

**СПЕЦИФИКА ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ
ВИДА-ВСЕЛЕНЦА – *RANA RIDIBUNDA* PALLAS, 1771
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ**

В.Л. Вершинин, Н.Л. Иванова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202*

Поступила в редакцию 25.11.05 г.

Специфика трофических связей вида-вселенца – *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в зависимости от условий местообитаний. – Вершинин В.Л., Иванова Н.Л. – Проанализированы трофические связи озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), в конце 60-х гг. XX в. появившейся на восточном склоне Среднего Урала в результате непреднамеренной интродукции. Удалось установить, что озерная лягушка не представляет прямой угрозы и является конкурентом для местных видов амфибий. Увеличение в пищевом спектре доли водных форм, а также питание различными видами позвоночных животных и другими малохарактерными в обычных условиях кормами отмечено только у животных, населяющих такие искусственные сооружения, как выростные пруды, отстойники и т.п.

Ключевые слова: амфибии, трофические связи, вид-вселенец, конкуренция.

Peculiar features of the trophic relations of an introduced species *Rana ridibunda* (Pallas, 1771) depending on habitat conditions. – Vershinin V.L., Ivanova N.L. – The paper analyses the trophic relations of lake frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), a species appeared on the eastern slope of the Middle Urals in the late 1960ies. This appearance was due to spontaneous introduction of lake frog into habitats with thermal pollution. The introduced *R. ridibunda* was found not to be a direct danger but a competitor for the native amphibian species. An increase of water animals in the food spectrum of lake frog and the appearance of some vertebrates in their stomachs have been observed only in the populations inhabiting artificial fish ponds, sewage reservoirs etc.

Key words: amphibians, trophic relations, introduced species, competition.

С середины 70-х гг. XX в. в литературе отмечается формирование популяций озерной лягушки за пределами естественного ареала на Восточном склоне Среднего Урала (Топоркова, 1977, 1978, 1985; Вершинин, Топоркова, 1981; Топоркова и др., 1979; Иванова, 2004) и ряде других регионов (Белимов, Седалищев, 1980; Яковлев, 1990). Исследование С.Н. Литвинчука и Й. Плетнера (персон. сообщ.) позволило установить, что источником интродукции данного вида послужили *R. ridibunda* из Украины (такой же гаплотип по гену ND3, как у среднеуральских лягушек найден в Харьковской, Киевской, Житомирской, Херсонской, Одесской и Воронежской областях).

Основными причинами появления таких популяций стали термальные аномалии искусственного происхождения в водоемах антропогенных ландшафтов, непреднамеренная интродукция рыбопроизводными хозяйствами и медико-биологическими учреждениями, высокая толерантность этого вида к поллютантам (Мисюра, 1989). Наличие у вида генетического варианта «*striata*» – моногенной мутации (Berger, Smielowski, 1982), исходно обладающей комплексом физиологических осо-

бенностей, как ранее показано нашими исследованиями, также увеличивает адаптивные возможности этого вида в антропогенном ландшафте (Вершинин, 2004; Силс, Вершинин, 2004). Можно сказать, что в настоящее время *Rana ridibunda* – типичный синантропный вид амфибий на Урале.

Как известно, характерной особенностью пищевого поведения амфибий является неизбирательность в питании: потребляется все, что движется и соответствует по размерам пищевым объектам (Loman, 1979). Отличительной чертой зеленых лягушек является способность к потреблению водных кормов, которые недоступны аборигенным бурым лягушкам *Rana temporaria* L. и *R. arvalis* Nilss. Это позволяет озерной лягушке не только переключаться на питание гидробионтами в условиях дефицита наземных форм добычи, но и гарантирует им наличие пищевых ресурсов в зимнее время в термальных водоемах. Широко известны также случаи потребления *R. ridibunda* мальков рыб (Маркузе, 1964), личинок и сеголеток, других видов земноводных (Ляпков, 1989; Ruchin, Ryzhov, 2002), каннибализм в отношении собственной молоди (Писаренко, 1987). У озерной лягушки обнаружено хорошо выраженное сезонное изменение состава пищи (Идельсон, Воноков, 1938; Шляхтин и др., 2001; Лапин, 2002). Первый период характеризуется преобладанием в пище насекомых, второй – потреблением головастиков собственного вида и молоди рыб, третий – преобладанием в пище молоди рыб (по встречаемости до 25%). Соотношение разных экологических групп кормов зависит не только от сезона, но также от специфики сообщества, в котором обитают амфибии (Шляхтин, Завьялов, 1997; Иванова, 2004).

Поскольку ряд авторов полагают, что озерная лягушка в определенных условиях может представлять потенциальную опасность для воспроизводства местных видов земноводных (Arano et al., 1995) и молоди рыб («Информ-Экология» – <http://www.apus.ru/site.xp>), целью нашего исследования является оценка трофических предпочтений данного вида-вселенца в различных водоемах восточного склона Среднего Урала на основе анализа трофических ниш сеголеток бурых и озерной лягушки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучалось содержимое желудочно-кишечного тракта сеголеток бурых лягушек (*Rana arvalis* и *R. temporaria*), а также сеголеток и взрослых озерных лягушек (*R. ridibunda*) из популяций с территории городов Екатеринбурга, Нижнего Тагила и водоемов-охладителей Рефтинской ГРЭС. В пределах города мы выделяем четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных: центральная часть города, где амфибии отсутствуют (зона I), многоэтажная застройка (зона II), малоэтажная застройка (зона III), лесопарки (зона IV).

При анализе использовались фиксированные материалы разных лет (1980, 1986, 1988, 1989, 1990, 1991, 1994), собранные на территории г. Екатеринбурга в период метаморфоза и спустя 2 недели (август – сентябрь). Было обследовано 108 желудков сеголеток *R. ridibunda* и 128 желудков сеголеток *R. arvalis*. В 2001 г. изучали перекрывание трофических ниш сеголеток *R. ridibunda* и *R. arvalis*, в 2002 г. – особенности трофической ниши у взрослых и сеголеток *R. ridibunda* и степень использования ими пищевых ресурсов околородных биотопов. Отглавли-

вали взрослых особей и сеголеток озерной лягушки в различных популяциях на территории городов Екатеринбурга, Нижнего Тагила и водоемов-охладителей Рефтинской ГРЭС. Кроме того, использовали коллекционные материалы 2000 г. (Рефтинская ГРЭС, г. Верхний Тагил). Верхнетагильских лягушек отлавливали в период размножения (май – июнь 2003 г.), рефтинских из садков – в июле. Всего в этот год было проанализировано 104 желудочно-кишечных тракта взрослых озерных лягушек и 65 желудочно-кишечных трактов сеголеток. Одновременно в изучавшихся местообитаниях проводились укусы беспозвоночных. Для оценки перекрытия трофических ниш был использован индекс сходства Мориситы (Hurlbert, 1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование содержимого желудочно-кишечных трактов бурых и озерных лягушек показало, что перекрытие спектров питания сеголеток остромордой и озерной лягушки составило: в 1986 г. – 43.9, в 1988 – 43.4, в 1989 – 78.6, в 1990 – 54.9, в 1991 – 79.7, в 1994 – 44.0, в 2003 (IV) – 71.5%, а у сеголеток травяной и озерной лягушки (в 1980 г.) – 7.6% (рис. 1).

Таким образом, степень перекрытия спектров питания сеголеток бурых и озерных лягушек в большинстве случаев сравнительно невелика. Это, на наш взгляд, свидетельствует в пользу отсутствия конкурентных взаимоотношений у сеголеток рассматриваемых видов.

Последующий анализ спектров питания взрослых особей *R. ridibunda* из городских популяций не выявил ни одного случая хищничества взрослых озерных лягушек в отношении молоди (головастиков и сеголеток) бурых или озерных лягушек даже в период массового выхода сеголеток. Этот факт, как и отсутствие достоверных сведений о потреблении *R. ridibunda* местных видов амфибий, свидетельствует о том, что встраивание данного вида-вселенца в структуру городских экосистем происходило и происходит, в большинстве случаев, без реальной угрозы для автохтонных видов земноводных.

Доля водных кормов в рационе сеголеток *R. ridibunda* в различных местообитаниях и в разные годы составляет от 0.85 до 22% (рис. 2), а у взрослых – 16.5 – 50% (рис. 3), в отличие от аборигенных бурых лягушек, питающихся только наземными беспозвоночными. Один из немногих показателей крови, значимо ($F = 10.73$, $p = 0.0002$) меняющихся с трансформацией среды – рост доли моноцитов. Возможно, этот факт связан с питанием *R. ridibunda* водными кормами. Данные по потреблению водных форм для удобства выделены в табл. 1.

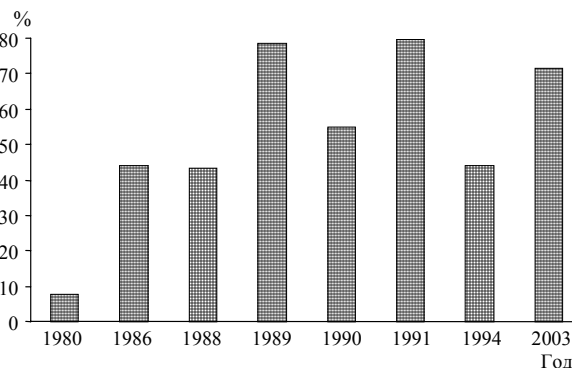


Рис. 1. Перекрытие спектров питания сеголеток бурых (*R. temporaria* и *R. arvalis*) и озерной лягушек

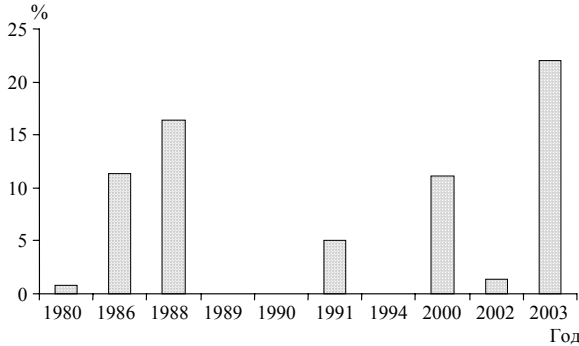


Рис. 2. Доля водных форм в пище сеголеток *R. ridibunda*

В отдельных выборках в спектре питания взрослых особей *R. ridibunda* присутствуют корма, которые не способны потреблять бурые лягушки: сем. Vespidae (отр. Hymenoptera), род Bombus (сем. Apidae, отр. Hymenoptera), виды с крупными имаго семейств различных отрядов насекомых. Так, взрослые озерные лягушки потребляют таких крупных представителей, как *Carabus granulatus* L. или *Carabus cancellatus* Ill., которые в желудках бурых лягушек не отмечены. Стрекозы из подотряда Anisoptera также встречаются исключительно в

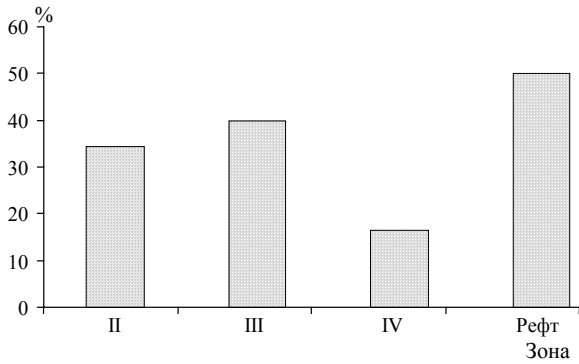


Рис. 3. Доля водных форм в пище взрослых *R. ridibunda*

По данным, полученным из коллекционных материалов 2000 г. (Верхний Тагил, Рефтинская ГРЭС), взрослые особи *R. ridibunda* питаются наиболее массовыми видами наземных беспозвоночных: отр. Trichoptera, сем. Tipulidae (отр. Diptera), сем. Chironomidae (отр. Diptera), сем. Gerridae (отр. Hemiptera). Доля водных насекомых здесь составляет 2.7, 12 и 29.6% соответственно.

встречаются исключительно в пище озерной лягушки.

Таблица 1

Доля водных форм в пище взрослых *Rana ridibunda*, %

Водные беспозвоночные	г. Екатеринбург, ул. Белинского 3.08.2002	р. Патрушиха 24.07.2002	Калиновские разрезы 31.08.2002	Рефтинская ГРЭС 3.08.2002
Dytiscidae (имаго и личинки)	1.9	8.0	13.3	6.3
Halipidae (имаго)	0	0	1.6	0
Odonata (личинки)	21.0	16.0	0.8	12.5
Gerridae (имаго)	11.5	16.0	0	31.2
Notonectidae (имаго)	0	0	0.8	0
Суммарная доля водных форм	34.4	40.0	16.5	50.0

В выборке Рефтинский рыбхоз 2000 г. (ранняя весна) установлен единственный случай поедания сеголетка (вид не определен) и малька рыбы (гольян) взрослыми особями *R. ridibunda*, что можно объяснить лимитированностью пищевых ресурсов в данном местообитании (вырастные пруды Рефтинского рыбхоза).

СПЕЦИФИКА ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА – *RANA RIDIBUNDA*

Анализ содержимого желудочно-кишечного тракта взрослых озерных лягушек, проведенный в последний год исследований, показал, что в пищевом спектре неизменно присутствуют водные корма. И хотя общая их доля, как правило, мала, как в выборке из Верхнего Тагила в 2003 г. – 0.0775%, встречаемость в желудках – достаточно велика (табл. 2).

Таблица 2

Содержимое желудочно-кишечного тракта *R. ridibunda* (ad.)
(г. Верхний Тагил, 2003 г.), %

Таксон	Местообитание			
	г. Верхний Тагил		Рефтинский рыбзавод	
	% (от кол-ва объектов), n = 658	% (от кол-ва желудков), n = 20	% (от кол-ва объектов), n = 345	% (от кол-ва желудков), n = 14
1	2	3	4	5
Mollusca *	1.82	40	2.90	35.7
Lumbricidae	0.46	10	–	–
Myriapoda	0.15	5	–	–
Acari	0.15	5	0.87	21.4
Aranei	2.13	30	7.83	85.7
Collembola	–	–	0.87	14.3
Trichoptera	73.25	95	24.93	57.1
Odonata	–	–	2.61	21.4
Odonata (larva) *	0.91	25	–	–
Homoptera	–	–	0.29	7.1
Delphacidae	–	–	0.29	7.1
Hemiptera	4.25	35	8.41	71.4
Gerridae *	2.43	35	7.83	71.4
Aphelocheiridae *	1.52	45	–	–
Corixidae *	0.15	5	0.58	7.1
Saldidae	0.15	5	–	–
Coleoptera	6.53	75	15.66	57.1
Curculionidae	0.61	15	1.74	14.3
Carabidae	3.04	45	0.29	7.1
Dytiscidae *	0.76	20	1.16	21.4
Dytiscidae (larva) *	–	–	3.77	42.9
Staphylinidae	0.30	5	–	–
Hydrophilidae *	0.15	5	1.16	21.4
Silphidae	0.30	10	–	–
Elateridae	0.46	15	–	–
Scarabaeidae	0.30	10	–	–
Chrysomelidae	0.15	5	7.54	50.0
Lepidoptera (larva)	0.46	5	–	–
Hymenoptera	4.41	65	2.32	35.7
Formicidae	3.8	50	1.45	28.6
Ichneumonidae	–	–	0.58	14.3
Myrmicidae	0.46	10	–	–
Braconidae	0.15	5	–	–
Proctotrupoidae	–	–	0.29	7.1
Diptera	7.75	85	21.45	100
Muscidae	1.22	25	1.74	28.6
Tipulidae	0.76	20	–	–
Chironomidae	2.74	45	14.49	92.9
Chironomidae (larva)	–	–	2.90	21.4

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
Dolichopoidea	0.76	20	–	–
Sepsidae	–	–	0.29	7.1
Syrphidae	0.15	5	0.29	7.1
Drosophilidae	0.30	10	–	–
Chloropidae	0.30	10	–	–
Diptera (larva)	1.52	10	–	–
Diptera sp.	–	–	1.74	35.7
Larva sp.	–	–	4.06	21.4
Pisces *	–	–	7.83	64.3

* – водные формы.

В выборке из Рефтинского рыбхоза (см. табл. 2) отмечено потребление мальков разводимых рыб. Всего обнаружено 27 мальков в 14 желудочно-кишечных трактах (в 51.9% желудков), что составило 0.0783% от общего числа объектов. По данным Л.Я. Топорковой с соавторами (1979), в июне в желудках лягушек, обитающих в Верхне-Тагильском водохранилище, рыба может составлять до 6.49%. Наибольшую долю составили такие пищевые объекты, как представители отряда

Таблица 3

Содержимое желудочно-кишечного тракта *R. ridibunda* (juv.) (р. Малая Кушва, г. Н. Тагил, 5.10. 2003 г.), %

Таксон	Местообитание	
	р. Малая Кушва	
	% (от кол-ва объектов), n = 67	% (от кол-ва желудков), n = 6
Aranei	16.42	100
Pseudoscorpiones	2.99	33.3
Homoptera	1.49	16.7
Aphidinea	1.49	16.7
Hemiptera	14.93	33.3
Braconidae	1.49	16.7
Nabidae	8.96	33.3
Corixidae *	2.99	16.6
Miridae	1.49	16.7
Coleoptera	25.38	100
Curculionidae	5.97	50
Dytiscidae *	10.45	83.3
Staphylinidae	2.99	33.3
Hydrophilidae *	4.48	33.3
Coleoptera (larva)	1.49	16.6
Lepidoptera (larva)	4.48	50
Hymenoptera	20.9	100
Formicidae	14.93	66.7
Myrmecidae	5.97	66.7
Diptera	13.44	33.3
Muscidae	4.48	33.3
Sciaridae	1.49	16.7
Chironomidae	4.48	50
Dolichopoidea	2.99	33.3

* – водные формы.

Trichoptera и семейства Chironomidae (отр. Diptera), преобладавшие в местообитании в этот период. Анализ спектра питания *R. ridibunda* из выростных прудов в июле 2000 г. (n = 20) показал, что наряду с массовыми видами беспозвоночных встречались стручки растения – *Genista tinctoria* L. с находящимися внутри куколками и гусеницами огневки (в семи желудках отмечено от 3 до 7 стручков). Как уже отмечалось, доля потребляемых мальков рыб флуктуирует в зависимости от сезона и местообитания. Наибольшая отмечена в выростных прудах и мелких прибрежных зарослях, где плотность мальков максимальна. Мальки рыб в этот период встречены в 55% желудков (n = 20, всего 35 особей длиной 0.32 – 0.39 мм).

У отловленных в конце активного сезона 2003 г. сеголеток озерных лягушек в р. Малая Кушва (г. Нижний Тагил) (табл. 3)

СПЕЦИФИКА ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА – *RANA RIDIBUNDA*

отмечена повышенная доля водных кормов – 18%, тогда как в разных популяциях г. Екатеринбурга в тот же период 2002 г. – 0.65 и 1.35%; 4.2 и 12.5% (табл. 4) и 5% (табл. 5). Это объясняется тем, что в осенний период активность многих беспозвоночных существенно снижается (исключение, по-видимому, составляют пауки). Благодаря высокой удельной теплоемкости воды, водные насекомые (Dytiscidae, Hydrophilidae, Corixidae) дольше остаются активными, составляя в этот отрезок времени значительную часть рациона сеголеток.

Таблица 4

Содержимое желудочно-кишечного тракта *Rana ridibunda* (juv.),
(г. Екатеринбург, ул. Белинского, водоемы 2 и 3; 24.08.03), %

Таксон	Местообитание			
	ул. Белинского 2		ул. Белинского 3	
	% (от кол-ва объектов), n = 40	% (от кол-ва желудков), n = 8	% (от кол-ва объектов), n = 71	% (от кол-ва желудков), n = 15
1	2	3	4	5
Myriapoda	1.41	12.5	0	0
Acari	0	0	12.5	6.7
Aranei	1.41	12.5	2.5	6.7
Collembola	1.41	12.5	0	0
Odonata	4.23	25	0	0
Lestidae	2.82	12.5	0	0
Odonata (larva)*	1.41	12.5	0	0
Homoptera	36.62	50	10	13.3
Aphidinea	35.21	50	5	13.3
Cicadellidae	1.41	12.5	2.5	6.7
Delphacidae	0	0	2.5	6.7
Hemiptera	1.41	12.5	7.5	20
Gerridae *	1.41	12.5	0	0
Corixidae *	0	0	2.5	6.7
Nabidae	0	0	2.5	6.7
Aphelocheiridae*	0	0	2.5	6.7
Hemiptera sp.	1.41	12.5	0	0
Coleoptera	8.45	25	32.5	75
Curculionidae	5.63	25	7.5	13.3
Crysomelidae	1.41	12.5	2.5	6.7
Buprestidae	0	0	2.5	6.7
Staphylinidae	0	0	2.5	6.7
Halplidae *	0	0	2.5	6.7
Hydrophilidae *	0	0	2.5	6.7
Dytiscidae *	0	0	2.5	6.7
Coleoptera (larva)	1.41	12.5	10	20
Lepidoptera (larva)	2.5	2.5	0	0
Hymenoptera	13.78	62.5	7.5	37.5
Proctotrupeoidea	2.82	25	2.5	6.7
Formicidae	1.41	12.5	2.5	6.7
Braconidae	4.23	25	2.5	6.7
Ichneumonidae	1.41	12.5	0	0
Chalcidoidea	1.41	12.5	0	0
Diptera	25	75	32.4	50
Muscidae	0	0	1.41	12.5

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5
Chironomidae	0	0	1.41	12.5
Dolichopodidae	2.5	6.7	5.63	12.5
Limoniidae	2.5	6.7	2.82	25
Syrphidae	5	6.7	5.63	50
Chloropidae	5	13.3	9.86	37.5
Phoridae	2.5	6.7	0	0
Diptera (larva)	5	13.3	4.23	25
Diptera sp.	0	0	1.41	12.5
Larva sp.	2.5	6.7	0	0

* – водные формы.

Потребление редких для лягушек кормов – позвоночных (рыба, мышевидные грызуны, насекомоядные, каннибализм в отношении собственных личинок, сеголеток, взрослых особей) – наблюдается исключительно у озерных лягушек, населяющих такие искусственные сооружения, как выростные пруды, отстойники и т.п.

Таблица 5

Содержимое желудочно-кишечного тракта *Rana ridibunda* (juv.)
(г. Екатеринбург, ул. Куйбышева, 24.08.03), %

Таксон	Местообитание		
	ул. Куйбышева		Укос
	% (от кол-ва объектов), <i>n</i> = 58	% (от кол-ва желудков), <i>n</i> = 17	% (от кол-ва объектов), <i>n</i> = 123
1	2	3	4
Oniscidae	0	0	2.44
Chilopoda	3.45	5.9	0
Diplopoda	13.79	35.3	0
Acari	6.90	11.8	1.63
Aranei	1.72	5.9	22.76
Collembola	1.72	5.9	0.81
Homoptera	6.9	11.8	28.45
Aphidinea	6.90	11.8	6.50
Delphacidae	0	0	3.25
Cicadellidae	0	0	18.70
Hemiptera	3.45	11.8	6.5
Anthocoridae	3.45	11.8	2.44
Miridae	0	0	2.44
Aradidae	0	0	0.81
Hemiptera sp.	0	0	0.81
Coleoptera	6.89	17.6	9.75
Curculionidae	0	0	0.81
Haliplidae *	3.45	11.8	0
Staphylinidae	0	0	1.63
Hydrophilidae *	1.72	5.9	0
Chrysomelidae	0	0	6.50
Pselaphidae	0	0	0.81
Coleoptera (larva)	1.72	5.9	0
Hymenoptera	18.96	35.3	18.71

Окончание табл. 5

1	2	3	4
Proctotrupoidea	5.17	17.6	0
Formicidae	8.62	11.8	1.63
Chalcidoidea	0	0	4.07
Cynipoidea	0	0	5.69
Braconidae	5.17	11.8	7.32
Diptera	36.2	52.9	8.94
Muscidae	3.45	11.8	0.81
Tipulidae	1.72	5.9	0.81
Limoniidae	1.72	5.9	0
Chironomidae	6.90	17.6	0.81
Empididae	0	0	1.63
Syrphidae	1.72	5.9	0.81
Sciaridae	1.72	5.9	0
Chloropidae	12.07	35.3	0
Diptera (larva)	6.90	11.8	0
Diptera sp.	0	0	4.07

* – водные формы.

На основании наших данных можно заключить, что озерная лягушка, появившаяся на восточном склоне Среднего Урала, в настоящее время не представляет реальной угрозы для аборигенных видов земноводных. В условиях рыбозаводных хозяйств широкая встречаемость в желудках (до 55%) при высоких локальных плотностях мальков рыб еще не означает существенного процента их изъятия (от общей численности). Возможно, в отдельных случаях численность лягушек нуждается в контроле.

Авторы выражают благодарность О.В. Ильиной за участие в сборе и определении материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белимов Г.Т., Седалищев В.Т. Озерная лягушка в водоемах г. Якутска // Вестн. зоологии. 1980. №3. С. 74 – 75.
- Вершинин В.Л. *Rana ridibunda* в черте города Свердловск // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. С. 32 – 33.
- Вершинин В.Л. О распространении озерной лягушки в городе Свердловске // Экология. 1990. №2. С. 67 – 71.
- Вершинин В.Л. Морфа *striata* – и ее роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере // Докл. РАН. 2004. Т. 396, №2. С. 280 – 282.
- Вершинин В.Л., Топоркова Л.Я. Амфибии городских ландшафтов // Фауна Урала и Европейского севера. Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1981. С. 48 – 56.
- Иванова Н.Л. Некоторые аспекты экологии (*Rana ridibunda* Pall.) интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2004. С. 212 – 214.
- Идельсон М.Н., Воинов И.К. Питание озерной лягушки на пойменных водоемах дельты р. Волги и ее значение в истреблении молоди рыб // Тр. Волго-Касп. науч. ст. рыб. хозяйства. 1938. Т. 8, вып. 1. С. 3 – 32.
- Латин А.В. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) в дельте р. Волга // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. докл. 12-й Междунар. конф. молодых ученых. Борок, 2002. С. 81 – 82.

Ляшков С.М. Выедание зелеными лягушками головастика и сеголеток бурых лягушек // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области: Материалы совещ. М.: Наука, 1989. С. 156 – 162.

Маркузе В.К. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) и ее значение в нерестово-выростных хозяйствах дельты р. Волги // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1511 – 1516.

Мисюра А.Н. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

Писаренко С.С. Каннибализм у бесхвостых земноводных (экологические и природоохранительные аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 23 с.

Силс Е.А., Вершинин В.Л. Гематологическая специфика озерной лягушки и ее роль в процессах расселения за пределы естественного ареала // Александр фон Гумбольдт и проблемы устойчивого развития Урало-сибирского региона: Материалы междунар. конф. Тюмень: Изд-во ПЦ Экспресс, 2004. С. 264 – 267.

Топоркова Л.Я. Влияние деятельности человека на распространение амфибий // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. С. 204 – 205.

Топоркова Л.Я. Новый элемент в герпетофауне горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна и экология животных УАССР и прилегающих районов. Ижевск: Изд-во Удмурт. гос. ун-та, 1978. Вып. 2. С. 63 – 65.

Топоркова Л.Я. Становление популяции *Rana ridibunda* // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. С. 212.

Топоркова Л.Я., Боголюбова Т.В., Хафизова Р.Г. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского севера. Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1979. С. 108 – 115.

Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В. Динамика пищевого спектра озерной лягушки *Rana ridibunda* на примере различных вариантов экотонных систем «вода/суша» // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Тез. докл. Всерос. семинара. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997. С. 27.

Шляхтин Г.В., Завьялов Е.В., Шляхтина Ю.В., Табачишин В.Г. Функциональное значение озерной лягушки в экосистемах Волгоградского водохранилища // Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем: проблемы и перспективы гидробиологии и ихтиологии в XXI веке: Материалы Всерос. науч. конф. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2001. С. 199 – 202.

Яковлев В.А. К экологии озерной лягушки на Алтае // Экология. 1990. №1. С. 67 – 71.

Arano B., Llorente G., Garcia-Paris M., Herrero P. Species translocation menaces iberian waterfrogs // Conserv. Biol. 1995. Vol. 9, №1. P. 196 – 198.

Berger L., Smielowski J. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. 1982. Vol. 3. P. 145 – 151.

Hurlbert S.H. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. Vol. 59, №1. P. 67 – 77.

Loman J. Food, feeding rates and prey-size selection in juvenile and adult frogs, *Rana arvalis* Nilss. and *R. temporaria* L. // Ecologia Polska. 1979. Vol. 27, №4. P. 581 – 601.

Ruchin, A.B., Ryzhov M.K. On the diet of the Marsh Frog (*Rana ridibunda*) in the Sura and Moksha Watershed, Mordovia // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 2002. Vol. 7. P. 197 – 205.

Vershinin V.L., Kamkina I.N. Expansion of *Rana ridibunda* in the Urals – a danger for native amphibian? // Froglog. 1999. №34. P. 3.