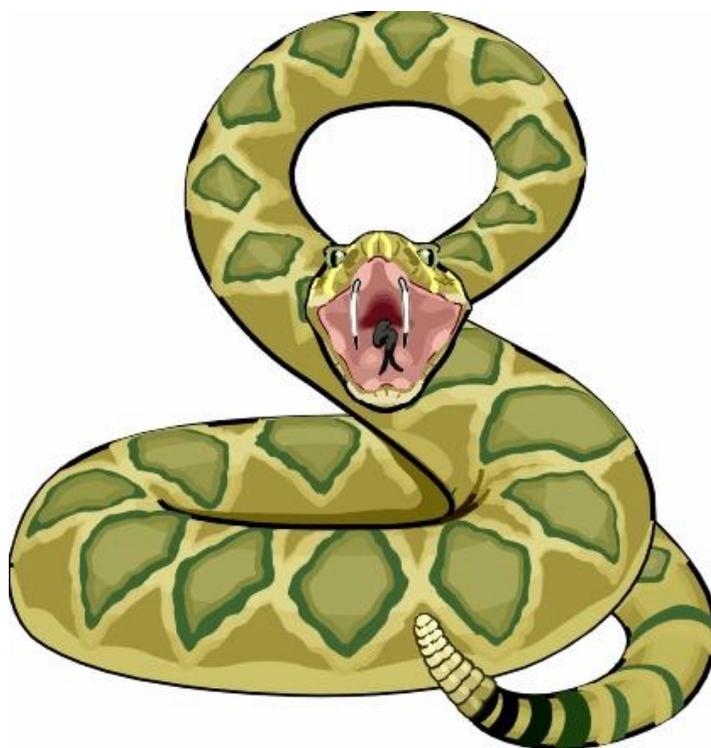


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Самарский научный центр
Институт экологии Волжского бассейна

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ
ГЕРПЕТОЛОГИИ И ТОКСИНОЛОГИИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ВЫПУСК № 8



Тольятти 2005

Величина пищевого рациона и сезонная динамика трофической активности гадюки обыкновенной (*Vipera berus*)

С. М. Дробенков

Институт зоологии НАН Беларуси, г. Минск (Беларусь):

bel_gerpology@rambler.ru

Количественные показатели питания, и прежде всего величина пищевого рациона, являются важнейшими характеристиками биоэнергетики животных, составляющими основу оценок функциональной роли их популяций в экосистемах. Изучение количественных характеристик интенсивности потребления пищи змеями в естественных условиях сопряжено со многими трудностями – зависимостью уровня метаболизма от температуры окружающей среды, неравномерностью приема пищи, сложной структурной организацией популяции и, вследствие этого, – высокой трудоемкостью сбора репрезентативного материала. Значительное воздействие на трофическую активность змей оказывают физиологические циклы животных (линька, беременность), обилие и размерный состав доступных кормов и многие другие факторы.

По этим причинам современные сведения о количественном составе пищевого рациона змей весьма ограничены, а их большая часть основана на оценках энергетического баланса лабораторных животных (Pomianowska-Pilipiuk, 1974; Гильманов, 1987). Эти данные не учитывают многие особенности трофологии и биоэнергетики змей в природных условиях, например, энергозатраты на поиск корма или вынужденное голодание при его дефиците. В искусственных условиях из-за высокой температуры уровень ассимиляции часто достигает физиологического максимума, редко наблюдающегося в естественной обстановке. Все это определяет существенные различия между показателями метаболизма животных в естественной среде обитания и лабораторных экспериментах.

В этой связи основной целью данного исследования было выяснение величины пищевого рациона гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) в природных условиях. Расчеты среднесуточных норм потребления пищи базировались на значениях двух показателей: средней массе содержимого желудка и периодичности его наполнения. Исследования проводились в 1986–2003 гг. в центральной части Беларуси (Минская и Могилевская области). В качестве стационаров были выбраны три участка: 1) опушка леса вдоль придорожной полосы автотрассы Минск – Брест (длина 1,8 км); 2) сукцессионный березняк на месте вырубki в ельнике кисличном (площадь 2,6 га) и 3) небольшое верховое болото в сосняке мшистом (площадь 2,2 га).

Численность микропопуляций (поселений) змей на этих участках, судя по результатам мечения, в течение периода исследований находилась на относительно стабильном уровне и составляла, соответственно, 32–39, 22–28 и 18–14 особей. Оценка общей численности поселений была проведена в середине мая в 1986–1988, 1992–1993 и 2003 гг. Сезонная динамика трофической активности разных половозрастных групп населения оценивалась в 1987, 1993 и 2002 гг. подекадно по доле особей с пищей в желудке. Присутствие пищи в желудке определялось с помощью пальпирования. Режим (периодичность) питания гадюк в летний период

установлен для 17 самцов, 27 самок и 8 неполовозрелых особей, которых удалось контролировать ежедневно в течение 10 дней (14–23 июня 1993 г.).

Масса пищи определялась по результатам взвешивания пищевого содержимого желудка, полученного щадящим методом (Куранова, Колбинцев, 1983) путем его выдавливания (76 экз. добычи). Индекс наполнения желудка рассчитывался по формуле $I = 100w/W$, где w – масса всех пищевых объектов, обнаруженных в желудке, W – масса змеи. Индивидуальное мечение проводилось с помощью цветных красок, наносимых на разные участки тела (в период между линьками), а также на основе метода фенотипического мечения (Дробенков, 1989). Минимальные размеры половозрелых особей (*adultus*) устанавливались по результатам промеров змей, принимавших участие в спаривании (L. + L.cd. самцов ≥ 50 см, самок ≥ 55 см).

Результаты многолетних фенологических наблюдений показали, что трофический период у половозрелых гадюк в центральной части Беларуси начинается после периода спаривания и последующей линьки (обычно в начале мая) и заканчивается в конце сентября, составляя примерно 140–145 дней в год (рис. 1). Период питания приходится на сезон, когда дневные температуры воздуха в местообитаниях гадюк находятся в диапазоне 17–32°C. Сезонная динамика трофической активности взрослых самок имеет два заметно выраженных пика: первый – в начале лета, в период интенсивного развития эмбрионов и второй – в конце лета, в период активного питания после размножения. Доля питающихся самок в летние месяцы колебалась от 10,2 до 21,1% (усредненные данные по трем участкам). Трофическая активность самцов имеет один выраженный пик в начале лета (первая декада июня), когда доля особей с пищей в желудках достигает 25,9%. После этого интенсивность питания самцов начинает постепенно снижаться и к концу лета этот показатель уменьшается до 12,7%. Сезон питания неполовозрелых *V. berus* примерно на месяц продолжительнее (около 170 дней), начинается он во второй половине апреля, а заканчивается обычно в начале-середине октября.

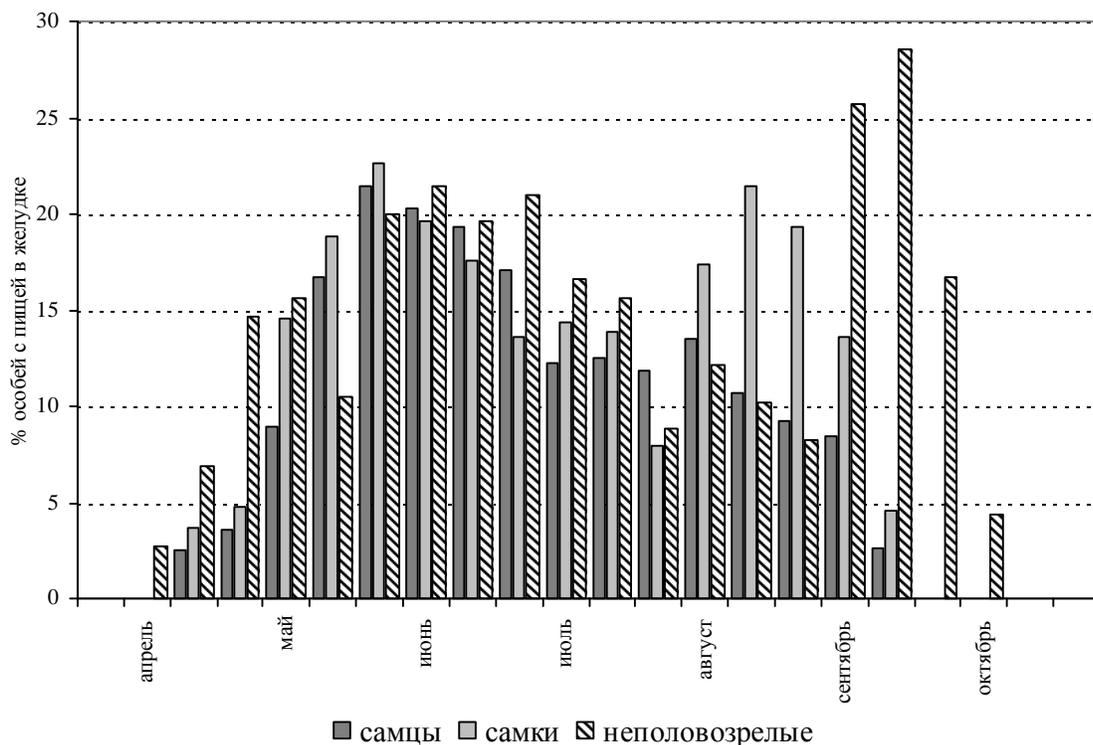


Рис. 1. Продолжительность трофического периода и интенсивность питания различных половозрастных групп популяции гадюки обыкновенной в центральной части Беларуси

Представленные данные отражают общую картину сезонной динамики трофической активности гадюки, однако, существуют и некоторые биотопические отличия в сроках протекания и общей продолжительности периода питания у различных половозрастных групп популяции на разных модельных участках. Отмечено также, что присутствие пищи в желудке не всегда свидетельствует об эффективности питания, так как иногда непереваренная пища срыгивалась змеями, вероятно, из-за низких температур или слишком крупных размеров жертвы.

Режим питания взрослых самцов и самок в период наиболее высокой трофической активности – в июне имел сходный характер (рис. 2). У большинства особей кормодобывание происходило с регулярностью один раз примерно в 4–6 сут. (далее при расчетах пищевого рациона – 1 раз в 5 сут.). Необходимо отметить одну важную закономерность, имеющую методологическую ценность, – частота встречаемости кормящихся особей коррелирует со средней периодичностью питания змей. Так, в июне доля особей с пищей в желудках составляла примерно 1/5 половозрелых особей (рис. 1), что соответствовало ритмичности питания – примерно 1 раз в 5 сут. (см. рис. 2).

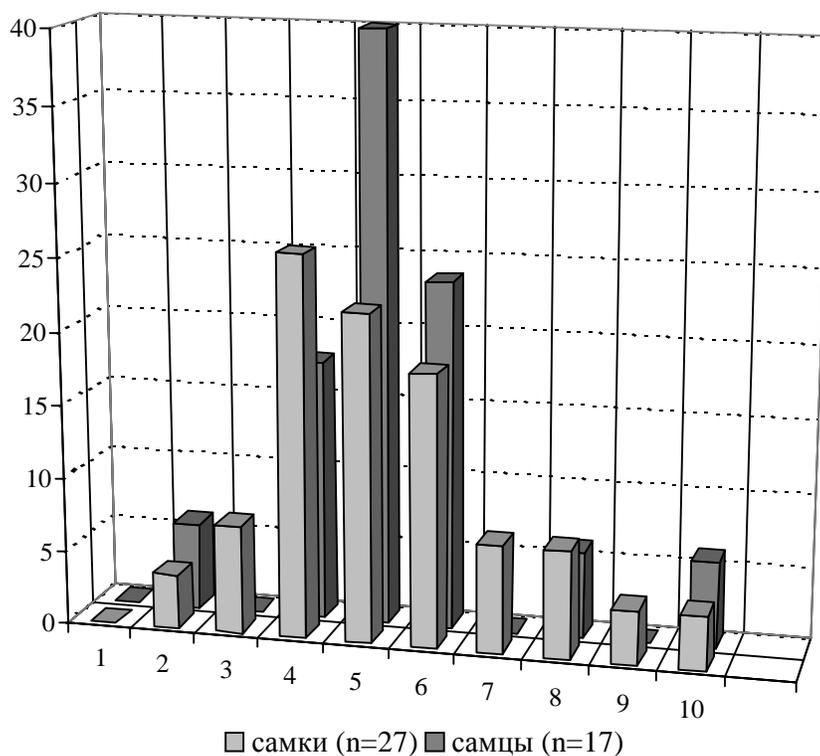


Рис. 2. Режим питания половозрелых самцов и самок гадюки обыкновенной в начале летнего периода (по результатам контроля в июне 1993 г.)

Спектр объектов питания гадюк на модельных участках (76 экз. добычи) включал рыжую полевку (*Clethrionomis glareolus*), обыкновенную полевку (*Microtus arvalis*), полевую мышь (*Apodemus agrarius*), бурозубок (*Sorex* spp.), живородящую ящерицу (*Zootoca vivipara*), птенцов мелких воробьиных птиц (отр. *Passeriformes*), остромордую и травяную лягушек (*Rana arvalis*, *R. temporaria*). Основными пищевыми ресурсами половозрелым змеям служили мышевидные грызуны и полевки. Птенцы являлись сезонным кормом, встречающимся в начале лета, а амфибии – редким, очевидно, замещающим компонентом. Пищевой рацион молодых гадюк в возрасте до 3 лет (L.+L.cd до 35 см) был представлен только одним видом – живородящей ящерицей. Подробный состав пищи *V. berus* на территории Беларуси представлен в нашей статье (Дробенков, 1995).

Трофика змей, кроме нерегулярности питания, отличается еще одной связанной с ней особенностью – относительно крупными размерами добычи. В желудках гадюк на модельных участках встречалось от 1 до 5 пищевых объектов, принадлежащих, в большинстве случаев, к одной систематической группе (грызуны, бурозубки, ящерицы, птенцы). У молодых змей в желудках изредка встречались хвосты живородящих ящериц (до 3 одновременно). Максимальная масса пищи была отмечена у взрослой самки длиной (L. + L.cd.) 78 см и массой 92 г, у которой были обнаружены три крупных полевки общей массой 32,9 г. Индекс наполнения желудка *I* этой особи составил 35,8% от собственной массы. Однако это не максимальные значения потребления пищи. В июле 1991 г. на канале рыбхоза «Тремля»

(Гомельская область) была встречена самка, у которой были обнаружены 3 птенца, общей массой 51,2 г (*I* составил 75,3%).

Наибольшие относительные размеры жертв характерны для неполовозрелых особей (sub.adultus), питающихся ящерицами. Индекс наполнения желудков сеголетков и прошлогодков (весной и осенью) иногда достигал 97,6%. Так, перезимовавший гадючонок массой 4,1 г способен убить и переварить взрослую ящерицу почти такой же массы (4,0 г) (рис. 3). В отличие от абсолютных показателей, которые заметно связаны с массой тела змей ($r = 0,644$), удельные значения потребления пищи почти не зависят от ее массы, длины и половой принадлежности (рис. 3 и 4).

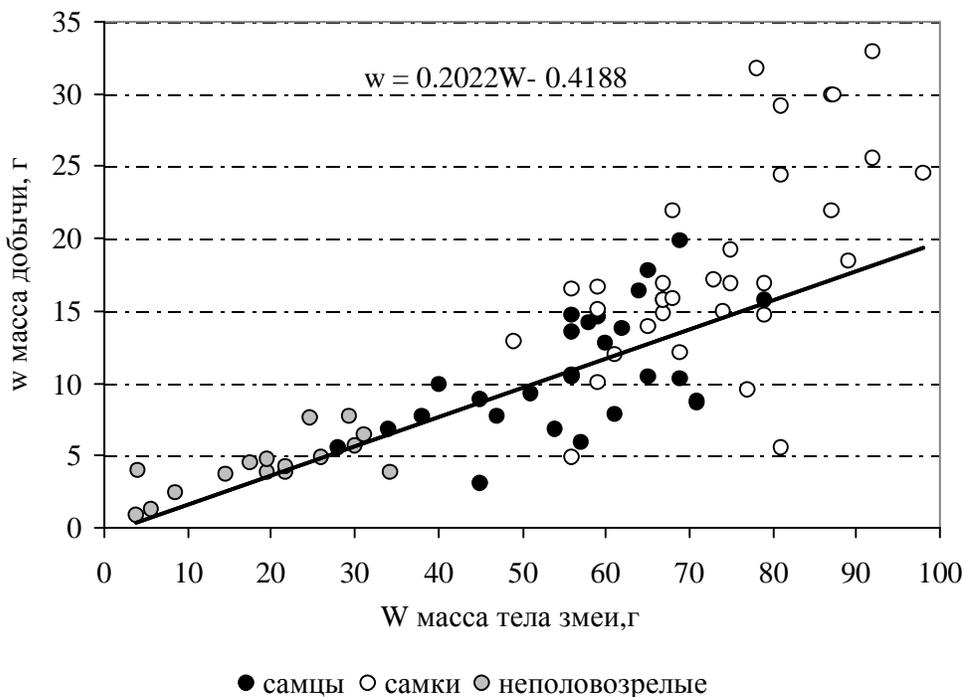


Рис. 3. Зависимость массы добычи (содержимого желудка) от массы тела галюки обыкновенной

Повышению эффективности питания змей, поедающих добычу относительно крупных размеров, способствует ряд физиологических особенностей и, прежде всего, использование яда, направленного не только на иммобилизацию жертвы, но и ее переваривание. Кроме этого, как было установлено сравнительно недавно, пищеварение змей усиливается за счет ферментов самой жертвы, что способствует увеличению поверхности контакта проглоченной целиком добычи с ферментами желудочного сока (феномен «индуцированного аутолиза»; Уголев, Цветкова, 1984).

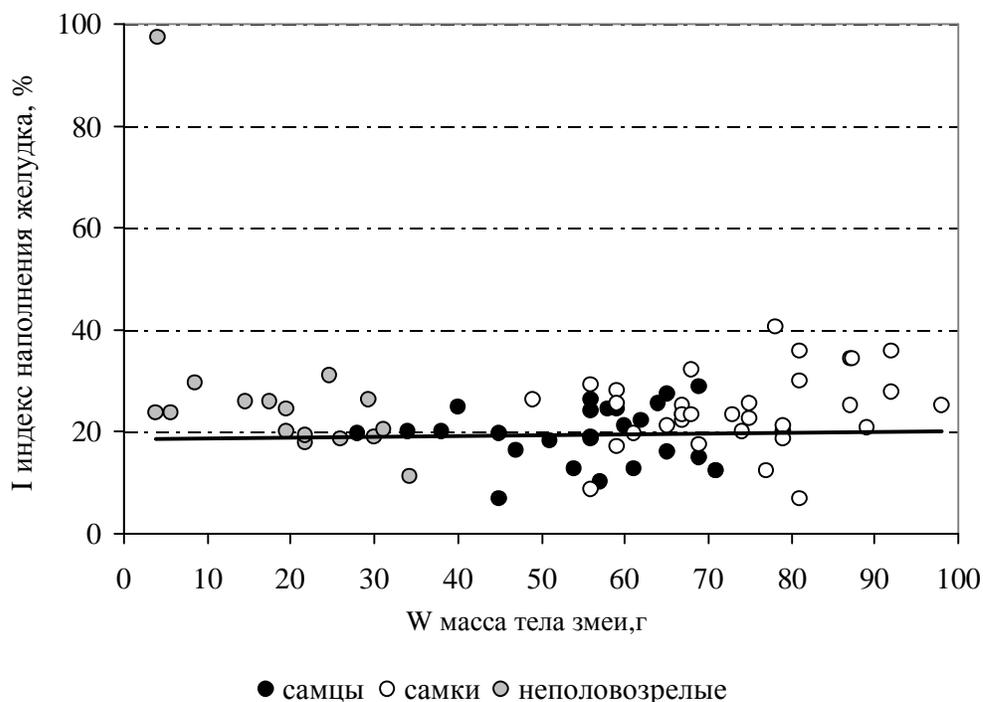


Рис. 4. Соотношение индекса наполнения желудка (I) и массы тела (W) гадюки обыкновенной

С учетом сложной возрастной организации популяции гадюки, затрудняющей получение дифференциальных оценок, величина среднесуточного рациона рассчитана для 5 групп (табл.).

Основываясь на данных о массе пищевого содержимого желудка и периодичности питания, среднесуточный рацион *V. berus* в естественных условиях составляет: у самцов младшей возрастной группы – $1,9 \pm 0,19$ г/сут., у самцов старшей группы – $2,4 \pm 0,23$, у самок – $3,5 \pm 0,38$ и $4,0 \pm 0,47$ г/сут. соответственно, у неполовозрелых особей – $0,9 \pm 0,1$ г/сут. (табл.).

Весовое представление величины пищевого рациона змей удобно при оценке биоценотической роли животных, сравнительном анализе трофической роли и продуктивности различных групп потребителей. Для перевода весовых данных в энергетические можно использовать обширную литературу по калорийности позвоночных различных групп (Дольник и др., 1982; Дольник, Постников, 1990).

Представленные в этой статье данные о величине пищевого рациона гадюки обыкновенной были получены в начале летнего периода – в июне, и примерно в 2–2,2 раза выше средних значений, которые можно использовать при расчетах годового потребления пищи. Это обусловлено несколькими причинами. Высокая интенсивность питания в этот период вызвана физиологическими потребностями, связанными с компенсацией после

Пищевые потребности различных размерных и половых групп
популяции гадюки обыкновенной

Группа	Масса тела змеи, г		Масса пищи в желудке, г		Среднесуточный рацион, г/сут.	
	min-max	M±m	min-max	M±m	min-max	M±m
Adultus						
Самцы, 45–55 см	38,2–63,5	52,2±2,2	3,1–14,2	9,6±0,93	0,62–2,84	1,9±0,19
Самцы, 56–76 см	53,3–78,6	65,5±3,9	5,5–19,9	12,2±1,14	1,1–3,98	2,4±0,23
Самки, 55–60 см	45,4–81,4	59,4±2,8	5,6–32,9	17,6±1,88	1,12–6,58	3,5±0,38
Самки, 61–80 см	55,5–98,2	65,5±3,5	4,9–45,0	19,8±2,33	0,98–9,0	4,0±0,47
Sub.adultus (до 45 см)	3,8–34,3	19,5±1,5	0,9–7,8	4,4±0,48	0,18–1,56	0,9±0,1

голодания и зимовки. Трофическая активность в последующие месяцы заметно снижается, что особенно выражено у самцов и неполовозрелых особей. Кроме этого, примерно 20% сезона активности змей исключается из трофического периода из-за похолоданий и других погодных флуктуаций, периодических линек, размножения, трофических миграций и других причин. С учетом этих замечаний, полученные данные о величине пищевого рациона *Vipera berus* вполне согласуются с результатами оценок, приведенных в других работах (Pomianowska-Pilipiuk, 1974; Schiemenz, 1978; Biella, Schiemenz, 1980).

ЛИТЕРАТУРА

Гильманов Т. Г. Введение в количественную трофологию и экологическую биоэнергетику позвоночных в наземных экосистемах. Основные модели. Пойкилотермные животные. – М.: МГУ, 1987. – 180 с.

Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. – Л.: Наука, 1982. – С. 143–153.

Дольник В. Р., Постников С. Н. Калорийность объектов питания и пищевые потребности птиц // Энергетика питания и роста животных. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 131–141.

Дробенков С. М. Метод индивидуального мечения обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на основе морфологической изменчивости // Вопросы герпетологии. – Киев, 1989. – С. 83–84.

Дробенков С. М. Сравнительный анализ питания симпатрических змей *Vipera berus* (L.), *Natrix natrix* (L.), *Coronella austriaca* (Laur.) // Экология. – 1995. – № 3. – С. 222–226.

Куранова В. Н., Колбинцев И. Г. Бескровные методы изучения питания змей // Экология наземных позвоночных Сибири. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1983. – С. 161–169.

Уголев А. М., Цветкова В. А. Индуцированный аутолиз как важный механизм начальных стадий пищеварения в естественных условиях // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. – 1984. – Т. 70, № 11. – С. 1542–1550.

Biella H.-J., Schiemenz H. Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme der Kreuzotter (*Vipera b. berus* L.) im Freiluftterrarium // Zool. gart. – 1980. – Vol. 50, № 1. – S. 233–271.

Pomianowska-Pilipiuk I. Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* (L.) // Ekol. pol. – 1974. – Vol. 22, № 1. – S. 195–211.

Schiemenz H. Zur Ökologie und Bionomie der Kreuzotter // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. – 1978. – Vol. 35, № 1–14. – S. 203–218.