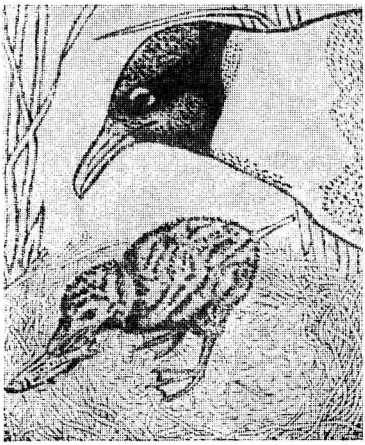
АКАДЕМИЯ
НАУК СССР
•
УРАЛЬСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ



ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1990

УДК 591.538

Энергетика питания и роста животных: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Представлены материалы об особенностях поступления энергии из пищи у птиц, рептилий, амфибий и насекомых при влиянии факторов среды. Оценены интенсивность обмена, использование энергии на рост и развитие у млекопитающих, птиц, амфибий и моллюсков. Приводятся данные о калорийности более 360 различных видов пищи (растений и животных), и предлагается новый способ расчета пищевых потребностей птиц.

Сборник представляет интерес для зоологов, экологов, физиологов и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук **С. Н. Постников**

Рецензент

доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

Э $\frac{21008-1598-155(87)}{055(02)7}$

© УрО АН СССР, 1990.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

С. Н. ПОСТНИКОВ

ПОСТУПЛЕНИЕ ЭНЕРГИИ ИЗ ПИЩИ У ВЬЮРКОВЫХ ПТИЦ (FRINGILLIDAE) ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

В современных работах по биоэнергетике птиц энергетические параметры рассчитываются исходя из массы тела с использованием различных коэффициентов. Такой подход отражает представление о биологических объектах как о физических машинах и имеет очевидную ограниченность. Однако он позволил обобщить многочисленные литературные данные [1—4, 20]. Формализованные представления должны иметь упрощенный вид, так как возможность трактовки моделей обратно пропорциональна их сложности. Для дальнейшего изучения проблем развития энергетики птиц важно знать, как реагируют на изменения факторов среды разные виды с близкой массой тела, каков размах этих колебаний, что поможет понять адаптивную радиацию видов по направлению и степени отклонения от средних значений метаболизма [2]. Итогом исследований должна стать разработка моделей, позволяющих более точно оценивать энергетику птиц. Представляется возможным выделение специфических черт энергетики оседлых птиц высоких и умеренных широт, мигрантов, зимующих в Европе, Юго-Восточной Азии и Африке.

Наиболее полное представление об энергетике вида дает изучение энергетического баланса, одним из основных параметров которого в энергетике птиц принята энергия существования — количество энергии, которое ежедневно использует птица при сохранении постоянной массы тела и отсутствии продуктивных процессов (линьки, размножения и миграции) под влиянием естественных факторов среды. Она измеряется у птиц в клетках или вольерах, где они могут ограниченно двигаться, в избытке иметь разнообразную пищу и находиться в условиях, близких к естественным (температура, фотопериод, местонахождение экспериментальной установки в лесу и т. д.). Хорошо выполненные измерения дают надежные данные по затратам птиц на поддержание энергетического баланса и близки к таковым в природе. Энергия существования (*EE*) увеличивается при понижении температуры, и ее возрастание тем больше, чем менее вид приспособлен к низким температурам [9—14, 17]. При бóльшей продолжительности дня *EE* выше, хотя ее возрастание непро-

порционально увеличению фотопериода. Линии регрессии *EE* при 0 и +30 °С имеют более высокий уровень при 15-часовом фотопериоде, чем при 10-часовом [18, 20]. Изучение шести семейств воробьиных показало, что у пяти они близки, а у овсянковых отличаются [20]. Энергия существования у особей одного вида в северных широтах выше, чем в южных [9, 11, 12, 14]. Для *EE* было показано отсутствие определенной термонейтральной зоны на примере 18 видов [19]. В зимний период некоторые из них увеличивают массу тела [6—9, 11, 14, 15], хотя физиологическое преимущество роста размера при низких температурах относительно, так как крупная птица требует большего количества пищи. Увеличение массы тела на 10, 50 и 100 % повышает общие энергетические потребности для существования при 0 °С соответственно на 5, 24 и 44 %. Крупные птицы расходуют больше пищи, но на ее добычу тратят столько же времени, сколько и другие виды. Физиологически крупные птицы лучше приспособлены к жизни в холодном климате, но экологически они могут проигрывать. Для успешного выживания, согласно правилу Бергмана, физиологические преимущества должны превосходить экологические недостатки.

Придерживаясь схемы потока энергии в организме птиц и классификации энергий, рекомендованных В. Р. Дольником [2, 3], в настоящей работе мы обсуждаем особенности изменения количества усвоенной энергии, так как в летний период сложно разделить затраты на *EE* и продуктивную энергию [1, 4].

Материалы и методы исследований

В основу работы положены материалы, полученные нами в 1966—1988 гг. в умеренных широтах. Измерено 14 видов вьюрковых птиц в 859 опытах, каждый из которых продолжался 2—3 сут. Более 95 % данных получено при измерениях на Среднем Урале в г. Свердловске (56° 30′ с. ш.). Летние опыты проводили с середины мая по начало июля, зимние — с декабря по февраль, т. е. в периоды, когда отсутствовали миграция и линька. Сроки измерений для каждого вида устанавливали по характеру двигательной активности, которую всегда измеряли параллельно. На птицах, содержавшихся в уличных вольерах размером 15×3×2,5 м, после привыкания их к условиям эксперимента проводили опыты, причем данные подлежали анализу только в том случае, если температура изменялась менее чем на 5 °С. В предшествующий опыту период и в течение опыта температуры были близкими. Птиц, которые снижали массу тела во время экспериментов, помещали заранее в клетки и ежедневно взвешивали в 24 ч. Опыты проводили после стабилизации массы тела с допустимыми отклонениями — не более чем на 2 %. Птиц взвешивали на весах ВЛТК-500 и утром за час до рассвета. Темпера-

туру воздуха измеряли в 4, 9, 14, 18, 21 и 24 ч, и по данным измерений вычисляли среднесуточную.

Количество поступившей энергии определяли по массе съедаемой пищи и ее усвоению при различных температурах среды. Птиц помещали в металлические клетки размером 35×22×26 см с картонными подносами, в которых находились навески кормов, предварительно доведенных до постоянной массы при температуре +60 °С. Клетки были защищены прозрачной пленкой. Для кормления живыми червями использовали пластмассовые подносы. Калорийность подсолнечного семени определена нами в 7,141 ккал/г, проса — 4,414, овсянки — 4,81, сырых больших «мучных» червей — 2,4, мелких более 1 см — 2,1 ккал/г. Существенным положительным отличием методики исследований было то, что 90 % данных получено при измерении на смеси кормов, позволяющей птицам выбирать необходимые семена, живых насекомых, важных для поддержания энергетического баланса. Калорийность экскретов определена в каждом опыте отдельно. Использованы только измерения, в которых масса тела птиц до и после опыта различалась не более чем на 2 %. Подробно методы изучения описаны нами ранее [10].

Результаты исследований

Анализ полученных данных проведем по группам в зависимости от массы тела — от меньшей к большей, при этом в основу рассмотрения ляжет сравнение видов, близких по массе.

Масса тела — интегральный показатель поддержания энергетического баланса. Виды с наименьшей массой изменяли ее от 13 до 18 г (табл. 1). У чижа она была почти одинакова во всем температурном интервале, тогда как у чечетки наибольшая отмечалась зимой и летом, при 0 °С и при изменении температуры снижалась. В летний период при повышении температуры от 0° до +30 °С масса тела у чижа увеличивалась с 13,74 до 14,67 г, или на 7 %, а у чечетки она уменьшилась с 16,67 до 13,2 г, или на 21 %. В зимний период при снижении температуры от 0° до —40 °С оба вида уменьшали массу тела, у чечетки потери были на 12 % больше (см. табл. 1).

Количество усвоенной энергии у чижа летом снижалось с 19,49 при 0 °С до 4,25 ккал/птицу в сутки при +30 °, или на 78 %, а у чечетки — с 17,97 до 3,17 ккал/птицу в сутки, или на 82 %. При расчете на 1 г массы тела количество энергии, усвоенной чижом, понизилось с 1,42 до 0,29 ккал/г в сутки, или на 80 %, тогда как у чечетки — с 1,1 до 0,24 ккал/г в сутки, или на 78 %. Скорость уменьшения количества усвоенной энергии на 1 °С у чижа была выше (38 кал/г в сутки), чем у чечетки (29).

В зимний период при 0 °С чиж усваивал из пищи 20,88, а при —40 °С — до 27,21 ккал/птицу в сутки (т. е. больше на 30 %), чечетка при меньшем по сравнению с чижом количестве суточ-

Таблица 1

Суточное поступление энергии при различных температурах у чижа (*Spinus spinus* L.) и чечетки (*Acanthis flammea* L.)

Температура, °С	Чиж (n=58/25*)			Чечетка (n=64/45*)		
	Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал	
		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы
Лето						
+30	14,67	4,25	0,29	13,2	3,17	0,24
+20	13,19	13,32	1,01	14,65	14,83	1,01
+10	13,15	16,54	1,26	15,59	16,11	1,03
0	13,74	19,49	1,42	16,67	17,97	1,10
Уменьшение в интервале от 0 до +30°, %	—7**	78	80	21	82	78
на 1°	—	0,510	0,038	—	0,493	0,029
Зима						
0	14,85	20,88	1,41	18,1	19,1	1,06
—10	13,67	22,82	1,67	16,34	22,57	1,40
—20	14,60	22,86	1,57	14,45	22,93	1,59
—30	12,45	28,80	2,31	14,60	21,33	1,46
—40	13,60	27,21	2,00	14,43	24,10	1,67
Увеличение в интервале от 0 до —40°, %	—8***	30	42	—20***	26	57
на 1°	—	0,16	0,015	—	0,125	0,015

Примечание. Здесь и далее:
* В числителе — количество данных в летний период, в знаменателе — в зимний.
** Увеличение массы тела.
*** Уменьшение массы тела.

ного потребления энергии с пищей при 0 °С потребляла 19,1 ккал/птицу в сутки, при —40 °С — до 24,1 (больше на 26 %). При расчете на 1 г массы тела количество усвоенной энергии у чижа увеличилось с 1,4 до 2,0 ккал/г в сутки (на 42 %), тогда как у чечетки — с 1,06 до 1,67 (57 %), скорость увеличения в расчете на 1 °С у чижа и чечетки была одинаковой и составляла 15 кал/г в сутки (см. табл. 1).

При сравнении близких по массе чижа и чечетки установили, что поступление энергии из пищи у первого больше. Изменения массы тела у этих видов в изученном температурном интервале были неодинаковыми. Для поддержания жизнедеятельности в равных температурных условиях чиж использовал больше энергии, чем чечетка, т. е. интенсивность обмена веществ у него выше.

Пустынный снегирь и урагус изменяли массу тела от 17 до 23 г. У первого летом она сокращалась в 2 раза больше, чем зимой, особенно при температурах от 0° до +10 °С и от 0° до —10 °С, тогда как в интервалах от +10° до +20 °С и от —10° до —20 °С — меньше (табл. 2). Поступление энергии с пищей

Таблица 2

Суточное поступление энергии при различных температурах у пустынного снегиря (*Bucanetes mongolicus* Swinh.) **и урагуса** (*Uragus sibiricus* Fall.)

Температура, °С	Пустынный снегирь (n=29/15 *)			Урагус (n=64/45*)		
	Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал	
		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы
Лето						
+20	21,13	17,59	0,83	19,53	22,36	1,14
+10	21,65	18,66	0,86	20,92	14,80	0,71
0	22,87	22,33	0,98	17,30	16,70	0,97
Уменьшение от 0 до +20°, %	8	21	15	—13**	—34**	—18**
на 1°	—	0,24	0,008	—	0,283	0,006
Зима						
0	19,50	17,59	0,90	19,40	35,44	1,83
—10	20,58	17,78	0,86	19,28	46,61	2,42
—20	20,21	21,41	1,06	Нет свед.		
Увеличение в интервале от 0 до —10°, %	4	22	18	—1***	32	32
на 1°	—	0,191	0,01	—	1,12	0,059

при температурах от —10° до —20 °С возрастало больше, чем в интервале от 0° до —10 °С, тогда как при положительных температурах эта величина сильнее уменьшилась в интервале от 0° до +10 °С, чем от +10° до +20 °С. При расчете количества усвоенной энергии на 1 г массы тела обнаружено, что зимой оно было несколько больше, чем летом: при положительных температурах сократилось на 15, при отрицательных — на 18 %; изменения же ее в расчете на 1 °С летом и зимой были близкими.

У урагуса в летний период масса тела при повышении температуры от 0 до +20 °С увеличилась на 13 %, зимой изменений не обнаружено. Количество усвоенной энергии летом при температуре от 0° до +10 °С снижалось, тогда как при дальнейшем повышении оно увеличивалось, видимо, в связи с начавшейся линькой. Это подтверждают и данные расчетов на 1 г массы тела, которые при 0 °С составляли 0,97, а при +20 °С — 1,14 ккал/г. Количество усвоенной птицами энергии увеличивалось на 0,283 кал на 1 °С, а в расчете на 1 г — на 0,009 ккал/г.

В зимний период количество усвоенной из пищи энергии у урагуса было измерено только в интервале от 0° до —10 °С, но уже при 0 °С зимой он потреблял в 2 раза больше, чем при той же температуре летом; при понижении температуры до —10 °С

различия увеличились и составили 32 %. Зимой при понижении температуры на 1 °С он увеличивал количество усвоенной энергии на 1,12 ккал/птицу — в 4 раза больше, чем летом, тогда как при расчетах на 1 г различия были более значительными.

Изучая особенности усвоения энергии у видов с массой тела от 17 до 23 г, мы наблюдали не только несколько иной характер поступления энергии по сравнению с предыдущей парой видов (с массой тела от 13 до 18 г), но и другую реакцию на изменения температуры среды. У пустынного снегиря в летний период при повышении температуры масса тела и усвоение энергии из пищи снижались, тогда как у урагуса отмечена противоположная реакция. Зимой у пустынного снегиря усвоение энергии при понижении температуры возрастало меньше, чем у урагуса.

У пустынного снегиря количество усвоенной из пищи энергии в изученном температурном интервале колебалось меньше, чем у урагуса, что свидетельствует о более низком уровне обменных процессов.

Чечевица, конопляика и щегол летом и зимой изменяли массу тела в интервале от 19 до 24 г (табл. 3). У чечевиц она была летом ниже, чем зимой, когда амплитуда ее изменений была шире. Зимой при 0 °С масса тела была выше, чем летом, и чечевица увеличивала ее при понижении до температуры воздуха —10 °С, но дальнейшее похолодание приводило к снижению массы в связи с отрицательным энергетическим балансом, когда затраты на теплопродукцию были больше энергии, которую птицы способны усвоить за кормовой день [8]. У конопляики масса тела была близка при температурах от +20 до —20 °С, но значительно увеличилась при —30 °С. Поэтому зимой в среднем процент увеличения массы тела был в 4,5 раза выше, чем летом, и при 0 °С птицы были тяжелее, чем зимой. У щеглов масса тела зимой выше, чем летом, ее изменения близки при различных температурах в изученные сезоны.

Поступление энергии из пищи у чечевицы летом почти в 2 раза меньше, чем зимой. Значительное увеличение его летом при повышении температуры до +20 °С, очевидно, связано с наступлением цикла размножения [16]. Зимой при температурах от 0° до —20 °С амплитуда изменений была меньше, что свидетельствует о напряженности энергетического баланса [8, 10] чечевиц, редко встречающихся при миграции и зимовке с низкими температурами. Это подтверждают данные расчетов количества усвоенной энергии на 1 г массы тела при отрицательных температурах, которое значительно выше, чем летом. Расчеты количества усвоенной энергии на 1 °С показали, что зимой амплитуда увеличения в 5 раз меньше, чем летом.

У конопляики поступление энергии из пищи характеризовалось большей амплитудой колебаний, чем у чечевицы. Летом при 0 °С данный показатель в расчете на птицу был в 2 раза выше,

Таблица 3

Суточное поступление энергии при различных температурах у обыкновенной чечевицы (*Cannabina cannabina* L.), **коноплянки** (*Carpodacus erytrinus* Pall.) **и щегла** (*Carduelis carduelis* L.)

Температура, °С	Чечевица (*n*=20/12*)			Конопляика (*n*=46/13*)			Щегол (*n*=45/25*)		
	Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал	
		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы
Лето									
+30		Нет свед.			Нет свед.		20,60	7,13	0,35
+20	20,53	18,58	0,91	20,63	15,45	0,75	19,26	15,86	0,82
+10	20,00	12,99	0,65	21,28	18,84	0,88	19,37	17,54	0,91
0		Нет свед.		21,61	22,54	1,04	19,26	25,14	1,31
Уменьшение в интервале от 0 до +30°, %	—3**	—43**	—40**	5	46	28	—7**	72	73
на 1°	—	—0.559**	—0,026**	—	0,355	0,015	—	0,600	0,032
Зима									
0	21,53	26,39	1,23	19,70	12,42	0,63	24,32	24,10	0,99
—10	22,14	28,12	1,27	20,60	16,83	0,82	22,72	23,52	1,03
—20	19,70	25,96	1,32	20,68	22,40	1,08	21,93	25,54	1,17
—30		Нет свед.		24,20	18,87	0,78		Нет свед.	
—40	—	»	»	—	—	—	23,44	33,23	1,42
Увеличение в интервале от 0 до —40°, %	—8	2	8	23	52	24	—4***	38	43
на 1°	—	—0,021***	0,005	—	0,215	0,005	—	0,23	0,011

чем зимой. Это же подтверждают данные вычислений на 1 г массы тела, которые летом при 0° составляли 1,04, а зимой — 0,63 ккал/г. Скорость поступления усвоенной из пищи энергии, рассчитанная на 1 °С, летом была выше (0,355), чем зимой (0,215 ккал/птицу в сутки). При расчетах на 1 г различия углублялись.

У щегла количество энергии, усвоенной из пищи, летом при 0 °С было несколько больше, чем при той же температуре зимой. При всех последующих температурах — наоборот (при +30 °С в 3 раза меньше, чем при 0 °С, а процент изменения его на одну птицу летом был в 2 раза больше, чем зимой).

При расчетах количества усвоенной энергии на 1 г массы тела наблюдаются меньшие различия, чем в расчете на одну птицу, что свидетельствует о регуляции энергетики сезонными изменениями массы тела. При общей, более высокой величине усвоенной энергии на 1 г массы тела зимой амплитуда изменений энергии была выше летом, это же подтверждают расчеты скорости изменений ее на 1 °С, которые летом были в 2 с лишним раза больше зимних.

Сравнивая виды с массой тела от 19 до 24 г, мы можем обсудить только наиболее общие тенденции, так как данные получены не у всех видов в равных интервалах температур (табл. 3). Летом все виды проявляли бóльшую интенсивность обмена, чем зимой. Масса тела летом у всех трех видов была близка, а зимой у чечевицы увеличивалась только до температуры —10 °С, после чего снижалась. Это связано с невозможностью потребления необходимого количества энергии с пищей при температурах около —20 °С, когда у них снижалось поступление количества усвоенной энергии в расчете на птицу при более высоких энергетических затратах на 1 г массы. У коноплянки подобная реакция на температуру отмечена при температурах на 10 °С ниже, т. е. при —30 °С, когда, наряду со снижением количества усвоенной энергии на птицу, при расчетах на 1 г тоже отмечено снижение, которое является следствием увеличения массы тела на 3 г.

Масса тела у зяблика и юрка варьировала от 21 до 26 г, и наибольшие изменения наблюдались у второго вида летом, когда при разнице в массе тела между видами они усваивали из пищи сходное количество энергии (табл. 4). Количество усвоенной энергии, рассчитанной на 1 г массы тела, летом при 0 °С у зяблика было больше, тогда как при дальнейшем повышении температуры оно было близко у обоих видов. Величина снижения усвоенной энергии в интервале от 0° до +30 °С и при расчете на 1 °С у этих видов была близка. Зимой масса тела у них уменьшилась на одну и ту же величину (8 %). У зяблика увеличение усвоенной энергии при понижении температуры было в 5 раз выше, чем у юрка (136 против 26 %); подобный же результат дали расчеты на 1 г массы тела. Увеличение количества усвоенной энергии на 1 °С у зяблика в 2 раза бóльше, чем у

Таблица 4

Суточное поступление энергии при различных температурах у зяблика (*Fringilla coelebs* L.) и юрка (*Fringilla montifringilla* L.)

Температура, °С	Зяблик (n=66/20*)			Юрок (n=49/27*)		
	Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал	
		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы
Лето						
+30	23,25	8,16	0,35	21,1	7,81	0,37
+20	22,10	18,74	0,85	21,23	18,48	0,87
+10	21,84	18,53	0,85	23,16	20,23	0,87
0	22,12	25,69	1,16	26,21	25,93	0,99
Уменьшение в интервале от 0 до +30°, %	—5**	68	70	19,5	70	63
на 1°	—	0,584	0,027	—	0,600	0,021
Зима						
0	26,00	14,02	0,54	25,38	28,31	1,12
—10	23,10	18,53	0,80	22,83	26,04	1,14
—20	22,64	25,96	1,15	23,80	16,41	0,69
—30	Нет свед.			Нет свед.		
—40	23,90	33,14	1,39	23,45	35,71	1,52
Увеличение в интервале от 0 до —40°, %	—8***	136	157	—8***	26	36
на 1°	—	0,478	0,021	—	0,185	0,010

юрка. У зяблика зимой при 0 °С оно было почти в 2 раза меньшим, чем летом, тогда как у юрка различия были менее выражены. При крайне низких температурах величины усвоенной энергии были близки.

Таким образом, массы тела у зяблика и юрка летом разнонаправленно варьировали при близких величинах усвоенной энергии, что свидетельствовало о сходстве процессов обмена у этих видов. В зимний период у зяблика количество усвоенной энергии начинало расти при 0 °С с величин, в 2 раза меньших, чем у юрка, но при крайне низких температурах приходило к одному уровню. Интенсификация обмена у зяблика зимой выше.

Масса тела у буланого вьюрка, зеленушки и снегиря изменялась от 23 до 34 г, однако у первого вида она была несколько ниже (табл. 5). Летом при повышении температуры масса тела снижалась на 6,8 и 3 %, т. е. изменения ее у этих видов близки. Масса тела при 0 °С летом у буланого вьюрка была больше, у снегиря — зимой, а у зеленушки она была близка в оба сезона.

Усвоенная энергия, как и масса тела, у буланого вьюрка при

Таблица 5

Суточное поступление энергии при различных температурах у буланого вьюрка (*Rhodospiza obsoleta* Licht.), **зеленушки** (*Chloris chloris* L.) **и снегиря** (*Pyrrh ula pyrrhula* L.)

Температура, °С	Буланый вьюрок (n=22/16*)			Зеленушка (n=48/9*)			Снегирь (n=42/32*)		
	Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал	
		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы
Лето									
+30		Нет свед.		30,00	8,11	0,27	28,90	16,04	0,56
+20	26,22	21,88	0,83	26,20	19,88	0,76	29,10	17,93	0,62
+10	25,19	23,97	0,95	28,60	22,88	0,80	30,27	22,78	0,75
0	27,69	32,77	1,18	32,62	30,85	0,95	29,75	25,68	0,86
Уменьшение в интервале от 0 до 30°, %	6	33	30	8	74	72	3	3	35
на 1°	—	0,545	0,017	—	0,758	0,022	—	0,321	0,010
Зима									
0	23,00	19,56	0,85	33,38	28,04	0,84	34,4	27,32	0,79
—10	26,93	24,58	0,91	29,56	24,29	0,82	29,11	33,57	1,15
—20	24,41	30,24	1,24	32,72	32,28	0,99	32,39	29,20	0,90
—30		Нет свед.			Нет свед.			Нет свед.	
—40							31,5	38,44	1,20
Увеличение в интервале от 0 до —40°, %	6	55	46	—2***	15	18		41	52
на 1°	—	0,534	0,019	—	0,212	0,008	—8***	0,278	0,010

Таблица 6

Суточное поступление энергии при различных температурах у дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes* L.) **и щура** (*Pinicola enucleator* L.)

Температура, °С	Дубонос (n=34/3*)			Щур (n=27/12*)		
	Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал		Масса тела, г	Усвоенная энергия, ккал	
		на птицу	на 1 г массы		на птицу	на 1 г массы
			Лето			
+30	52,55	15,11	0,29	49,20	17,71	0,44
+20	49,33	31,47	0,64	48,24	33,90	0,70
+10	51,44	33,98	0,66	50,87	31,31	0,62
0	Нет свед.				Нет свед.	
Уменьшение в интервале от +10 до +30°, %	—2**	44	56	21	43	29
на 1°	—	0,944	0,019	—	0,680	0,009
			Зима			
0	50,55	18,40	0,36	55,53	29,40	0,53
—10	47,50	22,23	0,47	45,60	28,76	0,63
—20	49,10	35,61	0,72	48,10	24,10	0,50
Увеличение в интервале от 0 до —20°, %	—3***	94	100	—15***	—18	—6***
на 1°	—	0,861	0,018	—	—0,265***	—0,001

0 °С летом была значительно выше и снизилась на 33 %, тогда как зимой она увеличилась на 55 %, подобное отмечено при расчетах на 1 г массы тела. Скорость изменения усвоенной энергии в расчете на 1° при изученных температурах была близка зимой и летом.

У зеленушки в летний период усвоенная энергия изменялась на 74 %, тогда как в зимний — всего на 15 %. Несмотря на то, что зимой изучаемый температурный интервал был меньше, тем не менее, и при расчетах на 1 г и на 1 °С интенсивность процессов обмена у зеленушки зимой значительно ниже.

У снегиря во всем изученном интервале температур поступление энергии с пищей закономерно увеличивалось при понижении температуры. Изменения количества усвоенной энергии были близки зимой и летом. При расчетах на 1 г процент изменения зимой был выше, чем летом, а скорости, рассчитанные на 1 г и 1 °С, были одинаковыми.

У видов с массой тела от 23 до 34 г заметную роль в сохранении энергетического баланса играли сезонные изменения массы тела, не размах колебаний при изученных температурах, а «установка» энергетически выгодной величины массы тела при 0 °С, играющая у этих видов роль отправного уровня, от кото-

рого идет сезонная настройка энергетики организма. Величина усвоенной энергии у буланого вьюрка увеличивалась зимой на 22 %, тогда как у зеленушки она была в 4 раза меньше, а у снегиря — близка в оба сезона.

У наиболее крупных из вьюрковых — дубоноса и щура — масса тела изменялась от 40 до 55 г и амплитуда колебаний летом и зимой была значительно больше у последнего (табл. 6). Летом усвоенная энергия при повышении температуры снижалась у обоих видов на одну и ту же величину. При расчете на 1 г массы тела величина ее изменения у дубоноса была почти в 2 раза выше, чем у щура. Скорость изменения усвоенной энергии на 1 °С в летний период была выше у дубоноса. Зимой при понижении температуры от 0° до —20 °С усвоенная энергия у дубоноса увеличилась на 94 %, тогда как у щура в том же интервале температур она снизилась на 18 %, что свидетельствует о разнонаправленности изменений. Соответственно изменялась она и при расчетах на 1 г массы, но различия были более заметными. У дубоноса усвоенная энергия увеличилась на 100 %, тогда как у щура снизилась на 6 %. Зимой скорость усвоения энергии у дубоноса была несколько ниже, чем летом, тогда как у щура отмечено снижение при почти постоянной величине на 1 г массы.

Итак, летом усвоенная энергия при изменении температуры у обоих видов изменялась сходным путем, а зимой интенсивность обмена у дубоноса была значительно выше, чем у щура, у которого при понижении температуры снижался обмен.

Обсуждение

Предполагается, что расселение птиц шло из тропиков в умеренные и северные широты. Виды, имеющие наиболее лабильные физиологические системы, смогли адаптироваться к новым условиям и стать оседлыми, тогда как у других сформировалась перелетность. Чем меньше приспособлен вид к существованию в местах гнездования, тем короче его пребывание там, тем дальше расположены места зимовки.

В настоящей работе мы обсуждаем закономерности поступления энергии, извлеченной из пищи вьюрковыми птицами, усвоенной энергии при различных температурах среды зимой и летом, анализируем особенности ее поступления у видов разной массы. В начале статьи рассмотрены некоторые закономерности изменения энергии существования (*EE*), которая в непродуктивные сезоны отождествляется с усвоенной энергией [10]. Наши определения *EE* на Среднем Урале и в Субарктике и сравнения с рассчитанными теоретическими величинами показали, что в летний период у большинства видов воробьиных энергозатраты выше *EE*. На Тянь-Шане у перелетной обыкновенной чечевицы

обнаружен предбрачный период, достигающий месяца [5], в который, очевидно, энергозатраты птиц ниже, чем во время миграции и размножения, т.е. близки к *EE*. На Среднем Урале (56° 50′ с.ш.) кладки обыкновенной чечевицы найдены нами через две недели, а в пойме р. Оби (66° с.ш.) — через неделю после прилета основной массы птиц. В лесотундре Ямала краснозобый и луговой коньки уже с прилета начинают токовые полеты и занимают территории, требующие значительных энергетических трат [16], т.е. у этих видов после весенней миграции нет периода с постоянными величинами энергозатрат и они выше *EE*. В умеренном климате период гнездования и пребывания птиц продолжительнее, но это не значит, что наступают периоды «метаболического покоя», так как большинство дальних мигрантов проводят здесь только период гнездования. У оседлых видов наблюдается не только летнее, но и раннее весеннее гнездование, что исключает «метаболический покой» летом. На Среднем Урале у вьюрковых птиц период относительного «метаболического покоя» наблюдается только у ближних мигрантов, которые прибывают в места гнездования и начинают гнездиться значительно позднее (конoплянка, зеленушка, зяблик), т.е. у них существует предбрачный период, показанный для обыкновенной чечевицы на Тянь-Шане [5].

Энергетическая стратегия при крайних значениях температур существования птиц направлена на минимизацию энергозатрат, необходимых для жизни. При этом (в зависимости от сезона) возможны три способа поддержания благоприятного энергетического баланса: снижение (увеличение) потребления количества энергии с пищей, сокращение (повышение) энергозатрат и совмещение первых двух с энерговыгодными перестройками массы тела. Адаптивные ее изменения играют важную роль в регуляции сохранения энергетического баланса [6—9, 11, 12, 14, 15].

В летний период у чечеток наблюдаются адаптивные снижения массы тела при повышении температуры, так как «лишняя» масса требует для своей стабилизации большего количества энергии, а высокие теплозащитные покровы чечеток не могут обеспечивать выведение избыточной энергии из организма. Перегревание снижает двигательную активность у этого вида, что отрицательно влияет на благоприятное сохранение энергетического баланса.

Усвоение энергии у чижа летом начиналось и заканчивалось при больших величинах, но при меньшем размахе изменений (78 %), тогда как у чечетки оно проходило при меньших величинах усвоенной энергии, но при большей амплитуде (82 %). Расходы энергии на 1 г массы тела носили тот же характер, но чиж расходовал ее несколько больше (80 %), чем чечетка (78 %). Эти отличия глубже при расчетах на 1 °С, что было следствием адаптивных изменений массы тела.

Зимой роль массы тела в энергетике больше, так как короткий фотопериод, достигающий 6, 5 часов, сочетается с низкими температурами, требующими максимальных энергозатрат. Способность к понижению массы тела при низких температурах снижает энергозатраты, что позволяет уменьшить потребление пищи. У чечетки масса тела зимой снизилась на 12 % больше, чем у чижа. Так, сохраняя величину массы тела при —40 °С на уровне 0 °С, чечетка была бы вынуждена потреблять 31,9 ккал/птицу в сутки, т. е. на 32 % выше, что существенно изменило бы напряженность сохранения энергетического баланса. Амплитуда снижения массы тела у чечетки достигла того, что при расчете на 1 г усвоенная энергия у чижа увеличивалась меньше (42 %), чем у чечетки (57 %), при одинаковой скорости (15 кал/г) ее изменения на 1 °С. В зимний период по сравнению с летним не только величины усвоенной энергии были выше у чижа, но и общий размах увеличения был значительней: у чижа — 30, у чечетки — 26 %.

Для следующей изученной нами пары видов (пустынного снегиря и урагуса) с большей массой — от 17 до 23 г — характерны меньшие колебания всех показателей по сезонам. Однако если у чижа и чечетки количество усвоенной энергии закономерно увеличивалось во всем температурном интервале почти линейно, то у пустынного снегиря и урагуса этого не наблюдалось — максимальные величины усвоенной энергии у первого были летом, а у второго — зимой. Это отражает адаптивные особенности поддержания энергетического баланса в естественных условиях обитания. У пустынного снегиря при низких температурах мы наблюдаем реакции, подобные тем, что отмечали ранее у чечевиц [8, 10, 15]. Небольшая амплитуда изменений количества усвоенной энергии у пустынного снегиря в изученном температурном интервале свидетельствует о крайне слабой лабильности физиологических процессов.

Адаптивную радиацию энергетики следующей группы — с массой от 19 до 24 г,— близкой по размерам к предыдущей группе, отличало при близкой массе тела снижение усвоенной энергии при повышении температуры и различие в степени увеличения усвоенной энергии при понижении температуры. Чечевица способна увеличивать потребление энергии только до —10 °С, при дальнейшем похолодании энергозатраты на 1 г массы возрастали, т. е. наблюдался отрицательный баланс. Коноплянка способна к увеличению усвоенной энергии до —20 °С, а при последующем понижении температуры поддержание энергетического баланса достигалось при понижении расходов. Более низкие расходы, чем при предыдущей температуре, позволили увеличивать массу тела, т. е. создавать энергетические резервы, что значительно расширило бы возможности ее выживания при дальнейшем похолодании. Щегол же во всем температурном интервале уральской зимы способен увеличивать все показатели

энергетики, что обеспечивает сохранение энергетического баланса до —40 °С.

Итак, у видов с массой тела от 17 до 24 г можно представить процесс адаптации к умеренному климату, при этом виды выстраиваются в ряд по степени развития приспособления к среде: пустынный снегирь→чечевица→коноплянка→ урагус→ щегол. В этом ряду наблюдается переход от менее к более приспособленным к поддержанию энергетического баланса в умеренном климате с его сезонностью и амплитудами годовых температур, достигающими 80 °С.

У зяблика и юрка с массой тела от 21 до 26 г наблюдались сходные с предыдущей группой видов реакции поступления энергии с пищей при изменении температуры, однако значительно более низкая величина усвоенной энергии при 0 °С у зяблика свидетельствовала о снижении уровня обмена в зимний период. У юрка наблюдалось увеличение количества усвоенной энергии во всем изученном температурном интервале и только при —20 °С зимой низкое поступление энергии сочеталось с низкими расходами, но при —40 °С оно значительно, по сравнению с зябликом, повышалось. В зимний период зяблик сохраняет энергетический баланс за счет снижения уровня обмена и экономного использования энергоресурсов, тогда как юрок поддерживает баланс за счет увеличения процессов обмена.

У видов с наибольшей массой тела (от 40 до 55 г) особенности поступления энергии с пищей достигли большего контраста. Летом реакция на температуру у этих видов не отличалась, тогда как в зимний период у дубоноса этот показатель возрастал, а у щура снижался. Очевидно, щур был способен сохранять энергетический баланс за счет совершенной теплоизоляции оперения.

На основе изложенных материалов по адаптивной энергетической радиации птиц семейства вьюрковых можно сделать заключение, что основными регуляторами сохранения энергетического баланса являются адаптивные изменения массы тела под влиянием естественных температур. Вьюрковые птицы сохраняют энергетический баланс способами, которые позволяют в зависимости от теплозащитных возможностей оперения достигать энергетически выгодных соотношений поступления энергии с пищей при различных температурах среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц в природе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1982. Т. 113. С. 3—37.

2. Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975.

3. Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи соврем. биологии. 1968. Т. 66. С. 276—293.

4. Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Энергетика зяблика в непродуктивные сезоны // Популяционная экология зяблика. Л., 1982. С. 41—64.

5. Иовченко Н. П. Сравнительное изучение некоторых сезонных

явлений у представителей вьюрковых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988.

6. Постников С. Н. Вес тела и способности к поддержанию энергетического баланса у некоторых птиц при низких температурах // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Т. 1. С. 188—192.

7. Постников С. Н. Влияние зимних температур на суточные изменения веса тела у некоторых зимующих воробьиных // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 333—334.

8. Постников С. Н. Выживание воробьиных птиц в зимний период // Экология. 1974. № 4. С. 84—85.

9. Постников С. Н. Особенности поддержания энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977.

10. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 80—126.

11. Постников С. Н. Поддержание энергетического баланса при низких температурах // Полевой воробей. Л., 1981. С. 78—84.

12. Постников С. Н. Популяционные особенности поддержания энергетического баланса полевого воробья // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977. С. 147—148.

13. Постников С. Н. Поступление и усвоение энергии у некоторых воробьиных птиц при различных фотопериодах в зимний период // Информационные материалы. ИЭРиЖ. Свердловск, 1978. С. 65—66.

14. Постников С. Н. Пути поддержания энергетического баланса воробьиными птицами в зимний период // Миграции и экология птиц Сибири. Новосибирск, 1981. С. 17—26.

15. Постников С. Н. Суточные изменения веса тела некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 3. С. 402—406.

16. Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков // Сравнительная экология фоновых видов птиц ямальской тундры. Свердловск, 1977. С. 36—47.

17. Постников С. Н. Энергия существования некоторых воробьиных птиц при низких температурах // Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Зоология. Петрозаводск, 1976. С. 256—257.

18. Cox G. W. The relation of energy reguirements of tropical finches to distribution and migration // Ecology. 1961. Vol. 42, N 2. P. 253—266.

19. Kendeigh S. C. Tolerance of cold and Bergmanns Rule // Auk. 1969. Vol. 86. P. 13—25.

20. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics // Granivorous birds in ecosystems. International Biological Programme / Ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh. Cambridge, 1977. Vol. 12. P. 125—204.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

С. В. ПЫЖЬЯНОВ

ПОТРЕБЛЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ ПИЩИ ПРИ РОСТЕ И РАЗВИТИИ ПТЕНЦОВ СЕРЕБРИСТОЙ ЧАЙКИ

Изучению энергетики птиц, трофической и энергетической роли их в биоценозах уделяется большое внимание. Наиболее успешно исследования в этой области развивались в последние десятилетия [5]. Однако работы по определению энергетического баланса у птиц касаются в основном взрослых животных [2]. Исследования по энергетике роста и развития птенцов довольно редки [13] и посвящены главным образом воробьиным птицам [7, 9].

В целях определения трофической и энергетической роли серебристой чайки в биоценозах Байкала была предпринята попытка оценить энергетические параметры роста и развития птенцов этого вида.

Методика и материалы

На время опытов экспериментальных птенцов помещали в загоны размером 2×1 м, сооруженные в колонии чаек на о. Хыныk в Малом Море (Средний Байкал). Здесь же находились укрытия от дождя и солнца (перевернутые ящики без одной стенки). Ежедневно в утренние (7—9) часы проводили взвешивание птенцов, замену подстилочной бумаги и раздачу корма. Количество съеденной пищи определяли по разнице массы заданной и оставшейся порций корма (усыхание его не учитывали), экскретов — по разнице массы чистой и грязной подстилочной бумаги, высушенной до воздушно-сухого состояния. Параллельно взвешивали свободноживущих птенцов в колониях островов Хыныk и Большой Тойник. В 1980 г. проводили эксперименты с птенцами старшего возраста. Две группы птенцов в возрасте 22—25 дней (10 экз.) и 26—28 дней (11 экз.) выкармливали в двух загонах с 8 по 21 июля, причем в старшей группе к концу опыта часть птенцов поднялась на крыло и улетела из загона. Подопытных птиц кормили различными видами рыб (омулем, окунем, щукой, плотвой, ельцом). В 1982 г. был поставлен опыт с птенцами среднего возраста. Также брали две группы — в воз-

расте 10—11 дней (8 экз.) и 5—7 дней (10 экз.), но на четвертый день эксперимента в обоих вольерах осталось и сохранилось до конца опыта по шесть птиц. Опыт проводили с 6 (первая группа) и 8 июля (вторая группа) по 18 июля, причем первую группу кормили только омулем, вторую — только соровой рыбой (окунем, щукой, плотвой, ельцом). В 1984 г. для эксперимента использовали птенцов младшего возраста. Три группы птенцов в возрасте 3 дней (14 экз.), 2 дней (12 экз.) и только что вылупившихся — 0 дней (20 экз.) выращивали в загонах с 18 июня по 13 июля. Отход птенцов в первой и второй вольерах составил по 50, в третьей — 75 %.

В 1980 и 1982 гг. подопытные птенцы получали избыток корма. В 1984 г. рацион птенцов в двух группах был ограничен и в сумме они получали около 50 % корма, потребляемого птенцами за этот же период при неограниченном кормлении. Данные годы значительно различались по метеоусловиям. В 1980 г. осадки за период эксперимента выпадали всего 3 раза, в том числе один раз — минимальные (0,2 мм). Их суммарное количество составило 5,9 мм. Среднесуточная температура колебалась от 12,8 до 17,8 °С и в среднем составила 16,4 °С. В 1982 г. осадки выпадали 6 раз общим количеством 14,0 мм. Среднесуточная температура за период эксперимента колебалась от 11,8 до 17,2 °С, средняя 15,1 °С. В 1984 г. осадки выпадали 8 раз, в том числе один раз ливневые — 25,1 мм. Общая сумма осадков составила 36,1 мм. В этот же год наблюдалась и самая низкая средняя температура в период эксперимента (14,4 °С) с колебаниями от 10,7 до 18,3 °С.

Для определения энергетических потребностей птенцов использовали литературные данные по калорийности различных видов рыб [8, 6]. Измерения калорийности экскретов птенцов серебристой чайки проведены С. Н. Постниковым.

Масса тела

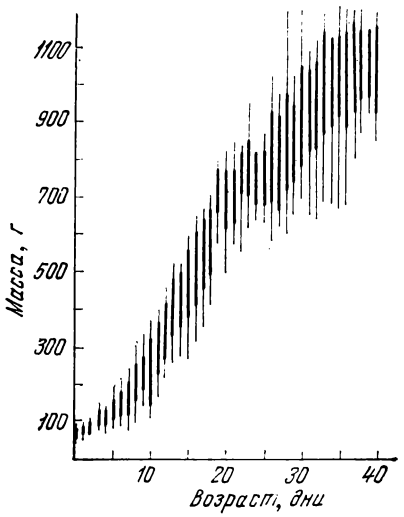
Для анализа динамики роста данные экспериментов (за исключением массы тела птенцов, выращенных при дефиците кормов) и результаты взвешивания птенцов в колониях объединены за все годы в возрастные ряды. Возраст при этом определяли либо по кольцеванию, либо на основании промеров тела (крыла, клюва, цевки) по формуле [12] (данные приведены в табл. 1). Рост птенцов от вылупления до подъема на крыло проходит по S-образной (логистической) кривой (рис. 1), а в период с 6-го по 39-й день хорошо описывается степенным уравнением $P=45{,}23 \cdot B^{0{,}88}$, где P — масса тела (г), B — возраст (дни). Несколько хуже эта зависимость описывается асимптотой $P=1366{,}0-1196{,}0^{-(-0{,}12+0{,}02)\cdot\beta}$ (анализировали, кроме приведенных, уравнения линейной, показательной и логистической функций). При сравнении средней массы экспериментальных и сво-

Таблица 1

Динамика массы тела свободноживущих (контроль) и экспериментальных птенцов серебристой чайки

Возраст, дни	Контроль			Эксперимент			
	n	*P*	σ	*n*	*P*	σ	*E*
0	16	70,3	7,5	19	72,5	7,1	37,3
1	13	77,8	10,5	28	75,4	9,9	54,0
2	14	90,1	10,5	25	80,7	13,4	81,0
3	13	110,8	12,8	20	113,5	14,8	60,7
4	11	126,0	15,9	6	116,7	12,8	81,3
5	5	141,8	19,6	11	136,5	25,0	100,8
6	7	172,7	25,0	11	169,8	32,1	95,0
7	8	220,1	41,8	11	196,8	41,8	109,9
8	10	280,7	46,0	19	218,2	46,0	133,6
9	6	334,0	65,6	19	233,1	44,5	221,2
10	1	515,0	—	19	234,1	91,7	344,0
11	9	395,0	75,0	22	297,0	74,5	267,0
12	12	438,0	72,3	11	345,9	76,4	176,3
13	7	520,0	91,7	14	408,9	77,7	177,2
14	8	511,3	93,7	14	432,1	70,8	268,6
15	5	605,0	103,6	14	471,4	93,7	320,2
16	9	656,0	99,1	12	508,3	103,6	277,0
17	—	—	—	12	546,3	92,9	304,9
18	10	680,0	71,8	12	576,7	89,3	388,6
19	1	595,0	—	6	713,3	54,7	277,7
20	8	710,4	83,0	6	693,3	83,1	242,3
21	3	670,8	—	6	700,0	69,1	410,4
22	4	700,3	101,5	9	756,8	53,6	337,8
23	7	670,1	111,5	9	770,6	69,8	334,7
24	1	730,0	—	9	747,5	71,3	339,1
25	8	700,2	99,3	7	747,1	72,8	105,1
26	—	—	—	14	810,4	120,6	205,5
27	5	745,0	124,9	13	793,5	132,7	428,6
28	8	730,0	112,2	17	843,8	132,1	369,6
29	3	720,0	—	19	840,3	102,4	445,9
30	5	760,2	131,0	19	922,9	125,3	449,5
31	—	—	—	21	927,0	105,0	380,3
32	5	750,4	119,3	21	943,7	117,6	365,2
33	—	—	—	21	1002,1	141,4	398,9
34	4	765,2	126,1	21	999,1	122,4	370,2
35	1	725,0	—	20	1022,0	112,4	395,8
36	1	905,0	—	17	1010,2	134,1	410,8
37	—	—	—	13	1047,5	123,1	372,2
38	—	—	—	11	1050,9	96,5	469,2
39	—	—	—	8	1056,9	88,9	349,8
40	—	—	—	6	1032,5	118,4	405,1
41	—	—	—	1	1090,0	—	—

Примечание. *n* — количество птенцов в группах; *P* — средняя масса птенцов, г; σ — среднее квадратичное отклонение; *E* — усвоенная энергия, ккал.



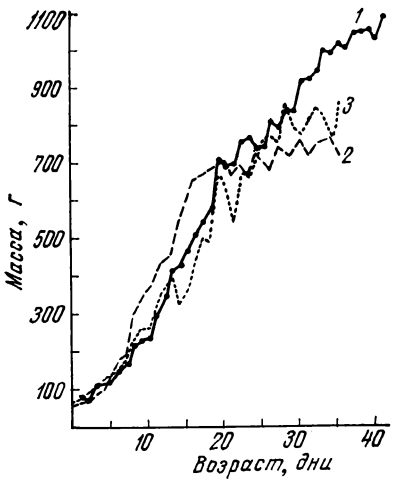


Рис. 1. Динамика массы тела птенцов серебристой чайки в эксперименте.
Тонкая вертикальная линия — размах колебаний, *толстая* — $\pm\sigma$.

Рис. 2. Динамика средней массы экспериментальных (*1*) и свободноживущих птенцов серебристой чайки Байкала (*2*) и о-ва Аплдор, Канада (*3*) [по 10].

бодноживущих птенцов (рис. 2, табл. 1) обращает на себя внимание меньшая масса последних в возрасте 25 дней и старше (бóльшая масса свободноживущих птенцов в возрасте 6—18 дней статистически не достоверна). Эти различия могут быть объяснены меньшей обеспеченностью кормами свободноживущих птенцов старшего возраста. По мере возмужания птенцов взрослым птицам все труднее обеспечивать их достаточным количеством пищи, что усугубляется общим дефицитом кормов в этот период в исследуемом районе (после 10 июля нагульные стада омуля покидают Малое Море). Интересно отметить, что подобное отставание по массе наблюдается не только у байкальских чаек, но и у птенцов из других частей ареала вида (см. рис. 2).

В целях выяснения влияния дефицита кормов на динамику массы тела птенцов в эксперименте 1984 г. две группы содержали в условиях значительного недокорма. Первая группа за период эксперимента в сумме получила с пищей 41 % от общего количества энергии, потребляемой птенцами за тот же период в том же возрасте при неограниченном кормлении, вторая — 53 % (табл. 2, 3, рис. 3).

При анализе данных по росту недокармливаемых птенцов выявлено, что процент обеспеченности кормами приблизительно соответствует проценту средней массы тела опытных птенцов от средней массы тела птенцов того же возраста, но выращенных

Таблица 2

Энергетические показатели и динамика массы тела птенцов серебристой чайки при 41 %-м уровне обеспеченности кормами

Возраст, дни	Показатель							
	P	*E*	*MEC*	*BM*	*T*	*DEB*	*KT*	*CC*
3	105,4	—	—	16,8	15,2	48,8	115,9	—
4	—	—	—	—	16,0	—	—	—
5	124,6	75,7	0,90	19,0	14,4	54,8	149,5	1,81
6	127,3	65,1	0,83	19,3	14,3	55,6	165,5	—7,25
7	125,7	86,7	0,78	19,1	15,3	54,1	163,4	—0,02
8	140,2	26,0	0,77	20,7	13,1	60,2	196,3	—3,93
9	153,7	91,8	0,89	22,2	12,6	64,3	215,2	22,8
10	154,2	94,0	0,85	22,2	14,3	62,3	231,3	—5,98
11	189,3	107,7	0,95	25,8	13,3	71,8	284,0	—0,39
12	203,4	149,3	0,93	27,3	15,8	71,9	325,4	8,19
13*	211,3	91,1	0,85	27,9	18,3	70,4	338,1	—1,72
14*	227,9	53,1	0,05	29,5	16,9	75,7	387,4	—2,20
15*	277,5	99,7	0,85	34,1	14,9	88,6	471,8	—2,29
16	327,1	193,3	0,92	38,4	13,9	99,5	588,8	—5,79
17	303,6	65,5	0,73	36,4	11,2	98,8	546,5	—1,44
18	317,6	57,2	0,87	37,6	14,1	97,5	603,4	5,43
19	312,1	180,5	0,87	37,1	13,8	96,8	593,0	—0,37
20	344,4	84,8	0,90	39,9	14,7	101,7	688,8	—0,44
21	333,6	91,9	0,79	39,0	16,1	97,7	667,2	—2,25
22	356,0	88,8	0,84	40,8	17,3	100,0	712,0	—30,0
23	356,4	106,0	0,75	40,9	16,3	101,6	712,9	—1,88
24	394,3	122,8	0,81	44,9	10,7	116,7	788,6	—2,85
25	387,1	133,0	0,86	43,4	12,9	112,1	774,2	—1,37
26	420,3	200,0	0,86	46,1	11,6	120,1	840,6	—19,4
27	415,7	158,6	0,87	46,7	13,1	116,9	831,4	7,70
28	420,0	—	—	46,1	14,9	115,1	480,0	—

Примечание. Здесь и далее: *P* — масса тела, г; *E* — усвоенная энергия ккал/сут; *MEC* — коэффициент усвоения пищи; *BM* — суточный базальный метаболизм [по 11], ккал; *T* — среднесуточная температура воздуха, °С; *DEB* — суточный бюджет энергии [по 4,5] ккал; *KT* — калорическое содержание тела [по 10], ккал; *CC* — стоимость синтеза 1 г биомассы, ккал/г.

* В эти дни известна только потребленная энергия, а усвоенная рассчитана по среднему *MEC* 0,85.

Таблица 3

Энергетические показатели и динамика массы тела птенцов серебристой чайки при 53 %-м уровне обеспеченности кормами

Возраст, дни	Показатель							
	P	*E*	*MEC*	*BM*	*T*	*DFB*	*KT*	*CC*
2	83,1	—	—	14,2	15,2	42,6	91,4	—
3	—	—	—	—	16,0	—	—	—
4	102,6	75,3	0,79	16,5	14,4	48,9	113,1	1,24
5	113,4	86,4	0,83	17,8	14,3	51,6	136,1	3,91
6	117,9	136,5	0,94	18,3	15,3	52,2	153,3	0,27
7	171,6	62,7	9,73	24,0	13,1	67,9	223,1	—2,25
8	197,8	71,2	0,84	26,6	12,6	74,5	276,9	—1,17
9	183,3	151,6	0,93	25,7	14,3	69,2	256,6	0,46
10	216,0	80,3	0,81	28,4	13,3	77,8	324,0	—1,07
11	221,7	173,7	0,87	28,9	15,8	75,8	332,6	0,30
12*	261,7	179,9	0,85	32,6	18,3	80,7	418,7	0,40
13*	294,2	132,3	0,85	35,5	16,9	89,0	470,7	—0,50
14*	325,1	199,2	0,85	38,2	14,9	97,7	552,7	2,68
15	356,0	72,7	0,82	40,7	13,9	104,7	605,2	0,35
16	324,6	126,1	0,86	38,2	11,2	102,9	584,3	—9,06
17	321,4	79,5	0,80	37,9	14,1	98,1	578,5	—4,05
18	345,0	98,1	0,93	39,9	13,8	103,0	655,5	—1,58
19	329,6	78,0	0,89	38,6	14,7	98,9	626,2	5,09
20	322,0	121,4	0,85	38,0	16,1	95,5	644,0	4,32
21	326,1	173,5	0,89	38,3	17,3	94,5	652,2	—1,06
22	410,0	16,6	0,,4	45,3	16,3	111,2	820,0	—24,0
23	407,8	110,7	9,78	45,1	10,7	119,2	818,6	—3,17
24	412,5	113,8	0,89	45,5	12,9	116,8	825,0	—2,10
25	441,8	233,3	0,93	47,8	11,8	123,9	883,6	4,97
26	457,5	207,1	0,92	49,0	13,1	124,2	915,0	—13,1
27	450,0	—	—	48,4	14,9	128,1	900,0	—

Таблица 4

Энергетические показатели и динамика массы тела птенцов серебристой чайки при выкармливании омулем

Дата	Показатель							
	P	*E*	*MEC*	*BM*	*T*	*DEB*	*KT*	*CC*
6.07	376,0	—	—	42,5	15,2	106,7	564,0	—
7.07	377,0	—	—	42,6	14,3	108,3	693,2	—
8.07	441,9	189,5	0,89	47,8	14,0	120,2	707,0	40,0
9.07	442,5	324,7	0,90	47,8	11,8	123,6	752,3	1,2
10.07	511,9	400,2	0,89	53,2	13,5	132,8	870,2	1,3
11.07	581,7	303,9	0,91	58,4	10,8	148,7	1047,1	4,41
12.07	606,7	334,3	0,92	60,2	15,4	144,9	1092,1	2,28
13.07	637,5	427,2	0,89	62,4	17,2	146,6	1211,3	1,8
14.07	713,3	305,3	0,89	67,7	17,1	158,1	1355,3	—4,3
15.07	693,3	271,3	0,72	66,4	17,1	155,3	1386,6	15,3
16.07	700,0	461,5	0,90	66,8	16,4	157,4	1400,0	3,04
17.07	757,8	369,6	0,94	70,8	16,7	165,4	1515,6	6,27
18.07	782,5	—	—	72,5	16,6	169,2	1565,0	—
В среднем	—	—	0,89	—	15,1	—	—	3,04

при неограниченном кормлении. Интенсивность прироста максимальна в возрасте 3—16 дней (см. рис. 1, 2 и табл. 1) и составляет в среднем 14,0 % в день. В первые 2—3 дня жизни темпы роста равны 5,5 % в день, что приблизительно соответствует показателю интенсивности прироста в четвертую шестидневку (в среднем 4,8 %). В пятую шестидневку интенсивность прироста еще более снижается и составляет в среднем 3,7 %. Минимальная интенсивность прироста наблюдается в шестую и седьмую шестидневки — в среднем 1,5 и 1,6 % соответственно. В этот период учащаются случаи потери массы тела птенцами.

Потребление и усвоение пищи

Потребление корма (в процентах к массе тела) максимально у пуховичков. В первую неделю жизни оно составляет 45,7—83,6, в среднем — 60,3 % в день. Во вторую — 43,3—79,7, в среднем — 60,0 %. Затем оно постоянно снижается и перед подъемом на крыло составляет 30,9—39,5, в среднем — 34,5 %, что близко к потреблению кормов аналогичной калорийности взрослыми птенцами в нерепродуктивный период [1]. В условиях эксперимента при полной обеспеченности кормами за весь период роста птенец серебристой чайки потреблял в среднем 11731,6 г рыбных кормов (при выкармливании одной рыбой). При этом выделялось 1174,9 г экскретов и погадок. Среднее количество потребляемой с пищей энергии на одного птенца за период развития составило 15720,4 ккал. За этот же период с экскретами выделилось 2358,0 ккал. Для вычисления использовали литературные данные по калорийности различных видов рыб [8, 6]. Калорийность соровой рыбы принимали равной 1,24 ккал/г сырой массы, омуля — равной калорийности систематически близкого вида — пыжьяна (1,46 ккал/г), смеси рыбы — равной 1,34 ккал/г [6]. Калорийность экскрементов птенцов серебристой чайки — 2,060 ккал/г сухой массы, рыбных костей в экскретах и погадках — 1,398 ккал/г. При кормлении омулем кости составляют 2,1 % сухой массы экскретов, соровой ры-

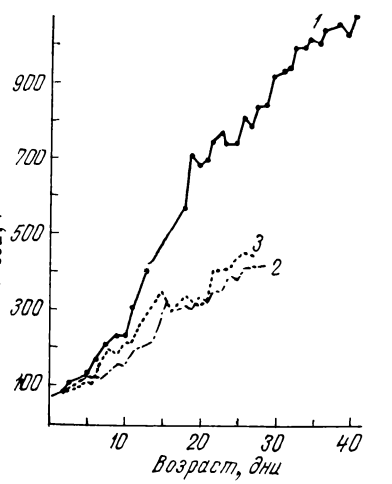


Рис. 3. Динамика средней массы птенцов серебристой чайки при 100- (*1*), 41,3- (*2*) и 53 %-м (*3*) уровнях обеспеченности кормами.

Таблица 5

Энергетические показатели и динамика массы тела птенцов серебристой чайки при выкармливании соровой рыбой

Дата	Показатель							
	P	*E*	*MEC*	*BM*	*T*	*DEB*	*KT*	*CC*
8.07	207,0	95,8	0,94	27,5	14,0	74,9	269,1	3,33
9.07	211,5	100,4	0,81	28,0	11,8	78,7	275,0	—1,39
10.07	261,3	121,7	0,79	32,6	13,5	87,1	365,8	0,17
11.07	283,3	203,2	0,89	34,6	10,8	95,2	396,6	0,77
12.07	318,3	314,9	0,89	37,6	15,4	95,7	477,5	3,19
13.07	365,0	244,2	0,83	41,6	17,2	101,8	547,5	0,39
14.07	418,3	182,7	0,78	45,9	17,1	111,3	669,3	—90,88
15.07	417,5	163,1	0,63	45,9	17,1	111,3	668,0	—1,13
16.07	435,0	219,6	0,77	47,3	16,4	115,4	739,5	0,35
17.07	485,8	280,0	0,93	51,2	16,7	123,4	825,4	—0,78
18.07	591,2	—	—	59,1	16,6	140,3	1065,1	—
В среднем	—	—	0,83	—	15,1	—	—	0,35

бой (окунем) — 13,6 %. При кормлении смесью рыбы доля костей в экскретах колеблется в довольно широких пределах и в среднем составляет 8,1 % от их сухой массы. Суммарную калорийность экскретов определяли по формуле: КЭ = 2,06×ДЭ + +1,398×ДК, где ДЭ и ДК — соответственно доли экскрементов и костей в экскретах. Таким образом, суммарная калорийность «омулевых» экскретов составляет 2,046, «окуневых» — 1,970, «смешанных» — 2,007 ккал/г сухой массы.

Потребление корма у птенцов в возрасте 10—16 дней, выкармливающихся соровой рыбой, несколько выше, чем у птенцов того же возраста, но выкармливавшихся омулем (52,5±3,3 и 44,1±5,9 % соответственно). При этом темпы прироста одинаковы и составляют 10,4±4,6 % и 9,4±3,8 % соответственно (различия недостоверны). Различается и усвояемость этих видов корма. Коэффициент усвоения (*MEC*) омуля — 0,89 — достоверно выше (t_k = 2,60) *MEC* соровой рыбы — 0,83 (табл. 4 и 5). При смешанной диете (омуль+соровая рыба) достоверных изменений *MEC* с возрастом не обнаружено. Величина *MEC* в этом случае колеблется от 0,80 до 0,90 и в среднем составляет 0,858. Также не отмечено отличий *MEC* при различных уровнях обеспеченности кормами. Изменения коэффициента усвояемости обусловлены меняющимся соотношением компонентов с различной усвояемостью в задаваемых кормах.

Суточное количество усвоенной энергии (*E*) при неограниченном кормлении колеблется в широких пределах и составляет 1,5—7,5, в среднем 5,05±0,25 базального метаболизма (*BM*), рассчитанного по обобщающим уравнениям для взрослых не-

Таблица 6

Энергетические показатели и динамика массы тела птенцов серебристой чайки в возрасте 25—36 дней при полном насыщении кормами

Дата	Показатель							
	P	*E*	*MEC*	*BM*	*T*	*DEB*	*KT*	*CC*
8.07	763,5	95,7	0,82	71,2	16,4	166,8	1527,0	0,45
9.07	734,5	185,7	0,75	69,2	15,9	163,4	1460,0	—1,50
10.07	770,0	393,3	0,90	72,2	17,8	166,4	1558,0	2,54
11.07	829,0	334,3	0,76	75,6	17,5	174,1	1658,0	2,22
12.07	867,0	407,9	0,87	78,1	17,4	179,6	1734,0	1,41
13.07	934,0	413,0	0,91	82,4	12,8	197,5	1868,0	—10,70
14.07	909,2	472,9	0,88	80,8	17,0	186,1	1818,4	3,34
15.07	959,2	325,8	0,77	84,1	17,7	191,7	1918,4	13,20
16.07	968,0	418,9	0,86	84,6	16,4	195,3	1936,0	1,15
17.07	1039,0	288,0	0,76	89,1	17,2	203,7	2078,0	—3,37
18.07	977,0	390,0	0,89	85,2	16,2	196,9	1954,0	14,10
19.07	989,0	—	—	85,9	15,6	199,6	1978,0	—
В среднем	—	—	0,83	—	16,4	—	—	5,56

Таблица 7

Энергетические показатели и динамика массы тела птенцов серебристой чайки в возрасте 30—41 день при полном насыщении кормами

Дата	Показатель							
	P	*E*	*MEC*	*BM*	*T*	*DEB*	*KT*	*CC*
8.07	846,4	123,2	0,95	76,7	16,4	178,5	1692,8	—3,77
9.07	875,5	222,2	0,82	78,6	15,9	183,5	1751,0	—0,65
10.07	904,1	338,6	0,86	80,5	17,8	183,3	1808,2	24,20
11.07	910,0	306,7	0,75	80,9	17,5	185,3	1820,0	—0,02
12.07	971,4	386,5	0,89	84,8	17,4	1932,8	1942,8	1,63
13.07	1024,5	335,1	0,88	88,2	12,8	209,9	2049,0	—12,80
14.07	1013,3	375,8	0,86	87,5	17,0	200,3	2026,6	13,67
15.07	1024,5	338,6	0,81	88,2	17,7	200,4	2049,0	1,33
16.07	1066,0	429,6	0,87	90,8	16.4	214,2	2132,0	3,83
17.07	1103,0	317,1	0,78	93,1	17,2	211,7	2206,0	—3,63
18.07	1036,3	370,5	0,86	89,0	16,2	210,8	2076,6	0,29
19.07	1108,0	—	—	93,4	15,6	215,5	2216,0	—
В среднем	—	—	0,85	—	16,4	—	—	3,24

воробьиных птиц летом [11] исходя из массы тела (P) птенца в каждый конкретный день:

$$BM = 0{,}5664 \cdot P^{0{,}7282} \text{ ккал/сут.}$$

Средняя величина отношения E/BM в первую неделю жизни птенца — 4,24; во вторую — 6,20; в третью — 5,32; в четвертую — 4,37; в пятую — 4,87; в шестую — 4,51 базального метаболизма (различия недостоверны).

Энергетическая стоимость синтеза 1 г биомассы (CC) птенца рассчитана с учетом дневного энергетического бюджета ($ДЕВ$), усвоенной энергии (E), калорийности прироста биомассы (ΔKT) и величины прироста (ΔP) по формуле:

$$CC = \frac{EE - (ДЕВ + \Delta KT)}{\Delta P} = \frac{E - [ДЕВ + (KT_{i+1} - KT_i)]}{P_{i+1} - P_i}.$$

Калорийность сырой массы тела птенцов серебристой чайки определяли произведением массы тела в каждый конкретный день на удельную калорийность, которая составляет, ккал/г сырой массы: в возрасте 1 день — 1; 2—3 дня — 1,1; 4—5 дней — 1,2; 6—7 дней — 1,3; 8—9 дней — 1,4; 10—11 дней — 1,5; 12—13 дней — 1,6; 14—15 дней — 1,7; 16—17 дней — 1,8; 18—19 дней — 1,9; 20 дней и старше — 2,0 [по 10].

Дневной энергетический бюджет принимали равным удвоенному базальному метаболизму плюс затраты на терморегуляцию (H) [2, 4], которые, в свою очередь, определяли по формуле [11]

$$H = h \cdot \Delta T,$$

где h — теплопроводность птицы; ΔT — разница фактической температуры и температуры термонейтральной зоны (30 °C). Теплопроводность птицы рассчитывали по уравнениям [11] исходя из массы тела птенца в каждый конкретный день:

$$h = 0{,}2761 \cdot P^{0{,}2818} \text{ ккал/°C в сутки.}$$

Стоимость синтеза 1 г биомассы в различных сериях опытов представлена в табл. 2—7. При неограниченном кормлении величина этого показателя за период с 6-го по 41-й день составила 3,09 ккал/г. Попытки оценить величину данного параметра у птенцов, выращенных при хроническом недостатке корма, не дали теоретически ожидаемых результатов.

Выводы

За период от вылупления до подъема на крыло средняя масса птенца серебристой чайки изменяется от 72,5 до 1090,0 г. Калорийность тела при этом увеличивается с 72,5 до 2180,0 ккал. При недостатке пищи средняя масса птенцов на столько же процентов меньше средней массы одновозрастных птенцов, выра-

щенных при неограниченном кормлении, на сколько процентов меньше они получили пищи за период развития. В возрасте 0—2 дня птенцы растут незначительными темпами, в среднем 5,5 % в день. Наиболее интенсивный рост птенцов наблюдается в возрасте 3—17 дней, в среднем 14,0 % в день. В возрасте 24 дня и старше скорость минимальна.

За период роста птенцы в среднем потребляют 11731,6 г рыбных кормов и выделяют 1174,9 г экскретов и погадок, что составляет 15720,4 и 2358,0 ккал.

Потребление корма (в процентах к массе тела) максимально у пуховичков (в среднем 60,0—60,3 %), затем оно постепенно снижается, минимально — у слетков (30,9—39,5 %). Энергетическая цена стоимости синтеза 1 г биомассы в возрасте 6—41 день в среднем равна 3,09 ккал/г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бианки В. В., Карпович В. И., Пилипас Н. Л., Татаринкова И. П. О суточной потребности в пище некоторых птиц Севера // Труды Кандалакшского заповедника. Мурманск, 1975. Вып. IX. С. 100—128.
2. Бюджеты времени и энергии птиц в природе: Сб. статей // Под ред. В. Р. Дольника. Л., 1982.
3. Второв П. П. О первичной обработке результатов количественных учетов животного населения // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967. С. 139—140.
4. Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности // Орнитология. М., 1980. Вып. 15. С. 63—72.
5. Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии птиц в природе. Л., 1982. С. 3—37.
6. Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц // Бюджеты времени и энергии птиц в природе. Л., 1982. С. 143—153.
7. Дольник Т. В. Энергетический баланс при выкармливании птенцов зяблика // Экология. 1972. № 4. С. 43—47.
8. Перельдик Н. М., Миловидов Л. В., Ерин А. Г. Кормление пушных зверей. М.: Колос, 1981.
9. Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков // Сравнительная экология фоновых видов ямальской тундры. Свердловск, 1977. С. 36—47.
10. Dunn E. H., Brisbin L. Age-specific changes in the major body components and caloric values of Herring Gull chicks. Condor, 1982. V. 82, N 4. P. 398—401.
11. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics // Granivorous birds in ecosystem / Ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh. Inten. Biol. Programme, 1977. V. 12. P. 127—204.
12. Mineau P., Smith G. E., Markel R., Lam Chun-Sheung. Aging Herring Culls from hatching to fledging // J. Field Ornithol., 1982. V. 53, N 4. P. 394—402.
13. Ricklefs R. Energetics of reproduction in birds // Avian Energetics Nuttall Ornithol. Club Publication N 15 (Ed. R. A. Paynter). Cambridge; Massachusets, 1974. P. 152—292.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

А. Н. ДАНИЛОВ

ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ У ЛЕММИНГОВ

Физиологические особенности леммингов как типичных обитателей высоких широт имеют большое значение для понимания механизмов адаптации к условиям существования в Субарктике. Интенсивность обменных процессов и терморегуляцию изучали у близких видов рода настоящих леммингов — *Lemmus sibiricus, L. chrisogaster, L. trimucronatus* — значительное число исследователей [17, 8,1, 14, 7, 10]. С копытным леммингом *Dicrostonyx torquatus* работали В. Г. Кривошеев, Н. Д. Уманцева [7] и Ю. Ф. Пастухов [10], они ни у летних, ни у осенних особей не обнаружили значимых отличий от сибирских.

Исследования интенсивности метаболических процессов в первую очередь интересовали нас с точки зрения биоэнергетики, а не терморегуляции, хотя оба процесса тесно связаны. Это значит, что внимание обращалось главным образом на потребность в энергетических ресурсах. Все предшествующие авторы определяли интенсивность метаболизма по поглощению кислорода. Эта методика общепризнанна и широко применяется. Мы изучали обменные процессы по выделению углекислого газа. Для этих целей использовали оптико-акустический газоанализатор ОА 2209, позволяющий с большой точностью определять количество выделяемого при дыхании CO_2. Зверьков во время опытов помещали в маленькую клеточку, ограничивавшую подвижность.

К данным по выделению CO_2 физиологи рекомендуют относиться с осторожностью [13]. Она вызвана тем, что CO_2 может задерживаться в тканях, хотя для наземных млекопитающих такая задержка установлена только у животных, впадающих в зимнюю спячку. Далее, количество выделяемого CO_2 зависит от особенностей протекания некоторых метаболических процессов, в частности, происходит его увеличение при образовании в тканях жиров из углеводов или при усилении процессов гликолиза. Увеличивается выделение CO_2 и при повышении интенсивности легочной вентиляции. Однако, несмотря на все сказанное, в последние годы из-за методических удобств все шире используются углекислотные газоанализаторы в исследованиях метаболизма, и особенно биоэнергетики. Вследствие указанных причин необ-

ходимо было сопоставить наши данные с материалами других исследователей, полученными другим методом. Основным же способом контроля считали сравнение данных о газообмене (по выделению CO_2) с результатами прямого калориметрирования, т. е. определение энергетических затрат по потребленному и усвоенному корму.

Газообмен, как известно, определяют у животных в состоянии покоя, помещая их в небольшие клетки, ограничивающие движение, или, как указывают В. Г. Кривошеев и Н. Д. Уманцева [7], в состоянии относительного покоя. Наш опыт показывает, насколько трудно получить состояние полного покоя на протяжении эксперимента. Некоторые зверьки на время впадали в такое состояние и даже засыпали, но чаще, несмотря на предварительное выдерживание в камере, они находились в состоянии, которое, скорее, можно назвать ограниченной активностью. Сказанное может быть причиной различий, получаемых в разных опытах и разными авторами. Другим источником различий может быть несходство в размерах и массе подопытных животных. Очевидно, при сравнении данных по газообмену их надо приводить к одной массе подопытных животных. Для этого можно использовать степенной коэффициент в уравнении метаболизма $y=a \cdot W^b$. Л. Проссер и Ф. Браун [13] приводят степенной коэффициент $b=0{,}73$, по В. Р. Дольнику [6], для млекопитающих $b=0{,}734$, хотя для леммингов он получился у нас несколько меньше, о чем будет сказано ниже.

Сравнение результатов, полученных разными авторами (табл. 1) одним методом (по поглощению O_2), показывает довольно заметное варьирование. Если, пользуясь степенным коэффициентом $b=0{,}734$, привести все данные к массе леммингов 40 г, то уменьшаются различия величин Г. Б. Ливчак [8], Ю. И. Баженова [1], В. Г. Кривошеева и Н. Д. Уманцевой [7]. Интенсивность газообмена в опытах В. А. Куксова [цит. по 9] была заметно (примерно вдвое) выше. Сопоставляя наши данные по выделению CO_2 (табл. 2, 3) и принимая дыхательный коэффициент равным 0,75 (по [13], он у травоядных животных выше прочих), видим, что они близки к сведениям о потреблении O_2 В. А. Куксова (цит. по [9]) и даже несколько выше ожидаемого. Поэтому можно полагать, что задержек с выделением CO_2 в наших опытах не происходило.

Результаты изучения газообмена по выделению CO_2 сравнивали с количеством усвоенного в это же время корма летом 1982 г. (в июле — первых числах августа) у копытных леммингов Ямала на стационаре Хадыта. При пересчете данных о выделении CO_2 самцами летом в течение суток (дыхательный коэффициент 0,75 и соответствующий ему энергетический эквивалент 1 мл CO_2, равный, по Г. Г. Винбергу [4], 6,48 кал) видим, что при температуре +20 °С подопытные животные со средней массой 53,9 г должны были расходовать в состоянии ограниченной

Таблица 1

Потребление O_2 по данным разных авторов, мл/(г·ч)

Автор, время года, место исследования	*n*	Средняя масса, г	Температура, °С ($M \pm m$)						
			25—28	20—21	15—16,4	10	5—7,3	1—3,5	0—2,7
Сибирский лемминг									
Ливчак [8], зима	2—5	41,4	Нет свед.	3,58±0,15	3,64±0,26	Нет свед.	4,28±0,09	5,23±0,11	6,12±0,34
Баженов [1]	—	40—80	3,624	Нет свед.	Нет свед.	»	Нет свед.	4,416	Нет свед.
Кусков (цит. по [9])									
осень	14—22	40—80	5,69	6,04	6,31	7,04	7,28	Нет свед.	»
зима	8—15	40—80	6,27	5,88	5,34	6,50	7,39	»	7,60
Кривошеев, Уманцева [7] о-в Врангеля									
лето	8—21	83,1	3,5±0,2	2,9±0,2	3,1±0,2	3,6±0,4	3,8±0,2	»	4,3±0,3
осень	18—22	77,9	2,9±0,2	3,0±0,1	3,6±0,2	3,4±0,2	4,4±0,2	»	4,3±0,2
Чаунская низменность									
лето	6—12	33,5	4,2±0,3	4,6±0,3	4,5±0,4	5,1±0,4	Нет свед.	7,0±0,7	Нет свед.
осень	5—12	52,1	4,9±0,3	3,9±0,3	3,5±0,3	3,8±0,3	»	4,7±0,3	»
Копытный лемминг									
Кривошеев, Уманцева [7]									
лето 1975 г.	12	73,0	2,6±0,1	2,7±0,1	3,0±0,3	3,4±0,1	»	Нет свед.	4,1±0,2
осень 1975 г.	9	62,6	2,8±0,3	2,7±0,2	2,7±0,2	2,9±0,2	»	»	3,2±0,2
лето 1976 г.	9—18	83,0	2,8±0,2	2,8±0,2	3,5±0,2	3,8±0,3	4,0±0,5	»	5,0±0,3
осень 1976 г.	17—20	71,3	2,9±0,2	3,2±0,1	2,9±0,2	3,4±0,2	3,5±0,2	»	4,0±0,2

активности 33,4 ккал/сут. По наблюдениям за активностью и бюджетом времени было установлено, что бег у леммингов занимает в среднем 20 % времени суток. По определению Ю. И. Баженова [1], при температуре +26—28 °С локомоторная активность увеличивает интенсивность метаболизма в 3 раза (297 %). В наших опытах в камерах с проточным воздухом выделение CO_2 увеличивалось примерно в 2 раза по сравнению с таковым в состоянии ограниченной активности. Энергетические затраты по бюджету времени, по данным Ю. И. Баженова [1], для подопытных копытных леммингов должны равнятся 46,8 ккал/особь в сутки, а по нашим данным — 40,1 ккал/особь в сутки. По усвоенному же корму они составили 57,0 ккал/особь в сутки.

В опытах при температуре 16 °С и средней массе зверьков 37,8 г энергетические затраты в состоянии ограниченной активности, полученные при пересчете данных по газообмену, равнялись 32,3 ккал/особь в сутки, по бюджету времени (материалы Ю. И. Баженова [1] и наши) — соответственно 45,2 и 38,8, а по усвоенному корму — 40,0 ккал/особь в сутки. Для температуры 12 °С и при средней массе животных 35,0 г затраты, рассчитанные по выделению CO_2 при ограниченной активности, составляли 27,6 ккал в сутки, по бюджету времени — 38,6 (с учетом данных Ю. И. Баженова [1]) и 33,1 (наши сведения), по усвоенному корму — 37,0 ккал/особь в сутки.

Таким образом, результаты определения биоэнергетических показателей по усвоенному корму и выделению CO_2 довольно хорошо согласуются. Основываясь на этом, мы сочли возможным использовать материалы по газообмену, полученные одним методом (по выделению CO_2), для изучения биоэнергетических особенностей леммингов.

Целью изучения рода настоящих леммингов было сравнение энергетических особенностей разных видов. Проведено изучение газообмена всех четырех видов этого рода, обитающих в СССР: сибирского, желтобрюхого, норвежского и амурского. Мы смогли использовать в опытах единичных особей амурского лемминга и не при всех температурах. Поэтому полученные данные приводятся, но не анализируются. Кроме названных видов, были испытаны гибриды норвежского и сибирского леммингов, содержавшиеся в виварии Института экологии растений и животных УрО АН СССР. Опыты проводили зимой, в январе — марте, с трехмесячными зверьками в зимнем меху. Животных содержали при температуре 14—15 °С, т. е. акклиматизировали к высоким температурам, близким к летним. Измерения газообмена (см. табл. 2) проводили после пятнадцатиминутной выдержки животных при испытываемых температурах (+20, 0, —12 °С). Одинаковые условия содержания и проведения опытов исключали их влияние на результаты и позволяли судить о наследственно обусловленных особенностях обмена.

При температуре 20 °С на имевшемся в нашем распоряже-

Таблица 2

Выделение CO_2 разными видами рода настоящих леммингов и гибридами сибирского и норвежского леммингов, мл/(г·ч)

Вид лемминга	+20 °C			0 °C			−12 °C		
	n	*А*	*Б*	*n*	*А*	*Б*	*n*	*А*	*Б*
Сибирский	6	41,6±1,7	6,29±0,41	6	38.8±1,7	5,46±0,40	7	42,2±2,5	7,63±0,52
Желтобрюхий	12	38,9±1,9	4,72±0,52	18	43,6±1,4	6,73±0,29	4	51,0±3,9	6,91±0,65
Норвежский	5	31,8±0,7	4,78±0,54	5	32,0±1,4	5,15±0,40	4	30,5±2,6	8,02±0,16
Амурский		Нет свед.		1	32,7	7,33	3	25,5	6,71
Гибриды	8	47,9±2,4	5,14±0,48	8	47,1±2,9	5,22±0,35	4	46,5±3,3	6,21±0,22
В среднем по всем видам	31	40,7±1,4	5,15±0,27	37	42,1±1,2	5,98±0,21	19	42,5±2,1	7,29±0,27

Примечание. *А* — средняя масса, г; *Б* — выделение CO_2.

Таблица 3

Выделение CO_2 копытными леммингами, мл/(г·ч)

Пол	*n*	Температура, °C	Масса, г		Выделение CO_2	
			M±м	*lim*	*M±м*	*lim*
Самцы	2	+24	51,6	28,7—74,5	5,57	4,44—6,70
Самки	4		57,6±6,5	48,7—77,1	6,88±0,85	5,45—9,33
Самцы	4	+20	53,9±9,1	28,3—71,2	3,98±0,50	2,69—5,08
Самки	5		67,7±5,9	55,0—89,5	4,88±0,55	2,71—5,67
Самцы	8	+16	37,8±5,5	26,1—71,4	5,49±0,28	4,30—6,85
Самки	6		68,0±3,3	59,3—81,5	6,40±1,04	3,34—9,57
Самцы	5	+12	35,0±2,1	29,2—41,7	5,07±0,26	4,05—5,55
Самки	5		58,8±3,4	52,2—71,7	5,86±0,60	4,63—8,07

нии материале статистически значимые различия между видами и гибридами не установлены (t не превышало 2,4). При 0 °С различия значимы ($t=3{,}2$) между крайними по показателям видами (желтобрюхим и норвежским леммингами), но в целом все они образуют ряд, в котором соседние по интенсивности выделения CO_2 виды статистически значимо не различаются (t не более 2,6). То же самое наблюдается и при температуре —12 °С, только наибольшие различия установлены между норвежским и гибридами сибирского и норвежского леммингов.

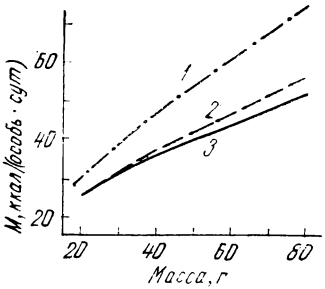
В. Г. Кривошеев и Н. Д. Уманцева [7], В. А. Куксов (цит. по [9]) нашли, что осенью и зимой интенсивность газообмена по поглощению O_2 ниже, чем летом (см. табл. 1). При понижении температуры среды газообмен увеличивался во всем диапазоне испытанных температур [8, 9]. В экспериментах Г. Б. Ливчак [8] зимой у сибирских леммингов в виварии интенсивность газообмена при понижении температуры от 21,1 до 3,5 °С возрастала на 46 %, а до —12,2 °С — на 96 %, Ю. И. Баженова [1] от 26—28 до 1—3 °С — на 22 %, В. Г. Кривошеева и Н. Д. Уманцевой [7] — у особей о-ва Врангеля летом от 20 до 0 °С — на 48, осенью — на 43 %, у особей Чаунской низменности летом — на 52, зимой — на 20 %, В. А. Куксова (цит. по [9]) летом — на 20, зимой — на 29 %.

В наших опытах в среднем по всем видам выделение CO_2 при понижении температуры от 20 до 0 °С увеличилось на 16 %, а до —12 °С — на 27 % (см. табл. 2). Что касается отдельных видов, то у желтобрюхого лемминга наибольшее и статистически значимое увеличение ($t=3{,}3$) произошло при 0 °С, у сибирского, и особенно норвежского,— при —12 °С.

Во время проведения экспериментов замечено, что между крупными и мелкими зверьками имеются различия в реакции на низкие температуры. Поэтому методом наименьших квадратов [3, 15] были рассчитаны уравнения зависимости энергетических затрат при разных температурах от массы тела: $y=aW^b$. Суммарно для всех видов они имеют следующее выражение, ккал/особь в сутки: при 20 °С $M=4{,}79\ W^{0{,}55}$; 0 °С — $3{,}63\ W^{0{,}63}$; —12 °С — $3{,}90\ W^{0{,}68}$.

Из уравнений видно, что константа a при низких температурах уменьшилась, и следовательно, должна была снижаться относительная интенсивность метаболизма. С другой стороны, степенной коэффициент b увеличивался при понижении температуры. Графическое выражение рассчитанных по уравнениям теоретических кривых (см. рисунок) показывает, что крупные особи сильнее реагируют на изменение температур и связано это с увеличением энергетических затрат. Отсюда следует, что энергетические отношения крупных зверьков более напряжены, чем мелких.

В предшествующих исследованиях [12, 2, 9] воздействие низких температур рассматривалось с точки зрения терморегу-



Теоретические кривые затрат энергии в состоянии ограниченной активности у настоящих леммингов при разных температурах, °С:
1 — (—12), *2* — 0, *3* — (+20) (числовые значения энергетических затрат см. в тексте).

ляции, а не энергетических отношений. По И. Я. Полякову [12], молодые грызуны лучше, чем взрослые, переносят кратковременные понижения температуры и хуже длительные. Н. В. Башенина [2] нашла, что молодые выносят бóльшие колебания температуры тела и интенсивности метаболизма, чем взрослые зверьки. По В. А. Куксову (цит. по [9]), при кратковременных охлаждениях ниже 0 °С у полувзрослых сибирских леммингов температура тела понижалась меньше, чем у взрослых. После получасовой экспозиции взрослые животные вскоре погибали, а молодые восстанавливали первоначальную температуру тела. Во всех перечисленных выше примерах молодые зверьки имели меньшую массу, чем взрослые. По нашим данным, полученным на одновозрастных животных, крупные зверьки должны поддерживать более высокую и менее колеблющуюся по сравнению с мелкими температуру тела, что вызывает большее увеличение энергетических затрат. В то же время это ведет к усиленному расходованию энергетических ресурсов и делает их более зависимыми от восполнения затраченных ресурсов. Можно высказать предположение, что при исчерпании энергетических ресурсов должны начаться падение температуры тела и необратимые изменения, как и в опытах В. А. Куксова (цит. по [9]).

Изучение интенсивности обменных процессов у копытных леммингов проводили в июле и в первых числах августа 1982 г. на южноямальском стационаре Хадыта в диапазоне естественных температур воздуха 12, 16, 20, 24 °С. Зверьки, содержавшиеся в условиях, приближенных к естественным, были адаптированы к определенным температурам.

Наименьшая интенсивность газообмена отмечена при +20 °С (см. табл. 3). Очевидно, эта температура среды близка к критической точке, при которой затраты на теплопродукцию и теплообмен минимальны. В. Г. Кривошеев и Н. Д. Уманцева [7] нашли, что критическая точка у взрослых самцов копытного лемминга в июле 1975 и 1976 гг. приходилась на +21,0 и +18,8 °С, в августе — сентябре 1975 г.— на +16,6 °С, в октябре 1975 и 1976 гг.— на +15,2 и +16,8 °С. В этих же пределах она располагалась и у взрослых самцов сибирского лемминга: в июле — августе — +18,7, в октябре — +16,8 °С. Н. Д. Уманцева [14] ранее определила, что зимой у виварных сибирских леммингов критическая точка была при температуре +18,9 °С.

К этому можно добавить, что у Г. Б. Ливчак [8] зимой сибирские лемминги в виварии предпочитали температуру +17 °С, а С. Р. Чаплыгина и О. Е. Варич [16] наблюдали, что копытные лемминги летом бóльшую часть суток пребывали в камере с температурой +20—22 °С и по 2 ч при +5—10 и +15—18 °С. Осенью же несколько сокращалось пребывание при температуре +20—22 °С и увеличивалось при +15—18 °С. Наши данные вполне согласуются с этими наблюдениями.

При повышении температуры до +24 °С в наших опытах у всех особей наблюдалось усиление газообмена (см. табл. 3). У самцов он повысился в среднем на 40, а у самок — на 41 %, т. е. практически одинаково. Это обусловлено возрастанием энергетических затрат на терморегуляцию. Кроме того, видимо, имело значение и возбуждение зверьков в связи с пребыванием в неблагоприятных условиях, так как столь значительное усиление газообмена трудно объяснить только терморегуляцией. При содержании леммингов мы наблюдали, что они плохо переносят перегревание и нередко гибнут, когда температура держится выше +25 °С в течение нескольких часов. При понижении температуры до +16 °С также наблюдалось увеличение интенсивности газообмена. В среднем она возрастала примерно одинаково у обоих полов: у самцов на 38, у самок на 31 %. Дальнейшее понижение температуры до +12 °С активизировало в первые 3—7 дней выделение CO_2 на 19—44 %, затем оно сокращалось и к 10—14-му дню практически не отличалось от наблюдавшегося при температуре +16 °С, а у некоторых животных было близким к таковому при +20 °С, т. е. происходила акклиматизация к новым температурным условиям.

Как и в описанных выше экспериментах с настоящими леммингами, у копытных была замечена при изменении температуры среды зависимость изменения интенсивности газообмена от массы тела зверьков. Если разделить их на взрослых и полувзрослых особей, то вторые увеличивали выделение CO_2 при изменении температуры на 8 °С на 5—65 %, а первые, особенно самки,— на 78—121 %. Это в известной мере должно быть связано с тем, что взрослые особи принимали участие в размножении и поэтому находились в состоянии большего физиологического напряжения. До некоторой степени в пользу этого предположения свидетельствует установленное Ю. Ф. Пастуховым, Е. Г. Белогубовой и Р. П. Валовым [11] доминирование у леммингов β-адреноэргических механизмов термогенеза.

Выделение CO_2 исследовали у самцов и кормящих самок (см. табл. 3). Во всех опытах при разных температурах у них интенсивность газообмена на 16—23 % выше, чем у самцов. Это показывает, насколько лактация повышает интенсивность обменных процессов. Следует упомянуть, что в опытах при прямом определении энергетических затрат по потребленному корму установлено, что кормящие самки поедали корма больше [5].

Таблица 4

Интенсивность выделения CO_2 и энергетического обмена у молодых копытных леммингов

Возраст, дни	*n*	Средняя масса, г	Выделение CO_2, мл/(г · ч)	Энергообмен, ккал/(г · сут)
3	2	3,78	3,80	0,591
7	2	8,00	4,64	0,722
11	4	10,96	5,36	0,833
14	8	16,00	6,22	0,967

В 1982 г. проводили изучение обменных процессов у молодняка копытных леммингов в возрасте 3—14 сут. Определяли выделение CO_2 при температуре +20 °С. Для расчетов энергетического обмена был принят тот же дыхательный коэффициент (0,75) и энергетический эквивалент 1 мл CO_2 (6,48 кал), что и для взрослых. Как видно из табл. 4, уровень обмена у молодняка копытных леммингов возрастал от 3-го к 14-му дню жизни в 1,6 раза довольно равномерно и пропорционально. В 14-дневном возрасте, т. е. ко времени прозревания и перехода на самостоятельное питание, интенсивность обмена детенышей, находящихся в гнезде, практически не отличалась от таковой молодых зверьков, ведущих самостоятельную жизнь. Так, у молодых леммингов в возрасте 4—6 нед, имевших среднюю массу 29,0 г (в пределах от 26,1 до 34,1 г), при той же температуре (+20 °С) интенсивность газообмена равнялась 6,03 мл CO_2/(г·ч), а энергообмен по этим данным составлял 0,937 ккал/(г·сут).

Таким образом, наши исследования показали, что у разных видов леммингов наблюдается совпадение интенсивности метаболических процессов, что объясняется, по-видимому, сходством экологических условий в местах обитания этих животных. Было установлено, что у леммингов крупные особи имеют более напряженные энергетические отношения. Энергозатраты у крупных зверьков при изменении температуры среды возрастают сильнее, чем у особей, имеющих меньшую массу.

В целом самцы и самки реагируют на повышение или понижение температуры одинаково, повышая интенсивность обмена. Однако участие самок в размножении, как было показано на примере копытных леммингов, накладывает отпечаток на метаболизм. Интенсивность газообмена у лактирующих самок на 16—23 % выше, чем у взрослых самцов. При изучении особенностей энергетического обмена в процессе роста молодых копытных леммингов было установлено, что с момента рождения интенсивность метаболизма у детенышей увеличивается в 1,6 раза до перехода на самостоятельное питание в возрасте 14 дней.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баженов Ю. И. О терморегуляции у лемминга *Lemmus obensis* в покое и при мышечной деятельности // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1971. Т. 7, N 5. С. 540—542.

2. Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977.

3. Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Мир, 1964.

4. Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем //Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 11. С. 1618—1630.

5. Данилов А. Н. Некоторые вопросы экологии леммингов на Южном Ямале // Фауна Урала и прилежащих территорий. Свердловск, 1984. С. 28—32.

6. Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных // Успехи соврем. биологии. 1968. Т. 66, № 2 (5). С. 276—293.

7. Кривошеев В. Г., Уманцева Н. Д. Эколого-физиологические исследования сибирского и копытного леммингов (*Lemmus sibiricus Kerr., Dicristonyx torquatus Pall.*) // Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток, 1979. С. 50—69.

8. Ливчак Г. Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1960. Вып. 14. С. 179—191.

9. Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. М.: Наука, 1983.

10. Пастухов Ю. Ф. Закономерности физиологической адаптации животных к холоду в экспериментальных и природных условиях: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 1985.

11. Пастухов Ю. Ф., Белогубова Е. Г., Валов Р. П. Особенности адренэргетической регуляции термогенеза у сибирских леммингов // Физиол. журн. СССР. 1979. Т. 65, № 9. С. 1340—1345.

12. Поляков И. Я. К теории прогноза численности мелких грызунов // Журн. общ. биологии. 1954. Т. 15, № 2. С. 91—108.

13. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967.

14. Уманцева Н. Д. Материалы по химической терморегуляции обского лемминга, красной полевки и полевки-экономки // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975. С. 158—163.

15. Урбах В. Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Медицина, 1975.

16. Чаплыгина С. Р., Варич О. Е. Особенности и сезонные изменения поведения копытного лемминга острова Врангеля // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток, 1980. С. 129—133.

17. Scholander P. F., Hock R., Walters V., Irving L. Adaptation to cold in arctic and tropic mammals in relation to body temperature, insulation and basal metabolic rate // Biol. Bull. 1950. V. 99. N 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

С. Л. КУЗЬМИН, Д. Н. ТАРХНИШВИЛИ, Р. В. ТАРТАРАШВИЛИ

ОБ ЭКОЛОГИИ РАЗВИТИЯ КАВКАЗСКОЙ САЛАМАНДРЫ

Кавказская саламандра (*Mertensiella caucasica* Waga) — эндемичный, стенобионтный вид, представитель реликтового рода, широко распространенного в Европе в плиоценовое время [30]. Личинки этого вида известны еще с начала века [2], однако экология развития до сих пор практически не изучена. Опубликованные работы либо описывают экологию, фаунистику и трофические связи вида по материалам исследования взрослых особей [8, 17, 29 и др.], либо содержат лишь краткие сведения по отдельным вопросам экологии личинок и взрослых саламандр [5, 6, 15, 25, 26, 34 и др.]. Полностью неизученными остаются возрастная динамика питания саламандры, а также темпы роста и развития в естественных условиях. Поскольку кавказская саламандра — редкий вид, внесенный в международную Красную книгу и подлежащий охране, выяснение таких вопросов, как трофические связи и длительность развития личинок, а также темпы роста и время достижения половозрелости, представляется необходимым. Настоящая работа посвящена их изучению, а также попытке охарактеризовать динамику основных экологических параметров кавказской саламандры в онтогенезе.

Материал и методика

Исследования проводили в июне и августе 1985—1986 гг. в районе пос. Ахалдаба Боржомского района Грузинской ССР. Численность личинок установили путем их тотального отлова в отдельных бочажках воды, после учета их выпускали обратно. Изучение состава питания (51 личинки, 7 из них недавно завершивших метаморфоз и 3 взрослых) проводили по методике, описанной ранее [9—12]. Пищевые объекты, восстановленная масса которых в литературе не указана, взвешивали на торсионных весах. Саламандр, зафиксированных в формалине, взвешивали и промеряли штангель-циркулем с точностью до 0,1 мм. Измеряли длину тела от конца морды до заднего края анального отверстия (L), длину хвоста ($L\ cd$), длину головы

от основания жаберных складок до конца морды (*L c*). Определяли параметры аллометрического роста головы и хвоста, а также параметры степенной зависимости массы тела от линейного роста [24]. Длина тела и длина хвоста у 11 взрослых особей измерены прижизненно. Возраст определяли у 36 экземпляров по методике Э. М. Смириной [22], у 25 % точный возраст установить не удалось.

Результаты и их обсуждение

Размножение. Весной и в начале лета встречаются в основном самцы. В апреле отношение числа самцов к числу самок 10 : 1 (Артвин, 1910 г., цит. по [31]) или отмечаются только самцы, а в июне соотношение составляет 12 : 8, в июле — 5 : 4 (Банисхеви, 1940 г., цит. по [29]). По нашим данным, в середине июня — 19 : 7 (1985 г.), 32 : 13 (1986 г.) (пос. Ахалдаба). В этот период саламандры встречаются в воде. К концу лета соотношение меняется в пользу самок: в августе — сентябре отношение числа самок к числу самцов составляет 25 : 13 (Боржомский район, 1979—1980 гг. [4]) или 7 : 11 (Банисхеви, 1940 г., цит. по [29]). Возможно, весной и в начале лета происходит размножение и самки ведут более скрытный образ жизни, чем самцы.

Впервые А. Кноблаух [8, 36] предположил, что спаривание у кавказской саламандры происходит так же, как у обыкновенной (*Salamandra salamandra* L.). Впоследствии это подтвердилось единственным наблюдением спаривающихся особей в природе. Пара была вынесена водой из источника, самец находился под самкой и охватывал ее передние конечности своими [31, 38]. Подробнее амплексус описан по наблюдениям в неволе [41]. Сходный амплексус описан и у *Mertensiella luschani* Stein. [42]. В период размножения происходит развитие «брачных мозолей» на передних конечностях самца ([31], наши данные). Позднее, в 1914 г., Л. Лантц обнаружил в транспортном сосуде со мхом двух спаривающихся саламандр (в день поимки) и два относительно крупных яйца [43]. Указанные авторы полагают, что спаривание у этого вида может происходить и на суше. Последнее согласуется с нашими наблюдениями: 8 июня 1986 г. в ночное время на суше у уреза ручья обнаружены два взрослых самца кавказской саламандры в позе амплексуса.

Возможность размножения кавказской саламандры путем икрометания впервые предположил П. В. Нестеров [16, 17], сообщивший, что в Зоологическом музее Академии наук СССР имеется проба икры этого вида из Боржома, хотя правильность определения и нуждается в проверке. Позднее А. М. Никольский [18] указал, что эта икра, скорее всего, лягушечья. Это предположение представляется тем более обоснованным,

что в течение всего лета в тех же ручьях, где обитают саламандры, встречается икра кавказской крестовки (*Pelodytes caucasicus* Boett.), причем здесь она представляет собой не компактную массу, как в стоячих водоемах, а обычно бывает приклеена порциями к камням, листьям и веткам.

Большинство авторов начала века [8, 18, 19, 36, 38] считало кавказскую саламандру живородящей, по аналогии с обыкновенной и альпийской саламандрами. О. Цирен [31] предполагал, что живорождение у этого вида обусловлено невозможностью развития личинок в первое время после выклева из икры из-за отсутствия в ручьях доступных по размеру пищевых организмов. Позднее вновь было высказано предположение о возможности икрометания у этого вида [43]. 12 июня 1963 г. в Боржомском районе была обнаружена кладка из 92 богатых желтком яиц диаметром 5,0—5,6 мм (без учета оболочки), определенная как икра кавказской саламандры [6].

Икринки (диаметр с оболочкой 6,7—7,7 мм) отличались от икринок других амфибий Кавказа бóльшим количеством желтка [15]. Другие авторы указывают, что одна самка откладывает, возможно, 100 [7], 30—50 [1] и даже до 20 яиц [20]. В июне 1985 г. в Московском зоопарке самка саламандры, за несколько недель до этого отловленная в природе, отложила в неволе кладку из 16 неоплодотворенных яиц диаметром примерно 7×9 мм после гормональной стимуляции; яйца были прикреплены поштучно к подводным предметам (И. А. Сербинова, личное сообщение).

Необходимо подчеркнуть, что во всех перечисленных случаях зародыши в икре были еще не развившимися, а последующая инкубация не проводилась. У самок, вскрытых в апреле, зрелые яйца обнаружены не были [31], а у трех самок, вскрытых нами в мае и августе, в яйцеводах найдено соответственно 11, 16 и 20 фолликулов диаметром 0,8—2,0 мм.

Личиночное развитие. Размеры новорожденных личинок кавказской саламандры неизвестны. Длина тела наиболее мелких известных личинок 14,6 мм (наши данные). Личинки разной длины встречаются в ручьях уже в апреле [2, 31]. В мае они по размеру разделяются на три группы [37]. Личинки, найденные нами в июне, можно четко разделить на три группы по длине тела: 1) 15,4—19,5 мм (масса 106—180 мг), 2) 23,7—27,5 мм (масса 330—644 мг) и 3) 29,0—35,4 мм (масса 632—1400 мг).

В первую и вторую размерные группы входят в основном особи, родившиеся в данный год,— линии склеивания в их бедренных костях, как правило, отсутствуют (рис. 1). У более крупных личинок имеется одна линия склеивания (обычно довольно размытая). Интересно отметить, что в отдельных случаях личинки могут достигать значительно более крупных размеров: в сборах, этикетированных окрестностями Батума (кол-

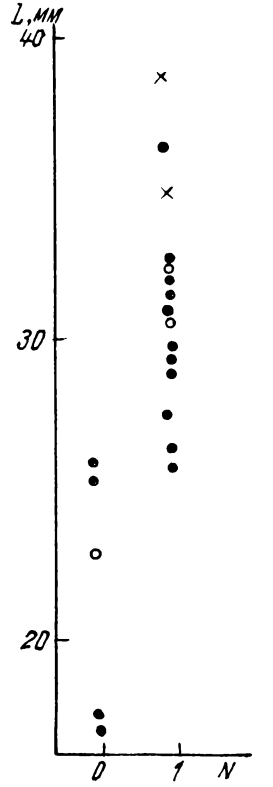


Рис. 1. Число линий склеивания (N) у личинок разной длины.

лектор Теплов), имеется две особи с длиной тела 43,8 и 44,6 мм. На основании этих данных личинки первой и второй размерных групп рассматривались как единая генерация, появившаяся в год исследований. При этом необходимо учесть, что реальный возраст личинок первого года может сильно варьироваться: индивидуальные различия составляют, вероятно, до нескольких месяцев. Личинки первого года встречаются преимущественно в небольших бочажках в среднем течении каменистых горных ручьев. Как правило, размеры таких бочажков составляют 0,04—0,25 м², глубина — 2—20 см, температура воды летом около +12 °С. В каждом бочажке отмечено от одной до девяти личинок. В нижнем течении они встречаются реже; отдельных мелких личинок мы нашли у подошвы склонов, с которых стекают ручьи, в полупроточных заболоченных лужках с богатой травянистой растительностью и заиленным дном. После дождей число особей в них несколько возрастает. Видимо, заносятся они сюда из ручьев. Кроме того, личинки встречаются в гравии, покрытом листовым опадом, в местах выхода грунтовых вод на поверхность земли. Возможности учета численности личинок кавказской саламандры сильно лимитируются трудностью их обнаружения. Поэтому имеющиеся сведения о численности носят приблизительный характер. В [3] учитывали в среднем 1—33 личинки на 700 м ручья (август). Мы на гораздо более ограниченном участке (100 м) учли 116 особей (июнь 1985 г.

Реальная плотность личинок в бочажках не превышает 0,5 экз. на 1 л воды. При этом животные могут перемещаться из одного бочажка в другой, перебегая по подтопленным участкам с уровнем воды 1—3 мм либо продвигаясь по стремнине (иногда вверх по течению). В светлое время суток открыто встречаются лишь отдельные личинки, большинство их находится в укрытиях, расположенных у берегов бочажка на глубине не более 5 см (иногда у уреза воды). Ночью личинки ведут себя активнее, причем встречаются как на дне, так и в толще воды.

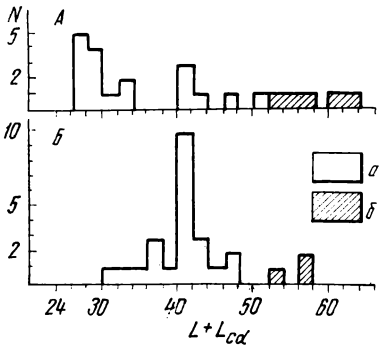


Рис. 2. Распределение личинок по размерам.

А — выборка, взятая 10—11 июня, *Б* — 20 августа; *N* — число особей, *L+Lcd* — общая длина, мм. Размерные группы личинок: *а* — *I* и *II*, *б* — *III*.

По степени развитости конечностей все личинки первого года жизни соответствуют приблизительно 52—53 стадиям нормального развития обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris* L.), по Глезнеру [13]. Вместе с тем жабры и плавниковые складки менее развиты, чем у тритона на соответствующих стадиях. Личинки серого цвета, вдоль спины симметрично расположены депигментированные участки. Личинки более ранних стадий до сих пор не обнаружены. Возможно, этот факт — в пользу гипотезы о размножении кавказской саламандры путем живорождения.

В первый год жизни существенных преобразований внешней морфологии личинок, вероятно, не происходит: все обследованные нами особи в основном сходны. Изменения размеров личинок первого года жизни в течение двух летних месяцев отражены на гистограммах размерного распределения личинок в июньской и августовской выборках (рис. 2), а также в табл. 1. Средняя общая длина особей ($L + L\ cd$) увеличивается за два месяца примерно на 5,48 мм, или 0,077 мм/сут. При этом повышается доля личинок второй размерной группы. Вместе с тем увеличивается размерная однородность личиночной группировки. Коэффициент вариации (C_v) общей длины особей снижается с 24 % в июне до 9 % в августе. Это свидетельствует о несколько более высокой скорости роста (или большей смертности) мелких личинок. Сходная картина наблюдается в личиночных группировках тритонов, хотя средняя скорость роста последних достигает 0,2—0,3 мм/сут у разных видов [24].

Интенсивность питания личинок первого года (по *J*) составляет 35—40 ‰ (рис. 3). Эта величина не ниже, чем у изученных лимнофильных личинок хвостатых амфибий с более коротким периодом развития [9, 10, 12, 14]. Вероятно, интенсивность ассимиляции у личинок саламандры ниже, чем у лимнофильных видов, что является одной из причин относительно низкой скорости их роста.

Пропорции тела личинок первых двух размерных групп изменяются в процессе роста. Аллометрическая зависимость массы от длины описывается уравнением $M=0{,}013(L+L\ cd)^{2{,}76}$. Следовательно, линейные размеры увеличиваются быстрее, чем объем [23]. При этом уменьшается относительная

Таблица 1

Размеры саламандр различных возрастных групп, мм

Показатель	Личинки			Дефинитивные особи			
	n=24	n=34	n=12	n=7	n=2	n=12	n=17
L	17,51	24,24	31,30	42,69	54,50	62,58	68,94
$L\ cd$	12,64	19,45	27,92	42,92	69,50	101,25	106,35
$L\ c$	5,47	8,22	9,94	10,33	13,00	12,10	12,94
$L/L\ cd$	1,39	1,25	1,12	0,99	0,78	0,62	0,65
$L/L\ c$	3,20	2,95	3,15	4,13	4,19	5,17	5,33

Примечание. Промеры личинок сделаны нами, дефинитивных особей — нами и взяты из литературы (см. текст). L — длина тела до заднего края клоаки, $L\ cd$ — длина хвоста, $L\ c$ — длина головы.

Таблица 2

Состав пищи личинок кавказской саламандры разной длины

Таксоны добычи	Июнь		Август	
	Длина личинок, мм			
	15,4—19,5 (n=13)	23,7—27,5 (n=9)	29,0—35,4 (n=9)	20,1—26,0 (n=11)
Oligochaeta	—	3,571/0,586	—	—
Gastropoda	—	—	—	6,383/13,22
Crustacea				
Ostracoda	13,89/0,103	14,29/0,740	—	17,02/0,617
Gammaridae	38,89/36,31	17,86/25,14	55,17/77,15	29,79/48,48
Asellidae	2,778/2,709	—	3,448/7,825	—
Hydracarina	2,778/0,136	—	—	—
Insecta				
Ephemeroptera, l.	13,89/18,02	39,29/45,65	20,69/8,478	36,17/12,56
Coleoptera, im.	8,333/16,80	10,71/9,716	—	4,255/8,815
Trichoptera, l.	2,778/13,74	7,143/16,78	6,897/4,678	—
Tipulidae, l.	—	—	—	2,128/15,43
Chironomidae, l.	16,67/12,19	7,143/1,388	—	2,128/0,110
Limoniidae, l.	—	—	13,79/1,869	2,128/0,771

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: процент данного таксона от общего количества потребляемых объектов (в числителе), от общей биомассы пищевого комка (в знаменателе), l — личинки; im — имаго.

Таблица 3

Суточные различия в составе пищи личинок кавказской саламандры (L = 17—20 мм; 10.VI.85)

Таксоны добычи	Время суток	
	12—14 ч (n=7; L=16,33±0,363 мм)	01 ч (n=5; L=17,67∓0,812 мм)
Ostracoda	11,11/0,029	5,263/0,396
Asellidae	11,11/5,755	—
Gammaridae	22,22/34,53	15,79/32,98
Ephemeroptera, l.	22,22/17,27	31,58/24,41
Trichoptera, l.	11,11/29,18	—
Dryopidae, im.	11,11/12,09	26,32/39,91
Chironomidae, l.	11,11/1,151	21,05/2,309

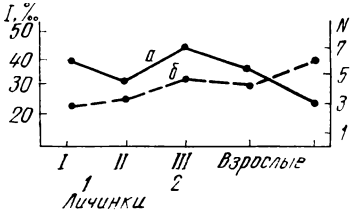


Рис. 3. Индекс наполнения пищеварительного тракта (*а*) и среднее число пищевых объектов в одном пищеварительном тракте (*б*) у личинок и взрослых особей в июне.
I—III — размерные группы личинок; *1, 2* — год их жизни.

длина головы и увеличивается длина хвоста: $L\ c=17{,}1L^{0{,}27}$; $L\ cd=0{,}346L^{1{,}26}$. У различных видов тритонов на тех же этапах развития размеры тела увеличиваются более пропорционально (наши неопубликованные данные).

Личинки второго года жизни в июне присутствуют в водоемах наряду с особями первого года. Особи всех размерных групп в наибольшем количестве встречаются в одних и тех же участках ручьев. Так, основная часть обследованной нами группировки была сосредоточена на участке ручья протяженностью не более 100 м. Вместе с тем среди особей, снесенных в низовья ручьев, крупные нами не обнаружены. Правда, по литературным данным [33], в Артвине метаморфизирующие личинки найдены на высоте 25 м над ур. м.; на 30 м ручья летом 1982 г. отмечено восемь особей.

Во второй год образ жизни существенно не меняется, но другим становится морфологический облик животных. Хвост несколько округляется, окраска тела темнеет, проявляются светло-желтые пятна (окраска сходна с дефинитивной). Степень развитости жабер и плавниковых складок фактически та же. Описанные изменения свидетельствуют о том, что эти личинки близки к завершению метаморфоза. Помещенные в террариум, они завершают метаморфоз в тот же год.

Средняя общая длина личинок третьей размерной группы в июне превышает длину особей первой и второй групп на 22,8 мм (длина особей первого года составляет около 60 % длины особей второго года). Вместе с тем при сравнении этих же особей с личинками первого года, взятыми в августе, видно, что разница составляет 17,3 мм. Следовательно, за два летних месяца размеры личинок первого года приближаются к размерам второго года на 10 %. Вероятно, личинки растут в течение всей осени и весны следующего года. Особи третьей размерной группы составляют 22 % личинок, найденных в июне, что, вероятно, связано с завершением метаморфоза частью особей (и, возможно, со смертностью).

Интенсивность питания личинок второго года развития остается на прежнем уровне (см. рис. 3.). Однако такого увеличения размеров в течение лета, как в первый год, не наблюдается: видимо, потребляемая с пищей энергия расходуется в основном на перестройки, связанные с метаморфозом. Пропорции

тела особей продолжают изменяться, причем еще более интенсивно (кроме относительного размера головы), чем в первый год. Основные аллометрические зависимости в ходе роста личинок саламандры третьей размерной группы описываются следующими уравнениями: $M=0{,}479(L+L\ cd)^{1{,}85}$; $L\ cd=0{,}077L^{1{,}71}$; $L\ c=5{,}02L^{0{,}519}$. Приведенные данные по росту являются предварительными, так как получены на основе сопоставления личинок разных размерных групп, но не документированы мечением. В августе доля личинок второго года жизни снижается до 7 %. Это обусловлено завершением метаморфоза большей частью их в течение двух летних месяцев. Метаморфоз сильно растянут: недавно вышедшие на сушу особи попадаются как в июне, так и в августе. На срезах костей двух завершивших метаморфоз саламандр (одна поймана в июне, другая в августе) имеется по одной линии склеивания.

Таким образом, выделение возрастных групп личинок кавказской саламандры на основании их размеров и вывод о трехгодичном периоде личиночного развития [37] представляются малообоснованными. С другой стороны, трудно согласиться и с выводом некоторых авторов [7, 35] о завершении кавказскими саламандрами метаморфоза в год выклева. Личинки, появившиеся в данном году, сильно варьируются по размерам, и наиболее крупные из них незначительно отличаются от самых мелких из перезимовавших. Это, очевидно, связано с растянутостью периода размножения. Личинки зимуют один раз и на втором году жизни завершают метаморфоз. Вследствие этого в течение лета наряду с мелкими личинками встречаются наиболее крупные — метаморфизирующие, доля которых постепенно снижается вследствие выхода на сушу. Личинки разных размерных групп встречаются, как правило, синтопично (например, [39, 40], наши данные).

Трофические связи личинок. Как указывалось выше, интенсивность питания личинок кавказской саламандры разных размерных групп, обитающих совместно, различается незначительно. Среднее число объектов добычи в одном пищеварительном тракте возрастает с увеличением размера личинок (см. рис. 3). Средняя калорийность пищи личинок разных размерных групп примерно одинакова (1,076—1,237 кал/мг). Возрастное расширение спектра питания у исследованных особей почти не выражено (табл. 2). В пище преобладают бокоплавы и насекомые (в частности, из Ephemeroptera — Leptophlebidae; Habrophlebia sp., из Trichoptera — Sericostomatidae: *Micrasema* sp., из Coleoptera — Dryopidae, из Diptera — Chironomidae; *Trichocladius* sp. Амфибионтные организмы — Isopoda (*Asellus monticola* Bir.) захватываются, очевидно, в воде. Наиболее мелкие пищевые объекты, Ostracodau Hydracarina, встречаются в пище самых мелких личинок. Следует отметить, что две последние группы адаптированы к жизни в стоячих и слабопроточных водах.

Как показали наблюдения в неволе, личинки кавказской саламандры (L=30—35 мм) замечают крупную добычу (Gammaridae длиной 3—10 мм, Planaria длиной около 10 мм) с расстояния 10—16 мм, приближаются к ней и с расстояния 2—3 мм совершают бросок. Ориентация во рту и заглатывание планарий занимает 10—20 с, более жестких бокоплавов — около 40 с. При этом наблюдаются движения латерального отведения — медиального приведения корней жаберных ветвей.

В июне перекрывание трофических спектров личинок первых двух размерных групп (по индексу Мориситы) по числу экземпляров добычи составляет 0,730, по биомассе — 0,798; первой и третьей размерных групп — соответственно 0,822 и 0,725; второй и третьей — 0,614 и 0,523. Следовательно, возрастные изменения в составе пищи выражены слабо. Тем не менее, трофическое разнообразие в онтогенезе личинок снижается: у особей первой размерной группы S_λ=4,408 по числу экземпляров добычи и 4,405 по ее биомассе; второй — соответственно 4,335 и 3,231; третьей — 2,687 и 1,637.

Положительная избирательность в питании личинок кавказской саламандры выражена слабо: только личинки Limoniidae положительно избираются особями третьей размерной группы (E= +0,521), тогда как в пище более мелких личинок они не встречаются (E= —1). К личинкам близкой группы — хирономид избирательность в онтогенезе снижается (первая размерная группа — E= —0,132; вторая — E= —0,417; третья — E= —1). Личинки третьей размерной группы не потребляют самый мелкий пищевой объект — Ostracoda (E= —1). Эту добычу более мелкие личинки поедают неизбирательно (первая размерная группа — E= +0,032; вторая — E= —0,046). Почти без избирательности личинки всех трех размерных групп потребляют бокоплавов (первая — E= +0,056; вторая — E= = —0,321; третья — E= +0,227). Личинки Trichoptera отрицательно избираются саламандрами всех трех размерных групп (первая группа — E= —0,725; вторая — E= 0,417; третья — E= —0,432). Возможно, низкая избираемость личинок Trichoptera связана с трудностью заглатывания их из-за наличия домиков из песка или остатков растений. Кроме того, энергетическая эффективность питания этими насекомыми ниже, чем другой имеющейся добычей, так как масса домиков может значительно (иногда в 5—6 раз) превышать массу самого пищевого объекта, что снижает общую энергетическую ценность добычи.

Ночью личинки кавказской саламандры питаются активнее, чем днем. Личинки, собранные в 01 ч, питаются более интенсивно (J=53,40±16,85‰), чем собранные в 12—13 ч (J= =39,50±6,52‰) в том же месте. Среднее число экземпляров добычи в одном пищеварительном тракте также возрастает — от 3,751±0,649 до 5,000±1,140. Однако различия в спектре пи-

Таблица 4

Состав пищи личинок кавказской саламандры в разных частях ручья

Таксоны добычи	Среднее течение $n=9$; $L=20,42\pm1,443$ мм	Низовья $n=13$, $L=20,40\pm1,305$ мм
Oligochaeta	2,222/0,605	—
Ostracoda	17,78/0,796	5,263/0,046
Gammaridae	24,44/16,56	42,11/49,55
Asellidae	2,222/1,592	—
Hydracarina	2,222/0,080	—
Ephemeroptera, l.	33,33/54,30	5,263/5,520
Coleoptera, im.	11,11/16,56	5,263/5,392
Trichoptera, l.	2,222/8,073	10,53/27,94
Chironomidae, l.	4,444/1,433	31,58/11,55

тания выражены слабо (табл. 3): сходство диет особей, собранных в 12—14 ч и 01 ч, составляет 0,816 по числу экземпляров добычи и 0,749 по ее биомассе.

Состав пищи личинок саламандры в среднем течении и низовьях ручья несколько различается (табл. 4): сходство спектров питания (I_λ) составляет 0,590 по числу экземпляров добычи и 0,415 по ее биомассе. Среднее число пищевых объектов в одном пищеварительном тракте личинок в среднем течении ручья составляет $4,154\pm0,576$, в низовьях — $2,637\pm0,432$. Различия в интенсивности питания личинок в разных частях ручья незначительны: $J=39,47\pm4,25$ ‰ в среднем течении и $35,37\pm\pm7,03$ ‰ в низовьях. Однако более высокая доля личинок ручейников в питании личинок саламандр в низовьях приводит к снижению средней калорийности пищи (0,887 кал/мг в низовьях и 1,395 кал/мг в среднем течении).

Различия в спектрах питания личинок второй размерной группы в течение летнего сезона выражены слабо. Как в июне, так и в августе в диете личинок преобладают Gammaridae и личинки Ephemeroptera (см. табл. 2), сходство спектров питания составляет 0,967 по числу экземпляров добычи и 0,497 по ее биомассе. Незначительны отличия и в интенсивности питания ($J=41,75\pm0,524$ ‰), средней калорийности (1,008 кал/мг) и разнообразии пищи ($S'_\lambda=3,910$ по числу экземпляров и 3,334 по биомассе), а также в среднем числе экземпляров добычи в одном пищеварительном тракте ($4,273\pm0,524$). Такая стабильность трофических связей в течение лета отражает относительно слабые сезонные изменения в составе биоты беспозвоночных в исследуемых ручьях. В пище четырех завершающих метаморфоз личинок, пойманных в августе ($J=34,84\pm2,95$ ‰, среднее число экземпляров добычи на один пищеварительный тракт $4,75\pm0,80$), найдены Gammaridae (31,58 % по числу экземпляров и 49,16 % по биомассе), личинки Ephemeroptera (соответственно 63,16 и 31,86 %) и личинки Trichoptera (5,26 и 18,99 %).

Недавно завершивших метаморфоз особей можно найти в течение всего лета недалеко от ручьев, иногда на влажных склонах в нескольких десятках метров от воды. Они встречаются примерно в пять раз реже, чем взрослые. Особи этой стадии выходят из убежищ в основном ночью, но отдельные активные экземпляры встречаются и днем. Длина тела восьми обследованных особей 32,9—42,4 мм при массе 694—1592 мг.

Пропорции тела в ходе роста вышедших на сушу особей изменяются в тех же направлениях, что и у личинок, но рост несколько более пропорционален: $M=0{,}448(L+L\ cd)^{1{,}77}$; $L\ cd=0{,}230L^{1{,}42}$; $L\ c=1{,}041L^{0{,}62}$.

Результаты обработки наших данных и данных других авторов [16, 31, 36] по размерам личинок, недавно метаморфизировавших, и взрослых особей представлены в табл. 1. Из нее видно, что во время выхода на сушу продолжает увеличиваться относительная длина хвоста и довольно существенно снижается относительный размер головы. Недавно завершившие метаморфоз особи уже обладают способностью к автотомии хвоста, причем, в отличие от взрослых, регенерат отрастает почти до размеров нормального и не теряет подвижности [5].

Среднее число пищевых объектов в одном пищеварительном тракте и индекс наполнения у недавно метаморфизировавших особей несколько ниже, чем у личинок второго года (см. рис. 3). Пищу составляют сухопутные и амфибионтные формы, в основном Asellidae, Collembola, личинки Lepidoptera, имаго Diptera (июнь; $n=7$):

Таксоны добычи	Процент данного таксона	
	от общего кол-ва объектов	от общей биомассы пищевого комка
CRUSTACEA		
Asellidae	20,00	28,94
MYRIAPODA		
Juliformia	4,00	4,29
ARACHNIDA		
Acarina	12,00	0,97
Aranei	4,00	3,22
Pseudoscorpiones . . .	4,00	0,32
INSECTA		
Collembola . .	40,00	11,36
Lepidoptera, *l.* . .	4.00	21,45
Diptera, *l.* . . .	4,00	4,29
Diptera, *im.* . .	8,00	25,19

Кроме того, в пищеварительном тракте одной особи отмечены паразитические Nematoda, в трех — остатки растений, в четырех — частицы почвы, в одном — песок.

Взрослые. Хотя популяции кавказской саламандры приурочены к протекающим в горных лесах ручьям, где плотность населения взрослых может достигать 40—50 экз. на 1 км берего-

вой линии [1], отдельные особи, вероятно, мигрируют на значительные расстояния и встречаются в относительно сухих местах. Мы находили саламандр на расстоянии до нескольких десятков метров от воды. Один самец пойман ночью в июне на пыльной грунтовой дороге в 200—500 м от ближайшего ручья.

Суточная активность взрослых особей сходна с таковой личинок и завершивших метаморфоз особей: хотя большинство животных покидает убежища ночью, днем также встречаются отдельные охотящиеся саламандры [3, 4, 29, 41], однако только в сырых и темных местах поблизости от ручьев (наши данные).

Некоторые авторы [4] считают, что половозрелости саламандры достигают после второй зимовки. Половые различия проявляются при общей длине особи около 130 мм [35]. Из 10 взрослых особей, отловленных 13 июня 1985 г. ($L=66{,}73\pm\pm1{,}60$ мм, $L+L\ cd=171{,}50\pm4{,}26$ мм), число линий склеивания удалось подсчитать у семи (после отрезания пальцев животные были отпущены). В костях каждой саламандры имеется 3—5 (в среднем $3{,}57\pm0{,}3$) линий склеивания. Так как темпы резорбции внутренней линии склеивания неизвестны, мы (вслед за Э. М. Смириной и Т. Софианиду [23]) считаем, что возраст исследованных экземпляров составляет не менее 3—5 лет.

Взрослые саламандры, очевидно, более устойчивы к снижению влажности, чем недавно завершившие метаморфоз особи (как это описано для других хвостатых амфибий [10, 32]). Тем не менее недавно метаморфизировавшие особи, в отличие от взрослых, практически не посещают ручьи, о чем свидетельствует почти полное отсутствие в их диете водных организмов.

У трех вскрытых взрослых саламандр (август) в пищеварительных трактах встречены сухопутные улитки (7,143 % от общего числа экземпляров добычи и 1,852 % от общей биомассы), Asellidae (21,43 и 40,74 %), Collembola (14,29 и 1,482 %), личинки Carabidae (7,143 и 3,704 %), взрослые Carabidae (14,29 и 11,48 %), взрослые Hymenoptera (7,143 и 9,259 %), почвенные личинки Diptera (14,29 и 1,85 %), взрослые Diptera (14,29 и 29,63 %). Индекс наполнения пищеварительного тракта взрослых особей ниже, чем личинок, а среднее число объектов в одном пищеварительном тракте выше (см. рис. 2). В пище взрослых саламандр встречаются формы, сильно различающиеся в эколого-морфологическом и этологическом отношениях — от водных до летающих. Еще старые авторы [8, 18, 19, 36, 43], основываясь на результатах А. Н. Казнакова, сообщали о качественном составе пищи кавказской саламандры в природе, отмечая, что это животное питается как сухопутными, так и водными организмами. Последующее изучение состава пищи саламандр подтвердило эти сведения [3, 4, 21, 29, наши данные]. Условия обитания кавказской саламандры в разных частях ареала различаются незначительно и почти не изменились

с эоцена [43]. С этим, очевидно, связано не только сохранение данного стенотопного вида до настоящего времени, но и высокое сходство в диете взрослых особей из разных частей ареала. Например, сходство спектров питания (I_λ) саламандр из Ахалдабы (август — сентябрь 1979—1980 г. [4]) и Банисхеви (апрель — сентябрь 1940 г. [29]) по числу экземпляров составляет 0,874. Разнообразие пищи в этих точках также различается мало (S'_λ соответственно 6,957 и 7,717 по тем же данным).

О. Цирен [31], исходя из богатой кормовой базы и высоких зимних температур (и, видимо, из указания А. Кноблауха [8], что при снижении температуры до +9 °С потребность саламандр в пище не уменьшается), предполагал, что эти животные могут питаться зимой. Исследования З. С. Эквтимишвили [29] не подтвердили этого: желудки особей, отловленных зимой, были пусты. Указанный автор сообщает, что ранней весной и осенью саламандры питаются в основном на суше, а летом охотятся на мелководье, причем захватывают как плавающих на поверхности, так и донных животных. Саламандры поедают только движущуюся добычу. Благодаря быстроте движений на суше они могут захватывать быстро движущиеся объекты [8, 36, 41] (хотя эффективная охота на взрослых удается редко [29]), а также активно искать пищу. При охоте под водой взрослые животные подстерегают приближающихся беспозвоночных [7, 36], что, вероятно, является адаптацией к охоте в проточной воде. Как уже отмечалось, саламандры охотятся при довольно низких температурах; при температуре воздуха выше +23 — +24 °С животные реагируют на приближающихся беспозвоночных, но не пытаются схватить их. Верхний порог переносимых температур составляет около +30 °С [39, наши данные]. Половые различия в рационе саламандр отсутствуют [4]. В 33,3 % пищеварительных трактов взрослых саламандр найдены иглы ягодного тисса (*Taxus baccata* L.) длиной до 5 мм, попавшие туда, очевидно, вместе с пищей, в пищеварительных трактах двух особей — паразитические нематоды. Следует отметить, что заражение саламандр нематодами *Euzetrema caucasica Time* Sharp. происходит в период жизни на суше: у личинок и молодых особей ($L+Lcd=10$—12 см) паразиты не найдены [24]. Указанный вид нематоды, а также *Mertensinema iberica* Sharp. [25] и *Aplectana caucasica* Sharp. [27] являются специфическими паразитами кавказской саламандры, не найденными у других животных.

Как указывалось, средний возраст семи обследованных взрослых особей составлял 3,57 года. Средняя общая длина животных той же группы 171,5 мм. Длина взрослых животных в среднем превосходит длину недавно завершивших метаморфоз особей на 85,9 мм, т. е. линейный прирост метаморфизировавших особей составляет примерно 23 мм/г, или 27 % в год. Таким образом, удельные темпы линейного прироста, которые у личи-

нок за первый год жизни достигают 66 %, после выхода на сушу снижаются примерно в 2,5 раза (в связи с чем уместно вспомнить, что у взрослых животных интенсивность питания по сравнению с личинками снижена). Кроме того, в ходе метаморфоза и дальнейшего роста у животных продолжают изменяться основные пропорции тела. Изменения с увеличением размеров приведены в табл. 1. Все метаморфизировавшие животные, включая недавно завершивших метаморфоз, условно разделены на четыре размерные группы. Из табл. 1. видно, что относительная длина хвоста увеличивается до достижения особями обоего пола размеров взрослых, при дальнейшем росте этот параметр не изменяется. Относительная длина головы, вероятно, уменьшается в течение всей жизни. Данные об изменении пропорций в ходе онтогенеза кавказской саламандры показывают, что тенденции, ведущие к становлению общего морфологического облика этого вида и проявляющиеся уже на первом году жизни личинок, сохраняются на протяжении всего последующего развития. Вместе с тем на отдельных этапах развития эти тенденции независимо одна от другой могут интенсифицироваться или ослабевать.

Выводы

Кавказская саламандра, вероятно, откладывает икру, однако вопрос о способе и времени размножения этого вида следует считать открытым. Появление личинок в ручьях сильно растянуто (по меньшей мере, на несколько месяцев). Период личиночного развития составляет около одного года. Выход на сушу происходит на второй год жизни и растянут с весны до осени. Возраст половозрелых особей составляет не менее 3—5 лет. Абсолютные темпы роста личинок саламандры значительно ниже темпов роста лимнофильных личинок тритонов. Вместе с тем уже в первый год жизни у личинок намечается тенденция к изменению пропорций, которая ведет в конечном итоге к становлению дефинитивного морфологического типа.

В течение личиночного периода существенных изменений экологии не происходит. Весь период развития личинки находятся на одних и тех же участках ручьев, хотя могут сноситься течением и встречаться в полупроточных заболоченных водоемах. Образ жизни преимущественно ночной.

Изменения характера питания в личиночном развитии выражены слабо. Интенсивность питания в течение личиночного периода почти не изменяется, несколько неодинакова избирательность по отношению к ряду пищевых объектов. Интенсивность питания личинок саламандры не ниже, а энергетическая емкость добычи значительно выше, чем у изученных лимнофильных личинок хвостатых амфибий с более коротким личиночным периодом [10, 11, 13]. Это достигается благодаря низ-

кому потреблению личинками малокалорийной добычи (Gastropoda, личинки Trichoptera), которая избирается отрицательно. Длительный период личиночного развития, очевидно, объясняется низкой температурой воды, богатой кислородом и бедной биогенами. Низкие темпы роста личинок этого вида, вероятно, связаны с невысоким уровнем метаболизма в данных условиях.

Рост после метаморфоза несколько замедляется, но изменение пропорций тела сохраняет прежний характер. Экология особей, недавно завершивших метаморфоз и взрослых, различается незначительно. По сравнению с другими хвостатыми амфибиями у кавказской саламандры суточные ритмы активности личинок и дефинитивных особей очень сходны: основная активность ночная, но некоторые особи активны и днем.

После метаморфоза возрастает разнообразие потребляемой особями пищи. Различия в питании саламандр из разных местообитаний, а также изменения питания в течение сезона выражены очень слабо как у личинок, так и у взрослых животных. Высокое разнообразие стабильных трофических связей взрослых особей обусловлено приуроченностью их к реликтовым экотонам и способностью охотиться на добычу, сильно различающуюся по своим эколого-морфологическим признакам. Это способствует более полному, чем у многих других амфибий, использованию биоты данным видом, что особенно важно в условиях стенобионтности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амфибии и рептилии / Под ред. Банникова А. Г., Даревского И. С. // Красная книга СССР. М., 1984. С. 171—201.

2. Берг Л. С. Отчет о командировке на Кавказ от Зоологического Музея Императорской Академии Наук в 1909 г. // Ежегодник Зоол. Музея Имп. АН. 1910. Т. 15. С. 153—170.

3. Божанский А. Т., Семенов Д. В. Кавказская длиннохвостая саламандра // Природа. 1983. № 8. С. 56—58.

4. Божанский А. Т., Семенов Д. В. Материалы по биологии кавказской длиннохвостой саламандры (*Mertensiella caucasica* Waga) // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 8. С. 1118—1119.

5. Голубев Н. С. Особенности аутотомии и регенерации хвоста у кавказской саламандры // Вопросы герпетологии. Л., 1981. Вып. 5. С. 40.

6. Даревский И. С., Положихина В. Ф. О биологии размножения кавказской длиннохвостой саламандры — *Mertensiella caucasica* (Waga) // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 3. С. 465—466.

7. Жордания Л. Кавказская саламандра // Химия — биология в школе. 1975. № 3. С. 63—64.

8. Кноблаух А. Кавказская саламандра *Salamandra caucasica* Waga // Изв. Кавказ. музея. 1905. Т. 2, вып. 1. С. 25—43.

9. Кузьмин С. Л. Питание метаморфизирующих личинок сибирского углозуба // Экология. 1983. № 3. С. 61—65.

10. Кузьмин С. Л. Возрастные изменения питания сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 7. С. 1055—1060.

11. Кузьмин С. Л. Интенсивность потребления пищи и размеры добычи сибирского углозуба в онтогенезе // Экология. 1984. № 5. С. 42—49.

12. Кузьмин С. Л. Избирательность питания и пищевое поведение личинок сибирского углозуба // Экология. 1985. № 5. С. 34—39.
13. Кузьмин С. Л., Мещерский И. Г. Экология питания обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris* L.) в онтогенезе // Зоол. журн. 1984. № 7. С. 1055—1060.
14. Лиознер Л. Д. Тритоны *Triturus vulgaris* L., *Tr. cristatus* Laur // Объекты биологии развития. М., 1975. С. 324—341.
15. Мусхелишвили Т. А. Новые данные о размножении кавказской саламандры // Сообщ. АН ГССР. 1964. Т. 36, № 1. С. 183—185.
16. Нестеров П. В. *Salamandra caucasica* Waga // Изв. Кавказ. музея. 1911. Т. 5. С. 319—327.
17. Нестеров П. В. О герпетологии юго-западного Закавказья и пограничной части Малой Азии // Ежегодник Зоол. Музея Имп. АН. 1912. Т. 17, № 1. С. 61—85.
18. Никольский А. М. Пресмыкающиеся и земноводные Кавказа. Тифлис, 1913.
19. Никольский А. М. Земноводные (Amphibia). Петроград, 1918.
20. Семенов Д. В., Божанский А. Т. Статус некоторых охраняемых видов земноводных и пресмыкающихся Кавказа // Охрана живой природы. Тез. всесоюз. конф. молодых ученых, 1983. М., 1983. С. 183—186.
21. Сикмашвили Н. М. К изучению питания амфибий и рептилий, добытых в Месхет-Джавахети // Сообщ. АН ГССР. 1970. Т. 60, № 3. С. 717—719.
22. Смирина Э. М. Особенности структуры костной ткани амфибий и рептилий и проблема определения их возраста: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976.
23. Смирина Э. М., Софианиду Т. О продолжительности жизни неотенических и метаморфизировавших особей альпийского тритона (*Triturus alpestris* Laur) из высокогорья Греции // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 2. С. 311—314.
24. Тархнишвили Д. Н. Динамика роста личинок двух видов тритонов Кавказа // Экология. 1985. № 5. С. 34—39.
25. Тимофеева Т. А., Шарпило В. П. *Euzetrema caucasica sp. nov.* (Monogenoidea, Polyopisthocotylidea) — паразит кавказской саламандры // Паразитология. 1979. Т. 13, № 5. С. 516—521.
26. Шарпило В. П. Гельминты реликтовых животных *I. Aplectana caucasica sp. n.* (Nematoda, Cosmocercidae) — паразит кавказской саламандры // Вестн. зоологии. 1978. № 2. С. 82—84.
27. Шарпило В. П. *Mertensinema iberica gen. n.*, sp. n. (Nematoda, Trichostrongylidae, Mertensinematinae subfm. n.) — паразит кавказской саламандры // Вестн. зоологии. 1976. № 5. С. 87—90.
28. Эквтимишвили З. С. Амфибии Боржомо-Бакурианского района // Труды биологических станций Наркомпроса ГССР. Тбилиси, 1940. Вып. 1. С. 110—121.
29. Эквтимишвили З. С. Питание кавказской саламандры (*Mertensiella caucasica* Waga) // Тр. Зоол. ин-та АН ГССР. 1948. Т. 8. С. 139—145.
30. Borja Sanchiz F. de, Mlynarski M. Pliocene salamandrids (Amphibia, Caudata) from Poland // Acta zool. cracov. 1979. V. 24, N 4. P. 175—188.
31. Cyren O. Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Feuersalamandera, *Salamandra caucasica* (Waga), seiner Lebensweise und Fortpflanzung // Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt a / M. 1911. Bd 42. S. 175—189.
32. Degani G., Mendelssohn H. Seasonal activity of adult and juvenile *Salamandra salamandra* L. at the southern limit of their distribution // Brit. J. Herpetol. 1980. V. 6, N 3. P. 79—81.
33. Franzen M. *Mertensiella caucasica* (Waga, 1876) (Caudata: Salamandridae) im Meereshöhe // Salamandra. 1985. Bd 21, N 1. S. 98—99.
34. Freytag G. E. Der Kaukasus-Salamander, ein seltener Terrarienpflegling // Die Aquarien und Terrarien Jahrbuch. 1954. S. 115—119.

35. Hemmerling J., Obst F. J. Zur Normalentwicklung von *Mertensiella caucasica* Waga (Amphibia, Salamandridae) // Salamandra. 1968. Bd 4. S. 4—9.

36. Knoblauch A. Der kaukasische Feuersalamander, *Salamandra caucasica* (Waga) // Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt a / M, 1905. Bd 36. S. 89—110.

37. Koroljov A. V. Additional information on the biology of the long-tailed salamander // Third ordinary general meeting of Societas Herpetologica Europaea. Information — Programme — Abstracts. Prague, 1985. 77 P.

38. Lantz L. *Salamandra caucasica* Waga // Blätter Aquarien und Terrarienkunde. Stuttgart, 1911. Bd 22. S. 3—5, 19—20, 34—35.

39. Mertens R. Bemerkungen zur «Normalentwicklung» des Kaukasus — Salamanders // Salamandra. 1968. Bd 4. S. 44—45.

40. Mertens R. Der Kaukasus — Salamander und sein Gefangenleben // Blatter für Terrarienkunde. 1942. 53 Jh. S. 9—12.

41. Obst F. J., Rotter J. Notizen zu *Mertensiella caucasica* (Waga) 1976 // Aquarien und Terrarien Zeitschrift. 1962. Bd. 15. N 2. S. 50—52; N 3. S. 84—86.

42. Tzannetatou-Polymeni R., Mylonas M., Matsakis G. Les Mertensiella de Grece. 2. Observations sur une populaire insulare de *Salamandra (Mertensiella) luschani* // Biologia gallo — hellenica. 1977. V. 7, N 1—2. P. 55—66.

43. Wolterstorff W., Lantz L., Herre W. Beiträge zur Kenntnis des Kaukasussalamanders (*Mertensiella caucasica* Waga) // Zool. Anzeiger. 1936. Bd 116, H. 1/2. S. 1—13.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

Н. Л. ИВАНОВА

ОСОБЕННОСТИ РОСТА, РАЗВИТИЯ, ЭНЕРГЕТИКИ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ, СОДЕРЖАЩИХСЯ НА РАЗНЫХ КОРМОВЫХ РАЦИОНАХ

Обеспеченность пищей является не менее важным фактором, регулирующим скорость роста и развития личинок амфибий, чем температура [16]. Недостаток корма приводит к уменьшению выживаемости, снижению скорости роста и развития личинок [14, 20, 21].В последнее время экспериментами, проведенными на головастиках остромордой лягушки, содержащихся в условиях различной групповой плотности, показано, что кормовой фактор оказывает более дифференцированное воздействие на морфогенез отдельных систем, чем плотность популяции [12]. Установлено также [4, 10, 12], что успешность развития личинок зависит не только от количества корма, но и от присутствия в нем элементов растительного и животного происхождения — определенного соотношения белков и углеводов. Увеличивая долю белкового компонента в рационе головастиков, можно добиться нарастания массы тела на 60 % [19]. Подобного эффекта можно достичь, добавляя в воду, где развиваются личинки, молочный белок [7]. В обычных условиях, например, у личинок озерной лягушки животный корм может составлять до 28,4 % от общего количества потребленных кормов, у остромордой — 36,3 % [1, 6]. Специальными исследованиями, проведенными в природных водоемах [6], показано, что доля зоокомпонентов в кормах личинок разных видов существенно различна, причем личиночный период удлиняется с увеличением растительноядности вида. В зависимости от состава корма меняются время клиренса и коэффициент утилизации потребленной пищи [15].

Несмотря на довольно широкие исследования влияния кормового фактора на рост и развитие личинок, количественная сторона питания изучена недостаточно полно. Известно, что съеденная пища обеспечивает накопление продукции, т. е. массы тела, затраты на метаболизм и потери с экскрементами. Согласно задачам исследования, мы экспериментально определяли у личинок остромордой лягушки, содержащихся на разных

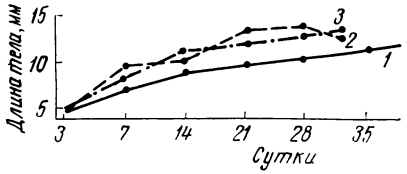
кормовых рационах, накопление массы тела, общее количество потребленного за весь личиночный период корма (с учетом потерь с экскрементами), скорости развития и коэффициента использования потребленного корма на рост.

Материал и методика

Исследования проводили на личинках остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss). Икра была доставлена в лабораторию из водоемов Свердловской области и развивалась в 10-литровых кристаллизаторах при t +20 °С. После вылупления по 5 экземпляров личинок содержали в пятилитровых аквариумах. Было проведено три варианта опыта. В первом животных содержали на растительной диете — в качестве корма использовали вареные листья одуванчика (1,8—2,0 % протеина). Этот рацион назван растительным. Во втором головастики получали белково-минеральный корм (40 % протеина). Установочными экспериментами было показано, что головастики потребляют стандартный белково-минеральный корм, применяемый в рыбном хозяйстве. При этом вода в аквариумах не прорастала микрофлорой. Условно вариант назван белковым. В третьем варианте головастики одновременно получали растительную и белковую диету. В опытах были использованы головастики одной кладки, находившиеся в одинаковых условиях освещения и температуры воды. За изменениями роста следили по нарастанию массы тела. Личинок раз в неделю взвешивали и определяли стадию развития (по [3]). Корм во всех вариантах давали *ad lib.*, предварительно взвесив его. После окончания личиночного развития материал доводили до воздушной сухой массы в термостате при t +58 °С. Коэффициент использования потребленной пищи на рост рассчитывали по формуле $K=P/C$ [2], где P — масса тела, C — съеденная пища.

Результаты исследований и их обсуждение

Наблюдения за ростом и развитием личинок показали, что животные во всех вариантах опыта благополучно завершили личиночное развитие и метаморфизировали. Активно поедать корм личинки начинают на третий — четвертый день после вылупления. Как известно из общей теории метаморфоза [17] и подтверждено многочисленными экспериментальными данными на многих видах амфибий, период от вылупления до появления дифференцированных задних конечностей характеризуется наиболее интенсивным ростом. Это хорошо иллюстрируют и результаты нашего эксперимента, представленные на рис. 1, 2, из которых видно, что во всех вариантах опыта наблюдается общая закономерность: существенное увеличение массы и длины тела личинок происходит уже в первые дни развития, увеличение



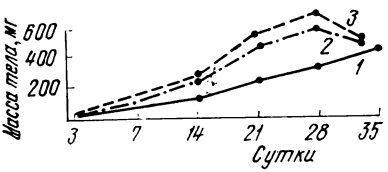


Рис. 1. Изменение длины тела личинок в течение личиночного периода.

Рис. 2. Изменение массы тела личинок в течение личиночного периода.

корма незначительно. Ранее [8, 18] было установлено, что резкое увеличение массы головастиков на ранних стадиях развития происходит за счет увеличения воды в тканях тела. На седьмые сутки возрастают темп роста и количество потребленного корма (рис. 3). Следует заметить, что особенно высокий темп роста сохраняется у животных белкового варианта (см. рис. 1, 2). Резкое возрастание массы тела (в 2 раза) наблюдается тогда, когда животные достигают 46—47 стадий развития (задние конечности четко изогнуты на уровне колена). В нашем эксперименте это происходит на 21-е сутки (5 июня), соответственно и ежесуточное потребление корма достигает максимального значения и составляет 1,45 мг (сухая масса). Затем количество потребленного корма уменьшается, а темп роста продолжает оставаться высоким.

Следующий период — прометаморфоз — характеризуется существенным снижением скорости роста, когда головастики практически перестают питаться, масса их резко падает с 637,24±±20,20 до 403,0±22,24 мг (табл. 1). Исследованиями, проведенными в природных водоемах на *Rana ridibunda* [13], установлено, что в этот период падает индекс наполнения кишечника с 58 до 4,7 %. По-видимому, начинаются перестройки, предшествующие метаморфическому климаксу. В пользу этого предположения свидетельствуют и результаты биохимических исследований [5].

Аналогичная картина изменения скорости роста и количества потребленного корма наблюдается во всех вариантах опыта (см. рис. 1—3). Однако следует отметить, что у головастиков, содержащихся на растительном рационе, масса тела нарастает медленнее (см. рис. 2). Эти животные отстают и в росте,

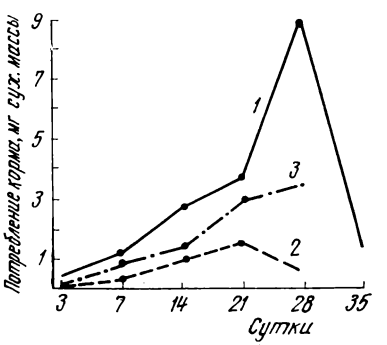


Рис. 3. Ежесуточное потребление корма. *1* — растительный, *2* — белково-минеральный, *3* — растительный+белково-минеральный.

Таблица 1

Рост личинок остромордой лягушки

Дата измерения	Длительность развития, сут	Масса тела, мг (n=50)	C_v	Длина тела, мм	C_v
		Растительный корм			
15.05	3	21,02±0,28	9,42	4,47±0,2	3,13
22.05	7	79,86±2,14	18,76	7,19±0.07	6,95
29.05	14	138,28+5,39	25,59	8,70±0,11	8,28
5.06	21	211,76±8,98	28,43	10,26±0,15	9,65
12.06	28	303,89±11,86	26,18	11,35±0,21	12,51
18.06	35	404,0±13,01	26,38	12,30±0,20	12,30
18.06—26.06	34—49	321,0±14.25	19,84	24,48±0,19	6,81
		Белково-минеральный			
15.05	3	20,94±0.15	5,21	4,51±0,08	3,74
22.05	7	154,97±4.99	21,84	9,01±0.16	8,76
29.05	14	277,56±9,79	24,94	10,95±0,07	4,38
5.05	21	560,17±12.36	15,12	13,72±0,16	7,87
12.06	28	637,24±20,20	21,23	14,13±0,14	6,86
13.06—22.06	29—38	403,44±22,24	24,47	13,34±0,26	9,22
		Растительный+белково-минеральный			
15.05	3	20,84±0,14	4,65	4,49±0,02	3,11
22.05	7	130,31±2,48	13,44	8,20±0,29	5,36
29.05	14	252,34±5,74	16,09	10,97±0,19	12,31
5.06	21	444,22±10,78	32,97	12,98±0,60	17,16
12.06	28	564,54±15,35	19,22	13,54±0.12	6,50
14.06—17.06	30—34	393,05±14,99	17,05	13,51±0,18	6,0

Таблица 2

Развитие личинок в разных условиях опыта

Сутки развития	Животные, достигшие стадий развития, % (n=50)									
	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
					Растительный корм					
7	57,15	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	44,68	29,79	12,77	10,64	2,13	—	—	—	—	—
21	7,69	8,51	23,40	8,51	38,3	4,26	4,26	4,26	—	—
28	—	—	6,52	6,52	6,52	19,57	32,81	15,22	13,04	—
					Белково-минеральный					
7	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	2,0	16,0	20,0	42,0	20,0	—
21	—	—	—	—	4,26	4,26	4,26	19,55	46,81	21,68
28	—	—	—	—	—	—	2,17	2,17	4,35	91,3
					Растительный+белково-минеральный					
7	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	6,0	36,0	56,0	2,0	—	—
21	—	—	—	—	—	8,0	68,0	24,0	—	—
28	—	—	—	—	—	—	—	—	27,8	72,92

и в развитии. Степень дифференциации по стадиям у них значительна и продолжает оставаться высокой до конца личиночного развития. Так, на 21-й день в аквариумах присутствовали животные восьми стадий — от 39-й (зачатки задних конечностей в виде небольшого круглого бугорка) до 46-й (задняя конечность изогнута на уровне колена, все пять пальцев обособлены) (табл. 2). Личиночный период в среднем занимает 41,64± 0,52 сут. Выход из воды растянут до 10 сут. Достоверно выше скорость развития личинок «белкового» варианта (протяженность личиночного периода составила 32,32±0,26 сут). Следует отметить, что у животных наблюдается дифференциация в развитии, на 21-й день 46,81 % их были на 47-й стадии, остальные — на более ранних. Выход из воды закончился на девятые сутки. Более равномерно развиваются личинки на смешанной диете (см. табл. 2). Продолжительность развития составляет 33,66±0,24 сут, все животные в течение 3 сут вышли из воды.

Завершающий период личиночного развития — метаморфический климакс. Это время очень бурных и коренных морфологических преобразований, касающихся прежде всего перестроек в кишечнике, когда животные перестают питаться. Исследования, проведенные сразу после полной редукции хвоста, показали, что наибольшая потеря массы (44,47±0,80 %) наблюдается у животных «белкового» варианта, масса метаморфизировавших сеголеток составила 238,0±8,1 мг. На растительной диете потеря достоверно ниже ($t=2,92$) — 40,76±0,99%, масса сеголеток соответственно 213,0±14,99 мг. Масса животных, которые получили полноценную диету (растительный+белково-минеральный корм), после метаморфоза оказалась равной 251±8,35 мг, потеря за период метаморфического климакса составила 42,0±1,35 %.

В результате установлено, что за весь личиночный период каждый головастик в среднем потребляет 144 мг растительного корма (сухая масса) или 25,30 мг белково-минерального. В случае смешанного кормления — 39,0 мг растительного+12,14 мг белково-минерального (табл. 3). На основании этих данных был проведен расчет количества корма, потребленного на единицу прироста: в среднем на создание 1 мг сырой массы личинкам требуется 0,46 мг растительного корма или 0,062 мг белкового, в случае смешанного кормления — 0,13 мг корма (сухая масса).

Другой распространенной энергетической характеристикой питания личинок, показывающей, какую долю съеденного корма они превращают в ткани своего тела, служит коэффициент использования потребленной пищи на рост. Увеличение интенсивности роста сопровождается повышением коэффициента. Экспериментами, проведенными ранее [9], было показано, что этот коэффициент может различаться не только у разных видов, но

Таблица 3

Некоторые энергетические показатели личинок, выращенных на разных кормовых рационах

Вид корма (n=50)	Период личиночного развития, сут	Прирост массы тела, мг		Кол-во потребленного корма, мг		P/C, %
		Сырая	Сухая (P)	Сырая масса	Сухая масса (C)	
Растительный . .	41,64±0,52	321,0±14,25	9,83	1997,0±52,13	144	6,82
Белково-минеральный	32,32±0,26	403,0±22,24	10,16	552,0±3,89	25,30	40,15
Растительный+белково-минеральный . .	33,66±0,24	393,0±14,99	10,10	835,0±77,7	51,54	19,6

и у личинок одного вида лягушек, обитающих в разных географических широтах. У головастиков остромордой и травяной лягушек северных популяций (п-ов Ямал) он достоверно выше, чем у головастиков лягушек, обитающих на широте г. Свердловска. При сравнении полученных нами результатов (см. табл. 3) обращает на себя внимание высокий коэффициент использования пищи на рост в белковом варианте. У животных быстро нарастает масса тела, высока скорость развития. Однако в период метаморфического климакса велики потери массы. Морфофизиологические исследования, проведенные на сеголетках [11], показали, что в первый день после метаморфоза они обладают наименьшими энергетическими резервами, хотя вполне жизнеспособны. Коэффициент использования растительной пищи ниже. Высокий уровень потребления корма, наблюдаемый у личинок, содержащихся на растительной диете, обусловлен его низкой питательной ценностью. Животные заканчивают развитие при несколько меньших размерах тела, но с большими энергетическими резервами. Скорость развития у них существенно ниже, выход из воды начинается в то время, когда основная масса головастиков, развивавшихся на белковом или смешанном рационах, уже завершила развитие. На полноценной диете (растительной+белково-минеральной) коэффициент достаточно высок и составляет 19,6 %, животные обладают высоким темпом роста, заканчивают метаморфоз при сравнительно крупных размерах тела в короткие сроки и с большими энергетическими резервами.

Таким образом, наши материалы показывают, что в относительно однородных условиях и при минимальных генетических различиях (используются животные одной кладки), в зависимости от кормового фактора, могут формироваться несколько физиологически различных групп животных, которые

обеспечивают приспособительные возможности популяции в меняющихся условиях среды.

Полученные нами предварительные данные об изменчивости скорости роста и развития личинок позволяют предположить, что в природных водоемах она в значительной мере может находиться под контролем такого важного фактора внешней среды, как кормовой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белова З. В. О кормах головастиков озерной лягушки в дельте Волги // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 8. С. 1188—1192.

2. Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 11. С. 1618—1630.

3. Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М., 1975. С. 451—453.

4. Иванова Н. Л., Сюзюмова Л. М. Зависимость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки от качества корма // Вид и его продуктивность в ареале. Материалы 4-го Всесоюзного совещания. Свердловск, 1984. Ч. V. С. 19—20.

5. Ковальчук Л. А. Регуляция энергетического обмена в процессе роста и развития амфибий // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 56—75.

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

7. Пястолова О. А. Новые данные о влиянии регуляторов развития на скорость регенерационного процесса личинок амфибий: Информационные материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1974. С. 34.

8. Пястолова О. А. Экологические следствия голодания личинок амфибий // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1978. С. 48—56. (Тр. ИЭРиЖ; Вып. 111).

9. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок амфибий в экспериментальных условиях // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск, 1976. С. 13—31. (Тр. ИЭРиЖ; Вып. 111).

10. Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л. Морфофизиологические особенности *Rana arvalis* (Nilss), выращенных на разных кормовых рационах // Вопросы герпетологии. Л., 1985. С. 201—202.

11. Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок остромордой лягушки при разных типах питания // Особенности роста животных и среда обитания. Свердловск, 1984. С. 18—26.

12. Сюзюмова Л. М., Иванова Н. Л., Гребенникова С. И. Роль питания личинок и плотности их поселений в формировании морфофизиологически своеобразных групп сеголеток остромордой лягушки // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 26—39.

13. Топоркова Л. Я., Боголюбова Т. В., Хафазова Р. Г. К экологии озерной лягушки, интродуцированной в водоемы горно-таежной зоны Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. 1979. С. 108—116.

14. Щупак Е. Л. Влияние недостатка корма на рост и развитие личинок остромордой лягушки в природных водоемах // Вопросы герпетологии. Л., 1985. С. 242.

15. Altig R., Mc. Dearman W. Percent assimilation and clearance times of five anuran tadpoles // Herpetologica. 1975. V. 31, N 1. P. 67—69.

16. Corse W. A., Metter D. E. Economics, adult feeding and larval growth of *Rana catesbeiana* on a fish hatchery // J. Herpetol. 1980. V. 14, N 3. P. 231—238.

17. Etkin W. Metamorphosis // Physiology of the Amphibia. N. J., 1964. P. 427—469.
18. Fletcher K. and N. B. Myant. Oxygen consymption of tadpoles during metamorphosis // J. Physiol. 1959. V. 145. P. 353—368.
19. Michail N., Asandei A. Stimulation of growth in tadpoles by feeding them with snails // Natur. Wiss. 1961. Bd 48, N 13.
20. Smith D. C. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog. *(Pseudacris triseriata)* on Isle Royale. Michigan // Ecology. 1983. V. 64, N 3. P. 501—510.
21. Wilbur H. Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica* // Ecology. 1977. V. 58, N 1. P. 206—209.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

Ю. И. КОРОБЕЙНИКОВ

ПИТАНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ В УСЛОВИЯХ СУБАРКТИКИ

Для изучения питания, размножения и жизненного цикла хищных жужелиц, ведущих скрытный образ жизни, наряду с полевыми наблюдениями обычно используют экспериментальный метод содержания их в лабораторных условиях [9, 16]. Благодаря такому подходу накоплен значительный материал по биологии видов рода *Carabus*, характерных для умеренных широт [4, 5, 7, 10, 11, 13, 14]. Изучение особенностей биологии размножения и питания арктических видов, а также субарктических популяций широко распространенных видов жужелиц, проникающих в тундру, представляет интерес прежде всего с точки зрения их приспособления к экстремальным условиям тундровой зоны. В западно-сибирском секторе Субарктики среди видов рода *Carabus* по численности существенное место занимают в основном три: *C. henningi* F. — W., *C. truncaticollis* Esch. и *C. odoratus* Motsch. [2].

Объектом нашего исследования был *C. henningi*, по своему распространению относящийся к бореомонтанным видам [3] и встречающийся на севере Сибири и в ее южных горных районах [6], а также на Урале. В южной тундре Приобского Севера этот вид многочислен в поймах рек, на лугах и опушках кустарниковых зарослей, по ручьям, проникающим в тундру. Перезимовывает он на стадии имаго и личинок II—III возраста. Взрослые жуки встречаются с конца июня до середины августа. Массовое появление перезимовавших жуков наблюдается в конце июня — начале июля, молодых — во второй половине июля.

Материал для нашей работы был получен в южной тундре п-ова Ямал (бассейн р. Хадытаяха) в течение 1980—1981 гг. Жуки, отловленные с помощью почвенных ловушек (стеклянные банки емкостью 0,5 л), размещались в садках из органического стекла размером 140×90×60 мм с песчаной почвой на дне (толщина слоя 2 см). Жуков в садки помещали парами (1980 г.) или на одну самку — по два самца (1981 г.). В качестве основного корма давали дождевых червей (*Eisenia nordenskioldi* Eisen.) навеской 0,5—0,9 г в сутки на один садок. Жуков взвешивали ежедневно в утренние часы. Кладки яиц помещали

в отдельные бюксы с влажным марлевым тампоном для выращивания личинок. В целом в девяти садках проведено наблюдение за 9 самками и 14 самцами *C. henningi*.

Питание

Жужелицы рода *Carabus* по способу питания являются хищниками с внекишечным пищеварением, которое обусловливает их необыкновенную прожорливость [1]. Они способны поедать моллюсков, дождевых червей, насекомых, а при недостатке воды или отсутствии корма могут потреблять растительную пищу [15]. При содержании в садках в качестве основного корма мы использовали дождевых червей, вместе с тем жуки с равным успехом поедали личинок щелкунов, мясо оленя, уток, рыбу. Непосредственно в поле жуки встречались на трупах позвоночных животных (зайцев, птиц, рыб). В ловушках они съедали пауков, многоножек (костянок). Отмечено также потребление растительной пищи (лишайника *Peltigera aphthosa* L., ягод брусники).

Данные по питанию *C. henningi* в лабораторных условиях представлены на рис. 1—4, где отражено изменение массы тела в течение опыта. Их анализ показывает, что максимальное увеличение ее у жуков в расчете от исходного составляло у самок 52,3—112,6, у самцов 70,3—83,9 %. Максимальное увеличение массы тела в одни сутки у самок 26,0—40,8, у самцов 30,0—35,6 %. Сравнение полученных сведений с данными других видов *Carabus* умеренных широт позволяет предположить, что жуки *C. henningi* в садках потребляют значительно меньше пищи в течение суток. По Г. Шернею [15], имаго *Carabus* в течение суток потребляют такое количество пищи, которое превышает их собственную массу в 1,35—1,65 раза.

Как видно из рис. 1—4, масса жуков *C. henningi* в течение опыта не остается постоянной, а характер ее изменения во многом определяется физиологической неоднородностью перезимовавших особей, взятых в опыт. Отмечено, что изменение массы в течение опыта зависело от исходной массы жуков, которая была различна как у самок (206—662 мг), так и у самцов (235—370 мг). Различия определяли репродуктивные возможности жуков и, следовательно, последующее изменение массы. Самки с большей массой были половозрелыми и приступали к откладке яиц через 2—5 дней после помещения их в садок, с меньшей (рис. 2) откладывали яйца после спаривания в садках на 12—16-й день или не делали кладок, хотя и спаривались. Наличие самок, отличающихся по степени участия в размножении в садках, неслучайно. Ранее [12] нами было установлено, что популяция *C. henningi* имеет довольно сложный возрастной состав. В течение вегетационного периода она состоит из пяти генераций взрослых жуков, из них самки и самцы четырех воз-

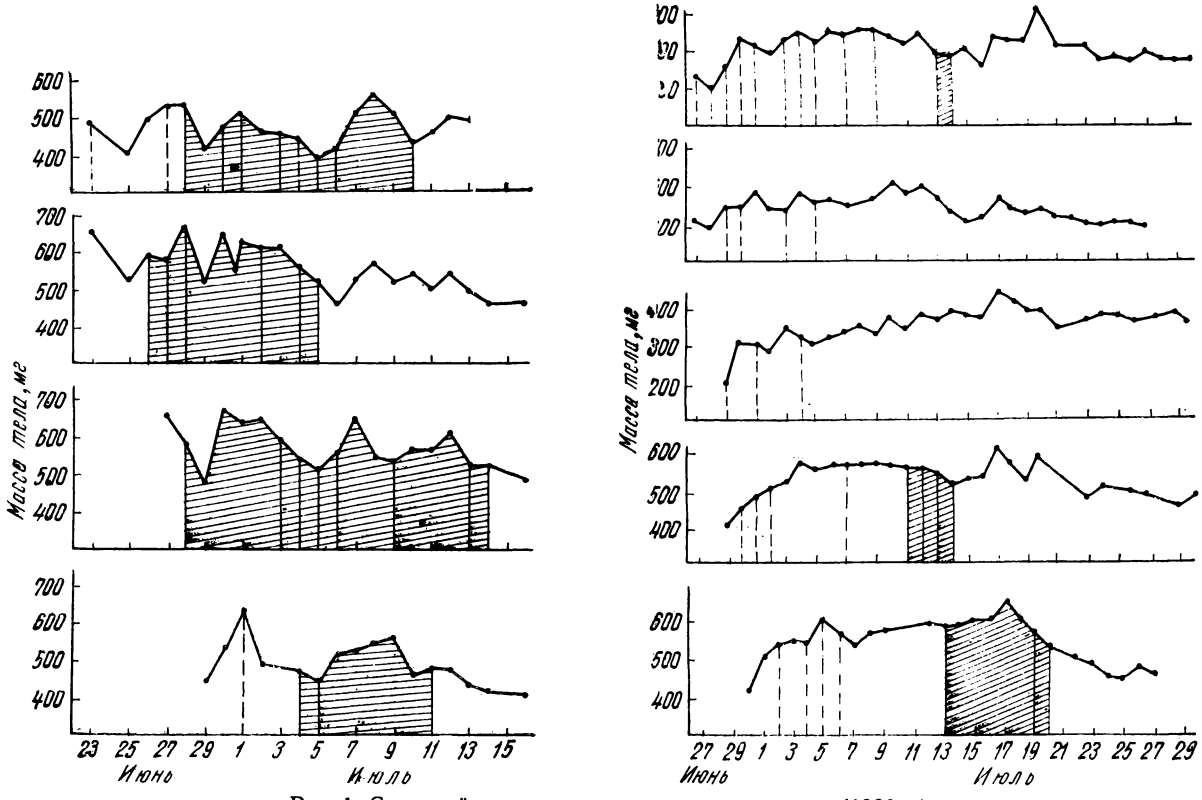


Рис. 1. Сезонный ход изменения массы тела самок (1980 г.).

Здесь и на рис. 2—4: *штриховая линия* — копуляция, *сплошная* — откладка яиц; заштрихованная часть — общий период яйцекладки.

Рис. 2. Сезонный ход изменения массы тела самок (1981 г.).

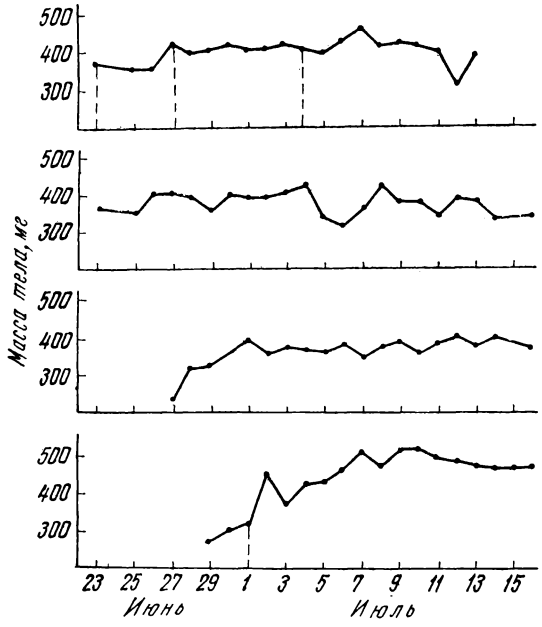


Рис. 3. Сезонный ход изменения массы тела самцов (1980 г.).

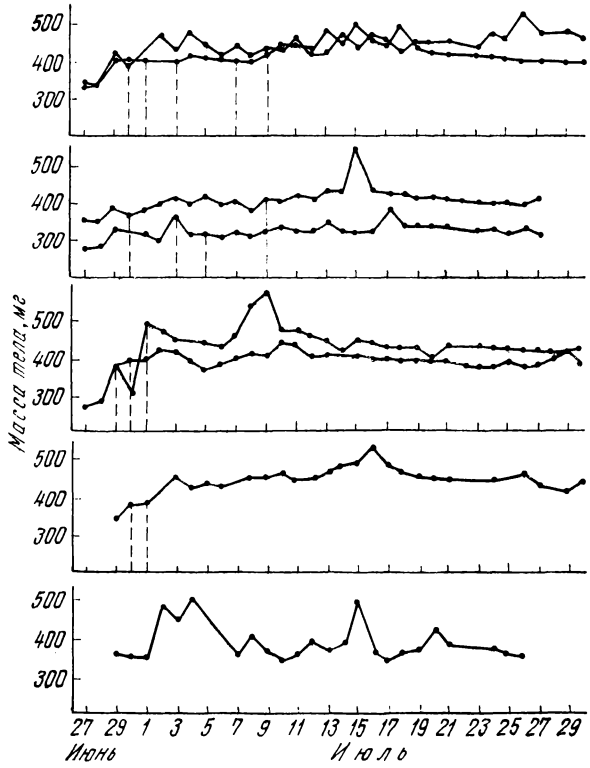


Рис. 4. Сезонный ход изменения массы тела самцов (1981 г.).

растов после выхода с зимовки активны одновременно и способны участвовать в размножении. Пятая генерация — молодые жуки — появляются во второй половине июля и в опыт попасть не могли. Следовательно, в опыте мы имели дело с жуками четырех возрастов с разными репродуктивными возможностями.

Наибольшие колебания массы тела у половозрелых самок с большей массой наблюдаются в период яйцекладки (см. рис. 1). В это время самки увеличивают массу на 21,2—40,8 и снижают на 18,3—24,5 %. Увеличение связано с интенсивным питанием, уменьшение — с прекращением питания и последующей откладкой яиц. У самок с меньшей массой, как размножавшихся, так и неразмножавшихся, наибольшее возрастание массы тела отмечено только в начале опыта (см. рис. 2). Сходная картина наблюдалась и у самцов (см. рис. 3, 4). Несмотря на значительные колебания массы тела жуков в течение летнего сезона, связанные с размножением, она в конце репродуктивного периода остается довольно близкой к первоначальной, что говорит о выравнивании физиологического состояния жуков перед уходом на зимовку. Именно в этот период жуки прекращают питаться и закапываются в почву в условиях садков.

Плодовитость

Число яиц на самку в большинстве случаев можно установить только в лабораторных условиях, особенно у тех видов жужелиц, которые ведут откладку яиц обособленно [17]. Именно такой способ откладки характерен для видов рода *Carabus* [7, 11, 13, 14].

Копуляция жуков *C. henningi* в полевых условиях начинается с момента их выхода с зимовки и продолжается до середины июля, по срокам почти совпадает с периодом спаривания жуков в садках:

Дата	Число копулирующих пар	Дата	Число копулирующих пар
20.06.1980	1	30.06.1979	3
22.06.1982	1	3.07.1979	2
24.06.1982	3	6.07.1979	2
28.06.1979	1	13.07.1979	2

О времени размножения жуков *C. henningi* в полевых условиях можно судить по следующим данным:

Дата	Число обследованных самок	Число обнаруженных яиц	Дата	Число обследованных самок	Число обнаруженных яиц
20.06.1985	1	8	16.07.1985	6	18
21.06.1980	1	2	22.07.1985	3	17
25.06.1985	2	3	28.07.1981	1	7
30.06.1985	1	7	3.08.1981	1	1
9.07.1985	5	19	7.08.1981	3	—
14.07.1979	3	24			

Плодовитость *Carabus henningi*

Год	Исходная масса тела, мг	Начало спаривания	Сроки откладки яиц	Общее число яиц, экз	Средняя масса яиц, мг
1980	492	22.06	28.06—10.07	31	3,7+0,8
	662	Нет свед.	26.06— 5.07	15	
	660	»	28.06—14.07	28	
	440	1.07	4.07—11.07	10	
1981	434	27.06	13.07—14.07	2	10,2+1,6
	413	29.06	Нет свед.	—	
	206	29.06	»	—	
	414	30.06	11.07—14.07	4	
	420	2.07	12.07—20.07	8	

Половозрелые самки встречаются практически в течение всего лета (20.06—3.08). В садках кладки яиц отмечены с 26.06 по 20.07, т. е. по срокам это близко к полевым условиям. Копуляция жуков в садках может длиться от 10 мин до нескольких часов. При двух самцах в садке самка может спариваться с обоими. Для откладки яиц предварительно (за день до откладки) самка роет ямки на глубину до 1,5 см. В процессе строительства она делает задней частью брюшка конусообразные вращательные движения и с помощью хвостовых придатков выбрасывает почву. Яйца откладываются порционно по одному в каждую ямку. Число их в суточной кладке может быть различным: 1—8 (1980 г.), 1—3 (1981 г.). Общее число отложенных яиц на одну самку составляло 28—31 (1980 г.) и 4—8 (1981 г.). Размер их коррелировал с плодовитостью самок. При большей плодовитости (1980 г.) средняя масса яиц 3,7+0,8 мг, при меньшей (1981 г.) — 10,2+1,6 мг (см. таблицу). Как указывалось, подопытные самки в зависимости от исходной массы различались по своей репродуктивной способности. Наиболее высокой плодовитостью обладали те из них, которые имели бóльшую массу и были половозрелыми в начале опыта, низкой — самки с меньшей массой и, следовательно, с более поздними (с 11.07) кладками. По-видимому, это и было одной из причин, определяющей как общую продукцию яиц, так и их размеры. Интересно отметить, что общая продукция яиц, оцениваемая по массе, у самок с бóльшей и меньшей массой сходна. Для иллюстрации сравним максимальные кладки с разной средней массой яиц. Масса 31 яйца составляет 114,7 мг, а восьми — 81,6 мг. Сопоставление имеющихся данных плодовитости жужелиц рода *Carabus* умеренных широт с нашими данными для субарктических популяций *C. henningi* показывает, что она не зависит от географической широты. Максимально зареги-

стрированная плодовитость *C. henningi* (28—31) была близка к таковой у *C. nemoralis* Muel. — 28 [4] или была ниже, чем у *C. auratus* L.— 56, *C. cancellatus* Ill.— 45, *C. granulatus* L.— 41 [15]. Сходные данные (11—30) по плодовитости четырех видов *Carabus* приводит Л. Грюм [8], изучавший продукцию яиц в течение всего периода размножения. Из яиц, отложенных с 28.06 по 10.07 и помещенных в бюксы, нам удалось получить личинок I и II возраста. Их масса составляла 11—15 мг. Из них личинки II возраста появились 21.07.

Выводы

Динамика массы тела жуков *C. henningi* в период размножения непосредственно связана с различной степенью репродуктивной способности, которая в свою очередь определяется их возрастом. Максимальное увеличение массы тела жуков наблюдается перед размножением и перед яйцекладкой у размножавшихся самок.

Плодовитость самок и размеры яиц обусловлены сроками кладки (ранней, поздней), плодовитость составляла 8—31 яиц на одну самку. Несмотря на значительные колебания массы тела жуков в период размножения, их массы первоначальная и после размножения сходны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверин В. Г. Хищные жужелицы УССР и вопрос их использования для борьбы с вредителями // Зап. Харьк. с.-х. ин-та. 1938. Т. 1, вып. 4. С. 1—37.
2. Коробейников Ю. И. Материалы по фауне жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Полярного Урала. Свердловск, 1980. С. 38—44.
3. Крыжановский О. Л. Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1983. Т. 1, вып. 2. 341 с.
4. Никитюк А. И. Количественные исследования сезонных явлений в жизни рода *Carabus* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53 (4). С. 13—22.
5. Стипрайс М. А. Выращивание жужелиц рода *Carabus* // Фауна Латвийской ССР. Рига, 1961. Вып. 3. С. 147—162.
6. Шиленков В. Г. Особенности биологии массовых видов жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) фауны южного Прибайкалья // Энтомол. обозрение. 1978. Т. 57, вып. 2. С. 290—301.
7. Deleskamp K. Biologische Studium *Carabus nemoralis* Müll.// Z. Morphol. Oekol. Tiere. 1930. Bd 19. S. 1—57.
8. Grüm L. Egg Production of Some Carabidae Species // Bull. Acad. Pol. Scien. Ser. Sci. biol. 1973. V. XXI, N 4. P. 261—268.
9. Hurka K. Über Ergebnisse der Aufzucht von mitteleuropäischen Laufkäfern der Gattung Carabus (Coleoptera) // Pedobiologia. 1972. Bd 12, Hf. 4. S. 244—253.
10. Jung W. Ernährungsversche zu Carabus — Arten // Ent. Bl. 1940. Bd 35. S. 117—124.
11. Kirchner H. Biologische studium über *Carabus cancellatus* Illig // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1927. Bd 7. S. 489—534.
12. Korobeynikov Yu. I. Life cycle and age in *Carabus henningi*

F.— W. (Coleoptera, Carabidae) in the subarctic of Southern Yamal // XVII International Congress of Entomology. Hamburg, 1984. S. 359.

13. Lengerken H. *Carabus auratus* und seine Larve // Arch. Naturgesch. 1921. Abt. A. 87. S. 31—113.

14. Oertel R. Biologische Studium über *Carabus granulatus* L. // Zool. Jahrb. 1924. Bd 48. Hf. 5—6. S. 299—366.

15. Scherney F. Unsere Laufkäfer, ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung. Berlin: Neue Brehm-Bücherrei, 1959. H. 245. 80 S.

16. Thiele H. U. Zur Methode der laboratorium Zücht von Carabiden // Decheniana. 1967. Bd 120. Hf. 1—2. S. 355—341.

17. Weidemann G. Food and Energy Turnover of Predatory Artropods of the Soil surface // J. Snim. Ecol. 1964. V. 33, N 2. P. 110—118.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

Ю. Н. БАРАНЧИКОВ

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО РЕСУРСА ОЛИГО- И ПОЛИТРОФНЫМИ ЧЕШУЕКРЫЛЫМИ

Растительноядные насекомые составляют одно из звеньев передачи энергии в наземных биогеоценозах [17]. В таежных биоценозах их роль обычно незначительна и не может сравниться с ролью фитофагов в степных и полупустынных экосистемах [1]. Однако особенности состава и функционирования лесных экосистем умеренного пояса временами создают условия для резкого увеличения численности фитотрофных насекомых, превращая тем самым это второстепенное звено энергетической цепи в ведущий фактор сукцессии сообщества. Потребляя в норме 5—10 % ежегодной продукции растений, насекомые ускоряют процесс трансформации энергии в лесных биогеоценозах, способствуя поддержанию и увеличению их стабильности [50].

Вклад разных видов энтомоконсументов в энергобаланс сообщества далеко не одинаков. Он зависит, в частности, от экологических особенностей их питания. Настоящая работа посвящена обсуждению роли трофической специализации систематически близких групп консументов в эффективности трансформации ими энергии кормовых растений и переводе ее на следующий трофический уровень. В качестве примера рассматриваются виды чешуекрылых насекомых, в течение ряда лет изучаемые автором в ходе программы исследований экологической энергетики дендрофильных энтомоконсументов [4—9].

Специализация, экологическая энергетика и теория адаптаций

До сравнительно недавнего времени при перечислении экологических преимуществ моно- и олигофагов перед полифагами основной упор делали на увеличении экологической или физиологической эффективности питания при трофической специализации. Это утверждение встречается во многих сводках и руководствах по экологии и эволюции животных [16, 21, 39] и принимается как аксиома. Между тем, в литературе практически отсутствуют адекватные доказательства этого положения. Поэто-

му после появления крупных экспериментальных работ, авторы которых на примере фитотрофных насекомых отвергали эту идею [43, 44, 47], аргументированных возражений у сторонников ее нет [36]. В результате сложилось представление, что трофическая специализация не сопровождается увеличением экологической эффективности фитофага.

Однако, подходя к трофической специализации растительноядных насекомых с позиции общей теории адаптаций живых организмов, необходимо отметить, что этот вывод противоречит энергетическому принципу минимизации функций как основе приспособительного процесса [20]. Согласно Н. И. Калабухову, все адаптации проявляются именно в том, что, регулируя приток или потерю энергии, они обеспечивают энергетический баланс организмов или целой популяции при меняющихся условиях внешней среды [12]. Большинство приспособительных процессов в реальных природных условиях идет по пути энергетической экономии обмена веществ [19]. Очевидное противоречие теории адаптаций и экспериментальных результатов по энергетике трофической специализации насекомых вызвало необходимость ревизии предшествующих исследований по этому вопросу.

В наиболее крупной из имеющихся работ М. Скрайбер и П. Фини [47] представили обширный материал по балансовой выкормке 20 видов чешуекрылых из семейств Papilionidae и Saturniidae на разнообразном наборе кормовых растений. Анализируя результаты экспериментов, авторы группируют данные по видам, питающимся на растениях одного, двух — десяти и более семейств растений. Каждая группа характеризуется средней арифметической величиной эффективности питания. Сравнение всех трех величин не позволило выявить достоверных различий ни по одной из характеристик. Авторы трактуют это как доказательство одинаковой эффективности питания чешуекрылых с разной широтой трофики. Подобные выводы неправомерны. Эффективность утилизации и использования корма на рост тела у насекомых-фитофагов зависит от обводнения растительных тканей [45], соотношения основных групп питательных веществ, набора вторичных метаболитов растений [32] и взаимодействия перечисленных компонентов в теле фитофага [22]. Не только виды растений, но и отдельные индивиды и даже отногенетически различные стадии развития конкретных органов растительного организма специфичны по своим механическим и биохимическим характеристикам, влияющим на кормовую ценность для фитофагов [7]. Сравнивать показатели эффективности питания двух видов фитотрофных насекомых можно только при одновременном выкармливании онтогенетически гомологичных стадий фитофагов на одновозрастных листьях одного дерева.

По этой же причине ошибочны выводы Л. Шродера, прово-

дившего сравнение литературных данных по эффективности питания ряда олиго- и политрофных чешуекрылых с экспериментально полученными им энергетическими характеристиками монофага данаиды *Danaus plexippus* [43]. Показатели эффективности этого монофага оказались значительно ниже аналогичных характеристик многих неспециализированных насекомых. Однако это ни в коей мере не подтверждает заключения автора об отсутствии энергетического выигрыша у специализированных консументов хотя бы потому, что гусениц данаиды выкармливали на сильно ядовитом растении — ваточнике, а личинок других видов — на листьях самых разных древесных и травянистых растений.

Авторы перечисленных и других сходных исследований [44, 49] успешно опровергают тезис о различии абсолютных значений эффективности питания специализированных и неспециализированных потребителей в целом, вне зависимости от видовой принадлежности, жизненной формы, биологических и экологических характеристик кормовых объектов и самих фитофагов. Опровержение этого изначально неверного тезиса в ряде последних крупных обзоров подается как доказательство отсутствия связи трофической специализации и эффективности питания энтомоконсументов [33, 46]. Между тем очевидно, что рассматривать характеристики питания вне конкретной экологической ситуации неправомерно.

Оценка экологической эффективности питания фитотрофных чешуекрылых

Указанные методологические ошибки были учтены при планировании наших экспериментов. Во всех случаях для сравнения эффективности питания видов чешуекрылых разной широты трофических связей использовали гусениц последнего возраста, питающихся поодиночке; их выкармливали одновременно листвой с одного экземпляра растения. В качестве кормовых пород использовали лиственницу (*Larix sibirica* Ledeb.), березу повислую (*Betula pendula* L.), черемуху азиатскую (*Padus asiatica* Kon.), боярышник кроваво-красный (*Ctataegus sanguisorba* Pall.). Питание специализированных консументов этих пород: сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschtvrk, Lasiocampidae), березового шелкопряда (*Endromis versicolora* L., Endromididae) и боярышницы (*Aporia crataegi* L., Pieridae) сравнивали с питанием широкого полифага — непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L., Lymantriidae).

Для количественной оценки вклада отдельных видов фитофагов в трансформацию энергии, заключенной в кормовом растении, использовали ряд показателей [51]. Для их получения насекомых содержали индивидуально при сходных режимах температуры, освещенности и влажности воздуха. С момен-

та линьки в определенном возрасте у каждой гусеницы ежедневно учитывали количество потребленного корма (C) и выделенных экскрементов (F), а также определяли величину прироста биомассы тела (P). Количество усвоенной пищи (A) находили из уравнения $A=C-F$, а величину усвоенного корма, потраченного на метаболизм (R),— из уравнения $R=A-P$. Все величины выражали в абсолютно сухой массе. Влажность тела гусениц определяли по контрольной группе особей, содержавшихся в режиме опыта. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологических показателей питания; коэффициента утилизации корма: $КУ=A\cdot C^{-1}\cdot 100$, %; эффективности использования усвоенного корма: $ЭИУ=P\cdot A^{-1}\cdot 100$, %; эффективности использования потребленного корма: $ЭИП=P\cdot C^{-1}\cdot 100$, %.

Последний показатель можно считать характеристикой экологической эффективности питания насекомого. Он оценивает коэффициент полезного действия фитофага как системы, переводящей энергию корма на следующий трофический уровень. На величину этого показателя влияет как успешность утилизации корма, так и эффективность физиологических процессов построения тела фитофага из утилизированного вещества, т. е. $ЭИП=КУ\cdot ЭИУ\cdot 100^{-1}$, %.

Приводимые ниже результаты оригинальных исследований позволяют сравнить экологическую эффективность питания олиго- и политрофных чешуекрылых и оценить вклад в величину этого показателя процессов утилизации и использования утилизированного корма на прирост биомассы консумента.

Трансформация аллелохемиков растений и эффективность питания насекомых-фитофагов

Растения содержат не только собственно питательные вещества (белки, жиры, углеводы), но и множество промежуточных и конечных продуктов вторичного метаболизма. Начиная с классических работ Г. Френкеля [34], исследователи приписывают ряду групп растительных метаболитов ведущее место в функционировании системы растение — фитофаги. Экологически активные соединения — аллелохемики — есть в любом растении, и с ними имеет дело каждый консумент [4]. Известные факты адаптации насекомых-фитофагов к аллелохемикам кормовых растений можно отнести к одной из следующих трех категорий.

1. Поведенческая адаптация. При питании насекомое избегает участков локализации аллелохемиков, в результате чего потребленная биомасса содержит пониженные концентрации биологически активных соединений. Например, гусеницы непарного шелкопряда IV—V возрастов избегают питаться распускающимися листьями березы, расположенными у основания растущих ауксибластов. Это объясняется повышенным содержанием

эфирных масел в интенсивно растущих тканях этих листьев. На конце побегов молодые медленно растущие листочки практически лишены масел и интенсивно потребляются полифагом [7]. Аналогичным образом политрофные виды листогрызущих консументов пастернака *Pastinaca sativa* L. распределены по разным частям растений обратно пропорционально содержанию в них фуранокумаринов — активных аллелохемиков зонтичных [23]. Гусеницы лиственничной чехликовой моли *Coleophora sibiricella* Falk., минируя хвоинки лиственниц, оставляют нетронутыми смоляные каналы. Личинки младших возрастов хвойных шелкопрядов рода *Dendrolimus* Germ., начиная питаться на сосне и кедре, скусывают ребра хвоинок до глубины смоляного канала, но, как правило, не задевают его [2]. Питаясь на листьях табака, тля *Myzus persicae* вводит хоботок только во флоэму, где полностью отсутствует характерный аллелохемик этого растения — алколоид никотин [37].

2. Физиологическая изоляция. Поглощенные с кормом аллелохемики почти в неизмененном виде накапливаются в гемолимфе, как у некоторых медведиц [41], внутрикишечной жидкости, как у волнянок [25], в специальных железах и выростах глотки, как у некоторых кузнечиковых и пилильщиков [30, 31], или в отдельных полостях, разбросанных по телу, как у ряда видов клопов [28, 29].

3. Метаболическая трансформация. Подавляющее большинство фитотрофных насекомых, в частности, практически все виды дендрофильных чешуекрылых умеренной зоны, в той или иной степени трансформируют потребленные с пищей вторичные метаболиты растений и либо утилизируют их, либо выводят с экскрементами. Например, при питании хвоей ели личинки пилильщика *Gilpinia hercynia* Htg. утилизируют шикимовую и хинную органические кислоты на 97 и 80 %, а галлокатехин и гликозид пицеин на 64 и 74 % соответственно [42]. Имеются указания на значительные изменения в количественном и качественном составе аллелохемиков листвы эвкалиптов после прохождения их через кишечник листогрызущих пилильщиков [40].

Нами проведено детальное исследование роли эфирных масел и монотерпенов хвойных пород Сибири при питании гусениц сибирского шелкопряда [9]. Оказалось, что личинки старших возрастов этого фитофага утилизируют от 78 до 98 % эфирного масла потребленной ими хвои кормовых пород, чем резко понижают концентрацию активных аллелохемиков в экскрементах по сравнению с опавшей хвоей (табл. 1). Энтомогенный опад по сравнению с нормальным содержит в 37 раз меньше эфирных масел при питании гусениц кедром и в 9, 8 и 3 раза меньше при питании соответственно сосной, лиственницей и пихтой. При прохождении через кишечник фитофага эфирные масла хвойных претерпевают не только количественные, но и качественные изменения. Это видно при сравнении содержания отдельных моно-

Таблица 1

Содержание эфирного масла в хвое ряда древесных пород и его утилизация гусеницами сибирского шелкопряда

Кормовая порода	Содержание эфирных масел, % абс. сух. массы		Коэффициент утилизации, %	
	Хвоя	Экскременты	Сух. масса корма	Эфирные масла
Лиственница . .	0,16	0,02	41,0	92,6
Кедр	2,57	0,07	39,6	98,4
Сосна	1,25	0,14	25,0	91,6
Пихта	1,58	0,55	33,3	76,8

терпенов в маслах хвои и экскрементов (табл. 2). В масле из экскрементов уменьшается концентрация α-пинена и увеличивается содержание Δ^3-карена и лимонена. Концентрация β-пинена и мирцена не изменяется.

Сходные тенденции в изменении концентрации монотерпенов отдельных пород свидетельствуют об одинаковом механизме трансформации этой группы аллелохемиков в организме шелкопряда. Основную роль в детоксикации ксенобиотиков терпеновой природы, попавших в организм насекомого с кормом, играют микросомальные оксидазы со смешанной функцией, локализованные в основном на эндоплазматическом ретикулуме клеток эпителия кишечника. Роль микросомального окисления в детоксикации ряда монотерпенов у чешуекрылых показана экспериментально [26].

Способность к активации неспецифических к субстрату микросомальных оксидаз прямо связана с широтой трофики чешуекрылых [38]. Таксономически близкие виды растений содержат сходные химические соединения, в том числе и вторичные метаболиты. Виды насекомых, питающихся на растениях разных семейств, получают более высокое химическое разнообразие корма, чем олигофаги, питающиеся на растениях одного семейства. Предполагается, что полифаг затрачивает существенную часть усвоенной энергии на активацию системы микросомального окисления для детоксикации аллелохемиков корма и должен поэтому отличаться от специализированного консумента менее эффективным превращением усвоенной растительной массы в животные ткани.

К сожалению, энергетическая оценка перечисленных выше категорий адаптаций к вторичным соединениям растений не проводилась. Некоторые данные позволяют заключить, что изоляция и сохранение растительных метаболитов в теле фитофага — энергетически недорогой процесс [27]. Специализированные консументы обычно обладают набором ферментов, транс-

Таблица 2

Изменение относительного содержания некоторых компонентов монотерпеновой фракции эфирного масла ряда хвойных пород в экскрементах гусениц сибирского шелкопряда, % к содержанию в хвое

Монотерпен	Кормовая порода			
	Лиственница	Пихта	Кедр	Сосна
α-пинен	76,3*	89,3*	66,2*	66,1*
Камфен	—	82,8	121,0	79,2
β-пинен с мирценом . .	82,2	135,1	104,5	95,7
Δ^3-карен	125,7*	148,1*	175,0*	152,8*
Лимонен	167,8*	161,0*	240,5*	350.0*

* Различия в содержании компонента в хвое и экскрементах достоверны при $P<0,05$.

формирующих конкретные вещества растительного происхождения, либо способны ингибировать процесс всасывания аллелохемиков из кишечника в гемолимфу. Хорошо иллюстрирует это положение сравнительная выкормка специализированных и неспециализированных видов фитофагов кормами с разным содержанием определенного аллелохемика. При питании гусениц политрофного парусника *Papilio polyxenes* на листьях сельдерея с искусственным добавлением аллелохемиков крестоцветных — аллилгликозинолатов — резко падал их прирост. Причина заключалась как в ингибировании интенсивности питания, так и в пониженном использовании съеденного корма на прирост тела.

Резкое увеличение концентрации аллилгликозинолатов в природном корме не отразилось, однако, на питании и росте олигофага на крестоцветных белянки *Pieris rapae* L. [24]. Сравнительное изучение роли растительного аллелохемика при питании специализированного и неспециализированного консументов имеется только в работе Л. Селфа [48]: если полифаги трансформировали алкалоид табака никотин в биологически нейтральное производное — котинин, то у моно- и олигофагов этот алкалоид выводился с экскрементами в неизменном виде.

Таким образом, в литературе есть разрозненные косвенные свидетельства идущего в организме полифагов более интенсивного процесса метаболической трансформации вторичных соединений кормовых растений. Однако действительно ли потери усвоенной энергии связаны с деактивацией аллелохемиков, было неясно до последнего времени.

Нами экспериментально продемонстрированы различия в энергообмене гусениц непарного и сибирского шелкопрядов при питании хвоей лиственницы [5]. При одинаковой с полифагом утилизации пищи гусеницы олигофага — сибирского шелкопряда — имели достоверный выигрыш в эффективности использования потребленного корма. Причина кроется в более интенсив-

Таблица 3

Показатели питания гусениц последнего возраста непарного и сибирского шелкопрядов при развитии на хвое лиственницы сибирской

Показатель	Непарный шелкопряд	Сибирский шелкопряд	Достоверность различий, P *
Повторности, шт.	12	8	
Коэффициент утилизации, %	33,6±2,6	42,3±4,1	>0,05
Эффективность использования потребленного корма, %	9,0±0,4	17,4±2,0	<0,001
Эффективность использования усвоенного корма, %	26,8±3,4	41,4±6,1	<0,001

* Здесь и в табл. 4, 5 — по критерию Манна и Уитни [18].

Таблица 4

Показатели питания гусениц последнего возраста непарного и березового шелкопрядов при развитии на листьях березы повислой

Показатель	Непарный шелкопряд	Березовый шелкопряд	Достоверность различий, P *
Повторности, шт.	7	9	
Коэффициент утилизации, %	32,1±1,9	41,9±1,3	<0,001
Эффективность использования потребленного корма, %	8,6±0,8	11,8±0,8	<0,05
Эффективность использования усвоенного корма, %	26,8±0,8	28,6±2,6	>0,1

Таблица 5

Показатели питания гусениц последнего возраста непарного шелкопряда и боярышницы при развитии на листьях боярышника и черемухи

Показатель	Непарный шелкопряд	Боярышница	Достоверность различий, P *
Боярышник			
Повторности, шт.	7	30	
Коэффициент утилизации, %	19,4±2,8	40,6±1,2	<0,001
Эффективность использования потребленного корма, %	5,5±0,5	18,6±0,5	<0,001
Эффективность использования усвоенного корма, %	28,3±8,8	45,7±2,2	<0,01
Черемуха			
Повторности, шт.	15	14	
Коэффициент утилизации, %	28,2±1,4	45,8±1,9	<0,001
Эффективность использования потребленного корма, %	9,1±0,4	16,6±0,9	<0,001
Эффективность использования усвоенного корма, %	32,1±3,6	36,3±2,6	=0,05

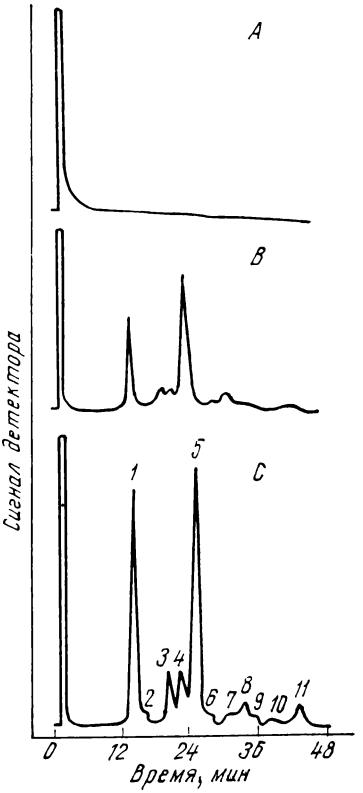


Рис. 1. Трансформация монотерпенов хвои лиственницы гусеницами непарного и сибирского шелкопрядов.

1 — α-пинен, 2 — камфен, 3 — β-пинен, 4 — мирцен, 5 — Δ 3-карен, 6 — α-фелландрен, 7 — лимонен, 8 — β-фелландрен, 9 — *n*-цимол, 10 — ρ-терпинен, 11 — терпинолен; *A* — монотерпены из экскрементов непарного шелкопряда, *B* — сибирского шелкопряда, *C* — из хвои лиственницы.

ных энергозатратах гусениц непарного шелкопряда на метаболизм (табл. 3). Результаты проведенного параллельно сравнения роли монотерпенов корма в организме сибирского и непарного шелкопрядов свидетельствуют об идущем в личинках обоих видов процессе детоксикации. Однако интенсивность этого процесса у специализированного и неспециализированного фитофагов различна. Гусеницы олигофага, несколько трансформируя, все же выводят с экскрементами известное количество основных аллелохемиков хвойных — монотерпенов. Гусеницы полифага полностью трансформируют монотерпены: в экскрементах не обнаружено даже следов этих соединений (рис. 1). Ранее было показано, что шелкопряды не накапливают монотерпенов в теле личинок и имаго и не выводят их с оральными выделениями [8].

Приведенные результаты служат убедительным доказательством снижения экологической эффективности питания неспециализированного фитофага за счет энергопотерь на детоксикацию вторичных соединений кормового растения.

Утилизация корма и эффективность питания насекомых

Увлечение «токсикологическим» направлением в энергетике трофического метаболизма фитотрофных насекомых было так велико, что в литературе практически не рассматривалась другая возможность увеличения эффективности питания специализированных консументов — повышение утилизации поглощенного корма. Реальность этого пути продемонстрирована нами на примере сравнительного изучения питания гусениц непарного

и березового шелкопрядов листьями березы. Восточнее Урала березовый шелкопряд является узким олигофагом и питается только видами рода *Betula* [11]. Хотя в природе гусеницы этого вида тяготеют к молодым, не закончившим рост листьям [3], в эксперименте использовали зрелые листья с брахибластов березы. Это объясняется негативной поведенческой реакцией гусениц полифага — непарного шелкопряда — на попытки заставить их питаться молодыми листьями, а также повышением их энергозатрат [3, 7].

Результаты эксперимента, приведенные в табл. 4, также свидетельствуют о достоверных различиях между видами шелкопрядов по экологической эффективности питания: специализированный потребитель в 1,4 раза эффективнее использует на прирост тела потребленную биомассу корма. Однако это происходит не за счет экономного использования усвоенной энергии, а путем повышенной утилизации олигофагом потребленной пищи. Взаимосвязь показателей утилизации и использования пищи на рост всех участвовавших в опыте насекомых отображена на рис. 2. Отчетливо прослеживаются различия между особями полифага и олигофага по коэффициенту утилизации корма.

О механизме более полной утилизации листвы березы гусеницами олигофага можно судить по результатам интересной работы Н. И. Ковалевской [14]. На ряде видов чешуекрылых — консументов березы показано, что с повышением уровня трофической специализации вида у гусениц повышается и суммарное количество форм гидролитических ферментов. Наиболее четкие различия между монофагом — хохлаткой двуцветной — и другими видами чешуекрылых обнаружены в наборе форм эстераз кишечного сока, что может служить приспособлением к более полной утилизации ряда компонентов корма, например эфиров карбоновых кислот.

Надо сказать, что насекомые-фитофаги независимо от степени трофической специализации очень полно утилизируют белковые аминокислоты (на 60—80 %) и углеводы корма (на 80—90 %) [13]. Увеличение ферментной вооруженности специализированных пищеварительных систем помогает моно- и олигофагам утилизировать и в дальнейшем использовать на построение собственных тканей многие

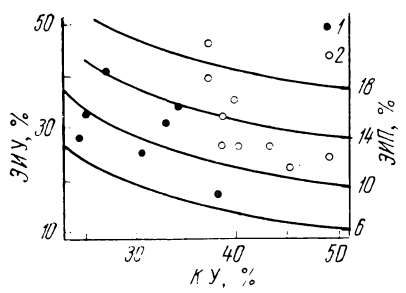


Рис. 2. Показатели питания гусениц непарного (*1*) и березового (*2*) шелкопрядов при развитии на листве березы повислой.

КУ — коэфициент утилизации корма, ЭИУ — эффективность использования усвоенного корма, ЭИП — эффективность использования потребленного корма.

другие компоненты пищи. Например, при питании елового пилильщика *G. hercynia* из усвоенных 25 % потребленной сухой массы кормового растения лишь немногим более половины падает на долю собственно питательных веществ — углеводов, жиров, аминокислот и белков. Около 40 % усвоенного вещества составляют трансформированные вторичные соединения хвои [42].

По нашим данным, при питании гусениц сибирского шелкопряда хвоей кедра эфирные масла составляют около 6 % усвоенной массы корма; при питании хвоей пихты, сосны и лиственницы этот показатель равен соответственно 3,5; 4,5 и 0,4 %. Интересно сопоставить долю эфирных масел в усвоенной биомассе с относительным количеством в ней основного биогенного элемента — азота. Данные Т. А. Вшивковой [10] по усвоению азота гусеницами сибирского шелкопряда из хвои кедра, пихты и лиственницы позволяют сделать это. На основании материалов указанной работы нами рассчитано, что общий азот составляет 42 % усвоенной массы хвои кедра и пихты и 46,5 % — лиственницы. Соответственно утилизированное гусеницами эфирное масло составляет 14 % массы усвоенного азота при питании кедром, 9 % — пихтой и 1 % — при питании лиственницей.

Причину повышенной экологической эффективности специализированных фитофагов далеко не всегда можно определить однозначно. По-видимому, весьма обычна ситуация, когда высокая эффективность олигофага достигается как за счет повышенной утилизации корма, так и путем одновременного снижения затрат на метаболизм. Примером могут служить результаты выкормки гусениц непарного шелкопряда (полифага) и боярышницы (олигофага) на розоцветных листьях черемухи и боярышника (табл. 5). Эти данные иллюстрируют еще одно, априорно далеко не очевидное положение: корма, идентичные по качеству для одного вида фитофага, могут быть резко различными для другого. Так, у гусениц боярышницы все три показателя питания на черемухе не отличаются от таковых на боярышнике. В то же время для гусениц непарного шелкопряда боярышник значительно уступает черемухе по кормовой ценности листвы. Полифаг достоверно хуже утилизирует и использует на прирост потребленную и усвоенную массу листьев боярышника (см. табл. 5).

Таким образом, суждение о кормовой ценности ряда пород для определенного вида насекомого-фитофага не может быть вынесено по аналогии с имеющимися данными для другого вида консумента. В каждом конкретном случае необходим индивидуальный подход.

Заключение

Высокая экологическая эффективность питания специализированных видов энтомоконсументов по сравнению с полифагами

в пределах сходной экологической ниши хорошо иллюстрирует основные положения учения С. С. Шварца об экологических механизмах эволюционного процесса. Согласно С. С. Шварцу [19], адаптивная радиация популяций на основе экономизации обменных процессов в специфических условиях внешней среды ведет к замене морфофизиологических адаптаций на тканевобиохимические. Последнее неизбежно сопровождается изменением химизма внутренней среды организма, что является одной из основных причин нескрещиваемости различных видов. Поэтому высокоспециализированные группы популяций отдельного вида становятся в репродуктивном отношении изолированными — возникает новый вид.

У растительноядных насекомых, как ни у какой другой группы животных, выражено влияние особенностей кормового субстрата практически на все жизненные проявления организмов. Это обусловлено тем, что растение-хозяин служит не столько собственно кормом, сколько средой обитания насекомого-фитофага, аккумулируя и своеобразно трансформируя действие суммы внешних факторов отбора. Именно поэтому с растительноядными насекомыми, с их трофической дивергенцией по разным видам хозяев связаны наиболее убедительные примеры симпатрического видообразования [5]. Приведенные нами факты относительной экономичности обменных процессов у специализированных фитофагов — существенный довод в пользу действенности экологических механизмов симпатрической дивергенции, иллюстрирующий энергетический выигрыш специализировавшегося таксона. Не случайно упомянутые работы М. Скрайбера, Ф. Шродера и других были взяты на вооружение противниками симпатрического видообразования [35]. Действительно, трудно себе представить существование энергетического выигрыша у специализирующейся на конкретном виде растения популяции фитофага, если таковая отсутствует даже на уровне давно обособившихся видов.

Нами продемонстрировано, что относительно высокая экологическая эффективность питания специализированных потребителей может достигаться различными путями: 1) уменьшением затрат на метаболизм, 2) повышением утилизации корма и 3) за счет обоих процессов одновременно. Это наглядно иллюстрирует многообразие путей физиологической адаптации фитотрофных насекомых, направленных на эффективную трансформацию вещества и энергии в биогеоценозах. Трофическая адаптация насекомого-фитофага — в высшей степени специфический процесс, зависящий от особенностей консумента и кормового растения. Корректное сравнение эффективности питания разных видов фитофагов возможно только с учетом экологического своеобразия обоих компонентов трофической цепи.

В заключение отметим, что эффективность питания далеко не полностью отражает сложность эколого-физиологических осо-

бенностей процесса пищевой адаптации растительноядных насекомых. Специализация энтомоконсументов сказывается и на разных сторонах их трофического поведения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984.

2. Баранчиков Ю. Н. Выбор разновозрастной хвои и индукция предпочтения корма у гусениц шелкопрядов рода *Dendrolimus* // Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых. Новосибирск, 1982. С. 5—19.

3. Баранчиков Ю. Н. Динамика предпочтения разновозрастных листьев в онтогенезе непарного и березового шелкопрядов //Охрана и рациональное использование природных ресурсов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1981. С. 85—87.

4. Баранчиков Ю. Н. Системы хемокоммуникации организмов и химические посредники // Реакция дерева на воздействие насекомых. Красноярск, 1980. С. 4—24.

5. Баранчиков Ю. Н. Связь трофической специализации и экологической эффективности питания насекомых-фитофагов // Вид и его продуктивность в ареале. 4. Беспозвоночные. Свердловск, 1984. С. 4.

6. Баранчиков Ю. Н. Трофическая специализация и эффективность потребления корма дендрофильными чешуекрылыми. Красноярск, 1984.

7. Баранчиков Ю. Н. Экологическая неоднородность побегов древесных растений и уровень их освоения насекомыми-филлофагами // Роль взаимоотношений растение — насекомое в динамике численности лесных вредителей. Красноярск, 1983. С. 48—71.

8. Баранчиков Ю. Н., Рыжкова Т. С. Альтернативные пути использования монотерпенов хвойных личинками насекомых-филлофагов // II Всесоюзное совещание по химической коммуникации животных: Тезисы докладов. М., 1983. С. 52.

9. Баранчиков Ю. Н., Веселова В. К. Эффективность потребления отторгнутой хвои в онтогенезе олиго-и политрофных консументов лиственницы сибирской // Роль животных-фитофагов в биоценозах суши. М., 1985. С. 14—19.

10. Вшивкова Т. А. Особенности хвои лиственницы, пихты, кедра как кормовых объектов сибирского шелкопряда // Исследование экологии таежных животных. Красноярск, 1976. С. 150—162.

11. Гниненко Ю. И. Биология березового шелкопряда в условиях Южного Зауралья // Вестн. зоологии. 1983. Вып. 2. С. 75—76.

12. Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности близких форм животных в условиях среды. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1950.

13. Ковалевская Н. И. Сравнительное изучение усвоения пищи и ее химических компонентов некоторыми чешуекрылыми — вредителями березы // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 37, вып. 2. С. 237—244.

14. Ковалевская Н. И. Пищеварительные ферменты листогрызущих чешуекрылых — вредителей березы в Южном Зауралье // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 191—193. (Тр. ВЭО; Т. 63).

15. Концепции вида и симпатрическое видообразование / Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В. и др. М.: Изд-во МГУ, 1983.

16. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981.

17. Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968.

18. Рунион Р. Справочник по непараметрической статистике. М.: Статистика, 1982.

19. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980.

20. Шкорбатов Г. Л. К построению общей теории адаптаций // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, вып. 6. С. 775—787.

21. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968.

22. Beck S. D., Reese J. C. Insect — plant interactions: nutrition and metabolism // Rec. Adv. Phytochem. 1976. V. 10. P. 41—92.
23. Berenbaum M. Patterns of furanocoumarin prediction and insect herbivory in a population of wild parsnip (*Pastinaca sativa* L.) // Oecologia. 1981. V. 49, N 2. P. 236—244.
24. Blaw P. A., Feeny P., Contardo L., Robson D. S. Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars: a contrast in toxicity and tolerance // Science. 1978. V. 200. P. 1296—1298.
25. Blum N. S., Rivier L., Plowman T. Fate of cocaine in the lemantriid *Eloria noyesi,* a predator of *Erythroxylum coca* // Phytochem. 1981. V. 20, N 11. P. 2409—2500.
26. Brattsten L. B., Wilkinson C. F., Eisner T. Herbivore — plant interactions: mixed — function oxidases and secondary plant substances // Science. 1977. V. 196. P. 1349—1352.
27. Dixon C. A., Erikson J. M., Kellet D. N., Rothschild M. Some adaptations between *Danaus plexippus* and its food plant, with notes on *Danaus chrysippus* and *Euploea core* (Insects: Lepidoptera) // J. Zool. 1978. V. 185. P. 436—467.
28. Duffey S. S. Sequestration of plant natural products by insects // Ann. Rev. Entomol. 1980. V. 25. P. 447—477.
29. Duffey S. S., Blum M. S., Isman M. B., Scudder G. G. E. Cardiac glycosides: a physical system for their sequestration by the milkweed bug // J. Insect Physiol. 1978. V. 24. P. 639—645.
30. Eisner T., Johanessee J. S., Carrel J. et al. Defensive use by an insect of a plant resin // Science. 1974. V. 184. P. 996—999.
31. Euw J. von, Fishelson L., Parsons J. A., et al. Cardenolides (heart poisons) in a grasshopper feeding on milkweeds // Nature. 1967. V. 214. P. 35—39.
32. Feeny P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores // Coevolution of animals and plants. Austin, 1975. P. 3—19.
33. Fox L. R., Morrow P. L. Specialization: species property or local phenomenon? // Science. 1981. V. 211. P. 887—893.
34. Fraenkel G. The raison d'etre of secondary plant substances // Science. 1959. V. 129, N 3361. P. 1466—1470.
35. Futuyma D. J., Mayer G. G. Non — allopatric speciation in animals // Syst. Zool. 1980. V. 29. P. 254—271.
36. Gilbert L. E. Development of theory in the analysis of insect-plant interactions // Analysis of ecological systems. Columbus, 1979. P. 117—154.
37. Guthrie F. E., Campbell W. V., Baron R. L. Feeding sites of the green peach aphid as a possible explanation of the adaptation to tobacco // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1962. V. 5. P. 42—46.
38. Krieger R. J., Feeny P. P., Wilkinson C. F. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? // Science. 1971. V. 1972. P. 579—581.
39. MacArthur R. H. Geographical ecology. N. Y.: Harper and Row, 1972.
40. Morrow P. A., Fox L. R. Effects of variation in *Eucalyptus* essential oil yield on insect growth and grazing damage // Oecologia. 1980. V. 45. P. 209—219.
41. Nishio S. The fates and adaptive significance of cardenolides sequestered by larvae of *Danaus plexippus* L. and *Cycnia inoginatus* Edwards. // Ph. D. Thesis, University of Georgia, 1980. P. 123.
42. Schopf R., Mignat C., Hedden P. As to the food quality of spruce needles for forest damaging insects. 18. Resorption of secondary plant metabolites by the saw fly *Gilpinia hercynia* Htg. (Hym., Diprionidae) // Z. ang. Entom. 1982. V. 93. P. 244—257.
43. Schroeder L. A. Energy, matter and nitrogen utilisation by larvae of the monach butterfly *Danaus plexippus* // Oikos. 1976. V. 27. P. 259—264.
44. Schroeder L. A. Energy, matter and nitrogen utilization by the milkweed tiger moth, *Euchaetis egle* // Oikos. 1977. V. 28. P. 27—31.

45. Scriber J. M. Limiting effect of low leaf — water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) // Oecologia. 1977. V. 28. P. 269—287.

46. Scriber J. M. Evolution of feeding specialization, physiological efficiency and host races in selected Papilionidae and Saturniidae // Variable plants and herbivores in natural and managed systems. N. Y. etc. 1983. P. 373—412.

47. Scriber J. M., Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relations to feeding specialization and to growth form of their food plants // Ecology. 1979. V. 50. P. 829—850.

48. Self L. S., Guthrie F. E., Hodgson E. Metabolism of nicotine by tobacco feeding insects // Nature. 1964. V. 204. P. 300—301.

49. Smiley J. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora* // Science. 1978. V. 201. P. 745—747.

50. Smith O. L. The influence of environmental gradients on ecosystems stability // Amer. Natur. 1980. V. 116, N 1. P. 1—24.

51. Waldbauer G. P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. 1968. V. 5. P. 229—288.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

Н. В. НИКОЛАЕВА

ПРОДУКЦИЯ ЛИЧИНОК КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ И ЕЕ РЕГУЛЯЦИЯ НА СЕВЕРЕ

«Трофические связи служат основой любого биогеоценоза» [23, с. 5]. Для определения роли различных организмов в экосистемах требуется выяснить два основных вопроса: сколько тех или иных веществ, а также энергии организмы потребляют и сколько поступает от них; таким образом определяются их экологическая ниша и продуктивность [23]. Для насекомых, у которых продолжительность личиночного периода всегда соизмерима с фактическим периодом жизни имаго или превышает его, количественная и качественная характеристики их места в биогеоценозе в значительной мере определяются спецификой личиночной деятельности. Особенно это справедливо по отношению к двукрылым, у которых, по выражению В. Г. Ковалева, именно личинка была в эволюционной траектории «ведущей», а не «ведомой» фазой [6].

В силу традиции практика количественного изучения питания, роста, биомассы и продукции в естественных биотопах разработана только для личинок двух семейств подотряда Nematocera — Chironomidae [9] и Tipulidae [25, 27, 7]. Подобные характеристики личинок кровососущих Nematocera носят эпизодический характер [37—39]. Пока сохраняется острый дефицит подобных данных для большинства видов Culicidae и Simuliidae, невозможно достаточно корректно и исчерпывающе оценить их роль в экосистемах разных ландшафтных зон. Не удивительно, что о месте кровососущих комаров в функционировании биоценозов судят либо на основании данных об относительной численности особей в отдельных водоемах [31], либо прямо экстраполируют на природные условия характеристики роста и питания личинок, полученные в эксперименте на иных видах, при иных параметрах среды [30].

При отсутствии таких фундаментальных энергетических и биогеоценотических характеристик, как потребность в корме при данном уровне обилия личинок и фактические запасы доступной пищи в водоемах, нельзя правильно судить о роли тех или иных факторов среды в регуляции численности популяций комаров в

конкретном биоценозе. Так, неоднократно утверждалось, что при скученном содержании личинок комаров ими выделяется в среду фактор, тормозящий их рост (*GRF*), который может регулировать численность этих насекомых в природе. Авторы, обнаружившие зависимую от плотности регуляцию роста у *Culex quinquefasciatus* Say [40, 41], объяснили ее именно действием *GRF*. Однако впоследствии более строгий анализ динамики запасов пищи в природных биотопах этого комара позволил сделать совсем иной вывод. М. Сулеман [44] показал, что в обоих случаях феномен зависимой от плотности регуляции является следствием сезонных изменений количества личиночного корма. Систематические учеты биомассы личинок и потенциального корма привели исследователей к заключению, что для комара *Wyeomyia smithii* Coq. характерно чередование периодов зависимости и независимости скорости роста и развития последовательных генераций личинок от плотности, которое обусловлено сезонными изменениями запасов корма [36]. Таким образом, уже неоднократно показано, что первостепенным лимитирующим фактором (в дополнение к климатическим) в динамике личиночных популяций исследованных видов является количество пищи, а не плотность сама по себе.

Примером непонимания ведущей роли биоценотических факторов динамики численности кровососущих двукрылых из-за отсутствия количественных данных о биомассе и пищевых потребностях личинок может служить заключительная глава монографии А. М. Дубицкого [5]. Автор очень небрежно отбрасывает результаты биоценотических исследований деятельности личинок кровососущих насекомых. Он пишет: «Некоторые исследователи пришли к выводу, что при огромной численности этих насекомых там, где ими почти никто не питается, их роль сводится, вероятно, к функции переработки предимагинальными фазами остатков вторичной продукции автотрофов. Не отрицая этого второстепенного фактора, следует, однако, отметить, что развивающиеся личинки заселяют только неглубокие водные стации, а на увлажненных участках их вообще нет. Кроме того, здесь совершенно не принято во внимание отрицательное значение выплаживающихся имаго, которые, по нашему мнению, играют большую роль в биоценозе» [5. с. 231]. А. М. Дубицкий считает связь высокой численности гнуса в тайге с наличием обширных мест выплода (с определенным запасом пищи) лишь «кажущейся», а истинную причину обилия кровососущих насекомых видит в наличии достаточного количества животных-прокормителей. Мы надеемся показать ошибочность такого утверждения при обсуждении результатов настоящей статьи.

Материал и методика

Исследования проводили на стационаре «Хадыта» в 1972—1974 и 1979—1983 гг. Он расположен в среднем течении р. Ха-

дытаяхи (67° с. ш.). Систематические учеты плотности личинок и определение заселенной ими водной площади вели на участке пойменного елово-березового леса (площадь 5 га) и смежном участке кустарничково-травяно-лишайниково-зеленомошной тундры (площадь 25 га). В лесных водоемах встречались личинки семи видов комаров рода *Aedes*, доминировал *A. communis* Deg., многочислен был также *A. pullatus* Coq.; в тундровых водоемах встречались личинки пяти видов комаров, доминировали *A. hexodontus* Dyar., периодически многочисленны были *A. communis* и *A. nigripes* Zett.

Характеристика личиночных водоемов и растительности участков, а также описание метода учета плотности с помощью биоценометра приведены ранее в [16]. Учеты плотности проводили в начале окукливания, когда биомасса личинок достигала максимальных значений. Часть личинок фиксировали 70 %-м этиловым спиртом для дальнейшего определения и взвешивания. Взвешивали по 10 штук на торсионных весах после кратковременного обсушивания на фильтровальной бумаге. Впоследствии этот материал высушивали в термостате при температуре 80 °С до полного удаления свободной воды. Затем повторно взвешивали личинки для определения воздушно-сухой массы. На основании данных о средней массе личинок и соответствующей плотности в той или иной группе водоемов рассчитывали биомассу и продукцию.

В 1975 г. нами были получены аналогичные данные о личинках комаров, населяющих пойменный елово-березовый лес в окрестностях пос. Уренгой (66° с. ш.). В 1976 г. учеты плотности и сбор личинок для взвешивания были проведены Н. С. Алексеевой на стационаре «Харп» в окрестностях г. Лабытнанги. Кроме того, нами был изучен фиксированный материал из водоемов Таймыра и Эвенкии, собранный Н. П. Мезеневым в 1965 и 1974 гг. Всего проведено 950 учетов плотности, взвешено 29 тыс. личинок и куколок.

Результаты и обсуждение

Основной материал для расчета биомассы и продукции личинок комаров — средняя масса особи и плотность в водоемах разного типа в разные годы — приводится в табл. 1 и 2. Анализ изменения этих параметров в течение вегетационных сезонов 1972—1974 гг. был проведен ранее [11]. Именно в эти годы отмечалось наиболее неравномерное распределение личинок в лесных водоемах. Так, в 1972 г. крайние значения личиночной плотности там различались в 192, в 1973 г.— в 288 и в 1974 г.— в 234 раза. Позднее при более равномерном распределении плотность различалась: в 1979 г.— в 29, в 1980 г.— в 87, в 1981 г.— в 43, в 1982 г.— в 28 и в 1983 г.— в 30 раз. Из 15 лесных водоемов, систематически обследуемых в течение восьми лет, только в четы-

Таблица 1

Средняя сырая масса, биомасса и продукция личинок *Aedes* в лесных водоемах с разной плотностью (р. Хадытаяха)

Год	Средняя плотность, экз./м²	Средняя масса особи, мг	Биомасса, г/м²	Продукция, г/м²
1972	158±31	5,98±0,10	0,94±0,18	1,88±0,36
	2282±322	5,98±0,10	13,65±1,92	27,30±3,84
	9329±272	5,48±0,13	51,12±1,51	102,24±3,02
1973	68±13	8,01±0,57	0,54±0,10	1,08±0,20
	416±48	8,01±0,57	3,33±0,38	6,66±0,76
	2996±416	6,11±0,16	18,30±2,54	36,60±5,08
1974	74±15	8,03±0,32	0,59±0,12	1,18±0,24
	1388±228	8,03±0,32	11,14±1,83	22,28±3,66
	4375±924	5,78±0,13	25,29±5,34	50,58±10,68
1979	73±18	7,34±0,06	0,53±0,13	1,06±0,26
	270±24	7,34±0,06	1,98±0,18	3,96±0,36
	1184±202	7,02±0,07	8,31±1,41	16,62±2,82
1980	214±26	6,91±0,15	1,48±0,18	2,96±0,36
	1405±168	6,98±0,19	9,81±1,17	19,62±2,34
	4576±1100	6,98±0,19	31,94±7,68	63,88±15,36
1981	88±12	5,88±0,10	0,52±0,07	1,04±0,14
	498±45	5,88±0,10	2,93±0,26	5,86±0,52
	2747±442	6,49±0,11	17,83±2,86	35,66±5,72
1982	230±34	6,45±0,15	1,48±0,22	2,96±0,44
	1792±336	6,63±0,11	11,88±2,23	23,76±4,46
1983	378±41	6,08±0,09	0,38±0,25	0,76±0,50
	1107±141	5,47±0,11	6,05±0,77	12,10±1,54
	4150±688	5,47±0,11	22,70±3,76	45,40±7,52

рех плотность личинок различалась по годам не более чем в 2,7—6,5 раза, в остальных же — в 12—70 раз; абсолютная численность особей в пределах одного и того же водоема варьировала по годам в 3—30 раз.

Исследованные водоемы удалены друг от друга на расстояние не более 2—10 м, поэтому велика вероятность случайных изменений численности при откладке яиц самками, а затем — при пассивных перемещениях личинок под воздействием разлива и спада талых вод. Кроме того, в зависимости от температурного режима площадь водоемов к моменту проведения учетов сокращалась в разные годы неодинаково, что также видоизменяло

Таблица 2

Средняя сырая масса, биомасса и продукция личинок *Aedes* в лесных и тундровых водоемах (р. Хадытаяха)

Год	Средняя плотность, экз./м²	Средняя масса особи, мг	Биомасса, г/м²	Продукция, г/м²
		Лесные водоемы		
1972	3423±604 (677±76)*	5,85±0,10	20,02±3,53 (3,96±0,44)	40,04±7,06 (7,92±0,88)
1973	1335±139 (248±23)	6,32±0,17	8,44±0,88 (1,57±0,15)	16,88±1,76 (3,14±0,30)
1974	1833±329 (348±52)	6,53±0,18	11,97±2,15 (2,27±0,34)	23,94±4,30 (4,54±0,68)
1979	534±79 (349±33)	7,21±0,05	3,85±0,57 (2,52±0,24)	7,70±1,14 (5,04±0,48)
1980	1252±239 (442±35)	6,82±0,10	8,54±1,63 (3,01±0,24)	17,08±3,26 (6,02±0,48)
1981	626±83 (425±34)	6,02±0,07	3,77±0,50 (2,56±0,20)	7,54±1,00 (5,12±0,96)
1982	365±74 (270±34)	6,52±0,10	2,38±0,48 (1,76±0,22)	4,76±0,96 (3,52±0,44)
1983	998±155 (693±52)	5,71±0,08	5,70±0,88 (3,96±0,30)	11,40±1,76 (7,92±0,60)
		Тундровые водоемы		
1972	129±12	5,90±0,20	0,76±0,07	1,52±0,14
1973	112±4	6,28±0,24	0,70±0,02	1,40±0,04
1974	92±4	5,89±0,26	0,54±0,02	1,08±0,04
1979	198±31	5,28±0,09	1,04±0,16	2,08±0,32
1980	243±45	5,26±0,31	1,28±0,24	2,56±0,48
1981	213±34	4,84±0,34	1,03±0,16	2,06±0,32
1982	96±26	5,16±0,05	0,49±0,13	0,98±0,26
1983	92±16	4,69±0,12	0,46±0,08	0,92±0,16

* В скобках приведены рассчитанные средние значения для всей водной площади при гипотетическом равномерном распределении личинок.

исходную плотность личинок. Следует подчеркнуть, что различия в плотности личинок *Aedes*, населяющих разные лесные водоемы в тот или иной сезон, соизмеримы либо выражены сильнее, чем в пределах одного водоема в разные сезоны, и тем более превышают масштаб изменений средней плотности популяции по годам (максимально в 9 раз). Результаты наших наблюдений не позволяют обнаружить здесь какие-либо процессы, регулирующие плотность популяции относительно некоторого равновесного уровня.

В водоемах тундрового биоценоза средняя плотность личинок различалась по годам максимально в 2,6 раза (см. табл. 2): это объясняется более стабильными, чем в пойменном лесу, размерами водоемов в момент отрождения личинок из яиц, а также биологическими особенностями доминирующих видов [14]. В 1979—1981 гг. отмечалось заметное повышение плотности личиночного населения в тундре, которое происходило на фоне изменения его пространственной структуры. В прежние годы наиболее густонаселенные водоемы располагались в пойменной части тундрового участка, но в 1979—1982 гг. из-за успешного размножения в водоемах на плакоре *A. communis* средняя плотность личинок там возросла в 4—9 раз (от 46—80 до 296—695 экз/м^2). В четырех тундровых водоемах с обильным листовым опадом карликовой березки плотность личинок этого вида достигала 1820—5600 экз/м^2. В водоемах пойменной части тундры она оставалась практически неизменной: в 1972—1974 гг. она варьировала от 120 до 158 экз/м^2, а в 1979—1981 гг.— от 101 до 157 экз/м^2.

На фоне отмеченных колебаний плотности личинок, особенно в лесных пойменных водоемах, изменения средней массы особей были относительно невелики (см. табл. 1 и 2). Необходимо подчеркнуть этот факт, поскольку из литературы известны данные о многократном (в 2,5—5 раз) изменении массы у личинок комаров, выращенных в условиях эксперимента при разной плотности (а следовательно, неодинаковом рационе). Специальный анализ изменений массы личинок не позволяет указать какой-либо пороговый уровень плотности, выше которого размеры личинок неизбежно бы снижались [14].

В 1972—1974 гг. наблюдалась тенденция к снижению массы личинок из лесных водоемов с высокой плотностью, при этом показатели в сравниваемых группах особей различались на 24—28 % (см. табл. 1). В 1979 г. различия в массе особей, развивавшихся при низкой и повышенной плотностях, были невелики ($P=0{,}001$), а в 1980 и 1982 гг. средняя масса особей в группах водоемов с разным уровнем плотности достоверно не различалась. В 1981 г. с необычным температурным режимом средняя масса личинок в водоемах с повышенной плотностью была на 10 % выше, чем в менее загущенных условиях. Период с 1979 по 1982 г. характеризуется отсутствием определенной зависи-

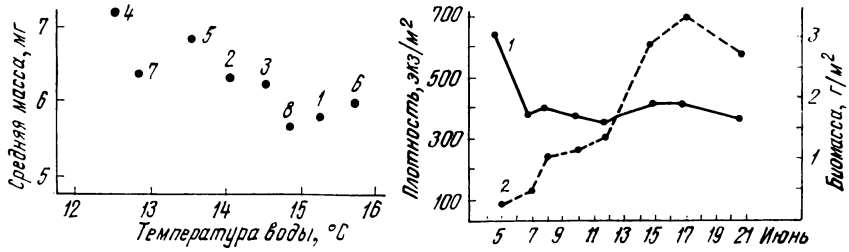


Рис. 1. Зависимость средней массы личинок лесных популяций от температуры воды в период развития (r=—0,653±0,202).
Цифрами обозначены последовательно годы наблюдения 1972—1974 и 1979—1983.

Рис. 2. Динамика плотности (*1*) и биомассы (*2*) личинок в типичном лесном водоеме в 1973 г.

мости роста личинок от плотности населения [14]. Анализ данных (см. табл. 2) показал, что для всего периода наблюдений в целом связь между плотностью и массой личинок не отмечена ни в лесных (r=—0,352), ни в тундровых (r=—0,263) водоемах. Было показано, что причиной этого является отсутствие конкуренции личинок за пищу и пространство во всем диапазоне наблюдаемых плотностей [12, 14].

Другая причина — неаддитивное (разнонаправленное) влияние на рост личинок температуры и плотности. Установлено, что ведущую роль в определении размеров личинок к моменту окукливания играет температура воды (рис. 1). Отрицательное влияние повышенной плотности на массу особей может проявляться лишь в тех случаях, когда она (плотность) сочетается с развитием при повышенной температуре. Проявившаяся зависимость массы личинок от плотности в 1972—1974 гг. обусловлена спецификой их пространственного распределения, когда развитие особей в водоемах с повышенной плотностью в основном приходилось на период с более высокими температурами. В 1979—1982 гг. развитие при относительно низких температурах подавляющей части лесной популяции нивелировало эффект отрицательного влияния повышенной плотности на рост отдельных микропопуляций личинок.

На основании наших и литературных данных [2, 14] был сделан вывод о том, что снижение скорости роста и повышение смертности в ряде водоемов (в разные годы наблюдений) связаны не с лимитированными запасами корма, а с увеличением напряженности энергетического баланса, возникающей у личинок в условиях высоких температур среды в густонаселенных водоемах. Повышение температуры приводит к увеличению двигательной активности личинок и, как следствие,— к увеличению расходов на дыхание. Это, в свою очередь, пропорционально снижает коэффициент использования съеденной пищи на рост.

Повышенная напряженность трофических отношений периодически могла возникать только у личинок из тех тундровых водоемов на плакоре, где плотность A. communis в последние годы в 30—50 раз превышала обычный для тундры средний многолетний уровень. Именно в этих водоемах, подверженных максимальной инсоляции, при воздействии высоких плотности и температуры отмечена минимальная масса личинки: в 1981 г.— 3,76 и в 1983 г.— 3,16 мг. Минимальная масса для личинок *A. communis* в лесной популяции (4,50 мг) отмечена в 1974 г. также в микроводоеме повышенной прогреваемости при плотности 12500 экз/м². Однако даже если отнести снижение массы личинок в этих водоемах целиком за счет повышенной конкуренции за пищу, то единичные исключения только подчеркивают общую закономерность: во все сезоны при всем масштабе изменений плотности населения запасы личиночного корма не лимитировали рост и развитие комаров ни в лесных, ни в тундровых водоемах.

Как следует из табл. 2, масса личинок перед окукливанием в лесных водоемах варьировала по годам от 5,71 до 7,21 мг (в среднем составляя 6,37 мг); в тундре она колебалась в пределах от 4,69 до 6,28 мг (в среднем 5,41 мг). Начиная с 1974 г. между средними показателями массы личинок *Aedes* в лесных и тундровых водоемах сохранялись достоверные различия; средние многолетние величины для обоих биотопов также различались ($P=0{,}05$). Из-за ограниченности исследований такого рода мы располагаем лишь единичными данными для сравнения по другим популяциям личинок комаров *Aedes* группы *Communis*. Так, средняя масса личинок IV стадии *A. dorsalis* из Ивановской области, выращенных на оптимальном рационе, составляла 6,1 мг (варьируя от 4,1 до 9,0 мг) [3]. В лесном биоценозе Квебека личинки комаров рода *Aedes* достигали массы только 3,0 мг [38], личинки популяции *A. communis* из г. Петрозаводска в условиях лабораторного содержания — 3,72 мг [24]. При этом начальная масса новорожденных личинок (0,07—0,15 мг) была меньше, чем соответствующий показатель для личинок *A. communis* и *A. hexodontus* с р. Хадытаяхи (0,18—0,22 мг); подобные же различия характерны и для остальных личиночных стадий в сравниваемых регионах [11]. Средняя масса личинок *A. communis* из Дудинского района Таймыра 5,03 мг, а из пос. Чиринды в Эвенкии — 6,71 мг; средняя масса личинок *A. hexodontus* во втором районе 5,58 мг. В пойменном лесу вблизи г. Уренгоя развитие личинок *A. communis* проходило при плотности 1090 экз/м² и температуре воды 13,1 °С, близким по значению тем, что наблюдались на Ямале. Однако средняя масса личинок там составляла 4,80±±10 мг, что достоверно меньше, чем в лесных водоемах р. Хадытаяхи. И, наконец, средняя масса личинок *A. communis* и *A. hexodontus* на стационаре «Харп», развивающихся при плотности 135 экз/м², составила 6,57±0,10 мг.

Даже эти разрозненные данные выявляют значительную изменчивость процессов личиночного роста в разных популяциях и биотопах. Они получены в результате анализа группового роста личинок. В какой степени они отражают специфику роста отдельных особей, а в какой — специфику действия факторов отбора в разных местах обитания, решить трудно [8]. Имеются экспериментальные данные о том, что тенденция к увеличению размеров (с юга на север) определяется влиянием температуры. Однако это не исключает возможности генетического определения различий в размерах особей из разных популяций. Последние исследования на *Anopheles messeae* Fall. показали, что различия в размерах комаров из разных генераций и биотопов обусловлены генетически [18]. Сравнение наших данных по росту личинок *A. communis* на п-ве Ямал и в г. Уренгое также свидетельствует о возможности генетических различий между популяциями даже сходных географических регионов. Кроме того, высокие значения массы личинок, особенно из лесных водоемов р. Хадытаяхи, подтверждают вывод об отсутствии лимитирующего влияния корма на рост и численность личинок комаров в этом районе.

О том же свидетельствуют результаты изучения сезонной динамики численности и биомассы в некоторых экспериментальных водоемах (рис. 2). По нашим данным [11], масса тела личинки *Aedes* за период преимагинального развития и роста в 17—20 дней увеличивается в 30 раз, соответственно возрастают и потребности в пище. Если бы запасы корма в водоемах были лимитированы, то в результате усилившейся конкуренции наблюдалась бы повышенная смертность именно среди личинок старшего возраста. Такая картина описана для других видов комаров [22, 32, 34, 42, 46]. Многолетние наблюдения и специальное изучение смертности [12, 14] показали, что в исследованных популяциях р. Хадытаяхи относительная смертность по мере развития личинок от стадии к стадии не увеличивается; наоборот, повышение смертности в ряде водоемов характерно для личинок младших возрастов. Постепенное снижение численности личинок по мере развития сопровождается увеличением их биомассы; некоторое уменьшение ее значений при окукливании обычно для насекомых (см. рис. 2).

Прежде чем перейти к обсуждению данных о биомассе и продукции личинок *Aedes,* отметим, что величина содержания сухого вещества в теле личинок несколько варьировала (табл. 3). В лесных водоемах р. Хадытаяхи разница между крайними значениями составляла 4,4 %, в тундре этот показатель более стабилен. Могут проявляться различия и между личинками одной генерации, но развивавшимися в разных водоемах. Так, в 1979 г. содержание сухого вещества в теле личинок из водоемов с низкой плотностью составило 12,6 %, а из водоемов с повышенной плотностью — 14,6 %. В 1981 г. различий по этому показателю

Таблица 3

Содержание сухого вещества в теле личинок *Aedes*

Год	Число взвешенных экз.	Масса, г		Содержание сух. вещества, %
		сырая	сухая	
Р. Хадытаяха (лесные водоемы)				
1972	1011	5,916	0,741	12,5
1973	1086	6,866	0,784	11,4
1974	1049	6,849	0,875	12,8
1979	3169	22,557	3,152	14,0
1980	2083	14,204	1,998	14,1
1981	6077	36,585	5,067	13,8
1982	1363	8,888	1,403	15,8
1983	4040	23,053	3,432	14,9
Р. Хадытаяха (тундровые водоемы)				
1979	865	4,568	0,582	12,7
1981	1389	6,721	0,868	12,9
1983	666	3,122	0,424	13,6
Пос. Чиринда				
1974	630	3,262	0,342	10,5
Г. Уренгой				
1975	4711	22,615	3,162	14,0
Стационар «Харп»				
1976	1394	9,258	1,297	14,0

Таблица 4

Общая сухая биомасса личинок *Aedes* в экспериментальных лесных водоемах, г

Год	№ водоема														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1972	30,8	2,8	35,8	41,8	3,2	—	4,4	3,6	—	2,5	3,7	11,8	12,5	—	—
1973	29,5	4,9	3,1	23,9	4,8	23,9	2,8	3,5	2,1	5,4	6,3	3,7	7,2	—	—
1974	19,1	1,9	1,7	32,2	1,7	13,6	0,8	2,5	4,1	2,4	11,9	5,2	2,5	—	—
1979	27,3	8,4	1,8	0,3	0,3	18,5	—	0,4	1,1	3,5	2,1	54,2	32,1	29,4	4,8
1980	20,0	15,8	6,2	32,9	2,6	1,7	2,1	8,8	6,4	5,5	7,0	47,8	25,9	21,4	8,5
1981	12,4	5,9	9,3	4,9	—	2,9	0,9	2,9	0,8	9,8	2,6	17,5	21,1	28,7	7,1
1982	—	0,7	6,4	—	1,0	2,1	—	1,1	2,7	—	2,0	11,3	14,5	27,2	14,9
1983	—	40,0	25,4	6,0	8,4	21,3	1,3	7,0	0,6	—	—	14,0	24,8	42,5	25,8

между группами водоемов не было; в 1983 г. в теле личинок из водоемов с низкой плотностью сухое вещество составило 14,4, а с высокой — 15,2 %. Как и у других водных личинок — хирономид, амфибий, этот показатель может быть связан с действием разных факторов и для корректных расчетов продукции должен определяться в каждом случае.

Согласно опубликованным нами ранее расчетам [11], отношение продукции личинок *Aedes* к разовой максимальной биомассе (коэффициент P/B) составляет 2,0. Известно, что у личинок хирономид в биотопах, не подверженных каким-либо сильным воздействиям, эта величина довольно устойчива [9]. Для *Chironomus plumosus* L. во многих водоемах северных и умеренных широт коэффициент P/B также колеблется около 2,0, возрастая заметно при продвижении к югу ареала, а также в сильно эвтрофированных водоемах. Он может возрастать с увеличением смертности, например под возросшим влиянием хищников [26]. Наши данные позволяют считать смертность личинок в водоемах р. Хадытаяхи в разные годы довольно стабильной. Регулирующего воздействия хищных беспозвоночных, которые могли бы эффективно снижать численность личинок *Aedes*, не обнаружено [10]. Поэтому во всех расчетах продукции использован коэффициент 2,0.

Мы уже отмечали [17], что в пойменных лесных водоемах Южного Ямала биомасса личинок комаров в конце их развития в той или иной степени превосходит биомассу других беспозвоночных, входящих в состав планктона и нектона; в тундровых водоемах их доля в общей биомассе водных беспозвоночных несколько меньше. Биомасса личинок *Aedes* в лесных водоемах с высокой плотностью соизмерима с биомассой таких доминирующих в водоемах Ямала форм как ветвистоусые рачки, олигохеты, хирономиды, моллюски [4]. Сырая продукция личинок *Aedes* в пойме р. Хадытаяхи, как правило, достигает 36—64 г/м^2, что составляет 4,2—9,0 г/м^2 сухого вещества. Эти величины соизмеримы с годичной продукцией личинок хирономид в водоемах северных широт и в олиготрофных водоемах умеренной зоны [9, 29]. Максимальная продукция — 102,2 г/м^2 (12,7 г/м^2 сухого вещества) отмечена в лесных водоемах в 1972 г. В тундровых водоемах на плакоре с высокой плотностью личинок максимально высокая продукция составила в 1981 г. 41,12 г/м^2 (5,3 г/м^2 сухого вещества).

Как следует из табл. 1, различия в уровне биомассы и продукции между лесными водоемами с низкой и высокой плотностью весьма существенны: в 1972 г.— в 54 раза, в 1973 г.— в 34, в 1974 г.— в 43, в 1979 г.— в 16, в 1980 г.— в 22, в 1981 г.— в 34, в 1982 г.— в 8, в 1983 г.— в 60 раз. Исследованные водоемы неодинаковы не только по плотности личиночного населения, но и по размерам заселенной водной площади, а следовательно, и по абсолютной численности личинок. Из табл. 4 видно, что об-

щая биомасса личинок в одном и том же водоеме в разные годы различалась в 2—56 раз (в водоеме 4 — в 144 раза). Суммарная биомасса, а также продукция личинок в отдельных водоемах в пределах одного сезона различалась в 14—39 раз (в 1979 г.— в 194 раза). Для водоемов лесного участка в целом средняя биомасса и продукция различались по годам максимально в 8,4 раза, для тундрового участка — в 2,8 раза (см. табл. 2). В расчете на сухое вещество средняя продукция личинок в лесных водоемах варьировала от 0,75 до 5,0 г/м², в тундровых — от 0,12 до 0,32 г/м². Известно, что калорийность 1 г сухого вещества для личинок *Aedes* из данного района 5,014 ккал [19]. Таким образом, энергия, заключенная в продукции личинок, изменялась по годам в лесных водоемах от 3,76 до 25,07 ккал/м², а в тундровых — от 0,6 до 1,60 ккал/м².

Характерной особенностью биогеоценозов тундры является тесная взаимосвязь в функционировании водных и наземных сообществ [28]. Водоемы занимают здесь около 20 % поверхности и служат важным звеном в цепи перемещений органического вещества. При вылете из водоемов имаго комаров и других насекомых включаются в наземные пищевые цепи. С другой стороны, при образовании весной личиночных водоемов в многочисленные понижения рельефа сносится дополнительный питательный субстрат со всей территории данного биоценоза. Учитывая гетеротопность комаров, мы неоднократно указывали, что для выяснения особенностей динамики их популяций в разных географических зонах следует использовать не только показатели средней плотности личинок в водоемах, но и данные об абсолютной численности насекомых в расчете на 1 га территории всего биогеоценоза [14, 15]. Эти данные, а также рассчитанные на их основе суммарные показатели биомассы и продукции комаров в исследованных биоценозах приводятся в табл. 5.

В связи с изменениями численности личиночных популяций их продукция в лесном биоценозе также варьировала по годам максимально в 4,3 раза, в тундровом биоценозе — в 3,5 раза. В разные сезоны в водоемах в расчете на 1 га лесного биоценоза создается продукция личинок в 38,5—186,4 г сухого вещества (или 193,0—926,6 ккал), в водоемах в расчете на 1 га тундрового биоценоза продуцируется 6,0—19,6 г сухого вещества (или 30,0—98,3 ккал). Вместе с вылетевшими имаго из водоемов лесного биоценоза выносится сухая биомасса в 19,3—93,2 г/га (или 96,8—467,3 ккал/га), а из водоемов тундры — в 3,0—9,8 г/га (или 15,0—49,1 ккал/га). Наиболее высокие значения биомассы и продукции личинок комаров отмечены нами для пойменного леса в г. Уренгое (см. табл. 5). Хотя плотность личиночного населения и масса особей не превышали там средних значений, зарегистрированных в лесном биотопе на р. Хадытаяхе, заселенная личинками площадь воды в расчете на 1 га территории в 10 раз больше, чем на Ямале; отсюда соответственно выше численность

Таблица 5

Биомасса и продукция личинок *Aedes* в разных биотопах (средние на 1 га территории)

Год	Численность личинок, экз.	Биомасса, г		Продукция, г	
		сырая	сухая	сырая	сухая
Р. Хадытаяха (пойменный лес)					
1972	64000	374	46,7	748	93,5
1973	26700	169	19,3	338	38,5
1974	32100	210	26,9	420	53,8
1979	77700	560	78,4	1120	156,8
1980	96900	661	93,2	1322	186,4
1981	45400	273	37,7	546	75,3
1982	23400	153	24,2	306	48,3
1983	88100	503	74,9	1006	149,9
Р. Хадытаяха (тундра)					
1972	7800	46	5,8	92	11,7
1973	5600	35	4,4	70	8,9
1974	5500	32	4,1	64	8,1
1979	14600	77	9,8	154	19,6
1980	13800	73	9,4	146	18,8
1981	8300	40	5,4	80	10,9
1982	4500	23	3,1	46	6,3
1983	4800	22	3,0	44	6,0
Г. Уренгой (пойменный лес)					
1975	1044800	5464	765,0	10928	1530,0
Стационар «Харп» (лесотундра)					
1976	5700	37	5,2	74	10,4

и продукция комаров [15]. Расчеты, проведенные нами по данным А. Майра [38], показали, что в высокопродуктивных аллювиальных биотопах на юге Канады, где численность весенней генерации личинок комаров достигает 100 тыс. экз/га, а летней — 400 тыс. экз/га, биомасса составляет соответственно 300 и 1200 г сырого вещества на 1 га. В сумме эти величины несколько больше той, что отмечена на р. Хадытаяхе, но гораздо ниже, чем в г. Уренгое. Используя данные о пищевых потребностях личинок *Aedes* [11], можно заключить, что в разные сезоны количество съеденного корма в среднем для лесных водоемов 12,48—105,71 г/м², для тундровых — 2,43—6,75 г/м² (сухая масса). Наиболее высокие показатели потребления корма отмечены в густо-

населенных лесных водоемах: при плотности 2300—4600 экз/м² сухая масса съеденного корма составляла в разные годы 72,10—142,86 г/м² (максимум — 269,91 г/м²). В тундровых водоемах на плакоре при плотности 1820—5600 экз/м² масса потребленного корма возрастала до 35,8—107,5 г/м² (сухого вещества). В расчете на 1 га территории лесного биоценоза в пойме р. Хадытаяхи личинки за период развития потребляли в разные годы от 807,8 до 3490,1 г корма, а на 1 га территории тундры — от 116,2 до 406,6 г корма (сухая масса).

В условиях Севера личинки комаров *Aedes* являются сапрофагами, активно потребляющими отмершие части травянистых растений и лиственный опад деревьев. Для расчетов энергетической стоимости личиночного корма были использованы данные по калорийности определенных растений, которые у разных авторов практически совпадают [33, 35, 43, 45]. Так, калорийность осок (*Carex stans, C. aquatilis*) оценивается в 4,640—4,850 ккал/г; пушиц (*Eriophorum angustifolium, E. scheuchzeri*) — в 4,629—4,542; листьев ив (*Salix phylicifolia, S. lanata, S. arctica*) — в 4,640—4,880; листьев березы извилистой (*Betula tortuosa*) — в 5,100; ольхи (*Alnus fruticosa*) — в 5,229 ккал/г. Для лесных водоемов, где присутствуют почти все перечисленные компоненты, можно использовать усредненный показатель — 4,852 ккал/г, для осоково-пушицевых водоемов тундры —4,690 ккал/г. Таким образом, в разные годы энергетическая стоимость съеденного личинками корма составляла в среднем для лесных водоемов 60,50—512,90 ккал/м² (до 693,14 ккал/м²), а для тундровых — 31,6—167,90 ккал/м² (до 502,17 ккал/м²). В расчете на 1 га лесного биоценоза энергия съеденного корма варьировала по годам от 3920 до 16924 ккал, а на 1 га тундрового — от 545 до 1907 ккал.

Приведенные материалы показывают, что личинки кровососущих комаров в северных биоценозах перерабатывают значительное количество отмершей растительности. Однако запасы ее здесь таковы, что даже при повышенной плотности в ряде лесных водоемов личинки используют не более 10—24 %, а в тундровых водоемах — не более 4—10 % [11]. Так, запас сухой фитомассы вейников на лугах, где обычно расположены и густонаселенные водоемы, составляет 816—896 г/м², фитомассы осоки — 482—628 г/м² [21]. Под пологом леса запас травянистой растительности снижается до 140—202 г/м², однако к нему добавляется лиственный опад ивы (437 г/м²) или ольхи (435,7 г/м²) [20]. В тундровых ассоциациях масса отмершей растительности меняется от 36,2 до 74,9 г/м² [1]. Фитомасса отмершей растительности варьирует по годам максимум в 2—2,4 раза, но поскольку ее запас по отношению к пищевым потребностям личинок комаров всегда избыточен, эти колебания никак не отражаются на многолетней динамике популяций *Aedes*, а также на их продукции [14]. Кроме того, в годы высокого заливания поймы в водоемы привносится дополнительный питательный материал (бак-

терии, водоросли, споры грибов). Как показали геоботанические исследования [21], фитомасса осок и злаков, произрастающих на месте частично или полностью пересыхающих личиночных водоемов в пойменном лесу, вообще не подвержена колебаниям по сезонам и всегда очень высока. Следовательно, многократные различия в биомассе и продукции личинок из разных лесных водоемов в пределах одного сезона, а также из одного водоема в разные сезоны (см. табл. 4) также не связаны с изменениями кормовой базы.

Продолжительный период роста и достаточно интенсивное питание способствуют достижению личинками относительно высокой массы, что положительно сказывается и на потенциальной плодовитости имаго. Отсутствие повышенной внутривидовой конкуренции за пищу и пространство, а в водоемах — эффективных хищников обусловливает стабильно высокую выживаемость и создание значительной биомассы и продукции. Отмеченные колебания численности и продукции личинок *Aedes* не связаны непосредственно и с численностью потенциальных прокормителей самок (птиц, зайцев): обилие последних в период с 1979 по 1983 г. сохранялось на высоком уровне [13]. Некоторые эколого-физиологические адаптации компенсируют те отрицательные воздействия абиотических факторов на численность и рост личинок, с которыми связаны отмеченные в северных популяциях комаров умеренные колебания численности и продукции разных поколений [14].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреяшкина Н. И. Запас и прирост надземной фитомассы тундровых сообществ Зауралья // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск, 1981. С. 3—11.
2. Богачева И. А. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах // Экология. 1982. № 5. С. 56—61.
3. Волозина Н. В. Влияние температурного режима и пищевого рациона личинок на потенциальную плодовитость, вес и размеры имаго *Aedes dorsalis* L. // Насекомые — переносчики заразных болезней. Иваново, 1970. С. 56—69. (Тр. Иван. гос. мед. ин-та; Вып. 46).
4. Долгин В. Н., Новикова О. Д. Гидробиология водоемов п-ва Ямал // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 98—107.
5. Дубицкий А. М. Биологические методы борьбы с гнусом в СССР. Алма-Ата: Наука, 1978.
6. Ковалев В. Г. Эволюция образа жизни личинок двукрылых насекомых // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 128—131. (Тр. ВЭО; Т. 63).
7. Козловская Л. С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука, 1976.
8. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976.
9. Мотыль *Chironomus plumosus* L. Систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983.
10. Николаева Н. В. Естественные враги кровососущих комаров в биоценозах Южного Ямала // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. Петрозаводск, 1986. С. 89—98.
11. Николаева Н. В. Потребление пищи и биомассы личинок северных

популяций кровососущих комаров // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 19—28.

12. Николаева Н. В. Преимагинальная смертность в северных популяциях комаров рода *Aedes* // Экология. 1979. № 3. С. 55—60.

13. Николаева Н. В. Соотношение самок разных физиологических групп в популяциях кровососущих комаров на Южном Ямале // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 6. С. 853—858.

14. Николаева Н. В. Соотношение факторов динамики численности северных популяций кровососущих комаров // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 26—54.

15. Николаева Н. В. Численность кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 1017—1023.

16. Николаева Н. В. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала: Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

17. Николаева Н. В., Вехов Н. В. Экология листоногих ракообразных (Crustacea, Anostraca) пойменных водоемов Южного Ямала // Экология. 1984. № 5. С. 49—55.

18. Новиков Ю. М. Влияние хромосомных инверсий на морфологию // Генетика популяций: Материалы III Всесоюзн. совещ. Саратов. М., 1985. С. 139—140.

19. Ольшванг В. Н. Калорийность некоторых насекомых // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 23—36.

20. Пешкова Н. В. Запас надземной фитомассы кустарников и его структура на территории стационара «Хадыта» // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск, 1981. С. 27—30.

21. Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 134—145.

22. Расницын С. Н., Волкова Л. Б. Анализ эффекта группы на примере личинок комаров *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) // Экология. 1982. № 4. С. 73—77.

23. Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968.

24. Сорокина В. В. О периодичности в развитии личинок кровососущих комаров // Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск, 1980. С. 87—96.

25. Стриганова Б. Р. Пищевая активность почвенных личинок долгоножек (Diptera, Tipulidae) // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 3. С. 377—383.

26. Титаренко Г. В. Модель популяции хирономид, реализованная на ЭВМ // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 4. С. 530—537.

27. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975.

28. Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Ж. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 6. С. 648—656.

29. Butler M. G. Production dynamics of some arctic *Chironomus* larvae // Limnol. and Oceanogr. 1982. V. 27, N 4. P. 728—736.

30. Dabrowska-Prot E. Mosquitoes — the components of aquatic and terrestrial ecosystems // Pol. Ecol. Stud. (PRL). 1979. V. 5, N 1. P. 5—88.

31. Fritz H.-G. Über die Mückenfauna eines temporären Stechmückenbrutgewässers des Naturchutzgebietes «Kühkopf — Knoblochsaue». Die Emergenz der Diptera, Nematocera (Mücken) // Hess. Faun. Briefe. 1981. V. 1, N 3. P. 38—49.

32. Hagstrum D. W. A model of the relationship between densities of larvae and adults in an isolated population of *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1971. V. 64, N 5. P. 1074—1077.

33. Haukioja E. Weight development, consumption and digestion of *Dineura viridisorsata* (Hym., Tenthredinidae) larvae // Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1973. V. 10. P. 9—13.

34. Hayes J. Seasonal changes in population structure of Culex pipiens quiquefasciatus Say (Diptera: Culicidae): study of an isolaited population // J. Med. Entomol. 1975. V. 12, N 2. P. 167—178.

35. Hughes M. K. Seasonal calorific values from a deciduous woodland in England // Ecology, 1971. V. 52, N 5. P. 923—926.

36. Istock C. A., Vavra K. J., Zimmer H. Ecology and evolution of the pitcher — plant mosquito. 3. Resource tracking by a natural population // Evolution. 1976. V. 30, N 3. P. 548—557.

37. Istock C. A., Wasserman S. S., Zimmer H. Ecology and evolution of the pitcher — plant mosquito. 1. Population dynamics and laboratory responses to food and population density // Evolution. 1975. V. 29, N 2. P. 296—312.

38. Maire A., Tessier C., Picard L. Analyse écologique des populations larvaires de moustiques (Diptera: Culicidae) des zones riveraines du fleuve Saint — Laurent, Québec.// Nat. Can. 1978. V. 105, N 4. P. 225—241.

39. McCullogh D. A., Minshall G. W., Cushing C. E. Bioenergetics of lotic filter — feeding insects *Simulium* spp. (Diptera) and *Hydropsyche occidentalis* (Trichoptera) and their function in controlling organic transport in streams // Ecology. 1979. V. 60, N 3. P. 585—596.

40. Rajagopalan P. K., Yasuno M., Menon P. K. B. Density effect on survival of immature stages of *Culex pipiens* fatigans in breeding sites in Delhi villages// Indian J. Med. Res. 1976. V. 64. P. 689—708.

41. Reisen W. K. A quantitative mosquito survey of 7 villages in Punjab Province, Pakistan with notes on bionomics, sampling methodology and the effects of insecticides // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. 1978. V. 9. P. 587—601.

42. Reisen W. K. Intraspectific competition in Anopheles stephensi Liston // Mosquito News. 1975. V. 35, N 4. P. 473—482.

43. Rodgers A. R., Lewis M. C. Diet selection in Arctic lemmings *(Lemmus sibericus* and *Dicrostonyx groenlandicus);* food preference // Can. J. Zool. 1985. V. 63, N 5. P. 1161—1173.

44. Suleman M. The effects of intraspecific competition for food and space on the larval development of Culex quinquefasciatus // Mosquito News, 1982. V. 42, N 3. P. 347—356.

45. Vegetation and Production Ecology of an Alaskan Arctic Tundra / Ed. Larry L. Tieszen. N. Y.: Heidelberg; Berlin: Springen Verlag. 1978. 686 P.

46. Wagner V. E., Newson H. D. Field investigations on Aedes fitchii mosquito population in a woodland pool ecosystem // Mosquito News. 1975. V. 35, N 4. P. 518—522.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

Д. В. ЗЕЙФЕРТ

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ПИТАНИЯ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Проблемы трофологии почвенных организмов — одно из актуальных направлений почвенно-зоологических исследований [21]. Первостепенный интерес приобретает изучение роли различных групп организмов в биологическом круговороте веществ в разных ландшафтно-зональных условиях [3, 61]. Наземные моллюски, включающие около 20 000 видов, в этом аспекте исследованы недостаточно: есть публикации о составе их пищевого рациона, а работ о количественных закономерностях питания мало [6, 7, 66].

Изучение скорости потребления пищи у ракообразных [25] и водных моллюсков [15] показало, что у видов, обитающих в различных климатических зонах и резко различающихся по своей экологии, величина пищевого рациона — функция массы (или энергетического эквивалента массы) тела. Аналогичные закономерности выявлены и у видов наземных моллюсков [18, 64, 66]. Масса, в свою очередь, является функцией линейных размеров тела [1, 8, 37, 83]. Эта зависимость не нарушается колебаниями массы отдельных особей [43, 45, 82]. Поэтому методически более удобно рассчитывать трофические показатели улиток исходя из размерно-возрастной структуры популяций, численности и темпа роста животных в природных условиях [5, 7].

Цель настоящего исследования — сравнительная оценка степени усвояемости различных видов пищи и величины пищевого рациона у наземных моллюсков на основе собственных и литературных данных.

Материал и методика

В период 1976—1980 гг. проводили исследование количественных закономерностей питания улиток: *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774) — кустарниковой, *Eobania vermiculata* (Müller, 1774) — эобании и *Achatina fulica* (Bowdich, 1882) — ахатины. Эти виды важны в хозяйственном отношении и типичны для

Таблица 1

Схема опытов по определению трофических показателей улиток

№ опыта	Вид	Корм	n	l min — max	L min — max	Температура, °С
1	*E. vermiculata*	Листья лопуха	5	12,4—16,3	17,2—24,5	23 (21—24)
2	»	Листья лопуха и клетчатка	9	15,0—18,5	19,8—28,4	23 (21—24)
3	»	Опад липы	7*			20±1
4	*A. fulica*	Морковь	7	16,2—30,3	11,1—18,5	23 (21—25)
5	»	»	9	16,7—28,9	11,4—17,6	20 (15—23)
6	»	Морковь и клетчатка	10	17,7—24,5	11,2—16,0	19 (19—21)
7	»	Листья лопуха	10	15.3—28.8	10,5—18,1	22 (21—24)
8	»	Листья лопуха и клетчатка	10	17,4—36,7	12,1—21,1	22 (21—24)
9	*Br. fruticum*	Зеленые листья крапивы	12	9,1—14,3	11,7—18,3	21 (20—22)
10	»	Увядшие листья крапивы	8	8,9—13,6	11,5—17,9	21 (20—22)
11	»	Опад липы	5**			20±1

* Число проб с 5—6 улитками.
** Число проб с 3—10 улитками.

определенных климатических зон, а их биомасса составляет существенную часть от общей биомассы всех совместно обитающих наземных моллюсков.

Схема опытов приведена в табл. 1. Улиток помещали индивидуально в чашки Коха диаметром 100 мм на 48 ч, а перед этим они в течение такого же времени голодали для очистки пищеварительного тракта от остатков ранее съеденной пищи. Крупных ахатин помещали индивидуально в стеклянные сосуды объемом 5 л. Относительную влажность поддерживали близкой к 100 %. В качестве корма использовали растения, потребляемые улитками в естественных условиях [9] или являющиеся стандартным кормом при содержании их в лаборатории [11]. Из зеленых листьев лопуха (*Arctium lappa* L.) металлическим ободком высекали диски стандартного размера диаметром 50 мм, которые давали улиткам. Параллельно определяли содержание сухого вещества в листьях. Корни моркови (*Daucus carota* L.) разрезали на диски толщиной 3—4 мм; затем каждый из них — пополам. Одну половину давали улиткам, а другую использовали для определения содержания сухого вещества. При кормлении крапивой (*Urtica dioica* L.) лист делили по сре-

динной жилке. Одну половину давали улиткам, а другую использовали для определения содержания сухого вещества. Описание опытов по кормлению улиток липовым опадом приведено ранее [12]. В экспериментах по потреблению крапивы использовали улиток через 48 ч после того, как их привезли из природной популяции. В остальных случаях их в течение 15 дней перед опытом содержали в террариумах на аналогичной пище.

Методика определения трофических показателей приведена ранее [20, 21]. Определяли величину коэффициентов корреляции между натуральными логарифмами (ln) следующих параметров: l — высота раковины, мм; L — ширина (диаметр) раковины, мм; C — величина рациона, мг воздушно-сухой массы; C^1 — энергетический эквивалент величины рациона, Дж; C_1 — количество потребленной зеленой массы, мг воздушно-сухой массы; C_2 — количество потребленной клетчатки в виде фильтровальной бумаги, мг воздушно-сухой массы; C_2/C — процент фильтровальной бумаги в рационе; A — количество ассимилированной пищи, мг воздушно-сухой массы; A^1 — энергетический эквивалент количества ассимилированной пищи, Дж; FU — количество экскрементов, мг воздушно-сухой массы; FU^1 — энергетический эквивалент количества экскрементов, Дж; U — коэффициент усвояемости пищи, определенный весовым методом, %; U^1 — коэффициент усвояемости пищи, определенный по энергетическому содержанию потребленной пищи и экскрементов, %; *d. c.* — содержание сухого вещества в образце растительной пищи, %; N — число улиток в пробе; W — средняя масса улитки в пробе, мг живой массы; W_1 — масса улитки перед опытом, мг живой массы; W_2 — масса улитки после завершения опыта, мг живой массы; R — коэффициент множественной корреляции; r — коэффициент парной корреляции; S_e — стандартная ошибка уравнения регрессии; n — количество исследованных особей или образцов. При потреблении липового опада все показатели рассчитывали за суточный период, а в остальных случаях — за двое суток.

Результаты

Полученные данные по пищевой активности улиток приведены в табл. 2. Межвидовые различия по эффективности усвоения различных видов пищи недостоверны. Величина коэффициента усвояемости пищи определяется составом потребляемого корма и, в первую очередь, содержанием в нем клетчатки. В наших опытах наблюдается достоверная обратная зависимость (r=—0,979) между содержанием в растительном корме сухого вещества и величиной коэффициента усвояемости пищи, за исключением потребления *Br. fruticum* увядших листьев крапивы. Величина суточного рациона *A. fulica* выше, чем у особей *E. vermiculata* и *Br. fruticum* одинаковой массы.

Таблица 2

Количественные показатели пищевой активности использованных в опытах видов улиток

№ опыта	Вид	Средняя масса особи, мг	Содержание сухого вещества в растительном корме, %	Средняя величина суточного рациона, мг сухой массы/особь	Величина коэффициента усвояемости пищи, %	Количество фильтровальной бумаги в рационе, %
4	*A. fulica*	1420	10,75±0,66	58,5	84,2±0,68	—
5	»	1750	10,20±0,27	80,41	83,6±1,17	—
1	*E. vermiculata*	2700	17,0±1,92 (n=10)	60,0	78,0±3,48	—
8	*A. fulica*	2700	22,0±1,06 (n=15)	92,1	76,1±1,86	3,2±1,42
7	»	1970	22,0±1,06 (n=15)	65,7	72,1±2,18	—
6	»	1340	12,4±0,30	26,0	67,0±4,14	9,4±0,64
9	*Br. fruticum*	809	23,7±0,72	16,0	66,6±2,26	—
10	»	813	15,4±0,83	13,0	60,8±3,38	—
11	»	1775	—	4,3—11,3	59,2±4,02	—
2	*E. vermiculata*	3350	17,0±1,92 (n=10)	88,5	56,5±2,27	34,0±2,36
3	» *ad.*	4760	—	3,5	51,8±2,18	—
	» *juv.*	1940	—	4,7	49,4±3,35	—

Примечание. Схема опытов приведена в табл. 1.

Таблица 3

Коэффициенты частных степенных уравнений, связывающих величину рациона, количество ассимилированной пищи и экскрементов у исследованных видов наземных моллюсков

№ опыта	Уравнения					
	$C=a(FU)^b$		$A=a(FU)^b$		$A=aC^b$	
	a	*b*	*a*	*b*	*a*	*b*
10	1,886	1,159±0,174	0,922	1,252±0,303	0,366	1,158±0,089
6	—	—	—	—	0,370	1,149±0,188
11	2,080	1,196±0,291	—	—	0,391	1,208±0,127
9	3,696	0,909±0,159	2,495	0,896±0,252	0,428	1,125±0,082
2	9,232	0,680±0,171	—	—	0,553	1,003±0,194
4	6,085	1,015±0,103	5,090	1,017±0,122	0,799	1,011±0,018
5	15,863	0,708±0,134	16,116	0,646±0,161	0,960	0,972±0,045
7	18,360	0,545±0,084	21,195	0,410±0,115	1,491	0,848±0,082
8	24,834	0,526±0,111	29,798	0,402±0,138	1,334	0,890±0,076
1	—	—	—	—	2,215	0,775±0,208

Примечание. Схема опытов приведена в табл. 1.

Значения переменных *a* и *b*, являющихся коэффициентами уравнений и характеризующих зависимости между величиной рациона, количеством ассимилированной пищи и экскрементов, представлены в табл. 3. При потреблении улитками опада липы и крапивы величины коэффициентов одинаковы; различия коэффициентов максимальны при потреблении крапивы и лопуха. Это, по-видимому, связано с различным составом пищевых рационов улиток и влиянием на трофические показатели состояния самих животных (опыты 4 и 5). Зависимости между величиной рациона и количеством ассимилированной пищи являются линейными или близкими к ним. Такой характер связи этих параметров вытекает из самого определения ассимилированной пищи как разности величины рациона и количества экскрементов. Во всех случаях наблюдается тенденция к наличию обратной зависимости между величинами коэффициентов *a* и *b*. Их экстремальные значения при потреблении улитками опада липы — следствие снижения пищевой активности моллюсков в данном опыте [66].

В отдельных опытах по потреблению улитками различных кормов получены следующие результаты.

Eobania vermiculata

Потребление зеленых листьев лопуха. Хотя парные коэффициенты корреляции между логарифмами линейных размеров раковины и величины рациона недостоверны, но частные коэф-

фициенты корреляции [19] достоверны и равны соответственно 0,989 и 0,990. Эта зависимость согласуется с выражением

$$\ln C = 6{,}385 - (16{,}375 \pm 1{,}663) \ln l + (13{,}853 \pm 1{,}349) \ln L,$$
$$R = 0{,}998, \quad S_e = 0{,}045. \qquad (1)$$

Зависимость между логарифмами величины рациона и количества экскрементов близка к достоверной, и можно полагать, что при увеличении количества исследованных особей такая связь будет прослеживаться.

Потребление зеленых листьев лопуха и фильтровальной бумаги. Между линейными размерами раковины и анализируеми параметрами связь отсутствует. Достоверны коэффициенты парной корреляции между логарифмами количества потребленной зеленой массы и следующих параметров: величины рациона, процента фильтровальной бумаги в рационе, количества ассимилированной пищи и экскрементов. Выражения, характеризующие эти зависимости, имеют следующий вид:

$$\ln C = 1{,}599 + (0{,}751 \pm 0{,}108) \ln C_1; \qquad (2)$$
$$\ln C_2/C_1 = 5{,}749 - (0{,}474 \pm 0{,}188) \ln C_1; \qquad (3)$$
$$\ln A = 0{,}670 + (0{,}825 \pm 0{,}141) \ln C_1; \qquad (4)$$
$$\ln C_1 = 1{,}758 + (0{,}690 \pm 282) \ln FU. \qquad (5)$$

Кроме того, достоверна зависимость между логарифмами количества потребленной фильтровальной бумаги и экскрементов, имеющая вид

$$\ln C_2 = 1{,}353 + (0{,}627 \pm 0{,}212) \ln FU. \qquad (6)$$

Потребление листового опада липы. Выявлена достоверная зависимость между логарифмами количества улиток в пробе и величины рациона:

$$\ln C = 2{,}303 - (0{,}630 \pm 0{,}244) \ln N. \qquad (7)$$

Величины коэффициентов парной корреляции между логарифмами количества ассимилированной пищи, экскрементов и числа улиток в пробе близки к достоверным, и можно полагать, что при увеличении повторностей эти связи будут прослеживаться. Соотношение между исследованными параметрами и их энергетическими эквивалентами имеет вид

$$\ln C^1 = 5{,}251 - (0{,}671 \pm 0{,}245) \ln N. \qquad (8)$$

Achatina fulica

Потребление моркови (1-й опыт). Достоверны коэффициенты парной корреляции между логарифмами величины рациона, количества ассимилированной пищи, экскрементов, и линейных размеров раковины. Эти зависимости соответствуют выражениям:

$$\ln C = -2{,}247 + (2{,}603 \pm 0{,}405) \ln L, \quad S_e = 0{,}184; \qquad (9)$$

$$\ln A = -2{,}460 + (2{,}618 \pm 0{,}430) \ln L,\ S_e = 0{,}195; \quad (10)$$

$$\ln FU = -3{,}872 + (2{,}519 \pm 0{,}365) \ln L,\ S_e = 0{,}166. \quad (11)$$

Потребление моркови (2-й опыт). Достоверны коэффициенты парной корреляции между логарифмами величины рациона, количества ассимилированной пищи и линейных размеров раковины:

$$\ln C = -0{,}069 + (1{,}643 \pm 0{,}346) \ln l,\ S_e = 0{,}183; \quad (12)$$

$$\ln A = 0{,}189 + (1{,}502 \pm 0{,}403) \ln l,\ S_e = 0{,}213; \quad (13)$$

$$\ln FU = -4{,}026 + (2{,}330 \pm 0{,}181) \ln l,\ S_e = 0{,}095. \quad (14)$$

Кроме того, достоверны зависимости между логарифмами величины рациона, количества ассимилированной пищи, экскрементов и массы улиток перед опытом, которые соответствуют выражениям

$$\ln C = 0{,}340 + (0{,}636 \pm 0{,}124) \ln W_1; \quad (15)$$

$$\ln A = 0{,}518 + (0{,}588 \pm 0{,}144) \ln W_1; \quad (16)$$

$$\ln FU = -3{,}251 + (0{,}876 \pm 0{,}086) \ln W_1. \quad (17)$$

Потребление моркови и фильтровальной бумаги. Достоверны коэффициенты парной корреляции между логарифмами количества экскрементов, величины коэффициента усвояемости пищи, содержания сухого вещества в моркови и линейных размеров раковины:

$$\ln FU = -7{,}165 + (3{,}776 \pm 0{,}750) \ln L,\ S_e = 0{,}253; \quad (18)$$

$$\ln U = 8{,}528 - (1{,}429 \pm 0{,}372) \ln l,\ S_e = 0{,}128; \quad (19)$$

$$\ln U = -0{,}186 + (1{,}739 \pm 0{,}725) \ln d.c. \quad (20)$$

Достоверны и зависимости между логарифмами величины рациона, количества ассимилированной пищи и потребленной фильтровальной бумаги, а также между логарифмами величины рациона, количества ассимилированной пищи, потребленной фильтровальной бумаги и потребленной растительной пищи, которые соответствуют выражениям

$$\ln C = 2{,}687 + (0{,}802 \pm 0{,}218) \ln C_2; \quad (21)$$

$$\ln A = 2{,}168 + (0{,}871 \pm 0{,}332) \ln C_2; \quad (22)$$

$$\ln C = 0{,}187 + (0{,}977 \pm 0{,}020) \ln C_1; \quad (23)$$

$$\ln C_1 = 2{,}619 + (0{,}780 \pm 0{,}239) \ln C_2; \quad (24)$$

$$\ln A = -0{,}805 + (1{,}129 \pm 0{,}181) \ln C_1. \quad (25)$$

Потребление листьев лопуха. Достоверны коэффициенты парной корреляции между логарифмами всех исследованных параметров и линейных размеров раковины:

$$\ln C = -0{,}310 + (1{,}631 \pm 0{,}298) \ln l,\ S_e = 0{,}167; \quad (26)$$

$$\ln A = 0{,}552 + (1{,}252 \pm 0{,}361) \ln l,\ S_e = 0{,}202; \quad (27)$$

$$\ln FU = -5{,}765 + (2{,}946 \pm 0{,}329) \ln l,\ S_e = 0{,}184; \quad (28)$$

$$\ln U = 5{,}467 - (0{,}379 \pm 0{,}119)\ \ln l,\ S_e = 0{,}067. \quad (29)$$

Достоверны и зависимости между логарифмами всех трофических показателей и массой улиток перед опытом, которые соответствуют выражениям

$$\ln C = 0{,}162 + (0{,}622 \pm 0{,}121)\ \ln W_1; \quad (30)$$

$$\ln A = 0{,}858 + (0{,}485 \pm 0{,}139)\ \ln W_1; \quad (31)$$

$$\ln FU = -4{,}756 + (1{,}104 \pm 0{,}162)\ \ln W_1; \quad (32)$$

$$\ln U = 5{,}302 - (0{,}137 \pm 0{,}050)\ \ln W_1. \quad (33)$$

Потребление листьев лопуха и фильтровальной бумаги. Достоверны коэффициенты парной корреляции между логарифмами величины рациона, количества потребленной растительной пищи, ассимилированной пищи, экскрементов и линейных размеров раковины:

$$\ln C = 0{,}970 + (1{,}307 \pm 0{,}175)\ \ln l,\ S_e = 0{,}117; \quad (34)$$

$$\ln C_1 = 0{,}529 + (1{,}417 \pm 0{,}211)\ \ln l,\ S_e = 0{,}142; \quad (35)$$

$$\ln A = 1{,}381 + (1{,}092 \pm 0{,}236)\ \ln l,\ S_e = 0{,}158; \quad (36)$$

$$\ln FU = -3{,}133 + (2{,}133 \pm 0{,}286)\ \ln l,\ S_e = 0{,}192. \quad (37)$$

Зависимость между логарифмами величины коэффициента усвояемости пищи и линейных размеров раковины близка к достоверной, и можно полагать, что при увеличении количества исследованных особей такая связь будет прослеживаться. Достоверны зависимости между логарифмами перечисленных выше трофических показателей и массы улиток перед опытом;

$$\ln C = 1{,}319 + (0{,}500 \pm 0{,}078)\ \ln W_1; \quad (38)$$

$$\ln C_1 = 0{,}980 + (0{,}540 \pm 0{,}093)\ \ln W_1; \quad (39)$$

$$\ln A = 1{,}720 + (0{,}412 \pm 0{,}101)\ \ln W_1; \quad (40)$$

$$\ln FU = -2{,}758 + (0{,}841 \pm 0{,}105)\ \ln W_1; \quad (41)$$

$$\ln U = 5{,}006 - (0{,}088 \pm 0{,}034)\ \ln W_1. \quad (42)$$

Кроме того, достоверны зависимости между логарифмами величины рациона, количества ассимилированной пищи, потребленной фильтровальной бумаги, экскрементов и потребленной растительной пищи:

$$\ln C = 0{,}533 + (0{,}903 \pm 0{,}039)\ \ln C_1; \quad (43)$$

$$\ln A = 0{,}706 + (0{,}814 \pm 0{,}061)\ \ln C_1; \quad (44)$$

$$\ln C_1 = 5{,}241 - (0{,}158 \pm 0{,}059)\ \ln C_2; \quad (45)$$

$$\ln C_1 = 3{,}063 + (0{,}557 \pm 0{,}134)\ \ln FU. \quad (46)$$

Потребление зеленых листьев крапивы. Величины парных коэффициентов корреляции между логарифмами величины рациона и линейных размеров раковины близки к достоверным, и можно полагать, что при увеличении количества исследованных особей такая связь будет прослеживаться. Об этом свидетельствуют выявленные достоверные зависимости между логарифмами величины рациона и массой улиток до и после опыта:

$$\ln C = -1{,}270 + (0{,}701 \pm 0{,}290) \ln W_1; \quad (47)$$

$$\ln A = -2{,}236 + (0{,}783 \pm 0{,}341) \ln W_1; \quad (48)$$

$$\ln C = -2{,}278 + (0{,}839 \pm 0{,}321) \ln W_2; \quad (49)$$

$$\ln A = -3{,}556 + (0{,}966 \pm 0{,}372) \ln W_2. \quad (50)$$

Отметим, что зависимость между массой животных до и после опыта описывается следующими выражениями:

$$\ln W_1 = -1{,}326 + 1{,}992 \ln l + 1{,}152 \ln L, \quad (51)$$
$$R - 0{,}980,\ S_e = 0{,}081;$$

$$\ln W_2 = -0{,}362 + 1{,}454 \ln l + 1{,}325 \ln L, \quad (52)$$
$$R - 0{,}970,\ S_e = 0{,}087;$$

$$\ln W_2 = 1{,}024 + (0{,}863 \pm 0{,}048) \ln W_1. \quad (53)$$

Потребление увядших (желтых) листьев крапивы. Хотя парные коэффициенты корреляции между логарифмами линейных размеров раковины и величины пищевого рациона недостоверны, частные коэффициенты корреляции достоверны и равны соответственно 0,762 и 0,807. Эта зависимость описывается выражением

$$\ln C = -9{,}211 - (11{,}858 \pm 4{,}506) \ln l + (15{,}367 \pm 5{,}033) \ln L, \quad (54)$$
$$R - 0{,}847,\ S_e = 0{,}433.$$

Соотношение между массой улиток до и после опыта имеет вид

$$\ln W_2 = 0{,}752 + (0{,}910 \pm 0{,}061) \ln W_1. \quad (55)$$

Потребление листового опада липы. Выявлены достоверные зависимости между логарифмами величины рациона, количества ассимилированной пищи и улиток в пробе:

$$\ln C = 3{,}931 - (1{,}102 \pm 0{,}146) \ln N; \quad (56)$$

$$\ln A = 3{,}861 - (1{,}361 \pm 0{,}157) \ln N. \quad (57)$$

Соотношения между энергетическими эквивалентами этих параметров и количеством улиток в пробе имеют следующий вид:

$$\ln C^1 = 6{,}799 - (1{,}095 \pm 0{,}137) \ln N; \quad (58)$$

$$\ln A^1 = 6{,}720 - (1{,}364 \pm 0{,}166) \ln N. \quad (59)$$

Соотношение между логарифмами энергетических эквивалентов величины рациона и количества ассимилированной пищи описывается выражением

$$\ln A^1 = -1{,}305 + (1{,}219 \pm 0{,}144) \ln C^1. \quad (60)$$

Обсуждение результатов и заключение

Усвояемость пищи. В табл. 4 приведены наши и литературные данные усвояемости наземными моллюсками различных кормов. Как видно из нее, различия в эффективности усвоения пищи у слизней и улиток недостоверны. По усвояемости можно выделить три групы кормов: 1) 60—80 % — ткани сельскохозяйственных культур (моркови, салата, картофеля, капусты), животные ткани, плодовые тела грибов, искусственные кормовые концентраты, листва крупностебельного разнотравья и ряда древесных растений и кустарников; 2) 40—60 % — листовой опад и листва ряда травянистых растений, преимущественно из мелкостебельного разнотравья; 3) 20—40 % — ткани злаков и других растений, содержащих много клетчатки. Зависимость между количеством клетчатки в пище и ее усвояемостью выявлена и в экспериментах по кормлению улиток полусинтетической пищей [38].

Ряд величин коэффициентов усвояемости пищи, приведенных в работе Масона [56], несколько занижен, что связано с использованием автором определения усвояемости пищи по зольным остаткам. Отметим, что наземные моллюски усваивают и неорганическую фракцию пищи [17, 30, 58], а величины коэффициентов усвояемости, определенные по массе и энергосодержанию, очень близки [30, 48, 66]. В наших опытах не выявлено существенных возрастных различий в усвояемости одного вида корма. У особей *A. fulica*, различающихся по массе на порядок, различия в усвояемости лопуха недостоверны. По литературным данным [62], пищевая избирательность этого вида с 60-дневного возраста также остается постоянной.

Отмеченные различия в эффективности усвоения пищи у особей разных возрастных групп [34, 47] можно объяснить дифференцированным выеданием тканей растения с различной усвояемостью. На величину коэффициента усвояемости пищи влияет размер животных. Аналогичная тенденция проявляется и в других опытах (табл. 5), но в большей степени при потреблении листьев лопуха. В первом опыте по потреблению моркови *A. fulica* величина коэффициента усвояемости пищи не коррелирует ни с одним из показателей; коэффициент вариации усвояемости пищи в этом случае минимальный и равен 2,14 %. Во втором опыте по потреблению моркови при величине коэффициента вариации усвояемости пищи 4,19 % зависимость между размерами раковины и коэффициентом усвояемости пищи

Таблица 4

Коэффициенты усвояемости различных видов пищи некоторыми наземными моллюсками

Пищевой субстрат	Части растений	Вид моллюска, возрастная группа	*U*	Пределы колебаний	Источник
Daucus carota	Корень	*Achatina fulica*	84	87,19—76,96	Наши данные
		Arion hortensis	89	97,15—78,53	[34]
		Limax flavus	77	90,41—47,66	[34]
		Deroceras reticulatum	76		[34]
		»	73	39—88	[60]
		Cepaea nemoralis	94	±0,2	[84]
		Helix pomatia	88	74,2—97,6	[50]
		Helix lucorum	86	76,6—92,9	[50]
Lactuca sativa	Зеленые листья	*Arion rufus*	74	±0,7	[74]
		Oxychilus cellarius	70	±4,40	[56]
		Deroceras reticulatum	83		[16]
		»	85	±2,2	[18]
		Deroceras agreste	86	±4,9	[18]
		Theba pisana	75	±2,35	[51]
		Cepaea nemoralis	71	95,9—14,2	[63]
		Helix aspersa	70	±4,40	[56]
		Helix pomatia	80	78,4—86,3	[57]
		»	81		[77]
		»	49	0,0—75,0	[50]
		»	78	94,4—50,0	[30]
Solanum tuberosum	Клубни	*Arion hortensis*	89	99,14—73,55	[34]
		Limax flavus	77	93,83—60,18	[34]
		Deroceras reticulatum	72		[34]
		Helix pomatia	73	50,0—93,9	[50]
Brassica oleracea	Листья	*Deroceras reticulatum*	86		[16]
		»	70	±7,0	[18]
		Deroceras agreste	73	±3,7	[18]
		Helix aspersa	78		[31]
		Helix pomatia	80		[16]
		»	86	75,0—93,9	[50]
Armillaria mellea	Плодовое тело гриба	*Arion ater*	83	±1,15	[47]
Agaricus bisporus	»	»	86	±8,82	[48]
		»	79	±6,86	[48]
Arctium lappa	Зеленые листья	*Deroceras reticulatum*	66		[16]
		Achatina fulica (ad.)	76	95,17—63,92	Наши данные
		Achatina fulica (juv.)	72	86,60—60,46 86,60—60,46	» »
		Eobania vermiculata	78	84,92—67,47	»

Продолжение табл. 4

Пищевой субстрат	Части растений	Вид моллюска, возрастная группа	U	Пределы колебаний	Источник
Urtica dioica	Зеленые листья	*Arion ater (ad.)*	67	±1,58	[47]
		» *(juv.)*	64	±1,43	[47]
		Discus rotundatus	48	±8,89	[56]
		Hygromia striolata	52	±8,78	[56]
		Bradybaena fruticum	66	78,37—46,81	Наши данные
»	Увядшие листья	»	61	71,94—43,76	»
Caprinus betulus	Зеленые листья	*Arion ater*	83	±1,21	[47]
»	Опад	*Discus rotundatus*	49	±6,26	[56]
Malus domestica	Плоды	*Helix pomatia*	74	57,1—92,3	[50]
Sambucus nigra	Опад	*Arion ater (ad.)*	69	±1,11	[47]
		» *(juv.)*	80	±1,01	[47]
Tilia cordata	»	*Bradybaena fruticum*	59	69,36—46,02	Наши данные
		Eobania vermiculata (ad.)	52	60,85—43,99	[66]
		Eobania vermiculata (juv.)	49	55,51—42,95	[66]
		Helix vulgaris	55		[66]
Quercus robur	»	*Discus rotundatus*	58	±4,95	[56]
Fagus silvatica	»	»	55	±3,59	[56]
Castanea sativa	»	»	46	±5,60	[56]
Acer pseudoplatanus	»	»	45	±4,98	[56]
Ranunculus repens	Зеленые листья	*Deroceras reticulatum*	78	33,2—45,6	[59]
Dactylis glomerata	»	»	74	62,0—86,0	[60]
Viola riviniana	»	*Arion ater*	75	±1,16	[47]
Medicago sativa	Сено	*Helix pomatia*	45	±2,01	[38]
Mercurialis perennis	Зеленые листья	*Discus rotundatus*	40	±10,09	[56]
»	Опад	*Arion ater*	63	±1,71	[47]
Glehoma rederaceae	Зеленые	» *(ad.)*	47	±2,02	[47]
	листья	» *(juv.)*	71	±0,56	[47]
Circae lutetiana	»	*Discus rotundatus*	46	±6,08	[56]

Окончание табл. 4

Пищевой субстрат	Части растений	Вид моллюска, возрастная группа	U	Пределы колебаний	Источник
Leontodon hispidis	Зеленые листья	*Cepaea nemoralis*	51	±0,7	[84]
		»	55	±2,5	[84]
Ononis repens	Сухие	»	44	77,2—10,2	[63]
Plantago lanceolata	листья Зеленые листья	» »	44 42	±4,2 ±2,0	[84] [84]
		»			
Tataxacum officinale	»	*Arion ater*	65	±7,98 98,5—65,5	[48] [17]
		»	86	44,4—77,8	[50]
»	Сухие листья	*Helix lutescens*	63	69,2—75,0	[50]
		Cepaea nemoralis	72	50,6—7,43	[63]
Zea mays	Сено	*Helix pomatia*	30	±0,48	[39]
Poterium sanquisorba	Зеленые листья	*Cepaea nemoralis* (ad.)	40	±4,3	[84]
		» (ad.)	33	±6,3	[84]
Alternatherium elatius	»	» (juv.)	25	±4,4	[84]
		» (juv.)	33	±3,8	[84]
Festuca spp.	»	» (juv.)	33	±4,7	[84]
		» (juv.)	28	±5,8	[84]
	Почвенные водоросли	*Sphincterochila prophetarum*	31	19,95—42,92	[73]
	Клетчатка в виде фильтровальной бумаги	*Bradybaena fruticum*	31	35,71—16,67	Наши данные
		Achatina fulica	26	30,86—26,00	»
	Пищевая смесь для крыс	*Cepaea nemoralis*	28	96,7—50,2	[63]
	Гранулированные пищевые концентраты для лабораторных животных	*Helix pomatia*	73	29,6—51,8	[50]
	Тело дождевого червя	*Arion ater*	40	±11,73	[48]
		Discus rotundatus	75 79		[56]

уже близка к достоверной. Это связано с тем, что улитки меньших размеров даже в одновозрастной группе выедают наиболее мягкие и лучше усваиваемые части растений; с увеличением размера в пищевой рацион включаются части растений, усваи-

Таблица 5

Зависимость суточного рациона наземных моллюсков (в числителе) от массы тела (в знаменателе)

Масса животных, г живой массы	*Br. fruticum*	*A. fulica*	Слизни
0,025	1,22/4,88	—	—
0,050	2,16/4,32	13,22/26,4	26,86/53,72
0,100	3,82/3,82	18,19/18,2	34,72/34,72
0,150	5,83/3,55	21,92/14,61	40,33/26,89
0,200	6,74/3,37	25,02/12,51	44,86/22,43
0,250	8,10/3,24	27,72/11,09	48,72/19,49
0,500	14,30/2,86	38,13/7,63	63,97/12,59
0,750	19,94/2,67	45,95/6,13	73,16/9,75
1,000	25,24/2,52	52,45/5,24	81,38/8,14
1,250	30,31/2,42	58,12/4,65	88,38/7,07
1,500	35,20/2,35	63,20/4,21	94,55/6,30
2,000	44,56/2,23	72,15/3,61	105,17/5,26
2,500	53,50/2,14	79,95/3,20	114,22/4,57
3,000	—	86,94/2,90	122,19/4,07
5,000	—	109,97/2,20	147,62/2,95
10,000	—	151,27/1,51	190,77/1,91
20,000	—	208,07/1,04	246,55/1,23
50,000	—	317,15/0,63	—
75,000	—	382,18/0,51	—
100,000	—	436,26/0,44	—

Примечание. Суточный рацион, мг · экз$^{-1}$, масса тела, %.

ваемые труднее. Такую особенность питания можно проследить и по погрызам на образцах моркови и лопуха, которые давали в пищу улиткам. Аналогичные различия в составе рациона молодых и взрослых особей отмечены у слизней [14]. Подобный характер питания наблюдается и у представителей других групп почвенных животных [22].

Величина коэффициента усвояемости пищи зависит как от содержания сухого вещества в потребленном корме, так и от расположения листьев на растении, т. е. их возраста. При изучении усвояемости крапивы *Br. fruticum* нами был взят ряд листьев с одного растения и определены величины коэффициентов усвояемости пищи. Значения этого показателя для листьев, расположенных снизу вверх, следующие: 43,76; 57,19; 64,64; 71,32; 65,36; 78,37. Усвояемость тканей растений одного вида, но выросших в разных условиях, также может быть различной [76].

Величина коэффициента усвояемости пищи, по одним данным [56, 63], не зависит от температуры, по другим, усвояемость пищи возрастает с понижением температуры [57], но этот эффект выявляется не у всех видов [34]. У почвенных беспозвоночных, обитающих в районах с резкими суточными колебаниями температуры, выявлена тенденция к стабилизации усвояемости пищи в определенном интервале температур [21].

Поэтому можно полагать, что и в диапазоне температур, при которых наземные моллюски нормально питаются, колебания величины усвояемости пищи несущественны. Кроме того, пищеварительные ферменты наземных моллюсков сохраняют высокую активность в широком диапазоне температур [55]. В естественных условиях изменение температуры — один из факторов, оказывающих влияние на доступность различных видов пищи [21].

При длительных наблюдениях установлено, что величина усвояемости пищи снижается на четвертой неделе эксперимента при регулярном кормлении как белковой пищей (вареное конское мясо), так и кормом, содержащим углеводы (вареный картофель) [79, 80]. Это связано со снижением активности ферментов, вырабатываемых самими улитками или симбиотическими микроорганизмами [72]. В дальнейшем усвояемость вновь возрастает, в большей степени это выражено при белковой диете.

Анализ питания водных моллюсков показал, что величины коэффициентов усвояемости смешанной естественной пищи можно определить по составу пищевого рациона и усвояемости основных видов корма [15]. В наших опытах эти коэффициенты также можно найти исходя из процента фильтровальной бумаги в рационе, усвояемости ее и растительного корма. Известно [28, 32], что наземные моллюски могут расти, потребляя только одну клетчатку в виде фильтровальной бумаги. Нами были определены коэффициенты усвояемости фильтровальной бумаги у *Br. fruticum* и *A. fulica*, составившие соответственно $26{,}14 \pm 3{,}72$ ($n=4$) и $27{,}93 \pm 2{,}93$ % ($n=2$). В опыте с *E. vermiculata* средняя погрешность при определении усвояемости смешанной пищи по степени усвояемости потребленных кормов 7,2 %. При поедании *A. fulica* моркови и фильтровальной бумаги средняя погрешность определения усвояемости пищи подобным образом составляет 18 %. При потреблении этой улиткой фильтровальной бумаги и лопуха величина коэффициента усвояемости пищи такая же, как при питании лопухом. В отдельных случаях фильтровальная бумага резко уменьшает усвояемость растительного корма. По-видимому, этим объясняются очень большие разбросы величин коэффициентов усвояемости пищи в опытах Ричардсона [63], применявшего в качестве маркера при определении количества экскрементов после поедания того или иного вида корма фильтровальную бумагу. Автор, вероятно, не учитывал что потребление фильтровальной бумаги само по себе влияет на усвояемость основного вида корма. Для более точного определения степени усвояемости пищи корм-маркер должен сам иметь высокую усвояемость. Наиболее пригодна для этой цели морковь [47, 60].

Средняя эффективность усвоения пищи наземными моллюсками, за исключением хищных видов, составляет 60 %. При

доминировании в пищевом рационе злаков величина коэффициента усвояемости пищи около 30 % [53]. При питании почвенными водорослями в естественных условиях коэффициент усвояемости равен 10 % [69], что обусловлено большой долей минеральной массы в составе пищевого комка.

Пищевая избирательность. При потреблении *E. vermiculata* смешанной пищи содержание фильтровальной бумаги в рационе 34 % (см. табл. 2). У *A. fulica* этот показатель равен 9,4 % при поедании моркови и 3,2 % — лопуха. Известно, что набор пищеварительных ферментов у наземных моллюсков изменяется в ходе онтогенеза [71], а степень их активности видоспецифична [54, 75] и отражает неодинаковые условия существования. Поэтому различия в пищевой избирательности могут выявляться даже у близких видов [13]. По-видимому, более высокое потребление фильтровальной бумаги *E. vermiculata* связано с обитанием этого вида в ксерофильных биотопах [6]. Экскременты эобании содержат $31{,}8 \pm 1{,}34$ % ($n=38$) сухого вещества. Этот показатель у *Br. fruticum* равен $12{,}1 \pm 0{,}73$ % ($n=7$); аналогичные результаты получены на слизне *Arion ater* L. [47]. У молоди этого вида процент влаги в экскрементах достоверно выше, что свидетельствует о меньшей способности регулировать водный баланс. Изучение поедаемости различных видов растений улиткой *Cepaea nemoralis* (L.) [44] показало, что в свежем виде потребляется ~ 20 % видов из имеющихся в исследованном местообитании [52]. Характерно, что при питании отмершими частями этих растений степень пищевой избирательности снижалась. Отмечена избирательность и в потреблении наземными моллюсками листового опада разных видов растений [41, 52]. Показатель ее может быть различным в разные годы [35] (здесь же отмечено, что этот показатель у разных авторов существенно различается).

Анализ состава рациона наземных моллюсков показывает, что эту группу животных можно отнести к полифагам, потребляющим преимущественно растительные остатки [6, 66], за исключением отдельных стенобионтных видов, питающихся лишайниками, и хищников. Отмечена определенная тенденция к повышению разнообразия потребляемой пищи с увеличением размеров животных. Однако в лабораторных условиях содержания при наличии набора кормов растительные остатки отвергаются, а поедаются в основном зеленые части растений [6, 78]. Это, вероятно, вызвано наличием в тканях интактных зеленых растений токсичных для моллюсков соединений, вследствие чего они в природе переходят на потребление менее питательной, но более доступной пищи. Увеличение в пищевом рационе *Br. fruticum* доли зеленых частей растений в момент максимального прироста биомассы растений, по-видимому, отражает изменение в соотношении отмершей и зеленой растительной массы в исследованном местообитании. Для проверки

этого допущения были рассчитаны зависимости между обилием зеленой массы разнотравья в биотопе и ее процентным содержанием в рационе *C. nemoralis* в различные периоды вегетационного сезона. Необходимые данные для расчета взяты из работы [84]. Достоверна корреляция между процентным содержанием зеленого разнотравья в пищевом рационе взрослых и молодых особей (r=0,925), а также между этим показателем в рационе взрослых особей и процентным содержанием биомассы зеленого разнотравья в биотопе (r=0,946). Максимальное количество зеленой массы в пищевом рационе этой улитки не превышает 20 %.

У широко распространенных видов почвенных организмов имеются существенные различия в характере их трофических связей в разных биотопах и ландшафтно-зональных условиях, что объясняется климатическими различиями и иными кормовыми ресурсами [23, 24]. Состав рациона наземных моллюсков изменяется и в зависимости от сезона [2, 10, 33, 46, 62, 64, 84, 85 и др.]. Значительная индивидуальная изменчивость рациона при одномоментной выборке также отмечалась в литературе [29].

Все приведенные данные свидетельствуют, что пищевая избирательность наземных моллюсков — очень динамичный показатель, который зависит от наличия в биотопе конкретного набора кормов, их физических характеристик и химического состава, действия климатических факторов, которые определяют доступность разных видов пищи, а также физиологического состояния самих животных. Для наземных моллюсков, как и других почвенных сапрофагов, отмечена тенденция использовать наиболее доступные корма [21, 24]. Поэтому данные по пищевой избирательности наземных моллюсков в лабораторных условиях могут быть экстраполированы на природные популяции только с учетом состава рациона в конкретных местообитаниях.

Интенсивность питания. Величина рациона достоверно связана с размерами раковины и массой улиток в тех случаях, когда использовали только один вид корма или фильтровальная бумага потреблялась в незначительных количествах.

Количество потребленной пищи обусловлено ее объемом независимо от того, потребляется один или несколько видов корма [42], поскольку размер пищевого комка контролируется механорецепторами, расположенными в стенке пищеварительного тракта [67]. Поэтому при возрастании удельной массы пищи величина пищевого рациона увеличивается [40]. Более долговременным механизмом регуляции питания является изменение уровня концентрации глюкозы в гемолимфе животных [65]. В проведенных опытах растительная масса и фильтровальная бумага имели разный удельный вес, поэтому закономерно отсутствие зависимости между размером раковины и величиной

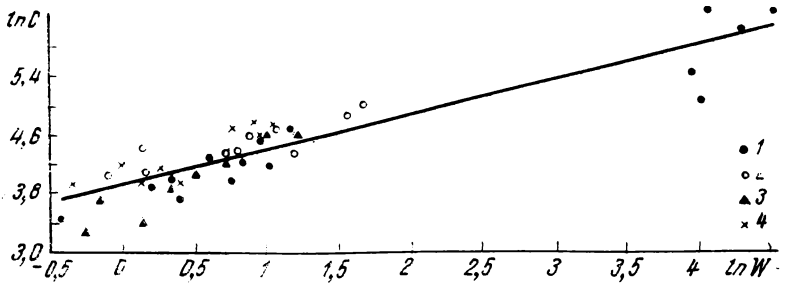


Рис. 1. Зависимость величины суточного рациона наземной улитки *Achatina fulica* от массы тела, мг воздушно-сухой массы пищи / г живой массы тела. *1* — листья лопуха; *2* — лопух и клетчатка в виде фильтровальной бумаги; *3* — морковь (1-й опыт); *4* — морковь (2-й опыт).

рациона. Обнаруженная обратная зависимость между потребленной зеленой массой и процентом фильтровальной бумаги в рационе также свидетельствует об ограничении количества потребленной пищи размером пищевого комка.

В лабораторных опытах выявлена обратная зависимость между величиной рациона и числом улиток в пробе.

Сравнение трофических показателей исследованных видов улиток и слизней проводили по зависимости между массой особей и величиной суточного рациона (см. табл. 5). Для *Br. fruticum* эти данные рассчитывали на основе зависимости между массой улиток и суточным количеством экскрементов [5, 66]. Полагали, что средняя величина коэффициента усвояемости пищи с возрастом меняется несущественно и равна 60 %. Полученное выражение имеет вид

$$C = 25{,}24\,W^{0{,}82}. \qquad (61)$$

Отсутствие зависимости количества потребленной пищи от температуры в диапазоне нормального питания [66] не означает, что в течение всего периода активности величина рациона остается неизменной. При заморозках, например, моллюски не питаются. Существуют, вероятно, и другие локальные факторы, влияющие на пищевую активность. Об этом свидетельствует обнаружение в популяциях кустарниковой улитки отдельных особей с пустым желудком. По нашим данным, у голодных улиток возрастает локомоторная активность. Ее уровень, в свою очередь, положительно коррелирует с величиной рациона [27]. Таким образом, вынужденное голодание компенсируется повышением количества потребленной пищи.

Поскольку величина рациона *A. fulica* в определенном диапазоне температур также остается стабильной [7], результаты разных опытов возможно анализировать совместно (рис. 1). Полученное выражение имеет вид

$$C = 52{,}45\,W^{0{,}46\pm0{,}03}. \qquad (62)$$

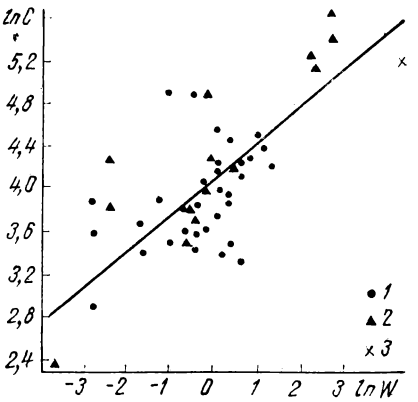


Рис. 2. Зависимость величины суточного рациона слизней от массы тела, мг воздушно-сухой массы пищи / г живой массы тела.
По данным: *1* — [18], *2* — [34], *3* — [64].

Коэффициент корреляции между ln C и ln W 0,912.

Количественным закономерностям питания слизней посвящено много работ, но в подавляющем большинстве их приведены только отрывочные сведения. Детальный материал, который может служить основой для выявления зависимости между массой тела и величиной рациона, содержится только в трех публикациях. Л. В. Пахоруковой [18] была определена величина рациона у *Deroceras reticulatum* (Müll.) и *D. agreste* при питании капустой и салатом. В работе показано, что при групповом содержании мелких особей (до 350 мг живой массы) на капусте скорость потребления пищи резко снижается. По-видимому, салат является лучшей пищей для содержания молоди слизней в лабораторных условиях. Нами уже отмечалось, что мелкие особи избирательно выедают наиболее мягкие и лучше усваиваемые части растений. У мелких слизней зарегистрирована и большая вариабельность величины рациона. В работе [34] определена величина рациона у *Limax flavus* (L.) и *Arion hortensis* (Fér.) при питании морковью и клубнями картофеля. Показано, что морковь не может быть для этих видов основной пищей, так как величина рациона при ее потреблении резко снижена. Влиянием температуры на скорость потребления пищи в данном случае можно пренебречь, так как у *A. hortensis* величина рациона не зависит от этого фактора, а скорость потребления пищи у *L. flavus* в диапазоне температур от 5 до 20 °С максимальна при 15 °С. Данные по потреблению картофеля совпадают с результатами Л. В. Пахоруковой (рис. 2). В работе [64] рассчитана зависимость между массой и величиной рациона у *Ariolimax columbianus* (Gould.). Основное количество опытов проведено на особях массой 13 г, поэтому использовали данные по величине рациона для особей этой группы.

Полученное выражение имет вид

$$C = 81{,}38 W^{0{,}37 \pm 0{,}06}. \qquad (63)$$

Дженнингс и Баркхам определяли величину рациона *A. ater* в природной популяции по количеству экскрементов у отловленных особей, используя выявленную в лаборатории зависи-

мость между этими показателями [47]. Полученные величины рациона оказались более низкими по сравнению с данными [18, 34, 64]. По-видимому, это обусловлено тем, что авторы [47] не учитывали периодичности дефекации в естественных условиях.

Для *E. vermiculata* была выявлена зависимость между количеством выделенных за сутки экскрементов, размером раковины и среднесуточной температурой воздуха [7]. Выражение, характеризующее эту зависимость, имеет вид

$$FU = 5{,}579 \cdot 10^{-8}\, l^{6{,}25 \pm 1{,}72}\, T^{0{,}64 \pm 0{,}19}, \qquad (64)$$

R — 0,868. Здесь FU — суточное количество экскрементов, которое варьировало от 10,0 до 41,5 мг воздушно-сухой массы; T — среднесуточная температура воздуха, которая в период исследований изменялась от 6,5 до 18 °C; l — высота раковины, которая у использованных в опыте улиток варьировала от 17,4 до 20,0 мм. Отдельные данные по величине рациона эобании при модальной среднесуточной температуре в естественном местообитании [12] и в лабораторных опытах приведены на рис. 3. Величина рациона этой улитки в лаборатории выше, чем в природных условиях. Увеличение скорости потребления пищи в лабораторных условиях по сравнению с естественными отмечено и у некоторых видов водных моллюсков [15].

Величина суточного рациона максимальна у слизней. У улиток тропического вида *A. fulica* она выше, чем у обитающей в умеренной зоне *Br. fruticum*. По мере увеличения массы индивидуумов различия рациона уменьшаются. У кустарниковой улитки при изменении массы особей в 100 раз (от 25 мг до 2,5 г) величина рациона по отношению к массе тела снижается в 2,58 раза. У ахатины, одной из самых крупных наземных улиток, при изменении массы в 2000 раз (от 50 мг до 100 г) величина рациона по отношению к массе тела снижается в 60 раз. Данные, полученные в экспериментах по определению величины рациона у гигантской тропической улитки *Strophoheilus oblongus Bec.* [49], оказались в 2 с лишним раза ниже полученных нами для одноразмерных особей *A. fulica*. Это и послужило причиной отмеченного [49] снижения массы *S. oblongus*. При изменении массы слизней в 400 раз (от 50 мг до 20 г) величина рациона по отношению к массе тела изменяется в 43,7 раза.

При потенцировании уравнения (47), рассчитанного по данным, полученным в опыте по потреблению *Br. fruticum* зеленых

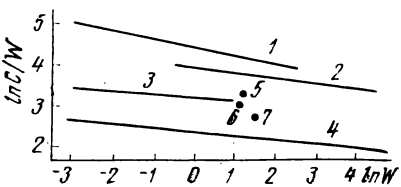


Рис. 3. Зависимость интенсивности питания разных групп моллюсков от массы их тела.

1 — слизни, *2* — ахатина, *3* — кустарниковая улитка, *4* — водные моллюски (рассчитано по данным [15]); *5—7* — эобания: при питании лопухом (*5*), лопухом и фильтровальной бумагой (*6*), в естественных условиях с учетом модальной среднесуточной температуры (*7*).

листьев крапивы, и выражении массы улиток в граммах, суточная величина рациона характеризуется выражением

$$C = 17{,}85 W^{0{,}70}. \quad (65)$$

Величина рациона, рассчитанная на основе уравнения (65), ниже, чем этот показатель в природных условиях (61). Эти данные служат дополнительным подтверждением того, что в естественных местообитаниях рассматриваемого вида крапива не может быть основным компонентом пищевого рациона кустарниковой улитки, как считалось ранее [26].

Скорость потребления пищи у наземных моллюсков определяется не только размерами индивидуумов, но и скоростью прохождения пищи через пищеварительный тракт. Для анализа влияния последнего фактора необходимо учитывать характер питания наземных моллюсков. При потреблении разных кормов время приема пищи сильно варьирует [67] и может составлять до 180 мин [4]. По другим данным [36], выделяются в среднем три (один — шесть) периода питания. Первый продолжается 59 ± 22 мин и более выражен, чем второй и третий (соответственно 40 ± 27 и 41 ± 28 мин). Интервалы между приемами пищи неопределенной продолжительности. В разных условиях время прохождения пищи через пищеварительный тракт наземных моллюсков может изменяться от нескольких часов до 2 сут [6, 33, 36].

В литературе уже показано, что следует различать максимальный и обычный пищевые рационы [25]. У обитающих в пустыне улиток из рода *Sphincterochila* продолжительность периода активности не превышает одного месяца в году [68, 73]. В таких экстремальных условиях существования различия между нормальным и максимальным рационами, по-видимому, отсутствуют. Величина суточного рациона у этих улиток равна примерно 77,5 мг/г живой массы тела (общая масса пищевого комка с учетом минеральной значительно выше). Максимальные рационы у *Br. fruticum* и *E. vermiculata* при 60 %-м уровне усвояемости пищи равны 68,0 и 71,4 мг/г живой массы соответственно. Приведенные данные свидетельствуют, что величины максимальных рационов у разных по экологии видов близки, однако неодинаково время прохождения пищи через пищеварительный тракт. У исследованных нами особей кустарниковой улитки и эобании максимальное количество пищи, потребленное за суточный период активности, усваивается за 2 сут.

Значительная скорость потребления пищи у слизней — следствие редукции раковины и более высоких энергетических потребностей, обусловленных их большей подвижностью. Различия в величине рациона у ахатины и кустарниковой улитки связаны со скоростью прохождения пищи через пищеварительный тракт. У ахатины, обитающей в условиях тропического климата, этот процесс более стабилизирован, чем у кустарни-

ковой улитки, живущей в условиях со значительными перепадами суточных температур и периодическими заморозками. Это подтверждают и результаты опыта по потреблению ахатиной моркови и фильтровальной бумаги. Улиток в течение суток за три дня до начала опытов выдерживали вне помещения и подвергали воздействию перепадов температур, типичных для *Br. fruticum*. Величина суточного рациона ахатины в этом опыте близка к таковой кустарниковой улитки сходной массы. Отметим, что температура воздуха 5 °С в литературе указана как летальная для *A. fulica* [70].

Сравнение данных по пищевой активности наземных моллюсков и мокриц, имеющих сходный состав рациона, включающего большое количество растительных остатков [81], показывает, что для моллюсков характерны высокие скорость потребления пищи и уровень ее усвоения, в то время как у мокриц при большой скорости потребления пищи эффективность ее усвоения низка. Эти различия обусловлены строением пищеварительной системы и особенностями переработки пищи при сходной величине пищевого рациона. У дождевого червя (*Lumbricus rubellus* Hoffmeister) основным компонентом которого являются отмершие части растений [22], величина рациона сходна с таковой слизней одинаковой массы. Это свидетельствует, что скорость потребления пищи, помимо систематической близости, определяется сходством жизненных форм, экологических ниш и климатическими особенностями местообитаний, в то время как эффективность усвоения пищи у наземных моллюсков — составом пищевого рациона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А. Ф., Голиков А. Н. Некоторые закономерности соотношения между размером и весом у моллюсков // Зоол. журн. 1974. Т. 53, № 4. С. 517—530.

2. Андрейкевич Е. В. О некоторых экологических особенностях виноградной улитки в Литве // Тр. АН ЛитССР. 1969. Сер. В. Т. 50, вып. 3. С. 63—68.

3. Гиляров М. С., Стриганова Б. Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Зоология беспозвоночных. Т. 5. Почвенная зоология: [Итоги науки и техники ВИНИТИ АН СССР]. М., 1978. С. 8—69.

4. Даутов С. Ш. Индукторы пищевого поведения у *Helix vulgaris*, Stylommatophora, Helicidae // Зоол. журн. 1979. Т. 58, № 10. С. 1464—1469.

5. Зейферт Д. В. Количественная характеристика питания наземного моллюска *Bradybaena fruticum* в природных условиях // Информационные материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1979. С. 60—61.

6. Зейферт Д. В. Некоторые особенности питания наземных моллюсков // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. 8 Всесоюз. совещ. Кн. 1. Ашхабад, 1984. С. 108—109.

7. Зейферт Д. В. Некоторые аспекты биоэнергетики наземных моллюсков // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 76—88.

8. Зейферт Д. В. Определение веса наземных моллюсков по морфометрическим показателям // Проблемы почвенной зоологии. Минск, 1978. С. 93—95.

9. Зейферт Д. В. Особенности внутрипопуляционного распространения *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Информационные материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1977. С. 27—28.

10. Зейферт Д. В. Роль пищевых факторов в экологии наземных моллюсков // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л., 1979. С. 157—158.

11. Зейферт Д. В., Пинаев Б. Е., Трещева Н. В., Дружинина Т. И. Результаты изучения террариумной популяции наземного моллюска *Achatina fulica* Bowdich // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980. С. 83—85.

12. Зейферт Д. В., Шутов С. В. Оценка роли некоторых наземных моллюсков в переработке листового опада // Экология. 1978. № 5. С. 58—61.

13. Карабаева С. Д. О биологии размножения и питания *Bradybaena lantzi* и *Br. plectotropis* // Моллюски, их систематика, эволюция и значение в природе. Л., 1975. С. 34—35.

14. Лихарев И. М., Виктор А. И. Слизни фауны СССР и сопредельных стран (*Gastropoda terrestria nuda*). Л.: Наука, 1980. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 5. Нов. сер., № 122).

15. Луканина Е. А. Трофология водных моллюсков: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1983.

16. Матекин П. В., Уголкова Н. Г. Значение экспериментов животных фитофагов в восстановлении первичной продукции консорций // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 6. С. 898—914.

17. Павлютин А. П. Методы определения усвояемости пищи у водных животных // Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 2. С. 288—293.

18. Пахорукова Л. В. Количественное исследование питания полевого (*Deroceras agrestis*) и сетчатого (*D. reticulatum*) слизней // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 1. С. 29—33.

19. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970.

20. Стриганова Б. Р. Методы оценки деятельности беспозвоночных — сапрофагов в почве // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975. С. 108—127.

21. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980.

22. Стриганова Б. Р. Пищевые потребности кивсяков *Rossiulus kessleri* (Lohm.) // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. IV. Беспозвоночные. [Материалы 4-го Всесоюзного совещания]. Свердловск, 1984. С. 37—38.

23. Стриганова Б. Р. Сравнительная оценка пищевых рационов дождевых червей // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. 8 Всесоюз. совещ. Кн. 2. Ашхабад, 1984. С. 116—117.

24. Стриганова Б. Р., Чернов Ю. И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М., 1980. С. 269—288.

25. Сущеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975.

26. Хохуткин И. М. Характер распределения *Bradybaena fruticum* и его биомасса // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968. С. 66—67.

27. Bailey S. E. R. Circannual and circadian rhythms in the snail *Helix aspersa* Müller and the photoperiodic control of annual activity and reproduction // J. Comp. Physiol. 1981. V. 142, N 1. P. 89—94.

28. Barret B. W., Chatfield J. E. Discus rotundatus (Müller) growing on algae // J. Conch. 1972. V. 27, N 1. P. 13—21.

29. Bless R. Beitrag zur Ernährungsweise ausgewählter Nacktschneckenarten des Naturparks Kottenforst — Ville // Anz. Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz. 1977. Bd 50, N 5. S. 73—74.

30. Bogucki Z., Helczyk-Kazecka B. Efficiency of food assimilation in the Roman snail (*Helix pomatia* L.) // Bull. Soc. Amis Sci. et Lett. Poznan. 1977 (1978). Ser. D. V. 17. P. 157—167.

31. Charrier M., Daguzan J. Etude de la consommation alimentaire et de la production de l'escargot «petit gris» *Helix aspersa* Müller (gasteropode pulmone terrestre) eleve sous abri // Haliotis. 1980. V. 10, N 1. P. 41—44.

32. Chatfield J. E. Aspects of feeding and growth in land snails // Malacologia. 1973. V. 14. P. 391—392.
33. Chatfield J. E. Studies on food and feeding in some European land molluscs // J. Conch. 1976. V. 29, N 1. P. 5—20.
34. Davidson D. H. Assimilation efficiencies of slug on different food materials // Oecologia. 1976. V. 26, N 3. P. 267—273.
35. Dirzo R. E. Experimental studies on slug — plant interactions. 1. The acceptability of thirty plant species to the slug Agriolimax caruanae // J. Ecol. 1980. V. 68, N 3. P. 981—998.
36. Dobson D., Bailey S. Duration of feeding and crop fullness in Deroceras reticulatum // J. Mollusc. Stud. 1982. V. 48, N 3. P. 371—372.
37. Duthoit C. M. G. Slugs and food preferences // Plant Pathol. 1964. V. 13, N 2. P. 73—78.
38. Fonolla J., Sanz M. R. Etude de la capacité cellulolytique de l'escargot Helix aspersa nourri avec des rations semisynthetiques // Ann. Zootechn. 1984. V. 33, N 1. P. 99—110.
39. Fonolla J., Sanz M. R., Prieto C., Guerrero J. E. Determination de la valeur nutritive de differentes rations chez l'escarcot Helix aspersa, dans des conditions ecologiques controlees // Haliotis. 1980. V. 10, N 1. P. 37—40.
40. Frain J. M., Newell P. F. Meal size and feeding assay for *Deroceras reticulatum* (Müll) // J. Mollusc. Stud. 1981. V. 48, N 1. P. 98—99.
41. Frömming E. Quantitative Untersuchung über die Bedeutung bodenbewohnender Landschnecken für den Abbau des Fallaubes // Biol. Zbl. 1956. Bd 75, N 11/12. S. 705—711.
42. Gelperin A. Behavioral studies of gastropod feedind // Veliger. 1977. V. 20, N 1. P. 58.
43. Gilbertson L. H. Notes on the biology of snail Sonorella odorata in Arizona // Nautilus. 1969. V. 83, N 1. P. 29—34.
44. Grime J. P., MacPherson-Stewart S. F., Dearman R. S. An investigation of leaf palatability using the snail *Cepaea nemoralis* L. // J. Ecol. 1968. V. 56, N 2. P. 405—420.
45. Howes N. H., Wells G. P. The water relations of snails and slugs. 1. Weight rhythms in Helix pomatia L.// J. Experim. Biol. 1934. V. 11, N 2. P. 327—343.
46. Jennings T. J., Barkham J. P. Food of slugs in mixed deciduous woodland // Oikos. 1975. V. 26, N 2. P. 211—221.
47. Jennings T. J., Barkham J. P. Quantitative study of feeding in woodland by the slug Arion ater // Oikos. 1976. V. 27, N 1. P. 168—173.
48. Jensen T. F. A tentative energy burget for a summer populations of *Arion ater* L. (Gastropoda: Pulmonata) // Natura jut. 1975. V. 18. P. 10—20.
49. Jorge F. B., Petersen J. A., Ditadi A. S. F. Metabolic balances in *Strophocheilus* (Pulmonata, Mollusca) on different diets // Comp. Biochem. Physiol. 1970. V. 33, N 4. P. 837—843.
50. Kornobis S., Bogucki Z. Food assimilativeness in some species of the *Helix* L. (Helicidae, Gastropoda) genus // Bull. Soc. Amis Sci. et Lett. Poznan, 1973. Ser. D. V. 14. P. 71—75.
51. Lazaridou-Dimitriadou M., Daguzan J. Consommtion alimentaire production et bilan energetique chez *Euparypha pisana* (Müller) (Gastropoda Pulmone) // Ann. Natur. Alim. 1978. V. 32. P. 1317—1350.
52. Lindquist B. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einuger Landmollusken für die Zersetzung der Waldstreu // K. Fysiogr. Sallsk. Lund. Forh. 1941. V. 11. S. 1—13.
53. Lutman J. The role of slugs in an Agrostis — Festuca grassland // Prod. Ecology British Moors and mountain Grasslands. Berlin, 1978. P. 332—347.
54. Marcuzzi G., Turchetto Lafisca M. On lipases in litter feeding invertebrates // Pedobiologia. 1977. V. 17, N 2. P. 135—144.

55. Marcuzzi G., Turchetto Lafisca M. On the effect of temperature on the lipase activity in some soil animals // Pedobiologia. 1977. V. 17, N 2. P. 175—182.

56. Mason C. F. Food. feeding rates and assimilation in woodland snails // Oecologia. 1970. V. 4, N 4. P. 358—373.

57. Moisa-Grossu D. Influenta temperaturii asupra eficientei utilizarii energiei hranei la melcul de livada (*Helix pomatia* L.) // Studii si cercetari biol. 1969. Ser. zool. V. 21, N 4. P. 321—326.

58. Mooser H., Wieser W. Copper and nutrition in *Helix pomatia* (L.) // Oecologia. 1979. V. 42, N 2. P. 241—251.

59. Pallant D. A quantitative study of feeding in woodland by the grey field slug *Agriolimax reticulatus* (Müller) // Proc. Malacol. Soc. L., 1970. V. 39, N 1. P. 83—87.

60. Pallant D. Assimilation in the grey field slug, *Agriolimax reticulatus* (Müller) // Proc. Malacol. Soc. L. 1974. V. 41, N 2. P. 99—107.

61. Petersen H., Luxton M. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // Oikos. 1982. V. 39, N 3. P. 287—388.

62. Raut S. K., Ghose K. C. Food preference and feeding behaviour of two pestiferous snails, Achatina fulica Bowdich and Macrochlamys indica Godwin — Austen // Rec. Zool. Surv. India. 1983. V. 80, N 3/4. P. 421—440.

63. Richardson A. M. M. Food, feeding rates and assimilations in the land snail *Cepaea nemoralis* L.// Oecologia. 1975. V. 19, N 1. P. 59—70.

64. Richter K. O. Rspects of nutrient cycling by *Ariolimax columbianus* (Mollusca: Arionidae) in Pacific Northwest coniferous forests // Pedobiologia. 1979. V. 19, N 1. P. 60—74.

65. Scheerboom J. E. M., Doderer A. The effects of artificially raised haemolymph — glucose concentrations on feeding, locomotory activity, growth and egg production of the pond snail Lymnaea stagnalis // Proc. Kon. Ned. Akad. Wenensch. 1978. Ser. C. V. 81, N 4. P. 377—386.

66. Seifert D. V., Shutov S. V. The consumption of leaf litter by land litter by land molluscs // Pedobiologia. 1981. V. 21, N 3. P. 159—165.

67. Senseman D. M. Short — term control of food intake by the terrestrial slug Ariolmax // J. Comp. Physiol. 1978. Ser. A. V. 124, N 1. P. 37—48.

68. Senseman D. M. Starch: a potent feeding stimulant for the terrestrial slug Ariolimax californicus // J. Chem. Ecol. 1977. V. 3, N 6. P. 707—715.

69. Shachak M., Steinberger Y. An algae — desert snail food chain: energy flow and soil turnover // Oecologia. 1980. V. 46, N 3. P. 402—411.

70. Singh C., Bihar R. B. S. The giant African land shail Achatina fulica Bowdich in Bihar // J. Bombay Natur. Hist. Soc. 1969. V. 66, N 1. P. 201—203.

71. Smith A. S., Weel P. B. van. On the protease and amylase production in the midgut gland of joung and mature African snails // Experientia. 1960. V. 16, N 1. P. 60—61.

72. Soedigdo R., Nio Lie Sien, Adiwikarta Soekeni, Barnett R. C. Cellulase from snail *Achatina fulica* (Fer.)// Physiol. Zool. 1970. V. 43, N 2. P. 139—144.

73. Steinberger Y., Grossman S., Dubinsky Z. Changes in organic storage compounds during the active and inactive periods in a desert snail, *Sphincterochila prophetarum* // Comp. Biochem. Physiol. 1982. V. 71 A, N 1. P. 41—46.

74. Stern G. Bilan energetique de la limace *Arion rufus* (Mollusque Pulmone) en periode de croissanse // C. R. Acad. Sci. Paris, 1969. Ser. D. V. 269, N 11. P. 1015—1018.

75. Thirwell M. D., Strasdine G. A., Whitaker D. R. A comparison of hydrolase and lytic activities of the digestive juices of the giant African snail *Achatina fulica* and *Helix pomatia* // Canadian J. Biochem. and Physiol. 1963. V. 41. P. 1603—1610.

76. Thomas J. D., Grealy B., Fennel G. F. The effects of varying

the quantity and quality of various plants on feeding and growth of *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda) // Oikos. 1983. V. 41, N 1. P. 77—90.

77. Turcek F. J. Studies on the ecology and production of the Roman snail Helix pomatia L.// Biologia (CSSR). 1970. V. 25, N 2. P. 103—108.

78. Vater G. Zur Biologie von Vitrinobrachium breve (Fer.) (Gastropoda, Vitrinidae) // Malacol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, 1977. Bd 5, N 2. S. 285—296.

79. Weel P. B. van. The effect of diets in the giant snail *Achatina fulica Bowdich* // Experientia. 1959. V. 15, N 3. P. 110—111.

80. Weel P. B. van. The effect of special diets on the digestion processes (enzyme production and resorption) in the African giant snail *Achatina fulica* Bowdich // Z. Vergl. Physiol. 1959. V. 42, N 5. P. 433—448.

81. Wieser W. Consumer strategies of terrestrial gastropods and isopods // Oecologia. 1978. V. 36, N 2. P. 191—201.

82. Williamson P. Size — weight relationships and field growth rates of the land snail *Cepaea nemoralis* L.// J. Anim. Ecol. 1976. V. 45, N 3. P. 875—885.

83. Williamson P. Use of ^{65}Zn to determine the field metabolism of the snail *Cepaea nemoralis* L.// Ecology. 1975. V. 56, N 5. P. 1185—1192.

84. Williamson P., Cameron R. A. D. Natural diet of the landsnail *Cepaea nemoralis* // Oikos. 1976. V. 27, N 3. P. 493—500.

85. Wolda H., Zweep A., Schuitema K. A. The role of food in the dynamics of populations of the land snail *Cepaea nemoralis* // Oecologia. 1971. V. 7, N 4. P. 361—381.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ И РОСТА ЖИВОТНЫХ · 1990

В. Р. ДОЛЬНИК, С. Н. ПОСТНИКОВ

КАЛОРИЙНОСТЬ ОБЪЕКТОВ ПИТАНИЯ И ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ ПТИЦ

Исследования предыдущего десятилетия [7, 8, 9, 11, 13, 16, 19, 20] показали, насколько эффективно в экологии соединение методов учета численности птиц, выяснения спектра питания, биоэнергетических методов измерения и расчета их энергетических потребностей. Для массового и широкого изучения роли птиц в экосистемах необходимо накопление данных по удельной калорийности пищевых объектов (УКП) и приведения их в форму, удобную для использования экологами.

В последние годы авторы продолжали измерения УКП[1] и собирали литературные данные. Цель работы — обобщить известные материалы о калорийности объектов питания птиц, определить средние взвешенные калорийности главных пищевых групп, границы, в пределах которых варьирует калорийность, и дать метод расчета пищевых потребностей свободноживущих птиц.

Сведения о калорийности растений и животных могут быть использованы в разного рода ботанических и зоологических исследованиях, так как орнитологическая направленность материалов этой статьи в сущности проявляется лишь в том, что из всех пищевых объектов мы рассматриваем лишь те, которые поедаются птицами.

Материал и методы

Калорийность определяли двумя методами: сжиганием в калориметре или химическим анализом главных компонентов образца с последующим вычислением суммарной калорийности по известной калорийности компонентов. Вызревшие семена собирали на Среднем Урале и Куршской косе Балтийского моря, сушили при 60 °С и сохраняли в комнатных условиях в течение 0,5—3 мес до анализа. Затем семена очищали от скорлупок и оболочек, так как для калориметрирования брали только содержимое семени. С оболочкой использовали лишь те из них, которые не очищают вьюрковые, овсянковые и ткачиковые пти-

[1] В статье во всех случаях, кроме специально оговоренных, приводится удельная калорийность в ккал/г сухого объекта.

Таблица 1

Калорийность семян некоторых растений, поедаемых птицами

Семейство, вид	Калорийность, ккал/г
Тип. Голосеменные — Gymnospermae	
Пихта — *Abies alba*	7,09
Ель — *Picea excelsa* Link.	5,41
Ель — *Picea abies*	6,05
Лиственница — *Larix rossica* Ginsky	6,51
Сибирская сосна — *Pinus sibirica* Maur.	7,34
Сосна лесная — *Pinus silvestris* L.	6,54
Европейский кедр — *Pinus cembra*	7,26
Кедровый стланник — *Pinus pumila*	7,53
Тип. Покрытосеменные — Angiospermae	
Сем. Злаковые — Gramineae	
Кукуруза — *Zea mays* L.	4,32
Просо — *Panicum miliaceum* L.	4,41
Щетинник — *Setaria virigis* P. B.	4,47
Канареечник — *Digraphis arundinacea* Trin.	4,39
Тимофеевка — *Phleum pratense* L.	4,86
Овес — *Avena sativa* L.	4,64
Костер безостый — *Bromus sp.*	4,49
Пырей — *Agropodon* sp.	4,07
Рожь — *Secale cereale* L.	4,44
Пшеница — *Triticum alstivum* L.	4,47
Ячмень — *Hordeum vulgare* L.	4,22
Сем. Осоковые — Cyperacea	
Пушица — *Eriophorum vaginatum* L.	5,30
Осока — *Carex* sp.	5,21
Сем. Ивовые — Salicaceae	
Тополь черный — *Populus nigra* L.	5,67
Сем. Березовые — Betulaceae	
Береза — *Betula* sp.	5,50
Береза бородавчатая — *Betula verucosa* Ehrs	5,15
Орешник — *Corelus avellana*	7,38
Ольха — *Alnus incana* Mnch.	5,26
Ольха черная — *Alnus glutinosa*	5,26
Сем. Буковые — Fagaceae	
Бук — *Fagus silvatica*	6,84
Дуб — *Qrercus robur* L.	4,47
Дуб — *Q. petraea*	4,23
Сем. Вязовые — Ulmaceae	
Вяз — *Ulmus laevis*	5,65
Сем. Тутовые — Moraceae	
Конопля — *Cannabis sativa* L.	7,23
Сем. Крапивные — Urticaceae	
Крапива — *Urtica dioica* L.	3,84
Сем. Гречишные — Polygonaceae	
Щавель — *Rumex crispus* L.	4,79
Птичья гречишка — *Polygonum aviculare* L.	4,65
Гречиха — *Fagopyrum sagittatum* Gilib.	4,10
Сем. Лебедовые — Chenopodiaceae	
Марь белая — *Chenopodium album* L.	4,78
Лебеда раскидистая — *Atriplex patula* L.	4,92
Сем. Щирицевые — Amaranthaceae	

Продолжение табл. 1

Семейство, вид	Калорийность, ккал/г
Щирица — *Amaranthus retroflexus* L.	4,62
Сем. Гвоздичные — Caryophyllaceae	
Мокрица — *Stellaria media* Vill. Gilib.	4,50
Ясколка — *Cerastium caespitosum*	4,38
Сем. Маковые — Papaveraceae	
Мак — *Papaver rhocas* L.	6,30
Сем. Крестоцветные — Cruciferae	
Крупка — *Draba nemorosa* L.	6,25
Капуста — *Brassica oleracea* L.	6,10
Рапс — *Brassica napus L.*	7,45
Клоповник — *Lepidum ruderale* L.	5,41
Ярутка — *Thlaspi arvense* L.	5,98
Рыжик — *Camelina grabrata* Fritsch	6,10
Пастушья сумка — *Capsella bursa pastoris* (L.) Moench	6,43
Сем. Розоцветные — Rosaceae	
Яблоня — *Molus sp.*	6,31
Рябина — *Sorbus aucuparia* L.	6,26
Ежевика — *Rubus caesius* L.	4,73
Гривилат — *Geum sp.*	5,69
Шиповник — *Rosa canina* L.	5,08
Вишня — *Cerasus vulgaris* Mill.	5,24
Черемуха — *Padus racemosa* C. K. Schneid	5,30
Сем. Бобовые — Leguminosae	
Донник белый — *Melilotus albus* Desr.	4,69
Клевер ползучий — *Trifolium repens* L.	5,21
Клевер луговой — *T. pratense* L.	4,98
Чечевица — *Leus culinaris* Medic.	4,43
Горох — *Pisium sativum* L.	4,40
Сем. Льновые — Linaceae	
Лен — *Linum usitatissimum* L.	7,12
Сем. Крушиновые — Rhamnaceae	
Крушина ольховидная — *Frangula alnus* Mill.	5,27
Сем. Лоховые — Flaeagnaceae	
Облепиха крушиновая — *Hippophae rhamnoides* L.	6,15
Сем. Жимолостные — *Caprifoliaceae*	
Калина обыкновенная — *Viburnum opulus* L.	5,95
Сем. Молочайные — Euphorbiaceae	
Молочай — *Euphorbia* sp.	5,33
Сем. Шишковые — Empetraceae	
Вороника — *Empetrum nugrum* L.	4,97
Сем. Кленовые — Aceraceа	
Клен — *Acer saccharinum* L.	4,83
Клен — *Acer negundo* L.	4,89
Клен — *Acer pseudoplatanus*	5,08
Клен — *Acer platanoides*	5,83
Клен — *Acer campestra*	5,55
Сем. Липовые — Tiliaceae	
Липа — *Tila cordata* Mill.	5,79
Сем. Онагриковые — *Onagriaceae*	

Окончание табл. 1

Семейство, вид	Калорийность, ккал/г	Семейство, вид	Калорийность, ккал/г
Осменник двулетний — *Onagra biennis* Scop.	6,18	Сем. Норичниковые — Scrophulariaceae	
Сем. Зонтичные — Umbelliferae		*Datura stramonium* L.	5,88
Пастернак — *Pastinaca sativa* L.	6,09	Сем. Подорожниковые — Plantaginaceae	
Сем. Вересковые — Ericaceae		Подорожник большой — *Plantago major* L.	5,49
Подбел — *Andromeda polifolia* L.	5,50	Подорожник ланцетовидный — *Plantago lanceolata* L.	5,20
Сем. Брусничные — Vaccinaceae		Сем. Маренные — Rubiaceae	
Брусника — *Vaccinium vitis idea* L.	5,83	Подмаренник — *Galium verum* L.	4,72
Черника — *Vaccinium myrtillus* L.	5,83	Сем. Сложноцветные — Compositae	
Клюква — *Oxycoccus quadripetalus* Gilib.	5,70	Подсолнечник — *Helianthus annuus* L.	7,50
Сем. Масличные — Oleaceae		Полынь горькая — *Artemisia absin dicum* L.	5,94
Сирень — *Syringa vulgaris* L	5,95	Полынь обыкновенная — *Artemisia vulgaris* L.	5,52
Ясень — *Fraxinus nigra* Marsh.	5,63	Лопух большой — *Arctium majus* L.	5,69
Ясень — *F. excelsior*	5,71	Репейник — *Arctium tomentosum* Mill.	4,98
Сем. Бурачниковые — Borraginaceae		Чертополох курчавый — *Carduus crispus* L.	6,70
Медуница — *Pylmonaria obscura* Dum.	4,77	Бодяк — *Cirsium lanceolatum* Scop.	6,73
Сем. Вербеновые — Verbenaceae		Бодяк огородный — *C. oleraceum* Scop.	6,15
Вербена — *Verbena sp.*	5,49	Козлобородник луговой — *Trogopogon pratense* L.	6,70
Сем. Губоцветные — Labiatae		Одуванчик — *Taraxacum officinale*	5,71
Пустырник — *Leonurus villosus* Des	5,78	Осот огородный — *Sonchus olera ceus* L.	6,15

Примечание. Таблица составлена на основании ранее опубликованных [3] и новых данных.

цы. Перед измерением семена высушивали в течение 3 сут при 60 °С до постоянной массы. Образцы почек, побегов, бутонов, цветов, плодов, ягод и листьев взвешивали непосредственно после сбора, высушивали, снова взвешивали для определения содержания воды и подвергали анализу. Образцы мелких беспозвоночных собирали, взвешивали и сжигали в калориметре.

Результаты

Семена растений. Калорийность семян варьирует от 3,84 до 7,5 ккал/г (см. табл. 1) [2]. Содержат много жира (и поэтому более калорийны и больше варьируют от вида к виду) семена голосеменных, тутовых, крестоцветных, розоцветных, льновых и сложноцветных. Долю этих пищевых объектов в рационе важно устанавливать отдельно, знать их видовой состав и калорийность. Калорийность в злаковых, осоковых, бобовых и других семействах варьирует незначительно, и поэтому для расчета рациона знание видового состава растений и их видовой калорийности не столь обязательно. У зяблика *Fringilla coelebs* L., широкого полифага, потребляющего семена 200 видов растений, средняя калорийность естественной растительной диеты 5,0 ккал/г. Зная это, можно вычислить энергетическое содержание диеты неузкоспециализированных зерноядных птиц.

Содержание влаги в спелых семенах (20 видов) в природе осенью в умеренном климате составило в среднем 25,6 ± 1,5 % и варьировало от 9,5 до 35 %. Следовательно, при изучении массы рациона важно знать содержание влаги в семенах, легко определяемое высушиванием проб при температуре 60 °С.

Ягоды. Приведем калорийность сочных плодов 23 видов растений, ккал/г:

Вид растения		Вид растения	
Ирга — *Amelanchier ovalis* Med.	4,58	Смородина черная — *Ribes nigrum* L.	4,41
Боярышник — *Grataegus sanguinea* Pall.	4,73	Смородина красная — *Ribes rubrum* L.	4,10
Рябина — *Sorbus aucuparia* L.	4,79 (4,76)*	Крушина ольховидная — *Frangula alnus* Mill.	5,27 (4,57)
Яблоня — *Malus*	4,75 (5,40)	Облепиха — *Hippophae rhamnoides* L.	5,56 (5,19)
Груша — *Pyrus*	4,77	Брусника — *Vaccinium vitis — idaea* L.	5,04
Земляника — *Fragaria vesca* L.	4,46	Черника — *Vaccinium myrtillus* L.	4,12
Шиповник — *Rosa canina* L.	4,29 (3,44)	Клюква — *Oxycoccus quadripetalus* Gilib.	4,08
Малина — *Rubus idaeus* L.	4,63	Бузина черная — *Sambucus nigra* L.	4,80
Ежевика — *Rubus caesius* L.	4,48	Бузина красная — *Sambucus racemosa* L.	6,23
Черемуха — *Padus racemosa* Gilib.	4,90	Калина — *Viburnum opulus* L.	4,34 (4,82)
Черемуха — *Padus maackii* (Rupr.) Kom.	5,25	Снежная ягода — *Symphoricarpus albus* Blake.	4,21
Вишня — *Gerasus vulgaris* Mill.	4,55 (4,08)		

* В скобках — калорийность мякоти плодов.

[2] В табл. 1 приведена удельная калорийность ядер семян. Если требуется рассчитать удельную калорийность семян вместе с оболочкой, нужно путем взвешивания установить соотношение масс ядер и оболочек данного вида; удельная калорийность оболочек 4,2 ккал/г.

Одни виды птиц потребляют плоды целиком, другие — только мякоть, а третьи — только содержащиеся в плодах семена. УКП полных ягод варьировала от 4,08 до 6,23 ккал/г и в среднем может быть принята равной 4,7 ккал/г. Если усваивается одна мякоть, УКП изменяется от 3,44 до 5,4, составляя в среднем 4,6 ккал/г, а содержание воды в ягодах — от 90 до 60 % (в среднем 80 %), поэтому при определении рациона питающихся ягодами птиц необходимо устанавливать содержание воды в пробах ягод.

Другие части растений. Калорийность поедаемых птицами частей растений в среднем равна 5,18 ккал/г и меняется несильно:

Хвойные	
Хвоя (*Pinus silvestris*)	5,33
Побеги (*Larix daurica*, *Pinus silvestris*)	5,25
Веточки (*Larix daurica*)	5,26
Пыльники (*Pinus silvestris*)	5,60
Цветковые	
Листья культурных растений	5,00
Побеги (*Chosenia arbutifolia*)	5,00
Почки (*Betula glandulosa*, *Alnus crispa*, *Populus tremula*)	5,41
Мужские сережки (*Betula* sp., *Alnus crispa*)	5,25
Цветы (*Rosa* sp., *Malus* sp., (*Vaccinium* sp.)	4,50
Разнотравье	4,22
Посевы злаков	4,46
Ячмень, плевел	4,57

Содержание воды в почках — 51, в побегах — 38 и в зелени — 18—82 %. В других частях растений количество воды следует устанавливать при каждом исследовании.

Водные беспозвоночные. По калорийности водных беспозвоночных есть обширная гидробиологическая литература. Так как число видов велико и привести их все в рамках статьи невозможно, ограничимся сводкой по группам:

Группа, источник	Калорийность, ккал/г	Содержание воды, %
Черви (3 вида) [18]	5,28 (5,14—5,44)*	Нет свед.
Ракообразные (7 видов) [17]	4,25 (4,20—7,00)	79,5
Моллюски (4 вида) [6, 19]	4,94 (4,03—5,67)	80
Личинки водных насекомых (12 видов) [5, 10]	4,85 (2,60—6,00)	81

* В скобках — пределы значений.

Наземные беспозвоночные. Главные группы наземных беспозвоночных, поедаемых птицами,— малощетинковые черви,

Таблица 2

Калорийность некоторых наземных насекомых *

Отряд, стадия	Число видов	Калорийность, ккал/г	Отряд, стадия	Число видов	Калорийность, ккал/г
Collembola	3	4,92	Lepidoptera, гусеницы	12	5,74
Odonata, имаго . .	1	4,78	куколки	3	5,03
Orthoptera, имаго . .	3	5,37	имаго	5	5,83
Hemiptera, имаго . .	1	5,50	Trichoptera	1	4,78
Homoptera, имаго . .	4	5,64	Hymenoptera, личинки	2	5,65
Isoptera, имаго . .	1	6,05	имаго	2	5,44
Megaloptera, личинки .	1	5,21	Tenthredinidae, личинки	2	5,26
Coleoptera, яйца . .	2	5,39	Diptera, имаго	12	5,29
личинки .	8	5,84	Chironomidae, имаго	3	4,84
предкуколки	2	6,59			
куколки .	1	5,70			
имаго . . .	1	4,97			

* Помимо оригинальных измерений, использованы известные данные [3, 5].

пауки, насекомые. Калорийность червей (4 видов) 4,74, пауков (5 видов) — 5,62, наземных насекомых: яиц — 5,4 (n=2), личинок — 5,55 (n=25), куколок — 5,37 (n=4) и имаго — 5,55 (n=23), в среднем 5,61 ккал/г (n=62) (табл. 2).

Содержание воды в насекомых составляет: у активных личинок — 80 (n=8), зимующих личинок — 73,3 (n=2), куколок — 71,8 (n=1), активных имаго — 61,9 ± 1,5 (n=17), зимующих имаго — 50,4 % (n=2). Широкая вариация содержания воды у насекомых (48—90 %) не позволяет использовать сырую массу для вычисления рациона, однако, учитывая, что в основном птицы питаются большим набором насекомых, в умеренном климате в некоторых случаях может оказаться возможным пользоваться калорийностью сырой биомассы насекомых, которая в таком случае составит: у активных личинок — 1,1, активных имаго — 2,1 ккал/г сырой массы.

Позвоночные животные. Как видно из табл. 3, калорийность рыб выше, чем амфибий, рептилий и млекопитающих; калорийность наземных позвоночных возрастает в ряду амфибии — рептилии — млекопитающие — птицы. Предельная калорийность птиц (8,9 ккал/г) превосходит калорийность всех остальных групп животного царства и даже самых жирных семян. Поскольку птицы в некоторые сезоны (миграция, зима) могут накапливать жировые резервы до 50 % массы тела, мы приводим их калорийность в обычном состоянии и в состоянии крайней жирности. Для птиц целесообразно привести отдельно калорийность яиц и птенцов, так как они имеют большое значение в питании хищников.

Таблица 3

Калорийность позвоночных животных

Класс, стадия	Число видов	Калорийность,		Вода, %
		г/сырого вещества	г/сухого вещества	
Pisces	41	1,34	5,29 (5,1—6,7)	74,1
Amphibia	3	0,81	4,1	80,2
Reptilia	3	1,41	4,7	70,0
Aves (средняя)	54	1,84	5,57 (4,3—8,9)	67,0
Яйца				
птенцовых	23	1,10	5,19	79,6
выводковых	9	1,67	6,15	63,2
Птенцы				
птенцовых	6	1,25	5,2	76,0
выводковых	3	1,60	5,1	68,2
Взрослые				
нежирные	24	1,73	5,57	69,0
жирные *	12	2,61	6,52	46,4
Mammalia	25	1,73	4,88 (4,0—7,0)	71,6

Примечание. Помимо оригинальных данных использованы работы [1, 12—15, 17]. В скобках — пределы значений.
* С максимальными резервами перед перелетом морей.

У позвоночных животных содержание воды в теле меняется не столь широко, как у многих беспозвоночных, калорийность сырой массы тела позвоночных — достаточно устойчивая величина (см. табл. 3).

Расчет пищевых потребностей птиц

Чтобы рассчитать сухую массу пищи (СМП), которую должна потреблять птица для поддержания своей жизнедеятельности в естественной обстановке, необходимо знать удельную калорийность пищи (УКП), коэффициент усвоения пищи (КУП) и суточный энергетический бюджет (СЭБ) птицы. К настоящему времени СЭБ измерен в естественной обстановке у 30 видов птиц с массой тела от 4,8 до 5000 г. Вычисленное по этим данным уравнение зависимости СЭБ (ккал/сут) от массы тела птицы (m, г), позволяющее рассчитывать расход энергии птицей, если известна масса ее тела, имеет вид [4]:

$$\text{СЭБ, ккал/сут} = 2{,}88\, m^{0{,}63}. \qquad (1)$$

Очевидно, что СМП = СЭБ/УКП × КУП. Приведенные данные об УКП и опубликованные нами ранее работы по КУП [4, 7] позволяют рассчитывать уравнения зависимости СМП от массы тела свободноживущих птиц при разных диетах. Умножение УКП на КУП дает удельную усвояемую энергию пищи (ккал/г) —

Таблица 4

Удельная усвояемая энергия пищи и суточные потребности в пище у птиц

Группа	Удельная усвояемая энергия пищи, ккал/г		Коэффициенты a суточной потребности в пище, г/(сут · m)^{0,63}	
	сухой массы	живой массы	сухой массы	живой массы
Растения				
Семена	3,95	3,08	0,729	0,935
Хвоя, побеги, почки	1,72	0,956	1,671	3,00
Пауки	3,00	0,612	0,961	2,30
Насекомые наземные				
Личинки	4,11	0,822	0,701	3.50
Имаго	3,77	1,43	0,763	2,00
Рыбы	4,28	1,11	0,672	2,59
Амфибии	3,20	0,633	0,900	4,54
Рептилии	3,48	1,04	0,828	2,76
Птицы	4,12	1,36	0,698	2,11
Млекопитающие	3,61	1,02	0,796	2,80

ту часть полного калорического содержания 1 г пищи, которую птицы способны усваивать. В табл. 4 мы рассчитали этот показатель для главных групп пищи, потребляемой птицами, в двух формах: в ккал/г сухой пищи и в ккал/г сырой пищи, содержащей приведенное ранее среднее количество влаги. Для расчетов, безусловно, следует пользоваться первым значением. Второе приведено лишь для приблизительных оценок, которые в ряде случаев могут предшествовать окончательным расчетам. Например, если родители за день принесли птенцам 10 г личинок насекомых (полное энергетическое содержание 1,1 ккал/г×10 г= =11 ккал), то птенцы усвоили из пищи 0,822 ккал/г×10 г= 8,22 ккал (табл. 4); если после высушивания (при 60 °С в течение 3 сут) пробы ее масса составила 2 г, то усвоенная птенцами из этой пищи энергия должна составлять 8,22 ккал (4,11×2 г). В этом примере величины усвоенной энергии, рассчитанные по сырой и сухой пище, не разошлись, в действительности они могут разниться, причем первая намного более приблизительная, чем вторая.

Очень часто задача оказывается обратной: необходимо определить количество пищи, которое ежедневно потребляет птица или известное число птиц из окружающей среды. Эту величину, выраженную в килокалориях усвоенной энергии за сутки, дает нам уравнение (1). Чтобы перейти от усвоенной к потребленной птицами энергии, множитель уравнения 2,88 (обозначим его a) нужно разделить на удельную усвояемую энергию данной пищи. В табл. 4 приведены результаты такого деления для главных групп пищи (как для сухой ее массы, так и для живой). Получены новые множители для уравнения (1), позволяющие рас-

считывать потребление пищи (в сухой или сырой массе) свободноживущими птицами в зависимости от массы их тела. Например, коэффициент a при питании личинками насекомых равен 0,701 $m^{0,63}$ по сухой массе (или 3,5 по сырой). Соответствующие уравнения ожидаемого потребления пищи приобретают вид: г сухой пищи/сут$=0{,}701\ m^{0,63}$ и г сырой пищи$=3{,}5\ m^{0,63}$.

Чтобы рассчитать потребление пищи птицей данной массы тела (например, 100 г), нужно подставить значение массы в уравнение на место m и решить его[3]. Соответственно получаем $0{,}701\times100^{0,63}=12{,}76$ г сухой пищи в сутки, или $3{,}5\times100^{0,63}=$ $=63{,}7$ г сырой пищи в сутки. Приведенные в табл. 4 десять пар значений a дают десять пар уравнений, позволяющих рассчитывать пищевые потребности птиц любых размеров при питании наиболее распространенными группами пищевых объектов[4]. Это позволяет, наконец, количественно определять воздействие птиц на биомассы других видов в экосистеме, если известны видовой состав птиц, их численность и средняя масса тела[5].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Афанасьев В. А., Перельдик Н. Ш. Клеточное пушное звероводство. М.: Колос, 1966.

2. Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука, 1976.

3. Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л., 1982. С. 143—153. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 113).

4. Дольник В. Р., Кинжевская Л. И. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (*Apus apus*) и ласточек (*Delichon urbica, Hirundo rustica* // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 12. С. 1841—1851.

5. Ольшванг В. Н. Калорийность некоторых насекомых // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 29—36.

6. Полищук Л. В., Левин Г. П., Нинбург Е. А., Аншуков С. В. Калорийность беломорских мидий (*Mytilus edulis*) и суточное потребление энергии обыкновенной гагой // Экология и морфология гаг в СССР. Мурманск, 1978. С. 190—193.

7. Постников С. Н. Об энергетической роли птиц в экосистемах сос-

---

[3] Такие уравнения быстро решаются на микрокалькуляторе типа «Электроника» БЗ-18М, БЗ-19М и более высокого уровня, вручную — с помощью логарифмических таблиц после перевода их в форму:

$$\lg,\ \text{г/сут}=\lg a+0{,}63\lg m.$$

[4] При питании смешанным рационом нужно установить соотношение долей разных групп пищевых объектов в нем. Далее для каждой группы пищевых объектов по соответствующим уравнениям рассчитывают полное суточное потребление пищи. Затем его умножают на соответствующие доли этих объектов в рационе, и полученные массы суммируют. В случаях, если калорийность и усвояемость всех или части объектов, входящих в рацион, могут быть установлены более точно, пищевая потребность птицы может быть рассчитана на основе уравнения (1) путем деления коэффициента a на новые значения УКП и КУП. Данные по КУП отражены в наших работах [3, 7].

[5] Наиболее полный список массы тела птиц СССР см. в [2].

новых лесов // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1979. С. 35—39.

8. Постников С. Н. Усвоение пищи у зерноядных воробьиных птиц // Зоол. журн. 1976. Т. 5, № 3. С. 463—466.

9. Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков // Сравнительная экология фоновых видов птиц Ямальской тундры. Свердловск, 1977. С. 36—47.

10. Ashkenasie S. N., Safriel U. N. Time — energy budget of the semipalmated sandpiper Calidris pusilla at Barrow, Alaska // Ecology. 1979. V. 60, N 4. P. 783—799.

11. Holmes R. T., Sturges F. W. Annual energy expenditure by the avifauna of a northern hardwoods ecosystem // Oikos. 1973. V. 24. P. 24—29.

12. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. Granivorous birds in ecosystems / Ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh // International Biological Programme. London; New-York; Melbourne, 1977. V. 12. P. 127—204.

13. Koplin I. R., Collopy M. W., Albert R. B., Levenson H. Energetics of two wintering raptors // Auk. 1980. V. 97, N 4. P. 795—806.

14. Mosher I. A., Mattay P. F. Size dimorphism: a factor in energy savinds for broadwinged hauks // Auk. 1974. V. 91, N 2. P. 325—341.

15. Odum E. P., Marshall S. G., Marples T. G. The caloric content of migrating birds // Ecology. 1965. V. 46. P. 901—904.

16. Pinowski J., Wieloch M. Energy flow through nestlings and biomass production of House Sparrow, Passer d. domesticus (L.), and Tree Sparrow, Passer m. motanus (L.), populations in Poland // Productivity, population dinamics and systematics granivorous birds. Warszawa, 1972. P. 151—163.

17. Prus T. Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations // Pol. Arch. Hydrobiol. 1970. V. 17, N 1—2. P. 183—199.

18. Ricklefs R. E. Energetics of reproduction in birds // Avian Energetics / Ed. R. A. Paynter. Jr. Publications of the nattall ornithological Club. Cambridge; Massachusetts, 1974. N 15. P. 152—297.

19. Wallwork J. A. Calorimetric studies on soll invertebrates and their ecological significance // Progress in soll Zoology / Ed. J. Vanek. Prague, 1975. P. 231—240.

20. West G. C., Dewolfe B. B. Populations and Energetics of Taiga Birds Near Fairbanks, Alaska // Auk. 1974. V. 91, N 4. P. 757—775.

СОДЕРЖАНИЕ

С. Н. Постников. Поступление энергии из пищи у вьюрковых птиц (Fringillidae) при различных температурах 3
С. В. Пыжьянов. Потребление и использование энергии пищи при росте и развитии птенцов серебристой чайки 19
А. Н. Данилов. Интенсивность обменных процессов у леммингов 30
С. Л. Кузьмин, Д. Н. Тархнишвили, Р. В. Тартарашвили. Об экологии развития кавказской саламандры 40
Н. Л. Иванова. Особенности роста, развития, энергетики питания личинок остромордой лягушки, содержащихся на разных кормовых рационах 57
Ю. И. Коробейников. Питание и размножение жужелиц *Carabus henningi* F. W. в условиях Субарктики . . 65
Ю. Н. Баранчиков. Эффективность использования растительного ресурса олиго- и политрофными чешуекрылыми 73
Н. В. Николаева. Продукция личинок кровососущих комаров и ее регуляция на Севере 88
Д. В. Зейферт. Количественные аспекты питания наземных моллюсков 105
В. Р. Дольник, С. Н. Постников. Калорийность объектов питания и пищевые потребности птиц 131

УДК 591.5+598.8+826

Поступление энергии из пищи у вьюрковых птиц (Fringillidae) при различных температурах. Постников С. Н.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

У 14 видов вьюрковых птиц изучены особенности поступления энергии с пищей, усвоенной энергии летом и зимой при температурах от +30 до —40 °С. Исследование проведено при естественных температурах и фотопериодах в г. Свердловске (56°50′ с. ш.). Анализируются особенности поступления усвоенной энергии в зависимости от температуры среды у видов, разбитых на шесть групп по массе тела (13—18; 17—23; 19—24; 21—26; 23—34; 40—55 г). Адаптивная энергетическая радиация вьюрковых птиц при крайних значениях температур существования направлена на минимизацию энергозатрат, необходимых для жизни. Регулятором сохранения энергетического баланса являются адаптивные изменения массы тела.

Табл. 6. Библиогр. 20 назв.

УДК 591.538:598.422

Потребление и использование энергии пищи при росте и развитии птенцов серебристой чайки. Пыжьянов С. В.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Анализируются результаты экспериментального выкармливания птенцов серебристой чайки. Приводятся данные динамики массы тела, усвоенной энергии экспериментальных птенцов при 100 %-м уровне обеспеченности кормами, динамики массы тела свободноживущих птенцов от вылупления до подъема на крыло, массы тела птенцов в эксперименте при хроническом недокорме в возрасте от 2 до 28 дней. Показаны энергетические параметры роста (усвоенная энергия, коэффициент усвоения пищи, дневной энергетический бюджет и стоимость синтеза 1 г биомассы) и уровень потребления корма в различных сериях экспериментов при полном насыщении и недокармливании.

Табл. 7. Ил. 3. Библиогр. 13 назв.

УДК 577.3+599.322.4

Интенсивность обменных процессов у леммингов. Данилов А. Н.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Показано совпадение метаболических процессов у разных видов леммингов, что можно объяснить сходством экологических условий в местах обитания этих животных. Установлено, что энергозатраты у крупных зверьков при изменении температуры среды возрастают сильнее, чем у особей, имеющих меньшую массу. Участие самок в размножении вызывает повышение интенсивности обмена на 16—23 %.

Табл. 4. Ил. 1. Библиогр. 17 назв.

УДК 597.6+591:5

Об экологии развития кавказской саламандры. Кузьмин С. Л., Тархнишвили Д. Н., Тартарашвили Р. В.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Исследовали экологию онтогенеза кавказской саламандры (*Mertensiella caucasica* Waga) в природных условиях (Боржомский район Грузинской ССР). Изучение трофических связей личинок, сеголеток и взрослых особей показало значительную степень приуроченности животных к водным биотопам на протяжении почти всей жизни саламандр. Вновь метаморфизировавшие особи питаются, однако, сухопутными объектами. Интенсивность питания саламандр в отличие от лимнофильных видов Urodela не снижается во время метаморфоза. Скорость роста личинок, метаморфизирующих на второй год жизни, ниже, чем у лимнофильных хвостатых амфибий. Аллометрический рост, приводящий к характерным для кавказской саламандры пропорциям тела, наблюдается уже на самых ранних этапах личиночного развития. После метаморфоза рост животных замедлен.

Обсуждаются также вопросы размножения саламандры, смены биотопической приуроченности в онтогенезе, данные численности популяции.

Табл. 4. Ил. 3. Библиогр. 43 назв.

УДК 591.526

Особенности роста, развития, энергетики питания личинок остромордой лягушки, содержащихся на разных кормовых рационах. Иванова Н. Л.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Приводятся результаты исследований влияния кормового фактора на рост и развитие личинок остромордой лягушки в условиях эксперимента. Определены общее количество потребленного за весь личиночный период корма, коэффициент использования потребленного корма на рост. Показано, что в относительно однородных условиях и при минимальных генетических различиях в зависимости от кормового фактора могут формироваться несколько физиологически различных групп животных, которые обеспечивают приспособительные возможности популяции в меняющихся условиях среды.

Табл. 3. Ил. 3. Библиогр. 21 назв.

УДК.К. 595.7—11

Питание и размножение жужелиц *Carabus henningi* F. W. **в условиях Субарктики.** Коробейников Ю. И.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

В лабораторных условиях в течение двух сезонов размножения (1980—1981 гг.) у *C. henningi* F. W., многочисленного в поймах рек и кустарниковых зарослях в южной тундре (п-ов Ямал), прослежены сезонный ход изменения массы тела и плодовитость. Установлено, что максимальное увеличение массы тела жуков за одни сутки составляло у самок 26—40,8, у самцов 30—36,6 %. Увеличение массы тела у половозрелых самок связано с интенсивным питанием, уменьшение — с прекращением питания и последующей откладкой яиц. Плодовитость самок составляла 8—31 яйцо. Самки, приступающие к размножению в начале сезона, отличаются большим числом яиц в одной кладке (1—8) и меньшим их размером (3,7± ±0,8 мг), в конце сезона — меньшим числом яиц в кладке (1—3) и большим их размером (10,2±1,6 мг). Общая продукция яиц, оцениваемая по массе, в ранних и поздних кладках сходна.

Табл. 1. Ил. 4. Библиогр. 17 назв.

УДК 591.532:595.78

Эффективность использования растительного ресурса олиго- и политрофными чешуекрылыми. Баранчиков Ю. Н.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

На примере гусениц трех видов олиготрофных чешуекрылых (сибирского и березового шелкопрядов, боярышницы) и полифага (непарного шелкопряда), питающихся на лиственнице, березе, черемухе и боярышнике, продемонстрирована повышенная эффективность использования потребленной пищи на рост тела у специализированных консументов. Показано, что высокая эффективность питания может достигаться тремя путями: уменьшением затрат на метаболизм, повышением утилизации корма, обоими процессами совместно. Обсуждаются физиологические процессы адаптации специализированных насекомых к особенностям кормовых растений. Подчеркивается, что корректное сравнение эффективности питания разных видов растительноядных насекомых возможно только с учетом экологического своеобразия как консументов, так и кормовых растений.

Табл. 5. Ил. 2. Библиогр. 51 назв.

УДК 577.3+595.771

Продукция личинок кровососущих комаров и ее регуляция на Севере. Николаева Н. В.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Приводятся результаты многолетнего изучения динамики биомассы и продукции личинок комаров *Aedes* в биоценозах Южного Ямала. В разные сезоны продукция комаров в пойменном лесу составляла от 38,5 до 186,4 г сухого вещества, в тундре — от 6,0 до 19,6 г в расчете на 1 га территории биоценоза. Продолжительный период роста и достаточно интенсивное питание обусловливают достижение личинками высоких значений массы по сравнению с теми, что отмечены для других популяций комаров этой группы. Плотность населения не влияет прямо на рост личинок, в то время как температура воды оказывает на него заметное воздействие. Отсутствие повышенной конкуренции из-за пищи и пространства, а также эффективных хищников в водоемах способствуют высокой выживаемости личинок и созданию значительной продукции, изменения которой по годам сравнительно невелики.

Табл. 5. Ил. 2. Библиогр. 46 назв.

УДК 574.4+594.38

Количественные аспекты питания наземных моллюсков. Зейферт Д. В.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

По потреблению различных кормов проведен анализ факторов, определяющих эффективность усвоения пищи и величину суточного рациона. Эффективность усвоения пищи варьирует в широких пределах и зависит от содержания в ней клетчатки; средняя величина коэффициента усвояемости пищи составляет 60 %. Пищевая избирательность наземных моллюсков обусловлена особенностями их адаптации к различным экологическим условиям и разной доступностью пищевых объектов в естественных местообитаниях. На основе данных, описывающих зависимость между суточным рационом и мас-

сой тела, выделено три группы наземных моллюсков, различающихся по величине рациона относительно массы тела. Величина суточного рациона у тропических улиток превышает аналогичные данные для улиток из умеренной зоны, этот показатель максимален у слизней.

Табл. 5. Ил. 3. Библиогр. 85 назв.

УДК 591.538:598.2

Калорийность объектов питания и пищевые потребности птиц. Дольник В. Р., Постников С. Н.// Энергетика питания и роста животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Измерения авторов и литературные данные о более чем 350 видах поедаемых птицами растений и животных позволили составить таблицы калорийности главных объектов питания птиц. Данные об удельной калорийности — основа для расчета потребляемой свободноживущими птицами энергии, если известны сведения о видовом составе и массе рациона. Определены коэффициенты девяти уравнений, с помощью которых можно рассчитывать, зная массу тела свободноживущей птицы, ее пищевые потребности (в граммах) для девяти важнейших групп естественной пищи.

Табл. 4. Библиогр. 20 назв.

ЭНЕРГЕТИКА ПИТАНИЯ
И РОСТА ЖИВОТНЫХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом Института
экологии растений и животных
и НИСО УрО АН СССР
по плану выпуска 1989 г.

Редактор А. И. Пономарева
Художник М. Н. Гарипов
Технический редактор Н. Р. Рабинович
Корректор Н. В. Каткова

Сдано в набор 10.02.89. Подписано к печати 13.02.90.
НС 17032. Формат 60×90$^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 2.
Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 9,5.
Уч.-изд. л. 10,5. Тираж 600. Заказ 90. Цена 1 р. 60 к.

620008 Свердловск, ГСП-219, ул. 8 Марта, 202,
Институт экологии растений и животных
Свердловск, просп. Ленина, 49.
Типография изд-ва «Уральский рабочий».