1	2

Примечание: * – данные Боркина (1987); Кузьмина (1999), Скоринов (2009); ** – данные Григорьева (1976) и Курановой (1998); *** – данные Кузьмина (1999); Щепиной (2009); **** – данные Тагировой (2000); данные по Средней Сибири – автора; ***** – Балльная оценка обилия особей: 0 – вид не отмечен (встречи отсутствуют); 1 – вид редок (нерегулярные встречи единичных особей); 2 – вид малочисленен (регулярные встречи единичных особей на отдельных маршрутах); 3 – вид обычен (встречи немногочисленных особей на большинстве маршрутов); 4 – многочисленен (встречи большого числа особей на большинстве маршрутов).

Семейства *Hynobiidae* и *Cryptobranchidae* обособились на границе периодов юрского и мелового. На территории Китая 147 – 144 млн. лет назад найдены наиболее древние представители скрытожаберников. На границе юрского периода и палеоцена (80 – 60 млн. лет назад) *Cryptobranchidae* проникли в Северную Америку. После исчезновения Тургайского пролива на границе олигоцена и эоцена (около 33 млн. лет назад) они населили Европу, где в плиоцене вымерли. Род *Onychodactylus* первым отделился от основного ствола *Hynobiidae* в раннем олигоцене (30,7 млн. лет назад). Образование других родов, вероятно, шло в раннем и среднем миоцене, а видов – со среднего миоцена по плиоцен.

Так, *Salamandrella keyserlingii*, скорее всего, сформировался в позднем миоцене (7,7 – 6,0 млн. лет назад). Судя по палеонтологическим данным, *Hynobiidae* проникли в Европу в позднем миоцене, где вымерли около 5 млн. лет назад. В плестоцене *Salamandrella keyserlingii* неоднократно проникал в восточную Европу.

Возникновение семейства *Salamandridae* связано с исчезновением сухопутной связи между Европой и Северной Америкой (не позднее конца мелового периода – 176 – 70 млн. лет назад). Наиболее древние палеонтологические находки *Salamandridae* отмечены в позднем палеоцене (65,5 – 55,8 млн. лет назад) в Европе: *Koalliella genzeli* (Германия), *Triturus sp.* и *Salamandra sp.* (Франция). Формирование родов данного семейства происходило с эоцена по ранний миоцен (61 – 14 млн. лет назад), а подавляющее большинство современных видов появилось в миоцене (18 – 5 млн. лет назад).

Семейство *Bufo* возникло в позднем мелу в Южной Америке (98,8 – 78,3 млн. лет назад). В Северную Америку, а затем и в Европу они проникли в раннем палеоцене. Чуть позднее из Европы жабы попали в Африку. Азия, по-видимому, заселялась в этот период независимо через Берингию. Первые палеонтологические находки *Bufo* известны из среднего палеоцена (57 – 55 млн. лет назад) в Бразилии и Франции. Первые находки *Bufo bufo* (*B. linguensis*) были отмечены в среднем миоцене (16,0 – 13,8 млн. лет назад) в Китае. В этот же период они, по-видимому, проникли в Европу. Первые их находки известны из среднего миоцена (14,5 – 13,7 млн. лет назад) в Словакии. Позднее они появились на территории Испании (7,1 млн. лет назад). Существует мнение, что серая жаба обитала в доледниковое время по всей Северной Евразии и с наступлением ледника расселилась по различным территориям и образовала несколько форм [Никольский, 1918; Гаранин, 1983].

Семейство *Ranidae* имеет афро-индийское происхождение. Оно возникло в раннем мелу (около 140 – 130 млн. лет назад). Наиболее ранние палеонтологические находки относятся к позднему мелу (Судан) (99,6 – 93,5 млн. лет назад). В Европу лягушки впервые проникли из Африки в позднем палеоцене (около 57,2 – 56 млн. лет назад), но, по-видимому, закрепиться здесь не смогли. В палеоцене (65–56 млн. лет назад) Индия с многочисленными *Ranidae* «причалила» к азиатскому континенту. В начале олигоцена (около 33 млн. лет назад) лягушки проникли в Европу после исчезновения Тургайского пролива, дав начало группе *Rana esculenta*. Здесь зеленые лягушки были впервые отмечены из раннего олигоцена (33,0 – 31,5 млн. лет назад) в Германии. В миоцене (более 10 млн. лет назад) эта группа вновь распространилась в Азию, откуда по Берингийскому мосту представители рода *Rana* попали в Северную Америку, где дали начало многочисленным группам, включая бурых лягушек. Проникнув обратно в Азию, они в раннем миоцене смогли попасть в Европу. Здесь их первые палеонтологические находки известны в Германии из раннего миоцена (19,5–19,0 млн. лет назад). Поднятие Гималаев и Тибетского плато в среднем миоцене (около 10 млн. лет назад) привело к резкому иссушению климата в Центральной Азии и обособлению дальневосточных, центрально-азиатских и европейских видов бурых лягушек.

Озерная лягушка – самый молодой вид группы зеленых лягушек, известных из плейстоцена и голоцена Европы. Этот вид, возникнув в Восточной Европе, распространился до южного побережья Балхаша [Вершинин, 2007].

Вопрос о происхождении остромордой лягушки неясен, однако она раньше отделилась от общего филогенетического ствола, в отличие от других бурых лягушек. Судя по находкам, этот вид был известен в Европе уже в среднем плейстоцене, причем западнее современного ареала [Rage,

1972]. Находки *R. arvalis* описаны из отложений верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена Чехословакии, раннего голоцена запада Украины, позднего и среднего плейстоцена Германии, Франции, Польши, Поволжья. Современный ареал этого вида указывает на то, что его ледниковый рефугиум не располагался в Южной Европе [Вершинин, 2007], а находился в Карпатском бассейне и на юге России, и особи этого вида внесли вклад в колонию западной части ареала. Сибирская лягушка появилась, возможно, во вторую – третью ледниковые эпохи в Сибирском или Монгольском рефугиумах, где тогда были распространены хвойные и хвойно-широколиственные леса [Гаранин, 1983].

Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов у бесхвостых амфибий объясняется наступлением ледникового периода [Никольский, 1918; Терентьев, 1948]. Однако некоторые ученые считают, что оледенение скорее вызвало обеднение фауны и углубило различия между западно- и восточно-палеарктическими фаунами [Боркин, 1984]. Палеонтологические данные, анализ таксономии и распределение представителей групп амфибий, обитающих в Европе и на Дальнем Востоке, свидетельствуют о том, что разрывы ареалов возникли в неогене задолго до плейстоценовых оледенений [Borkin, 1986] и в свете молекулярно-биологических данных «ледниковые» объяснения дизъюнкции ареалов многих видов теряют свою привлекательность [Вершинин, 2007]. По окончании зырянского оледенения наступил ксеротермальный период и произошел сдвиг ландшафтных зон к северу примерно на 400 км. Голоценовый климатический оптимум – это самый теплый отрезок четвертичного периода с высокой влажностью, который являлся временем наибольшего расцвета амфибий во многих районах земного шара и благоприятствовал интенсивному расселению позвоночных животных. Затем в суббореальный и субатлантический периоды голоцена (от 4500 л.н.

к сокращению биоразнообразия за счет разрывов и вытеснения некоторых видов с территории Центральной Сибири.

В послеледниковый период происходили существенные изменения состояния условий обитания амфибий, связанные с глобальным изменением климата и антропогенной трансформацией ландшафтов. Некоторые виды оказались очень чувствительными к происходящим процессам что отразилось, прежде всего, в динамике границ их ареалов, т. е. они начали интенсивно расселяться, и это определенным образом сказалось на формировании своеобразных сообществ и состоянии биоразнообразия земноводных лесостепной зоны Средней Сибири.

В последние десятилетия в масштабах всей планеты зафиксировано существенное изменение глобального климата, которое выражается в повышении приземной температуры воздуха. По данным многих авторов, за период инструментальных наблюдений (с 1850-х до 2000 гг.) среднегодовая глобальная температура возросла на 0,6–0,7 °С. В будущем прогнозируется более интенсивный рост глобального потепления. В результате этого приземная температура воздуха к 2050 г., по оценкам разных авторов, в масштабах всей планеты может повыситься, по сравнению с современным периодом, на 1–2,5 °С [Будыко, 1987; Израэль, 2001; Rapley, 2005, ВМО, 2004 и др.]. В связи с потеплением климата произойдет также изменение увлажненности. В южных широтах в степной и лесостепной зонах количество осадков уменьшится, климат станет более засушливым. В лесной зоне и в северных областях увлажненность увеличится, и к 2050 г. атмосферные осадки здесь могут возрасти, по предварительным прогнозам, на 10 – 15% по сравнению с современным периодом [Будыко, 1992; Ранькова, 1998; Израэль, 2001; Груза, 2004; Мелешко, 2004]. Климатические изменения существенным образом повлияют на экосистемы и состояние биоразнообразия разных территорий нашей планеты.

Глобальное потепление XX столетия оказалось неравномерным по времени. Выделяют обычно три периода: потепление – 1910 – 1945 гг., слабое похолодание – 1945 – 1975 гг. и наиболее интенсивное потепление с 1976 г. 1990-е гг. были самым теплым десятилетием, а 1998 – самым теплым годом. В среднем для территории России интенсивность потепления за период 1901 – 2000 гг. составила $0,9\text{ }^{\circ}\text{C}$. Максимум потепления в России зафиксирован в 1995 г. (отклонение температуры от нормы на $1,9\text{ }^{\circ}\text{C}$) [Израэль, 2001]. В 2014 г для России в целом среднегодовая аномалия температуры воздуха составила $+ 1.28\text{ }^{\circ}\text{C}$, что превысило норму 1961-90 гг. (Доклад об особенностях климата..., 2014). Глобальное потепление по-разному выражено в отдельных регионах России. В Томске с 1982 по 1995 гг. средняя температура с ноября по февраль включительно увеличилась на $3,7^{\circ}\text{C}$. Во второй половине XX в. (1951 – 2000 гг.) наибольший тренд потепления отмечен в Прибайкалье ($3,5^{\circ}\text{C}/100\text{ лет}$) и Средней Сибири. По современным данным, из доклада Росгидромета, за счет очень теплой весны 2014 г. усилилась тенденция к потеплению в регионе Средняя Сибирь до $+ 0.73^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ (вместо $0.63\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ в 1976-2013 гг.) Для России потепление более выражено зимой и весной (тренд соответственно $4,7$ и $2,9\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ лет}$) [Переведнецев, 2001; Груза, 2004], а в 2014 году ярко выраженное потепление отмечено в весеннее время и составляет $3.12\text{ }^{\circ}\text{C}$. В целом, в РФ наблюдается потепление среднегодовой температуры за период с 1976 – 2014 гг. на $+0.42\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$

На фоне глобальных процессов происходили определенные климатические изменения в лесостепи Средней Сибири. В целом о них можно судить по средним показателям по всей территории региона. За минувший век изменение приземной температуры воздуха в январе в экорегионе составило примерно $3 - 4^{\circ}\text{C}$. Это означает, что зима потеплела здесь в 6 раз сильнее, чем в общем по всему Земному шару. А вот лет-

няя температура повысилась незначительно. С другой стороны, летом уменьшилось число дней с заморозками, во всяком случае, во второй половине столетия. Интересно также отметить уменьшение амплитуды суточной температуры воздуха в регионе. В какой-то мере это может быть индикатором смягчения континентальности климата.

Явно сместились сроки начала ледохода на ряде рек. В частности, на Енисее и его притоках (Абакан, Туба) с 1920-х годов смещение составляет в среднем 1–2 дня за 10 лет. Этот факт является прямым следствием потепления весенних месяцев. Однако и сроки осеннего ледостава демонстрируют аналогичную тенденцию, то есть он начал наступать в целом раньше. Так что период между ледоставом и ледоходом фактически не изменился [Алтае-Саянский экорегион (WWF), 2001].

Характерным признаком изменения климата и глобального потепления является не только повышение среднегодовых показателей температуры воздуха, но и довольно интенсивное таяние ледников четвертичного периода, сохранившихся в горных областях экорегиона [Баранов, 2007].

Главная особенность и отличие современного глобального потепления от всех предшествующих аналогичных по масштабам изменений климата заключаются в том, что оно происходит в условиях стремительно усиливающегося антропогенного воздействия на природу отдельных регионов и биосферу в целом. Поэтому второй не менее важной причиной динамики границ ареалов амфибий является трансформация ландшафтов под воздействием антропогенных процессов, особенно интенсивно протекающих в южной части Среднесибирского региона.

Таким образом, через образовавшуюся брешь в Енисейском зоогеографическом барьере некоторые виды стали быстро распространяться как к востоку, так и к северу по измененным человеком ландшафтам – *Lissotriton vulgaris*,

Bufo bufo, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *Pelophylax (Rana) ridibunda*, с востока на запад – *Salamandrella keyserlingii*, *Rana amurensis*.

Сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii* **Dybowski, 1870**. Обладает самым обширным ареалом (12,2 млн. км²) среди всех видов земноводных [Куранова, 1998]. В распространении охватывает почти все северное полушарие. Он обитает в России, северном Казахстане, Монголии, Китае, Корее и Японии. В Восточной Сибири, Туве, Бурятии и Приамурье вид населяет также горы до 900 м над ур. м. [Кузьмин, 1999]. В пределах нашей страны границы ареала данного вида проходят: от островной и материковой частей Дальнего Востока, через Алтае-Саянскую горную систему до Архангельской области и Поволжья. В Якутии и на п-ове Таймыр обнаружен около 72° с.ш., выходит за полярный круг и приспосабливается жить в зоне вечной мерзлоты арктических тундр [Банников, 1956; Кузьмин, 1994; Тагирова, 2000]. В европейской части ареала сибирский углозуб представлен локальными реликтовыми популяциями [Кузьмин, 1999; Пестов, 2005].

На территории Средней Сибири расположен центр ареала данного вида, где он также формирует локальные группировки, но в связи с труднодоступностью и малоизученностью этого региона сведения о распространении сибирского углозуба требуют дополнения и подтверждения уже существующих данных [Сибирский углозуб, 1994].

Места находок *Salamandrella keyserlingii* авторами свидетельствуют об относительно равномерном распространении вида в пределах лесостепи Средней Сибири (рис. 13): 1 – пойма р. Абан в окрестностях д. Орловка, темнохвойная тайга; 2 – искусственное озеро в 4 км от Иланска, которое окружает сосновый лес с примесью березы, рельеф местности холмисто-увалистый с большим количеством увлажненных участков, садовое общество, Канская лесостепь;

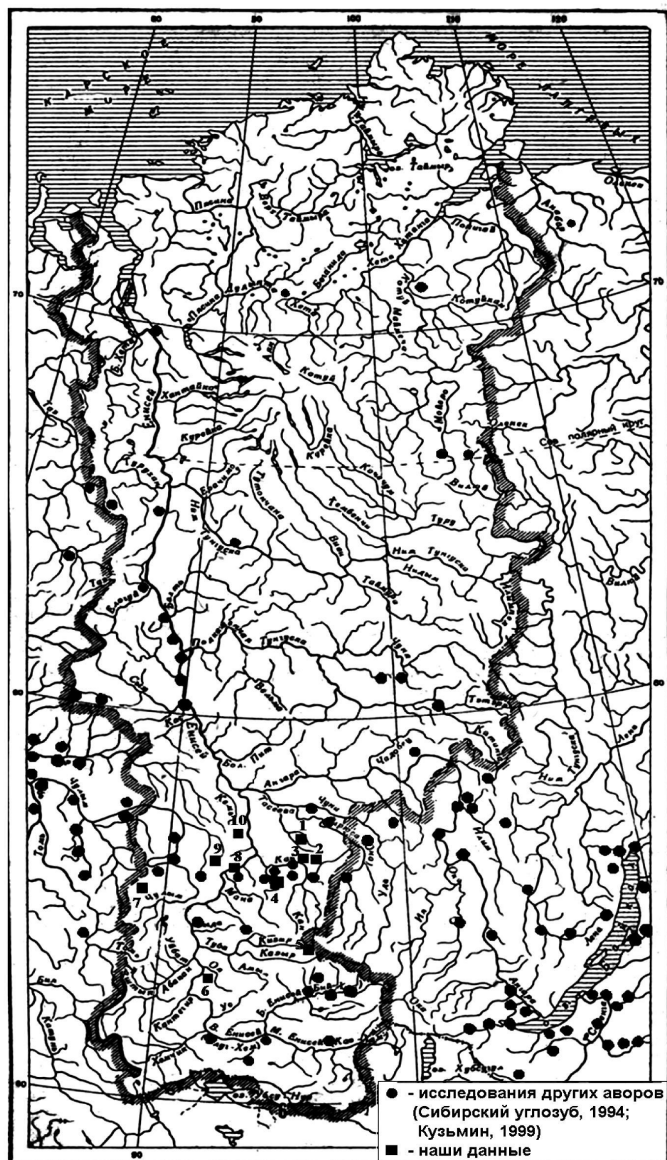


Рис. 13. Размещение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* в Средней Сибири и сопредельных территориях (2009 г.).

Примечание: цифры на карте соответствуют местам находок

3 – заболоченный участок березовых колков с примесью ивы в 20 м. от р. Алежинка, 6 км от д. Мокруша, Канская лесостепь; 4 – Уярский р-н, искусственный пруд, Канская лесостепь; 5 – Агульское озеро, исток р. Агул, горнолесной пояс Восточного Саяна, темнохвойная тайга, 1100 м над уровнем моря; 6 – сосново-березовый мелкотравный лес; папоротниково-крапивный березовый лес у пересыхающего водоема в районе Журавлиной горки, национальный парк «Шушенский бор», а также сосновый бор вблизи искусственного пруда р. Лугавка, в окрестностях г. Минусинска [Никольский, 1902]; 7 – старица р. Береш; пойменный кочкарниковый луг р. Береш, Назаровская лесостепь [Жуков, 1984]; 8 – болотистая местность на границе темнохвойной тайги и подтайги, ст. Калягино – дачный массив в 15 км от г. Красноярска; 9 – холмисто-увалистый ландшафт: смешанный лес с сельскохозяйственными полями в районе дачных участков «Вечерница»; д. Талое – смешанный сосново-березовый лес, Красноярская лесостепь; 10 – пойменно-еловый лес р. В. Подъемная.

Являясь влаголюбивым видом, углозуб в пределах ареала населяет самые разнообразные местообитания: березняки, ельники, смешанные, темнохвойные, лиственные и широколиственные леса, кочкарниковые болота, вырубки [Шварц, 1971; Тагирова, 1979; Боркин, 1988; Сибирский углозуб, 1995].

В Западном Саяне сибирские углозубы обитают на высотах до 2250 м над ур. м. [Сибирский углозуб, 1994]. Нами данный вид был зафиксирован на высоте 1100 м ур. м. на оз. Агульское, Восточный Саян. Как правило, они предпочитают заселять затененные лесистые или кустарниковые участки (Канская и Минусинская лесостепи), но могут попадать и на открытой местности (Назаровская лесостепь). Обитают в смешанных лиственно-хвойных, березовых, темнохвойных лесах, ивово-березовых колках, где их можно об-

наружить (при соответствующих условиях: значительная влажность и высокие ночные температуры) по краям придорожных участков, как и на самих проселочных дорогах, вдоль железных дорог, на дачных участках, по долинам рек, в низинах, в заболоченных березовых колках. Главное условие обитания – близость водоемов, пригодных для размножения, от которых углозубы удаляются обычно не далее чем на 500–600 м [Щепина, 2009].

Обыкновенный тритон – *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758. Имеет обширный ареал в пределах бореальных лесов Евразии. Не встречается в южной Франции, Испании, Португалии, северной Скандинавии, степях России и Украины [Никольский, 1902; Кузьмин, 1999].

Северный предел распространения проходит в южной Карелии (Калевальский р-н, окр. д. Юшкозеро: 64° 44' с.ш.) и Коми (г. Емва: 62° 35' с.ш.), Вологодской, Кировской, Тюменской (Советский р-н: 61° 24' с.ш.), Томской (самая северная находка д. Малобрагино: 57° 07' с.ш. (Куранова, 1998), что на 500 км севернее исходного ареала в средней полосе Барабинской степи (Рузский, 1946)) и Кемеровской (среднее течение р. Томь: 54° 30' с.ш.) областях [Банников, 1971, 1977; Кузьмин, 1999].

Южная граница ареала начинается от северо-западного побережья Черного моря на Украине (45°–46° с.ш.) и по низовью рек Дунай, Южный Буг, Днепр тянется до Днепропетровской области (48° с.ш.). Затем граница проходит на северо-восток до г. Харьков (50° с.ш.), через Белгородскую (50° 46' с.ш.), Воронежскую (51° с.ш.), Самарскую и Оренбургскую (50° – 53° с.ш.), Челябинскую (55° 20' с.ш.) и Новосибирскую (левобережье Приобского плато и Кольванский участок р. Оби) области [Куранова, 1998; Кузьмин, 1999].

Восточная граница ареала расширяется: в начале XX в. доходила в Западной Сибири до Алтайских гор [Николь-

ский, 1902], а к концу века достигает границ Средней Сибири, Абаканский хребт [Терентьев, 1949, Гаранин, 1983]. Причем распространяется данный вид по речным долинам, однако в Алтайском и Красноярском краях, а также в Кемеровской области распространение ограничено Алтайской горной системой и Кузнецким Алатау [Skorinov, 2008].

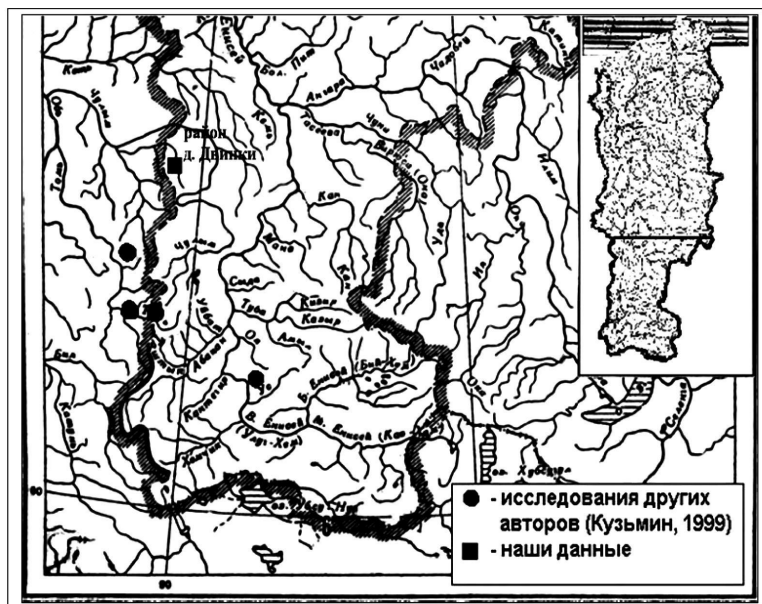


Рис. 14. Размещение обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* в Средней Сибири и сопредельных территориях (2009 г.)

На территории Красноярского края имеются сведения о находке данного вида в Саяно-Шушенском заповеднике ($52^{\circ} 10' \text{ с. ш.}$), однако здесь обыкновенный тритон достоверно не обнаружен. Единичные находки в 2006 г. были зафиксированы в заболоченной подтайге (темнохвойные елово-пихтово-осиновые крупнотравные леса), в районе д. Двинки, с. Тюхтет, на границе с Томской областью (рис. 14). Это самая восточная точка ареала данного вида.

Серая (обыкновенная) жаба – *Bufo bufo* Linnaeus, 1758 (цветная вкладка, рис. 15). Вид широко распространен в северо-западной части Африки, Европе, Западной Сибири, проникает и в Восточную Сибирь (самая восточная точка нахождения – п. Кунерма в Казаченско-Ленском районе Иркутской области – 56° с.ш., $108^{\circ} 30'$ в.д.) [Ананьева, 1998; Кузьмин, 1999]. На территории Средней Сибири расположен юго-восточный ареал обыкновенной жабы (рис. 16).

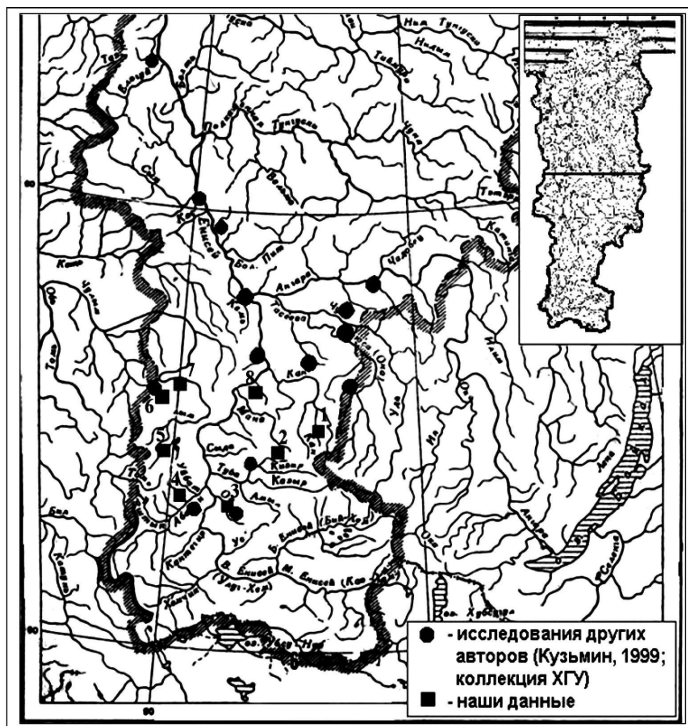


Рис. 16. Размещение обыкновенной жабы *Bufo bufo* по территории Средней Сибири (2009 г.)

На территории лесостепи Средней Сибири обыкновенная жаба была обнаружена на (цифры на карте соответствуют местам находок): 1 – кочкарниковое болото в пойменно-

ивняковых насаждениях р. Кунгус, черневая тайга; искусственное озеро в 4 км от Иланска, окруженное сосновым лесом с примесью березы, Канская лесостепь; 2 – пойма рек Казыр и Шинда, район д. Бугуртак, р. Туба островные лесостепи в подтаежной зоне; темнохвойная тайга в центральной части хребта Крыжина (горный пояс Саян), среднее течение р. Базыбай, правый приток р. Казыр и в 1,5 км выше устья р. Сухой Базыбай (1500 м над уровнем моря); 3 – пойма р. Оя, окр. с. Ермаковское, Минусинская лесостепь; 4 – лиственный лес р. Абакан; 5 – горно-лесной пояс Кузнецкого Алатау в районе д. Половинка, образован насаждениями из лиственницы сибирской со значительным участием березы повислой; переувлажненные участки по склонам водотоков в пихтово-кедрово-чернично-зеленомошном лесу с развитым высокотравием и ивовыми зарослями, пояс Кузнецкого Алатау; 6 – пойменный тополевый лес р. Базыр, р. Берешь; старица р. Береш; заболоченный луг; искусственный пруд, который появился на месте карьера по добыче графия; северный заболоченный берег оз. Малое, Назаровская лесостепь; 7 – сенокосные луга и заболоченные кустарниковые берега оз. Коммунальное, местами с березовыми колками, в 10 км от д. Павловка, Назаровская лесостепь; 8 – смешанный лес поймы р. Базаиха, окр. г. Красноярска.

Обыкновенная жаба – одна из массовых представителей бесхвостых амфибий таежной зоны Европы [Кутенков, 1988]. В Волжско-Камском крае отмечена в ельниках и лиственных лесах, борах-зеленомошниках, сырых оврагах, на горях, в березняках, осинниках, а также вблизи надпойменных террасах рек [Гаранин, 1983]. На Урале повсеместно встречается как в горных, так и в равнинных районах [Топоркова, 1973; Вершинин, 2007]. В Западной Сибири на границе лесостепи и подтаежных лесов населяет поля, перелески, мелколиственные леса, сады [Цыбулин, 1985]. В южной тайге Прииртышья характерные биотопы обыкно-

венной жабы – низинные болота, заболоченные березово-осиновые леса надпойменных территорий. В южной тайге Приобья обитает в темнохвойных и березово-осиновых лесах, рослых рямах, поселках междуречий и сосняках надпойменных террас [Равкин, 1976; Равкин, 2003]. В сходных условиях *Bufo bufo* отмечена в Прибайкалье [Равкин, 1973; Плешанов, 1981]. В южной и средней тайге Томского Приобья серая жаба отдает предпочтение переувлажненным биотопам надпойменных территорий [Куранова, 1998]. В приенисейской южной тайге имеет ограниченное распространение [Бурский, 1977].

На территории юга Средней Сибири вертикальный предел распространения *Bufo bufo* – 700–1500 м над уровнем моря (березово-лиственничные подтаежные леса Кузнецкого Алатау, темнохвойная тайга центральной части хребта Крыжина) [Городилова, 2004а]. Распространена в черневой и светлохвойной тайге, в островных лесостепях подтаежной зоны, а также в северных и южных лесостепях Средней Сибири. Предпочитает увлажненные интразональные биотопы (поймы крупных и малых рек, кочкарниковые болота, заболоченные и сенокосные луга; искусственные пруды).

Зелёная жаба – *Bufo viridis Laurenti*, 1768. Вид населяет обширную территорию от северо-восточной Африки через Европу до Сибири и Средней Азии. Северная граница ареала совпадает с северной границей подзоны смешанных лесов. В Европейской части СССР она проходит вдоль западного склона Урала и на юго-восток через зоны лесостепи и степи. Граница ареала начинается в Латвии и южной Эстонии, затем она проходит через Россию на восток примерно по линии следующих областей: Псковская – Ярославская – Ивановская – Нижегородская – Кировская – Удмуртской – юг Пермской – юго-восток Челябинской и западные районы Курганской области [Пономарев, 1976; Ананьева, 1998; Кузьмин, 1999;]. Далее граница проходит по Казахстану – Семипа-

латинской и Восточно-Казахстанской областей. В 1971 г. восточная граница ее ареала доходила до Алтая [Банников, 1971; Ананьева, 1998]. В 1978 г. на территории Алтая данный вид был обнаружен в районе р. Чуи, Курайская степь, а в 1990 г. – в нижней части долины Карагеме, правый приток Аргута [Малков, 1976]. В Западной Сибири вид встречается на значительном удалении от других частей ареала. *Bufo viridis* известен в Томской области и в окрестностях г. Новосибирска. Вероятно, в 1984 г. интродуцированные особи из Средней Азии успешно акклиматизировались.

На территории лесостепи Средней Сибири вид не обнаружен. Однако в аннотированном списке амфибий Красноярского края *Bufo viridis* присутствует (Сыроечковский, 1980). Возможно, в связи с тем, что данные по амфибиям собирались попутно с основным материалом, произошла ошибка при установлении видовой принадлежности и за зеленую жабу приняли самцов серой жабы, которые в брачный период становятся слегка с зеленым отливом.

Остромордая лягушка – *Rana arvalis* Nilsson, 1842.

Ареал вида довольно обширный. В Западной Европе встречается до северо-востока Франции, юга Швеции и Финляндии, на юг до Адриатического моря. В России в северных и центральных районах Европы, в Западной и Средней Сибири – на восток до Якутии (60° 40' с.ш., 124° в.д.) и северного побережья оз. Байкал (в районе Байкальского хребта), на северо-восток вдоль южного побережья оз. Байкал до Баргузинского заповедника (54° 23' с.ш., 109° 05' в.д.), где населяет различные географические зоны, что характеризует высокую экологическую пластичность данного вида. Диапазон населяемых высот – 0 – 2140 м над уровнем моря [Банников, 1956, 1977; Боркин, 1977, 1981; Яковлев, 1977; Куранова, 1989; Кузьмин, 1999; Городилова, 2008].

На территории Средней Сибири северная граница ареала доходит до плато Путорана, южная – до северо-

восточной границы Республики Тыва (заповедник «АЗАС») [Крюков, 2003]. В пределах региона остромордая лягушка формирует локальные популяции, составляющие восточную часть ареала (рис. 17).

Являясь фоновым видом *Rana arvalis* была нами обнаружена во всех исследуемых районах лесостепи Средней Сибири, цифры на карте соответствуют местам находок: 1 – заболоченные кочковатые берега пруда Татанщик, бассейн р. Абан. Канская лесостепь; 2 – пойма р. Алежинка, р. Курыш; искусственный пруд площадью 3,5 км², который возник в результате строительства дамбы на р. Алежинка; заболоченный луг, расположенный в 300 м от р. Курыш, Канская лесостепь; 3 – сосновый лес с примесью березы; искусственное озеро в 4 км от Иланска, садовое общество, Канская лесостепь; 4 – пойменный лес р. Тырбыш, впадает в Кан; 5 – искусственная заболоченная запруда р. Рыбная в хвойно-березовом лесу, подтаежная зона, д. Запасной Имбеж (бассейн р. Кан: смешанный елово-березовый лес, в 200 м от заболоченного участка); 6 – пойма рр. Казыр, Туба, островные лесостепи в подтаежной зоне, район д. Бугуртак; темнохвойная тайга среднего течения р. Базыбай, правый приток р. Казыр (1500 м над уровнем моря), центральная часть хребта Крыжина (горный пояс Саян); сосновый лес, окрестности оз. Малый Кызыкуль; 7 – подтаежная зона в районе с. Екатериновка; заливные луга р. Сыда, с. Идринское, район р. Б. Хабык; 8 – пойменный лес р. Оя, Минусинская лесостепь; 9 – национальный парк «Шушенский бор»: сосново-березовый мелкотравный лес; ивово-березовый лес, папоротниково-крапивный березовый лес у пересыхающего водоема в районе Журавлиной горки; сосняк папоротниково-разнотравный с березой в междунном понижении, примыкающий к верховому осоковому болоту, окрестности оз. Перово; искусственный карьер в районе п. Шушенское; сосняк осочково-разнотравный на юго-западном склоне урочища Малый Абдыр, Минусинская лесостепь;

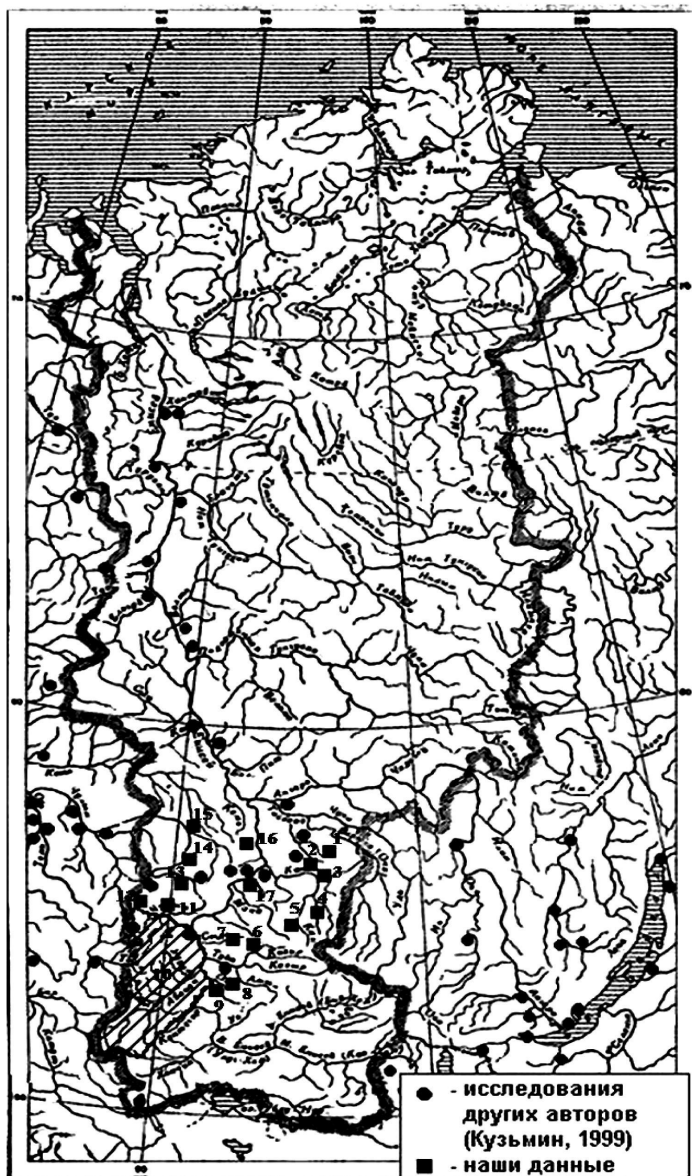


Рис. 17. Размещение остромордой лягушки *Rana arvalis* в Средней Сибири и сопредельных территориях (2009 г.)

10 – Июсо-Ширинская лесостепь: заболоченный осоково-кочковатый южный берег оз. Ошколь; западный берег оз. Фыркал; увлажненный участок возле д. Усть-Фыркал; старица пойменно-тополевого леса р. Белый Июс в районе д. Белый Балахчин, Мал. Сья; заболоченные участки пихтово-елово-березового леса, искусственный водоем на северо-западе от оз. Рейнголь; заболоченный участок подпрудного озера в предгорье Кузнецкого Алатау; старица ручья «Три ключа» в лесном поясе Кузнецкого Алатау; арык у горы «Лысой» в 1,5 км от р. Белый Июс; заболоченный участок в окрестностях Черного озера; искусственный водоем в степной зоне между оз. Рейнголь и оз. Черным; заболоченный луг в окрестностях с. Н.-Тея; Койбалская степь: оз. Подгорное и оз. Мраморное, д. Кирба; лиственничный лес р. Абакан; заболоченные кочкарниковые болотины, Государственный природный заповедник «Хакасский», участок «Подзаплатовские болота» юго-восточнее с. Устинкино; пойменная терраса р. Абакан, окр. с. Белый Яр; заболоченный берег оз. Кочечное, окрестности с. Очуры; тополевый лес в районе питомника с. Верхний Таштып; заболоченный берег оз. Дикое в районе д. Таежное; 11 – старица, пойменный лес р. Серез, берет начало от оз. Белого и впадает в р. Чулым. Чулымо – Енисейская лесостепь); 12 – пойменный смешанный лес р. Базыр; старица р. Береш; пойменный лес р. Берешь; заболоченный луг; смешанный сосново-елово-березовый лес; искусственный пруд, который появился на месте карьера по добычи гравия; заболоченные участки Березовского водохранилища; заболоченный пруд в 500 м от г. Шарыпово; оз. Косонголь в районе д. Косонголь; оз. Вязкое, берега сильно заболочены, вокруг сельскохозяйственные поля; западный и северный заболоченные берега оз. Малое, Назаровская лесостепь; 13 – заболоченный участок поймы р. Чулым, в 5 км от г. Назарово; заболоченный пруд, в 1,7 км от г. Назарово; заболоченный участок (400 м x 203 м.) в районе д. Зарянка, который сформировался в результате за-

топления низины луга (глинистая почва); искусственный пруд р. Коммунальная, который возник в результате строительства трассы в д. Павловка; заболоченные берега оз. Павловское; заболоченный участок за д. Павловка, который возник в результате строительства платины по р. Акатка; затопленные, осоково-кочкарникового типа, березовые колки в окрестности д. Подсосная, вокруг сельскохозяйственных полей, Назаровская лесостепь; 14 – заболоченные берега оз. «Мясокомбинат»; заболоченный участок вдоль дороги; пойма р. Чулым в районе д. Нагорново; пойма р. Улуйка, д. Нагорново, в районе ее впадения в р. Чулым; заболоченный участок в районе р. Чулым; заболоченные берега оз. Курбатовское, старица р. Чулым; оз. Сосновое в 1,5 км от оз. Курбатовское; оз. Копытово, пос. Учхоз; заболоченный участок вдоль федеральной трассы М-54 в 60 км от Ачинска, Ачинская лесостепь; 15 – пойма р. Большой Улуй, д. Сосновый Бор, Ачинская лесостепь; 16 – пойменно-еловый лес р. В. Подъемная; заболоченный участок в районе д. Российка, Красноярская лесостепь; 17 – Подтаежная зона: старица р. Талая в районе д. Талое; заболоченный участок в окрестностях пос. Зыково; окрестности пос. Памяти 13 Борцов (60 км от г. Красноярска); окрестности пос. Емельянова (25 км от г. Красноярска); окрестности д. Крутая (50 км от г. Красноярска) [Миллер, 2003].

Вертикальный предел распространения остромордой лягушки до 1500 м. над уровнем моря (центральная часть хребта Крыжина (Саяны), среднее течение р. Базыбай, правый приток р. Казыр) [Городилова, 2008]. Она заселяет все благоприятные для жизни биотопы (старицы, заливные и заболоченные луга, низинные болота, искусственные озера, пойменные леса, временные водоемы), которые имеют сходную растительность: древесный ярус представлен березой, осиной, реже лиственницей, сосной, елью, тополем; кустарниковый – ивой, черемухой, боярышником, шиповником, черной и красной смородиной, кизильником; травяни-

стый ярус – по берегам типично луговой растительностью: клевером, тысячелистником, пижмой, звездчаткой, борщевиком, лапчаткой, крапивой, лютиком, горцем, чиной, нивяником, подорожником; околородной – различными видами осоки, которая формирует кочки высотой от 0,2 – 1,5 м, камышами, рогозом, реже хвощом и водной растительностью представленной кувшинками, ряской. Дно каменистоилистое или травянисто – илистое с большим количеством листового опада и веток.

Сибирская лягушка – *Rana amurensis* Boulenger, 1886. Сибирско-дальневосточный вид. Обитает в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке России, в Корее, северной и центральной Монголии и северо-восточном Китае [Банников, 1971; Ананьева, 1998].

В России северная граница ареала проходит на северо-восток из Свердловской обл. (самые западные точки находок – окрестности г. Туринск: 58°02' с.ш., 63°41' в.д. и д. Ленино Тавдинского р-на), через Красноярский край (Богучанский р-н, окр. п. Чунояр: ок. 58° с.ш., 96° в.д.) и Иркутскую обл. (район г. Усть-Илим: 58° с.ш., 102°36' в.д.) в Якутию примерно по линии: верхнее течение р. Вилюй – верхнее течение р. Марха (ок. 66° с.ш., 114° в.д.) – г. Жиганск на р. Лена (ок. 67° с.ш., 124° в.д.) – вверх по течению р. Лена до поселков Сиктях и Бууру (ок. 70°30' с.ш., 125° в.д.) – оз. Хайыр в районе низовьев р. Омолой (ок. 71° с.ш., 133° в.д.). Далее граница проходит на юго-восток примерно по линии: Верхоянский р-н, п. Тылгыс (30 км севернее Северного полярного круга) – Верхнеколымский р-н, п. Усун-Кюель (ок. 67°40', с.ш., 155° в.д.) – Магаданская обл. (Среднеканский р-н, поселки Балыгычан и Сеймчан, ок. 63° с.ш., 152° в.д.). Затем граница идет на юг к побережью Охотского моря.

Южная граница ареала проходит примерно по линии: Свердловская обл. (г. Туринск) – северо-восток Курганской обл. (Макушинский р-н, окр. с. Степное: ок. 55° с.ш.,

67°в.д.) – юг Тюменской обл. (Армизонский р-н: ок. 56°с.ш., 67°40' в.д.) – Омская обл. (Саргатский р-н, левый берег р. Иртыш: ок. 55°40' с.ш., 73°20' в.д. – Нижнеомский р-н, р. Омь: ок. 55°28' с.ш., 75°в.д.) – Новосибирская обл. (Краснозерский р-н, с. Беспятое: ок. 53°30' с.ш., 79° в.д.) – Горный Алтай (правый берег р. Катунь в ее нижнем течении, предгорья Алтайских гор: ок. 52° с.ш., 86° в.д.) – Кемеровская обл. – Хакасия (ст. Красная в верховьях р. Чулым: ок. 55°с.ш., 90° в.д.) – юг Красноярского края – юго-запад Иркутской обл. – Бурятия (с. Тунка, долина р. Иркут: ок. 51°30' с.ш., 102°в.д. – долина р. Джида – г. Кяхта на р. Селенга у границы с Монголией) [Кузьмин,1999].

Распространение вида ограничено с юго-запада Алтай-Саянской горной системой. Сибирская лягушка проникает в ее северные предгорья лишь в некоторых местах вдоль речных долин [Кузьмин,1999]. Средняя Сибирь в ареале данного вида составляет юго-западную ее часть (рис. 18).

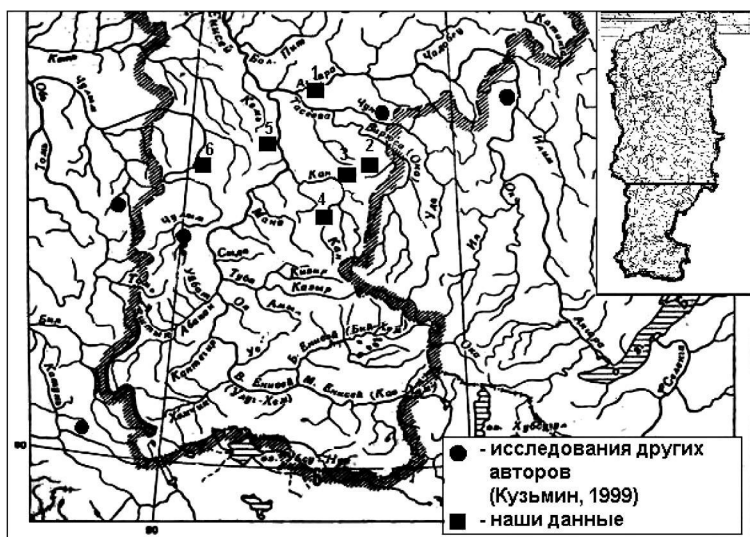


Рис. 18. Размещение сибирской лягушки *Rana amurensis* по югу Средней Сибири и сопредельных территориях (2009 г.)

За период исследования сибирская лягушка обнаружена: 1 – южная равнинная тайга в окрестностях с. Мотыгино, заказник «Мотыгинское многоостровье»; 2 – оз. Кунгул у с. Новгородка, Канская лесостепь [Красная книга, 2012]; 3 – искусственный пруд и пойма р. Алежинка в районе д. Мокруша, Канская лесостепь; 4 – оз. Кананчуль в районе д. Усть-Кананчуль, Канская лесостепь; 5 – заболоченный участок в районе д. Российка, Красноярская лесостепь; 6 – густозаросшие растительностью берега оз. Курбатовское, Сосновое и Копытово; старица р. Чулым, Ачинская лесостепь.

Локальные популяции этого вида держатся у крупных открытых водоемах местами с сильно заросшими берегами гидро- и гигрофитными растениями (рогоз, камыш, хвощ, осока), но была обнаружена популяция *Rana amurensis* в старице р. Чулым со 100 % покрытием водного зеркала гидрофитами и с сильно заросшими берегами как травянистой, так и кустарниковой растительностью (ива, смородина, сведина) (цветная вкладка, рис. 19), что отмечают другие авторы [Кривошеев, 1966; Шкатулова, 1974; Кузьмин, 1986;]. Помимо этого, данный вид в лесостепи Средней Сибири держится по поймам мелких рек (Алежинка, Курыш).

В Западной Сибири сибирская лягушка является видом, обитающим по поймам крупных рек [Куранова, 1977; Равкин, 1995]. В глубине тайги и в большинстве надпойменных ландшафтов отсутствует [Равкин, 1976], а в средней, южной тайге и в зоне подтаежных лесов обнаружен в пойме р. Оби и ее крупных притоков – Чулыма, Кети, Парабели, Тагана и других [Куранова, 1998].

Озёрная лягушка – *Pelophylax (Rana) ridibunda* Pallas, 1771 (цветная вкладка, рис 20, 21). Является древним видом средневропейского происхождения [Равкин, 1976; Равкин, 2002]. Населяет обширную территорию: северная граница ареала проходит от севера Латвии через Россию при-

мерно по линии городов: Псков, С.-Петербург, Тверь, север Ярославской, юг Костромской, Кировской областей, от северо-запада на юго-восток Удмуртии, через Пермскую область по линии Башкирии к Курганской области и северо-восточному Казахстану.

Южная граница проходит через Киргизию (долина р. Чу, Иссык-Кульская котловина), юго-восток Казахстана, Узбекистан (Каршинская степь), Туркмению (Кара-Кумский канал), Азербайджан, Грузию (Мильская и Муганская степи), Россию [Банников, 1971; Ананьева, 1998; Березовиков, 2001]. В 1951 г. эти амфибии были впервые отмечены в Балхашском бассейне, в середине 60-х гг. XX в. проникли в Прииссыккулье, с 1965 г. появились в Екатеринбурге, район оз. Шарташ (с 1967 г. – первый ток). В 1970 г. интродуцированы на Алтай [Яковлев, 1985; 1990]. В 1988 г. была отмечена одна локальная популяция в г. Нижний Тагил, предположительно появившаяся здесь в 1978 г. [Вершинин, 2007]. В 1980 г. лягушки были отмечены под Барнаулом, также в этом году описаны популяции *P. ridibunda* в окрестностях г. Якутска [Белимов, 1980], а в 1985 г. – под г. Новосибирском [Равкин, 2002]. В 1910 г. озерная лягушка впервые была отмечена в окрестностях г. Томска, где ее ошибочно описали как *Rana florinskii* [Куранова, 1998; Вершинин, 2007]. Восточная граница ареала данного вида увеличивается за счет её интродукции с других территорий с последующей акклиматизацией [Яковлев, 1985; Куранова, 1995; Иванова, 1995; Кузьмин, 1999; Куранова, 2001; Устинович, 2003]. Источниками ее экспансии служат рыбоводные хозяйства, медицинские и биологические учреждения, использующие этот вид в своих экспериментах. Распространение озерной лягушки на северо-восток стало возможным благодаря производственной деятельности человека и связанным с ней повсеместным наличием термальных аномалий антропогенного происхождения (Средний Урал,

Якутск, Алтай, Сибирь) [Вершинин, 2007]. Юго-западная часть Средней Сибири является восточной границей ареала *Pelophylax (Rana) ridibunda*.

Первые данные о находке вида-вселенца на территории лесостепи Средней Сибири получены в 1983 г. в г. Назарово [Жуков, 2013], а в 2003 г. на оз. Подгорное (Хакасия), куда она, вероятнее всего, была завезена [Устинович, 2003]. Озерная лягушка обнаружена: 1 – в 2005 г. на оз. Копытово, пос. Учхоз, которое в период весеннего половодья становится руслом р. Чулым, Ачинская лесостепь; 2 – Березовское водохранилище; искусственный пруд; старица р. Береш; рр. Береш и Урюп; заболоченный северный берег оз. Большое, д. Парная (сюда она попала по р. Парнушка, которая вытекает из озера и впадает в р. Береш (приток Чулыма), Назаровская лесостепь; 3 – старица р. Сереж (берет начало от оз. Белого и впадает в р. Чулым), расположенная в Причулымской лесостепи (рис. 22).

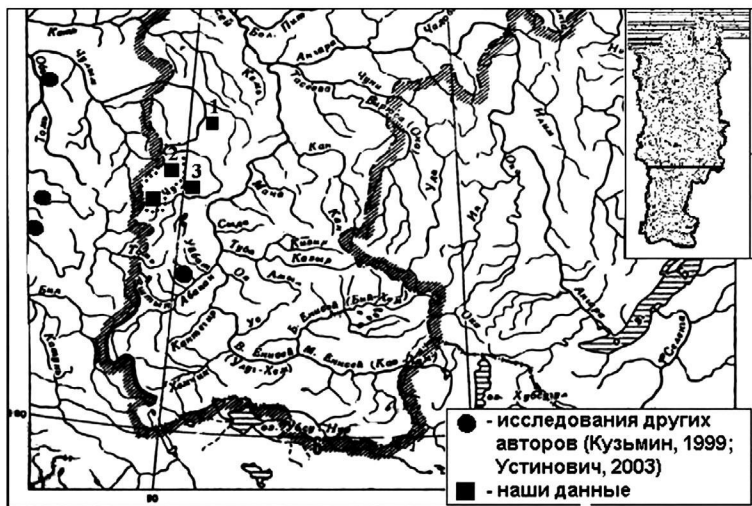


Рис. 22. Размещение озерной лягушки *Pelophylax (Rana) ridibunda* по югу Средней Сибири и в сопредельных территориях (2009 г.)

На территории лесостепи Средней Сибири *P. ridibunda* распространяется по руслу и притокам р. Чулым, что подтвердили наши исследования во время маршрутных экспедиций [Городилова, 2008].

Озерная лягушка использует довольно широкий спектр биотопов: как полуводный вид населяет различные проточные и сточные воды от мелких луж до крупных рек и водохранилищ. Предпочитает открытые, хорошо прогреваемые места с богатой травянистой растительностью. Она толерантна к высоким концентрациям растворенных в воде солей (встречается даже в водоемах с соленостью 0,9–8,3 %) [Ананьева, 1998; Кузьмин, 1999]. Помимо этого, *Pelophylax (Rana) ridibunda* наиболее устойчива к загрязнению среды. Она обитает не только в водоемах, загрязненных бытовыми отходами или удобрениями, но и в окрестностях крупных металлургических и химических предприятий, где другие виды земноводных не способны существовать [Вершинин, 2007]. Так, на территории Ачинска данный вид был обнаружен в старице р. Чулым недалеко от металлургического комбината, вода имела темно-зеленый оттенок.

3.2. Население амфибий на различных ключевых участках лесостепи

В настоящее время общая картина распределения амфибий на ключевых участках отличается смещением группировок различного экологического характера на относительно небольшом пространстве, что отражается на численности и плотности популяций разных видов.

Количество особей сибирского углозуба и индекс плотности популяций на ключевых участках варьируют (табл. 2).

Таблица 2

**Распространение и численность населения
сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* на ключевых
участках лесостепи Средней Сибири (2003–2009 гг.)**

Биотоп, его характеристика, протяженность трансекты	Сроки учета	Число встреч			Плотность популяции особи/га
		Возрастные группы		Обилие	
		sad	ad		
Канская лесостепь					
Заболоченный участок березовых колков с примесью ивы в 20 м. от р. Алежинка площадью 7500 м ² (150x50) (на всю площадь)	май	-	4	4	5,3
Пойменный лес р. Алежинка (на 1 км)	май	-	1	1	3,3
Средняя величина		-	2,5	2,5	4,3
Назаровская лесостепь					
Старица р. Береш площадью 0,012 км ² (на всю площадь)	май	-	2	2	1,6
Заболоченный дуг (на 1 км)	май	-	1	1	3,3
Пойменный дуг р. Береш (на 1 км)	июнь	4	14	18	60
Средняя величина		4	5,6	7	21,6
Минусинская лесостепь					
Папоротниково-крапивный березовый лес у пересыхающего водоема в районе Журавлиной горки, площадь 96 м ² (на всю площадь)	май	-	1	1	104,1
Искусственный карьер в 500 м от п. Шушенское (на 100 м ²)	октябрь	2	6	8	800
Средняя величина		2	3,5	4,5	452,05
Красноярская лесостепь					
Болотистая местность на границе темнохвойной тайги и подтайги (на 1 км)	июнь	1	3	4	13,3
Средняя величина		1	3	4	13,3

Максимальная плотность популяции сибирского углозуба (на основе визуальных встреч) отмечена в Минусинской лесостепи, где данный вид предпочитает искусственные карьеры и неглубокие водоемы, расположенные в низинах и питающиеся за счет осадков. В Назаровской же лесостепи *S. keyserlingii* отдает предпочтение открытым, хорошо увлажненным биотопам. По количеству кладок (423) максимальная численность отмечена в старице р. Береш площадью 0,012 км².

Единичная находка обыкновенного тритона зафиксирована в заболоченной подтайге (темнохвойные елово-пихтово-осиновые крупнотравные леса) в районе д. Двинки, с. Тюхтет, плотность популяции составила 3,3 особи/гектар (ниже приводятся сокращенные обозначения ос./га.). В пригороде г. Томска встречаемость этого вида варьирует от 1,1 до 13,1 % в разные годы (1980–1982 гг.) [Куранова, 1998]. На территории Алтая его численность также различна: так, на оз. Кулундинское в мае плотность населения составляет 1,5 – 2 ос./км², в конце июня в водоеме 20x50 м у с. Малахово отловлено 10 особей. В данных условиях обыкновенный тритон предпочитает населять лиственные, смешанные леса, заросли кустарников, избегая открытых пространств [Красная книга Алтайского края, 2006].

Остромордая лягушка является экологически пластичным и эвритопным видом. Она была обнаружена на всех исследуемых ключевых участках (табл. 3). Плотность популяций *Rana arvalis* варьирует в зависимости от условий окружающей среды.

Плотность в большей степени зависит от активности животных, чем от их численности, хотя вторая играет немалую роль в сезонной динамике [Гаранин, 1984]. Помимо этого, обилие животных также связано с кормностью угодий (продуктивности биогеоценозов) и их увлажнением.

Таблица 3

Распространение и численность остромордой лягушки *Rana arvalis* в лесостепной части Средней Сибири (2003–2009 гг.)

Биотоп, его характеристика, протяженность трансекты	Сроки учета	Число встреч			Плотность популяции особи/га
		Возрастные группы		Обилие	
		sad	ad		
1	2	3	4	5	6
Канская лесостепь					
Искусственный пруд площадью 3,5 км ² , который возник в результате строительства дамбы на р. Алежинка (на 1 км)	май	1	121	122	406
	июль	8	7	15	50
Пойменный лес р. Алежинка (на 1 км)	июль	4	30	34	113,3
Заболоченный луг, расположенный в 300 м от р. Курыш (на 3 км)	июль	4	45	49	50
Пойменный лес р. Курыш (на 300 м)	июль	3	-	3	33,3
Средняя величина		4	50,7	44,6	130,5
Ачинская лесостепь					
Большеулуйский район					
Пойма р. Большой Улуй, д. Сосновый Бор (на 2 км)	июль	12	25	37	63,3
Ачинский район					
Озеро «Мясокомбинат», размеры 550x500 м (на 1 км)	июль	7	2	9	30
Заболоченный участок вдоль дороги, 330x20 м (на 100 м)	июль	1	3	4	53,3
Пойма р. Чулым, д. Нагорново (на 1 км)	июль	6	1	7	23,3
Пойма р. Улуйка, д. Нагорново, в районе ее впадения в р. Чулым (на 1 км)	июль	32	5	37	123,3
Заболоченный участок в районе р. Чулым, площадью 4,4 км ² (на 1 км)	июль	5	1	6	20
Оз. Курбатовское, старица р. Чулым его размеры 3 км x 100 м (на 1 км)	июль	11	4	15	50

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6
Оз. Сосновое в 1,5 км от оз. Курбатовское (на 1 км)	июль	18	1	19	63,3
Оз. Копытово, пос. Учхоз, площадью 0,3 км ² (на 1 км)	июль	105	10	115	383,3
Средняя величина		21,8	5,7	27,6	90
Назаровская лесостепь					
Заболоченный участок поймы р. Чулым в 5 км от г. Назарово (размеры в м: 1x57) (на 100 м)	июль	62	2	64	2133
Заболоченный пруд, в 1,7 км от г. Назарово, площадью 0,04 км ² (на 100 м)	июль	6	1	7	233,3
Заболоченный участок (400x203 м) в районе д. Зарянка, который сформировался в результате затопления низины дуга (глинистая почва) (на 400 м)	июль	9	5	14	116,6
Искусственный пруд (в результате строительства трассы в д. Павловка перекрыли р. Коммунальная), площадью 0,6 км ² (на 1 км)	июль	1	3	4	33,3
Заболоченные берега оз. Павловское площадь которого 12,5 км ² (на 100 м)	июль	1	3	4	366,6
Заболоченный участок за д. Павловка, который возник в результате строительства плотины по р. Акатка (на 1 км)	июль	96	1	97	323,3
Шарыповский район					
Старица р. Береш площадью 0,012 км ² (на 1 км)	май	25	33	58	193,3
	июнь	15	10	25	83,3
Заболоченный луг (на 1 км)	май	3	6	9	30
	июнь	19	8	27	90,3
Пойменный лес р. Береш (на 1 км)	май	8	16	24	80,3
	июнь	65	11	76	253,3

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6
Искусственный пруд, площадь 2,5 км ² (на 1 км)	май	15	47	62	206,7
	июнь	20	3	23	76,7
оз. Вязкое, берега сильно заболоченны, вокруг сельскохозяйственные поля (на 1 км)	июль	9	2	11	36,7
Западный заболоченный берег оз. Малое (на 1 км)	июль	65	50	115	383,3
Пойменный лес р. Базыр (на 1 км)	июль	53	2	55	183,3
Средняя величина		27,8	11,9	39,7	273
Июсо-Ширинская лесостепь					
Заболоченный южный берег оз. Ошколь (на 1 км)	май	12	27	39	130
	июль	5	8	13	43,3
Заболоченный западный берег оз. Фыркал (на 1 км)	июль	16	3	19	63,3
Заболоченный участок возле д. Усть-Фыркал, площадью 0,1 км ² (на 100 м)	июль	12	4	16	1,6
Старица р. Белый Июс в пойменном тополевоом лесу, площадь 450 м ² (на всю площадь)	май	2	32	34	755,5
	июнь	5	11	16	355,5
Искусственный пруд между оз. оз. Черным и Рейнголь (на 1 км)	май	16	129	145	483,3
	июль	56	33	89	296,6
Болото в пихтово-елово-березовом лесу (на 1 км)	май	-	19	19	63,3
Лагуна на южном берегу Черного озера, площадь 100 м ² (на всю площадь)	май	-	9	9	900
Заливной луг около оз. Черное (на 1 км)	май	-	62	62	206,6
Искусственный водоем на северо-западе оз. Рейнголь (рыборазводная ферма) (на 1 км)	май	-	33	33	110
Арык у горы «Лысой», площадь 2250 м ² (на всю площадь)	май	-	253	253	1124,4

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6
Заболоченный участок подпрудного озера в предгорье Кузнецкого Алатау, площадь 150 м ² (на всю площадь)	май	3	2	5	333,3
Старица ручья «Три ключа» предгорье Кузнецкого Алатау, площадь 100 м ² (на 100 м ²)	май	-	20	20	2000
Средняя величина		14,1	43	51,4	457,8
Красноярская лесостепь					
Старица р. Талая в районе д. Талое (на 1 км)	май	1	48	49	163,3
Данные Миллера, 2003					
Район пос. Памяти 13 Борцов (60 км от г. Красноярска)	июль-август	—	—	—	27,6 ± 2,4
Район пос. Емельянова (25 км от г. Красноярска)	июль-август	—	—	—	33,2 ± 1,6
Район д. Крутая (50 км от г. Красноярска)	июль-август	—	—	—	52,7 ± 4,3
Средняя величина					69,2
Минусинская лесостепь					
Искусственный карьер в 500 м от п. Шушенское (на 1 км)	июль	2	5	7	23,3
Сосняк мшисто-ягодниковый (на 1 км)	июль	1	3	4	13,3
Болото верховое осоковое (на 1 км)	июль	9	14	23	76,6
Лесной водоем в мелколиственном березняке в районе «Журавлиная горка», площадь 96 м ² (на всю площадь)	июль	6	1	7	729,1
Средняя величина		4,5	5,7	10,2	120,6

Обилие *Rana arvalis* меняется в зависимости от периодов их жизнедеятельности. В мае максимальная плотность приходится на нерестовые зоны, а в июне за счет активности животных (миграции и появления неполовозрелых особей) происходит перераспределение особей по другим биотопам

[Жуков, 1984]. Наибольшая плотность животных отмечена в основном на озерах и в поймах рек.

В Июсо-Ширинской и Назаровской лесостепях (рис. 23) плотность популяций остромордой лягушки максимальна и составляет: 457,8 и 273 ос./га. Это связано с большим количеством пригодных для жизнедеятельности биотопов с микробиотопическими условиями. Распространение остромордых лягушек происходит по оросительным системам, заливным лугам, которые затоплены талой и дождевой водой, руслам рек и заболоченным участкам, где создается определенный гидротермический режим, благоприятный для амфибий.

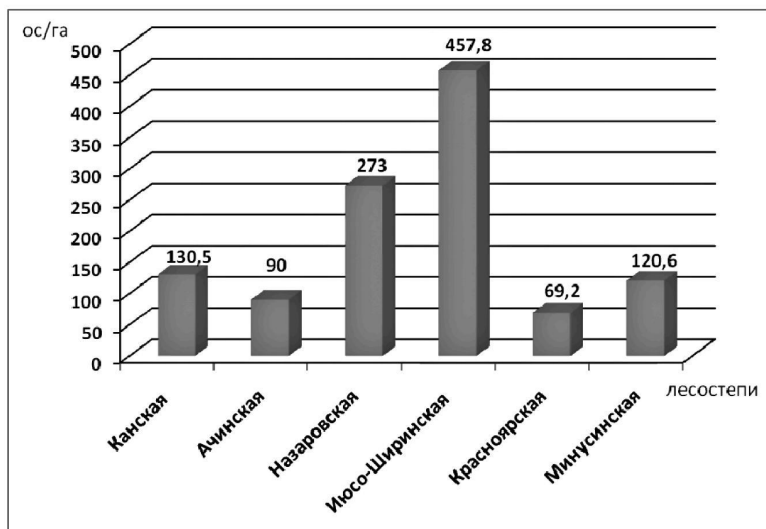


Рис. 23. Средняя величина плотности популяций (особи/га) *Rana arvalis* в разных лесостепях Средней Сибири (2003–2009 гг.)

Сибирская лягушка распространена на территории лесостепи Средней Сибири спорадично. Ее плотность населения на ключевых участках различна, что, возможно, связано с условиями обитания и антропогенным фактором.

Средняя плотность в Канской лесостепи составила 314,1 ос./га.; в Красноярской – 10 и Ачинской – 15,8 ос./га. В Западном Забайкалье плотность популяций этого вида незначительна и варьирует от 0,13 до 0,45 ос./га. [Щепина, 2009]. На Дальнем Востоке плотность этого вида может достигать 12270 ос./га. [Кузьмин, 1999].

В Канской лесостепи прослежена динамика плотности популяции сибирской лягушки. Многолетние изменения численности лягушек обусловлены как межгодовыми различиями количества особей новых генераций, поступающих в данную группировку, так и их дальнейшей смертностью. Очевидно, что обилие каждой возрастной группы должно достаточно строго зависеть от численности особей этой генерации на предшествующей стадии онтогенеза. Однако условия среды, снижая выживание или способствуя ему, могут существенно изменить или нивелировать эту зависимость, следствием чего оказываются заметные отклонения реальных значений численности генерации от ожидаемых при переходе от одних стадий развития к последующим [Кутенков, 2009].

Среднее межгодовое колебание численности в мае составляет 1,7 раза, в июне – 3,6 раза и в значительной степени зависит от температуры, влажности, активности кормовой базы и от антропогенного воздействия. В 2005 г. наблюдался небольшой подъем размножающихся особей по сравнению с 2004 и 2006 гг. (рис. 24).

Однако в июне (2005 г.) наблюдается значительное снижение особей. Это связано с низкой выживаемостью в 2005 г. ювенильных животных (28,5 %) (рис. 25). Именно они испытывают наибольшее воздействие погодных факторов. По-видимому, это связано с тем, что зима 2004–2005 гг. была довольно суровая, а весна – затяжная, с резкими перепадами температур. Это и определяет закономерные флуктуации численности амфибий.

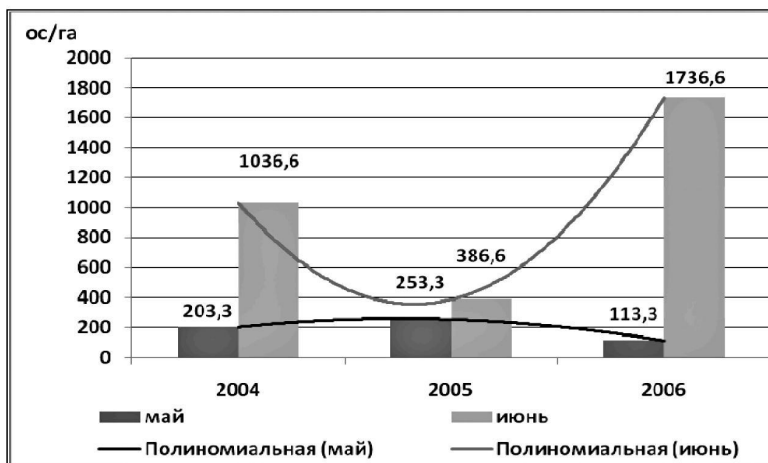


Рис. 24. Многолетняя динамика (2004–2006 гг.) численности сибирской лягушки, *Rana aturensis*, на искусственном пруду р. Алежинка, Канская лесостепь: ad – май; sad и ad – июнь

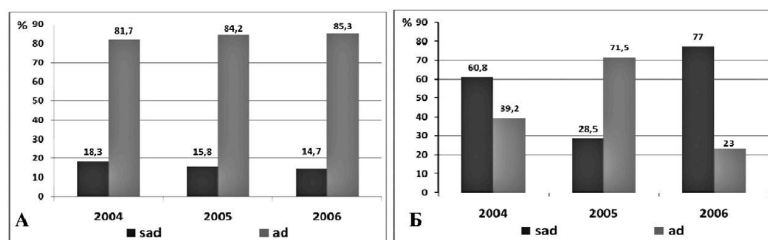


Рис. 25. Соотношение половозрелых и неполовозрелых особей сибирской лягушки по годам в мае (А) и июне (Б)

Озерная лягушка на территории лесостепи Средней Сибири относительно недавно и находится в состоянии распространения, ее плотность сильно варьируют и зависит от физиологического состояния популяции, т. е. способности к репродукции. Так, в Ачинской лесостепи плотность популяции составляет 10 ос./га.; Назаровской – 1530, а в Июсо-Ширинской – 69,9 ос./га.

В старице р. Береш (Назаровская лесостепь) за период исследования (2007–2009 гг.) было обнаружено всего 459 особей. Причем в 2007 г. было зафиксировано 199 особей на 1 км, а в 2008 – 218 ос./км и еще 58 повторно встреченных, 2009 – 42 ос./км + 151 повторно встреченных.

Обыкновенная жаба в приенисейской южной тайге населяет только следующие ландшафтные урочища: в темнохвойной тайге плотность составила 1190 ос./га; на второй надпойменной террасе – 126–174 ос./га; луга, ивняки поймы – 114 ос./га; по долине Енисея – 383 ос./га. [Бурский, 1977].

Индекс плотности в пойме р. Казыр (островная лесостепь) составил 158 ос./га., в Назаровской лесостепи – 43,3 ос./га (из которых к старице р. Береш (окрестности д. Старое Дубинино) относится – 6,6 ос./га; пойма р. Базыр – 100 ос./га.; заболоченный берег оз. Коммунальное (окрестности д. Павловка) – 53,3 ос./га; заболоченный берег оз. Малое (д. Парная) – 13,3 ос./га), в Июсо-Ширинской лесостепи (горнолесной пояс Кузнецкого Алатау в районе д. Половинка) – 16,6, в Красноярской – 26,6 ос./га.

Население амфибий на разных участках лесостепи варьирует от 3 до 4 видов: так, в Канской, Июсо-Ширинской и Минусинской их количество составляет 3 (42,8 %), а в Ачинской, Назаровской, Красноярской – 4 (57,2 %).

При этом общая плотность населения амфибий лесостепи – 3828,4 ос./га, при общей средней плотности 1027 ос./га. Максимальная средняя плотность отмечена в Назаровской лесостепи – 467 ос./га, затем Минусинской – 243 ос./га (рис. 26). Данные участки представляют собой понижения, отличающиеся развитой речной сетью почти повсеместно, в которых формируется особый микроклимат, оптимальный для земноводных.

В Красноярской лесостепи самая минимальная плотность населения (29,8 ос./га), возможно, это связано с тем,

что данная территория является предгорной, высокоподнятой (270–600 м над уровнем моря) наклонной равниной, в которой засушливый период приходится на время размножения обитающих здесь видов амфибий.

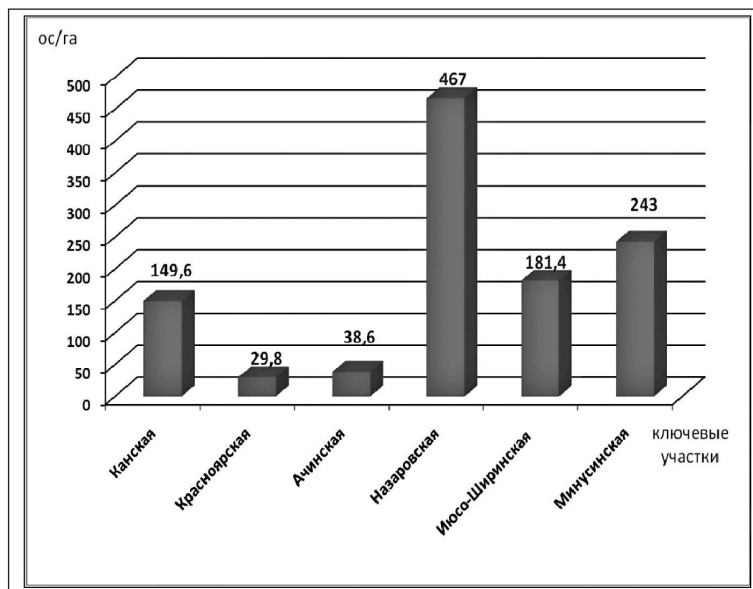


Рис. 26. Плотность населения амфибий на разных ключевых участках лесостепи Средней Сибири

Глава 4.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ЗЕМНОВОДНЫХ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

4.1. Фенология и биология репродуктивного периода земноводных в условиях лесостепи

Сравнительная фенология и биология репродуктивного периода земноводных прослежена на четырех видах: сибирском углозубе, остромордой, сибирской и озерной лягушках.

На выход амфибий из мест зимовок решающее значение оказывает температура воздуха в припочвенных слоях [Година, 1987; Ляпков, 2003]. В условиях лесостепи Средней Сибири амфибии выходят из анабиоза в третьей декаде апреля – начале мая при определенных температурах атмосферы и воды (табл. 4).

Таблица 4

Термобиология стадий жизненного цикла амфибий лесостепи Средней Сибири (2003–2009 гг.)

Виды амфибий	Сибирский углозуб	Остромордая лягушка	Сибирская лягушка	Озерная лягушка	
	термобиология				
Стадии жизненного цикла	1	2	3	4	5
Пробуждение	$t_a: 11,6^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-13^{\circ}\text{C}$) $t_b: 6,3^{\circ}\text{C}$ ($2^{\circ}\text{C}-7^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 8,5^{\circ}\text{C}$ ($3^{\circ}\text{C}-19^{\circ}\text{C}$) $t_b: 8,1^{\circ}\text{C}$ ($4^{\circ}\text{C}-15^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 14^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-22^{\circ}\text{C}$) $t_b: 11,8^{\circ}\text{C}$ ($7^{\circ}\text{C}-16^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 16,8^{\circ}\text{C}$ ($6^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$) $t_b: 16,6$ ($12^{\circ}\text{C}-20^{\circ}\text{C}$)	

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5
Амплексус и икротетание	$t_a: 13,6$ ($5^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$) $t_b: 14,2^{\circ}\text{C}$ ($7^{\circ}\text{C}-20^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 15,1$ ($1^{\circ}\text{C}-28^{\circ}\text{C}$) $t_b: 13,1^{\circ}\text{C}$ ($2^{\circ}\text{C}-27^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 17,6^{\circ}\text{C}$ ($9^{\circ}\text{C}-26^{\circ}\text{C}$) $t_b: 16,1^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-24^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 13,1^{\circ}\text{C}$ ($7^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$) $t_b: 14,7^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-19^{\circ}\text{C}$)
Эмбриональный период	$t_a: 14,1$ ($5^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$) $t_b: 15,8^{\circ}\text{C}$ ($9^{\circ}\text{C}-20^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 14,9$ ($2^{\circ}\text{C}-26^{\circ}\text{C}$) $t_b: 14,1^{\circ}\text{C}$ ($5^{\circ}\text{C}-24^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 18,2^{\circ}\text{C}$ ($9^{\circ}\text{C}-27^{\circ}\text{C}$) $t_b: 17,6^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-25^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 14,4^{\circ}\text{C}$ ($7^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$) $t_b: 15,9^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-22^{\circ}\text{C}$)
Вылупление личинок	$t_a: 13,8$ ($6^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$) $t_b: 14^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-19^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 15,1$ ($6^{\circ}\text{C}-27^{\circ}\text{C}$) $t_b: 15^{\circ}\text{C}$ ($9^{\circ}\text{C}-24^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 14^{\circ}\text{C}$ ($11^{\circ}\text{C}-27^{\circ}\text{C}$) $t_b: 11,8^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-24^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 14,9^{\circ}\text{C}$ ($7^{\circ}\text{C}-22^{\circ}\text{C}$) $t_b: 16,8^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$)
Постэмбриональный период	$t_a: 18,2$ ($6^{\circ}\text{C}-26^{\circ}\text{C}$) $t_b: 16,4^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-23^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 18,1$ ($10^{\circ}\text{C}-32^{\circ}\text{C}$) $t_b: 19,2^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-29^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 20,8^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-32^{\circ}\text{C}$) $t_b: 17,8^{\circ}\text{C}$ ($11^{\circ}\text{C}-29^{\circ}\text{C}$)	$t_a: 17,3^{\circ}\text{C}$ ($7^{\circ}\text{C}-26^{\circ}\text{C}$) $t_b: 20,3^{\circ}\text{C}$ ($10^{\circ}\text{C}-25^{\circ}\text{C}$)

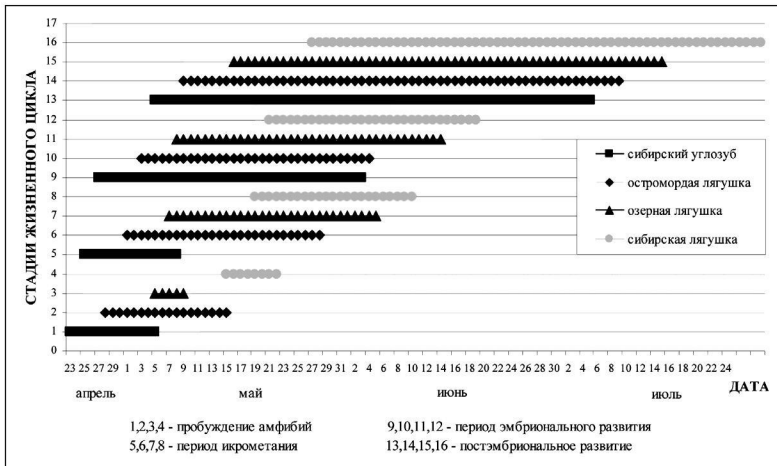


Рис. 27. Сравнительная фенология и биология некоторых видов амфибий лесостепи Средней Сибири (2003–2009)

Первыми пробуждаются сибирские углозубы во время таяния льда или сразу после схода снежного покрова

(23.04 – 05.05). Через 5 – 10 дней (27.04 – 14.05) в нерестовых водоемах появляются остромордые лягушки. В Июсо-Ширинской лесостепи были зафиксированы первые особи этого вида во время таяния снега. Через 13–15 дней после выхода из анабиоза сибирского углозуба пробуждаются озерные лягушки (05.05 – 10.05), а спустя 7–16 дней из анабиоза выходят сибирские лягушки (14.05 – 20.05). Наиболее благоприятными для массового пробуждения и нереста являются температурные пределы от 10°C до 17°C. Температурные колебания атмосферы в конце апреля – начале мая довольно существенны, что отражается и на оживленности земноводных: при понижении температуры ниже 5°C происходит снижение общей активности популяций амфибий вплоть до приостановки икротетания (рис. 27).

Одним из косвенных показателей интенсивности энергообмена является гемоглобин (г/л). Так, у озерной лягушки данный показатель немного меньше ($45,4 \pm 6$), чем у остромордой ($54,1 \pm 5,4$) и сибирской ($54,5 \pm 13,3$). Помимо этого, перед анабиозом, так же, как и после оцепенения, в крови повышается концентрация глюкозы (моль/л). У сибирской лягушки она максимальна ($4,7 \pm 0,6$), а у озерной минимальна ($1,4 \pm 2,2$), для остромордой его величина $2,3 \pm 3,3$. Данный показатель в период максимальной активности амфибий также зависит и от интенсивности питания амфибий.

Начало икротетания амфибий связано микроклиматическими особенностями местообитания и погодными условиями сезона [Година, 1987]. После пробуждения земноводные, зимующие на суше, перемещаются к нерестовым водоемам. Причем, в отличие от бесхвостых амфибий, у хвостатых первая партия особей обоих полов приходит в водоемы одновременно, а через 2–5 суток после основной партии самцов подходят самки [Берман, 1983].

Сибирский углозуб (*S. Keyserlingii*) для размножения выбирает постоянные и временные водоемы, питание которых осуществляется за счет атмосферных осадков и грунтовых вод. Сроки размножения могут быть как сжатыми, так и растянутыми, в зависимости от количества размножающихся особей, и в среднем составляют 13 суток (4–24).

За период исследования всего было обнаружено 657 кладок сибирского углозуба, из них: 4 икранных мешка в Канской лесостепи на заболоченном участке в березовых колках с примесью ивы, где дно травянисто-илистое с листовым опадом и большим количеством веток, к которым и была прикреплена икра, также 423 кладки в старице р. Береш (Назаровская лесостепь) и 230 на лесном пересыхающем водоеме в районе Журавлиной горки (район пос. Шушенское), где икранные шнуры были рассредоточены по всему водоему, как по отдельности, так и группами от 2–8 кладок. Сразу после икрометания икранный мешок имеет длину 30–40 мм и диаметр 6–8 мм, его стенки морщинистые, он не спирализован и имеет голубую опалесценцию (цветная вкладка, рис. 28). К моменту выклева личинок длина увеличивается до 96–240 мм, а ширина до 20,8 мм.

Остромордая лягушка встречается повсеместно на всей территории лесостепи и для размножения выбирает любые как слабо-, так и хорошо увлажненные участки. На период икрометания в среднем приходится 21 день (Lim: 16–27). Всего за весь период исследования было обнаружено 5767 комков икры *Rana arvalis*, из которых: в Июсо-Ширинской лесостепи – 959, в Назаровской – 1803, Канской – 2347, Минусинской – 658.

Икра в водоемах располагается неравномерно, как одиночно, так крупными партиями, что является вполне нормальным [Басарукин, 1984; Кузьмин, 1999]. Существенное значение имеют места откладки икры и способ ее прикре-

пления (Куранова, 1984). Лягушки откладывают икру недалеко от берега водоема на мелких прогреваемых участках (от 10 до 48 см), иногда в местах разлива нерестовых зон. Свежеотложенная икра около суток лежит на дне водоема, а затем всплывает. Как правило, уровень воды в водоемах является высоким и водоемы не имеют строгих границ. По мере спада воды она остается на ветвях и погибает (цветная вкладка, рис. 29).

Кладки прикрепляются к травянистым растениям (осока), либо на находящиеся под водой стебли, ветви деревьев и кустарников, расположенных вблизи водоемов, или плавают свободно (цветная вкладка, рис. 30). Отмечены также случаи откладки икры в водоемах, с минимальным количеством растительности. В таких случаях икра прикрепляется к случайно попавшим веткам или просто лежит на дне, слегка припорошенная илом.

На кладки, расположенные группой, могут быть оказаны воздействия внешних факторов, таких как температура и изменение уровня воды. Это может влиять на их выживаемость. Так, в начале периода размножения, когда ночные температуры атмосферы от -1°C до 0°C , а воды – до $+8^{\circ}\text{C}$, в скоплении кладок, как и внутри отдельной кладки, температура всегда на 2°C – 4°C выше [Панченко, 1990; Городилова, 2003; Кутенков, 2009], что спасает большую часть икры в период, когда вода покрывается корочкой льда. Однако в весенний период, когда уровень воды на нерестовом участке высокий, массовое размножение особей в месте разлива может привести при спаде уровня воды к большому количеству гибнущих кладок.

Сибирская лягушка в качестве нерестовых участков выбирает открытые глубоководные места недалеко от рогоза и хвоща, для того чтобы водное зеркало в месте нереста было закрыто прошлогодними остатками этих растений, создавая защитную среду для развития личинок. Период

икрометания длится в среднем 19,5 суток (18–21). За период исследования было обнаружено 697 кладок *Rana amurensis*.

Озерная лягушка предпочитает нереститься в водорослях, расположенных по центру ключевых участков (цветная вкладка, рис. 31, 52). Икра имеет вид мелких комков, она наматывается на водную растительность и откладывается порционно [Городилова, 2010].

Период нереста у *Pelophylax (Rana) ridibunda* в условиях Средней Сибири длится 29 суток. Возможно повторное икрометание. Так, в южных районах своего мирового ареала лягушка может откладывать до 7 кладок за сезон (весна–осень) [Кузьмин, 1999].

Плодовитость амфибий – один из важнейших показателей их репродуктивных особенностей и состояния популяции [Булахов, 1976]. На нее могут влиять длина тела и возраст самки, а также абиотические условия среды (теплый сезон, предшествующий размножению) [Булахов, 1976; Ищенко, 1999; Ляпков, 2001; Ляпков, 2002]. Однако существуют сведения, противоречащие этому факту [Яковлев, 1979], что подтверждают и наши исследования: в мае остромордой лягушкой были отложены кладки, в которых количество икринок больше по сравнению с теплым периодом (в начале мая в Июсо-Ширинской лесостепи на искусственном пруду была обнаружена свежееотложенная кладка остромордой лягушки с количеством икринок, равным 3464, а в конце мая – с минимальной плодовитостью 102). Кроме этого, на данной территории были обнаружены комки с количеством яиц 137 и 192. Максимальное количество кладок приходится на комки с икринками от 1000 до 2000 (43,1 %), до 1000 – 27,5 %, а от 2000–3000 (24,1 %) и, соответственно, 3000–4000 – 5,2 %. Плодовитость этого вида в пределах мирового ареала варьирует от 220 до 3080 икринок при изменчивости средних значений от 590 до 1737 яиц [Булахов,

1976; Кузьмин, 1999; Кабардина, 2004]. На территории лесостепи Средней Сибири средняя плодовитость *Rana arvalis* составляет 1481 икринка (Lim 102–3464), что несколько больше, чем у сибирской лягушки (табл. 5).

Таблица 5

**Плодовитость некоторых видов амфибий
в различных биотопах лесостепи Средней Сибири**

Районы исследования	<i>Salamandrella keyserlingii</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Rana amurensis</i>	<i>Pelophylax (Rana) ridibunda</i>
Июсо-Ширинская лесостепь, 2003–2004 гг.	–	n – 50 * 239–3258 (1652 ± 22,2)	–	–
Канская лесостепь, 2005–2006 гг.	n – 4 86–179 (147±26,1)	n – 20 806–1973 (1305±16,9)	n – 23 515–2486 (1381±17,8)	–
Назаровская лесостепь, 2007–2009 гг.	n – 36 127–271 (200 ± 0,4)	n – 33 454–2812 (1461 ± 22,2)	–	n – 36 1071–4727 (3044 ± 12,1)
Минусинская лесостепь, (2004–2006 гг.	n – 20 102–185 (139 ± 1,4)	n – 20 608–2305 (1504 ± 28,1)	–	–

*n – количество кладок; крайние значения; средняя ± ошибка средней

У *R. amurensis* плодовитость варьирует от 250 до 4040 яиц, откладываемых в виде 1–2 комков [Кузьмин, 1999]. На территории лесостепи Средней Сибири минимальное количество икринок составило 512, а максимальное 2486. Вес яичников перед икрометанием составляет 8–10 % от веса тела, после икромета его масса падает до 0,3–0,4 % от массы тела [Тагирова, 1976].

Средняя плодовитость озерной лягушки по сравнению с другими амфибиями Средней Сибири наибольшая, в 2,2 раза превышает таковую у сибирской лягушки и в 2 раза – остромордой.

Количество икринок сибирского углозуба в одном икряном мешке может различаться достаточно сильно (в одном мешке 60, а в другом – 180), а может быть почти одинаковым (соответственно 47 и 49). В Екатеринбурге наибольшее количество икринок в одном мешке достигает 143, в целой кладке – 269 [Сибирский углозуб, 1994]. Разница в количестве икринок между мешками в одной и той же кладке варьирует от 0 до 46 штук (Година, 1984), а на территории лесостепи Средней Сибири – от 2 до 120, при средней плодовитости – 162 (Lim 86–271). По мере старения самки плодовитость слабо варьирует и зависит в большей степени от размеров размножающейся особи [Ищенко, 1989].

У остромордой лягушки диаметр яйца без оболочки в среднем равен $1,2 \pm 0,01$ (0,9–1,6), что несколько меньше, чем для других территорий (Кабардина, 2004), для сибирской составляет 1,5–2,3 мм, а у озерной – $1,5 \pm 0,1$ (1,2–1,9) [Городилова, 2008].

Эмбриональное развитие (с первой и до последней кладки) разных видов в среднем варьирует. Так, для сибирского углозуба данный период составляет 36 дней (в Западной Сибири – 19–35 [Куранова, 1998]), у остромордой – 30 (16–27), сибирской – 29,5 (29–30) (в Западной Сибири – 14 – 20 [Куранова, 1998]), и у озерной лягушки 38 суток, и это самый длительный период (см. рис. 27). При этом эмбриогенез для одной кладки длится у *Salamandrella keyserlingii* от 8–15 дней; *Rana arvalis* – 7–22; *R. amurensis* – 8–12; *P. ridibunda* – 6–13 суток. Развитие эмбрионов напрямую зависит от температуры воды, чем она ниже или чем чаще будут наблюдаться ее коле-

бания во время данного периода, тем дольше происходит развитие одной кладки и выше будет отход икринок в эмбриогенезе. Отход икринок остромордой лягушки в среднем составляет 28,7 % (рис. 32).



Рис. 32. Отход икринок в эмбриогенезе амфибий лесостепи Средней Сибири (показатели усреднены) 2003–2009 гг.
 □ – отход икринок; ■ – доля вылупившихся личинок

Данный показатель отличается в разных районах исследований, так, в Июсо-Ширинской лесостепи – 41,9 %, в Канской – 35,3 %, а в Назаровской – 9,1 %. Высокий процент по Хакасии связан с низкими температурами в начале эмбриогенеза (наблюдали вмерзание кладок в лед, соответственно, верхний буферный слой погибал) и с высокими – в конце развития эмбрионов (это приводило к цветению кладок и развитию небольшого процента икры с нижней стороны).

Для бесхвостых амфибий доля вылупившихся личинок примерно одинакова, что связано с определенным температурным оптимумом, необходимым для развития (см. табл. 5). Для сибирского углозуба данный показатель составляет 91,6 %, вероятно, это связано с широким пределом толерантности этого вида.

Для всех исследуемых видов постэмбриональный период на территории лесостепи Средней Сибири примерно одинаков и составляет для *Salamandrella keyserlingii* и *Rana arvalis* – 56 суток (Lim 51–62); *R. amurensis* – 58 (Lim 54–61); *P. ridibunda* – 55 (Lim 50–65). Процент выживаемости головастиков колеблется в высоких пределах в зависимости от:

1) характера питания нерестового водоема (так личинки сибирского углозуба в Канской лесостепи имели 100 % гибель за счет пересыхания водоема, а в Назаровской – постэмбриональная элиминация на ранних стадиях развития составила 48,3 %); 2) закисления воды за счет деятельности сероводородных бактерий: этот показатель особенно сильно влияет на выживаемость озерной лягушки (71,7 % погибших головастиков), так как биотоп, в котором происходит ее развитие, с июня покрывается на 60 % ряской, что мешает аэрации воды и создает определенный температурный режим (в ряске температура на 10,5°C выше); 3) среднесуточных перепадов температуры воды в пределах от 5°C до 9°C; 4) действия хищников, которые наносят наибольший урон популяции не на личиночной стадии (личинки насекомых, взрослые амфибии, молодые скворцы), а на *imago* земноводных (весьма многочисленные хищники-позвоночные, которых насчитывается десятки видов) [Кутенков, 2009].

Сибирский углозуб впадает в анабиоз в конце сентября – начале октября. Так, в Минусинской лесостепи последняя встреча была зафиксирована 10 октября. Более того, готовая к зимовке группа из 8 разновозрастных особей была обнаружена 14 октября в полостях сухих ивняков, расположенных у искусственного карьера.

Активность остромордой лягушки составляет 6–7 месяцев (с третьей декады апреля по конец сентября – начало октября). Зимуют на суше.

В Приамурье неполовозрелые сибирские лягушки покидают места зимовки спустя месяц после половозрелых [Тагирова, 1976], а в Средней Сибири первые неполовозрелые особи были обнаружены через 8 дней после начала размножения *imago*, однако сеголетки не находились в зоне икромета, а располагались по береговой линии искусственного пруда. Активны в лесостепной зоне Средней Сибири в течение 5 месяцев (май–сентябрь). Активность с середи-

ны мая по середину сентября. Зимуют на дне водоема, зарываясь в ил, что отмечают и другие исследователи [Мунх-бояр, 1973; Шкатулова, 1978; Кривошеев, 1966]. Такой же способ зимовки характерен и для озерной лягушки, где при среднесуточной температуре воды 5°C и дневной атмосферной + 9°C амфибии впадают в анабиоз небольшими группами по 10–15 особей [Городилова, 2008]. Активность длится 5–6 месяцев (середина мая – сентябрь, начало октября).

4.2. Кормовые объекты бесхвостых амфибий на разных ключевых участках

Амфибии являются связующим звеном трофических цепей суши и пресноводных водоемов, играя важную роль в переносе вещества и энергии между экосистемами разных биоциклов, что определяет их специфическую роль [Гаранин, 1976; Вершинин, 2007]. Особое место они занимают в приводных и водных экосистемах, где выступают консументами первого порядка (что связано с особенностями их развития), а затем переходят к хищничеству [Гаранин, 1981]. В отличие от бесхвостых земноводных, которые на личиночной стадии являются фито- и сапрофагами и только после метаморфоза становятся хищниками, хвостатые амфибии – хищники с личиночной стадии. В водной фазе своего жизненного цикла потребляют водную энтомофауну. Установлено, что за период метаморфоза амфибии способны выносить из водных систем на сушу в 100 раз больше энергии, чем было запасено в яйцах [Seale, 1982]. Трофический пресс земноводных на напочвенную мезофауну зависит не только от численности, но и от физиологического состояния и размерной структуры популяции [Ганеев, 1991]. Особи в группировках одного вида неодинаково используют имеющиеся в наличии пищевые ресурсы. Это определяется возрастными, размерными, биотопическими различиями и целым ря-

дом других. При сходстве условий развития животных для популяционных характеристик возрастных изменений питания допустимо объединение данных по разным микропопуляциям [Кузьмин, 1985]. При этом чем выше иерархический ранг сравниваемых групп, тем выше степень сходства их спектров питания [Тархнишвили, 1989]. Почти полное отсутствие пищевой специализации обуславливает потребление земноводными насекомых с криптической окраской, а также форм с неприятным вкусом и запахом, что существенно дополняет деятельность насекомоядных птиц [Шварц, 1948; Кутенков, 2009].

Годовое изъятие беспозвоночных земноводными в разных наземных сообществах колеблется в пределах 2–5 % продукции, что иногда превышает таковое для птиц, а благодаря низкому уровню метаболизма для образования сходной биомассы амфибиям требуется в 10 раз меньше пищи [Гильманов, 1987; Seale, 1982].

Роль амфибий при питании в экосистемах довольно существенна. Например, личинки бесхвостых амфибий, потребляя в пищу органические остатки и одноклеточные водоросли, предотвращают «цветение» воды [Гайжаускене, 1977]. Питаясь азотфиксирующими синезелеными водорослями, головастики вносят азот в трофические цепи [Seale, 1980]. В сообществах стоячих водоемов они регулируют уровень первичной продукции сообществ, что связано не только с поеданием ими водорослей, но и выделением питательных веществ с экскрементами [Malone, 1994].

Разные по длине тела и массе животные потребляют различное количество пищи, что важно для нормального функционирования биогеоценоза.

Средняя масса животных (г) составила: для остромордой лягушки – $15,8 \pm 0,4$ (min 5,1–max 31,1) при средних размерах тела (мм) $L = 51,5 \pm 0,5$ (42 – 63,2); сибирской – 19,5

(min 10,2–max 31,6), при L = 58,2 (45,7–71,8 мм); озерной – 53,1 ± 2,1 (min 19,5–max 89,4), L = 79,6 ± 1,2 (43,4–95,5); обыкновенной жабы – 106,7 ± 1,9 (min 70,9–max 134,2), L = 81,7 ± 1,2 (70,9–99,2). Масса содержимого желудков (г) для каждого вида равна в среднем: *R. arvalis* – 0,6 ± 0,1 (min 0,1–max 3,1); *R. amurensis* – 0,8 ± 0,2 (min 0,1–max 5,7); *P. ridibunda* – 1,2 ± 0,04 (min 0,2–max 4,9); *B. Bufo* – 5,8 ± 0,1 (min 2–max 9,3). У этих четырех видов отношение массы содержимого желудка к массе тела равно в среднем: 3,8; 4,1; 2,3; 5,4 %, соответственно.

При анализе индекса наполнения желудка выявлено, что большинство особей, изъятых для изучения пищевой специализации, находились в полуголодном состоянии (табл. 6). Возможно, это связано с тем, что особи отлавливались на начальном этапе максимальной активности и при относительно сухих погодных условиях. Наполнение желудка находится в некоторой связи с размерами животного [Терентьев, 1950].

Таблица 6

**Наполнение желудка у разных видов амфибий,
в момент максимальной их активности, лесостепи
Средней Сибири (2003 – 2009 гг.)**

Вид амфибий	Индекс наполнения желудка ±μ	Среднее квадратичное отклонение (σ)	Крайние значения индекса (%)	% особей с индексом ниже среднего
<i>R. arvalis</i>	3,8 ± 0,1	± 0,4	0,08 – 23,3	61,6
<i>R. amurensis</i>	4,4 ± 0,3	± 1,6	0,4 – 22	72,2
<i>P. ridibunda</i>	2,6 ± 0,04	± 0,2	0,3 – 9,7	63,5
<i>B. bufo</i>	2,8 ± 0,2	± 0,9	1,2 – 4,6	56

В одном желудке амфибии можно было обнаружить от 1 пищевого компонента до 37 у остромордой, 30 – сибирской, 64 – озерной лягушек и 70 у серой жабы.

Для лесостепи Средней Сибири характерны следующие пищевые предпочтения: у остромордой лягушки преобладают жесткокрылые (37,8 %), пауки (13,6 %) и двукрылые (12,9 %). Кроме того, в пробах этого вида были обнаружены представители отрядов разноногие (0,1 %) и сетчатокрылые (0,1 %) (представитель сем. муравьиные львы) (табл. 8).

Сибирская лягушка предпочитает двукрылых (63,1 %) и жесткокрылых (14,4 %), также только в пищевых пробах этого вида выявлены беспозвоночные сем. волосатиковые (0,2 %), которые попали в желудок амфибии вместе с зараженным хозяином (рис. 33).

Для озерной лягушки тоже выявлены свои предпочтения. В качестве объектов питания она использует личинки хвостатых (0,4 %) и бесхвостых (0,3 %) амфибий. Например, в Северском Донцке 1,7 % объектов, обнаруженных в пищевых пробах, принадлежит к личинкам амфибий [Грекова, 1976]. Кроме этого, в питании преобладают двукрылые (22,4 %), жесткокрылые (14,6 %) насекомые и брюхоногие моллюски (12,6%) (табл. 8).

Bufo bufo, в отличие от других представителей амфибий, отдает предпочтение перепончатокрылым (70,5 %, где из 814 объектов этого отряда 626 принадлежит к семейству муравьев настоящих и 181 – муравьев-мирмиков (приложение 1) и жесткокрылым (25 %). Мирмекофагия характерна и для других видов жаб, что связано с тактикой подстерегающего хищника [Строков, 1966; Кузьмин, 1999].

Степень общности видов насекомых в пробах на основе показателей коэффициента Чекановского-Сьеренсена со-

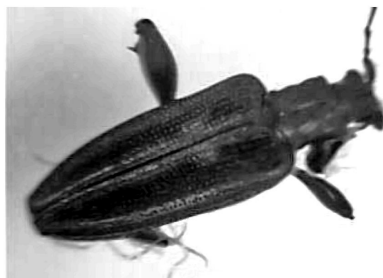


Рис. 33. Представитель сем. листоеды, *Chrysomelidae*, (род радужница, *Donacia* F.) зараженный волосатиком

ставляет: $K_s = 0,15$ %. Общими для всех видов амфибий являются (см. приложение 1): определенные до ранга отряда – пауки; прямокрылые (сем. саранчовые настоящие); равнокрылые; полужесткокрылые; жесткокрылые (8 семейств: жужелицы; плавунцы; жуки пластинчатоусые; хищники; щелкуны; божьи коровки; усачи; долгоносики); чешуекрылые (2 семейства: пяденицы; совки); перепончатокрылые (сем. муравьи настоящие); двукрылые и моллюски класса брюхоногие (род прудовик).

Таблица 8

**Пищевые компоненты содержимого желудков амфибий
лесостепи Средней Сибири, (%) (2003–2009 гг.)**

№	Пищевые компоненты (отряды, классы, семейства) по Мамаеву, 1976	<i>Rana</i> <i>arvalis</i>	<i>Rana</i> <i>amurensis</i>	<i>Pelophylax</i> (<i>Rana</i>) <i>ridibunda</i>	<i>Bufo</i> <i>bufo</i>
		* n = 1473	n = 1420	n = 746	n = 1153
1	2	3	4	5	6
1.	Ногохвостки (<i>Collembola</i>)	-	0,1	0,5	-
2.	Стрекозы (<i>Odonata</i>)	-	0,8	8,1	0,1
3.	Веснянки (<i>Plecoptera</i>)	-	0,1	0,5	-
4.	Прямокрылые (<i>Orthoptera</i>)	2,6	0,6	0,3	0,1
5.	Уховертки (<i>Dermoptera</i>)	-	-	-	0,1
6.	Равнокрылые (<i>Homoptera</i>)	2,4	0,1	3,2	0,1
7.	Полужесткокрылые или клопы (<i>Hemiptera</i>)	2,5	1,4	8,6	0,1
8.	Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>)	37,8	14,4	14,6	25
9.	Сетчатокрылые (<i>Neuroptera</i>)	0,1	-	-	-
10.	Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>)	6,6	2,5	4	0,3

1	2	3	4	5	6
11.	Ручейники (<i>Trichoptera</i>)	-	0,1	6	-
12.	Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	7,1	3,2	5,1	70,5
13.	Двукрылые (<i>Diptera</i>)	12,9	63,1	22,4	2
14.	Нематоды (<i>Nematoda</i>)	3,3	0,2	0,1	-
15.	Волосатики (<i>Gordiidae</i>)	-	0,2	-	-
16.	Настоящие дождевые черви (<i>Lumbricidae</i>)	0,9	0,5	-	-
17.	Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	6,2	4,1	12,6	0,1
18.	Пауки (<i>Aranei</i>)	13,6	7,7	9,1	1,5
19.	Акариформные клещи (<i>Acariformes</i>)	3	0,5	4,2	-
20.	Паразитоформные клещи (<i>Parasitiformes</i>)	0,8	0,4	-	-
21.	Разноногие или бокоплавцы (<i>Amphipoda</i>)	0,1	-	-	-
22.	Двупарноногие, многоножки (<i>Diplopoda</i>)	0,1	-	-	0,1
23.	Хвостатые амфибии (<i>Caudata</i>)	-	-	0,4	-
24.	Бесхвостые амфибии (<i>Anura</i>)	-	-	0,3	-

*n – общее количество пищевых объектов.

При анализе беспозвоночных, обнаруженных в пищевых пробах амфибий, обитающих в разных средах, видно, что остромордая лягушка и обыкновенная жаба охотятся в большей степени на животных наземно-воздушной среды, что связано с пребыванием их после размножения вне водоемов в увлажненных местах. Сибирская и озерная лягушки в связи с обитанием у воды или непосредственно в водоеме питаются в большей степени околводными животными и гидробионтами (цветная вкладка, рис. 34) (табл. 9).

**Кормовые объекты в питании амфибий лесостепи
Средней Сибири, старица р. Береш (2003–2009 гг.)**

Среда обитания пищевое компонента	Вид амфибии	Встречаемость кормовых объектов, %			
		остромор- дая лягушка (n = 189)	сибирская лягушка (n = 95)	озерная лягушка (n = 75)	обыкновенная жаба (n = 29)
Наземные		78,5	33,5	35,4	97,7
Околоводные		14,5	60,8	43,3	2,1
Водные		7	5,7	21,3	0,2

n – число пищевых проб

Амфибии являются полифагами [Стишковская, 1988; Куранова, 1998; Вершинин, 2007], и состав их пищи зависит от обилия и доступности жертв в конкретном биотопе, запас кормов не лимитирован, и, как следствие, отсутствует внутри- и межвидовая конкуренция. Количественные оценки состояния кормовой базы амфибий показали, что запас и плотность кормовых объектов достаточны для жизнедеятельности земноводных.

Если сравнивать остромордую лягушку как фоновый вид по трем ключевым участкам (табл. 10; приложение 2), то можно отметить следующее.

В связи с тем, что представители отряда жесткокрылые являются массовыми насекомыми, то и их процентное содержание в пищевых пробах на всех ключевых участках будет максимальным. Однако есть и некоторые особенности. Так, в Июсо-Ширинской лесостепи в желудках амфибий были обнаружены сетчатокрылые насекомые и двупарноногие многоножки, а в Назаровской – равнокрылые, паразитоформные клещи, бокоплавы. Однако это не говорит об избирательности питания у остромордой лягушки, в дан-

ных экосистемах эти беспозвоночные встречаются чаще, чем на других ключевых участках, поэтому и используются в качестве пищевых объектов.

Таблица 10

**Пищевые компоненты содержимого желудков
остромордой лягушки, *Rana arvalis* на ключевых участках
лесостепи Средней Сибири, (%) (2003 –2009 гг.)**

№	Пищевые компоненты (отряды, классы) по Мамаеву, 1976	Ключевые участки		
		Июсо- Ширинская лесостепь	Канская лесостепь	Назаров- ская ле- состепь
		*n = 411	n = 83	n = 979
1.	Прямокрылые (<i>Orthoptera</i>)	5,6	1,2	1,5
2.	Равнокрылые (<i>Homoptera</i>)	-	-	3,6
3.	Полужесткокрылые или клопы (<i>Hemiptera</i>)	1,7	1,2	3
4.	Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>)	44,5	84,3	31
5.	Сетчатокрылые (<i>Neuroptera</i>)	0,2	-	-
6.	Чешуекрылые, или бабочки (<i>Lepidoptera</i>)	10,5	2,4	5,4
7.	Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	4,4	1,2	8,7
8.	Двукрылые, или комары и мухи (<i>Diptera</i>)	11	1,2	14,7
9.	Нематоды (<i>Nematoda</i>)	1,5	1,2	4,3
10.	Малощетинковые (<i>Oligochaeta</i>)	0,5	-	1,2
11.	Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	2,9	-	8
12.	Пауки (<i>Aranei</i>)	17	6	13
13.	Акариформные клещи (<i>Acariformes</i>)	-	1,2	4,3
14.	Паразитоформные клещи (<i>Parasitiformes</i>)	-	-	1,2
15.	Двупарноногие, многоножки (<i>Diplopoda</i>)	0,2	-	-
16.	Бокоплавы (<i>Amphipoda</i>)	-	-	0,1

*n – общее количество пищевых объектов.

За сезон активности *Rana arvalis* при численности от 10 до 300 ос/га потребляет 14–418 тысяч беспозвоночных травяного яруса [Гаранин, 1983]. В смешанных лесах Западной Сибири (где число особей составляет примерно из 90000 особей, или 190–200 кг биомассы) остромордые лягушки летом потребляет 55–60 кг беспозвоночных в сутки с площади 6 км² (Кузьмин, 1999). Избирательное потребление различных групп животных ограничено главным образом доступностью и размерами объекта [Вершинин, 2007].

Глава 5.

СОВМЕСТНОЕ СУЩЕСТВОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ АМФИБИЙ ПРИ СИМПАТРИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ В УСЛОВИЯХ СИМБИОТОПИИ

Симбиотопия – это совместное обитание в одном био-топе особей разных видов, которым приходится делить между собой одни и те же ресурсы и, как следствие этого, появляется конкуренция. Межвидовая конкуренция – это любое взаимодействие между двумя или более популяциями, которое сказывается на росте и выживаемости особей этих группировок [Вилли, 1974; Одум, 1975].

Уменьшение видового богатства амфибий может быть следствием не только преобразований среды обитания или воздействия хищников, но и влияния видов-конкурентов. Часто эти конкуренты получают преимущество только после изменений каких-либо внешних условий, которые устраняет существовавший ранее паритет между видами. Иногда местные виды могут вытесняться интродуцированными особями, которые являются более активными, сильными и побеждают в конкуренции [Ляпков, 2003].

Совместное обитание амфибий в разные жизненные периоды на исследуемой территории изучено в старице р. Берешь, Назаровская лесостепь и на искусственном пруду р. Алежинка, Канская лесостепь, где совместно обитают сибирский углозуб, обыкновенная жаба, остромордая, сибирская и озерная лягушки.

5.1. Экологические предпочтения земноводных в условиях симбиотопии на территории Назаровской лесостепи

На данном географическом участке *Amphibia* слабо дифференцированы по биотопам, где предпочитают населять следующие ландшафтные местообитания: 1) пойменные (березово-черемухо-ивовые заросли с лугами-выпасами, покосами и старицами; открытые луга-выпасы; заболоченные березовые леса и низинные болота); 2) сосново-боровые (березово-сосновые и сосново-лиственнично-березовые леса) [Жуков, 2006]. Распространение особей по территории носит мозаичный характер и связано в основном с их образом жизни (водный, полуводный, наземный).

Зоной симбиотопии в период размножения является старица р. Береш, где встречаются несколько видов амфибий: сибирский углозуб, серая жаба, остромордая и озерная лягушки [Городилова, 2010].

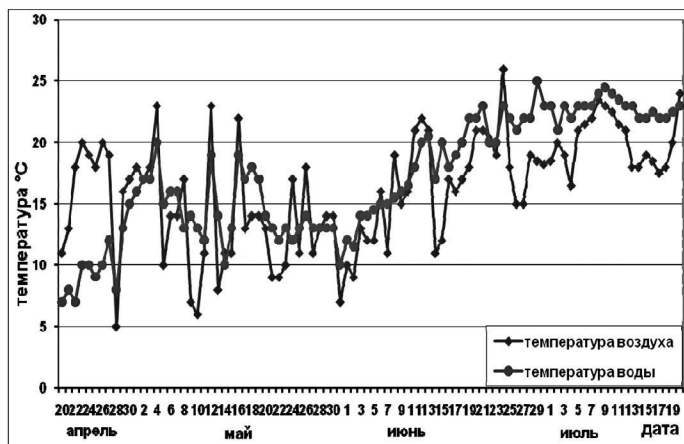
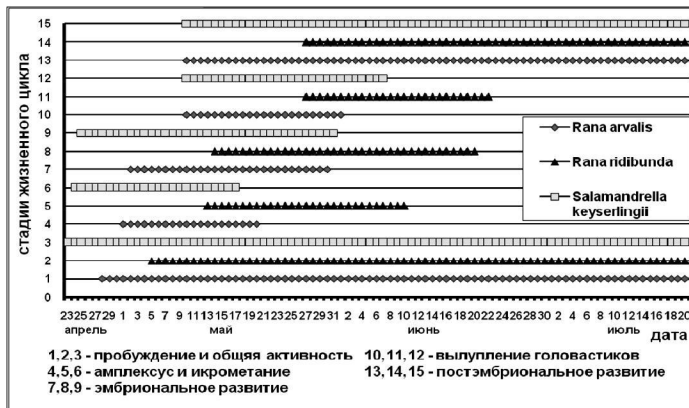
Площадь старицы 0,012 км², дно илистое, по берегам произрастают осоковые кочкарники до 1,3 м, древесно-кустарниковый ярус представлен березой, ивой. В середине лета водное зеркало покрывается ряской до 28 см в глубину.

В этих условиях индекс плотности населения амфибий составил 104 ос./га, из них остромордой лягушки – 16,67 ос./га, озерной – 20,83 ос./га, серой жабы 6,6– ос./га, а сибирского углозуба – 60 ос./га.

Комплекс условий и механизмы репродуктивной изоляции обеспечивают совместное существование этих амфибий в одном микробиотопе.

Сравнивая фенологию земноводных на данном участке, можно отметить следующее (рис. 35).

Первыми в конце апреля пробуждаются сибирские углозубы при среднесуточной температуре воды 6,3°C. Затем из анабиоза выходят и приступают к размножению остромордые лягушки при t_b –9,2°C, а озерные – при 17°C (рис. 36).



При этом для каждого вида наблюдается максимальная суточная активность, которая частично перекрывается между разными видами, что уменьшает межвидовую конкуренцию. В мае у этих видов выделяются два пика активности. У остромордой лягушки он приходится на утро и ночь

ное время (24–3), а у озерной – с 12 до 15 и с 22 до 02 часов ночи (рис. 37 А).

В июне остромордая лягушка многочисленна в вечернее и ночное время, а пик активности озерной смещается на светлое время суток (13–16) (рис. 37 Б). У этого вида в начале лета происходит увеличение численности (от 40–45 (в мае) до 110–111 особей) за счет пробуждения неполовозрелых особей.

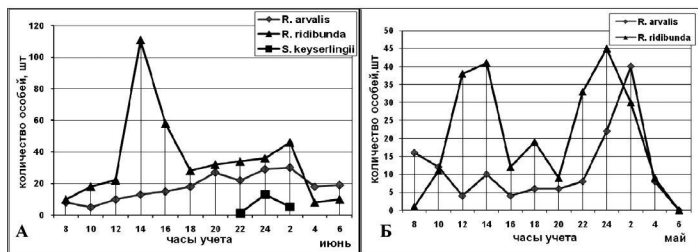


Рис. 37. Суточная активность амфибий на старице р. Берези, Назаровская лесостепь, май – июнь, 2007 – 2009 гг.

Суточная активность зависит от ряда факторов: этапа жизненного цикла, наличия кормовой базы, увлажненности, температурного режима (в мае температура атмосферы колеблется в пределах от 6 до 24°C, а t воды – 10–20°C, в июне, соответственно: 7–26°C; 11–24°C, а также наличия хищников. Сибирский углозуб максимально зафиксирован 22 июня (18 особей на учетной трансекте) с 24 до 02 ч. ночи (рис. 37 Б). При этом отмечены высокая влажность, густой туман и относительно высокие температуры (свыше 20°C).

Первым в конце апреля к икрометанию приступает сибирский углозуб при средней $t_{\text{атм}}$ 13°C и $t_{\text{в}}$ 15°C. Данный период длится 24 дня. Через 8–9 дней начинается размножение у остромордой лягушки при средних температурах атмосферы и воды 14–15°C, продолжительность периода составляет 20 дней, а через 12–13 суток после начала данного периода у *R. arvalis* – озерной лягушки, при 13–15°C, 29 дней (см. рис. 35). Кроме того, у *P. ridibunda* в 2008 г. от-

мечен повторный икромет с 14 по 23 июня. При вскрытии самок овоциты гистологически находились на пятой стадии зрелости [по Жуковой, 1976]. Самцы образуют брачные хоры, продолжительность их групповых песен сильно варьирует (от 1,5 до 90 мин. с интервалом 2–183 мин.).

Для каждого из этих видов амфибий выявлены предпочтения нерестовых участков: сибирский углозуб предпочитает среднюю зону водоема, где глубина достигает до 80 – 100 см и много водной растительности (осока, рогоз), к которой прикрепляется икра поштучно или группой из 2–7 кладок. Она состоит из двух икряных мешков и имеет несколько витков (2–4). Форма мешка закрепляется в момент контакта теки с водой и гидратации икры [Куранова, 1998]. Возраст кладок в скоплениях примерно одинаков.

Остромордые лягушки для нереста выбирают мелководье, а озерные – водную гладь (центральная зона старицы), на поверхности которой много водной растительности (водоросли и ряска). Кроме того, *P. ridibunda* может размножаться и по берегам рек в месте их меандрирования (р. Береш).

Из этих видов земноводных минимальная плодовитость характерна для *S. Keyserlingii* (n – 36) – $200 \pm 0,4$ при диапазоне вариации не столь существенном (127–271), как у бесхвостых амфибий: *R. arvalis* (n – 33) – $1461 \pm 2,2$ (454–2812); *P. ridibunda* (n – 36) – $3044 \pm 2,1$ (1071–4727).

Период эмбрионального развития остромордой лягушки 28 суток, при температурных оптимумах атмосферы и воды 14–15°C. Для сибирского углозуба и озерной лягушки, соответственно, 36 и 38 дней, при t 14–16°C (см. рис. 35 и 36).

Созревание одной кладки у этих видов занимает от 6 до 15 суток, при этом скорость развития зависит от среднесуточных колебаний температур.

Успешность эмбрионального развития примерно одинаковая. Отход икринок у остромордой лягушки составляет 9,1 %, озерной – 21,8%, углозуба – 14,7%.

Продолжительность вылупления головастика с первой до последней кладки *R. arvalis* составляет 22 дня, при средних температурах атмосферы 12°C, воды – 14°C; *S. keyserlingii* – 29, при 14–15°C; *P. ridibunda* – 26, при t 15–17°C.

У бесхвостых амфибий процесс вылупления эмбрионов одной кладки длится 2 – 3 суток. В это время головастики кучно держатся на поверхности икряной оболочки. У хвостатых – личинки полностью оставляют икряной шнур в течение 4–6 суток (цветная вкладка, рис 38). Выклев обуславливается не только изменением структуры оболочки икринки (становится менее прочной и легко разрывается), но и активными движениями самого зародыша, после чего он попадает в полость теки, где свободно перемещается по гелеобразной жидкости и через разрыв стенок мешка выбираются наружу [Сибирский углозуб, 1994; Кузьмин, 1999].

Период постэмбрионального развития этих видов примерно одинаков: у остромордой лягушки длится 57 суток при температуре воды 18,4°C, для озерной и углозуба, соответственно, 55 при 20,3°C и 56, 17,2°C. Выживаемость головастика на ранних стадиях развития в среднем составляет: остромордая – 83,4 %; озерная – 28,3 %; сибирский углозуб – 51,7 % (рис. 39).

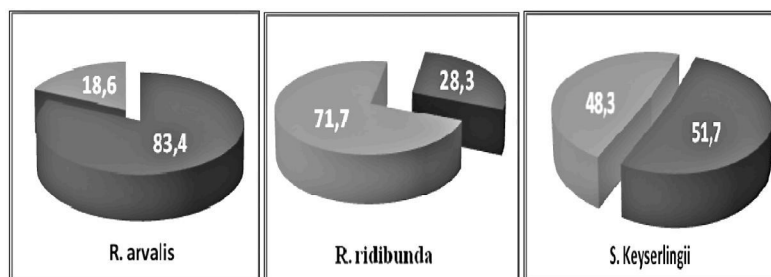


Рис. 39. Выживаемость (% – средний показатель) головастика амфибий на ранних стадиях развития (старица р. Береш, 2007–2008 гг.) ■ – успешность постэмбрионального периода; □ – постэмбриональная элиминация

Наименьшая эмбриональная элиминация характерна для остромордой лягушки (18,6 %), а наибольшая – озерной (71,7). На отход личинок на ранней стадии постэмбрионального периода влияет ряд факторов: 1) температурные колебания в весенне-летний период воздуха от 2-х до 26°C и воды 3–24°C; 2) наличие хищников в водоеме – до 16 ос/м² (личинки плавунцов, стрекоз, водолюбы, гладыши, взрослые особи озерных лягушек); 3) характера и обилия водной растительности (ряска до 28 см в глубину, на 21 июня температура в ряске 31°C, а под ней – 20,5°C); 4) сезонного колебания уровня воды в водоеме; 5) обилия кормовой базы в период роста и развития; 6) антропогенного фактора (запугивание икры крупным рогатым скотом, регулярные посещения водоема местным населением; 7) рН-среды (среда за счет деятельности сероводородных бактерий становится кислой, образуя заморы головастиков).

Таким образом, весь период личиночного развития составляет для остромордой лягушки – 85 суток, озерной – 93, а углозуба – 92, при этом средние температуры за весь период колеблются от 12 до 20 °С.

На описываемом участке р. Береш за период исследований (2007–2009 гг.) было обнаружено всего две самки серой жабы (15.05.07 г. и 4.06.08 г.), поэтому выявить специфику фенологии и биологии размножения данного вида не удалось.

Питание изучено на трех видах: остромордой и озерной лягушках, серой жабе.

Насыщаемость амфибий зависит от ряда факторов: 1) температуры воздуха в период кормления (установлено, что оптимальная температура воздуха в момент насыщения лягушек 18 – 20°C; при более высоких или низких температурах интенсивность питания падает, что отражается на наполнении желудков) [Идельсон, 1938]; 2) влажности воздуха (отмечено, что до и после осадков доля сытых лягушек

возрастает, а в течение сухого периода – снижается) [Денисова, 1977; Кутенков, 2009].

Средняя масса животных (г) составила: для остромордой лягушки – $16,7 \pm 1,8$ (min 10,5 – max 31,1) при средних размерах тела (мм) $L = 52,6 \pm 0,9$ (42 – 58); озерной – $52,3 \pm 5,6$ (min 19,2 – max 89,3), при $L = 80,2 \pm 2,9$ (43,4 – 95,5); обыкновенной жабы – $106,7 \pm 6,2$ (min 43,9 – max 134,2), $L = 80,8 \pm 3,1$ (70,9 – 99,2). Масса содержимого желудков (г) для каждого вида равна в среднем: *R. arvalis*: $0,5 \pm 0,1$ (min 0,1 – max 2,2); *P. ridibunda*: $1,2 \pm 0,04$ (min 0,2 – max 4,9); *B. bufo*: $5,8 \pm 0,1$ (min 2 – max 9,3). У этих трех видов отношение массы содержимого желудка к массе тела равно в среднем: 3,1; 2,3; 2,7 %, соответственно (рис. 40).

Таким образом, наблюдается прямая корреляция от массы животного и веса содержимого желудка. Кроме того, наполнение желудка находится в некоторой связи с размерами животного [Терентьев, 1950]. В желудках амфибий количество обнаруженных объектов сильно варьирует. У остромордой лягушки может присутствовать от 1 (0,1 %) до 37 (5,8 %) пищевых компонентов. У озерной и серой жабы, соответственно, 1 (0,1 %) – 64 (8,6 %); 9 (0,8 %) – 70 (6 %).

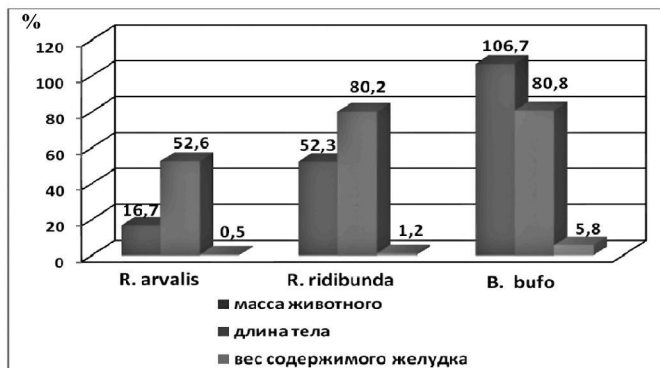


Рис. 40. Соотношение морфометрических параметров разных видов амфибий в зоне симбиотопии, пойма р. Береш, Назаровская лесостепь, 2007 – 2009 гг.

В питании амфибий преобладающей жизненной стадией кормовых объектов являются взрослые беспозвоночные животные, так как в природе они занимают доминирующее положение (табл. 11). Помимо этого, в желудках были обнаружены растительные остатки, которые попали с основной пищей.

Таблица 11

Различные компоненты (имаго, личинки, растительные остатки) в пищевых пробах амфибий Назаровской лесостепи, старица р. Береш (май – июнь, 2007–2009 гг.)

Виды амфибий Пищевые компоненты	Встречаемость пищевых компонентов, %		
	остромордая лягушка (n* = 635)	озерная лягушка (n = 746)	серая жаба (n = 1153)
Имаго	85,8	92	98,7
Личинки	14,2	8	1,3
Растительные остатки	47,2	58,6	78,1

*n – общее количество обработанных пищевых компонентов.

В питании *R. arvalis* преобладают жесткокрылые (35,4 %), двукрылые (14,3 %), пауки (10,4 %), брюхоногие (9,3 %), а также был обнаружен представитель отряда разноногих (0,1 %). В пищевых пробах *P. ridibunda* наибольший процент принадлежит отрядам: двукрылые (22,4 %), жесткокрылые (14,6 %), брюхоногие (12,6 %), полужесткокрылые (8,7 %). Помимо этого, в желудках озерной лягушки были обнаружены личинки хвостатых (0,4 %) и бесхвостых (0,3 %) амфибий, а также представители отрядов: стрекозы (8,1 %), ручейники (6 %) и веснянки (0,5 %). Преобладающие кормовые объекты *B. bufo* относятся к 2 отрядам: перепончатокрылые (70,5 %), жесткокрылые (25 %), также только в пищевых пробах серой жабы обнаружены представители отрядов уховертки (0,1 %) и двупарноногие (0,1 %) (табл. 12). Кроме того, жабы являются мирмекофагами, что отмечают другие авторы [Ананьева, 1998; Куранова, 1998; Кузьмин, 1999].

Таблица 12

**Пищевые компоненты содержимого желудков амфибий
Назаровской лесостепи, старица р. Береш (%)
(май – июнь 2007 – 2009 гг.)**

№	Пищевые компоненты (отряды, классы, семейства) по Мамаеву, 1976	<i>Rana</i> <i>arvalis</i>	<i>Pelophylax</i> (<i>Rana</i>) <i>ridibunda</i>	<i>Bufo</i> <i>bufo</i>
		* n = 637	n = 746	n = 1155
1.	Ногохвостки (<i>Collembola</i>)	-	0,5	-
2.	Стрекозы (<i>Odonata</i>)	-	8,1	0,1
3.	Веснянки (<i>Plecoptera</i>)	-	0,5	-
4.	Прямокрылые (<i>Orthoptera</i>)	0,2	0,3	0,1
5.	Равнокрылые (<i>Homoptera</i>)	4,2	3,2	0,1
6.	Полужесткокрылые или клопы (<i>Hemiptera</i>)	1,9	8,6	0,1
7.	Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>)	35,4	14,6	25
8.	Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	6,1	5,1	70,5
9.	Двукрылые (<i>Diptera</i>)	14,3	22,4	2
10.	Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>)	6	4	0,3
11.	Ручейники (<i>Trichoptera</i>)	-	6	-
12.	Уховертки (<i>Dermaptera</i>)	-	-	0,1
13.	Нематоды (<i>Nematoda</i>)	6,4	0,1	-
14.	Настоящие дождевые черви (<i>Lumbricidae</i>)	1,5	-	-
15.	Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	9,3	12,6	0,1
16.	Пауки (<i>Aranei</i>)	10,4	9,1	1,5
17.	Акариформные клещи (<i>Acariformes</i>)	3	4,2	-
18.	Паразитоформные клещи (<i>Parasitiformes</i>)	1,2	-	-
19.	Двупарноногие, многоножки (<i>Diplopoda</i>)	-	-	0,1
20.	Разноногие или бокоплавы (<i>Amphipoda</i>)	0,1	-	-
21.	Хвостатые амфибии (<i>Caudata</i>)	-	0,4	-
22.	Бесхвостые амфибии (<i>Anura</i>)	-	0,3	-
Итого		100	100	100

* n – общее количество пищевых объектов.

Общность видов насекомых в пробах для всех амфибий составила 40,9 %. К ним относятся: пауки, определенные до ранга отряда; подотряд цикадовые; 11 семейств: саранчовые настоящие, жужелицы, жуки пластинчатоусые, шелкокрылы, божьи коровки, хищники, усачи, долгоносики, муравьи настоящие, совки, пяденицы; род прудовик (прил. 3). Эти представители являются фоновыми видами Назаровской лесостепи и имеют высокую численность.

В условиях симбиотического существования для амфибий Назаровской лесостепи свойственны: 1) разделение нерестовых зон (остромордая лягушка откладывает икру ближе к береговой линии на глубине от 15 до 48 см; озерная – нерестится ближе к середине водоема, где прикрепляет икряной шнур к плавучим водорослям; сибирский углозуб занимает промежуточное положение, икряные мешки прикрепляются к растительности как на поверхности водоема, так и на глубине до 80 см); 2) кормовые предпочтения (в питании остромордой лягушки преобладают жесткокрылые; у озерной – двукрылые; у серой жабы – перепончатокрылые), что приводит к смещению периода суточной активности исследуемых видов амфибий и различной продолжительности фенологических стадий.

5.2. Морфологические характеристики некоторых видов амфибий в условиях совместного обитания

Морфологические особенности *сибирского углозуба* на территории Средней Сибири не изучены. Это затрудняет решение проблемы таксономической принадлежности вида, предполагающей необходимость оценки соотношения между клинальной изменчивостью и региональным своеобразием популяций из других частей обширного ареала (Боркин, 1988). Для морфологического описания нами взяты сибир-

ские углозубы, отловленные на суше (наземный морфотип) в Назаровской лесостепи, окрестности д. Старое Дубинино. *Salamandrella keyserlingii* (диплоидный набор $2n=62$; метацентрических – 12; акроцентрических – 50; $NF=74$; размер генома 21,50–27,74 пг) [Кузьмин, 1999; Вершинин, 2007] сравнительно крупное хвостатое земноводное ($L=55$ мм) с массивным вальковатым телом, по бокам которого имеются 13 – 14 поперечных бороздок, и веслообразным мускулистым хвостом ($L.cd.=44,9$ мм), характерным для реофилов – обитателей проточных вод (прил. 4). Максимальная длина тела сибирского углозуба в Томской области составляет 107,1–126,3 мм [Куранова, 1998]. Кожа гладкая, темно- или светло-коричневая, на спине золотистая дорсомедиальная полоса (цветная вкладка, рис. 41). На голове за глазами расположены паротиды (скопления ядовитых желез). Половой диморфизм слабо выражен: самцы и самки различаются по форме клоаки (у ♂ она более выпуклая), кроме того, самцы имеют более длинные передние конечности и хвост, это помогает ему во время откладки икры удерживаться за самку и цепляться за различные водные предметы [Вершинин, 2007].

Основные промеры в значительной степени зависят от размеров тела и увеличиваются по мере роста особей, поэтому в целях таксономии широко используются корреляции пропорций с длиной тела. Для сибирского углозуба лесостепи Средней Сибири индекс: $L./L.cd.=1,2$ (для самок – 1,2; самцов – 1,2); $L.c./Lt.c.=1,1$ (для самок – 1,2; самцов – 1,09).

Серая или обыкновенная жаба, *Bufo bufo*, (диплоидный набор $2n=22$; метацентрических – 22; акроцентрических – 0; $NF=44$; размер генома 5,82–7,75 пг) [Кузьмин, 1999; Вершинин, 2007; Литвинчук, 2008] крупная бесхвостая амфибия ($L:81,7$ мм) коричневой или зеленовато-бурой окраски. Кожа сухая, покрыта мелкими или крупными бородавками. Брюхо светлое, часто в темно-коричневых пятнах. На обрат-

ной стороне 2-го и 3-го сочленений четвертого пальца парные сочленовные бугорки (цветная вкладка, рис. 42 А, Б).

B. bufo обладает ярко выраженным половым диморфизмом по размерам тела – самки немного крупнее самцов (♀: n = 23, L – 87; ♂: n = 10, L – 76,4) (приложение 5). В период размножения самки приобретают окраску с темно-коричневыми или красноватыми пятнами, а у самцов с дорзальной стороны окрас туловища зеленовато-коричневый без пятен.

Индексы: L./T. = 2,5 (для самок – 2,5; самцов – 2,4); F./T. = 1,03 (для самок – 1,08; самцов – 0,9); T./C.int. = 7,08 (для самок – 6,8; самцов – 7,1); L./ F.+T. = 1,2 (для самок – 1,2; самцов – 1,2).

Несмотря на обширный ареал, остромордая лягушка, *Rana arvalis*, более или менее морфологически однородна [Ищенко, 1980]. Она (L – 51,5 мм) (приложение 6) (диплоидный набор 2n=24; метацентрических – 24; акроцентрических – 0; NF= 48; размер генома 4,65–13,16 пг) [Кузьмин, 1999; Вершинин, 2007; Литвинчук, 2008] имеет окраску разных оттенков – от оливковой до желтой и от темно-коричневой до кирпично-оранжевой. Последний тон кожи зафиксирован только весной после пробуждения, и через несколько дней амфибии становятся либо коричневыми, либо темно-серыми (цветная вкладка, рис. 43 А–Г). В брачный период самцы приобретают серебристо-голубую окраску. Морда заостренная, от заднего края глаза через барабанную перепонку проходит темное височное пятно. На голове и спине характерный набор темных пятен, имеется в разной степени выраженное V-образное затылочное пятно. Иногда на спине темный рисунок может отсутствовать. У большинства особей встречается ясно выраженная светлая дорсомедиальная полоса (это морфа «striata»), которая доходит до конца морды, что несет приспособительный характер [Вершинин, 2008]. Брюшная сторона грязно-белого цвета или имеет желтый оттенок.

На исследуемой территории остромордая лягушка представлена двумя морфами (см. цветная вкладка, рис. 43 А–Г): *maculata* и *striata*. Различные морфы, как правило, обладают спецификой по физиологическим или биохимическим признакам [Гершензон, 1985]. Для особей *striata* у *R. arvalis* отмечена чувствительность к заморным явлениям, а также их относительно высокая энергоемкость. У сеголеток обнаружили, что выделение CO_2 в единицу времени на 1 г веса выше в 1,5 – 2 раза по сравнению с особями морфы *maculate*, что свидетельствует о высоком уровне обменных процессов. Сеголетки с выраженной дорсомедиальной полосой обладают низкой чувствительностью к тироксину, связанной с исходно высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов, что обуславливает высокую миграционную способность и устойчивость к обезвоживанию. Также отмечены раннее половое созревание и короткая общая продолжительность жизни у особей *striata* остромордой лягушки. Для данной морфы характерен высокий динамизм реакций гемопoэтической системы, что играет важную роль в процессах индивидуальной адаптации при резких изменениях условий среды [Вершинин, 2008]. В Назаровской лесостепи 18,1 % (n – 22) особей имеют бесполосую морфу, 81,9 % (n – 99) – дорсомедиальную полосу; в Июсо-Ширинской – соответственно: 22,8 % (n – 18) и 77,2 % (n – 61); Канской – 36,3 % (n – 20), 63,7 % (n – 35). Доминирование морфы *striata*, возможно, связано с преобладанием на территории лесостепи Средней Сибири засушливой погоды в летний период, известно, что для амфибий влага нужна для нормального функционирования окислительно-восстановительных реакций в организме [Ромер, 1992].

У двух особей остромордой лягушки на искусственном пруду в Июсо-Ширинской лесостепи было обнаружено явление полидактилии – симметричное и несимметричное развитие дополнительных пальцев (шестипальцевость). Предполагают, что симметричное появление аномалий билатеральных

структур (конечностей) имеет генетическую основу, а несимметричное проявление аберраций связано с воздействием внешних факторов. В связи с тем что амфибии тесно связаны с условиями обитания, они реагируют на изменения среды различными мутациями [Вершинин, 1990].

Индексы: L./L.c. = 2,8 (для самок – 2,9; самцов – 2,7); L./T. = 2,01 (для самок – 2,06; самцов – 1,9); F./T. = 0,9 (для самок – 0,9; самцов – 0,9); L.c./Lt.c. = 1,01 (для самок – 0,9; самцов – 1,05); D.p./C.int. = 2,6 (для самок – 2,4; самцов – 2,8); T./C.int. = 8,8 (для самок – 8,2; самцов – 9,06); L./ F.+T. = 1,03 (для самок – 1,05; самцов – 1).

Сибирская лягушка, *Rana amurensis*, (L. – 58,2 мм) (диплоидный набор $2n=26$; метацентрических – 26; акроцентрических – 0; NF= 52; размер генома (количество ядерной ДНК из расчета на диплоидное ядро) 5,27–11,14 пг) [Кузьмин, 1999; Вершинин, 2007; Литвинчук, 2008] по окраске варьирует от серовато-оливковой до серовато-бурой. От клоаки до уровня глаз проходит хорошо очерченная дорсомедиальная полоса. Височное пятно отсутствует. Кожа боков и бедер бугристая и покрыта красными или темно-бордовыми зернышками. Брюшная сторона грязно-белого или желтоватого цвета с хорошо выраженной красно-оранжевой мраморной крапчатостью (цветная вкладка, рис. 44). Пяточный бугор низкий (A.t.ci. = 1,3 ± 0,04). Самцы несколько мельче самок (приложение 7). В период размножения на передних конечностях самцов хорошо выражена брачная мозоль, которая имеет следующую форму: метакарпальная часть с ладонной стороны поделена на две дольки, а с медиальной – целая [Куранова, 1998].

Средние индексы (♀: n = 51; ♂: n = 47): L./T. = 1,94 (для самок – 1,96; самцов – 1,92), что входит в границы этих индексов, полученных с реки Амур (1,80–2,68), в Томской области (1,76–2,45). Таким образом, голень короче длины тела, и, если ее расположить перпендикулярно к продольной оси тела, то голеностопные сочленения соприкасаются

или слегка перекрываются. Показатели следующих индексов составляют: F./T. = 0,926 (для ♀ – 0,93; ♂ – 0,92); T./C. int. = 15,4 (♀ – 15,7; ♂ – 15); L./F.+T. = 1,0 (♀ – 1,0; ♂ – 1,9), что соответствует популяции *R. amurensis* с окрестностей г. Колпашево (Томская область) (F./T.: min 0,74, max 1,03; T./C. int.: min 7,5, max 22,6; L./F.+T.: min 0,83, max 1,09) (Куранова, 1998). Это указывает на широкий размах изменчивости диагностических признаков внутри вида, что необходимо учитывать при оценке межвидовых отношений [Шварц, 1963].

Озерная лягушка *Pelophylax (Rana) ridibunda* (диплоидный набор 2n=26; метацентрических – 26; акроцентрических – 0; NF= 52; размер генома 5,51–16,35 пг) [Кузьмин, 1999; Вершинин, 2007; Литвинчук, 2008] довольно крупная, L.=43,4 – 95,5 мм (n = 82) (в Хакасии длина тела max 151 мм [Устинович, 2004]). Морда умеренно заостренная. В старичье р. Береш были отмечены особи с разной морфой: сверху серовато-зеленая, разных оттенков – от совершенно серой, коричневой до ярко-зеленой (цветная вкладка, рис 45). Чаще всего в данной популяции встречаются особи со светлой дорсомедиальной полосой *striata* (53,9 %). У некоторых на спине имеются крупные темные пятна, сильно варьирующие по размерам, числу и расположению. К *maculata* принадлежит 25,7 % особей в популяции, к морфе *punctata* – 10,2 %; *burnsi* – 10,2 %. Половые различия в специфике развития спинной полосы и характере пятнистости верхней и нижней частях тела отсутствуют [Сурядная, 2002]. Некоторые авторы указывают на взаимосвязь между полом и наличием дорсомедиальной полосы, например, на Украине было отмечено, что спинная полоса характерна для 56 % самцов, у них чаще развита пятнистость на нижней стороне тела (20,5 %) [Писанец, 2006].

Височное пятно отсутствует. Брюхо серовато-желтое, с мраморным узором или узором из темных пятен, изредка без узора (цветная вкладка, рис. 46). Самец отличается

от самки наличием парных резонаторов позади углов рта (Lim 5–21,3) и брачными мозолями (Lim 1,5–6,6) на первом пальце передних ног (цветная вкладка, рис 47). У размножающихся особей (♀ n = 37; ♂ n = 45) самки крупнее самцов в 1,07 раза. Отмечено перекрывание голени, ее длина составляет 1,05–1,07 длины бедра, что соответствует описанию других авторов (Кузьмин, 1999). Стопа большая, её пределы в усредненных показателях варьируют от 59,4 до 62,1 мм, что связано с водным образом жизни. Внутренний пяточный бугор низкий (Lim 0,6–2,3) (его длина (Lim) 1,4–5,8, ширина (Lim) 0,8 – 4,2) и короче 1-го пальца задней ноги в 0,2 – 0,3 раза (приложение 8).

Индексы: L./L.c. = 3,08 (♀ – 2,9; ♂ – 3,2); L./T. = 1,8 (♀ – 1,8; ♂ – 1,8); F./T. = 0,9 (♀ – 0,9; ♂ – 0,9); L.c./Lt.c. = 0,9 (♀ – 0,9; ♂ – 0,8); D.p./C.int. = 3,3

(♀ – 3,4; ♂ – 3,2); T./C.int. = 10,3 (♀ – 10,2; ♂ – 10,1); L./F.+T. = 0,97 (♀ – 0,97; ♂ – 0,97).

5.3. Физиологические и экологические особенности близкородственных видов рода *Rana* в условиях совместного обитания на территории Канской лесостепи

В видовом составе батрахофауны лесостепи Средней Сибири выявлено три вида амфибий: *Rana arvalis*, *R. amurensis* и *Pelophylax (Rana) ridibunda*.

При их совместном обитании возникают пред- и посткопулятивные механизмы, снижающие межвидовую конкуренцию, что характерно для остромордой и сибирской лягушек.

Ареалы остромордой и сибирской лягушек перекрывается в восточной части Свердловской области и в Сибири (рис. 48). Для этих видов известны пре- (морфологические; фенологические различия; этологические особенности; биотопические предпочтения) и посткопулятивные (различие в числе

хромосом (у остромордой – $2n=24$; сибирской – $2n=26$) [Боркин, 1986; Кузьмин, 1999]) механизмы изоляции.

Судя по отсутствию достоверных сведений о природных межвидовых гибридах бурых лягушек, четкость различий у симпатрических, географически изолированных сходных (морфологически и кариологически) видов свидетельствует об аллопатрическом видообразовании в этой группе [Орлова, 1977; Боркин, 1986].

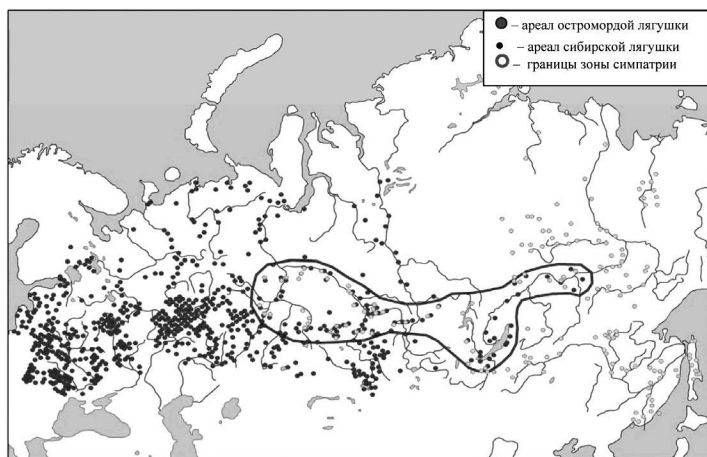


Рис. 48. Распространение близкородственных видов амфибий рода *Rana* в Евразии

При сравнении морфометрических параметров бурых лягушек как близкородственных видов можно отметить следующее. Длина тела остромордой лягушки в Канской лесостепи: $L. = 57 \pm 0,9$ (46,4–62,3 мм) ($n = 26$). У размножающихся особей ($\text{♀ } n = 10$; $\text{♂ } n = 16$) самцы немного крупнее самок. Голени короче длины тела в среднем в 2,1 раза (2,0–2,2). У самцов отмечено перекрывание голени, и ее длина несколько больше длины бедра. Внутренний пяточный (мм) бугор высокий – 2,4 (Lim 2–2,8), его длина – 3,2 (Lim 2,6–4), ширина – 1,5 (Lim 1–2,8).

Для сибирской лягушки характерны следующие особенности: $L. = 58,2 \pm 0,4$ (45,7–71,8 мм) ($n = 98$). Самки ($n = 51$) превышают самцов ($n = 47$) по длине тела и стопы. Стопа большая, ее пределы в среднем 45,5–45,6 мм, что связано с полуводным образом жизни. Плавательные перепонки хорошо развиты. Длина бедра и голени у самцов и самок одинаковая (см. прил. 7). Голени короче длины тела в 1,94 раза (1,92–1,96). Внутренний пяточный бугор небольшой, округлой формы. Его высота в среднем – 1,3 мм (варьирует от 0,5 до 2,4 мм), длина 1,9 мм (1–3,6), ширина 1,1 мм (0,5–2,4).

Таким образом, сибирские лягушки достоверно ($p < 0,1 \%$) несколько крупнее остромордых. Их голени короче длины тела в 1,94 раза, внутренний пяточный бугор по высоте меньше, чем у *R. arvalis*.

Сравнивая фенологию бесхвостых земноводных Канской лесостепи, относящихся к роду *Rana*, можно отметить, что остромордые лягушки характеризуются высокой степенью эвритопности и холодоустойчивости. Зимуют на суше в норах грызунов, в расщелинах и ямах с гниющей растительностью. Пробуждаются *R. arvalis* в конце апреля (19.04.05) – первой половине мая (14.05.06) при средних температурах воды и атмосферы 8–9° С, а сибирские лягушки – с середины (14.05.05) и до конца мая (20.05.06), при t 11–14° С (рис. 49; 50).

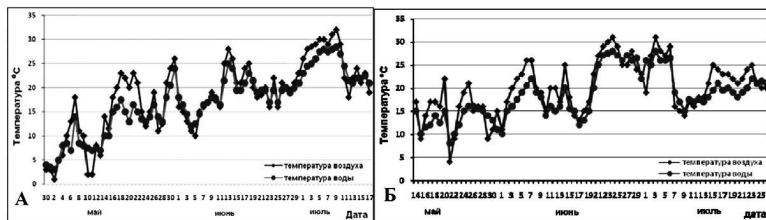


Рис. 49. Среднесуточные колебания температуры атмосферы и воды на искусственном пруду, д. Мокруша, Канская лесостепь:

А – 2005; Б – 2006

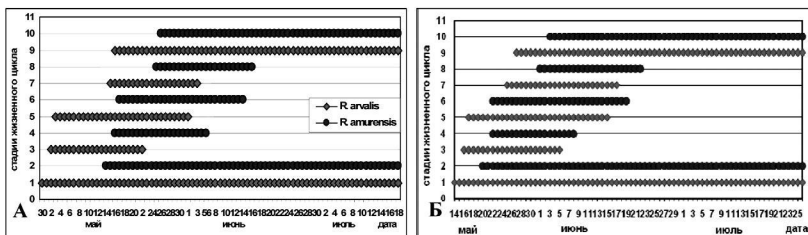


Рис. 50. Фенология репродуктивного цикла лягушек рода *Rana*, искусственный пруд, д. Мокруша, Каннская лесостепь: А – 2005; Б – 2006

Зимуют *R. amurensis*, как правило, в зарослях водоема и на суше недалеко от воды в ямах с гниющей растительностью. Большую часть жизни проводят в воде. У обоих видов первыми в нерестовых водоемах появляются самцы. Голос сибирской лягушки тихий, песня похожа на цоканье. У остромордой лягушки брачная песня – своеобразный булькающий крик – напоминает отдаленный лай собак или шум бегущего ручья [Городилова, Фроленко, 2003; Городилова, 2004б]. За громкими «концертами» *R. arvalis* пение *R. amurensis* не слышно.

Период икротетания обоих видов примерно одинаков по длительности и составляет 20–21 день у остромордой лягушки и 18–21 – у сибирской. В условиях Канской лесостепи *R. amurensis* приступает к размножению в среднем на 10 дней позже, чем *Rana arvalis*. Кроме того, остромордые лягушки кучно откладывают икру до 130 комков на одном участке, а сибирские – небольшие скопления от 1 до 16 кладок (цветная вкладка, рис. 51). Наблюдаются некоторые различия в строении кладок: у сибирской лягушки комки икры имеют вытянутую форму и икринки соединены между собой с 2–3-х сторон, а у остромордой – комок округлой формы, а соединение с 4–5 краев.

Тем не менее их нерестовые зоны частично перекрываются. Биотопические предпочтения остромордой лягушки – мелководье, сильно заросшее растительностью, где самки от-

кладывает икру на глубине до 48 см. Сибирская нерестится, как правило, возле рогоза и предпочитает более глубоководные открытые места (цветная вкладка, рис. 52). Комки икры этого вида обнаружены на глубине до 1 м. Массовое икрометание у *Rana arvalis* приходится на средний температурный оптимум атмосферы 14,5° С; воды – 13,4° С, *R. amurensis* – 17,6° С; 16,1° С, соответственно [Городилова, 2008].

Таким образом, сибирская лягушка приступает к размножению, когда массовый период откладки икры у остромордой лягушки закончен и на нерестовом участке остается небольшое число особей этого вида. Плотность половозрелых особей разных видов лягушек в мае на искусственном пруду р. Алежинка различна: так, остромордой – 400 ос./га, а сибирской – 100, что снижает межвидовую конкуренцию.

В весенний период эти виды имеют по два пика активности: *R. arvalis* – с 10 до 13 и с 22 до 02 ночи, а *R. amurensis* – с 14 до 16 и с 20 до 24 ч. (рис 53). Как видим, часы повышенной активности несколько различаются, что уменьшает межвидовую конкуренцию между близкородственными видами рода *Rana*.

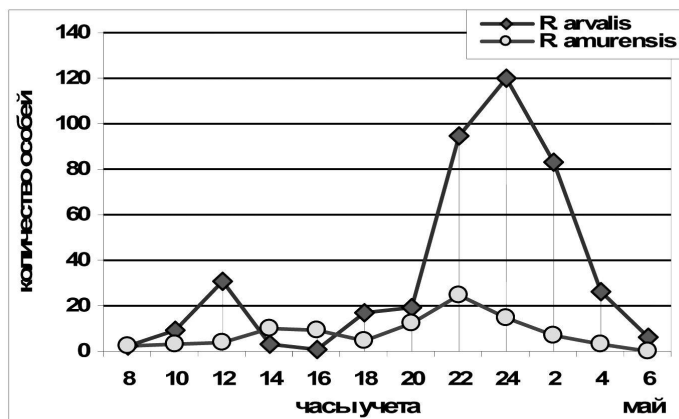


Рис. 53. Суточная активность амфибий рода *Rana* в период размножения, Канская лесостепь, искусственный пруд, д. Мокруша

Средние показатели плодовитости *R. arvalis* (n=20) и *R. amurensis* (n=23) довольно близки и составляют $1305 \pm 16,9$ – $1381 \pm 17,8$, но варьируют в широких пределах: остромордая – от 515 до 2486, сибирская – от 806 до 1973.

Период эмбрионального развития этих видов примерно одинаков и продолжается у остромордой лягушки 30–32 дня, а у сибирской – 29–30 дней. Развитие каждой отдельной кладки *R. arvalis* занимает 10–12 суток при средних температурах воды и атмосферы 14 – 15°C , а у *R. amurensis*, соответственно, 8–12 при t 17 – 18°C .

Длительность периода постэмбрионального развития у остромордой лягушки составляет 51–62 суток; у сибирской – 54–61 при температурном оптимуме – 18 – 20°C .

Выживаемость головастиков на ранних стадиях развития в условиях искусственного пруда Канской лесостепи примерно одинаковая и составляет 60–65 % (в среднем 62,6%) у остромордой лягушки и 62–70 % (66,1 %) – у сибирской (рис. 54). Выживаемость головастиков у *R. amurensis* несколько выше, чем у *R. arvalis*. Относительно высокая выживаемость обусловлена относительно стабильными условиями окружающей среды, а также большими участками, на которых происходит развитие личинок, что снижает конкуренцию как межвидовую, так и внутривидовую, особенно в зоне наложения нерестовых участков.

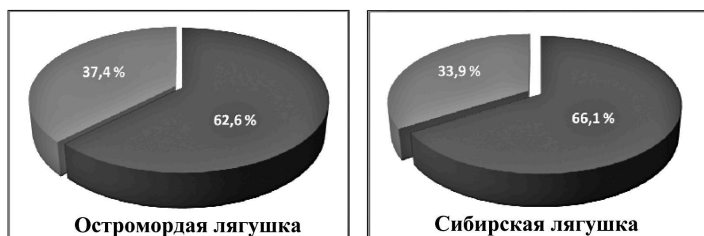


Рис. 54. Выживаемость головастиков амфибий рода *Rana* на ранних стадиях развития, Канская лесостепь, 2005 – 2006 гг.

■ – отход личинок в постэмбриональный период;
 ■ – успешность постэмбрионального периода

Метаморфоз и массовый выход сеголеток на сушу обоих видов земноводных зафиксирован в середине июня – начале июля, они в течение 2–3 лет до наступления половой зрелости держатся у водоема и мало передвигаются по береговой линии (цветная вкладка, рис 55).

После окончания периода размножения сибирские лягушки не уходят из водоема, а перемещаются по искусственному пруду, максимально удаляясь от берега на 30 м, и передвигаются только по затопленным участкам [Городилова, 2006]. Их численность в это время может достигать до 200 особей на 100 м. В других биотопах обилие сибирской лягушки незначительно. Остромордые же перемещаются в другие биотопы, и только незначительная часть половозрелых особей остается на мелководьях искусственного пруда (табл. 13).

Таблица 13

Показатели плотности половозрелых лягушек рода *Rana* в различных биотопах

Биотоп	Остромордая лягушка, ос./га.		Сибирская лягушка, ос./га.	
	май	июнь	май	июнь
Искусственный пруд	400	30	100	406,6
Граница искусственного пруда и поймы р. Алежинка	20	66,6	3,3	26,6
Пойма р. Алежинка	13,3	46,6	-	3,3
Березовые колки	0,008	0,004	0,003	0,0008
Заболоченный луг	10	50	-	-

При анализе индекса наполнения желудка выявлено, что для *R. arvalis* он составляет 3,2–14,02 % (в среднем 5,92 ± 0,4 при среднем квадратичном отклонении ± 1,04), для *R. amurensis* – 0,4–22 % (4,4 ± 0,3; ± 1,6). Более 70 % особей обоих видов имели индекс ниже среднего. Помимо этого, в желудках остромордой лягушки обнаружено от 3 (3,6 %)

до 20 (24,1 %) объектов энтомофауны (n – 83), для сибирской лягушки – от 1(0,07 %) до 30 (2,1 %) при n – 1420.

В рационе питания остромордой лягушки (n – 20) обнаружено 83 пищевых компонента, относящихся к разным фазам индивидуального развития беспозвоночных животных: 91,6 % – имаго и 8,4 % – личинки, из которых 95,2 % – наземные, 2,4 % – околотоводные, 2,4 % – водные. У сибирской (n – 95) – 1420, из них: 94,8 %; 4,5 %, соответственно. Помимо этого, в пробах этого вида 0,7 % принадлежит куколкам, относящимся к отрядам *Coleoptera* и *Diptera*. Пищевые компоненты сибирской лягушки подразделяются на околотоводные – 60,8 %, наземные – 33,5 %, водные – 5,7 %.

В питании *R. arvalis* преобладают жесткокрылые (84,4 %) и пауки (6 %), а *R. amurensis* – двукрылые (63,1 %), жесткокрылые (14,4 %) (табл. 14).

Таблица 14

**Пищевые компоненты содержимого желудков амфибий
рода *Rana*, Канская лесостепь, искусственный пруд
р. Алежинка (%) (май – июнь 2005 – 2006 гг.)**

№	Пищевые компоненты (отряды, классы) по Мамаеву, 1976	<i>Rana</i>	<i>Rana</i>
		<i>arvalis</i> n = 83	<i>amurensis</i> n = 1420
1	2	3	4
1.	Ногохвостки (<i>Collembola</i>)*	-	0,1
2.	Стрекозы (<i>Odonata</i>)	-	0,8
3.	Веснянки (<i>Plecoptera</i>)	-	0,1
4.	Прямокрылые (<i>Orthoptera</i>)	1,2	0,6
5.	Равнокрылые (<i>Homoptera</i>)	-	0,1
6.	Полужесткокрылые или клопы (<i>Hemiptera</i>)	1,2	1,4
7.	Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>)	84,4	14,4
8.	Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>)	2,4	2,5
9.	Ручейники (<i>Trichoptera</i>)	-	0,1
10.	Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	1,2	3,2
11.	Двукрылые (<i>Diptera</i>)	1,2	63,1
12.	Нематоды (<i>Nematoda</i>)	1,2	0,2

1	2	3	4
13.	Волосатики (<i>Nematomorfa</i>)	-	0,2
14.	Настоящие дождевые черви (<i>Lumbricidae</i>)	-	0,5
15.	Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	-	4,1
16.	Пауки (<i>Aranei</i>)	6	7,7
17.	Акариформные клещи (<i>Acariformes</i>)	1,2	0,5
18.	Паразитоформные клещи (<i>Parasitiformes</i>)	-	0,4
Итого		100	100

*n – общее количество пищевых объектов.

Доля общих видов составляет 50 %. Общими для всех видов амфибий являются: класс нематоды; отряды: перепончатокрылые, двукрылые, пауки и чешуекрылые, а также 8 семейств: саранчовые, прибрежники, водолюбы, щелкуны, хищники, божьи коровки, долгоносики и клещи панцирные. Эти беспозвоночные являются многочисленными представителями энтомофауны Канской лесостепи.

На основе анализа индекса наполнения желудка и изучения пищевых компонентов следует отметить, что спектр питания значительно разнообразнее у сибирской, нежели у остромордой лягушки.

Для выявления сходства и различия зеленых и бурых лягушек был предпринят электрофорез белков. Анализ электрофореграмм демонстрирует сходство белковых спектров плазмы крови остромордой и сибирской лягушек.

Денситограммы плазмы лягушек представлены 10 пиками. Наибольшее содержание белка сосредоточено в диапазоне подвижностей 100–200 усл. ед., что соответствует белкам с молекулярной массой 50–70 кДа. При использованном режиме электрофореза этот белковый комплекс по числу разделившихся белков, по конфигурации соответствующих им пиков имеет сходство у лягушек рода *Rana* Канской лесостепи. У остромордой и сибирской лягушек раздели-

лись 6 белков, а у озерной – 5 белков. У *Pelophylax (Rana) ridibunda* доминирует белок с молекулярной массой 62 кДа, а у *Rana arvalis* и *R. amurensis* доминируют белки с молекулярной массой 58 – 61 кДа. Относительная площадь доминирующих белковых полос на денситограмме у *Rana arvalis* и *R. amurensis* выше по сравнению с *R. ridibunda*. Самая низкомолекулярная белковая фракция представлена относительно широкой полосой на электрофореграмме, пик которой на денситограмме приходится у *R. arvalis* и *R. amurensis* на 29 кДа, а у *P. ridibunda* – на 28 кДа (рис. 56).

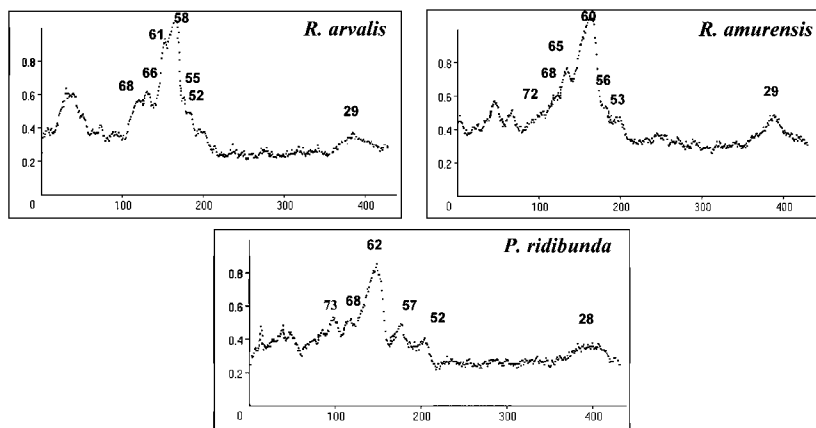


Рис. 56. Различия и сходства электрофоретической подвижности и молекулярной массы некоторых белков плазмы крови близкородственных видов лягушек рода *Rana* зоны симпатрии (по оси абсцисс электрофоретическая подвижность (усл. ед.), а по оси ординат оптическая плотность, цифры – молекулярные массы некоторых белковых полос (кДа))

Помимо этого, наблюдаются различия зеленых и бурых лягушек по количеству альбумина. У остромордой лягушки альбумин (г/л) в 2 раза выше ($30,86 \pm 1,9$), чем у озерной ($15,43 \pm 1,9$). Если данный показатель низкий, то ультрафильтрационное давление в капиллярах почек выше, что

является адаптацией к различным средам обитания данных видов – наземной и водной соответственно [Грин, 1993].

В соответствии с данными электрофореза белков плазмы амфибий следует согласиться с мнением Фроста об отличиях зеленых и бурых лягушек не на подродовом уровне [Dubois, 1998, Писанец, 2006], а придать им статус отдельных родов *Pelophylax* Fitzinger, 1843 – зеленые (водные) лягушки и *Rana* Linnaeus, 1758 – бурые (травяные) лягушки [Frost et al., 2006].

В условиях совместного обитания близкородственных видов рода *Rana* наблюдается ряд морфофизиологических и экологических отличий. Это проявляется: 1) в электрофоретической подвижности белков плазмы крови, наблюдается сходство у остромордой и сибирской лягушек, которые являются близкородственными видами, относящихся к роду *Rana*; 2) в том, что морфометрически сибирские лягушки несколько крупнее остромордых. Голени у *R. amurensis* короче, чем у *R. arvalis*. Помимо этого, внутренний пяточный бугор по высоте в 1,8 раза меньше по сравнению с данным морфометрическим признаком у остромордой лягушки; 3) в распределении по микробиотопам (остромордые лягушки предпочитают неглубокие затопленные участки, а сибирские – открытые береговые линии, частично заросшие рогозом, где в дневное время часто находятся в воде на плавающих предметах, кочках и т.д., а вечером, в период максимальной активности, они выходят на берег водоема); 4) в смещении репродуктивных циклов, которое связано с термобиологией каждого вида; 5) в кормовой базе (у остромордой лягушки в питании преобладают жесткокрылые, обитающие в наземно-воздушной среде, а у сибирской – двукрылые).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Батрахофауна лесостепи Средней Сибири представлена шестью видами амфибий, относящихся к двум фаунистическим комплексам – европейскому (*Lissotriton vulgaris*; *Bufo bufo*; *Rana arvalis*; *Pelophylax (Rana) ridibunda*) и сибирскому (*Salamandrella keyserlingii*; *Rana amurensis*). Бедность видового состава земноводных определяется историческими причинами (оледенение) и физико-географическими особенностями региона (резкоконтинентальный климат, горные поднятия и орографическая изрезанность).

Лесостепи Средней Сибири являются наиболее оптимальными условиями для обитания земноводных, биотопические преференции которых сопряжены с водно-болотными угодьями, распространенными фрагментарно. Это определяет спорадичность пространственно-территориального размещения амфибий в регионе. Высокая плотность населения земноводных характерна для южных участков лесостепи и варьирует от 181 до 467 ос./га, а на северных она составляет 30–150 ос./га. Доминирующим видом на всех территориях является остромордая лягушка с плотностью популяций от 69 до 458 ос./га. Наибольшая плотность озерной лягушки (1530 ос./га) характерна для Назаровской, а сибирского углозуба (450 ос./га) и серой жабы (158 ос./га.) для Минусинской лесостепей. Для озерной лягушки характерна динамика границ ареала. Ее распространение происходит по руслу р. Чулым довольно быстро. Так, в 2005 году *P. ridibunda* не было на оз. Большое, д. Парная, а в 2007 г. она была там обнаружена.

Биологическая ритмика земноводных определяется состоянием температуры воздуха и воды. Пробуждаются амфибии с конца апреля и до 3-й декады мая при атмосферном оптимуме от 10°C до 17°C. Период развития у остромордой и сибирской лягушек длится 86–88 суток, а у сибирского углозуба и озерной лягушки – 92–93 дня. Общая активность амфибий продолжается до сентября – октября.

Экологические предпочтения земноводных в условиях симбиотопии проявляются в разделении нерестовых зон, смене микробиотопов на разных стадиях развития, смещении периодов суточной активности, потреблении беспозвоночных животных (кормовых объектов) разных экологических групп в зависимости от биотопической приуроченности. В кормодобывании земноводных рода *Rana* и *Pelophylax* отсутствует избирательность кормовых объектов. В питании доминируют представители массовых видов беспозвоночных животных (жесткокрылые, двукрылые, пауки, брюхоногие) соответствующих территорий. В спектре питания серой жабы до 70 % составляют перепончатокрылые, что определяет её трофические предпочтения.

При внешнем сходстве у близкородственных видов *R. arvalis* и *R. amurensis* сформированные морфологические различия проявились в окраске, длине тела, задних конечностей и пяточных бугров. Морфологическая обособленность озерной лягушки хорошо выражена. Дистанции различий в подвижности белков сыворотки крови и количестве альбумина между остромордой и сибирской лягушкой существенно меньше, чем между *P. ridibunda* и видами, указанными выше, что обусловлено более длительной изоляцией озерной лягушки в сравнении с остромордой и сибирской, которые обособились гораздо позднее.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алтай–Саянский экорегион. Региональные изменения климата и угроза для экосистем. Климатический паспорт экорегиона. (WWF). М.: ООО Изд-во «Русский университет», 2001. Вып. 1. № 79. 25 с.
2. Ананьева Б.Н., Боркин Л.Я., Даревский И.С. и др. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: ABF, 1998. С. 96 – 100.
3. Антипова Е. М. Особенности флоры Красноярской лесостепи (Средняя Сибирь) // Вестник КрасГау. – Вып 13. Красноярск, 2006. С. 183 – 191.
4. Антипова Е.М. Классификация растительности северных лесостепей Средней Сибири // Ботанические исследования Сибири: Красноярское отделение Российского ботанического общества РАН. Красноярск, 2004. С. 8 – 13.
5. Антипова Е.М. Настоящая водная растительность северных лесостепей Средней Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: мат. I Междунар. научно-практич. конф. (23 – 25 августа 2003г., Барнаул). – Барнаул: Аз. Бука, 2003. 108 с.
6. Антипова Е.М. Флора северных лесостепей Средней Сибири: автореф. ... дис. канд. биол. наук. Томск, 2008. 35 с.
7. Арефьева В.А., Вендрова С.Л., Дрейер Н.Н. и др. Воды // Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. С. 132 – 167.
8. Ахонен Е. Э., Драган С.В. Спектр питания *Rana arvalis* Nilson в условиях верхнего участка долины реки Енисей // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. XI Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2007. Вып. 11. Т. 1. С. 75.
9. Ахонен Е.Э. Динамика группового линейного роста лягушки *Rana arvalis* окрестностей г. Минусинска // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. VIII Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2004. Вып. 8. Т. 1. С. 63.

10. Ахонен Е.Э., Арай Е.А. Обзор герпетологических работ, опубликованных в материалах Международной школы-конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» за период с 1997 по 2005гг. //Экология южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. X Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2006. Вып. 10. Т. 1. С. 66.
11. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 114 с.
12. Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль, 1971. 303 с.
13. Банников А.Г., Даревский И.С. Определитель земноводных и пресмыкающихся. М.: Высш. шк., 1977. 217 с.
14. Банников А.Г., Денисова М.Н. Очерки по биологии земноводных. М.: Просвещение, 1956. 168 с.
15. Баранов А.А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения: дис. ... доктора биол. наук. Красноярск: 2007. – С. 117 – 120.
16. Басарукин А.М. О размножении сибирского углозуба на юге Сахалина // X конф. молодых учёных и специалистов СахКНИИ. Южно-Сахалинск, 1975. – С. 38.
17. Басарукин А.М. Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Nupobius keyserlingii* на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. С. 64 – 66.
18. Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. Озерная лягушка в водоёмах г. Якутска //Вестн. зоол., 1980. № 3. С. 74 – 75.
19. Березовиков Н.Н., Дуйсебаева Т.Н., Хромов В.А. и др. Новые данные по распространению озерной лягушки (*RANA RIDIBUNDA*) на юго-востоке и востоке Казахстана // Вопросы герпетологии. Пушино. М., 2001. С. 26 – 28.
20. Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И. Брачное поведение сибирского углозуба // Прикладная этология: Мат. 3 Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 3 С. 167–169.

21. Боркин Л. Я. Анализ внутривидового полиморфизма по признаку ««striata»» и его корреляция с размерными признаками у остромордой лягушки *Rana arvalis* Nisson // Герпетологический сборник. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С.17– 23.
22. Боркин Л. Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. и др. Класс Амфибии, или Земноводные. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1998. С. 19 – 174.
23. Боркин Л.Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Тр. Зоол.ин-та АН СССР, 1984. С. 55 – 89.
24. Боркин Л.Я., Кузьмин С.Л. Земноводные Монголии: видовые очерки // Земноводные и пресмыкающиеся МНР: общие вопросы. Земноводные. М.: Наука, 1988. С. 30–197.
25. Боркин Л.Я., Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. О распространении лягушек рода *Rana* в Якутии // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. С.18 – 24.
26. Боркин Л.Я., Кревер В.Г. Охрана амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий. М., 1987. С. 39 – 53.
27. Боркин Л.Я. Систематика бурых лягушек: автореф. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 24 с.
28. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий. М., 1987. – С. 128 – 141.
29. Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Экология и систематика амфибий и рептилий. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С.18 – 54.
30. Будыко М.И., Израэль Ю.А. Антропогенные изменения климата. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 112 с.
31. Будыко М.И. Предстоящие изменения климата // Изв. АН СССР, сер. геогр., 1992. №4. С. 36 – 52.
32. Булахов В.Л., Константинова Н.Ф., Аврамова О.С. Характеристика плодовитости сухопутных бесхвостых амфибий в условиях степной зоны УССР // Современные проблемы

зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе: тез. Всесоюзн. научн. конф. зоологов педвузов. ПЕРМЬ, 1976. С. 201 – 204.

33. Бурский О.В., Бурская Н.Ю. Земноводные Приенисейской средней тайги в районе стационара «Мирное» //Биологические ресурсы, биоценозы и промысловые хозяйства Туруханской тайги. М.: Наука, 1977.С. 86 – 94.
34. Быков О.В. Влияние абиотических факторов на динамику роста головастиков и сеголеток *Rana arvalis* в естественных и искусственных условиях. //Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. IX Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: ХГУ, 2005. Вып. 10. Т. 1. С. 73.
35. Быков О.В. Особенности роста головастиков и сеголеток *Rana arvalis* в естественных и искусственных условиях //Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. VIII Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Каганова, 2004. Т. 1. С. 68.
36. Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 170 с.
37. Вершинин В.Л. Морфа *Striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды //Журнал общей биологии. М., 2008. Т. 69. № 1. С. 65 – 71.
38. Вилли К., Детье В. Биология (Биологические процессы и законы). М.: Мир, 1974. С. 786 – 787.
39. ВМО, Всемирная метеорологическая организация, 2004, www.wmo.ch.
40. Второв П.П. Пути познания места амфибий и рептилий в потоке энергии экосистем // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973. С. 53–55.
41. Гайжаускене И.И., Уселите С.А. Влияние питание головастиков на уменьшение фитопланктона в малых водоемах Литвы // Вопросы герпетологии: автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 62 – 63.
42. Ганеев И.Г. Амфибии как энтомофаги в лесных экосистемах Волжско-Камского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1991. 24 с.

43. Гаранин В.И. Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань, 1976. Вып. 4. С. 86 – 111.
44. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
45. Гаранин В.И. О некоторых аспектах роли амфибий и рептилий в антропогенном ландшафте // Вопросы герпетологии. Л.: 1981. С. 35 – 36.
46. Гаранин В.И., Щербак Н.Н. Перемещения, миграции и мечение // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 153 – 156.
47. Гаранин В.И., Ганеев И.Г., Загидуллин Р.Г. Сезонная динамика численности амфибий // Вид и его продуктивность в ареале. Вопросы герпетологии. Мат. 4-го Всесоюз. сов. Ч. V. Свердловск: Изд-во Полиграфист, 1984. С. 10 – 11.
48. Гершензон М.С. Микроэволюция, полиморфизм и доминантные мутации // Природа, 1985. № 4. С. 80 – 89.
49. Гильманов Т.Г. Введение в количественную трофологию и экологическую биоэнергетику позвоночных в наземных экосистемах. Основные модели. Пойкилотермные животные. М.: Изд-во МГУ, 1987. 180 с.
50. Година Л.Б. К экологии раннего развития сибирского углозуба // Вид и его продуктивность в ареале. Вопросы герпетологии. Ч. 5. Свердловск, 1984. С. 11–12.
51. Година Л.Б. Эколого-морфологические исследования размножения и раннего развития сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii*: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 1987. С. 1–23.
52. Городилова С. Н., Лыжин А.А. Морфология, распространение и суточная активность серой жабы (*Bufo bufo*) в бассейне реки Казыр // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. VIII Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан, 2004. Т. 1. С. 74.
53. Городилова С.Н., Фроленко А.А. Материалы по размножению остромордой лягушки в республике Хакасия // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. VII Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан, 2003. Т. 1. С. 71.

54. Городилова С.Н. Особенности брачного поведения *Rana arvalis* в условиях Средней Сибири // Сибирская зоологическая конференция. Новосибирск, 2004. С. 141 – 243.
55. Городилова С.Н., Плешакова М.И. О находке популяции сибирской лягушки *Rana siurata* в Канском районе // Фауна и экология животных юга Средней Сибири: Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 4. Красноярск, 2006. С. 80 – 90.
56. Городилова С.Н. Материалы по распространению и размножению озерной лягушки (*Rana ridibunda*) на территории южной части Средней Сибири // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: межвуз. сб. науч. тр. Вып.5. Красноярск, 2008. С. 142 – 156.
57. Городилова С.Н. Симбиотопическое сосуществование земноводных (Amphibia) Назаровской лесостепи (Средняя Сибирь) // Вестник КрасГАУ. Красноярск, 2010. Вып. 2. С. 87 – 92.
58. Грекова В.Х., Позднышев П.М. Трофические связи озёрной лягушки в некоторых биоценозах Ростовской области // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе. Тез. всесоюзн. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь, 1976. С. 252 – 253.
59. Григорьев О.В. О наших земноводных и пресмыкающихся // Природа Новосибирской области и её охрана. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1976. С. 138 – 145.
60. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3-х т. М.: Мир, 1993. Т. 3. С. 104 – 105.
61. Груза Г.В., Ранькова Э.Я. Обнаружение изменений климата: состояние, изменчивость и экстремальность климата // Метеорология и гидрология. 2004. №4. С. 50–67.
62. Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
63. Даревский И.С. О полезной роли живородящей ящерицы в связи с вопросом об оценке хозяйственного значения ящериц нашей фауны // Бюл. МОИП: отд. биол., 1953. Т. 58. №4. С. 21–31.
64. Девяткин Г.В. Роль охраняемых территорий в сохранении биологического разнообразия Алтае-Саянского экорегиона / Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Мат. VIII Междунар. научн. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан, 2004. Т. 1. С. 178.

65. Денисова М.Н., Муркина Н.В. Интенсивность питания и суточные ритмы лягушек // Вопросы герпетологии: мат. 4-ой Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 79 – 80.
66. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2014 год. Москва, 2015. 107 с. ISBN 978-5-906099-58-7, www.meteorf.ru.
67. Дроздова А.А., Куц М.Ю. К экологии остромордой лягушки окрестностей г. Абакана // Экология Южной Сибири: мат. южно-сибирской рег. науч. конф. студентов и молодых учёных. Красноярск, 1997. С. 36 – 37.
68. Жуков В.С. Изменения численности и распределения земноводных в Назаровской котловине (Красноярский край) //Тез. докл. 8-й Всесоюз. зоогеогр. конф. М., 1984. С. 54–56.
69. Жуков В.С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 2006. С. 7–9.
70. Жуков В.С. Первая находка озерной лягушки в лесостепи Средней Сибири // Фауна и экология животных Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Вып.7. Красноярск, 2013. С. 118 – 120.
71. Жукова Т.И., Бокова Т.В. Критерии определения стадии зрелости яичников озерной лягушки // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе. Тез. всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь, 1976. С. 252 – 253.
72. Зятькова Л.К., Райковец О.А. Минусинские впадины // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Алтае-Саянская горная область. Новосибирск: Наука, 1969. С. 240 – 275.
73. Иванова Н.Л., Пастухова М.В. Оценка уровня изменений популяционных характеристик интродуцированного в фауне Урала вида – *Rana ridibunda* (Pall.) // Стратегия изучения биоразнообразия наземных животных. М., 1995. С. 67 – 71.
74. Идельсон М.С., Воноков И.К. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) на пойменных водоемах р. Волги и необходимость ее истребления (по материалам опытного ильменя «Лощина» 1936) //Труды Волго-Каспийск. науч. рыбхоз. ст. Т. VIII. № 1. 1938. С. 3 – 32.

75. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методики для земноводных /С.М. Ляпков. – М.: Изд-во КМК, 2003. 380 с.
76. Израэль Ю.А., Груза Г.В., Катцов В.М. и др Изменения глобального климата. Роль антропогенных воздействий // Метеорология и гидрология. 2001. №5. С. 5 – 21.
77. Иноземцев А.А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: ЛГУ, 1978. 263 с.
78. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 147 с.
79. Ищенко В.Г. Остромордая лягушка как объект монографического описания вида //Мат. к III Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1980. С. 69–71.
80. Ищенко В.Г. Популяционная экология бурых лягушек фауны России и сопредельных территорий: науч. докл. ... докт. биол. наук. Спб., 1999. 65 с.
81. Ищенко В.Г. Пространственное распределение и численность популяции сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii* Dyb.) в Среднем Зауралье //Вопросы герпетологии. Киев: Наук. думка, 1989. С. 106–107.
82. Ищенко В.Г. Хронографическая изменчивость пространственной структуры популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss) и её возможные экологические последствия // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 23– 50.
83. Кабардина Ю.А. Локальная и географическая изменчивость темпов роста, морфометрических признаков и репродуктивных характеристик в процессе постметаморфозного роста бурых лягушек (*Rana temporaria* L., *R. Arvalis* Nilss.): дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. С. 21 – 115.
84. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
85. Красная книга Красноярского края /отв. ред. А.П. Савченко. Красноярск, 2000. С. 47 – 49.
86. Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / Е.Е. Сырочковский, Э.В. Рогачёва, А.П. Савченко, А.А. Баранов, В.И. Емельянов. Красноярск, 2004. С. 50 – 53.

87. Красная книга Алтайского края Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Т. 2. / В.А. Балашева, Е.Н. Бочкарева, М.В. Бурмистров и др. Барнаул, 2006. С 39 – 41.
88. Красная книга Красноярского края: В 2 т. Т. 1 Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / А.П. Савченко, А.А. Баранов, В.И. Емельянов и др.; 3-е изд., перераб. и доп. Красноярск: СФУ, 2011. С 44 – 46.
89. Кривенко В.Г. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 271 с.
90. Криволицкий Д. А. Динамика биоразнообразия и экосистем в условиях радиоактивного заражения // Докл. РАН. 1996. Т. 347 – 34. С. 567– 569.
91. Кривошеев В.Г. О биологии сибирской лягушки (*Rana chensinensis* David.) в Якутии //Зоол. журн. 1966. Т. 45. № 2. С. 308 – 310.
92. Крюков В.Х. Отчёт по выполненным договорным научно-исследовательским работам на территории национального парка «Шушенский бор». Шушенское, 2003. С. 3 – 8.
93. Кузьмин С.Л. Ареал /Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М., 1994. С. 15 – 53.
94. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Изд-во КМК, 1999. С. 153 – 154.
95. Кузьмин С.Л., Семёнов Д.В. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России. М.: КМК, 2006. 139 с.
96. Кузьмин С.Л. Особенности питания личинок сибирского углозуба разных микропопуляций // Вопросы герпетологии: реф. докл. VI Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука, 1985. С. 116– 117.
97. Кузьмин С.Л. Трофология хвостатых земноводных: Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1992. 168 с.
98. Кузьмин С.Л. Экология и биоценотическая роль сибирской лягушки (*Rana amurensis* Pall.) в Монголии // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике. М., 1986. С. 22 – 59.
99. Куминова А.В. Альпийская область Центрального Саяна (хребты Мирской и Араданский) // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР, сер. биол. Т.1, вып. 2. Новосибирск, 1946. С. 96 – 102.

100. Куминова А.В., Зверева Г.А., Маскаев Ю.М. и др. Геоботаническое районирование. Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука, 1976. 375 с.
101. Куранова В.Н. Динамика популяций бесхвостых земноводных на юго-востоке Западной Сибири // Вопросы герпетологии. Пушино–Москва, 2001. С. 147 – 149.
102. Куранова В.Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири: дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1998. С. 155 – 156.
103. Куранова В.Н. Экология сибирской лягушки в Томской области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 127–128.
104. Кутенков А.П., Гурулева Е.Л. К экологии серой жабы (*Bufo bufo* L.) в Южной Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988. С. 5–15.
105. Кутенков А.П. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на северо-западе России. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2009. С. 46 – 47.
106. Лазарева О.Г. Особенности структуры герпетокомплекса Комсомольского государственного заповедника (Хабаровский край) // Вопросы герпетологии. Пушино. М., 2001. С. 159 – 162.
107. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Изд-во Высш.шк., 1990. 325 с.
108. Лесная энциклопедия /Гл. ред. Г.И. Воробьев. М.: Сов. Энциклопедия, 1985. Т. 1. С. 549 –550.
109. Литвинчук С.Н. Происхождение амфибий: Устное сообщение. Казань, 2009.
110. Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Боркин Л.Я. и др. Молекулярно-биохимические и цитогенетические аспекты микроэволюции у бесхвостых амфибий фауны России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии: мат. III съезда герпетол. общ. им. А.М. Никольского. Санкт-Петербург: СпбГУ, 2008. С. 247–257.
111. Ляпков С.М. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методики для земноводных. М.: Изд-во КМК, 2003. 380 с.
112. Ляпков С.М. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. Научно-методическое руководство по изучению и охране амфибий. М.: КМК, 2003. С. 116.

113. Ляпков С.М. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер. М.: Изд-во КМК, 2003. 116 с.
114. Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. Структура взаимодействия компонент приспособленности в жизненном цикле остромордой лягушки (*Rana arvalis*). 1. Динамика репродуктивного усилия и его компонент // Зоол. Журн, 2001. Т. 80. № 4. С. 438 – 446.
115. Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. Журн, 2002. Т. 81. № 6. С. 719 – 733.
116. Малков Н.П., Малков Ю.П. К вопросу о восточной границе ареала зеленой жабы // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе. Тез. Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь, 1976. С. 288.
117. Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.П. Определитель насекомых европейской части СССР. М.: Просвещение, 1976. 304 с.
118. Мамаев Б.М. Определитель насекомых по личинкам. М.: Просвещение, 1972. 400 с.
119. Мелешко В.П., Галицын Г.С., Говоркова В.А и др. Возможные изменения климата России в 21 веке: оценки по ансамблю климатических моделей // Метеорология и гидрология. 2004. №4. С. 38 – 49.
120. Миллер И.Б. Некоторые вопросы биологии остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilson в окрестностях г. Красноярска // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: мат. VII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан, 2003. Т 1. С. 200.
121. Мордкович В.Г. Проблема биоразнообразия и ее экологическое значение // СЭЖ, 1994. №6. С. 497 – 501.
122. Мунхбаяр Х. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1973. 38 с.
123. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его критерии. М.: Мир, 1992. 184 с.

124. Никольский А.М. Гады и рыбы . Спб.: Брокгауз-Ефрон, 1902. 872 с.
125. Никольский А.М. Земноводные. Пг.: РАН, 1918. 310 с.
126. Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л.: Изд-во Сов. наука, 1949. 602 с.
127. Ноздрачев А.Д., Поляков Е.Н. Анатомия лягушки. М.: Высш. шк., 1994. 320 с.
128. Нокономов Л.И. пойменные луга Енисея. М.: АН СССР, 1959. С. 54 – 68.
129. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 376 с.
130. Ожиганова А.В. Численность остромордой лягушки (*Rana argvalis* Nilss) на искусственных водоёмах в окрестностях городов Абакан и Черногорка // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: мат. XII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: ХГУ, 2008. Вып. 12. Т. 1. С. 106.
131. Озёра Хакасии и их рыбохозяйственное значение / Под ред. Г.П. Сигиневича. Красноярск, 1976. Т. 11. 206с.
132. Определитель обитающих в почве клещей (Sarcoptiformes) / Отв. ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1975. 492 с.
133. Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata / Отв. ред. М.С. Гиляров. М.: Наука, 1977. 718 с.
134. Орлова В.Ф., Бахарев В.А., Боркин Л.Я. Кариотипы некоторых бурых лягушек Евразии и таксономический анализ кариотипов всей группы // Герпетологический сборник. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 81 – 103.
135. Павловский Е.Н., Лепнева С.Г. Очерки из жизни пресноводных животных. Ленинград: Сов. наука, 1948. 459 с.
136. Панченко И.М. Материалы к изучению остромордой лягушки поймы Оки в районе Окского заповедника // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1990. С. 183 – 197.
137. Патрушева В.Д. Мошки Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1982. 321 с.
138. Переведенцев Ю.П., Верещагин М.А., Наумов Э.П и др. Многолетние колебания основных показателей гидрометеорологического режима волжского бассейна // Метеорология

- и гидрология, 2001: мат. VII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. №10. С. 16 – 23.
139. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 228 с.
140. Пестов М.В. Эколого-фаунистическая характеристика проблемы охраны амфибий и рептилий Нижегородской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: RuMoELAR, 2005. 20с.
141. Писанец Е. М. Амфибии Украины (Справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев, 2007. С. 136 – 196.
142. Писанец Е.М. Основные направления в исследовании р. *Bufo* // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С.45–72.
143. Писанец Е.М. Фауна амфибий Украины: вопросы разнообразия и таксономии. Сообщение 2. Бесхвостые амфибии (*Anura*) // Збірник пцарь Зоологічного музею, 2006. № 38. С. 58–61.
144. Плавильщиков Н. Н. Определитель насекомых: краткий определитель наиболее распространённых насекомых европейской части России. М.: Топопикал, 1994. 544 с.
145. Плешанов А.С., Лямкин В.Ф. О распространении и экологии обыкновенной жабы *Bufo bufo* (L.) в Прибайкалье // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. С. 82–85.
146. Пономарев А.В. О находке сибирского углозуба (*Hynobius keuserlingii*) в лесостепном Зауралье // Зоол. журн. 1976. Т.55. №5. С. 783 – 784.
147. Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 344 с.
148. Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. Особенности распределения амфибий в южной тайге и подтаежных лесах Западной и Средней Сибири // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973. С. 153–155.
149. Равкин Ю.С. Пространственно-типологическая организация животного населения Западносибирской равнины (на примере птиц, мелких млекопитающих и земноводных) // Зоол. жур., 2002. Т.81. № 9. С. 1152 – 1158.

150. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А. Территориальная неоднородность населения земноводных Западно-Сибирской равнины // СЭЖ, 1995. Т. 2. № 2. С. 110–124.
151. Равкин Ю.С. Численность и распределение земноводных в лесной зоне Западной и Средней Сибири // Экология. 1976. № 5. С. 53 – 62.
152. Равкин Ю.С., Куранова В.Н., Цыбулин С.М. и др. Численность, распространение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях // Амфибии и рептилии в Западной Сибири (сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования). Новосибирск: Изд. ООО «Ревик-К», 2003. С. 20 – 32.
153. Ранькова Э.Я., Груза Г.В. Индикаторы изменения климата России // Метеорология и гидрология, 1998. №1. С. 5 – 18.
154. Ревердатто В.В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Советская ботаника. 1940. №2. С. 48 – 64.
155. Реймерс Н.Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.-Л.: Наука, 1966. 420 с.
156. Роговин К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журн. общ. Биол, 1999. Т. 60. С. 394 – 413.
157. Ромер А., Патерсон Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир, 1992. Т. 2. С. 60–61.
158. Рузский М. Д. Зоодинамика Барабинской степи // Вопр. зоологии. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1946. С. 17 – 68.
159. Савченко А.П., Сидоркин В.Н., Беляков А.В. Животный мир Енисейской равнины: Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Красноярск: КрасГУ, 2001. Т.1. 279 с.
160. Северо-восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас) / Отв. ред. Л.Г. Вартапетов. Вып. 18. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. С. 151.
161. Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука, 1994. С. 81 – 126.
162. Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М.: Наука, 1995. 240 с.

163. Скоринов Д. В. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris* (Salamandridae): диссертация ... кандидата биол. наук. Санкт-Петербург, 2009. С. 10 – 11.
164. Состояние Окружающей среды Республики Хакасия в 2008 году /Государственный комитет по охране окружающей среды и природопользованию Республики Хакасия. Абакан: ООО «Фирма «Март», 2009. 72с.
165. Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. 480 с.
166. Стишковская Л.Л. Вечные странники (Жизнь амфибий как она есть). М.: Знание, 1988. 192 с.
167. Строков В.В. Позвоночные-мирмекофаги и их значение в жизни колоний муравьев рода *Formika* // Зоол. жур. Т. XLV, вып. 12. М.: Наука, 1966. С. 1835 – 1841.
168. Сурядная Н.Н. Характеристика морфологической изменчивости озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall., 1771) с территории Крыма // Вісн. Запорізьк. держ. ун-ту. Біол. Науки, 2002. №2. С. 148–153.
169. Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Животный мир Красноярского края. Красноярск: Кн. изд-во, 1980. С. 12 – 15.
170. Тагирова В.Т Биологические особенности сибирского углозуба в Приамурье //Охрана и рациональное использование флоры и фауны Нижнего Приамурья и Сахалина. Хабаровск, 1979. С. 122 – 130.
171. Тагирова В.Т. Земноводные Хабаровского края. Хабаровск: Изд-во ХГПУ, 2000. 108 с.
172. Тагирова В.Т., Рябуха Е.С. К размножению и плодовитости сибирской лягушки в Приамурье // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики её преподавания в вузе и школе. Пермь, 1976. С. 341– 342.
173. Тарашук С.В. Схема промеров взрослых хвостатых земноводных // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 43– 45.
174. Тархнишвили Д.Н., Кузьмин С.Л. Об иерархической структуре экологической ниши: Сезонная и возрастная изменчивость спектров питания хвостатых земноводных // Экология. 1989. № 1. С. 28 – 34.

175. Темников Д.А. Применение компьютерного сканера для анализа электрофореграмм // Приборы и техника эксперимента. 1999. № 6. С. 59 – 62.
176. Терентьев П.В. лягушка. М., 1950. 346 с.
177. Терентьев П.В. О влиянии ледникового периода на географическую изменчивость // Науч. бюлл. Ленингр. Ун-та. Ленинград, 1948. № 21. С. 22 – 24.
178. Терентьев П.В., Чернов С.А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука, 1949. 340 с.
179. Тоданова С. Ю. Биометрическая характеристика лягушки *Rana arvalis* (Amphibia) окрестностей с. Нижняя Тёя (Республика Хакасия) // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: мат. XII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: ХГУ, 2008. Вып. 12. Т. 1. С. 118.
180. Толмашова Л.С. Остромордая лягушка и серая жаба в условиях симбиотопии (среднее течение р. Аскиз) // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: мат. XII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: ХГУ, 2008. Вып. 12. Т. 1. С. 118.
181. Толмашова Л. С. Биология *Rana arvalis* Nilson и *B. bufo* Line (Amphibia: Ranidae, Bufonidae) в прибрежных местообитаниях среднего течения р. Аскиз // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: мат. XIII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. Абакан: ХГУ, 2009. Вып. 13. Т. 1. С. 119.
182. Топоркова Л.Я. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск, 1973. С. 84 – 116.
183. Тупицына Н.Н. Конспект флоры берёзовского участка КА-ТЭКа // Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука 1986. С 137 – 190.
184. Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
185. Устинович Е.А. Новый элемент фауны амфибий в Хакасии (О находке озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в Хакасии) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: мат. VII Междунар. науч. школы-конференции студентов и молодых ученых. Красноярск, 2003. Т. 1. С. 104.

186. Устинович Е.А. К фауне бесхвостых земноводных республики Хакасии // Экология южной Сибири и сопредельных территорий: мат. VIII Междунар. науч. школы-конференции студентов и молодых ученых. Абакан: ХГУ, 2004. Вып. 8. Т. 1. С. 114–115.
187. Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1971. 219 с.
188. Хейсин Е.М. Краткий определитель пресноводной фауны. Ленинград: Учпедгиз, 1951. 159 с.
189. Цыбулин С.М. Земноводные Приобского участка северной лесостепи // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 228–229.
190. Черепнин Л.М. Растительный покров южной части Красноярского края и задачи его изучения // Ученые записки Красноярск. пед. ин-та. Красноярск, 1956. Т.5. 48 с.
191. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. Биол, 1991. Т.113. №4. С. 732 – 748.
192. Шалапенко Е.С., Заподольская Т.И. Руководство к летней учебной практике по зоологии беспозвоночных. Минск: Выш. шк., 1988. 304 с.
193. Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.
194. Шварц С.С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека // Зоол. журн. М.: Наука, 1948. Т. 27. Вып. 5. С. 441 – 445.
195. Шварц С.С., Ищенко В.Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике: Земноводные. Свердловск: ИЭРиЖ АН СССР, 1971. Т.3. С. 3–60.
196. Шкагулова А.П., Карасев Г.Л., Хунданов Л.Е. Земноводные и пресмыкающиеся Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область). Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1978. 58 с.
197. Шкагулова А.П. Экология сибирской лягушки в Забайкалье // Таежное природопользование. Иркутск, 1974. С. 110–114.
198. Щепина Н.А. Особенности распространения и экологии земноводных Западного Забайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2009. 22 с.

199. Щербак Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). Киев.: Наукова думка, 1966. 239 с.
200. Щербак Н.Н. Изучение наружных морфологических признаков и их изменчивости у пресмыкающихся и некоторых земноводных //Материалы IX (XVII) заседания рабочей группы по проекту №86 (18) “Вид и его продуктивность в ареале”. Вильнюс, 1979. С. 15 – 20.
201. Щербак Н.Н. Количественный учёт // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 120 – 124.
202. Щербак Н.Н. Питание // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 128 – 131.
203. Яковлев В.А. К вертикальному распространению и размножению остромордой лягушки в Алтайском заповеднике // Экология. 1980. № 4. С. 89 – 90.
204. Яковлев В.А. К экологии озерной лягушки на Алтае // Экология. 1990. № 1. – С. 67 – 71.
205. Яковлев В.А., Малков Н.П. Новый элемент в фауне амфибий Алтая // Вопросы герпетологии. Ленинград: Изд-во Наука, 1985. С. 244 – 245.
206. Яковлев В.А. Распространение и биотопическое размещение амфибий и рептилий в Алтайском заповеднике // Вопросы герпетологии: IV всесоюз. герпетол. конф. Ленинград: Наука, 1977. С. 241 – 242.
207. Borkin L.J. Pleistocene glaciations and Western-Eastern palearctic disjunctions imphibian distribution // Stud. Herpetol. Proc. Eur. Herpetol. Meet.,Prague, 19-23 And., 1985. Prague, 1986. P. 63 – 66.
208. Brown J.N. Macroecology. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1995. 269 p.
209. Dubois A. List of European species of Amphibians and Reptiles: will we soon be reaching “stability”? //Amphibia-Reptilia, 1998. 19(1). P. 1 – 28.
210. Etkin W. Metamorphosis // Physiology of the amphibian. A. Moore ed N.Y. Acad. Press, 1964. P. 427 – 469.
211. Frost D.R., Grant T., Faivovich J.N. end all. The Amphibian tree of line. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 2006. 370 p.

212. Kuranova V.N. Some Anthropogenic Influences on Amphibian Populations in West Siberia // *Amphibian Populations in the Commonwealth of independent States: Current and Declines*. Moscow: Pensoft, 1995. P. 99–102.
213. Laemmly U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature*, 1970. V. 227. P. 680 – 685.
214. Malone B. The impact of anuran larvae on temporary pond communities: An experimental approach // *Second World Congr. of Herpetol. Abstr. Adelaide, 1994*. P. 164.
215. Rage J.-C. Les amphibiens et les reptiles du disement des Abimes de la fage // *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Fasc. 10*. Lyon, 1972. P. 79 – 90.
216. Rapley C. Antarctic Ice Sheet and Sea Level Rise. In: *Avoiding Dangerous Climate Change. International Symposium on the Stabilisation of greenhouse gas Concentrations*. Hadley Centre, Met Office, Exeter, UK, 1 – 3 February 2005, [Stabilization 2005.com](http://Stabilization2005.com). Schmidt et. Al., *Real Climate*, commentary site on climate science by working climate scientists for the interested public and journalists, 2005, www.realclimate.org
217. Seale D.B. *Amphibia* // *Anim. Energetics*, 1982. V. 2. P. 467 – 552.
218. Seale D.B., Beskvar N. The comparative ability of anuran larvae (Genera: *Hyla*, *Bufo* and *Rana*) to ingest suspended blue-green algae // *Copeia*, 1980. № 3. – P. 495 – 503.
219. Skorinov D.V., Kuranova V.N., Borkin L.J. end all. Distribution and conservation status of the smooth newt (*Lissotriton vulgus*) in Western Siberia and Kazakhstan // *Russian journal of Herpetology*. Vol. 15, № 2. 2008. P. 157 – 165.

Качественный и количественный анализ пищевых компонентов амфибий лесостепи Средней Сибири

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	ЛЯЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛЯЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛЯЧИНКИ	
Отряд Ногохвостки (<i>Collembola</i>)	2	-	2	3	1	4	-	-	-
Отряд Стрекозы (<i>Odonata</i>)	1	-	11	5	2	60	-	-	1
Сем. Красотки (<i>Galopterygidae</i>)	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Сем. Лютки (<i>Lestidae</i>)	-	-	-	3	-	3	-	-	-
Сем. Стрелки (<i>Coenagrionidae</i>)	1	1	2	45	1	46	-	-	-
Сем. Коромысла (<i>Aeschnidae</i>)	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Сем. Настоящие стрекозы (<i>Libellulidae</i>)	4	4	8	-	-	1	-	-	-
Род <i>Orthetrum</i> Newm.	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Отряд Веснянки (<i>Plecoptera</i>)	1	-	1	-	-	4	-	-	-
Сем. Веснянковые (<i>Pterodactylidae</i>)	-	-	-	4	-	4	-	-	-
Отряд прямокрылые (<i>Orthoptera</i>)	-	-	9	1	-	2	1	-	39
Сем. Кузнечики настоящие (<i>Tettigoniidae</i>)	1	-	1	-	-	-	9	-	9
Сем. Тетригиды (<i>Tetrigidae</i>)	-	-	1	-	-	-	-	-	6
Вид Тетрикс узкий (<i>Tetrix subulata</i> L.)	1	-	1	-	-	-	6	-	6
Сем. Саранчовые настоящие (<i>Acrididae</i>)	5	-	7	1	-	1	18	-	23

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла		Стадии жизненного цикла		Стадии жизненного цикла		Стадии жизненного цикла	
	ИМАГО	Личинки	Всего	Личинки	Всего	Личинки	Всего	Личинки
Род <i>Acrida</i> L.	2	-	2	-	-	-	-	-
Род Омощестус (<i>Omocestus</i> Bol.)	-	-	-	-	-	2	-	-
Вид Травянка краснобрюхая (<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> Ch.)	-	-	-	-	2	2	-	-
Род <i>Chrysochraon</i> Fisch.	-	-	-	-	1	1	-	-
Род <i>Psophus</i> Fieb.	-	-	-	-	-	2	-	-
Вид Кобылка трескучая (<i>Psophus stridulus</i> L.)	-	-	-	-	2	2	-	-
Отряд Уховертки (<i>Dermaptera</i>)	-	-	-	-	-	-	1	1
Отряд Равнокрылые (<i>Homoptera</i>)	-	-	2	-	24	1	35	1
Подотряд Цикадовые (<i>Cicadinea</i>)	-	-	-	13	3	16	21	10
Подотр. Белокрылки (<i>Aleyrodinea</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-
Подотряд Тли (<i>Aphidinea</i>)	1	-	1	7	1	8	3	-
Отряд полужесткокрылые или клопы (<i>Hemiptera</i>)	-	-	20	6	2	64	7	37
Сем. Гребляки (<i>Corixidae</i>)	-	1	1	16	6	22	-	-
Сем. Плавты (<i>Naucoridae</i>)	-	1	1	18	-	18	1	1
Сем. Гладыши (<i>Notonectidae</i>)	-	-	-	1	-	1	1	1

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)			P. ridibunda (n=75)			R. arvalis (n=189)			Bufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла											
	ИМАГО	Личинки	ВСЕГО	ИМАГО	Личинки	ВСЕГО	ИМАГО	Личинки	ВСЕГО	ИМАГО	Личинки	ВСЕГО
Сем. Водомерки палочковидные (<i>Hydrometridae</i>)	-	-	-	3	1	4	-	-	-	-	-	-
Сем. Водомерки (<i>Gerridae</i>)	7	-	7	10	-	10	1	1	2	-	-	-
Сем. Прибрежники (<i>Saldidae</i>)	1	-	1	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Сем. Клопы земляные (<i>Lygaeidae</i>)	-	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Краевики (<i>Coreidae</i>)	-	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Сем. Щитники полшаровидные (<i>Coptosomatidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Сем. Щитники Древесные (<i>Acanthosomatidae</i>)	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Щитники-Черепашки (<i>Scutelleridae</i>)	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Вид Черепашка вредная (<i>Eurygaster integriceps Put.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Щитники (<i>Pentatomidae</i>)	5	-	5	1	-	1	21	-	21	-	-	-
Отряд Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>)	22	4	196	14	-	109	38	9	557	43	-	289
Сем. Жужелицы (<i>Carabidae</i>)	1	-	31	4	1	10	74	13	190	58	-	120
Род Скакун (<i>Cicindela L.</i>)	5	-	5	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Род Красогел (<i>Catolosa Web.</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	4

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)			P. ridibunda (n=75)			R. aryalis (n=189)			Bufo bufo (n =29)		
	Стадии жизненного цикла			Стадии жизненного цикла			Стадии жизненного цикла			Стадии жизненного цикла		
	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего
Род Жужелицы (<i>Carabus</i> L.)	13	-	15	-	-	-	10	-	43	-	-	23
Вид Жужелица черная (<i>Carabus coriaceus</i> L.)	1	-	1	-	-	-	14	-	14	-	-	-
Вид Жужелица фиолетовая (<i>Carabus violaceus</i> L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Вид Жужелица черная лесная (<i>Carabus grabratus</i> Payk.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	-	21
Вид Жужелица блестящая (<i>Carabus nitens</i> L.)	-	-	-	-	-	-	13	-	13	-	-	-
Вид Жужелица зернистая (<i>Carabus granulatus</i> L.)	-	-	-	-	-	-	3	-	3	-	-	-
Вид Жужелица полевая (<i>Carabus arcensis</i> Hbst.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Вид Жужелица лесная (<i>Carabus nemoralis</i> Mull.)	-	-	-	-	-	-	3	-	3	-	-	-
Род Бегунчик (<i>Bembidion</i> Latr.)	1	-	1	4	-	4	42	-	42	4	-	4
Род Птеростих (<i>Pterostichus</i> Bon.)	1	-	4	-	-	-	8	-	16	-	-	6
Вид Птеростих разноцветный (<i>Pterostichus versicolor</i> Sturm.)	-	-	-	-	-	-	2	-	2	4	-	4

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла								
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего
Вид Птеростих черный (<i>Pterostichus niger</i> Schall)	1	-	1	-	-	2	-	-	2
Вид Птеростих ямаготочечный (<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.)	-	-	-	-	-	2	-	-	2
Вид Птеростих обыкновенный (<i>Pterostichus melanarius</i>)	2	-	2	-	-	2	-	-	2
Вид Птеростих проворный (<i>Pterostichus strenuus</i> Panz.)	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Род Быстряк (<i>Agonum</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Род <i>Calathus</i> Bon.	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Вид Моховик черноголовый (<i>Calathus melanosephalus</i> L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Род Тусляк (<i>Amara</i> Bon.)	-	-	1	-	-	-	-	-	3
Вид Тусляк бронзовый (<i>Amara aenea</i> Deg.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род <i>Zabrus</i> Cl.	-	-	-	-	-	-	-	-	19
Вид Жужелица хлебная обыкновенная (<i>Zabrus tenebrioides</i> Gz.)	-	-	-	-	-	-	-	-	19

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла							
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ
Род Бегун настоящий (<i>Harpalus Latr.</i>)	4	-	4	1	-	1	1	1
Сем. Вертячки (<i>Gyrinidae</i>)	-	-	-	2	-	1	-	-
Сем. Плавунчики (<i>Halplidae</i>)	4	-	4	-	-	1	-	-
Сем. Плавунцы (<i>Dytiscidae</i>)	1	2	3	4	3	9	1	1
Род Нырялка (<i>Hydroporus Clrv.</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-
Род Плавунец (<i>Dytiscus L.</i>)	-	-	-	-	-	2	-	-
Вид Плавунец окаймленный (<i>Dytiscus marginalis L.</i>)	-	-	-	2	-	2	-	-
Сем. Водолюбы (<i>Hydrophilidae</i>)	-	1	1	5	-	5	1	3
Род Шаровидка (<i>Sphaeridium F.</i>)	-	-	-	-	-	-	-	1
Вид Шаровидка навозная (<i>Sphaeridium scarabaeoides L.</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-
Род Грязевик (<i>Cercyon Leach.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-
Род Водолюб малый (<i>Hydrophilus Deg.</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-
Сем. Мертвоеды (<i>Silphidae</i>)	-	-	-	-	-	-	3	46
Род Могильщик (<i>Necrophorus F.</i>)	-	-	-	-	-	-	-	1
Род Мертвоед (<i>Silpha L.</i>)	-	-	-	-	-	-	-	43
Вид Мертвоед ребристый (<i>Silpha carinata Hbst.</i>)	-	-	-	-	-	-	42	1
	-	-	-	-	-	-	43	31
	-	-	-	-	-	-	43	31

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла							
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ
Вид Мертвед темный (<i>Stilpha obscura</i> L.)	-	-	-	-	-	-	4	4
Сем. Жуки-рогачи (<i>Lucanidae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	1
Сем. Троксы (<i>Trogidae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-
Род Трокс (<i>Trox</i> F.)	-	-	-	-	-	1	-	-
Сем. Жуки пластинчагоусые (<i>Scarabaeidae</i>)	-	-	5	-	-	8	6	19
Род Навозник-землерой (<i>Geotrupes</i> Latr.)	-	-	-	1	-	-	-	11
Вид Навозник обыкновенный (<i>Geotrupes stercorarius</i> L.)	-	-	-	-	-	-	11	11
Род Навозничек (<i>Oniticeilus</i> Serv.)	-	-	-	-	-	1	-	-
Род Афодий (<i>Aphodius</i>)	5	-	5	1	-	1	2	2
Вид Афодий зерновидный (<i>Aphodius granarius</i> L.)*	-	-	-	-	-	1	1	-
Род Калоед (<i>Onthophagus</i> Latr.)	-	-	-	-	-	2	-	-
Род <i>Oryctes</i>	-	-	-	-	-	-	1	-
Вид Жук-носорог (<i>Oryctes nasicornis</i> L.)	-	-	-	-	-	1	1	-
Род Хрущ майский (<i>Melolontha</i> F.)	-	-	-	1	-	-	-	-
Сем. Хищники (<i>Staphylinidae</i>)	11	1	13	1	-	1	24	4
							56	15
								20

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла							
	ИМАГО	Личинки	Всего	ИМАГО	Личинки	Всего	ИМАГО	Личинки
Вид Хищник бронзовый (<i>Philonthus aeneus</i> Rossl.)*	-	-	-	-	-	10	-	10
Вид Грибник коренасный (<i>Oxurorus rufus</i> F.)*	-	-	-	-	-	3	-	3
Вид Хищник береговой (<i>Bolitobius fracticornis</i> Payk.)*	1	-	1	-	-	10	1	11
Род <i>Stenus</i> Latr.*	-	-	-	-	-	4	-	4
Сем. Узкотелки (<i>Colydidae</i>)*	1	-	1	-	-	1	-	1
Сем. Мягкотелки (<i>Cantharidae</i>)	10	-	10	2	-	6	3	10
Вид Мягкотелка деревенская (<i>Cantharis rustica</i> Fall.)	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Точильщики (<i>Anobiidae</i>)	-	-	-	-	-	1	2	3
Сем. Щелкуны (<i>Elateridae</i>)	7	-	16	4	-	6	22	10
Род Коримбитес (<i>Corymbites</i> Latr.)	-	-	-	-	-	1	-	1
Род <i>Dalopius</i> Eschz.	-	-	-	-	-	4	-	4
Род Щелкун полевой (<i>Agriotes</i> Eschz.)	1	-	9	1	-	1	15	27
Вид Щелкун полосатый (<i>Agriotes lineatus</i> L.)	4	-	4	-	-	11	-	11

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла							
	Имаго	личинки	всего	Имаго	личинки	всего	Имаго	личинки
Вид Щелкун посевной (<i>Agriotes sputator</i> L.)	4	-	4	-	-	1	1	1
Род <i>Brachycon</i> Motsch.*	-	-	-	1	-	-	-	-
Сем. Карапузки (<i>Histeridae</i>)	2	-	2	-	-	1	-	-
Сем. Плоскотелки (<i>Cucujidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	1
Сем. Божьи коровки (<i>Coccinellidae</i>)	-	1	5	1	-	2	1	2
Род <i>Hippodamia</i> Muls.,	-	-	1	-	-	-	-	-
Вид Коровка тринадцатиготочная (<i>Hippodamia tridecimpunctata</i> L.)	1	-	1	2	-	1	-	-
Род <i>Agonia</i> Muls.	-	-	-	1	-	-	-	-
Род Коровка настоящая (<i>Coccinella</i> L.)	-	-	-	-	-	1	-	-
Вид Коровка узорчатая (<i>Coccinella hieroglyphica</i> L.)	-	-	-	1	-	2	-	-
Вид Коровка пятигочечная (<i>Coccinella quinquepunctata</i> L.)	-	-	-	1	-	-	-	-
Вид Коровка семиточечная (<i>Coccinella septempunctata</i> L.)	-	-	-	1	-	-	-	-
Род <i>Propylaea</i> Muls.,	-	-	-	-	-	-	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. apurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла							
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ
Вид Коровка четырнадцатипятая (<i>Proprylaea quatuordecimpunctata</i> L.)	-	-	-	-	-	2	-	-
Род <i>Thea</i> Mulls.	-	-	1	-	-	-	-	-
Вид Коровка двадцатидвухточечная (<i>Thea vigintiunipunctata</i> L.)	1	-	1	-	-	-	-	-
Род <i>Myrrha</i> Muls.	-	-	2	-	-	-	-	-
Вид Коровка восемнадцатипятая (<i>Myrrha octodecimpunctata</i> L.)	2	-	2	-	-	-	-	-
Сем. Чернотелки (<i>Tenebrionidae</i>)	-	-	-	-	-	3	6	-
Вид Чернотелка дерновая (<i>Crypticus quisquilius</i> Sturm.)	-	-	-	-	-	3	3	-
Сем. Усачи (<i>Cerambycidae</i>)	1	-	11	1	-	25	3	1
Род Скрипун (<i>Saperda</i> F.)	9	-	9	24	-	24	16	-
Род Усач-лепура (<i>Leptura</i> L.)	1	-	1	-	-	-	-	-
Сем. Листоеды (<i>Chrysomelidae</i>)	8	-	14	4	-	5	11	6
Род Радужница (<i>Donacia</i> F.)	4	-	4	1	-	1	-	-
Род Листоед травяной (<i>Chrysolina</i> Motsch.)	-	-	-	-	-	-	4	4
Род Блошка крестоцветная (<i>Phyllotreta</i> Fdr.)	1	-	1	-	-	-	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла							
	ИМАГО	Личинки	Всего	ИМАГО	Личинки	Всего	ИМАГО	Личинки
Род Блошка ивовая (<i>Crepidodera Chevrr.</i>)	-	-	-	-	-	1	-	-
Род Щитоноска (<i>Cassida L.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-
Сем. Зерновки (<i>Bruchidae</i>)	49	-	49	4	-	26	-	-
Сем. Долгоносики (<i>Curculionidae</i>)	2	-	5	6	-	14	4	25
Род Скосарь (<i>Otiorrhynchus Germ.</i>)	-	-	-	-	-	11	14	14
Род Слоник-листогрыз (<i>Polydrosus Germ.</i>)	-	-	-	1	-	-	1	1
Род Слоник клубеньковый (<i>Sitona Germ.</i>)	-	-	-	-	-	1	5	5
Род <i>Tarutemus Schonh.</i>	1	-	1	2	-	-	-	-
Род <i>Chlorophanus Germ</i>	-	-	-	-	-	1	-	-
Род Клеон (<i>Cleonus Schönh.</i>)	-	-	-	1	-	2	-	-
Род Слоник травяной (<i>Phytonomus Schönh.</i>)	-	-	-	5	-	2	-	-
Род Скрытохобтник (<i>Scutorrhynchus Germ.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-
Род Смолевка (<i>Pissodes Germ.</i>)	1	-	1	1	-	-	-	-
Род Семяед (<i>Apion Hbst.</i>)	-	-	-	-	-	1	1	1
Род <i>Anthonomus Germ.</i>	-	-	-	-	-	2	-	-
Род <i>Orchestes*</i>	-	-	-	-	-	3	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла								
	Имаго	Личинки	ВСЕГО	Имаго	Личинки	ВСЕГО	Имаго	Личинки	ВСЕГО
Отряд Сетчатокрылые (<i>Neuroptera</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Муравьиные львы (<i>Myrmeleontidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Отряд чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>)	-	3	<u>34</u>	3	2	<u>30</u>	6	24	<u>98</u>
Сем. Моли (<i>Tineidae</i>)	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Сем. Белянка (<i>Pieridae</i>)	-	-	-	-	12	12	1	3	4
Сем. Голубянки (<i>Lycaenidae</i>)	-	-	-	4	-	4	-	2	2
Сем. Пяденицы (<i>Geometridae</i>)	-	1	1	-	1	1	2	3	5
Сем. Коконопяды (<i>Lasiosampidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Сем. Огневки (<i>Pyrallidae</i>)	-	1	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Волнянки (<i>Liparidae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Серпокрылки (<i>Drepanidae</i>)*	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Совки (<i>Noctuidae</i>)	-	29	29	5	2	7	8	46	54
Отряд Ручейники (<i>Trichoptera</i>)	2	-	2	37	8	45	-	-	-
Отряд Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	6	-	45	6	-	38	5	-	104
Сем. Пилильщики настоящие (<i>Tenthredinidae</i>)	-	-	-	1	-	1	17	8	25
Сем. Хальциды (<i>Chalcidoidea</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Наездники (<i>Ichneumonidae</i>)	4	-	5	3	-	3	13	-	13

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла							
	Имаго	личинки	всего	Имаго	личинки	всего	Имаго	личинки
Род Амблител (<i>Amblyteles</i> Wsm.)	1	-	1	-	-	-	-	-
Сем. Бракониды (Braconidae)	2	-	2	-	2	-	-	
Сем. Осы-блестянки (<i>Chrysididae</i>)	-	-	1	-	1	-	-	
Сем. Осы общественных (<i>Vespidae</i>)	-	-	-	-	3	1	-	
Род Шершень (<i>Vespa</i> L.)	-	-	1	-	1	-	-	
Род Оса (<i>Vespa</i> Thoms.)	-	-	2	-	2	-	-	
Сем. Осы дорожные (<i>Pompilidae</i>)	-	-	-	-	-	1	-	
Сем. Пчелиные (<i>Apidae</i>)	-	-	-	-	4	-	-	
Род <i>Apis</i> L.	-	-	-	-	2	-	-	
Вид Пчела медоносная (<i>Apis mellifera</i> L.)	-	-	-	-	2	-	-	
Род Шмель (<i>Bombus</i> Latr.)	-	-	-	-	1	-	-	
Род Андрена (<i>Andrena</i> F.)	-	-	-	-	1	-	-	
Сем. Муравьи настоящие (<i>Formicidae</i>)	-	-	31	6	20	4	51	4
Род Лазнус (<i>Lasius</i> F.)	8	-	24	2	12	10	46	-
Вид Муравей древесный (<i>Lasius fuliginosus</i> Latr.)	-	-	-	-	-	-	1	-
Вид Муравей черный (<i>Lasius niger</i> L.)	11	5	16	10	10	34	34	123

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n =29)		
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО
Вид Муравей земляной желтый (<i>Lasius flavus</i> F.)	-	-	-	-	-	1	105	-	105
Род Муравей-древоточец (<i>Camponotus</i> Mayr.)	-	-	-	-	-	-	-	-	31
Вид Муравей-древоточец черный (<i>Camponotus vagus</i> Scop.)	-	-	-	-	-	-	31	-	31
Род Формика (<i>Formica</i> L.)	-	-	7	-	2	-	1	-	363
Вид Муравей лесной рыжий (F. rufa L.)	2	-	2	1	1	1	363	-	363
Вид Муравей лесной темно-бурый (F. fusca L.)	5	-	5	1	1	-	-	-	-
Сем. Муравьи – мирмики (<i>Myrmicidae</i>)	-	-	-	-	-	4	13	-	181
Род <i>Tetramorium</i> Mayr.	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Род <i>Myrmica</i> Latr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Вид Мирмика рыжая (<i>Myrmica laevinodis</i> Nyl.)	-	-	-	-	-	1	168	-	168
Отряд Двукрылые (<i>Diptera</i>)	25	2	896	56	2	167	76	25	190
Сем. Комары змиевые (<i>Trichoceridae</i>)	-	-	-	-	-	2	-	-	2
Сем. Болотницы (<i>Limoniidae</i>)	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Сем. Комар-долгоножка (<i>Tipulidae</i>)	17	1	18	16	-	16	16	1	18

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	ЛЯЧНИКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛЯЧНИКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛЯЧНИКИ	ВСЕГО
Вид Пестроножка пятнистая (<i>Nephrotoma maculata</i> Mg.)	-	-	-	-	-	1	-	1	-
Сем. Комары настоящие (<i>Culicidae</i>)	3	-	24	-	26	4	-	33	-
Род Комар настоящий (<i>Culex</i> L.)	2	-	21	26	26	-	-	29	-
Вид Комар-пискун (<i>Culex pipiens</i> L.)	19	-	19	-	-	29	-	29	-
Сем. Комары толстохоботные (<i>Chaoboridae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Разноножки (<i>Amisopodidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Детритницы (<i>Sciariidae</i>)	-	-	-	1	1	1	-	1	-
Сем. Мошки (<i>Simuliidae</i>)	-	-	-	-	-	1	-	1	-
Сем. Мокрецы (<i>Ceratopogonidae</i>)	-	-	-	-	-	2	1	3	-
Сем. Комар-звонец (<i>Chironomidae</i>)	794	1	795	59	-	59	6	6	-
Сем. Слепни (<i>Tabanidae</i>)	1	1	2	-	-	-	7	7	-
Сем. Лявники (<i>Stratiomyidae</i>)	-	3	4	-	-	5	-	2	2
Род Лявника (<i>Stratiomys</i> Geoffr.)	-	-	-	4	1	5	-	-	-
Род Щитоzubка (<i>Odontomyia</i> Mg.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Ктыри (<i>Asilidae</i>)	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Вид Ктырь германский (<i>Asilus germanicus</i> L.)	2	-	2	-	-	-	-	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла								
	Имаго	личинки	Всего	Имаго	личинки	Всего	Имаго	личинки	Всего
Сем. Журчалки (Syrphidae)	2	-	2	-	-	-	1	-	-
Вид Журчалка цветочная (<i>Myiatropa florum L.</i>)	-	-	-	-	-	1	1	-	-
Сем. Горбатки (<i>Phoridae</i>)	-	-	5	-	-	-	-	-	-
Род Горбатка (<i>Mordella L.</i>)*	5	-	5	-	-	-	-	-	-
Сем. Зелёнушки (<i>Dolichopodidae</i>)	3	-	3	1	1	-	2	-	-
Сем. Толкунчики (<i>Empididae</i>)	-	-	3	-	-	-	-	-	-
Род Кловорылка (<i>Rhamphomyia Mg.</i>)	3	-	3	-	-	-	-	-	-
Сем. Тахины (<i>Tachinidae</i>)	1	-	1	-	-	2	2	-	-
Сем. Настоящие мухи (<i>Muscidae</i>)	6	-	6	-	-	5	7	-	-
Род Зеркальница (<i>Pyrellia R.-D.</i>)	-	-	-	-	-	1	1	-	-
Род <i>Lyperosia R.-D.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Вид Жигалка коровья малая (<i>Lyperosia irritans L.</i>)	-	-	-	-	-	1	1	-	-
Сем. Мухи плодовые (<i>Drosophilidae</i>)	1	-	1	1	1	2	2	-	-
Сем. Мухи минирующие (<i>Agromyzidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Мухи злаковые (<i>Chloropidae</i>)	-	-	-	-	-	1	1	1	1
Класс Нематоды (<i>Nematoda</i>)	3	-	3	1	1	49	49	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла							
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ
Класс Волосатики (<i>Nematomorpha</i>)	-	-	3	-	-	-	-	-
Сем. Волосатиковые (<i>Gordiidae</i>)	3	-	3	-	-	-	-	-
Класс Малощетинковые (<i>Oligochaeta</i>)	-	-	7	-	2	14	-	-
Сем. Настоящие дождевые черви (<i>Lumbricidae</i>)	7	-	7	-	12	12	-	-
Класс Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	-	-	58	6	94	23	-	1
Род Прудовик (<i>Limnaeus</i>)	2	-	24	-	66	10	-	1
Вид Прудовик обыкновенный (<i>Limnaeus stagnalis</i>)	-	-	-	51	51	23	-	-
Вид Прудовик овальный (<i>Limnaeus ovata</i>)	5	-	5	7	7	12	-	-
Вид Прудовик ушковый (<i>Limnaeus auricularia</i>)	-	-	-	5	5	-	-	-
Вид Прудовик малый (<i>Limnaeus truncatula</i>)	-	-	-	3	3	-	-	-
Вид Лимнея перегра (<i>Limnaea peregra</i>)	17	-	17	-	-	7	-	7
Род Катюшка (<i>Planorbis</i>)	-	-	-	9	22	11	-	14
Вид Катюшка роговая (<i>Planorbis corneus</i>)	-	-	-	4	4	-	-	-
Вид Килевая катушка (<i>Planorbis corinatus</i>)	-	-	-	9	9	-	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)		P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=189)		Bufo bufo (n =29)		
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	Личинки	Всего	ИМАГО	Личинки	Всего	ИМАГО	Личинки	Всего
Вид Кагушка скрученная (<i>Planorbis contortus</i>)	-	-	-	-	3	-	3	-	-
Род Пузырчатая улитка (<i>Physa</i>)	1	-	33	-	-	-	-	-	-
Вид Пузырчатая улитка (<i>Physa fontinalis</i>)	32	-	32	-	-	-	-	-	-
Род <i>Bithynia</i> .	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Вид Битиния щупальцевая (<i>Bithynia tentaculata</i>)	-	-	-	-	2	-	2	-	-
Род Затворки (<i>Valvata</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Отряд Пауки (<i>Aranei</i>)	110	-	110	68	68	201	201	17	17
Отряд Акариформные клещи (<i>Acariiformes</i>)	-	-	7	-	31	-	43	-	-
Сем. Клещ панцирный (<i>Oribatidae</i>)	4	-	4	24	4	28	33	7	40
Сем. Красотелковые (<i>Trombididae</i>)	2	1	3	2	1	3	2	1	3
Отряд Паразитоформные клещи (<i>Parasitiformes</i>)	-	-	5	-	-	-	12	-	12
Сем. Фитосеиды (<i>Phytoseiidae</i>)	-	-	-	-	-	3	3	-	3
Сем. Гамазов клещ (<i>Gamasina</i>)	5	-	5	-	-	7	9	-	9
Отряд Боклопавы (<i>Amphipoda</i>)	-	-	-	-	-	-	1	1	1
Отряд Двупарноногие, многоножки (<i>Diplopoda</i>)	-	-	-	-	-	1	1	1	1

Окончание приложения 1

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	R. amurensis (n=95)			P. ridibunda (n=75)			R. arvalis (n=189)			Bufo bufo (n =29)		
	Стадии жизненного цикла											
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО
Отряд Хвостатые амфибии (<i>Saudata</i>)	-	-	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-
Отряд Бесхвостые амфибии (<i>Anura</i>)	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-
Итого	1347	64	1411	686	60	746	1277	196	1473	1139	14	1153

* – таксон дан по Плавильщикову;

1 – пищевые объекты, относящиеся к одному отряду, классу;

1 – пищевые объекты, относящиеся к одному семейству, подсемейству;

1 – пищевые объекты, относящиеся к одному роду;

1 – объекты, относящиеся к одному виду.

Качественный и количественный анализ пищевых компонентов
остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на разных клочевых участках лесостепей

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)		Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)		Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)				
	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего
Стадии жизненного цикла									
Отряд Прямокрылые (<i>Orthoptera</i>)	-	-	23	-	-	1	1	-	15
Сем. Кузнечики настоящие (<i>Tettigoniidae</i>)	8	-	8	-	-	-	1	-	1
Сем. Тетригиды (<i>Tetrigidae</i>)	-	-	6	-	-	-	-	-	-
Вид Тетрикс узкий (<i>Tetrix subulata</i> L.)	6	-	6	-	-	-	-	-	-
Сем. Саранчовые (<i>Acrididae</i>)	5	-	9	1	-	1	12	-	13
Род Омощестус (<i>Omocestus</i> Bol.)	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Вид Травянка краснобрюхая (<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> Ch.)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Род <i>Chrysochraon</i> Fieb.	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Род <i>Psophus</i> Fieb.	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Вид Кобылка трескучая (<i>Psophus stridulus</i> L.)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Отряд Равнокрылые (<i>Homoptera</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	35
Подотряд Цикадовые (<i>Cicadinea</i>)	-	-	-	-	-	-	21	10	31
Подотряд Тли (<i>Aphidinea</i>)	-	-	-	-	-	-	3	-	3
Отряд полужесткокрылые или клопы (<i>Heimiptera</i>)	1	-	1	-	-	1	6	-	29

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)		Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)		Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)				
	Стадии жизненного цикла								
	ИМГО	Личинки	ВСЕГО	ИМГО	Личинки	ВСЕГО	ИМГО	Личинки	ВСЕГО
Сем. Плавты (<i>Naucoridae</i>)	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Сем. Гладыши (<i>Notonectidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Водомерки (<i>Gerridae</i>)	-	-	-	-	-	1	1	1	2
Сем. Прибрежники (<i>Salidae</i>)	-	-	-	1	-	1	1	-	1
Сем. Краевики (<i>Coreidae</i>)	-	-	-	-	-	2	2	-	2
Сем. Щитники-черепашки (<i>Scutelleridae</i>)	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Сем. Щитники (<i>Pentatomidae</i>)	5	-	5	-	-	16	-	16	
Отряд Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>)	12	1	183	1	-	70	25	8	304
Сем. Жужелицы (<i>Carabidae</i>)	22	5	90	12	5	23	40	3	77
Род Скакун (<i>Cicindela L.</i>)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Род Жужелица (<i>Carabus L.</i>)	6	-	28	-	-	-	4	-	15
Вид Жужелица черная (<i>Carabus coriaceus L.</i>)	14	-	14	-	-	-	-	-	-
Вид Жужелица зернистая (<i>Carabus granulatus L.</i>)	3	-	3	-	-	-	-	-	-
Вид Жужелица блестящая (<i>Carabus nitens L.</i>)	2	-	2	-	-	-	11	-	11
Вид Жужелица лесная (<i>Carabus nemoralis Mull.</i>)	3	-	3	-	-	-	-	-	-
Род Бегунчик (<i>Bembidion Latr.</i>)	29	-	29	1	-	1	12	-	12

	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)			Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)			Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)		
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО
Род Птеростих (<i>Pterostichus</i> Bon.)	-	-	4	1	-	5	7	-	7
Вид Птеростих разноцветный (<i>Pterostichus versicolor</i> Sturm.)	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Вид Птеростих черный (<i>Pterostichus niger</i> Schall.)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Вид Птеростих яматочечный (<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F.)	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Вид Птеростих обыкновенный (<i>Pterostichus melanarius</i>)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Сем. Верячки (<i>Gyrinidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Сем. Плаунчики (<i>Halplidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Плаунцы (<i>Dytiscidae</i>)	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Нырялка (<i>Hydrophilus</i> Clrv.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Водолюбы (<i>Hydrophilidae</i>)	-	-	-	1	-	2	-	-	1
Род Шаровидка (<i>Sphaeridium</i> F.)	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Вид Шаровидка навозная (<i>Sphaeridium scarabaeoides</i> L.)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Род Водолюб малый (<i>Hydrophilus</i> Deg.)	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Сем. Мертвоеды (<i>Silphidae</i>)	-	-	4	-	-	18	3	-	24

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)		Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)		Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)				
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО
Вид Мертвед ребристый (<i>Silpha scarinata</i> Hbst.)	4	-	4	18	-	18	20	1	21
Сем. Троксы (<i>Trogidae</i>)	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Трокс (<i>Trox</i> F.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Жуки пластинчагоусые (<i>Scarabaeidae</i>)	2	-	5	-	-	-	6	-	8
Род Навозничек (<i>Oniticellus</i> Serv.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Афодий (<i>Aphodius</i>)	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Вид Афодий зерновидный (<i>Aphodius granarius</i> L.)*	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Калоед (<i>Anthrophagus</i> Latr.)	-	-	-	-	-	-	2	-	2
Род <i>Oryctes</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Вид Жук-носорог (<i>Oryctes nasicornis</i> L.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Хищники (<i>Staphylinidae</i>)	2	-	17	1	-	13	21	4	26
Вид Хищник бронзовый (<i>Philonthus aeneus</i> Ross!)*	-	-	-	10	-	10	-	-	-
Вид Грибник коренасный (<i>Oxurogus rufus</i> F.)*	2	-	2	-	-	-	1	-	1

Кормовые объекты (Системагика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)		Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)		Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)				
	Стадии жизненного цикла								
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего
Вид Хщипик береговой (<i>Volitobius fracticornis</i> Payk.)*	10	1	11	-	-	-	-	-	-
Род <i>Stenus</i> Latr.*	2	-	2	2	-	2	-	-	-
Сем. Узкотелки (<i>Colydiidae</i>)*	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Мягкотелки (<i>Cantharidae</i>)	-	-	-	-	-	-	6	3	10
Вид Мягкотелка деревенская (<i>Cantharis rustica</i> Fall.)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Точильщики (<i>Anobiidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	2	2
Сем. Щелкуны (<i>Elateridae</i>)	15	-	16	2	-	11	5	10	37
Род Коримбитес (<i>Corymbites</i> Latr.)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Род <i>Dalopius</i> Eschz.	-	-	-	-	-	-	4	-	4
Род Щелкун полевой (<i>Agriotes</i> Eschz.)	-	-	1	-	-	9	15	-	17
Вид Щелкун полосатый (<i>Agriotes lineatus</i> L.)	-	-	-	9	-	9	2	-	2
Вид Щелкун полевой (<i>Agriotes sputator</i> L.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Карпузики (<i>Histeridae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Божьи коровки (<i>Coccinellidae</i>)	2	-	5	-	-	1	-	1	3
Род <i>Hippodamia</i> Muls.	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Вид Коровка тринадцатипятая (<i>Hippodamia tredecimpunctata</i> L.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)		Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)		Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)				
	Стадии жизненного цикла								
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего
Род Коровка настоящая (<i>Coccinella L.</i>)	-	-	1	-	1	1	-	-	1
Вид Коровка узорчатая (<i>Coccinella hieroglyphica L.</i>)	1	-	1	1	-	1	-	-	1
Род <i>Propylaea Muls.</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Вид Коровка четырнадцатиточечная (<i>Propylaea quatuordecimpunctata L.</i>)	1	-	1	-	-	1	-	-	1
Сем. Чернотелки (<i>Tenebrionidae</i>)	3	-	6	-	-	-	-	-	-
Вид Чернотелка дерновая (<i>Crypticus quisquilius Sturm.</i>)	3	-	3	-	-	-	-	-	-
Сем. Усачи (<i>Cerambycidae</i>)	2	-	11	-	-	1	1	1	9
Род Скрипун (<i>Saperda F.</i>)	9	-	9	-	-	7	-	7	7
Сем. Листоеды (<i>Chrysomelidae</i>)	1	-	1	-	-	10	6	21	21
Род Листоед травяной (<i>Chrysolina Motsch.</i>)	-	-	-	-	-	4	-	4	4
Род Блошка ивовая (<i>Crepidodera Chevrr.</i>)	-	-	-	-	-	1	-	1	1
Сем. Зерновки (<i>Bruchidae</i>)	5	-	5	-	-	21	-	21	21
Сем. Долгоносики (<i>Curculionidae</i>)	2	-	6	-	-	1	12	-	29
Род Скосарь (<i>Otiorrhynchus Germ.</i>)	1	-	1	-	-	10	-	10	10
Род <i>Chlorophanus Germ.</i>	-	-	-	-	-	1	-	1	1
Род Клеон (<i>Cleonus Schomb.</i>)	1	-	1	-	-	1	-	1	1

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)			Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)			Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)		
	Стадии жизненного цикла			Стадии жизненного цикла			Стадии жизненного цикла		
	ИМАГО	Личинки	ВСЕГО	ИМАГО	Личинки	ВСЕГО	ИМАГО	Личинки	ВСЕГО
Род Слоник травяной (<i>Phytanotus</i> Schönh.)	-	-	-	-	-	-	2	-	2
Род Семяед (<i>Apion</i> Hbst.)	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Род <i>Anthonomus</i> Germ.	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Род <i>Orchestes</i> *	-	-	-	-	-	-	3	-	3
Отряд Сетчатокрылые (<i>Neuroptera</i>)	-	-	<u>1</u>	-	-	-	-	-	-
Сем. Муравьиные львы (<i>Myrmeleontidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Отряд чешуекрылые или бабочки (<i>Lepidoptera</i>)	-	7	<u>43</u>	-	1	2	6	16	<u>53</u>
Сем. Моли (<i>Tineidae</i>)	1	-	1	-	1	1	-	-	-
Сем. Белянка (<i>Pieridae</i>)	1	2	3	-	-	-	-	1	1
Сем. Пяденицы (<i>Geometridae</i>)	-	3	3	-	-	-	2	-	2
Сем. Коконопряды (<i>Lasiosampidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Волнянки (<i>Liparidae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Серпокрылки (<i>Drepanidae</i>)*	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Совки (<i>Noctuidae</i>)	5	23	<u>28</u>	-	-	-	3	23	<u>26</u>
Отряд Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	1	-	<u>18</u>	-	-	1	4	-	<u>85</u>
Сем. Пилыльщики настоящие (<i>Tenthredinidae</i>)	-	-	-	-	-	-	17	8	<u>25</u>

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)			Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)			Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)		
	Стадии жизненного цикла			Стадии жизненного цикла			Стадии жизненного цикла		
	Имаго	личинки	Всего	Имаго	личинки	Всего	Имаго	личинки	Всего
Сем. Наездники (<i>Ichneumonidae</i>)	2	-	2	-	-	-	11	-	11
Сем. Бракониды (<i>Braconidae</i>)	-	-	-	-	-	-	2	-	2
Сем. Осы общественные (<i>Vespidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Осы дорожные (<i>Pompilidae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Сем. Муравьи настоящие (<i>Formicidae</i>)	-	-	12	-	-	1	4	-	38
Род Лазнус (<i>Lasius F.</i>)	-	-	11	-	-	1	10	-	34
Вид Муравей черный (<i>Lasius niger L.</i>)	9	-	9	1	-	1	24	-	24
Вид Муравей древесный (<i>Lasius fuliginosus Latr.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Вид Муравей земляной желтый (<i>Lasius flavus F.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Формика (<i>Formica L.</i>)	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Вид Муравей лесной рыжий (<i>Formica rufa L.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Муравьи-мирмики (<i>Myrmecidae</i>)	2	-	2	-	-	-	2	-	4
Род <i>Tetramorium Mayr.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Род <i>Myrmica Latr.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Отряд Двукрылые, или комары и мухи (<i>Diptera</i>)	24	2	45	1	-	1	51	23	144

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)		Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)		Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)					
	Стадии жизненного цикла									
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	
Сем. Комары зимние (<i>Trichoceridae</i>)	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2
Сем. Болотницы (<i>Limoniidae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Сем. Комар-долгоножка (<i>Tipulidae</i>)	-	-	1	-	-	-	16	1	17	
Вид Пестроножка пятнистая (<i>Nephrotoma maculata</i> Mg.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Комары настоящие (<i>Culicidae</i>)	-	-	5	-	-	-	4	-	-	28
Вид Комар-пискун (<i>Culex pipiens</i> L.)	5	-	5	-	-	-	24	-	-	24
Сем. Детритицы (<i>Sciaridae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Сем. Мошки (<i>Simuliidae</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Сем. Мокрецы (<i>Ceratopogonidae</i>)	1	-	1	-	-	-	2	-	-	2
Сем. Комар-звонец (<i>Chironomidae</i>)	-	-	-	-	-	-	6	-	-	6
Сем. Слепни (<i>Tabanidae</i>)	-	5	5	-	-	-	-	-	-	2
Сем. Лявники (<i>Stratiomyidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Сем. Журчалки (<i>Syrphidae</i>)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Вид Журчалка цветочная (<i>Myciropa florum</i> L.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Зелёнушки (<i>Dolichopodidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Сем. Тахины (<i>Tachinidae</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Сем. Настоящие мухи (<i>Muscidae</i>)	3	-	5	-	-	-	2	-	-	2

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)		Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)		Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)	
	Имат	личинки	Имат	личинки	Имат	личинки
	Всего		Всего		Всего	
Стадии жизненного цикла						
Род Зеркальница (<i>Pyrellia</i> R.-D.)	1	-	1	-	-	-
Род <i>Luperosia</i> R.-D.	-	-	1	-	-	-
Вид Жигалка коровья малая (<i>Luperosia irritans</i> L.)	1	-	1	-	-	-
Сем. Дрозофила (<i>Drosophilidae</i>)	-	-	-	-	2	2
Сем. Мухи злаковые (<i>Chloropidae</i>)	1	-	1	-	-	-
Класс Нематоды (<i>Nematoda</i>)	6	-	6	1	1	42
Класс Малощетинковые (<i>Oligochaeta</i>)	-	-	2	-	2	12
Сем. Настоящие дождевые черви (<i>Lumbricidae</i>)	2	-	2	-	10	10
Класс Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	3	-	12	-	20	79
Род Прудовик (<i>Limnaeus</i>)	-	-	5	-	10	47
Вид Прудовик обыкновенный (<i>Limnaea stagnalis</i>)	2	-	2	-	21	21
Вид Прудовик овальный (<i>Limnaea ovata</i>)	3	-	3	-	9	9
Вид Лимнея перегра (<i>Limnaea peregra</i>)	-	-	-	-	7	7
Род Кагушка (<i>Planorbis</i>)	1	-	2	-	10	12
Вид Кагушка скрученная (<i>Planorbis contortus</i>)	1	-	1	-	2	2

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	Ширинская лесостепь (2003–2004 гг.) (n=70)			Канская лесостепь (2004–2005 гг.) (n=20)			Назаровская лесостепь (2005–2009 гг.) (n=99)		
	Стадии жизненного цикла								
	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего
Род <i>Bithynia</i> .	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Вид Битиния щупальцевая (<i>Bithynia tentaculata</i>)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Класс. Паукообразные (<i>Arachnoidea</i>), отр. Пауки (<i>Aranei</i>)	70	-	70	5	-	5	126	-	126
Отряд <i>Acariiformes</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	42
Сем. Панцирный клещ (<i>Oribatidae</i>)	-	-	-	1	-	1	32	7	39
Сем. Краснотелковые (<i>Trombididae</i>)	-	-	-	-	-	-	2	1	3
Отряд <i>Parasitiformes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	12
Сем. Фитосеиды (<i>Phytoseiidae</i>)	-	-	-	-	-	-	3	-	3
Сем. Гамазовый клещ (<i>Gamasina</i>)	-	-	-	-	-	-	7	2	9
Отряд Двуларноногие, многоножки (<i>Diplopoda</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Отряд Бokoплавy (<i>Amphipoda</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Всего	362	49	411	76	7	83	839	140	979

* – таксон дан по Главилющикову; **1** – пищевые объекты, относящиеся к одному отряду, классу; **1** – пищевые объекты, относящиеся к одному семейству, подсемейству; *1* – пищевые объекты, относящиеся к одному роду; **1** – объекты, относящиеся к одному виду.

Качественный и количественный анализ пищевых компонентов амфибий
Назаровской лесостепи (2007–2009 гг.)

	P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n =89)		Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла					
	ИМАГО	Личинки	ИМАГО	Личинки	ИМАГО	Личинки
Отряд Ногохвостки (<i>Collembola</i>)	3	1	4	-	-	-
Отряд Стрекозы (<i>Odonata</i>)	5	2	60	-	1	1
Сем. Стрекозы настоящие (<i>Libellulidae</i>)	-	-	1	-	-	-
Род <i>Orithetrum</i> Newm.	1	-	1	-	-	-
Сем. Красотки (<i>Galopterygidae</i>)	2	-	2	-	-	-
Сем. Лютки (<i>Lestidae</i>)	3	-	3	-	-	-
Сем. Стрелки (<i>Coenagrionidae</i>)	45	1	46	-	-	-
Сем. Коромысла (<i>Aeschnidae</i>)	1	-	1	-	-	-
Отряд Веснянки (<i>Plecoptera</i>)	-	-	4	-	-	-
Сем. Веснянковые (<i>Perlodidae</i>)	4	-	4	-	-	-
Отряд прямокрылые (<i>Orthoptera</i>)	1	-	2	-	1	1
Сем. Саранчовые настоящие (<i>Acrididae</i>)	1	-	1	1	1	1
Отряд Равнокрылые (<i>Homoptera</i>)	-	-	24	1	1	1
Подотряд Цикадовые (<i>Cicadinea</i>)	13	3	16	13	10	23
Подотряд Тли (<i>Aphidinea</i>)	7	1	8	3	-	3

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. ridibunda (n=75)			R. arvalis (n =89)			Bufo bufo (n =29)		
	Стадии жизненного цикла								
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего
Отряд полужесткокрылые или клопы (Hemiptera)	6	2	<u>64</u>	5	-	<u>12</u>	-	-	<u>1</u>
Сем. Гребляки (Corixidae)	16	6	22	-	-	-	-	-	-
Сем. Плавты (Naucoridae)	18	-	18	1	-	1	-	-	-
Сем. Гладыши (Notonectidae)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Водомерки палочковидные (Hydrometridae)	3	1	4	-	-	-	-	-	-
Сем. Водомерки (Gerridae)	10	-	10	1	1	2	-	-	-
Сем. Прибрежники (Saldidae)	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Сем. Краевики (Coreidae)	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Сем. Щитники полшаровидные (Coptosomatidae)	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Сем. Щитники-Черепашки(Scutelleridae)	-	-	-	1	-	1	-	-	-
Сем. Щитники (Pentatomidae)	1	-	1	1	-	1	-	-	-
Отряд Жесткокрылые (Coleoptera)	14	-	<u>109</u>	14	4	223	43	-	289
Сем. Жужелицы (Carabidae)	4	1	10	32	1	47	58	-	120
Род Красотел (Calosoma Web.)	-	-	-	-	-	-	4	-	4

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=89)				Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла							
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки
Род Жужулицы (<i>Carabus L.</i>)	-	-	-	4	-	4	-	23
Жужелица фиолетовая (<i>Carabus violaceus L.</i>)	-	-	-	-	-	-	2	2
Жужелица черная лесная (<i>Carabus grabratus Payk.</i>)	-	-	-	-	-	-	21	21
Род Бегунчик (<i>Bembidion Latr.</i>)	4	-	4	9	-	9	4	4
Род Птеростих (<i>Pterostichus Bon.</i>)	-	-	-	1	-	1	-	6
Птеростих разноцветный (<i>Pterostichus versicolor Sturm.</i>)	-	-	-	-	-	-	4	4
Птеростих проворный (<i>Pterostichus Sirenus Panz.</i>)	-	-	-	-	-	-	2	2
Род Быстряк (<i>Agonum Bon.</i>)	-	-	-	-	-	-	1	1
Род <i>Calathus Bon.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1
Моховик черноголовый (<i>Calathus Melanocephalus L.</i>)	-	-	-	-	-	-	1	1
Род Тускляк (<i>Amara Bon.</i>)	-	-	-	-	-	-	3	3
Род <i>Zabrus Cl.</i>	-	-	-	-	-	-	-	19

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. tidibunda (n=75)		R. arvalis (n =89)		Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла					
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО
Жужелица хлебная обыкновенная (<i>Zabrus tenebrioides</i> Gz.)	-	-	-	-	-	19
Род Бегун настоящий (<i>Harpalus Latr.</i>)	1	-	1	-	-	1
Сем. Вертячки (<i>Gyrinidae</i>)	2	-	2	-	-	-
Сем. Плавуны (<i>Dytiscidae</i>)	4	3	9	-	-	1
Вид Плавунок окаймленный (<i>Dytiscus marginalis</i> L.)	2	-	2	-	-	-
Сем. Водолюбы (<i>Hydrophilidae</i>)	5	-	5	-	-	-
Сем. Мертвоеды (<i>Silphidae</i>)	-	-	-	3	-	23
Род Могильщик (<i>Necrophorus</i> F.)	-	-	-	-	-	1
Род Мертвоед (<i>Silpha</i> L.)	-	-	-	-	-	20
Вид Мертвоед ребристый (<i>Silpha carinata</i> Hbst.)	-	-	-	19	1	20
Вид Мертвоед темный (<i>Silpha obseura</i> L.)	-	-	-	-	-	4
Сем. Жуки-рогачи (<i>Lucanidae</i>)	-	-	-	-	-	1
Сем. Жуки пластинчаусые (<i>Scarabaeidae</i>)	-	-	3	6	-	8
						6
						19

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=89)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла					
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего
Род Навозник-землерой (<i>Geotrupes Latr.</i>)	1	-	1	-	-	11
Вид Навозник обыкновенный (<i>Geotrupes Stercorarius L.</i>)	-	-	-	-	11	11
Род Афодий (<i>Aphodius L.</i>)	1	-	1	-	-	2
Род Калоед (<i>Onthophagus Latr.</i>)	-	-	-	2	-	-
Род Хрущ майский (<i>Melolontha F.</i>)	1	-	1	-	-	-
Сем. Щелкуны (<i>Elaterridae</i>)	4	-	6	4	10	36
Род Коримбитес (<i>Corymbites Latr.</i>)	-	-	-	1	-	1
Род <i>Dalorius Eschz.</i>	-	-	-	4	-	4
Род Щелкун полевой (<i>Agriotes Eschz.</i>)	1	-	1	15	-	17
Вид Щелкун полосатый (<i>Agriotes lineatus L.</i>)	-	-	-	2	-	2
Вид Щелкун полевой (<i>Agriotes sputator L.</i>)	-	-	-	-	-	1
Род <i>Brachylacon Motsch.*</i>	1	-	1	-	-	-
Сем. Мягкотелки (<i>Cantharidae</i>)	2	-	2	6	2	9

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n=89)		Bufo bufo (n=29)	
	Стадии жизненного цикла					
	ИМАГО	Личинки	Всего	ИМАГО	Личинки	Всего
Вид Мягкотелка деревенская (<i>Cantharis rustica Fall.</i>)	-	-	-	1	-	1
Сем. Карапузики (<i>Histeridae</i>)	-	-	-	1	-	-
Сем. Плоскотелки (<i>Cucujidae</i>)	-	-	-	-	-	1
Сем. Божьи коровки (<i>Coccinellidae</i>)	1	-	7	-	1	3
Род <i>Hippodamia Muls.</i>	-	-	2	-	-	-
Вид Коровка тринадцатиготочная (<i>Hippodamia tredecimpunctata L.</i>)	2	-	2	-	-	-
Род <i>Agonia Muls.</i>	1	-	1	-	-	-
Род Коровка настоящая (<i>Coccinella L.</i>)	-	-	3	1	-	1
Вид Коровка узорчатая (<i>Coccinella hieroglyphica L.</i>)	1	-	1	-	-	-
Вид Коровка пятиточечная (<i>Coccinella quinquepunctata L.</i>)	1	-	1	-	-	-
Вид Коровка семиточечная (<i>Coccinella septempunctata L.</i>)	1	-	1	-	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n =89)		Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла					
	Имаго	Личинки	Всего	Имаго	Личинки	Всего
Род <i>Proprylaea</i> Muls.	-	-	-	-	-	-
Вид Коровка четырнадацатипочечная (<i>Proprylaea quatuordecimpunctata</i> L.)	-	-	-	1	-	-
Сем. Хищники (<i>Staphylinidae</i>)	1	-	1	19	1	20
Вид Хищник береговой (<i>Bolitobius fracticornis</i> Payk.)*	-	-	-	-	-	5
Сем. Усачи (<i>Cerambycidae</i>)	1	-	25	1	1	2
Род Скрипун (<i>Saperda</i> F.)	24	-	24	7	-	-
Сем. Листоеды (<i>Chrysomelidae</i>)	4	-	5	9	-	-
Род Радужница (<i>Donacia</i> F.)	1	-	1	-	-	-
Род Листоед травяной (<i>Chrysolina</i> Motsch.)	-	-	-	4	-	-
Род Блошка ивовая (<i>Crepidodera</i> Chevrr.)	-	-	-	1	-	-
Сем. Зерновки (<i>Bruchidae</i>)	4	-	4	19	-	-
Сем. Долгоносики (<i>Curculionidae</i>)	6	-	16	12	-	25
Род Сколарь (<i>Otiorrhynchus</i> Germ.)	-	-	-	2	-	14
Род Слоник-листогрыз (<i>Polydrosus</i> Germ.)	1	-	1	-	-	1

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. rufibunda (n=75)		R. arvalis (n =89)		Bufo bufo (n =29)				
	Стадии жизненного цикла								
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего
Род Слоник клубеньковый (<i>Sitona Germ.</i>)	-	-	-	-	-	-	5	-	5
Род <i>Tanymecus Schön.</i>	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Род Клеон (<i>Cleonus Schönh.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Слоник травяной (<i>Phytomyia Schönh.</i>)	5	-	5	2	-	2	-	-	-
Род Смолевка (<i>Pissodes Germ.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Семяка (<i>Apion Hbst.</i>)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Отряд Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>)	3	2	30	5	5	38	-	1	3
Сем. Моли (<i>Tineidae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Белянка (<i>Pteridae</i>)	-	12	12	-	1	1	-	-	-
Сем. Голубянки (<i>Lycaenidae</i>)	4	-	4	-	-	-	-	-	-
Сем. Пяденицы (<i>Geometridae</i>)	-	1	1	1	-	1	-	1	1
Сем. Совки (<i>Noctuidae</i>)	5	2	7	3	23	26	-	1	1
Отряд Ручейники (<i>Trichoptera</i>)	37	8	45	-	-	-	-	-	-
Отряд Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	6	-	38	4	-	39	7	-	814

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. rufibunda (n=75)			R. arvalis (n=89)			Vufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла								
	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего	имаго	личинки	всего
Сем. Пилильщики настоящие (<i>Tenthredinidae</i>)	1	-	1	1	8	9	-	-	-
Сем. Наездники (<i>Ichneumonidae</i>)	3	-	3	5	-	5	-	-	-
Сем. Бракониды (<i>Bracoonidae</i>)	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Сем. Осы-блестянки (<i>Chrysididae</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Осы обыкновенные (<i>Vespidae</i>)	-	-	3	-	-	-	-	-	-
Род Шершень (<i>Vespa L.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Оса (<i>Vespa Thoms.</i>)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Сем. Пчелиные (<i>Apidae</i>)	-	-	4	-	-	-	-	-	-
Род <i>Apis L.</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Вид Пчела медоносная (<i>Apis mellifera L.</i>)	2	-	2	-	-	-	-	-	-
Род Шмель (<i>Bombus Latr.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Род Андрена (<i>Andrena F.</i>)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Муравьи настоящие (<i>Formicidae</i>)	6	-	20	2	-	16	4	-	626
Род Лазнус (<i>Lasius F.</i>)	2	-	12	10	-	14	-	-	228
Вид Муравей черный (<i>Lasius niger L.</i>)	10	-	10	4	-	4	123	-	123

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. rufibunda (n=75)			R. arvalis (n=89)			Bufo bufo (n=29)		
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО
Вид Муравей земляной желтый (<i>Lasius flavus</i> F.)	-	-	-	-	-	-	105	-	105
Род Муравей-древоточец (<i>Camponotus Mayr.</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	31
Вид Муравей-древоточец черный (<i>Camponotus vagus Scop.</i>)	-	-	-	-	-	-	31	-	31
Род Формика (<i>Formica</i> L.)	-	-	2	-	-	-	-	-	363
Вид Муравей лесной рыжий (<i>Formica rufa</i> L.)	1	-	1	-	-	-	363	-	363
Вид Муравей лесной темно-бурый (<i>Formica fusca</i> L.)	1	-	1	-	-	-	-	-	-
Сем. Муравьи-мирмики (<i>Myrmecidae</i>)	-	-	-	2	-	-	13	-	181
Вид Мирмика рыжая (<i>Myrmica laevinodis</i> Nyl.)	-	-	-	1	-	-	168	-	168
Отряд Двукрылые (<i>Diptera</i>)	56	2	167	39	6	91	22	-	23
Сем. Комары зимние (<i>Trichoceridae</i>)	-	-	-	2	-	2	-	-	-
Сем. Болотницы (<i>Limoniidae</i>)	-	-	-	1	-	1	-	-	-

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. ridibunda (n=75)		R. arvalis (n =89)		Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла					
	Имаго	личинки	всего	Имаго	личинки	всего
Сем. Комар-долгоножка (<i>Tipulidae</i>)	16	-	16	3	-	3
Сем. Комары настоящие (<i>Culicidae</i>)	-	-	26	4	-	24
Род Комар настоящий (<i>Culex L.</i>)	26	-	26	-	-	20
Вид Комар-пискун (<i>Culex pipiens L.</i>)	-	-	-	20	-	20
Сем. Детритницы (<i>Sciaridae</i>)	1	-	1	1	-	1
Сем. Мокрецы (<i>Ceratopogonidae</i>)	-	-	-	1	-	1
Сем. Комар-звонец (<i>Chironomidae</i>)	59	-	59	6	-	6
Сем. Слепни (<i>Tabanidae</i>)	-	-	-	-	2	2
Сем. Ляввинки (<i>Stratiomyidae</i>)	-	-	5	-	2	2
Род Ляввинка (<i>Stratiomys Geoffr.</i>)	4	1	5	-	-	-
Сем. Зеленушки (<i>Dolichopodidae</i>)	-	1	1	-	2	2
Сем. Тахинны (<i>Tachinidae</i>)	-	-	-	2	-	2
Сем. Мухи плодовые (<i>Drosophilidae</i>)	1	-	1	-	-	-
Сем. Мухи злаковые (<i>Chloropidae</i>)	-	-	-	-	-	1
Отряд Уховертки (<i>Dermoptera</i>)	-	-	-	-	-	1
Класс Нематоды (<i>Nematoda</i>)	1	-	1	41	-	41
Класс Малощетинковые (<i>Oligochaeta</i>)	-	-	-	-	-	10

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. ridibunda (n=75)			R. arvalis (n =89)			Bufo bufo (n =29)		
	Стадии жизненного цикла								
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО
Сем. Настоящие дождевые черви (<i>Lumbricidae</i>)	-	-	-	10	-	10	-	-	-
Класс Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>)	6	-	<u>24</u>	18	-	<u>59</u>	-	-	<u>1</u>
Род Прудовик (<i>Limnaeus</i>)	-	-	<u>66</u>	4	-	<u>39</u>	1	-	<u>1</u>
Вид Прудовик обыкновенный (<i>Limnaeus stagnalis</i>)	51	-	51	21	-	21	-	-	-
Вид Прудовик овальный (<i>Limnaeus ovata</i>)	7	-	7	9	-	9	-	-	-
Вид Прудовик ушковый (<i>Limnaeus auricularia</i>)	5	-	5	-	-	-	-	-	-
Вид Прудовик малый (<i>Limnaeus truncatula</i>)	3	-	3	-	-	-	-	-	-
Вид Лимнея перелга (<i>Limnea peregra</i>)	-	-	-	5	-	5	-	-	-
Род Кагушка (<i>Planorbis</i>)	9	-	22	2	-	2	-	-	-
Вид Кагушка роговая (<i>Planorbis corneus</i>)	4	-	4	-	-	-	-	-	-
Вид Килевая катушка (<i>Planorbis corinatus</i>)	9	-	9	-	-	-	-	-	-
Отряд Пауки (<i>Aranei</i>)	68	-	<u>68</u>	66	-	<u>66</u>	17	-	<u>17</u>

Кормовые объекты (Систематика: Б.М. Мамаев)	P. pidiibunda (n=75)			R. arvalis (n =89)			Bufo bufo (n =29)	
	Стадии жизненного цикла						ИМАГО	ВСЕГО
	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО	ИМАГО	ЛИЧИНКИ	ВСЕГО		
Отряд Акариформные клещи (<i>Acariiformes</i>)	-	-	<u>31</u>	-	-	<u>19</u>	-	-
Сем. Клещ панцирный (<i>Oribatidae</i>)	24	4	<u>28</u>	12	5	<u>17</u>	-	-
Сем Красотелковые (<i>Trombididae</i>)	2	1	<u>3</u>	1	1	<u>2</u>	-	-
Отряд Parasitiformes	-	-	-	-	-	<u>8</u>	-	-
Сем. Гамазов клещ (<i>Gamasina</i>)	-	-	-	6	2	<u>8</u>	-	-
Отряд Боклопавы (<i>Amphipoda</i>)	-	-	-	-	1	<u>1</u>	-	-
Отряд Двухпарноногие, многоножки (<i>Diplopoda</i>)	-	-	-	-	-	-	1	<u>1</u>
Отряд Хвостатые амфибии (<i>Caudata</i>)	-	3	<u>3</u>	-	-	-	-	-
Отряд Бесхвостые амфибии (<i>Anura</i>)	-	2	<u>2</u>	-	-	-	-	-
Итого	686	60	<u>746</u>	545	90	<u>635</u>	1139	<u>1153</u>

* – таксон дан по Плавильщикову;

1 – пищевые объекты, относящиеся к одному отряду, классу;

1 – пищевые объекты, относящиеся к одному семейству, подсемейству;

l – пищевые объекты, относящиеся к одному роду;

1 – объекты, относящиеся к одному виду.

Морфометрические параметры сибирского углозуба (*Salamandrella keiserlingii*),
Назаровская лесостепь, пойменный луг р. Береш

Показатели	m.	L.	Lt.c.	L.c.	Sp. in.	Sp. ip.	D.n.o.	S.	L. cd.	Lt. cd.
X ± Sr.Error	7.4 ± 0.4	60.8 ± 2.5	8.9 ± 0.5	10.8 ± 0.6	2.9 ± 0.12	3 ± 0.05	2 ± 0.03	13.25 ± 0.25	49.1 ±1.8	6.1 ± 0.74
σ ²	0.91	25	1.19	1.4	0.06	0.01	0.006	0.25	13.9	2.2
Lim	1.8-7.5	37-61.5	6.6-9	7.9-9.5	2.4-2.9	2.2-3.5	1.6-2.1	13-14	19.8- 57.1	4.6-7.6
Самки (n=4)		Самцы (n=4)								

Морфометрические параметры серой жабы (*Bufo bufo*), Назаровская лесостепь, пойма р. Берешь

Показатели	m.	L.	L.t.c.	Sp. in.	Sp. ip	F.	T.	t.	C.int.	L.t.t.ci.	A.t.ci.
X ± Sr.Error	116 ± 1.1	87±1.1	33.4 ± 0.4	5.7 ± 0.12	10.9± 0.3	37.1± 0.7	34.3± 0.3	59.9 ± 0.8	5 ± 0.2	3±0.1	2.7±0.2
	Lim	96.5- 134.2	79.3- 99.2	30- 38.6	5-7	8.6- 13.5	31.8- 37.3	54.6- 68.3	2.8-7.5	2.3- 4.6	0.3-2.4
6²	150	27	4.2	0.36	2.2	12.8	2.8	15.3	1.1	0.29	0.30
X ± Sr.Error	97.4 ± 2.7	76.4±1,3	27.6 ± 1.9	4.3±1.2	5.8± 0.57	30.5± 0.8	30.9± 1.5	50.9 ± 4.4	4.3± 0.4	2.6 ± 0.005	2.06 ± 0.27
	Lim	70.9- 100,3	70.9- 89.4	24.1- 32.9	3.4-4.9	4.8-6.8	27.7-35	38.5- 59.5	4.3-5	2-3.3	1.5-2.7
6²	31.2	76	15.96	4.33	1	3	9.4	79	0.7	0.3	0.3

Морфометрические параметры остроумордой лягушки (*Rana arvalis*) лесостепи Средней Сибири

Показатели	m.	L.	L. c.	Lt.c	Sp. in.	Sp. ip.	D.n. o.	L. tym.	F.	T.	t.	C.int.	L.t.t. ci.	A.t. ci.	Dig.4 D.p.	1	
X ± Sr.Error	15.5± 0.5	51.1± 0.7	17.7± 0.7	18.1± 0.3	4.1± 0.07	4.3± 0.1	3.2± 0.1	3.4± 0.08	23.9± 0.2	24.7± 0.3	37.6± 0.5	3 ± 0.07	1.3± 0.15	2 ± 0.1	28 ± 0.7	7.3± 0.7	-
	Lim	6.3- 26.6	11.5- 61.7	14.6- 23.4	12- 28.6	2.5- 5.5	2.8- 7.7	2.7-5	2.3- 4.7	16.1- 30	16.5- 30.4	25- 46.8	2.1- 4.1	0.9- 2	0.9-6	21.6- 41	3.3- 10
б ²	25	48.3	6.3	6	0.3	0.9	0.4	0.3	9.8	9.3	20.8	0.26	1.3	0.8	17.6	6	-
X ± Sr.Error	16.2± 0.4	51.9± 0.4	19 ± 0.6	18 ± 0.2	5.1± 0.05	4.1± 0.09	2.4± 0.1	3.4 ± 0.07	25.1 ±0.2	26.3± 0.2	39.6± 0.19	2.9± 0.06	2.7± 0.1	1.7± 0.08	29.1± 0.5	8.1± 0.34	2.7± 0.07
	Lim	5.1- 31.1	32.5- 63.2	14- 25.7	9- 21.5	2.7- 5.8	2.1- 7.5	1.7- 3.4	2.1- 4.6	18- 33.2	17.6- 32.3	21.1- 52.1	1- 4.8	0.8- 5.3	0.39- 3	19.6- 38.5	42.- 10.2
б ²	33.8	37.5	11.4	3.9	0.4	1	0.4	0.36	10.2	11.2	29.3	0.4	2.7	0.38	16.4	2.5	0.53

**Морфометрические параметры сибирской лягушки (*Rana amurensis*),
Канская лесостепь, искусственный пруд р. Алейка**

Показатели	m.	L.	Lt.c.	Sp.in.	Sp.ip.	L. tum.	F.	T.	t.	S.int.	Lt.ci.	A.ci	I
X ± Sr.Error	19.3± 0.6	58.8± 0.8	19.2± 0.36	4.3 ± 0.09	4 ± 0.08	4.4 ± 0.13	27.9± 0.44	30 ± 0.37	45.5± 0.6	1.9± 0.07	1± 0.03	1.3 ± 0.04	-
	Lim	45.7- 71.8	14.2- 24.4	3.1- 5.6	2.7- 5.7	3-5.6	20.7- 34.4	22.7- 35.2	35.9- 56	1-3.6	0.5- 1.9	0.5- 2.4	-
6 ²	22.8	38.3	5.8	0.44	0.4	0.5	10	7.3	20.4	0.26	0.08	0.12	-
X ± Sr.Error	19.7± 0.77	57.6± 0.12	19.3± 0.28	4.4 ± 0.1	4.2 ± 0.1	4.3 ± 0.11	27.8± 0.4	30± 0.4	45.6± 0.6	2 ± 0.06	1.2 ± 0.06	1.4 ± 0.05	2.6 ± 0.11
	Lim	47- 66.4	16- 23.2	2.7- 6.7	2- 5.7	3.1-5.4	18.5- 32.7	23- 35.8	31.1- 53.1	1.2- 2.9	0.6- 2.4	0.8- 2.2	1.2- 4,5
6 ²	28	25.7	2.8	0.57	0.54	0.37	9	8.1	17.5	0.19	0.16	0.13	0.5
Самки (n=51)													
Самцы (n=47)													

**Морфометрические параметры озерной лягушки (*Rana ridibunda*),
Назаровская лесостепь, старца р. Береш**

Показатели	m.	L.	L. с.	L.t.c.	Sp. in.	Sp. ip.	L. tym.	F.	T.	t.	C.int.	L.t.t.ci.	A.t.ci.	Dig.4	D.p.	I
Х ± Sr.Error	58.5± 2	82.4± 1.5	27.7± 1.7	28.8± 0.4	5.2± 0.1	5± 0.3	5.6± 0.07	40.8± 0.5	43.9± 0.6	62.1± 0.9	4.3± 0.08	1.44± 0.1	1.6± 0.07	42.8± 0.8	14.7± 0.8	-
	Lim	43.4- 95.5	22-42	21.6- 34	3.6-7	2.5- 9.4	4.7-7	34.9- 50	37.4- 59	49.8- 74.4	3-5.7	0.8- 4.2	0.7- 2.3	27.5- 54.2	8.8- 18.6	-
σ ²	157	84	38	7.5	0.4	4.2	0.2	10.9	17	35.9	0.29	0.37	0.2	25	9.7	-
Х ± Sr.Error	47.7± 2.3	76.8± 1.1	24 ± 0.4	27.8± 0.5	4.5± 0.1	3.7± 0.1	5.1± 0.1	38.6± 0.6	40.7± 0.6	59.4± 0.9	4 ± 0.1	1.38 ± 0.05	1.5 ± 0.06	40.6± 0.8	12.8± 0.5	1.51± 0.06
	Lim	58.4- 91.8	21.4- 26.8	20.2- 35	2.7-6	1.3- 8.5	2.5- 6.9	28- 47.8	31.8- 49.3	46.7- 72.9	1.4- 5.8	0.8-3	0.6- 2.2	32.3- 47	6.3- 18	0.6- 2.2
σ ²	254	59.2	3	12.2	0.6	1.7	0.8	19.3	19.1	42.3	0.67	0.16	0.19	17.2	10.7	0.19

Самки

Самцы

Научное издание

Александр Алексеевич Баранов
Светлана Николаевна Городилова

ЗЕМНОВОДНЫЕ ЛЕСОСТЕПИ
СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Монография

Редактор *Н.А. Агафонова*
Корректор *А.П. Малахова*
Верстка *Н.С. Хасанишина*

660049, Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89.
Редакционно-издательский отдел КГПУ,
т. 217-17-52, 217-17-82

Подписано в печать 22.12.15. Формат 60x84 1/16.
Усл. печ. л. 12,12. Бумага офсетная.
Тираж 300 экз. Заказ № 12-РИО-010

Отпечатано в типографии «Литера-принт»,
т. 295-03-40



Рис. 2. Искусственный пруд, Канская лесостепь, местообитание остромордой и сибирской лягушек (октябрь, 2008 г.)



Рис. 3. Озеро Сосновое, старица р. Чулым, Ачинский район (июль, 2005 г.)



Рис. 4. Озеро Малое, Шарыповский район (июль, 2005 г.)

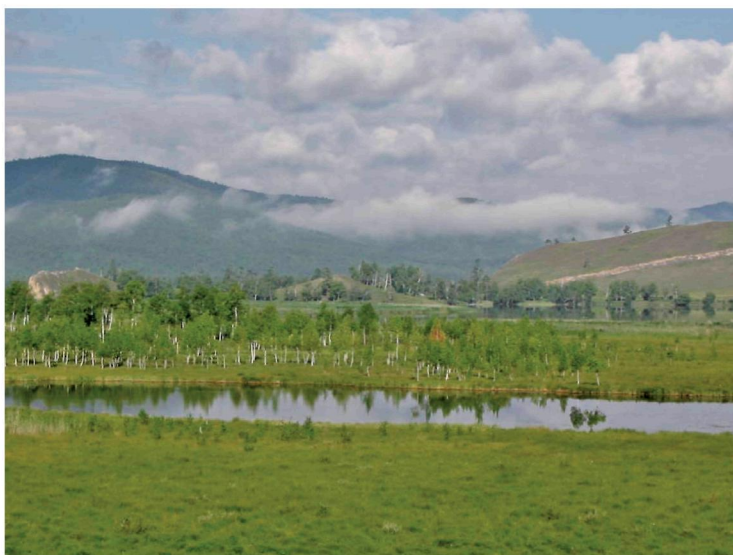
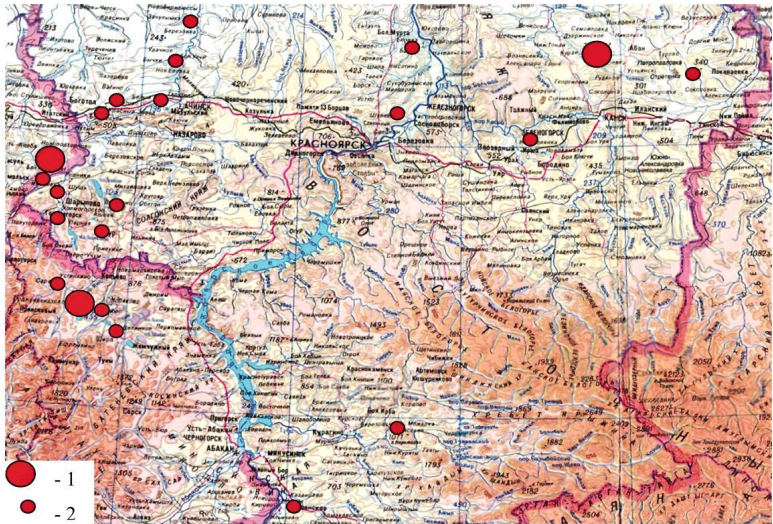


Рис. 5. Озеро Ошколь, Ширинский район, р. Хакасия (июль, 2005 г.)



*Рис. 6. Заболоченный берег оз. Черное,
местообитание остромордой лягушки (июнь, 2009 г.)*



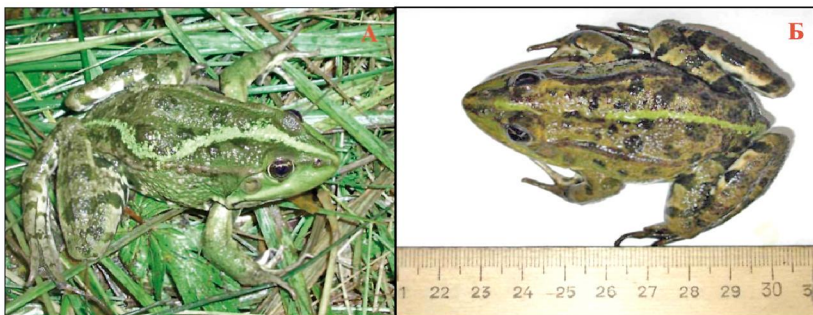
*Рис. 7. Стационарные и маршрутные исследования авторов
на территории лесостепи Средней Сибири: 1 – район стационарных
работ; 2 – места кратковременных работ*



*Рис. 8. Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii*, пойменный луг р. Береш*



Рис. 9. Головастик озерной лягушки (27 июня 2005 г.)



*Рис. 10. Озерная лягушка *Pelophylax (Rana) ridibunda*:
А – морфа с «деформированной» дорсальной полосой;
Б – морфа с прерванной центральной полосой*



*Рис. 15. Обыкновенная жаба *Bufo bufo*, пойма р. Береш, июнь 2008 г.*



Рис. 19. Старица р. Чулым, Ачинская лесостепь, местообитание сибирской лягушки *Rana amurensis*, июль, 2005 г.



Рис. 20. Озерная лягушка *Pelophylax ridibunda*, июнь 2009 г.



Рис. 21. Озерная лягушка, старица р. Береш, 2008 г.



*Рис. 28. Суточная кладка сибирского углозуба *Salmandrella keyserlingii*, май, 2008 г.*



*Рис.29. Погибающая кладка остромордой лягушки *Rana arvalis* на заболоченном участке в березовых колках, Канская лесостепь, май, 2006 г.*



*Рис.30. Самец остромордой лягушки *Rana arvalis* возле кладок, искусственный пруд. Канская лесостепь, май, 2005 г.*



*Рис. 31. Место размножения озерной лягушки *Pelophylax ridibunda* (во время амplexуса), старица р. Береш. Назаровская лесостепь, 2008 г.*



*Рис. 34. Озерная лягушка *Pelophylax (Rana) ridibunda*, в момент охоты на бабочек-боярышниц, старица р. Береш, июнь, 2007 г.*

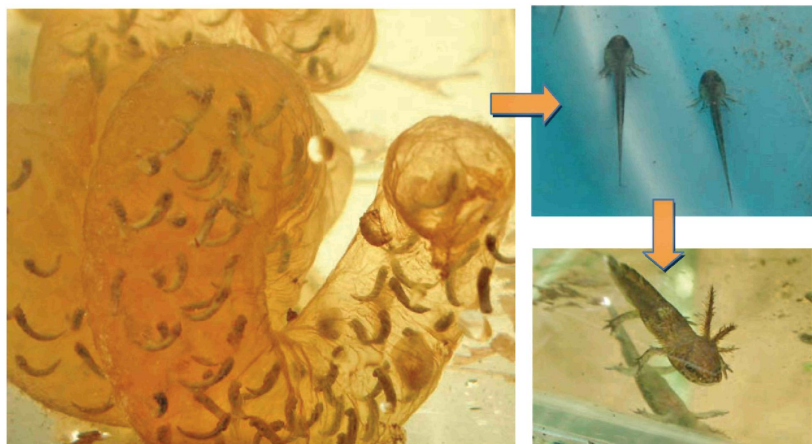


Рис. 38. Развитие личинок сибирского углозуба, старица р. Берези. Назаровская лесостепь, май–июнь, 2007 г.



*Рис. 41. Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii*. Назаровская лесостепь, июль, 2007 г.*



*Рис. 42 (А, Б). Обыкновенная жаба *Bufo bufo*. Назаровская лесостепь, берег оз. Коммунальное, июль, 2005 г.*

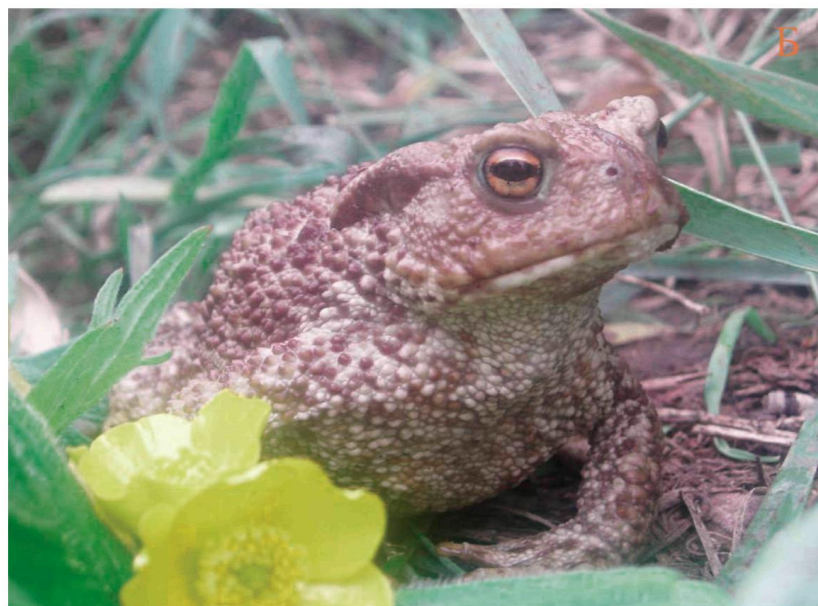




Рис. 43. Остромордая лягушка *Rana arvalis*. А – морфа «*maculata*»
Б и В – морфа «*striata*», Г – вариация морфы «*maculata*»



Рис. 44. Сибирская лягушка *Rana amurensis*.
Канская лесостепь, май 2006 г.



Рис. 45. Озерная лягушка *Pelophylax ridibunda*.
Назаровская лесостепь, июль, 2008 г.

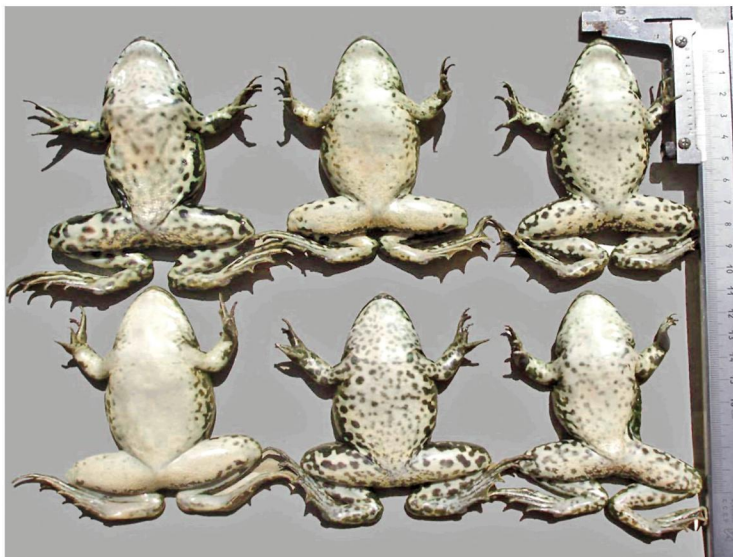


Рис. 46. Вариации рисунка на нижней стороне тела озерной лягушки, Назаровская лесостепь, старица р. Берези, июнь, 2008 г.

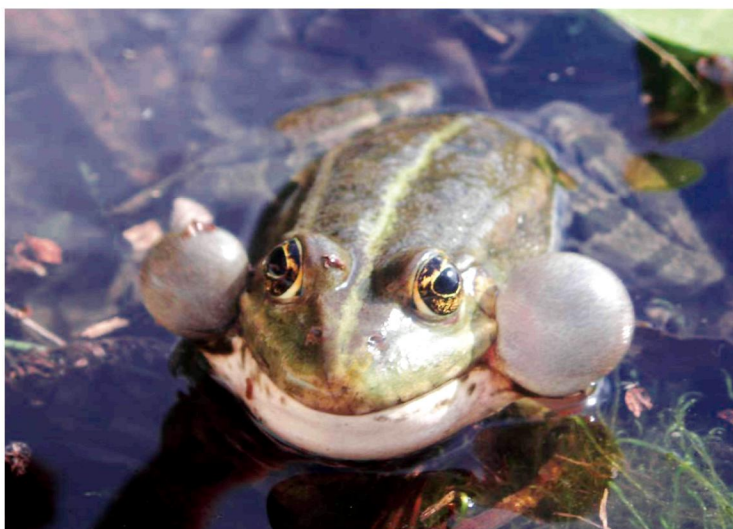


Рис. 47. Состояние резонаторов самца озерной лягушки во время вокализации



Рис. 51. Места скопления кладок амфибий рода *Rana* на искусственном пруду, д. Мокруша, Канская лесостепь, май, 2006 г.

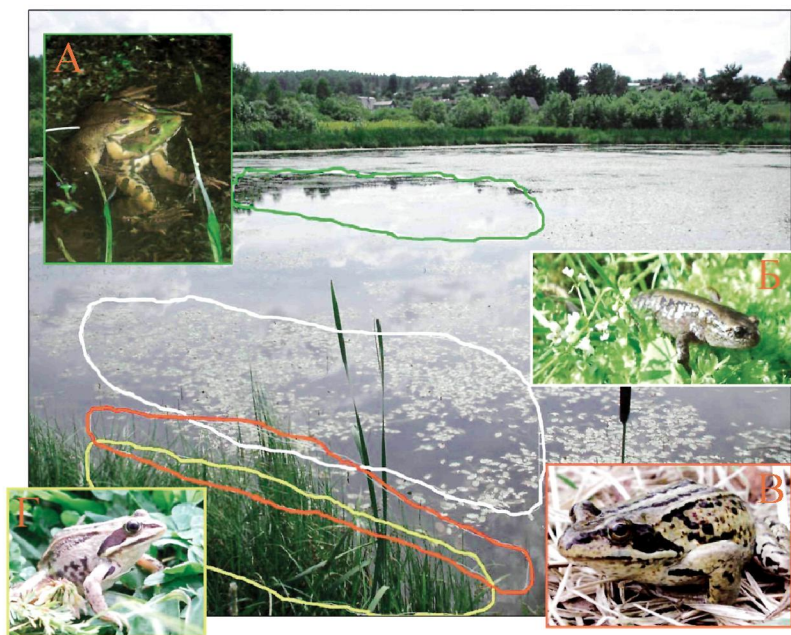


Рис. 52. Нерестовые предпочтения разных видов амфибий при симбиотопическом сосуществовании: А – озерная, Б – сибирский углозуб, В – сибирская, Г – остромордая лягушка



Рис. 55. Развитие остромордой лягушки *Rana arvalis*:
А, Б, В, Г – эмбриональное; Д, Е – постэмбриональное