

УДК 591.597.6

## ДИНАМИКА ПИТАНИЯ СЕГОЛЕТОК БУРЫХ ЛЯГУШЕК В ПЕРИОД ЗАВЕРШЕНИЯ МЕТАМОРФОЗА

© 1995 г. В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Поступила в редакцию 26.04.93 г.

Показаны особенности трофических связей сеголеток бурых лягушек с почвенной мезофауной на урбанизированных территориях в начальный период их наземной жизни. Обсуждаются изменения биоценотической роли данной группы.

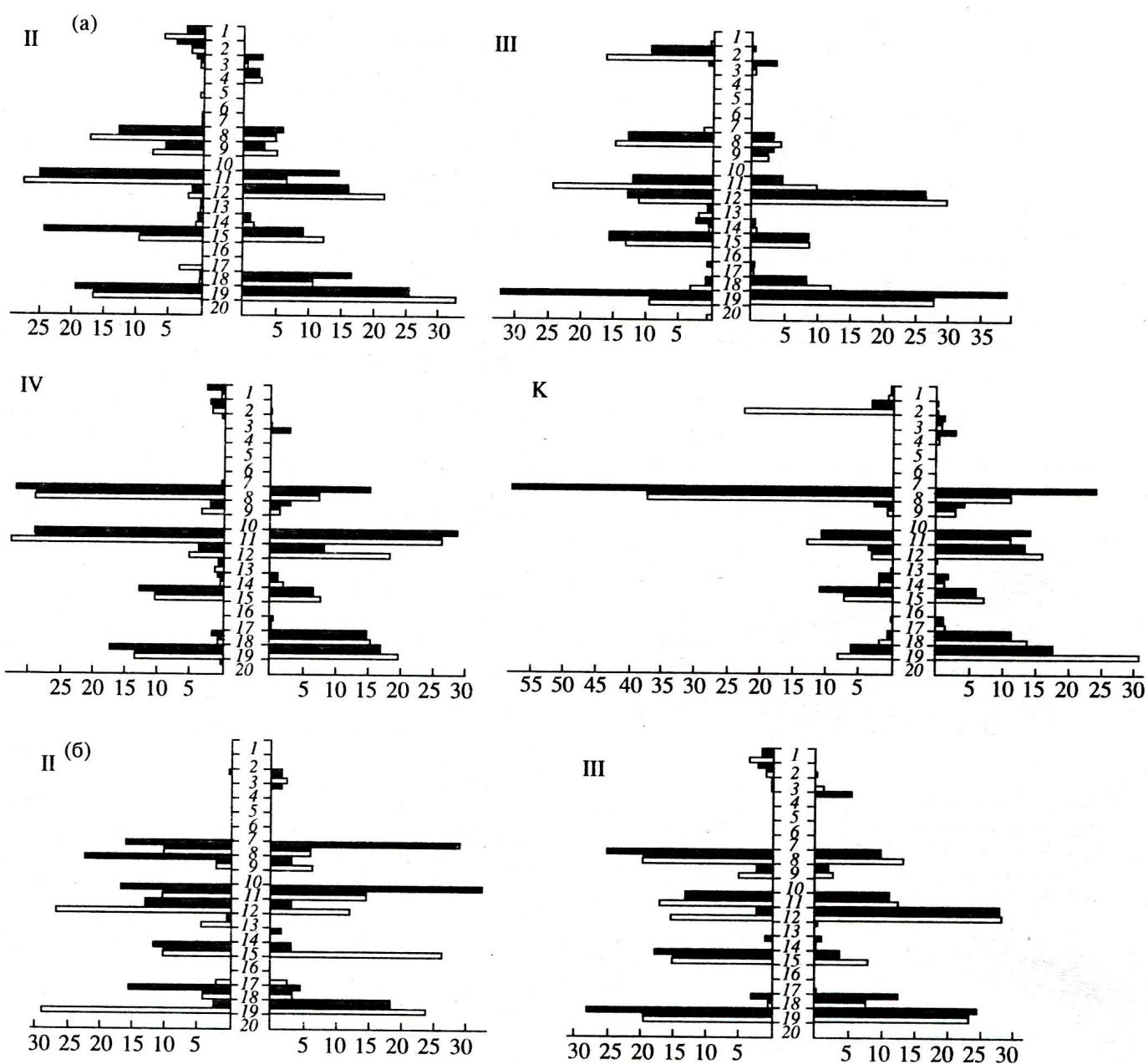
Вопрос о биоценотической роли земноводных достаточно глубоко изучен многими авторами и в различных аспектах. Специфика роли амфибий определяется тем, что они являются связующим звеном трофических цепей суши и пресноводных водоемов (Гаранин, 1976). Особое место занимают земноводные в приводных и водных экосистемах, где они выступают, в связи с особенностями своего развития, консументами 1-го порядка, а затем переходят к хищничеству (Гаранин, 1981). Пищевой спектр амфибий говорит об их значительной роли в уничтожении вредных для сельского и лесного хозяйства насекомых (Шварц, 1948; Папанян, 1949). Показано, что по мере возрастаания действия антропогенного и пирогенного факторов полезность ряда видов возрастает благодаря росту потребления фитофагов (Белова, Костенко, 1976). Почти полное отсутствие пищевой специализации, которая определяется главным образом размерами пищевого объекта (Lotman, 1980), обусловливает потребление земноводными насекомых с криптической окраской, а также форм с неприятным вкусом и запахом, что существенно дополняет деятельность насекомоядных птиц (Шварц, 1948). Личинки амфибий потребляют массу органических остатков и одноклеточных водорослей, предотвращая "цветение" воды (Гайжаускене, Уселите, 1977). Питаюсь азотфиксирующими синезелеными водорослями, головастики вносят азот в трофические цепи (Seal, Bacvar, 1980). Биомасса личинок так высока, что их значительная роль в передаче вещества и энергии в биоценозах бесспорна (Шварц, 1973).

Ранее (Li, Lin, 1935) считалось, что сеголетки бесхвостых амфибий приступают к питанию животной пищей после полной резорбции хвоста. Фактически метаморфизирующие особи бесхвостых не питаются только в период прорыва передних конечностей (Кузьмин, 1987). Пищеварительные ферменты, необходимые для переваривания животной пищи, существуют уже на личиночной

стадии (Houdry et al., 1979; Sahy, Khare, 1988), к концу метаморфоза в спектре питания личинок возрастает доля животных кормов (Белова, 1965; Моткова, 1977). Переход сеголеток на питание беспозвоночными происходит до полной резорбцииrudimenta хвоста. У *Rana clamitans* это отмечается при длинеrudimenta 7 мм (Jenssen, 1967), у бурых лягушек (по нашим данным) при размереrudimenta от 1 до 13.5 мм. В спектре питания в этот период преобладают мелкие беспозвоночные – коллемболы, нематоды, тли, почвенные клещи и др. (Жукова, 1981; Леонтьева, 1987; Guyetant, 1967; Wheater, 1986).

Функциональная роль новой генерации определяется численностью и долей в конкретном сообществе. По биомассе амфибии могут превосходить высших наземных позвоночных (Копein, 1970; Равкин, Лукьянова, 1976; Куранова, Григорьев, 1980), т.е. можно полагать, что роль этой группы более значима в естественных, чем в городских экосистемах. С другой стороны, земноводные нередко одни из немногих позвоночных животных, населяющие урбанизированные территории. Известно, что на обширных площадях, подверженных антропогенному воздействию, ход биогеоценотических процессов определяется несколькими видами-убиквидами. Упрощение и изменение структуры биогеоценозов, отдельных цепей питания приводит к увеличению роли животных организмов как деструкторов органического вещества (Шварц, 1976).

В 1984 - 1988 гг. на территории г. Екатеринбурга и в пригороде изучали динамику численности сеголеток бурых лягушек (*Rana arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L.) и содержимое желудочно-кишечного тракта на 53-й и 54-й стадиях (Дабагян, Слепцова, 1975). Одновременно проводились учеты численности почвенных беспозвоночных. При каждом учете брали 6 кернов почвы площадью 0.045 м<sup>2</sup> и толщиной 0.05 м. Пробы переворачивали, устанавливали в стеклянных воронках под

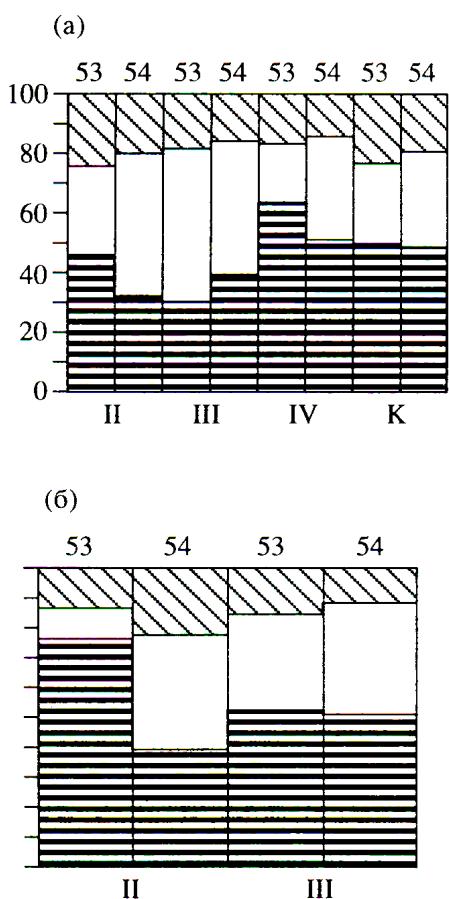


**Рис. 1.** Спектр групп беспозвоночных, встречающихся в почвенных пробах, и содержащее желудков сеголеток (в % от общего числа беспозвоночных; суммарные данные за 1985 - 1988 гг.) *Rana arvalis* (а) и *R. temporaria* (б).

По оси ординат – систематические группы, по оси абсцисс – проценты; слева – почвенная мезофауна, справа – содержащее желудков; 1 – Oligochaeta, 2 – Nematoda, 3 – Mollusca, 4 – Crustacea, 5 – Isopoda, 6 – Diplopoda, 7 – Myriapoda, 8 – Acari, 9 – Aranei, 10 – Pseudoscorpiones, 11 – Collembola, 12 – Homoptera, 13 – Thysanoptera, 14 – Hemiptera, 15 – Coleoptera, 16 – Neuroptera, 17 – Lepidoptera, 18 – Hymenoptera, 19 – Diptera, 20 – Psocoptera; заштрихованные столбики – 53-я стадия, незаштрихованные – 54-я.

электрическими лампами и беспозвоночных выгоняли в сосуды в 70%-ным раствором этанола. Всего было обработано 89 суммарных проб (534 керна). Учеты численности сеголеток проводились массовой меткой отрезанием пальцев. Так как изменения в спектрах питания и в естественном составе беспозвоночных каждый год были достаточно близки, на рис. 1 и 2 приведены инте-

грированные данные. За период исследований просмотрено 1267 желудков сеголеток *R. arvalis* и 471 желудок сеголеток *R. temporaria*. Разделение на зоны с разным уровнем антропогенного воздействия выполнено в соответствии с нашими предшествующими работами: II – многоэтажная застройка; III – малоэтажная застройка; IV – лесопарк, К – загородный участок.



**Рис. 2.** Соотношение трофических групп в спектре питания сеголеток бурых лягушек (суммарные данные за 1984 - 1988 гг.) *Rana arvalis* (а) и *R. temporaria* (б). 1 – сапрофаги, 2 – фитофаги, 3 – хищники; 53 и 54 – стадии развития.

Через две недели после метаморфоза в спектре питания *R. arvalis* отмечаются качественные и количественные изменения (рис. 1), наиболее ярко проявляющиеся в группировках, подвер-

**Таблица 1.** Потребление беспозвоночных сеголетками на 54-й стадии, % от числа объектов, потребляемых на 53-й стадии

Год	Зона					
	II	III	IV	K	II	III
	<i>Rana arvalis</i>				<i>R. temporaria</i>	
1984	187	5.6	170.9	–	148.8	29.4
1985	207.5	243.8	157.3	45.4	34.7	180.3
1986	46.3	72.3	30.6	62.1	–	160.3
1987	102.5	32.4	35.7	28.9	–	112.4
1988	34	60.2	28	12.7	82.6	60.1

женных значительному антропогенному воздействию (зона II). При этом в группировках сеголеток зон II и III доля фитофагов с возрастом увеличивается от 30.8% на 53-й стадии до 51.2% на 54-й, а доля хищников и сапрофагов уменьшается или не изменяется. В лесопарке и контроле значительных изменений в соотношении трофических групп не происходит (рис. 2).

Оценка сходства спектров питания метаморфизовавших и росших сеголеток *R. arvalis* и *R. temporaria* показала их значительное перекрывание и близость независимо от уровня антропогенной нагрузки (см. табл. 2). Перекрывание спектров питания определялось по модифицированному индексу Мориситы (Hurlbert, 1978). Наиболее существенны изменения в содержимом желудка только у сеголеток загородной популяции, так же как и изменения природного спектра беспозвоночных. Степень перекрывания содержимого желудочно-кишечного тракта с естественным спектром беспозвоночных у метаморфизовавших сеголеток в зоне II меньше, в сравнении с росшими сеголетками, что прямо противоположно результатам, полученным в других зонах и в контроле.

Аналогично выглядят данные по сеголеткам *R. temporaria* – степень перекрывания содержимого желудочно-кишечного тракта с естественным спектром увеличивается с возрастом (см. табл. 2). Установлено, что среднее количество пищевых объектов на один желудок к 54-й стадии, в сравнении с 53-й, значительно увеличивается (с 0.6 - 11.9 до 2.9 - 19.5), причем в городской черте давление генерации сеголеток на беспозвоночных, несмотря на снижение численности, в большинстве случаев остается на достоверно более высоком уровне ( $p \leq 0.001 - 0.005$ ), чем в естественных сообществах (табл. 1). Сходные данные получены и для травяной лягушки, хотя выживаемость сеголеток этого вида в городской черте ниже, чем у остромордой (см. табл. 4).

По учетам почвенной микро- и мезофауны в местах обитания сеголеток установлено, что с момента выхода на сушу до достижения 54-й стадии в 62.5% случаев в популяциях отмечается увеличение общего числа объектов на единицу площади (табл. 3). В местообитаниях городской черты такое увеличение отмечается лишь в 25% случаев, что, возможно, является следствием того, что эффективность изъятия беспозвоночных в городских изолятах в среднем в 2.1 раза больше. В зоне II за две недели возрастает количество клещей, пауков, коллембол, трипсов, перепончатокрылых и чешуекрылых и снижается число нематод, жесткокрылых, двукрылых. Равнокрылые представлены только фитофагами (Aphelinidae, Cicadinea, Aphrophoridae), среди перепончатокрылых также отмечены фитофаги (Cynipoidea).

## ДИНАМИКА ПИТАНИЯ СЕГОЛЕТОК БУРЫХ ЛЯГУШЕК

71

Таблица 2. Сходство спектров питания сеголеток бурых лягушек 53-й и 54-й стадии с естественным составом беспозвоночных, %

Год	Зона															
	II				III				IV				K			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>Rana arvalis</i>																
1985	83	70 <i>n</i> = 13	38 <i>n</i> = 14	68	83	68 <i>n</i> = 15	36 <i>n</i> = 15	67	88	83 <i>n</i> = 16	75 <i>n</i> = 55	76	65	45 <i>n</i> = 30	27 <i>n</i> = 19	24
1986	76	63 <i>n</i> = 16	54 <i>n</i> = 11	—	75	67 <i>n</i> = 9	63 <i>n</i> = 25	63	80	64 <i>n</i> = 30	32 <i>n</i> = 19	75	91	43 <i>n</i> = 30	37 <i>n</i> = 30	56
1987	85	45 <i>n</i> = 32	79 <i>n</i> = 32	70	91	93 <i>n</i> = 15	81 <i>n</i> = 13	81	94	93 <i>n</i> = 61	77 <i>n</i> = 44	97	91	67 <i>n</i> = 27	59 <i>n</i> = 30	99
1988	93	58 <i>n</i> = 39	65 <i>n</i> = 43	82	89	46 <i>n</i> = 30	63 <i>n</i> = 22	85	91	94 <i>n</i> = 69	68 <i>n</i> = 67	91	39	81 <i>n</i> = 30	67 <i>n</i> = 27	88
<i>R. temporaria</i>																
1985	73	61 <i>n</i> = 16	71 <i>n</i> = 12	43	61	21 <i>n</i> = 28	94 <i>n</i> = 21	11	—	—	—	—	—	—	—	—
1986	—	—	—	—	31	55 <i>n</i> = 23	61 <i>n</i> = 21	49	—	—	—	—	—	—	—	—
1987	—	—	—	—	85	73 <i>n</i> = 30	80 <i>n</i> = 30	97	—	—	—	—	—	—	—	—
1988	53	26 <i>n</i> = 15	74 <i>n</i> = 6	43	71	49 <i>n</i> = 28	46 <i>n</i> = 24	36	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание: *n* – количество обследованных желудков; 1 – 53-я стадия с 54-й; 2 – 53-я с естественным спектром; 3 – 54-я с естественным спектром; 4 – перекрывание естественных спектров.

Таблица 3. Плотность беспозвоночных экз/м<sup>2</sup> к моменту наступления 53-й и 54-й стадий

Год	Стадия	II зона	N*	III зона	N	IV зона	N	Загородный участок	N
1985	53	1567.5	2	1667.5	2	1022.7	4	667.0	1
	54	6670	2	2134.4	2	3779.7	4	11405.7	1
1986	53	–	–	3893.8	2	1567.5	2	1827.3	2
	54	2267.8	1	1853.9	2	2040.6	2	1387.0	2
1987	53	2201.1	2	2890.3	3	2081.0	4	2701.4	2
	54	1900.9	2	2423.4	4	1600.9	4	5902.9	2
1988	53	2684.7	5	1984.3	4	1445.2	5	3134.9	2
	54	2067.7	4	1450.7	4	1760.9	5	3068.2	2

\* N – количество суммарных проб.

**Таблица 4.** Выживаемость сеголеток к 54-й стадии, % от 53-й

Год	<i>Rana arvalis</i>				<i>R. temporaria</i>	
	Зона					
	II	III	IV	K	II	III
1984	68.1 <i>n</i> = 720	8.0 <i>n</i> = 1870	44.7 <i>n</i> = 1572	—	45.2 <i>n</i> = 126	10.9 <i>n</i> = 3840
1985	49.7 <i>n</i> = 169	80.6 <i>n</i> = 992	51.1 <i>n</i> = 1414	14.2 <i>n</i> = 367	10.1 <i>n</i> = 525	8.1 <i>n</i> = 3952
1986	20.1 <i>n</i> = 1830	66.7 <i>n</i> = 180	24.2 <i>n</i> = 227	38.6 <i>n</i> = 685	—	63.9 <i>n</i> = 833
1987	51.6 <i>n</i> = 2382	11.6 <i>n</i> = 3105	22.6 <i>n</i> = 2222	20.6 <i>n</i> = 1035	—	46.5 <i>n</i> = 5113
1988	17.6 <i>n</i> = 2901	42.2 <i>n</i> = 313	19.7 <i>n</i> = 3053	7.5 <i>n</i> = 1455	17.5 <i>n</i> = 400	28.8 <i>n</i> = 2649

Примечание: *n* – численность на 53-й стадии.

**Таблица 5.** Средняя длина тела сеголеток *R. arvalis*, мм

Годы	1984	1985	1986	1987	1988
Зона II	15.4 ± 0.35 <i>n</i> = 64	18.5 ± 0.37 <i>n</i> = 27	18.6 ± 0.3 <i>n</i> = 64	14.9 ± 0.22 <i>n</i> = 64	17.3 ± 0.23 <i>n</i> = 104
Загородная популяция	12.9 ± 0.26 <i>n</i> = 35	16.8 ± 0.24 <i>n</i> = 49	15.7 ± 0.18 <i>n</i> = 60	13.9 ± 0.2 <i>n</i> = 60	15.0 ± 0.14 <i>n</i> = 57

В контроле за это время происходит увеличение доли нематод и снижение встречаемости клещей. Во всех остальных зонах сколько-нибудь существенные изменения отмечены в 1 - 2 группах (см. рис. 1).

У *R. arvalis* сходство содержимого желудочно-кишечного тракта со спектром почвенной микрофлоры меняется от 53-й к 54-й стадии – в группировках III, IV зон и в контроле перекрывание с естественным спектром несколько уменьшается (от 43 - 94 до 27 - 81%), а в группировках зоны II – увеличивается (от 45 - 70 до 38 - 79%; табл. 2). У *R. temporaria* сходство с естественным спектром растет в III и II зонах.

Более детально характеризует нагрузку популяции на фауну беспозвоночных индекс избирательности, который определяется как отношение

встречаемости какой-либо группы пищевых объектов в желудках к встречаемости этой группы в природе (если индекс равен единице – поедаемость определяется встречаемостью, если он больше единицы – можно говорить о предпочтении определенной группы, и наоборот). На рис. 1 графическая интерпретация данных позволяет визуально оценить индекс избирательности. Наибольшему выеданию сеголетками в зоне II подвергаются моллюски, равнокрылые, полужесткокрылые, жесткокрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые, двукрылые, в контроле – пауки, коллемболы, равнокрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые, двукрылые.

Уменьшение давления сеголеток на беспозвоночных в естественных группировках земноводных следует связывать с гибеллю значитель-

ной доли сеголеток каждой конкретной микропопуляции в силу большего числа трофических связей и уровней, т.е. велико количество хищников. В таких случаях значительный отход не означает неудачи для популяции в целом (Шварц, 1980), так как число микропопуляций велико. Ситуация на городских территориях иная. Здесь большинство популяций (не разделенных на несколько микропопуляций) пространственно разобщены и не имеют контакта друг с другом. При этом количество таких группировок и их численность малы. Поэтому неудача в воспроизведстве каждой конкретной группировки имеет более серьезные для нее последствия (вплоть до полного ее исчезновения) из-за отсутствия притока мигрантов.

Популяции остромордой лягушки в зоне II занимают небольшие по площади участки, но плотность животных здесь выше, чем в зоне II и лесопарке (Вершинин, Криницын, 1985). За счет этого воздействие городских группировок на беспозвоночных оказывается более интенсивным. В естественных биогеоценозах наибольшая гибель выходящих из водоемов сеголеток травяной и остромордой лягушек происходит в 1 - 3-ю недели их наземной жизни (Смирнина, 1980; Ищенко, Леденцов, 1985). Есть основания считать, что гибель сеголеток в начале их наземной жизни зависит от плотности (Северцов, 1986). Одним из плотностнозависимых факторов смертности могут быть хищники (Ляпков, 1987). По нашим данным, смертность в первые две недели после метаморфоза существенно ( $p \leq 0.05$  - 0.01 для зоны II) выше за городом, чем на урбанизированных территориях (табл. 4), а смертность травяной лягушки в городской черте выше, чем у остромордой. Одна из причин высокой выживаемости с 53-й по 54-ю стадию в городских популяциях *R. arvalis* заключается, по-видимому, в почти полном отсутствии естественных врагов, кроме человека (Жукова, 1978), а также тем обстоятельством, что сеголетки крупных размеров менее уязвимы для таких хищников, как бурозубки, способные за 1.5 месяца уничтожить до 65.1% всей генерации (Ляпков, 1987). Установлено, что все годы наблюдений длина тела сеголеток *R. arvalis* в зоне II была достоверно ( $p \leq 0.01$ ) больше, чем в контроле (табл. 5).

С крупными размерами тела сеголеток связана, по-видимому, еще одна особенность их пищевого поведения. Установлено, что еще до полной резорбции хвоста некоторые из выходящих на сушу сеголеток начинают питаться. Обнаружено достоверное ( $p \leq 0.05$ ) различие по доле питающихся сrudиментом хвоста между зоной II и контролем (табл. 6). В различных группировках эта доля сильно варьирует (от 13.2 до 51.7%). У *R. temporaria* она высока в зоне II и несколько

**Таблица 6.** Доля сеголеток, приступающих к питанию сrudиментом хвоста, % (суммарные данные за 1977, 1980 - 1988 гг.)

Зона	<i>Rana arvalis</i>		<i>R. temporaria</i>	
	Общее количество	%	Общее количество	%
II	112	30.4	55	49.1
III	68	45.6	145	36.6
IV	379	37.5	-	-
K	157	43.9	-	-

меньше – в зоне III; средняя длина тела сеголеток разных зон существенно не отличается ( $16.0 \pm 0.22$  мм ( $n = 44$ ) и  $15.1 \pm 0.55$  ( $n = 39$ ) соответственно), что меньше, чем у сеголеток *R. arvalis* из зоны II (см. табл. 5).

Вероятно, низкая встречаемость в зоне II сеголеток, питающихся до завершения метаморфоза, обусловлена тем, что крупные сеголетки обладают некоторым энергетическим резервом, тогда как мелкие не имеют такого (Стимп, 1980) и погибают, если сразу не начинают питаться (Шварц, 1980). По той же причине уже в начале своей наземной жизни сеголетки зоны II имеют больший радиус индивидуальной активности и спектр их питания менее сходен со спектром почвенных беспозвоночных, чем в других зонах. Различие может быть связано с тем, что уже на 53-й стадии в пищу употребляются летающие формы и другие беспозвоночные, не входящие в комплекс почвенной мезофауны. На это также указывает уменьшение доли сапрофагов и увеличение встречаемости фитофагов в составе пищи. Примерно две недели спустя сходство содержимого желудочно-кишечного тракта сеголеток зоны II со спектром почвенных беспозвоночных увеличивается, что, возможно, объясняется, с одной стороны, меньшим ростом численности беспозвоночных в местообитаниях зоны II, а с другой – пространственной ограниченностью наземной части и как следствие высокой плотностью сеголеток. В такой ситуации амфибии потребляют наиболее широко распространенные группы беспозвоночных, что подтверждается ростом встречаемости фитофагов в спектрах питания городских популяций. То, что численность беспозвоночных за две недели после метаморфоза в местообитаниях городской черты увеличивается медленнее, возможно, является следствием более эффективного изъятия беспозвоночных в группировках городской черты (так как смертность сеголеток низка, а их

размеры крупнее), а также меньшим разнообразием объектов питания.

Об этом косвенно свидетельствуют большие различия в спектре почвенных беспозвоночных в данный период (см. рис. 1). Из общих подходов к изучению энергетики популяций известно, что при снижении запасов и разнообразия ресурсов, обеспечивающих компенсацию расходов организма на популяционном уровне, реализуется большее число популяционных функций, при этом снижается индивидуальная эффективность использования энергии, но возрастает популяционная эффективность (Межжерин, 1988). Эволюция биосферы в условиях антропогенного воздействия приводит к тому, что новые менее замкнутые биогеоценозы больше работают на биосферу в целом (Шварц, 1976).

Таким образом, специфика динамики численности и особенности пространственной организации рассматриваемых сообществ обусловливают рост экологической эффективности новой генерации бурых лягушек к началу их наземной жизни в городских изолятах с высоким уровнем антропогенного воздействия.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Белова З.В.** Состав кормов головастиков озерной лягушки в дельте Волги. Авандрельта Волги и ее рыбохозяйственное значение // Труды Астраханского заповедника. 1965. Вып. 10. С. 359 - 374.

**Белова В.Т., Костенко В.А.** Некоторые данные по биологии бесхвостых амфибий на юге Приморья // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов. Хабаровск, 1976. С. 58 - 60.

**Вершинин В.Л., Криницын С.В.** Плотность в группировках остромордой лягушки в зависимости от степени урбанизации // Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. Свердловск, 1985. С. 9 - 10.

**Гайжаускене И.И., Уселите С.А.** Влияние питания головастиков на уменьшение фитопланктона в малых водоемах Литвы // Вопросы герпетологии. Л., 1977. С. 62 - 63.

**Гаранин В.И.** Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Вып. 4. Казань, 1976. С. 86 - 111.

**Гаранин В.И.** О некоторых аспектах роли амфибий и рептилий в антропогенном ландшафте // Вопросы герпетологии. Л., 1981. С. 35 - 36.

**Дебагян Н.В., Слепцова Л.А.** Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М., 1975. С. 442 - 462.

**Жукова Т.И.** Влияние антропогенных воздействий на численность и структуру популяций озерной лягушки // Антропогенное воздействие на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1978. С. 93 - 104.

**Жукова Т.И.** Питание сеголеток зеленой жабы // Герпетология. Краснодар, 1979. С. 52 - 62.

**Ищенко В.Г., Леденцов А.В.** Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 11 - 21.

**Кузьмин С.Л.** Сравнительная экология питания земноводных Монголии // Экология. 1987. № 2. С. 82 - 86.

**Куранова В.Н., Григорьев О.А.** Состояние исследований и охраны амфибий и рептилий в Западной Сибири // Вопросы биологии. Томск, 1980. С. 7 - 9.

**Леонтьева О.А.** Почвенные беспозвоночные в питании амфибий // Почвенная фауна Северной Европы. М., 1987. С. 149 - 152.

**Ляпков С.М.** Выедание сеголеток травяной лягушки землеройками и зелеными лягушками в условиях эксперимента // Проблемы современной биологии. Ч. 3. М., 1987. С. 27 - 31.

**Межжерин В.А.** Два подхода к изучению энергетики популяций // Экологическая энергетика животных. Пущино, 1988. С. 109 - 110.

**Моткова М.Ю.** О питании и экологии личинок бесхвостых амфибий // Вопросы герпетологии. Л., 1977. С. 148 - 149.

**Папанян С.Б.** Данные о значении зеленой жабы в сельском хозяйстве Армянской ССР // Изв. АН Армянской ССР. 1949. 11. № 6. С. 587 - 595.

**Равкин Ю.С., Лукьянова И.В.** География позвоночных животных южной тайги Западной Сибири. (Птицы, мелкие млекопитающие, земноводные.) // Новосибирск: Наука, 1976. С. 313 - 316.

**Северцов А.С.** О причинах эволюционной стабильности популяций видов в природе // Журнал общ. биол. 1986. 47. № 6. С. 723 - 734.

**Шварц С.С.** О специфической роли амфибий в лесных биогеоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека // Зоол. журнал. 1948. 27. Вып. 5. С. 441 - 445.

**Шварц С.С.** Экологические основы охраны биосферы // Вестник АН СССР. 1973. № 9. С. 35 - 45.

**Шварц С.С.** Теоретические основы глобального экологического прогнозирования // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., 1976. С. 181 - 191.

**Шварц С.С.** Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

**Boomsa J.J., Arntken J.W.** Abundance growth and feeding of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a 4-year old artificial habitat // J. Appl. Ecol. 1985. 22. № 2. P. 395 - 405.

**Crump M.** Energy accumulation and amphibian metamorphosis // Oecologia. 1981. 49. № 2. P. 167 - 169.

**Guyetant R.** Etude de l'alimentation de jeunes batraciens anoures durant la saison estivale // Ann. scient. Univ. Besancon Zool. 1967. № 3. P. 69 - 78.

- Hurlbert S.H. The measurement of niche overlap and some relatives // *Ecology*. 1978. 59. № 1. P. 67 - 77.
- Houdry J., Chabot J.-G., Menard D., Hugon J.S. Intestinal brush border enzyme activities in developing amphibian *Rana catesbeiana* // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1979. A63. № 1. P. 121 - 125.
- Jenssen T.A. Food habits of the green frog, *Rana clamitans*, before and during metamorphosis // *Copeia*. 1967. № 1. P. 214 - 218.
- Li J.C., Lin C.S. Studies of the "rain frog" *Kaloula borealis*, 2. The food and feeding of the embryos and adults // *Peking Nat. Hist. Bull.*, 1935. 10. Part 1. P. 45 - 53.
- Loman J. Food, feeding rates and prey-size selection in juvenile and adult frogs, *Rana arvalis* Nilss. and *R. temporaria* L. // *Ecologia Polska*. 1979. 27. № 4. P. 581 - 601.
- Sahu A.K., Khare M.K. Food and feeding habits of *Rana alticola* boulenger (Anura: Ranidae) during different stages of metamorphosis // *J. Adv. Zool.* 1988. № 2. P. 97 - 104.
- Seale D.B., Beckvar N. The comparative ability of anuran larvae (Genera: *Hyla*, *Bufo* and *Rana*) to ingest suspended blue-green algae // *Copeia*. 1980. № 3. P. 495 - 503.
- Wheater C.P. Prey-size and parasite relationship in the common toad *Bufo bufo* // *Herpetol. J.* 1986. 1. № 2. P. 62 - 66.

