

УДК 557: 597.91

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛИЧИНОК СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА

С. Л. Кузьмин

Установлено, что из общей биомассы сообществ беспозвоночных в водоемах личинки сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii* Dyb.) используют лишь незначительную часть. Избираемость добычи личинками определяется характером ее движения, структурной защищенностью, размерной и пространственной доступностью. Обсуждается роль пищевого поведения в развитии личинок сибирского углозуба в онтогенетической динамике их питания.

Пищевое поведение личинок хвостатых амфибии изучалось преимущественно с нейрофизиологической и нейроэтологической точек зрения (см. обзор: Марголис, Мантейфель, 1978). В природе у личинок некоторых хвостатых амфибий наблюдается избирательность питания в отношении размера добычи (Dodson, Dodson, 1971), ее пространственного распределения (Henderson, 1973) и, видимо, активности жертвы (Hamilton, 1940). Пищевое поведение сибирского углозуба изучалось лишь на взрослых особях (Григорьев, 1983), а избирательность питания этого вида не исследована вообще.

Материал по избирательности питания личинок углозуба собран в июне—августе 1982 г. в четырех бессточных водоемах, расположенных по опушкам смешанного леса в окрестностях г. Талицы Свердловской области. Изучено содержимое пищеварительных трактов 145 личинок VII—XV стадий развития (стадии по Лебедкиной, 1964) по методике, которая уже описана (Кузьмин, 1983, 1984 а, б). Одновременно с отловом личинок взято 15 проб бентоса и планктона в местах их обитания. Пробы брали в дневное время сачком из капроновой сетки с ячейей 0,1 мм. Хотя этот способ и не позволяет четко оценить абсолютные плотности гидробионтов, но даст возможность рассчитать соотношения их численностей и биомасс. Пробы обрабатывали по гидро-биологическим методикам («Жизнь пресных вод», 1956). Для количественной оценки избирательности питания использован индекс элективности В.С. Ивлева (1955): $E = (r_i - p_i)/(r_i + p_i)$, где r_i — доля объекта в диете потребителя (%); p_i — доля объекта в комплексе внешней среды (%). Интервал показателя E лежит между +1 и -1.

Наблюдения над пищевым поведением личинок углозуба проводили в лаборатории в 1982 — 1983 гг. и в полевых условиях в 1982 г. Всего изучено 110 личинок V — XVII стадий из окрестностей г. Талицы. В эксперименте личинок при комнатной температуре поштучно отсаживали в чашки Петри под бинокляр, затем в эти чашки добавляли организмы, доминирующие в диете личинок углозуба в природе (Кузьмин, 1984а). Личинкам ранних стадий предлагали также *Rotatoria*. Крупные формы предлагали по одному экземпляру, мелкие (типа *Cyclops* и *Diaptomus*) — также поштучно, в отдельных случаях — по 2—4 шт. Окуляр-микроскопом измеряли расстояние, с которого замечалась добыча, и расстояние броска, с которого она захватывалась. Определяли время пребывания добычи в пасти и пищеводе личинки. Для наблюдений за прохождением добычи по пищеводу под чашки Петри подкладывали зеркало. Число предъявлений каждого вида пищевых объектов личинкам каждой стадии составляло от 7 до 63 в зависимости от размера добычи.

Избирательность питания. Во всех исследованных водоемах таксономический состав доминирующих гидробионтов сходен. В большинстве водоемов высокой избираемости по биомассе подвергаются лишь немногие группы беспозвоночных (сферииды, мелкие ракообразные и личинки насекомых): значения E в отдельных случаях достигают почти +1. Представители остальных групп поедаются нерегулярно и в большинстве случаев избираются отрицательно. Описанная картина объясняется тем, что основную биомассу животного населения рассматриваемых сообществ составляют немногочисленные крупные моллюски и насекомые, недоступные для личинок углозуба.

Если рассматривать избирательность питания личинок углозуба в этологическом аспекте, взяв соотношения численностей тех размерных групп гидробионтов, которые доступны для них по размеру (см. Кузьмин, 1984б), то наблюдается другая картина. В таблице приведены значения E для беспозвоночных, поедаемых регулярно. Устойчивой положительной избирательности к какому-либо таксону у личинок не наблюдается. Однако отмечаются определенные тенденции в характере избирательности питания на разных стадиях личиночного развития углозуба. Обычно личинки каждой стадии положительно избирают один - два доступных объекта ($E \geq +0,5$), а других потребляют неизбирательно ($-0,5 < E < +0,5$).

Чем больше различия в эколого-морфологических характеристиках различных видов добычи, тем больше различия в значениях *E*.

Избираемость хирономид личинками углозуба с возрастом увеличивается в связи с повышением их размерной доступности. Однако сферииды, имеющие твердую раковину, в большинстве случаев дают низкие значения *E* (хотя и доминируют в диете личинок углозуба по биомассе). Очевидно, различия конкретных значений *E* определяются условиями микробиотопов, из которых брали выборки, а также различиями в экологии гидробионтов в разных микробиотопах.

Значения *E* по количеству объектов для групп беспозвоночных, регулярно потребляемых личинками сибирского углозуба в природе

Таксоны добычи	Количество личинок углозуба на разных стадиях развития по водоемам						
	1-й			2-й			
	13/VI VII-VIII (n=5)	27/VI X-XI (n=5)	7/VIII XIII (n=10)	13/VI VII-VIII (n=7)	21/VI X-XI (n=7)	29/VI XII-XIII (n=9)	7/VII XIV (n=38)
Sphaeriidae	-0.43	-1	-0.31	+0.37	+0.10	-0.67	+0.07
Diaptomidae	+0.47	-	-	-0.31	+0.50	-0.49	-0.46
Cyclopidae	-	-	-	-	-	-	-
Cypridae	+0.14	+0.46	+0.72	+0.01	-0.58	-0.21	+0.64
Chironomidae	-	-0.86	-0.58	-1	-1	+0.46	-0.84
Таксоны добычи	3-й				4-й		
	13/VI VII - VIII (n=9)	21/VI X (n=11)	29/VI XII - XIII (n=11)	16/VII XV (n=13)	13/VI VII - VIII (n=9)	21/VI XI - XII (n=11)	
	Sphaeriidae	-0.60	+0.77	+0.18	-0.60	-	-1
Diaptomidae	+0.76	+0.89	-0.45	-	+0.20	-0.39	
Cyclopidae	-0.58	-0.96	-0.91	-0.83	-	+0.02	
Cypridae	+0.53	+0.33	+0.24	-0.01	-	+0.36	
Chironomidae	-1	+0.01	+0.55	+0.46	-0.24	+0.46	

Пищевое поведение. Личинки ранних стадий (примерно до VII — VIII) малоактивны. Они держатся на дне и растительности недалеко от мест выклева из икры. К IX—XI стадии личинки рассредоточиваются по водоему уже более равномерно. На этих стадиях дифференцируются пальцы на передних и задних конечностях личинок, они начинают активно передвигаться по дну (Плешанов, 1965).

В природе мы неоднократно наблюдали, как в глубоких (свыше 40 см) водоемах отдельные личинки IX—XI стадий к вечеру поднимались к поверхности воды и, проплывая расстояния до нескольких метров, охотились на мелких ракообразных (что выяснено путем вскрытия этих личинок). На основании вскрытия 202 личинок углозуба X и XIV стадий, отлавливавшихся из одного водоема в июне и июле в течение суток через каждые три часа, установлено, что суммарная доля ракообразных и хирономид в их пище ночью возрастает (за счет снижения доли сфериид), что, возможно, связано с ночными миграциями этих членистоногих и самих личинок углозуба в толщу и к поверхности воды. Подобная картина описана и для личинок *Ambystoma* (Anderson, Graham, 1967; Branch, Aitig, 1981).

Как показали лабораторные исследования, общая активность и эффективность захватов пищи личинками углозуба в процессе развития до метаморфоза возрастает. Мелких ракообразных личинки ранних стадии захватывают с расстояния до 1 мм, а к XIII—XIV стадии это расстояние возрастает до 10 мм. Добыча схватывается при ее резких движениях. Мелкие Rotatoria (0,2 мм) личинками игнорируются, вероятно, из-за плавности движения; Cyclopidae захватываются реже, чем Diaptomidae, так как делают более длинные скачки.

Объекты червеобразной формы замечаются и схватываются углозубом с наибольших расстояний. В период метаморфоза пищевая активность личинки снижается: от стратегии активного поиска добычи, характерной для предметаморфозных стадий, она переходит к стратегии «подстерегающего хищника».

Способ захвата добычи зависит от ее формы и характера передвижения. Объекты сферической формы (мелкие рачки, сферииды) захватываются целиком. Крупные экземпляры перед заглатыванием неоднократно выбрасываются изо рта и захватываются повторно для того, чтобы ось тела добычи расположилась вдоль оси тела углозуба; при этом выбрасывается и значительная часть непищевых объектов, попавших вместе с добычей. Более крупные и грубые сферические объекты выбрасываются изо рта чаще и перемещаются во рту дольше; очень мелкая добыча сферической формы (ракообразные длиной 0,3—0,7 мм) обычно заглатываются сразу. Если личинка углозуба голодная, она нередко схватывает подряд несколько мелких ракообразных, а затем перемещает их во рту и заглатывает всех вместе. Хиронамиды схватываются за конец тела чаще, чем за середину, причем захваты с головного конца для углозуба, вероятно, энергетически более выгодны, так как препятствуют сопротивлению добычи: если хиронида схвачена с каудального конца, то ее голова торчит изо рта личинки углозуба, хиронида кусает последнюю за губы и жабры, цепляется челюстями за субстрат. При захвате личинкой углозуба водных олигохет тело последних нередко разрывается, чему способствуют их способность к автотомии и резкие движения личинки углозуба при захвате добычи. В подобных случаях заглатывается только часть червя. Если личинка уже начала заглатывать добычу, то другие пищевые объекты личинкой игнорируются, пока не закончится заглатывание. Проглоченные личинки Chironomidae могут шевелиться в желудке углозуба еще около 5 мин, Oligochaeta — до 9 мин.

К активному питанию личинки углозуба в районе исследований переходят примерно в конце весны — начале лета, а метаморфоз большинство из них проходит в июле—августе. Потребление гидробионтов личинкой в предметаморфозном развитии увеличивается, а спектр питания расширяется. Очевидно, полифагия личинок является механизмом избегания пищевой конкуренции. Возрастающую нагрузку личинок углозуба на популяции их жертв компенсирует увеличение продукции популяций многих потребляемых гидробионтов в период предметаморфозного развития личинок (т. е. с мая по июль). Это происходит благодаря возрастанию концентрации биогенов в водоемах в результате их прогрева, что способствует развитию фитопланктона, являющегося пищей мелких ракообразных и многих других животных, служащих

добычей личинкам углозуба¹. Очевидно, онтогенетическая динамика питания личинок углозуба сбалансирована с сезонной динамикой сообществ.

Высокая избираемость объекта по биомассе не свидетельствует о его предпочитаемое, так как не указывает на частоту эффективных захватов объекта. Низкая эффективность захватов моллюсков и их слабая избираемость по числу экземпляров компенсируются высокой биомассой. Крупная добыча замечается с больших расстояний, чем мелкая, но заглатывание ее для личинки углозуба более затруднительно и занимает больше времени. Питание крупными личинками хирономид в какой-то степени осложняется и тем, что они еще длительное время продолжают шевелиться в желудке углозуба. Питание олигохетами и некоторыми хирономидами (*Chironomus plumosus*) в природе осложняется тем, что они зарываются в грунт. Однако большинство видов хирономид, обнаруженных в природной диете личинок углозуба (*Ablabesmyia* ex gr. *lentiginosa*, *A.* ex gr. *falcigera*, *Corynoneura caleripes*), обитает среди водной растительности (Черновский, 1949), что облегчает охоту на них. Эффективность атак на плавающие формы ракообразных (*Cyclops*, *Eudiapomus* и др.) ниже, чем на те формы, которые преимущественно ползают (*Cypridae*, *Simoccephalus*). С этим связана более высокая избираемость *Cypridae*, чем *Copepoda*. Чем длиннее скачки плавающего рачка, тем менее успешна охота на него и, соответственно, ниже избираемость.

Можно предположить, что стратегия питания личинок углозуба представляет собой сочетание редких захватов крупных массивных объектов и частых захватов мелких объектов с малой биомассой. Этим достигается высокая лабильность трофических связей личинок углозуба с беспозвоночными, более равномерное распределение нагрузки на популяции жертв, высокое разнообразие пищи.

Расширение спектра питания в личиночном развитии углозуба обусловлено увеличением общего числа зубов у личинки, возрастанием многорядности зубов на нёбной и челюстной дугах и укреплением челюстного аппарата (Лебедкина, 1979), усилением работы гиобранхиального аппарата (Северцов, 1974), возрастанием размерной доступности добычи в процессе роста личинок, а также появлением новых пищевых реакций и трофических адаптации при сохранении старых и возрастанием активности личинок до метаморфоза. Перечисленные структурные и этологические изменения обуславливают возможность захвата новых форм добычи и более эффективного использования старых. В связи с этим неизбежно изменяются степень и характер использования различных групп добычи. Возможно, что морфогенетические изменения организмов являются одним из факторов сезонной динамики биоценозов.

Таким образом, личинки сибирского углозуба из общей биомассы сообщества потребляют лишь незначительную часть. Усложнение пищевого поведения в личиночном развитии (до метаморфоза) углозуба в сочетании с полифагией позволяет ему полнее использовать кормовую базу. Высокие значения избираемости некоторых групп добычи варьируют в зависимости от водоема и стадии развития потребителя. Чем больше различия в эколого-морфологических характеристиках различных групп добычи, тем больше различия в величинах

¹ А.М. Гиляров и В.Ф. Матвеев (1980) показали, например, что скорость рождаемости ряда ветвистоусых непосредственно зависит от обеспеченности пищей, а их численность растет до середины – конца июля.

индекса элективности питания ими. Эти величины выражают характер связи пищевого поведения углозуба с защитными адаптациями добычи. Степень избираемости добычи личинками углозуба определяется характером ее движения, структурной защищенностью, а также размерной и пространственной доступностью.

ИЭМЭЖ имени А. Н. Северцова
АН СССР

Поступила в редакцию
18 января 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

Гиляров А.М., Матвеев В.Ф. Популяционная динамика ветвистоусых и трофические взаимоотношения в планктоне мезотрофного озера. — В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980, с. 41 — 50.

Григорьев О.В. Охотничье и пищевое поведение сибирского углозуба. — В кн.: Прикладная этология. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 3. М.: Наука, 1983, с. 170 — 171.

Жизнь пресных вод СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 4, ч. 1, 470 с.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955, 252 с.

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

Кузьмин С.Л. Возрастные изменения питания сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*). — Зоол. журнал, 1984а, 63, № 7, с. 1055 — 1060.

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

Лебедкина Н. С. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибии сем. Hynobiidae. - Труды ЗИН АН СССР, Л., 1964, т. 33, с. 75 — 172.

Лебедкина Н.С. Эволюция черепа амфибий. К проблеме морфологической интеграции. М.: Наука, 1979, 283 с.

Марголис С.Э., Мантейфель Ю.Б. Сенсорные системы и поечение хвостанс[амфибий. М: Наука — 1978, 164 с

Плешанов А. С. Результаты наблюдений за развитием личинок сибирского четырехпалого тритона. — Изв. Восточно-Сибирского отд. Географического о-ва СССР, 1965, т. 64, с. 29-31.

Северцов А.С. Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий. Докт. дисс. М.. 1974.

Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1949, 186 с.

Anderson J.D., Graham R.E. Vertical migration and stratification of larval Ambystoma. — Copeia, 1967, № 2, p. 371 - 374.

Branch L.C., Altig R. Nocturnal stratification of three species of Ambystoma larvae. — Copeia, 1981, № 4, p. 870 — 873.

Dodson S.J., Dodson V. E. The diet of *Ambystoma tigrinum* larvae from Western Colorado. — Copeia, 1971, № 4, p. 614 — 624.

Hamilton W. J., Jr. The feeding habits of larval newts with reference to availability and predication of food items. — Ecology, 1940, 21, № 3, p. 351—356.

Henderson B. A. The specialized feeding behavior of *Ambystoma gracile* in Marion Lake, British Columbia. — Canad. Field-Nat., 1973, 87, p. 151 — 154.