

УДК 591.53:597.6

## ОСОБЕННОСТИ ДИЕТЫ ГРЕБЕНЧАТОГО ТРИТОНА *TRITURUS CRISTATUS* (LAURENTI, 1768) НА ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2022 г. Д. Л. Берзин<sup>а</sup>, \*, А. В. Буракова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, 8 Марта, 202

\*e-mail: berzin\_dl@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 19.05.2021 г.

После доработки 15.12.2021 г.

Принята к публикации 27.12.2021 г.

С использованием неинвазивного метода исследования содержимого желудков получены оценки спектров питания гребенчатого тритона (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)) в двух местообитаниях на восточном пределе его распространения. Желудки *T. cristatus* промывали с помощью шприца с тонким силиконовым катетером. Этот метод точнее, чем традиционные, поскольку позволяет извлечь крупных беспозвоночных и является менее травматичным. После извлечения пищевого комка тритонов выпускали в водоемы. Всего отловили 81 экз. взрослых гребенчатых тритонов – 41 экз. на Среднем Урале и 40 экз. на Южном. Установлены различия потенциального и реализованного трофических спектров тритонов в двух сравниваемых водоемах. Впервые в содержимом желудков гребенчатого тритона обнаружена нематода *Megalobatrachonema terdentatum* (Linstow, 1890).

**Ключевые слова:** трофический спектр, оофагия, гельминты, неинвазивный метод, хвостатые земноводные

DOI: 10.31857/S0367059722030040

Земноводные, связывая водные и наземные биоценозы, выполняют роль консументов [1], что делает их удобной моделью для изучения биоценологических связей. Гребенчатый тритон (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)), как и все хвостатые амфибии, в течение всей жизни является хищником. Следовательно, трофический спектр в онтогенезе меняется не столь кардинально, как у бесхвостых земноводных [2]. Биоценологическая роль *T. cristatus* может варьировать в зависимости от численности популяций, структуры биоценоза и условий среды [3]. На территории России питание гребенчатого тритона изучалось эпизодически [2, 4–6], и таксономический состав потенциальных жертв не известен.

*T. cristatus* – охраняемый вид, включенный в Красные книги Свердловской и Челябинской областей (II категория) [7, 8]. Исследование особенностей питания необходимо для разработки мер его охраны. Гребенчатый тритон мозаично распространен и редко встречается на территории Урала, являющегося границей обитания вида на востоке ареала, и особенности его питания здесь ранее не исследовали. Цель нашей работы – изучить специфику диеты взрослых особей *T. cristatus* с применением неинвазивного метода исследования.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Местообитания.** Сбор материала проведен на территории Южного Урала (56°15'2.58" с.ш., 59°16'36.18" в.д.) 10.05.2021 г. (д. Шемаха, северо-западная часть Нязепетровского района Челябинской области) и Среднего Урала (56°50'26.33" с.ш., 57°33'13.68" в.д.) 17.05.2021 г. (д. Большое Кошаево, юго-западная часть Красноуфимского района Свердловской области). Водоем на Южном Урале техногенного происхождения склонового типа, расположенный в лесостепной зоне (подзона южной тайги) в 5 м от проселочной дороги вблизи смешанного леса, в пойме р. Шемаха. Грунт в водоеме глинистый, торфяной. Водоем примыкает к малоэтажной застройке и часто посещается сельскохозяйственными животными. Водная растительность обильна. Водоем на Среднем Урале карстового типа, расположен в лесостепной зоне (подзона южной тайги) в 15 м от русла р. Иргина. Грунт глинистый, слегка каменистый, водная растительность скудная.

Температуру воды измеряли однократно в дневное время суток ртутным термометром ТП-22 с ценой деления 0.5°C в мае перед началом взятия проб беспозвоночных и в августе перед взятием проб воды. Глубину водоема измеряли с помощью эхолота DEEPER CHIRP+. Гидрохимические анализы выполнены в лаборатории инженерно-эколо-

гических испытаний ООО “АкваСолум”. Одним из наиболее информативных показателей послужил уровень ХПК (химическое потребление кислорода) – количество кислорода (или окислителя в расчете на кислород, мг/л), необходимое для окисления содержащихся в пробе органических веществ, при котором углерод, сера, фосфор и другие элементы (кроме азота), если они присутствуют в органическом веществе, окисляются до  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{P}_2\text{O}_5$ ,  $\text{SO}_3$ , а азот превращается в аммонийную соль. ХПК определяли титриметрическим методом [9].

**Отбор проб.** Всего изучили 81 экз. взрослых гребенчатых тритонов: Средний Урал – 41 экз., Южный Урал – 40 экз. Отлов тритонов производили приблизительно в одно и то же дневное время (с 12.00 до 16.00) в период максимальной активности земноводных. Желудки тритонов промывали с помощью шприца объемом 5 мл, наполненного водой и соединенного с силиконовым катетером (диаметр 1.0 мм) [10, 11]. Тонкий катетер создает достаточный просвет для выхода пищевого комка и стимулирует рвотный рефлекс у амфибий. Пищевые частицы, оставшиеся в ротовой полости тритона после промывания, удаляли энтомологическим пинцетом.

Недостатком традиционного метода промывания желудка [2, 12, 13] является способ всасывания пищевого комка, при котором крупные частицы не попадают в пробу. Используемый нами метод позволяет извлечь большее количество беспозвоночных, включая крупные пищевые объекты (например, раковины моллюсков), повышает точность исследования и мало травматичен. После извлечения пищевого комка тритонов выпускали в исходную среду обитания.

**Анализ проб.** Для изучения объектов питания тритонов в среде с помощью водного сачка (150 × 126 мм) с размером ячейки 0.1 мм отбирали пробы беспозвоночных с прибрежной, мелководной и глубоководной частей водоема на наиболее посещаемых тритонами участках [14]. На каждом водоеме в одинаковый промежуток времени водным сачком проводили по 10 взмахов длиной 1.5 м.

Извлеченное содержимое желудков помещали в пробирки с 90%-ным этанолом. В целях идентификации пищевых объектов пробы просматривали под бинокулярным микроскопом Meiji Techno EMZ-8TR (Япония). Беспозвоночных и их фрагменты отделяли от прочего содержимого желудка. Идентификацию водных беспозвоночных и макропаразитов проводили с использованием стандартных методик и определителей [15–20].

**Зараженность макропаразитами.** Зараженность тритонов макропаразитами оценили по следующим показателям:  $P$  – доля зараженных особей хозяина в исследованной выборке, %;  $A$  – средняя численность паразитов определенного вида или

группы паразитов у всех особей хозяина, экз/особь хозяина;  $I$  – среднее количество гельминтов, приходящихся на одну исследованную особь хозяина, экз/особь хозяина [21].

**Анализ данных.** Степень перекрытия потенциальных и реализованных трофических спектров, а также сравнение диет тритонов из разных местообитаний и со средой производили по индексу Мориситы [22]:

$$I(m) = \frac{2(\sum P_{ij} \times P_{ik})}{\sum (P_{ij}^2 + P_{ik}^2)},$$

где  $P_{ij}$  – доля  $i$ -го компонента в диете  $j$ -го вида;  $P_{ik}$  – доля  $i$ -го компонента в диете  $k$ -го вида.

Для оценки видового разнообразия трофических спектров рассчитывали индексы биологического разнообразия Маргалефа, Шеннона, Бергера-Паркера [23]. Индексы видового разнообразия считали для объединенной выборки беспозвоночных в одном водоеме. Значения индексов и их доверительные интервалы, за исключением индекса Маргалефа, рассчитывали с помощью программы Past 4.07d, значимость различий оценивали с применением модуля permutation test. Данный модуль позволяет вычислить ряд индексов разнообразия для двух выборок, а затем сравнить различия, используя случайные перестановки ( $n = 9999$  случайных матриц с двумя выборками). Бутстрепный доверительный интервал индекса Маргалефа рассчитывали в среде R version 4.1.1 (скрипт размещен по адресу: [https://github.com/ANSozontov/Berzin\\_2021](https://github.com/ANSozontov/Berzin_2021)). Статистическую обработку данных о зараженности тритонов макропаразитами проводили с использованием программ Quantitative Parasitology 3.0 [24].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в желудках *T. cristatus* из двух местообитаний обнаружено 863 беспозвоночных (включая их фрагменты), относящихся к 4 типам: Mollusca, Arthropoda, Oligochaeta, Nematoda. Выявлено 11 таксонов, общих для двух местообитаний (табл. 1). В желудках *T. cristatus* отмечено наличие собственной кожи тритонов. Встречаемость кожи в желудках выше у животных, отловленных на Среднем Урале. У 40% тритонов, отловленных на Среднем Урале, в желудках обнаружена икра *Rana arvalis* Nilsson, 1842 без галлерт (у 11 самок и 5 самцов). Среднее число икринок в желудке у самок составило  $17.2 \pm 4.4$  шт., у самцов –  $3.2 \pm 1.5$  шт.

Среднее число беспозвоночных на желудок в водоеме на Южном Урале составило  $19.61 \pm 0.34$  экз., на Среднем Урале –  $1.48 \pm 0.16$  экз. В желудках половозрелых тритонов в местообитании на Среднем Урале много наземных беспозвоночных, однако при этом у 20% амфибий из водоема желудка были пустыми, чего не наблюдалось у жи-

Таблица 1. Трофический спектр *T. cristatus* с территорий Среднего и Южного Урала

Таксон	Южный Урал			Средний Урал		
	доля объектов в желудках, %	встречаемость в желудках, %	доля в водоеме, %	доля объектов в желудках, %	встречаемость в желудках, %	доля в водоеме, %
Gastropoda Cuvier, 1797	6.0	60.1	16.1	10.1	12.5	60.7
Bivalvia Linnaeus, 1758	0.5	7.3	2.6	—	—	—
Ephemeroptera Hyatt et Arms, 1891	—	—	0.2	—	—	—
Trichoptera Kirby, 1813	0.2	4.9	0.7	3.4	5.0	1.4
Hemiptera Linnaeus, 1758	—	—	0.2	1.7	2.5	5.0
Diptera Linnaeus, 1758						
Chaoboridae Edwards, 1912	—	—	0.2	1.7	2.5	13.9
Culicidae Meigen, 1818	35.4	80.5	6.2	5.1	7.5	4.3
Chironomidae Jacobs, 1900	0.9	7.3	0.4	8.5	7.5	0.7
Stratiomyidae Latreille, 1802	0.5	9.8	0.3	8.5	12.5	0.7
Ceratopogonidae Newman, 1834	0.4	4.9	0.5	1.7	2.5	0.7
Simuliidae Newman, 1834	0.1	2.4	—	1.7	2.5	—
Syrphidae Latreille, 1802	0.1	2.4	—	—	—	—
Coleoptera Linnaeus, 1758						
Dytiscidae Latreille, 1802	8.8	68.3	0.7	13.5	3.0	2.9
Curculionidae Latreille, 1802	0.1	2.4	—	—	—	—
Haliplidae Aubé, 1836	—	—	0.2	—	—	—
Gyrinidae Latreille, 1810	—	—	0.1	—	—	—
Elodidae Shuckard, 1840	—	—	0.1	—	—	—
Chrysomelidae Latreille, 1802	—	—	0.2	—	—	—
Noteridae Thomson, 1857	—	—	0.1	—	—	2.6
Odonata Fabricius, 1793	0.6	9.8	0.7	—	—	—
Branchiata Lang, 1888 (=Crustacea)						
Cyclopoida Burmeister, 1834	8.6	58.5	18.0	—	—	—
Daphnidae Müller, 1785	4.5	29.3	17.2	3.4	5.0	5.7
Branchinectidae Daday, 1910	17.5	75.6	0.3	—	—	—
Cyclestherida Sars, 1899	2.2	19.5	0.2	—	—	—
Ostracoda Latreille, 1802	11.6	70.7	33.3	—	—	—
Прочие объекты						
Oligochaeta Grube, 1850	0.5	7.3	0.3	37.3	27.5	—
Hirudinea Lamarck, 1818	—	—	0.2	—	—	—
Acari Leach, 1817	0.1	2.4	0.9	—	—	—
Araneae Clerck, 1757	—	—	0.1	—	—	—
Myriapoda Latreille, 1802	—	—	—	3.4	2.5	—
Nematoda Rudolphi, 1808	1.2	14.6	—	—	—	—
Икра <i>R. arvalis</i>	—	—	—	—	40.0	—
Головастики <i>R. arvalis</i>	—	—	—	—	—	1.4
Кожа <i>T. cristatus</i>	0.1	2.4	—	—	22.5	—

вотных с Южного Урала. В содержимом желудков животных в местообитании на Среднем Урале обнаружены представители 13 таксонов, большую долю из которых составляют (здесь и далее в порядке убывания) Oligochaeta, Gastropoda, Diptera. В пищевом спектре амфибий преобладали дождевые черви, чаще всего потребляются представители Diptera из семейств Stratiomyidae и Chironomidae, в меньшей степени – Culicidae, единично Chaoboridae, Ceratopogonidae, Simuliidae.

В желудках тритонов из местообитания на Южном Урале обнаружены представители 20 таксонов, среди которых преобладали Crustacea (Branchinectidae, Ostracoda, Cyclopoida), Diptera (Culicidae), Coleoptera (Dytiscidae). Преобладание в пищевом спектре амфибий представителей Diptera и Crustacea связано с обилием данных таксономических групп в окружающей среде. Частое обнаружение представителей Culicidae в трофическом спектре, вероятно, обусловлено высоким преобладанием данных форм в местообитании на Южном Урале и их крупным размером. По частоте встречаемости и количеству особей в желудках тритонов доминируют различные ракообразные. Отряд Coleoptera представлен в пищевом спектре в меньшей степени, чем Diptera и Crustacea, и преимущественно личиночными формами.

В рационе амфибий из водоема на Южном Урале отмечены таксоны водных и наземных объектов, не представленные в местообитании на Среднем Урале, – Odonata, Acari и Curculionidae (см. табл. 1). Моллюски в желудках представлены водными формами родов *Planorbis* sp., *Physa* sp., *Lymnaea* sp., *Sphaerium* sp.

У взрослых тритонов с Южного Урала зафиксировано присутствие паразитических нематод *Megalobatrachonema terdentatum* (Linstow, 1890) (= *Chabaudgolvania terdentatum*). Данная находка связана с наличием в среде моллюсков рода *Planorbis* – промежуточных хозяев *M. terdentatum*: *P. M. terdentatum* составляет 14.6%, *A. M. terdentatum* – 0.24 экз., в одной особи тритонов встречается до 3 экз.

Анализ перекрывания спектров питания с помощью индекса Мориситы между изучаемыми местообитаниями по частоте потребляемых беспозвоночных выявил низкий уровень сходства проб из желудков (16%) и несколько более высокое сходство составов организмов в пробах из воды (37%). Отмечен значительный уровень перекрывания проб из желудков со средой в водоеме на Южном Урале – 48%, что связано с высокой частотой встречаемости беспозвоночных в среде, а также со степенью их доступности. Невысокий уровень перекрывания (26%) проб из желудков со средой в водоеме на Среднем Урале обусловлен значительным вкладом наземных форм в питание гребенчатого тритона.

Проанализированы индексы видового разнообразия в спектрах питания. Индексы Маргалефа и Бергера-Паркера в пробах из желудков тритонов из местообитания на Среднем Урале оказались выше в сравнении с водоемом на Южном Урале, что обусловлено преобладанием в питании икры остромордой лягушки. Значение индекса Шеннона у тритонов из водоема на Южном Урале было достоверно выше в сравнении с водоемом на Среднем Урале (табл. 2).

В пробах беспозвоночных из водоемов индекс Шеннона значимо выше в местообитании на Южном Урале в сравнении с водоемом на Среднем Урале. Значение индекса доминирования Бергера-Паркера в популяции тритонов из местообитания со Среднего Урала выше в сравнении с местообитанием на Южном Урале, что обусловлено доминированием одного таксона (*Gastropoda*). Значимых различий между пробами из желудков и водоемов по индексу Шеннона не обнаружено.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение спектров питания гребенчатого тритона на Южном и Среднем Урале показало, что *T. cristatus* использует разные стратегии пищеводобывания в зависимости от особенностей местообитания и доступности кормовых объектов. Число систематических групп в реализованном и потенциальном спектрах, по-видимому, обусловлено как фенологическими особенностями исследуемых популяций, так и физико-химическими параметрами обоих местообитаний, а также некоторой селективностью питания в условиях дефицита кормов. Разнообразие потенциального трофического спектра тритонов зависит от ряда особенностей: специфика биотопа (обильная водная и околородная растительность и ее остатки), уровень ХПК, расположение водоема и уровень его прогреваемости.

В условиях низкого обилия в среде кормовых объектов у гребенчатого тритона наиболее сильно выражена избирательность питания. Известно, что тритоны рода *Triturus* (Rafinesque, 1815) достаточно часто поедают икру в местах нереста – данное явление обнаружено у *T. cristatus*, *T. dobrogicus* (Kiritzescu, 1903), *T. carnifex* (Laurenti, 1768) [2, 11]. У хвостатых нередко выражена межвидовая оофагия среди самок [2, 25]. Приспособительный смысл данного явления состоит в восстановлении повышенных энергозатрат на формирование и откладку яиц [2, 26]. Наличие собственной кожи в желудках тритонов, видимо, связано с аутоканнибализмом, который характерен для многих хвостатых амфибий, в том числе и для *T. cristatus* [2]. Поедание сброшенной кожи обусловлено длительным голоданием хвостатых амфибий, что,

**Таблица 2.** Параметры водоемов и значения индексов видового разнообразия

Показатель	Южный Урал	Средний Урал	<i>p</i> *
Параметры водоемов			
Максимальная глубина, м	1.8	4.0	
Площадь водного зеркала, м <sup>2</sup>	1522	472	
Дата**	17.05.2020/07.08.2020	10.05.2020/06.08.2020	
<i>T</i> , °C	16.9/20.3	18.0/17.0	
pH	7.05/6.99	7.9/7.6	
ХПК, мг/л	21.4/26.1	5.61/25.2	
Минерализация, мг/л	270.0/960.0	330.0/90.0	
Индексы видового разнообразия для проб из среды			
Индекс Маргалефа	4.22 (4.15–4.30***)	2.23 (2.14–2.30)	0.113
Индекс Шеннона	1.92 (1.86–1.98)	1.51 (1.29–1.72)	0.004
Индекс Бергера-Паркера	0.33 (0.31–0.36)	0.61 (0.53–0.69)	0.001
Индексы видового разнообразия для проб из желудков			
Индекс Маргалефа	2.99 (2.66–3.31)	2.50 (1.62–3.40)	0.428
Индекс Шеннона	2.03 (1.96–2.10)	1.05 (0.89–1.21)	0.001
Индекс Бергера-Паркера	0.35 (0.32–0.39)	0.77 (0.72–0.82)	0.001

Примечание. \* – уровень значимости; \*\* – оценки гидрохимических и физических показателей, полученные в разные даты; \*\*\* – в скобках приведены 95%-ные доверительные интервалы.

вероятно, позволяет восполнить энергетические резервы [25, 26].

В условиях дефицита водных кормов в трофическом спектре увеличивается доля крупных наземных пищевых объектов (*Oligochaeta*), которые, видимо, более заметны и питательны, имеют высокое соотношение белка к собственной биомассе (59%) [27]. Это также может быть связано с питанием земноводных до посещения водоема или случайным захватом ими некоторых сухопутных форм. В реализованном спектре из-за недостатка легко перевариваемых кормов возрастает доля представителей водных моллюсков (*Gastropoda*), которые, видимо, хуже усваиваются, но более доступны в среде по сравнению с другими таксонами. Подобное явление наблюдается и у обыкновенного тритона в градиенте урбанизации г. Екатеринбурга [28]. Гребенчатый тритон не выбирает конкретную добычу, а существенным ограничением спектра питания является размер потребляемых объектов [29]. Исключением может быть оофагия [2].

В результате исследований на Среднем Урале мы обнаружили долю тритонов, которые не питались, тогда как другие авторы утверждают обратное [6, 25]. Вероятно, это связано с физико-химическими характеристиками водоема. *T. cristatus*, видимо, потребляет организмы, которые преобладают в среде конкретного местообитания, как это показано авторами из Италии [29], Великобритании [30] и Мордовии [6]. Нами установлено, что гребенчатый тритон избегает потребления

и собственных яиц, предпочитая икру бесхвостых амфибий. Отмечен факт употребления большего количества яиц самками по сравнению с самцами [2, 25, 29, 31]. При недостатке корма тритоны прибегают к оофагии и поеданию собственной кожи, что соответствует нашим данным.

Высокий уровень перекрытия потенциального спектра питания, по-видимому, обусловлен сходным составом крупных таксономических групп гидробионтов, которые встречаются в водоемах на территории всего Урала. Низкий уровень перекрытия реализованного спектра питания между исследуемыми водоемами объясняется высокой долей наземных форм в местообитании на Среднем Урале. Эти различия обусловлены физико-химическими характеристиками водоема: температурный режим, глубина, площадь и расположение. В местообитании на Южном Урале нерестовый водоем имеет небольшую глубину, расположен относительно далеко от реки (около 300 м), в нем присутствуют обильная водная и околородная растительность и ее остатки, о чем свидетельствует высокий уровень ХПК (см. табл. 2). Установлено, что в водоеме, имеющем большую площадь (местообитание на Южном Урале), в спектре питания тритонов наблюдается большее количество водных беспозвоночных, что может быть связано с фенологическими особенностями *T. cristatus*, т.е. тритоны в водоеме на Среднем Урале начинают позже питаться. Это характерно и для *T. carnifex* [11]. Хорошая прогреваемость (до 16.9°C и выше) (см. табл. 2) и наличие водной рас-

тельности создают наиболее оптимальные условия для развития различных систематических групп беспозвоночных, что отражают индексы их видового разнообразия в местообитании на Южном Урале.

Благоприятный температурный режим, а также наличие промежуточных хозяев моллюсков рода *Planorbis* и водных форм *Oligochaeta* в водоеме с Южного Урала в сравнении с водоемом Среднего Урала создают необходимые условия и для развития личинок нематоды *M. terdentatum*. Третья инвазионная стадия нематоды развивается в водной среде при температуре около 20°C [32]. Для *M. terdentatum* характерна гетероксения (смена нескольких промежуточных хозяев). Этой нематодой могут заражаться половозрелые тритоны, о чем и свидетельствуют наши данные. Невысокая инвазированность гребенчатых тритонов нематодой *M. terdentatum* может быть связана не только с особенностями прижизненной методики извлечения содержимого желудков, но и с биотопическими особенностями местообитания, а также со спецификой биологии как паразита, так и хозяина [33].

Водоем на Среднем Урале имеет большую глубину и близко расположен к реке (15 м от русла), что не исключает его подпитку более холодной водой в весеннее время. Вероятно, поэтому в пруду позже появляется водная растительность и соответственно наблюдается более низкий уровень ХПК в весенний период, в результате пищевой спектр беспозвоночных в этот период менее богат. Вероятно, наибольший процент пустых желудков связан как с большей глубиной водоема, так и с низким содержанием органических веществ в водоеме на Среднем Урале, о чем свидетельствует значение ХПК.

Таким образом, трофические спектры *T. cristatus* на исследуемых территориях представлены беспозвоночными, относящимися к 4 типам: Mollusca, Arthropoda, Oligochaeta, Nematoda. Выявленные межвидовая оофагия, преобладание наземных форм в спектре питания тритона, а также присутствие некоторой доли пустых желудков являются следствием дефицита водных беспозвоночных в среде. Различия потенциальных и реализованных трофических спектров у амфибий на изучаемых территориях заключается в количественном и таксономическом богатстве объектов питания *T. cristatus*, что связано со спецификой местообитания: хорошая прогреваемость водоема, богатство водной растительности, гидрохимические показатели (высокий уровень ХПК) и т.д. Вероятно, данные особенности биоценоза объясняют и находки макропаразитов в желудке гребенчатого тритона в одном местообитании.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Авторы выражают благодарность анонимным рецензентам за конструктивные замечания, сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН: д.б.н. В.Л. Вершинину, к.б.н. О.В. Толкачеву и к.б.н. А.Н. Созонтову за ценные советы, которые позволили существенно улучшить качество рукописи, а также И.В. Братцевой за помощь в подготовке списка литературы.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта финансовых/нефинансовых интересов, связанных с написанием статьи. При использовании животных в качестве объектов исследования соблюдались применимые этические нормы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гаранин В.И. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Вопросы герпетологии. 1977. Вып. 4. С. 63–64.
2. Кузьмин С.Л. Трофология хвостатых земноводных: Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1992. 168 с.
3. Sas I., Covaciu-Marcov S.D., Cupşa D. et al. The study of the trophic spectrum of some *Bombina orientalis* (Linnaeus, 1761) populations in the Ier Valley area (County of Bihor) // Nymphaea, Folia Naturae Bihariae. 2004. V. 31. P. 91–110.
4. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
5. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: КМК, 1999. 298 с.
6. Ручин А.Б. Распространение и питание гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) в Мордовии // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы: АСБК-СОПК, 2010. С. 166–173.
7. Чибилев Е.А., Ищенко В.Г. Хвостатые: гребенчатый тритон // Красная книга Челябинской области: Животные. Растения. Грибы. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. С. 106.
8. Вершинин В.Л., Берзин Д.Л. Гребенчатый тритон *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) // Красная книга Свердловской области: Животные. Растения. Грибы. Екатеринбург; Воронеж: Мир, 2018. С. 100.
9. Лурье Ю.Ю. Аналитическая химия промышленных сточных вод. М.: Химия, 1984. 448 с.
10. Romano A., Salvidio S., Palozzi R. et al. Diet of the newt, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), in the flooded karst sinkhole Pozzo del Merro, central Italy // J. of Cave & Karst Studies. 2012. V. 74. P. 271–277. <https://doi.org/10.4311/2011JCKS0208>
11. Careddu G., Carlini N., Romano A. et al. Diet composition of the Italian crested newt (*Triturus cristatus*) in structurally different artificial ponds based on stomach contents and stable isotope analyses // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2020. V. 30. № 8. P. 1505–1520. <https://doi.org/10.1002/aqc.3383>

12. Fraser D.F. Empirical evaluation of the hypothesis of food competition in salamanders of the genus *Plethodon* // Ecology. 1976. V. 57. P. 459–471. <https://doi.org/10.2307/1936431>
13. Griffiths R.A. Feeding niche overlap and food selection in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond in Mid-Wales // J. Anim. Ecol. 1986. V. 55. № 1. P. 201–214. <https://doi.org/10.2307/4702>
14. Жадин В.И. Изучение донной фауны водоемов. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 32 с.
15. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. М.: Высш. шк., 1971. 479 с.
16. Мамаев Б.М. Определитель насекомых по личинкам. М.: Просвещение, 1972. 400 с.
17. Кутикова Л.А. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (Планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
18. Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых. М.: Топикал, 1994. 544 с.
19. Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. М.: КМК, 2011. 219 с.
20. Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 275 с.
21. Бреев К.А. Применение математических методов в паразитологии // Изв. ВНИИОРХ. 1976. Т. 105. С. 109–126.
22. Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributions patterns // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. 1959. № 2. P. 215–235.
23. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
24. Rozsa L., Reczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. 2000. V. 86. P. 228–232. <https://doi.org/10.2307/3284760>
25. Cicort-Lucaciu A.S., Davida A., Covaci R. et al. Feeding of some *Triturus cristatus* population in Turț area (Oas Mountains, Romania) // Herpetologica Romanica. 2007. V. 1. P. 30–37.
26. Brode W.E., Gunter G. Peculiar feeding of *Amphiuma* under conditions of enforced starvation // Science. 1959. V. 130. № 3391. P. 1758. <https://doi.org/10.1126/science.130.3391.1758>
27. Hopher B. Principles of fish nutrition // Fish culture in warm water systems: Problems and trends / Eds. Shilo M., Sarig S. Boca Raton: CRC Press, 1989. P. 121–142.
28. Вершинин В.Л., Трофимов А.Г., Перехрест Е.В., Берзин Д.Л. Изменчивость оксификации краниального скелета сеголетков *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) в градиенте урбанизации // Биология внутр. вод. 2019. Вып. 2. № 2. С. 28–32. <https://doi.org/10.1134/S1995082919020159>
29. Fasola M., Canova L. Feeding habits of *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* and *T. alpestris* (Amphibia, Urodela) in the northern Apennines (Italy) // Italian J. of Zoology. 1992. V. 59. № 3. P. 273–280. <https://doi.org/10.1080/11250009209386682>
30. Griffiths R.A., Mylotte V.J. Microhabitat selection and feeding relations of smooth and warty newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus*, at an upland pond in mid-Wales // Ecography. 1987. V. 10. № 1. P. 1–7.
31. Cicort-Lucaciu A.S., Ardeleanu A., Cupsa D. et al. The trophic spectrum of a *Triturus cristatus* (Laurentus, 1768) population from Plopiș Mountains area (Bihor County, Romania) // North-Western Journal of Zoology. 2005. V. 1. P. 31–39.
32. Petter A.-J., Chabaud A.-G. Cycle évolutif de *Megaio-batrachonema terdentatum* (Linstow) en France // Annales de Parasitologie. 1971. V. 46. № 4. P. 463–477. <https://doi.org/10.1051/parasite/1971464463>
33. Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 171 с.