

УДК 591.53: 597.9

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ И РАЗМЕРЫ ДОБЫЧИ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА В ОНТОГЕНЕЗЕ

С. Л. Кузьмин

В период личиночного развития интенсивности питания сибирского углозуба возрастает до метаморфоза, а ее разброс в пределах отдельных стадий стабилизируется; одновременно возрастает пищедобывательная активность и расширяется спектр питания. В период метаморфоза снижаются пищедобывательная активность и интенсивность питания, тогда как разброс значений последней возрастает. В постметаморфозном периоде интенсивность питания сначала увеличивается, а затем снижается. Средняя калорийность кормов в период жизни в воде ниже, чем на суше. Обсуждается динамика биоценотической роли сибирского углозуба в онтогенезе.

Стадийная динамика питания хвостатых земноводных в природные условия до сих пор не изучалась. Фрагментарные сведения о потреблении пищи и энергетической эффективности питания взрослых хвостатых земноводных (Licht, 1975; Crump, 1979; Jaeger, 1980; Jaeger, Barnard, 1951; Jaeger, Rubin, 1982) и личинок обыкновенной саламандры (Пястолова, Иванова, 1974) получены в основном в лабораторных условиях. Одним из факторов, влияющих на характер

потребления пищи, является размерная доступность добычи (Боруцкий, 1959). Установлена достоверная корреляция между максимальным размером добычи и шириной головы (Fraser, 1967) и рта (Toft, 1982) амфибий. Однако онтогенетический аспект проблемы не изучен, несмотря на его актуальность в эколого-морфологическом и биоценологическом отношениях.

Настоящая работа посвящена изучению динамики интенсивности питания и пищедобывательной активности в онтогенезе углозуба в связи с размерной доступностью добычи и ее калорийностью.

Материал собран в апреле — августе 1982 г. в Талицком районе Свердловской области. Стадии развития сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) определяли по Н. С. Лебедкиной (1964), возраст постметаморфозных углозубов — по методике Э. М. Смириной (1976). Использованы особи на всех стадиях онтогенеза — от перехода на активное питание (V стадия) до половозрелых. В дальнейшем особи, не полностью завершившие метаморфоз, обозначаются как стадия XVII, полностью завершившие — как метаморфозировавшие сеголетки¹. Животные, зимовавшие хотя бы один раз, были условно распределены по длине тела на три класса (табл. 1). Всего использовано 676 экз. Методика взятия выборок, эвтаназии, исследования состава пищи и интенсивности питания описана ранее (Кузьмин, 1983). Среднюю калорийность кормов определяли в кал/мг общего веса по специальным сводкам (Ольшванг, 1980; Cummins, Wuycheck, 1971).

Таблица 1.

Размерно-возрастное распределение углозубов одного года и старше

Размерный класс	Длина тела, мм	Возраст, лет	Время и место отлова	
1-й	25-39 (30,23±1,909)	1-3 (1,5±0,342)	VII-VIII	Берега водоемов
2-й	40-54 (50,34±1,198) (45,43±0,744)	2-5 (3,364±0,838) 1-4 (2,40±0,169)	IV-V	В водоемах
			VI-VIII	На берегах
3-й	55-60 (58,99±1,425) (57,10±0,470)	4-8 (5,143±0,508) 3-6 (4,111±0,389)	IV-V	В водоемах
			VI-VIII	На берегах

Длина добычи — очень ненадежный показатель ее размерной доступности: по нашим наблюдениям, земноводные могут поедать добычу (например, дождевых червей), по длине превосходящую самих амфибий. Масса добычи также не может служить показателем ее доступности: более крупная добыча может иметь меньшую биомассу. В качестве показателя размерной доступности добычи мы использовали отношение максимальной толщины тела жертвы к ширине рта потребителя d_{\max}/L_t . ор. Ширину рта углозуба определяли как расстояние между задними краями губных складок. У пищевых организмов окуляр-микрометром измеряли максимальный диаметр (ширину или высоту тела) — d_{\max} . Все пищевые объекты по d_{\max} были разбиты на восемь размерных классов с интервалом 0,5 мм (от 0,1 до 4,0 мм): 1) в воде — *Chydoridae*, *Cypridae*, *Diaptomidae*, *Cycloplidae*, larvae *Chironomidae*, на суше — *Collembola*, *Oribatei*, почвенные личинки *Diptera*; 2) в воде — *Sphaerlidae*, *Daphnidae*, *Cypridae*, larvae *Coleoptera*, larvae *Chironomidae*, на суше — *Lumbricidae*, *Aphidodea*, мелкие личинки и имаго *Coleoptera*; с 3 по 8: в воде — *Sphaeriidae*, *Lymnaeidae*, *Hemiptera*, водные личинки и имаго *Coleoptera*, на суше — сухопутные *Gastropoda*, *Aranei*, *Collembola*, *Aphidodea*, сухопутные личинки и имаго *Coleoptera*, почвенные личинки *Diptera*. В качестве показателя относительной частоты эффективных захватов в пищеварительных трактах особей каждой стадии развития определяли процентное соотношение по количеству пищевых объектов различных размерных классов.

¹ Обозначение их в нашей предыдущей работе (Кузьмин, 1983) как стадии XVII ранняя и XVII поздняя основано на скрытой опечатке в определительных таблицах (Н. С. Лебедкина, личное сообщение).

Соотношение максимального диаметра жергы и ширины рта углозуба в онтогенезе

Таблица 2.

Размерный класс	d_{max}	Стадии развития																
		V (n = 40)	VI (n = 31)	VII (n = 22)	VIII (n = 28)	IX (n = 41)	X (n = 44)	XI (n = 47)	XII (n = 38)	XIII (n = 37)	XIV (n = 20)	XV (n = 32)	XVI (n = 20)	XVII (n = 76)	мет. сеп. (n = 64)	25-39 мм (n = 6)	40-54 мм (n = 20)	55-69 мм (n = 9)
1	0,1-0,5 (0,3)	21,0	15,9	12,7	11,9	12,3	12,2	11,5	10,6	9,81	8,22	8,03	6,40	6,19	6,05	5,07	4,36	3,89
2	0,6-1,0 (0,8)	53,3	42,1	33,2	31,8	32,8	32,4	30,7	28,3	26,2	21,9	21,4	17,1	16,5	15,9	13,5	11,6	9,83
3	1,1-1,5 (1,3)	90,3	-	50,8	50,8	52,0	50,0	49,9	44,7	42,5	35,6	35,3	28,1	26,8	25,9	22,0	18,9	16,0
4	1,6-2,0 (1,8)	-	-	-	-	68,7	-	-	57,8	-	49,3	46,1	36,5	36,2	35,6	30,4	26,2	22,1
5	2,1-2,6 (2,3)	-	-	-	-	-	-	-	73,8	69,8	63,0	58,9	46,6	47,7	45,8	38,8	33,4	28,3
6	2,6-3,0 (2,9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	76,7	-	-	-	55,5	-	40,7	-
7	3,1-3,5 (3,3)	-	-	-	-	-	-	-	105,9	-	90,5	-	66,0	-	65,4	-	48,0	-
8	3,6-4,0 (3,8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	55,2	46,7

Примечание: мет. сеп. – метаморфизирувавший сегменток; углозубы с 25 до 69 мм, старше одного года, собраны на суше.

Таблица 3.

Соотношение максимального диаметра жерты и ширины рта углозуба в онтогенезе

Размерный класс	d_{max}	Стадии развития															Из воды			С суши	
		V (n = 40)	VI (n = 31)	VII (n = 22)	VIII (n = 28)	IX (n = 41)	X (n = 44)	XI (n = 47)	XII (n = 38)	XIII (n = 37)	XIV (n = 20)	XV (n = 32)	XVI (n = 20)	XVII (n = 76)	мет. сег. (n = 64)	40-54 мм (n = 11)	55-69 мм (n = 7)	25-39 мм (n = 6)	40-54 мм (n = 20)	55-69 мм (n = 6)	
1	0,1-0,5 (0,3)	96,0	91,6	81,3	69,4	83,6	81,9	86,3	88,2	86,6	85,2	88,9	71,3	70,0	46,7	34,7	7,04	44,4	33,6	3,03	
2	0,6-1,0 (0,8)	2,68	8,40	7,91	1,68	5,45	9,20	8,17	6,92	9,10	6,63	5,26	22,2	17,7	17,0	27,8	53,5	7,41	14,0	24,2	
3	1,1-1,5 (1,3)	1,34	-	10,7	29,0	10,7	25,3	5,49	4,24	3,52	6,01	2,63	2,99	8,46	17,0	4,17	38,0	22,2	18,4	22,2	
4	1,6-2,0 (1,8)	-	-	-	-	0,20	-	-	0,16	-	0,31	1,46	1,80	2,69	12,3	10,4	-	22,2	20,0	24,2	
5	2,1-2,6 (2,3)	-	-	-	-	-	-	-	0,32	0,73	0,62	1,75	1,20	1,54	5,70	9,72	-	3,70	4,80	30,4	
6	2,6-3,0 (2,8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,62	-	-	-	0,47	6,94	-	-	3,2	-	
7	3,1-3,5 (3,3)	-	-	-	-	-	-	-	0,16	-	0,62	-	0,60	-	0,94	5,56	-	-	5,60	-	
8	3,6-4,0 (3,8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,69	-	-	0,81	3,03	

Примечание: мет. сег. – мегаморфизировавшийся сеголеток; углозубы с25 до 69 мм, старше одного года, собраны на суше.

Размерная доступность добычи. В онтогенезе от стадии к стадии в связи с увеличением ширины рта углозуба диапазон размеров жертв растет, причем максимальные значения d_{\max}/L_t ор. у личинок могут достигать 90—106% (табл. 2). Однако жертвы максимально доступных размеров потребляются довольно редко.

Частота встречаемости добычи в пищеварительных трактах углозуба убывает по мере увеличения отношения d_{\max}/L_t ор. (табл. 3). На протяжении первого года жизни в пище чаще всего встречаются объекты с максимальным диаметром 0,1 — 1,5 мм. В личиночном развитии спектр размеров добычи по максимальному диаметру расширяется за счет включения в него все более крупных объектов. В метаморфозе, наряду с этим, наблюдается также и переход на другие экологические и таксономические группы беспозвоночных (Кузьмин, 1983). В постметаморфозном периоде происходит постепенный переход на жертвы более крупных размеров, хотя питание мелкой добычей и не прекращается, что связано

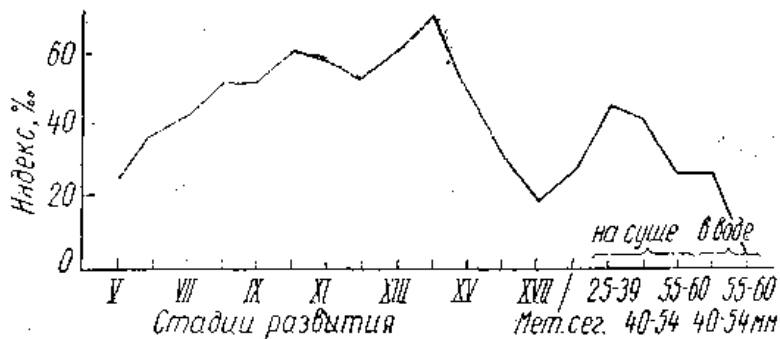


Рис. 1. Интенсивность питания в онтогенезе углозуба.

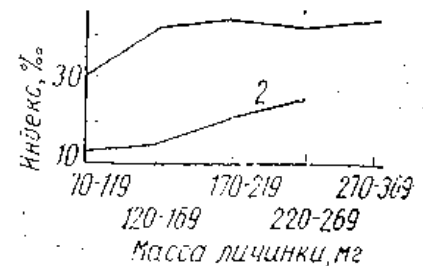


Рис. 2. Весовая дифференциация личинок углозуба по интенсивности питания на XIV (1) и XV—XVI (2) стадиях в условиях повышенной плотности.

со способностью взрослых углозубов захватывать добычу выбрасыванием языка (Северцов, 1974). В это время значения (максимально) d_{\max}/L_t ор. не превышают 46—55%.

Интенсивность питания. Усиление интенсивности питания происходит с V по XIV стадию (индекс наполнения пищеварительного тракта возрастает с 24,42 до 72,7% — рис. 1), причем с VIII по XIV стадию значения индекса колеблются. В период метаморфоза наблюдается падение интенсивности питания, связанное с радикальной перестройкой организма. Достоверной корреляции между индексом наполнения пищеварительного тракта и массой личинок в водоемах, не пересыхающих до конца метаморфоза, не обнаружено. Это, очевидно, объясняется слабой размерно-весовой вариабельностью личинок в данных условиях. Однако подобная зависимость выявлена у личинок, обитающих при повышенной плотности, вызванной пересыханием водоема. У личинок, выловленных из нескольких пересыхающих луж, была отмечена значительная размерно-весовая изменчивость (рис. 2), позволившая разбить их на несколько весовых классов. На начальных стадиях пересыхания (38 экз. на XIV стадии, плотность 8,7 экз/л) различия в интенсивности питания между личинками разных классов менее

значительны, чем на конечных (60 экз. поздней XV — ранней XVI стадий, личинки собраны на дне среди мокрого опада). Различия индекса наполнения пищеварительного тракта при ранжировке по стадиям (XV и XVI—14,91 к 18,6‰) ниже, чем при ранжировке по весу (ср. рис. 2). В целом интенсивность питания личинок углозуба при катастрофическом пересыхании водоема падает.

Завершение метаморфоза и постметаморфозный рост сопровождаются интенсификацией питания: индекс наполнения пищеварительного тракта возрастает от XVII стадии до первого размерного класса. В дальнейшем, в связи с замедлением скорости роста (см. табл. 1) и обмена веществ, интенсивность питания постепенно падает.

Интенсивность питания углозубов в брачный период (в воде) значительно ниже, чем по окончании его (на суше).

В личиночном периоде колебания интенсивности питания особей каждой стадии постепенно стабилизируются (рис. 3). Значения коэффициента вариации (C_v) индекса наполнения пищеварительного тракта падают от V стадии к VI, что свидетельствует о стабилизации трофической адаптации после перехода на активное питание, вследствие чего особи VI стадии по интенсивности питания более сходны, чем особи V стадии. Диапазон колебаний интенсивности питания вновь уменьшается при переходе с VIII на IX стадию и в дальнейшем до XIII

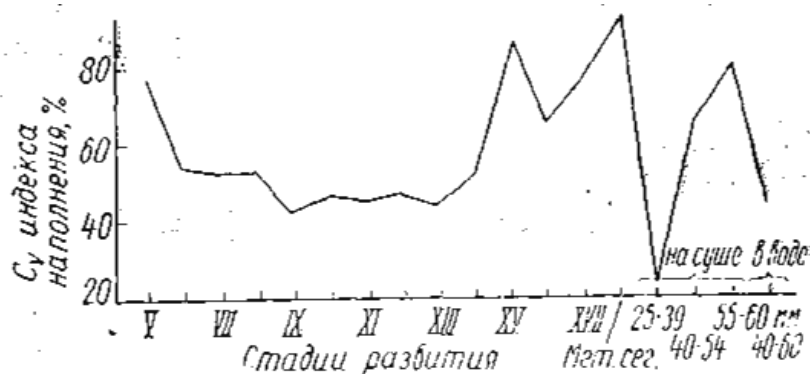


Рис. 3. Колебания интенсивности питания в пределах стадий.

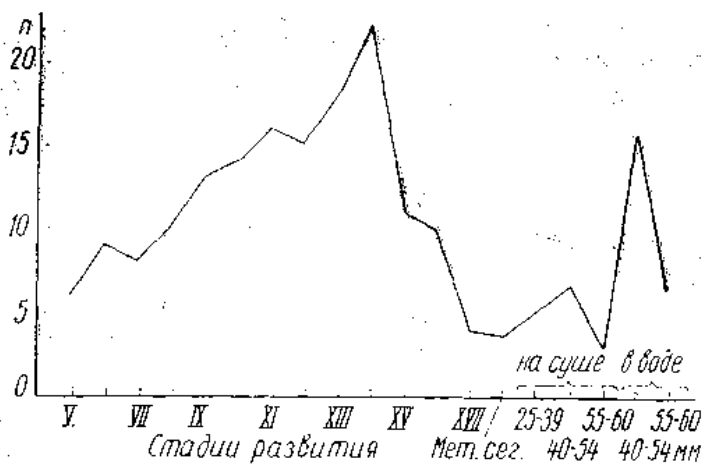


Рис. 4. Среднее число пищевых объектов на один пищеварительный тракт в онтогенезе углозуба.

стадии остается примерно на одном уровне. Возрастание изменчивости интенсивности питания в постметаморфозном периоде обусловлено большей гетерогенностью наземных стадий углозуба по сравнению с водными.

Среднее число пищевых объектов в одном пищеварительном тракте постепенно увеличивается у личинок от 5,725 на V стадии до 22,68 на XIV, а затем резко падает до 3,684 на стадии метаморфизировавшего сеголетка (рис. 4). В постметаморфозном периоде оно возрастает до перехода углозуба во второй размерный класс, затем падает у животных третьего размерного класса, что связано с переходом на питание более крупной добычей и снижением интенсивности питания (см. рис. 1 и табл. 3). В брачный период, при питании взрослых в воде, среднее число съеденных жертв выше, чем при питании на суше.

Средняя калорийность пищи углозуба до метаморфоза максимальна (1,063—1,068 кал/мг) на V и VI стадиях (рис. 5). Далее она падает, и с VII стадии остается примерно на уровне 0,4 кал/мг за счет высокой доли низкокалорийных кормов (*Sphaeriidae*, *Daphnidae*)². Средняя калорийность пищи постметаморфозных стадий выше, чем личиночных. Таким образом, низкая калорийность пищи, сохраняющаяся почти на всем протяжении личиночного развития, обуславливает усиление интенсивности питания в связи с развитием и экспоненциальным ростом личинок. Развитие зубной системы (Лебединка, 1964, 1979), увеличение ширины рта позволяют личинкам углозуба расширять размерный спектр добычи путем включения в него все более крупных объектов. Относительная редкость захвата более крупной добычи компенсируется ее большей биомассой. Поскольку частота захватов добычи меньших размеров остается при этом примерно на прежнем уровне, пищедобывательная активность в личиночном периоде возрастает: среднее число жертв на один пищеварительный тракт увеличивается, что, очевидно, связано с возрастанием поисковой активности в личиночном развитии, как это указывается для обыкновенного тритона (Bell, 1975).

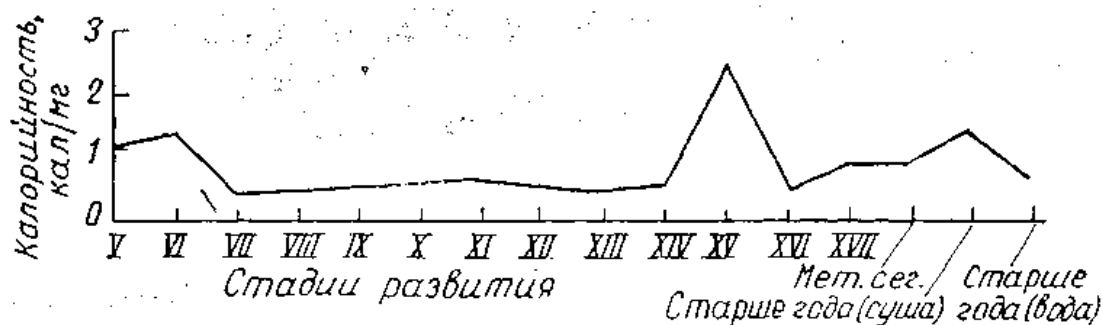


Рис. 5. Средняя калорийность пищи углозуба в онтогенезе.

Расширение размерного спектра добычи обеспечивает возрастание лабильности питания углозуба в онтогенезе, что особенно важно на личиночных стадиях развития в условиях небольших замкнутых водоемов, где происходят быстрые перепады численности гидробионтов. В сочетании с возрастанием интенсивности питания оно также несколько снижает воздействие личиночных группировок на фауну мелких гидробионтов, которое должно увеличиваться в

² Сильное возрастание калорийности пищи на XV стадии можно принять лишь условно: здесь в нескольких пищеварительных трактах встречено значительное количество высококалорийных водных личинок *Lepkloplera* (сем. *Pyralidae*).

процессе роста личинок в небольших, замкнутых, усыхающих водоемах. Расширение размерного спектра питания в онтогенезе углозуба может рассматриваться в качестве одного из механизмов, регулирующих размерную структуру популяций беспозвоночных в данных биотопах.

Снижение пицедобывательной активности и интенсивности питания у метаморфизирующих личинок, а также растянутость метаморфоза во времени приводят к уменьшению воздействия углозуба на фауну беспозвоночных узкой прибрежной полосы, благодаря чему избегается внутривидовая пищевая конкуренция метаморфизирующих личинок. В условиях катастрофического пересыхания водоема наблюдается снижение общей интенсивности питания и размерно-весовая дифференциация особей по этому показателю, что, вероятно, является проявлением эффекта группы (Шварц, и др., 1976).

Институт эволюционной морфологии и экологии
животных имени А. Н. Северцова АН СССР

Поступила в редакцию
26 сентября 1983 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Боруцкий Е. В.* О кормовой базе. — В кн.: Материалы по кормовой базе и питанию рыб. Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, т. 13, 1959, с. 5—61.
- Кузьмин С. Л.* Питание метаморфизирующих личинок сибирского углозуба. — Экология, 1983, № 3, с. 61—65.
- Лебедкина Н. С.* Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. *Nypobiidae*. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1964, т. 33, с. 75—172.
- Лебедкина Н. С.* Эволюция черепа амфибий. М.: Наука, 1979, 283 с.
- Северцов А. С.* Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий. Докт. дисс. М., 1974.
- Смирин Э. М.* Особенности структуры костной ткани амфибий и рептилий и проблема определения их возраста. Канд. дисс. М., 1976.
- Ольшванг В. Н.* Калорийность некоторых насекомых. В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 29—36.
- Пястолова О. А., Иванова Н. Л.* Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры. — Экология, 1974, № 2, с. 52—55.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г.* Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976, 152 с.
- Bell G.* Diet and dentition of Smooth newt larvae (*Triturus vulgaris*). — *J. Zool.*, 1975, 176, № 3, p. 411—424.
- Crumph M. L.* Intra-population variability in energy parameters of the salamander *Plethodon cinereus*. — *Oecologia*, 1979, 38, № 3, p. 235—247.
- Cummins K. W., Wuycheck J. C.* Caloric equivalents for investigation in ecological energetics. — *Int. Verein. Theor. u. Angew. Limnol.*, 1971, Mitt. №18, Slutlg., 158 S.
- Fraser D. F.* Empirical evaluation of the hypothesis of food competition in salamanders of the genus *Plethodon*. — *Ecology*, 1967, 57, p. 459—471.
- Jaeger R. G.* Fluctuations in prey availability and food limitation for a terrestrial salamander. — *Oecologia*, 1980, 44, № 3, p. 335—341.
- Jaeger R. G., Barnard D. E.* Foraging tactics of a terrestrial salamander: choice of diet in a structurally simple environments. — *Amer. Nat.*, 1981, 117, №5, p. 639—664.
- Jaeger R. G., Rubin A. M.* Foraging tactics of a terrestrial salamander: judging prey profitability. — *J. Anim. Ecol.*, 1982, 51, p. 167—176.
- Licht L. E.* Growth and food of a larval *Ambystoma gracile* from a lowland population in Southwestern British Columbia. — *Can. J. Zool.*, 1975, 53, № 11, p. 1716—1722.
- Toft C. A.* Community structure of litter anurans in a tropical forest, Makokou, Gabon: a preliminary analysis in the minor dry season. — *Rev. Ecol. (Tierre Vie)*, 1982, 36, p. 223—232.