

УДК 57.036

СИМПАТРИЧЕСКОЕ ОБИТАНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ В ВОСТОЧНЫХ ПРЕДГОРЬЯХ ДАГЕСТАНА

А. Д. Аскендеров

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН,
Дагестанский государственный университет

Изучена проблема совместного обитания 7 видов земноводных (тритона Карелина – *Triturus karelinii*, сирийской чесночницы – *Pelobates syriacus*, зеленой жабы – *Bufo viridis*, восточной квакши – *Hyla orientalis*, малоазиатской лягушки – *Rana macrocnemis*, закавказской лягушки – *Rana camerani*, озерной лягушки – *Pelophylax ridibundus*) на послелесных лугах восточных предгорий Дагестана. Показаны различные механизмы, позволяющие избегать конкуренции между видами, которые основаны на биологических (сроки репродуктивного цикла) и экологических различиях (микробиотопическая приуроченность, суточная активность).

The problem of cohabitation of 7 species of Amphibians (*Triturus karelinii*, *Pelobates syriacus*, *Bufo viridis*, *Hyla orientalis*, *Rana macrocnemis*, *Rana camerani*, *Pelophylax ridibundus*) on the wooden meadows of the eastern piedmonts of Daghestan is studied. The article shows different mechanisms allowing to avoid competition among species based on biological (reproductive cycle time) and environmental differences (microbiotic differences, daily activity).

Ключевые слова: Дагестан; амфибии; симпатрические виды; межвидовая конкуренция; биотопическое распределение; суточная активность; фенология; репродуктивные циклы.

Keywords: Daghestan; amphibians; sympatric species; interspecies competition; habitat distribution; daily activity; phenology; reproductive cycles.

Введение

Изучение механизмов, за счет которых виды с близкими экологическими нишами могут совместно населять общую территорию, является одной из важнейших теоретических проблем экологии. В большинстве исследований, особенно ранних, изучение конкуренции и ее воздействия на перекрывание экологических ниш рассматривалось в основном с позиций одного измерения ресурса [1–5]. В дальнейшем развитие этой проблемы получило новый импульс с введением в научный обиход понятия дифференциального перекрывания ниш, в соответствии с которым сходные виды в принципе могут сосуществовать, если их ниши, сильно перекрываясь по одному измерению ресурса, в значительной мере разделены по другому его измерению. Дискуссии относительно того, какое из измерений ресурса наиболее важно для его разделения, продолжаются по сей день [2, 5]. Одним из важнейших ресурсов среды, обеспечивающих совместное обитание животных со сходными экологическими нишами, являются микроклиматические условия. Удобными объектами для исследований по данной проблеме являются земноводные как животные, наиболее тесно связанные с микроклиматическими условиями мест обитания. В литературе имеются лишь фрагментарные данные, посвященные некоторым аспектам биологии на примере отдельных близкородственных видов земноводных [6–13].

Исследования проведены в поясе широколиственного буково-грабового леса, местами сведенного в настоящее время [14], на территории восточных предгорий Дагестана, характеризующихся аридностью климата [15]. В качестве модельной группы для решения данной проблемы избраны 7 видов амфибий (тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870), сирийская чесночница, *Pelobates syriacus* Boettger, 1889; зеленая жаба, *Bufo viridis* Laurenti, 1768; восточная квакша, *Hyla orientalis* Bedriaga, 1890; малоазиатская лягушка, *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885; закавказская лягушка, *Rana camerani* Boulenger, 1886; озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) на послелесных лугах [16–20], из которых 5 видов используют для размножения одни и те же водоемы, что приводит к обострению конкурентных взаимоотношений.

Цель настоящей работы – изучение биологии и экологии симпатрических видов земноводных на примере участка послелесного луга в окрестностях с. Ерси Табасаранского района РД.

Материал и методы

Материал собран в 2005–2009 и 2012 гг. в окрестностях с. Ерси Табасаранского района РД в местности «Ахмедун мерджлер» площадью 30 га на высоте 580–690 м н.у.м. Район исследований представлен разнотравно-злаковыми послелесными лугами на холмистом склоне северной экспозиции хребта Карасырт (730 м н.у.м.), где в начале прошлого столетия размещался массив буково-грабового леса. По наиболее крутым склонам на месте сведенного леса произрастают кустарниковые заросли ежевики (*Rubus* sp.), шиповника (*Rosa* sp.), мушмулы (*Mespilus* sp.), лещины (*Corylus* sp.) с дикой алычой (*Prunus* sp.), дикой грушей (*Pyrus* sp.), дикой айвой (*Cydonia* sp.), кизилом (*Cornus* sp.), грабом (*Carpinus* sp.), выше размещен разреженный буково-грабовый лес. В естественных понижениях весной образуются несколько (около 7) пресноводных водоемов площадью 35–150 м², глубиной 0.4–0.9 м, в которых земноводные нерестятся. Вода в них стоячая или полупроточная с pH 6.5–7.5, дно илистое. Все водоемы обильно зарастают водной растительностью – шелковником волосистостлистным (*Batrachium* sp.), ситниками (*Juncus* sp.), осоковыми (*Carex* sp.), ежеголовником (*Sparganium* sp.), мятами (*Mentha* sp.) и нитчатыми водорослями. К середине жаркого лета и к первой половине осени они пересыхают, за редким исключением. За весь период исследований лишь в наиболее влажный 2006 г. водоемы не пересохли. Кроме них весной на исследуемой территории образуются быстро пересыхающие мелкие ручьи и лужи. Вследствие оползневых процессов на некоторых участках образуется заболоченности площадью 2–10 м². Данная территория подвержена антропогенному прессу: на ней размещаются сенокосные участки и пастбища.

Биотопическое распределение земноводных изучали общепринятыми методами [21–22]. При этом обследовали все возможные местообитания земноводных и их убежища. Данные о численности получены в весеннее время в период максимальной активности амфибий [23–24]. Для изучения фенологии (сезонной и суточной активности) фиксировали первые и последние встречи особей [22, 25]. Вопросы размножения и развития изучали в небольшом модельном водоеме площадью 65 м², глубиной 0.9 м. Названия видов даны по последней таксономической сводке С.Л. Кузьмина [26].

Результаты и их обсуждение

Тритон Карелина на изучаемой территории обитает вблизи водоемов, используя в качестве убежищ норы мышевидных грызунов и пустоты под корнями древесно-кустарниковой растительности. На зимовку уходит в эти же убежища, небольшими группами по 3–7 особей, в зависимости от температурного режима осени 29 октября – 20 ноября, при среднесуточной температуре воздуха ($t_{\text{атм}}$) +10.9–12.3°C. В случае непересыхания водоемов отдельные особи зимуют в воде. Весной в зависимости от погодных условий года пробуждаются 27 февраля – 6 марта при $t_{\text{атм}}$ +7.2–9.1°C.

Сирийская чесночница придерживается окраин леса и кустарниковых зарослей, проводя большую часть времени закопавшись в рыхлую почву или скрываясь в листовом опаде. На зиму закапывается в почву 14 октября – 1 ноября при понижении ночных температур воздуха до +9.7–11.1°C. Весной появляется 29 марта – 8 апреля при $t_{\text{атм}}$ +11.5–13.7°C.

Зеленая жаба предпочитает открытые участки, избегая кустарниковые заросли и лес, в качестве укрытий использует трещины в почве и пустоты под камнями. Уходит на зимовку 30 октября – 10 ноября при $t_{\text{атм}}$ +11.5–12.8°C, залегая в норы мышевидных грызунов по несколько особей. Весной появляется 7–16 марта при $t_{\text{атм}}$ +10.3–12.4°C.

Восточная квакша обитает в лесу и кустарниковых зарослях вблизи водоемов, проводя большую часть времени на кронах деревьев. На зиму уходит 28 октября – 7 ноября при $t_{\text{атм}}$ +11.9–13.2°C, залегая в пустоты между корнями древесно-кустарниковой растительности, как правило, небольшими группами до 8 особей. Весной появляется 10–18 марта при $t_{\text{атм}}$ +11.0–12.5°C.

Малоазиатская лягушка в основном распределяется по лесу, отдельные особи встречаются на послелесных лугах в местах выхода грунтовых вод и вдоль небольших ручьев в кустарниковых зарослях. Уходит на зимовку 6–20 ноября при $t_{\text{атм}}$ +9.5–10.7°C, скрываясь по одной или несколько особей, в норах мышевидных грызунов, в пустоты между корнями древесно-кустарниковой растительности и листовом опаде. При непересыхании нерестовых водоемов отдельные особи зимуют в воде, закапываясь в ил. Весной появляется 22 февраля – 2 марта при $t_{\text{атм}}$ +6.9–8.7°C, как только сходит снег.

Закавказская лягушка, за редким исключением, обитает в лесу, придерживаясь наиболее сырых участков вдоль ручьев. На послелесных лугах за весь период наблюдений она лишь несколько раз обнаружена в местах выхода грунтовых вод среди кустарниковых зарослей. На зимовку уходит 30 октября – 7 ноября при $t_{\text{атм}}$ +10.8–12.9°C, скрываясь в листовом опаде. Весной появляется 5–15 марта при $t_{\text{атм}}$ +9.5–12.1°C.

Озерная лягушка, как вид наиболее тесно связанный с водной средой, населяет все нерестовые водоемы. При их пересыхании часть особей концентрируется в местах выхода грунтовых вод, другая скрывается в трещинах почвы и в норах мышевидных грызунов, появляясь на поверхности только в ночные часы. На зимовку уходит 25 октября – 18 ноября при $t_{\text{атм}} +11.8-12.7^{\circ}\text{C}$, залегая в норы мышевидных грызунов, в пустоты между корнями деревьев, как правило, небольшими группами. Часть особей закапывается в ил в местах выхода грунтовых вод, в случае непересыхания водоемов – в ил на дне. Часть сеголеток озерной лягушки остается активной в местах выхода грунтовых вод до наступления первых заморозков 29 ноября – 8 декабря.

Как видно из вышесказанного, на исследованной территории симпатрические виды земноводных занимают различные экологические ниши, что приводит к смягчению конкуренции между ними. В местах зимовок все виды, за исключением сирийской чесночницы, являются более или менее симбиотопичными. Все виды имеют различия в продолжительности периода активности в зависимости от климатических условий года. У озерной лягушки она растянута в среднем на 262 дня (min 250 – max 278); малоазиатской лягушки – 256 (min – 249, max – 267); тритона Карелина – 249 дней (min – 243, max – 262); зеленой жабы – 240 дней (min – 232, max – 240); восточной квакши – 236 дней (min – 227, max – 244); закавказской лягушки – 231 дней (min – 228, max – 236); сирийской чесночницы – 205 дней (min – 194, max – 220).

Наиболее многочисленными видами на исследованной территории являются озерная лягушка (9.3 ос./га), малоазиатская лягушка (8.5 ос./га), восточная квакша (7.9 ос./га), тритон Карелина (6.1 ос./га), относительно малочисленными – зеленая жаба (1.1 ос./га) и сирийская чесночница (0.8 ос./га).

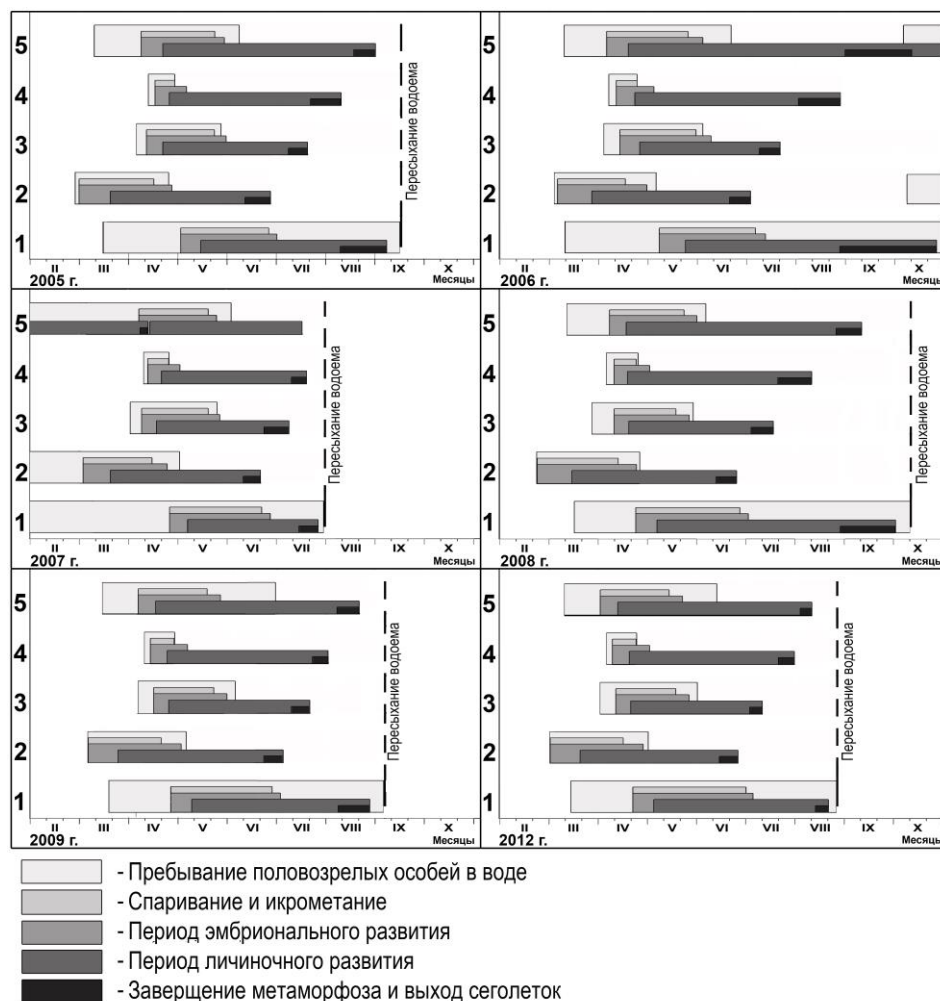


Рис. 1. Динамика этапов размножения, эмбрионального и постэмбрионального развития симбиотопических видов земноводных в окрестностях с. Ерси Табасаранского района (580–690 м н.у.м.): 1 – озерная лягушка; 2 – малоазиатская лягушка; 3 – восточная квакша; 4 – сирийская чесночница; 5 – тритон Карелина

Весной в наиболее крупных водоемах размножаются 5 видов: тритон Карелина, сирийская чесночница, восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки. Однако часть особей малоазиатской лягушки (около 8%) и восточной квакши (около 3%) размножается в небольших лужах, расположенных вблизи леса, которые пересыхают, при этом их кладки и личинки погибают.

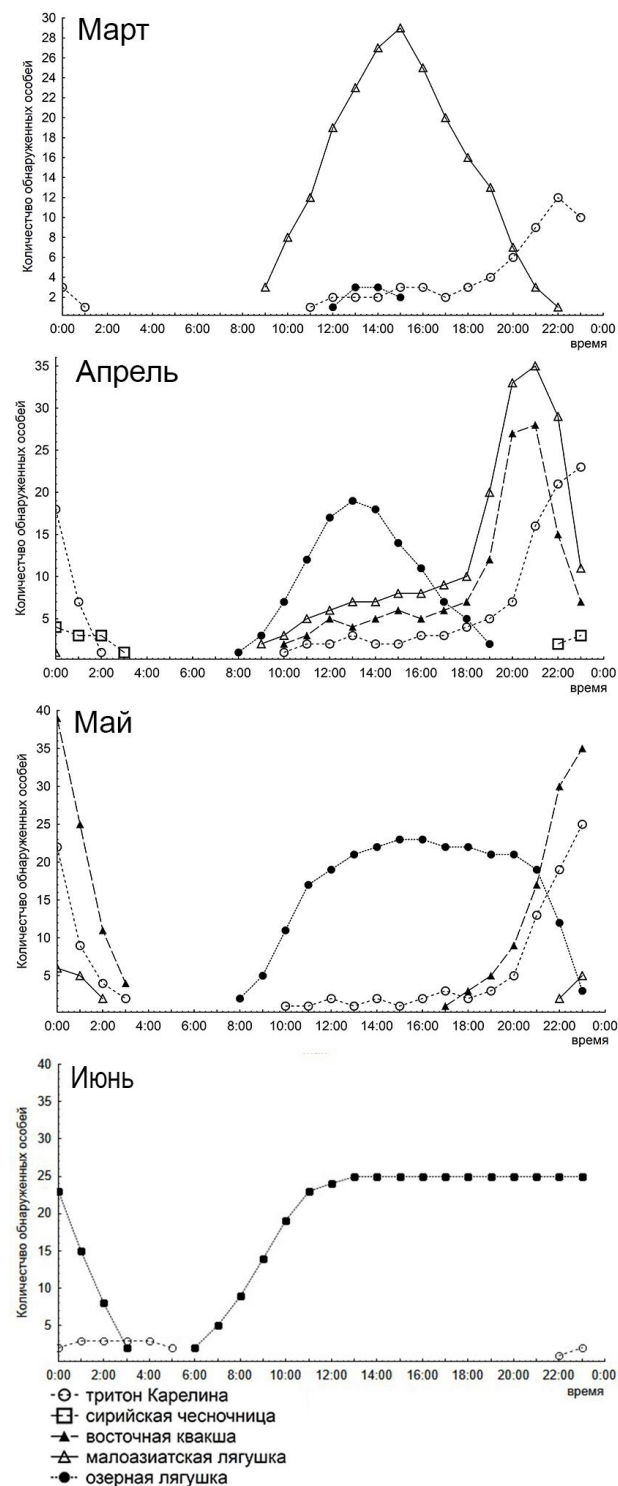


Рис. 2. Динамика активности симбиотопических видов земноводных в период размножения в окрестностях с. Ерси Табасаранского района (580–690 м н.у.м.)

Зеленая жаба и закавказская лягушка размножаются вне водоемов: первая – в лужах на прилежащих остепненных участках, вторая – в лужах и заводях ручьев в пределах леса, в связи с чем эти виды выпадают из конкуренции за места нереста в водоемах.

Тритон Карелина в водоемах появляется 4–11 марта, в зависимости от погодных условий весны при $t_{\text{атм}} +7.3\text{--}9.8^{\circ}\text{C}$ и температуре воды ($t_{\text{в}}$) $+3.9\text{--}5.8^{\circ}\text{C}$ (рис. 1). Придерживается наиболее глубоких участков дна, активен в сумерках и в первой половине ночи, отдельные особи попадаются и в дневные часы (рис. 2). В водоемах находится до конца мая, отдельные особи – до 2–29 июня, после чего переходит к наземному ночному образу жизни.

Сирийская чесночница в местах размножения появляется 5–12 апреля при $t_{\text{атм}} +10.9\text{--}12.4^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +10.2\text{--}11.7^{\circ}\text{C}$, держится наземных мест обитания возле водоемов. Активна в ночное время, появляется в прибрежных мелководьях с 22:00 по 03:00. После короткого периода размножения 23–28 апреля при $t_{\text{атм}} +10.5\text{--}15.1^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +12.5\text{--}16.3^{\circ}\text{C}$ покидает водоемы.

Восточная квакша появляется в водоемах 26 марта – 5 апреля при $t_{\text{атм}} +11.6\text{--}13.8^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +7.9\text{--}10.1^{\circ}\text{C}$, сосредоточивается на древесно-кустарниковой растительности вокруг водоемов. Наиболее активное время суток проводит в прибрежных мелководьях. В начале размножения она более активна в сумерках и в первые часы ночи, затем активность смещается на ночные часы с 23:00 до 04:00. Водоемы покидает 24 мая – 4 июня при $t_{\text{атм}} +20.5\text{--}22.7^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +19.6\text{--}21.5^{\circ}\text{C}$.

Малоазиатская лягушка в водоемах появляется одной из первых (сразу же после пробуждения) 22 февраля – 5 марта при $t_{\text{атм}} +6.9\text{--}8.9^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +3.1\text{--}4.6^{\circ}\text{C}$. Так как в этот период водоемы, как правило, местами затянуты льдом, она размещается в наиболее прогреваемых прибрежных мелководьях. По мере повышения температуры воды и воздуха ее активность постепенно смещается с дневной в марте на сумеречную в апреле и ночную в конце апреля – начале мая. Покидает водоемы 24 апреля – 5 мая при $t_{\text{атм}} +12.1\text{--}13.4^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +17.3\text{--}19.4^{\circ}\text{C}$.

Первые особи озерной лягушки, чаще всего перезимовавшие сеголетки, появляются в наиболее прогреваемых прибрежных мелководьях 9–15 марта при $t_{\text{атм}} +9.7\text{--}12.8^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +5.5\text{--}7.3^{\circ}\text{C}$. Половозрелые особи появляются в конце марта – начале апреля при $t_{\text{атм}} +12.1\text{--}14.2^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +8.2\text{--}10.7^{\circ}\text{C}$. По мере повы-

шения температуры воды, увеличиваясь численно, озерная лягушка занимает всю береговую зону, скапливаясь в наиболее прогреваемых прибрежных мелководьях. Для откладки икры перемещается в наиболее глубокие части водоемов. В первое время активна в середине дня, по мере прогревания водоемов и повышения температуры воздуха ее активность возрастает, охватывая утренние часы и сумерки, а к середине лета становится круглосуточной.

Как видно из вышеизложенного, земноводные, размножающиеся в водоемах (тритон Карелина, сирийская чесночница, восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки), имеют различные сроки размножения, которые позволяют обеспечить репродукцию вида в жестких условиях конкуренции (рис. 1). Тритон Карелина и сирийская чесночница по характеру суточной активности (рис. 2) и размещению в водоеме меньше всех испытывают конкуренцию. Тритон придерживается дна, в то время как все остальные виды размещаются в прибрежной полосе, а чесночница появляется в воде при минимальной активности остальных видов. Более остро конкуренция выражена у восточной квакши, малоазиатской и озерной лягушек. При появлении в водоемах более крупной и прожорливой озерной лягушки у восточной квакши и малоазиатской лягушки активность смещается на более поздние часы, что смягчает конкуренцию между ними и озерной лягушкой. Отдельные особи восточной квакши и малоазиатской лягушки активны днем, придерживаясь более холодных прибрежных участков, и тем самым избегают конкуренции.

Тритон Карелина откладывает икру с 1–8 апреля по 13–24 мая при $t_b + 8.2–23.1^\circ\text{C}$, заворачивая ее в листья мяты и ежеголовника, которые вегетируют в наиболее освещенных и прогреваемых частях водоема на глубине до 50 см (рис. 3). Эмбриональное развитие отдельных икринок происходит за 8–14 дней при $t_b + 8.2–23.6^\circ\text{C}$, всех отложенных – за 49–61 день с 1–15 апреля по 21–30 мая. Личиночное развитие в зависимости от уровня воды в водоемах длится 93–148 дней при $t_b + 11.2–26.2^\circ\text{C}$ с 12–21 апреля по 15 июля – 10 сентября. Выход сеголеток происходит в течение 6–15 дней в зависимости от времени пересыхания водоемов с 3–27 августа до 10 августа – 10 сентября при $t_b + 25.4–27.8^\circ\text{C}$. В случаях раннего пересыхания водоемов, как это отмечалось в 2007 г., личинки погибают, не успевая завершить метаморфоз, а в случае непересыхания (в 2006 г.) период личиночного развития растягивается до 176 дней, выход сеголеток происходит с 30 августа по 10 октября. При этом часть личинок перезимовывает и завершает метаморфоз в первой половине апреля следующего года (рис. 1).

Икрометание сирийской чесночницы происходит в наиболее прогреваемых прибрежных мелководьях с 9–16 по 23–28 апреля при $t_{\text{атм}} + 10.5–15.1^\circ\text{C}$, $t_b + 12.5–16.3^\circ\text{C}$. Кладки размещаются на дне и водных растениях на глубине 15–30 см. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит в течение 8–11 дней при $t_b + 9.1–16.7^\circ\text{C}$, в кладках, отложенных за весь период размножения, – за 11–23 дня (с 9–16 апреля по 1–4 мая). Личиночное развитие длится 103–115 дней при $t_b + 14.9–27.9^\circ\text{C}$ с 18–24 апреля по 28 июля – 10 августа. Выход сеголеток происходит в течение 12–22 дней при $t_b + 26.5–28.1^\circ\text{C}$ с 9 июля – 8 августа по 28 июля – 10 августа.

Икрометание восточной квакши происходит в наиболее прогреваемых прибрежных мелководьях, обильно зарастающих водной растительностью, с 8–15 апреля по 17–29 мая при $t_{\text{атм}} + 12.1–24.6^\circ\text{C}$, $t_b + 10.5–20.3^\circ\text{C}$. Кладки прикрепляются к водным растениям и размещаются на глубине до 35 см. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит за 7–13 дней при $t_b + 8.6–22.1^\circ\text{C}$, в кладках, отложенных за весь период размножения, – за 47–50 дней. Личиночное развитие длится 82–92 дней при $t_b + 14.8–25.9^\circ\text{C}$ с 17–25 апреля по 7–20 июля. Выход сеголеток происходит в течение 9–17 дней при $t_b + 24.3–26.7^\circ\text{C}$ с 22 июня – 9 июля по 7–20 июля.

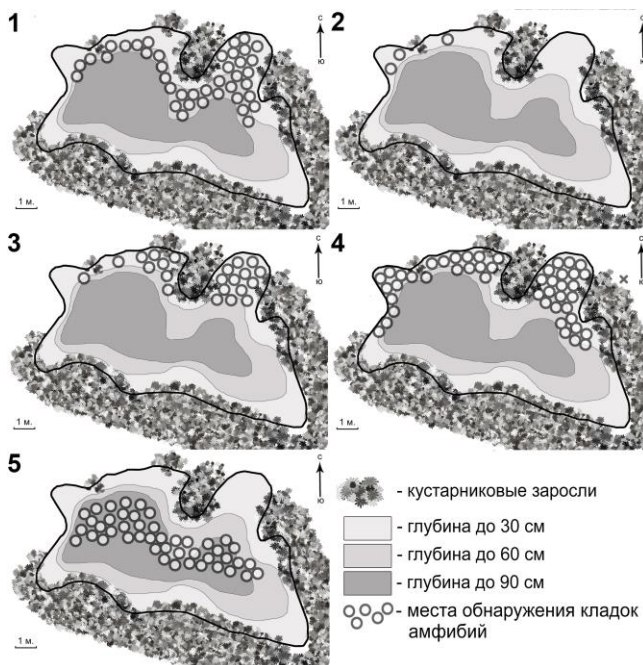


Рис. 3. Пространственное распределение кладок икры симбиотопических видов земноводных в нерестовом водоеме в окрестностях с. Ерси Табасаранского района (580–690 м н.у.м.): 1 – тритон Карелина; 2 – сирийская чесночница; 3 – восточная квакша; 4 – малоазиатская лягушка; 5 – озерная лягушка.

Икрометание малоазиатской лягушки происходит сразу же после ее появления в воде с 23 февраля – 5 марта до 12–24 апреля при $t_{\text{атм}} +6.9\text{--}18.5^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +4.1\text{--}15.2^{\circ}\text{C}$ в наиболее прогреваемых прибрежных частях водоемов. Большая часть кладок размещается в прибрежных мелководьях, отдельные кладки – на глубине 40–50 см. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит за 10–28 дней при $t_{\text{в}} +4.1\text{--}16.1^{\circ}\text{C}$, во всех отложенных за период размножения кладках – за 52–61 день. Личинки развиваются в течение 93–106 дней при $t_{\text{в}} +10.6\text{--}25.6^{\circ}\text{C}$ (с 13 марта – 26 марта по 20 июня – 3 июля). Выход сеголеток происходит в течение 11–16 дней с 10–22 июня по 3 июля при $t_{\text{в}} +22.7\text{--}26.1^{\circ}\text{C}$.

Озерная лягушка откладывает икру в наиболее глубоких участках водоема с 21 апреля – 7 мая по 21 июня – 5 июля при $t_{\text{атм}} 13.5\text{--}25.4^{\circ}\text{C}$, $t_{\text{в}} +12.3\text{--}24.6^{\circ}\text{C}$. Эмбриональное развитие икринок в отдельных кладках происходит за 9–16 дней при $t_{\text{в}} +11.8\text{--}24.7^{\circ}\text{C}$, во всех отложенных за период размножения кладках – за 60–75 дней (с 21 апреля – 7 мая по 26 июня – 4 июля). Личинки, в зависимости от уровня воды в водоемах, развиваются в течение 83–148 дней с 4–23 мая по 25 июля – 1 октября при $t_{\text{в}} +16.1\text{--}27.8^{\circ}\text{C}$. Выход сеголеток происходит в течение 8–35 дней (с 14 июля – 28 августа по 25 июля – 1 октября) при $t_{\text{в}} +24.3\text{--}27.8^{\circ}\text{C}$. В случае пересыхания водоемов (как в 2006 г.) период личиночного развития растягивается до 158 дней и выход сеголеток происходит с 27 августа по 25 октября в течение 55–59 дней.

Все виды, кроме озерной лягушки, откладывают икру в наиболее прогреваемых прибрежных частях водоема, что приводит к ускоренному развитию икры. Тритон Карелина и восточная квакша откладывают икру в наиболее освещенных и прогреваемых прибрежных мелководьях, где наблюдается наиболее раннее и обильное вегетирование водных растений. У остальных видов (сирийская чесночница, малоазиатская и озерная лягушки) места кладок меняются в зависимости от высотного расположения нерестовых водоемов. В нижних предгорьях (200–400 м н.у.м.) чесночница в условиях более теплых водоемов, как правило, откладывает икру в более глубоких местах. Выше, в предгорьях (1000–1300 м н.у.м.), малоазиатская лягушка приступает к размножению позже и откладывает икру на дне неглубоких и хорошо прогреваемых водоемов. Озерная лягушка приступает к размножению позже всех симбиотопических видов. Так как к началу ее размножения вода в нерестовых водоемах хорошо прогревается, она откладывает икру в их наиболее глубоких частях, которые не задействованы другими видами. Однако в нерестовых водоемах, расположенных в предгорьях на больших высотах (1000–1100 м н.у.м.), где вода не в такой степени прогревается, она откладывает икру в наиболее прогреваемых прибрежных мелководьях.

Как видно из рис. 1, все виды земноводных различаются по срокам наступления и продолжительности эмбрионального и личиночного развития, что смягчает конкуренцию между ними в условиях жесткой конкуренции при недостатке числа нерестовых водоемов и их небольших размерах (не более 150 м²). В связи с тем, что завершение метаморфоза и выход сеголеток происходит в разное время суток, каждый вид имеет преимущества в использовании наземной среды обитания в период расселения. Продолжительность личиночного развития у двух видов (тритон Карелина и озерная лягушка) зависит от времени пересыхания водоемов.

Таким образом, на примере сообщества амфибий, состоящего из 7 видов, которые населяют одну территорию, показаны конкретные механизмы, позволяющие им избегать конкуренцию за ресурсы среды. Из 7 симпатрических видов амфибий 5 (тритон Карелина, сирийская чесночница, восточная квакша, малоазиатская и озерная лягушки) существенно снижают межвидовую конкуренцию за счет различий в сроках размножения. Не менее эффективно работают и механизмы, связанные с расхождением по пикам суточной активности и микробиотопическому распределению (тритон Карелина и сирийская чесночница). В отдельных случаях суточная активность (восточная квакша и малоазиатская лягушка) может меняться в течение сезона, смещаясь на более поздние часы, в зависимости от активности более конкурентного вида озерной лягушки. Такая пластичность отдельных видов вкупе с имеющими место различиями в сроках репродуктивного цикла и пространственной микробиотопической дифференциации позволяют сосуществовать всем 7 видам земноводных на одной территории. В то же время это не может полностью исключить конкуренцию, которая в отдельные моменты жизненного цикла, очевидно, имеет место, но, она, во-первых, кратковременна и, во-вторых, не превышает допустимый уровень.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества / пер. с. англ. В.В. Белова, А.Г. Пельмского; под ред. А.М. Гилярова. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
2. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / пер. с. англ. Н.О. Фомина; под ред. Б.М. Медникова. М.: Мир, 1988. 184 с.

3. Пианка Э. Эволюционная экология / пер. с англ. А.М. Гилярова, В.Ф. Матвеева; под ред. и с предисл. М.С. Гилярова. М.: Мир, 1981. 400 с.
4. Одум Ю. Основы экологии / пер. с англ.; под ред. Ч.П. Наумова. М.: Мир, 1975. 740 с.
5. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / пер. с англ. Б.М. Миркина и Г.С. Розенберга. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
6. Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н. Рост и развитие личинок трех видов тритонов при совместном обитании в естественных условиях // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 48–55.
7. Туниев Б.С., Береговая С.Ю. Симпатрические амфибии тисо-самшитовой рощи // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 157. С. 136–151.
8. Кузьмин С.Л., Тархнишвили Д.Н. Возрастная динамика питания симпатрических тритонов Кавказа // Зоол. журнал. 1987. Т. 66, вып. 1. С. 244–258.
9. Тархнишвили Д.Н., Пястолова О.А. Особенности развития личинок симпатрических видов тритонов Западного Кавказа // Герпетологические исследования на Кавказе: тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 158. С. 150–154.
10. Кузьмин С.Л. Питание симпатрических видов Hynobiidae в Приморском крае // Зоол. журнал. 1990. Т. 69, вып. 5. С. 71–75.
11. Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журнал общей биологии. 1998. Т. 59, № 3. С. 279–301.
12. Городилова С.Н. Симбиотическое сосуществование земноводных (Amphibia) Назаровской лесостепи (Средняя Сибирь) // Вестн. КрасГАУ. 2010. № 2. С. 87–92.
13. Трубецкая Е.А. Видоспецифические особенности личинок *Rana arvalis* и *Rana temporaria* при совместном обитании // Успехи современной биологии. 2013. № 1. С. 46–50.
14. Гурлев И.А. Природные зоны Дагестана. Махачкала: Дагучпедгиз, 1972. 210 с.
15. Агаханянц О.Е. Аридные горы СССР. М.: Мысль, 1981. 270 с.
16. Аскендеров А.Д. Видовой состав и распространение земноводных в предгорьях Дагестана // Материалы VII Междунар. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа». Махачкала, 2005. С. 256–257.
17. Мазанаева Л.Ф., Туниев Б.С. Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. 2011. Т. 11, вып. 1/2. С. 55–76.
18. Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д. Распространение и экология сирийской чесночницы (*Pelobates syriacus*) в Дагестане // Вопросы герпетологии. 2008. С. 268–273.
19. Мазанаева Л.Ф., Аскендеров А.Д. К экологии тритона Карелина *Triturus karelinii* (Strauch, 1970) в Дагестане // Вопросы герпетологии : материалы Пятого съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. Минск, 24–27 сентября 2012 г. Минск: ИООО «Право и экономика», 2012. С. 178–182.
20. Mazanaeva L.F. The distribution of Amphibians in Daghestan // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Sophia, 2000. Vol. 5. P. 141–156.
21. Гаранин В.И., Щербак Н.Н. Изучение биотопов // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 111–117.
22. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / пер. с англ. С.М. Ляпкина; под ред. С.Л. Кузьмина. М.: Изд-во КМК, 2003. 380 с.
23. Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 329–341.
24. Щербак Н.Н. Количественный учет // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. С. 121–125.
25. Гаранин В.И., Ушаков В.А., Щербак Н.Н. Фенология, сезонная и суточная активность // Там же. С. 117–120.
26. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 370 с.

Поступила в редакцию 14.01.2014 г.
Принята к печати 18.03.2014 г.