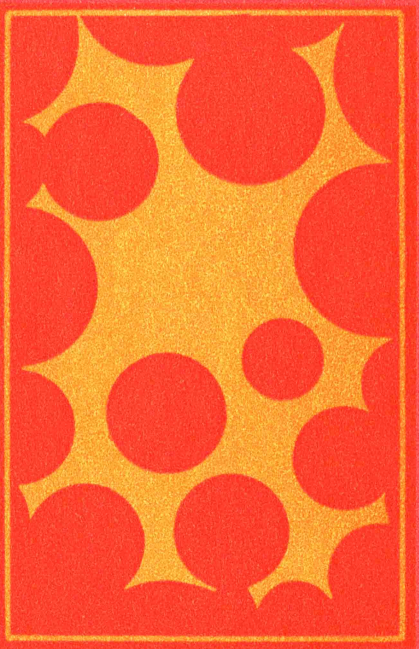
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ



СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК 1985

УДК 591.53 : 591.134.6

Энергетика роста и развития животных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Представлены результаты исследований энергетических особенностей роста и развития животных. Обсуждаются энергетический обмен в связи с дифференциацией размеров тела животных и биоэнергетика красных полевок. Рассматриваются особенности энергетики роста и развития воробьиных птиц, регуляция энергетического обмена в процессе роста амфибий, биоэнергетика наземных моллюсков и энергетика питания насекомых.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, интересующихся энергетической оценкой процессов роста и развития животных.

Ответственные редакторы
доктор биологических наук **Н. Н. Данилов,**
кандидат биологических наук **С. Н. Постников**

Э $\frac{21001-1309-220(83)}{055(02)7}$ 24—1985

© УНЦ АН СССР, 1985

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЖИВОТНЫХ ПО РАЗМЕРАМ ТЕЛА

Энергетический подход к изучению биологических объектов дает возможность количественно описывать процессы, происходящие на разных уровнях организации живого вещества, в универсальных единицах. Наиболее ощутимые результаты получены на уровне организма — первом из трех уровней организации живой материи, изучаемых экологией [25]. Согласно Н. И. Калабухову [17], стремление к сохранению энергетического баланса является основой адаптации любого организма. Биоэнергетика организма стала большим разделом экологической физиологии [27, 32].

Изучены и количественно описаны интенсивности энергетического обмена животных самых разных систематических групп [8]; у гомойотермных животных подробно описана энергетическая стоимость мышечной активности, терморегуляции и некоторых других процессов, что позволило рассчитывать расход энергии свободноживущих животных без непосредственных его измерений [28, 31, 10]. С энергетических позиций успешно разрабатывается количественная теория роста организмов [26, 1, 2, 12, 11].

В последние десятилетия энергетический подход начали применять и для изучения надорганизменных систем, прежде всего для описания трофических взаимоотношений в экосистемах и их биологической продуктивности [33, 34]. В соответствии с Международной Биологической Программой были разработаны также принципы изучения энергетики популяций животных [35]. Однако одним из недостатков энергетического подхода является статичность описаний потоков энергии и продуктивности, хотя функционирование экологических систем — сложный саморегулируемый динамический процесс [6].

Одна из причин ограниченности применения энергетических принципов к исследованию надорганизменных систем — недостаточная разработанность теоретических основ биоэнергетики популяций и биоценозов и отсутствие таких фундаментальных положений, как, например, упомянутый выше принцип Н. И. Калабухова для биоэнергетики организма.

Особенно важно исследовать и осмыслить с энергетических позиций регуляторные процессы, происходящие в популяциях, так как они в большей степени определяют функционирование экосистем в целом [22, 23].

Биоэнергетический подход по своей сути является количественным, поэтому теория экологической энергетики также должна строиться на количественной основе. При ее построении, возможно, окажется полезным анализировать следствия из закономерностей, полученных эмпирически, формальными методами, как это делается в некоторых разделах физики. В биологии такой метод применяется, например, при разработке феноменологической теории роста, основанной на термодинамических соображениях [13—15].

Важнейшая закономерность, экспериментально установленная при изучении энергетического обмена живых организмов,— нелинейная зависимость энергозатрат любого вида от размеров (массы) тела: удельные (на единицу массы) энергозатраты уменьшаются при увеличении массы организма. Эта закономерность выражается уравнением вида

$$M = aW^b, \qquad (1)$$

где M — энергозатраты (интенсивность энергетического обмена); a — коэффициент, зависящий от размерности, величина которого различна для разных организмов; b — безразмерная постоянная (b всегда меньше единицы).

Первоначально уравнение (1) было выведено при сравнении животных разных видов [29, 32], однако оно применимо и для животных разного размера (возраста) в пределах одного вида [16, 3].

Константы a и b обычно рассчитываются по экспериментальным данным методом наименьших квадратов. Величина b в различных систематических группах колеблется значительно меньше, чем a. Например, для стандартного метаболизма a меняется от 0,08 до 868,2 кал/сут, а b — от 0,60 до 0,86 [8, 9], составляя в среднем 0,75 [32]. Удельная теплопроводность гомойотермных животных (птиц и млекопитающих) в покое имеет также близкие значения b — около 0,50 [30].

Физический смысл констант a и b в уравнении (1) впервые попытался объяснить Рубнер [36], сформулировавший «правило поверхности», связывающее интенсивность энергетического обмена с необходимостью поддерживать постоянную температуру тела: поскольку относительная поверхность тела (поверхность теплоотдачи) у мелких животных больше, чем у крупных, удельный метаболизм у них также должен быть больше, а значение коэффициента b в этом случае должно быть равно 0,67. Это объяснение оказалось неудовлетворительным, так как уменьшение удельных энергозатрат с увеличением размера тела

наблюдается и у пойкилотермных организмов. Кроме того, значение b редко равняется в точности 0,67.

Поиск физического смысла констант уравнения (1) ведется достаточно интенсивно и уже наметились кое-какие сдвиги. Например, делаются попытки связать удельные энергозатраты с удельной мощностью животных [18], а также с относительной площадью клеточных поверхностей [5]. В. Р. Дольником [9] для физического объяснения величины константы b развиты предпосылки, которые в известном смысле являются компромиссом между данными точками зрения. Он считает, что значение b зависит от двух величин — мощности, необходимой для активности животного, и площади обменных поверхностей.

Тем не менее вопрос о физическом смысле констант уравнения (1) еще не получил окончательного разрешения. Во многом это объясняется существующей пока разобщенностью в исследованиях по тканевой и клеточной биоэнергетике с исследованиями по биоэнергетике целого организма. Однако имеются попытки связать зависимость энергетического обмена организма от его массы с процессами, происходящими на клеточном и тканевом уровнях. Например, выдвинута гипотеза о том, что уменьшение удельного метаболизма по мере роста организмов связано со снижением концентрации митохондрий в его клетках [13, 37], получившая ряд экспериментальных подтверждений [20, 4, 21]. Пока же уравнение (1) следует считать чисто эмпирическим.

Одно из наиболее важных свойств популяций животных — их гетерогенность, в том числе и по размерам составляющих особей. Гетерогенность по размерам часто обусловлена тем, что в популяции присутствуют разновозрастные животные, однако и среди особей одного возраста изменчивость размеров (массы) тела может быть значительной (даже у генетически однородных особей).

Попытаемся вывести некоторые простые следствия, вытекающие из нелинейного характера зависимости энергетических затрат от массы тела животных, для группы особей и их суммарных энергозатрат, а затем увязать их с экспериментальными фактами.

Пусть имеется группа из N животных, масса которых может варьировать от W_0 до W_m. Из рис. 1 видно, что энергозатраты любой особи из этой группы будут лежать на дуге AC при условии, что коэффициенты a и b равны для всех особей. Обозначим среднюю массу тела в группе через $\overline{W}$:

$$\overline{W}=\frac{1}{N}\sum W_i, \tag{2}$$

а средние энергозатраты — через $\overline{M}$:

$$\overline{M}=\frac{a}{N}\sum W_i^b. \tag{3}$$

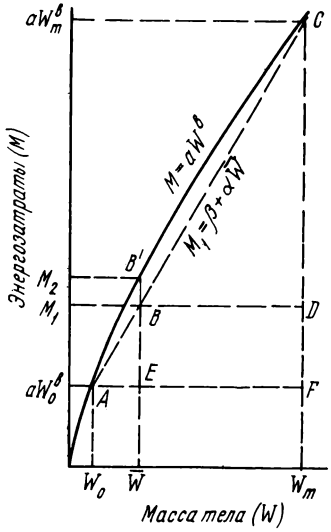


Рис. 1. Зависимость энергозатрат от массы тела. Кривая $M=aW^b$ построена для основного обмена мелких млекопитающих: $b=0{,}75$; $a=7{,}64$ Дж/г·ч [28].

Поскольку средние энергозатраты — центр тяжести точек, лежащих на дуге AC, нетрудно убедиться, что он будет лежать на отрезке BB', т. е. величина $\overline{M}$ при данной численности N и средней массе тела $\overline{W}$ может принимать значения от M_1 до M_2 в зависимости от распределения особей по массе тела (см. рис. 1).

Так как общая биомасса группы при одних и тех же N и $\overline{W}$ неизменна, то средние энергозатраты $\overline{M}$ и, соответственно, *суммарные энергозатраты группы животных могут*, оказывается, *быть различными при одной и той же биомассе и численности составляющих ее особей*.

Из рис. 1 видно также, что центр тяжести точек, лежащих на дуге AC, будет лежать в точке B' только тогда, когда все эти точки окажутся лежащими в точке B', т. е. когда $\overline{M}=M_2$. По уравнению (1)

$$M_2=a\overline{W}^b, \tag{4}$$

следовательно, суммарные энергозатраты группы животных данной численности и данного среднего веса (данной общей биомассы) максимальны, если все особи, составляющие группу, одинаковы по размерам. Это означает, что *при одной и той же численности и биомассе группы животных, состоящие из разноразмерных особей, всегда должны иметь меньшие суммарные энергетические затраты, чем группа, состоящая из одинаковых индивидуумов.*

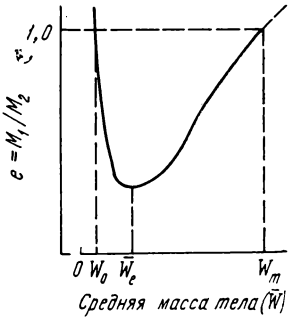
При данной численности N и данной средней массе тела $\overline{W}$ энергозатраты группы будут минимальными, если центр тяжести точек, лежащих на дуге AC, окажется в точке B (см. рис. 1). Это произойдет в том случае, если группа будет состоять только из самых крупных (масса тела W_m) и самых мелких (масса тела W_0) животных. Отношение численности мелких особей к численности крупных особей можно рассчитать, исходя из подобия треугольников BCD и ABE:

$$N_0/N_m=(W_m-\overline{W})/(\overline{W}-W_0), \tag{5}$$

где N_0 — численность животных с массой тела W_0; N_m — численность животных с массой тела W_m: $N_0+N_m=N$. При этом

Рис. 2. Зависимость величины e от средней массы животных (кривая соответствует зависимости, изображенной на рис. 1).

e — отношение минимально возможных M_1 к максимально возможным энергозатратам; W_0 — нижний предел изменения массы тела животных; W_e — верхний предел изменения массы тела животных; W_m — средняя масса тела, при которой величина e минимальна.



$\overline{M} = M_1$, а M_1 линейно зависит от $\overline{W}$, в чем можно убедиться из рис. 1. В самом деле, точка B, соответствующая M_1, лежит на прямой AC, уравнение которой относительно $\overline{W}$ имеет вид

$$M_1 = \beta + \alpha \overline{W}. \tag{6}$$

Величина α — тангенс угла наклона прямой относительно оси абсцисс, равна отношению длины отрезка CF к длине отрезка AE, или

$$\alpha = \left(W_m^b - W_0^b\right)/(W_m - W_0). \tag{7}$$

Величину β можно получить, решая одно из следующих уравнений:

$$\beta = aW_0^b - \alpha W_0 \tag{8а}$$

или

$$\beta = aW_m^b - \alpha W_m. \tag{8б}$$

Подставляя полученные значения α и β в уравнение (5), получаем

$$M_1 = a\left[W_0^b + \left(W_m^b - W_0^b\right)(\overline{W} - W_0)/(W_m - W_0)\right] \tag{9а}$$

или

$$M_1 = a\left[W_m^b - \left(W_m^b - W_0^b\right)(W_m - \overline{W})/(W_m - W_0)\right]. \tag{9б}$$

Таким образом, мы получили выражение (4) для максимальных (если все особи в группе одинаковы по массе, которая равна $\overline{W}$) и выражения (9а, б) для минимальных (если группа состоит только из особей предельных размеров — W_0 и W_m) энергетических затрат для данной численности и биомассы животных.

Обозначим теперь через e отношение M_1/M_2. Эта величина показывает степень возможных изменений суммарных энергозатрат группы за счет изменения распределения особей по массе тела при неизменной численности и общей биомассе: она будет максимальной при минимальном значении e. Из уравнений (4)

и (9а) получаем, что при неизменной численности N величина e зависит от среднего веса $\overline{W}$ (рис. 2):

$$e=[(W_0^b W_m - W_0^{1+b}) + (W_m^b - W_0^b)(\overline{W} - W_0)]/[\overline{W}^b (W_m - W_0)]. \quad (10)$$

Продифференцировав правую часть уравнения (10) по $\overline{W}$ и приравняв затем производную нулю, находим, что e минимально при $\overline{W}=\overline{W}_e$, где

$$\overline{W}_e=[b(W_m W_0^b - W_0 W_m^b)]/[(1-b)(W_m^b - W_0^b)], \quad (11)$$

т. е. при любой численности существует такая средняя масса особей, составляющих группу, при которой возможно наибольшее снижение групповых энергозатрат за счет изменения распределения особей по массе. Иными словами, *при любой численности существует такое распределение особей по размерам тела, при котором минимизируются как суммарные, так и удельные (на единицу массы) энергетические затраты.* Поясним это с помощью следующего рассуждения.

Например, если все N особей имеют размеры W_0 (наименьшие для данного вида и возраста животных), то общие энергозатраты группы будут сравнительно невелики, а удельные окажутся максимальными. Если все N особей обладают массой W_m (максимально возможной для данного вида и возраста), то удельные энергозатраты будут минимальными, а общие — велики. Если в группе из N особей присутствуют и самые мелкие и самые крупные особи (в таком соотношении, что средняя масса тела равна $\overline{W}_e$), то в среднем удельные энергозатраты уменьшатся на максимально возможную величину по сравнению с первым случаем, а общие энергозатраты максимально уменьшатся по сравнению со вторым случаем.

Как известно из опытов, в которых изучалось влияние плотности и структуры экспериментальных групп одновозрастных животных (преимущественно водных) на их рост, увеличение плотности часто приводит не только к торможению среднего темпа роста, но и к увеличению дифференциации по размерам. Часто выделяется группа быстрорастущих «рекордистов», тогда как размеры остальных, «отстающих», животных почти не увеличиваются [7, 19, 24]. Со временем это приводит ко все более явно обозначающейся бимодальности распределения подопытных животных по размерам (массе) тела. Причиной такой дифференциации размеров тела во всех случаях являются внутрипопуляционные регуляторные процессы (выделение метаболитов, поведенческие реакции и пр.). Изложенные выше соображения могут пролить свет на смысл этого явления: можно предположить, что увеличение степени дифференциации по размерам (в крайнем выражении — разделение на две неперекрывающиеся модальные группы) в ответ на ухудшение условий существования (повыше-

ние плотности) является групповой адаптивной реакцией, направленной на снижение общих энергетических затрат.

В заключение следует сказать, что построения, приведенные выше, носят заведомо упрощенный характер. Прежде всего, не всегда соблюдается постоянство коэффициентов уравнения (1) для всех особей в группе. Энергетические затраты отдельных индивидуумов зависят не только от их размеров; они определяются в значительной степени также возрастом, микроусловиями обитания, генетическими различиями, иерархическим рангом и др. Тем не менее нам хотелось показать, что иногда даже несложный анализ идеализированных закономерностей, полученных опытным путем и представленных в формализованном виде, может оказаться полезным. Основной вывод, полученный в результате анализа следствий нелинейного характера зависимости метаболизма от размеров тела — уменьшение суммарных энергозатрат группы особей при увеличении гетерогенности по размерам тела без изменения численности и общей биомассы группы, может быть получен и более строгим математическим путем, чем это сделано нами. Приведенное выше геометрическое доказательство более наглядно, хотя и менее строго. Не подлежит сомнению и то, что никакие логические построения не смогут заменить детальных полевых и экспериментальных исследований, которые необходимы для разработки энергетических принципов исследования популяционных явлений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Усп. совр. биол., 1966, т. 21, с. 274—293.
2. Винберг Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 7—25.
3. Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных.— Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 56—69.
4. Владимирова И. Г. Энергетика процесса регенерации.— В кн.: Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976, с. 165—174.
5. Грудницкий В. А. Новая трактовка зависимости обмена от веса тела животных.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 240—244.
6. Данилов Н. Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 3—30.
7. Добринская Л. А., Следь Т. В. Рост мальков карпа в экспериментальных условиях.— Экология, 1974, № 6, с. 62—68.
8. Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных.— Усп. совр. биол., 1968, т. 66, № 2 (5), с. 276—293.
9. Дольник В. Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними.— Ж. общ. биол., 1978, т. 39, № 6, с. 805—815.
10. Дольник В. Р. Поток энергии в организме и энергетическая модель гомойотермных животных.— Экология, 1980, № 6, с. 5—14.

11. Заика В. Е. Балансовые уравнения роста животных.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 25—36.
12. Заика В. Е., Макарова Н. П. Биологический смысл параметров, входящих в уравнение Берталанффи.— Докл. АН СССР, 1971, т. 199, № 1, с. 242—244.
13. Зотин А. И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: Наука, 1974. 157 с.
14. Зотин А. И., Зотина Р. С. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения.— Ж. общ. биол., 1969, т. 30, № 1.
15. Зотин А. И., Зотина Р. С. Феноменологическая теория роста.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975.
16. Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена.— Ж. общ. биол., 1959, т. 20, № 2, с. 94—103.
17. Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации.— Ж. общ. биол., 1946, т. 7, вып. 6, с. 417—434.
18. Ломов И. А., Относительная мощность и основной обмен.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 244—248.
19. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
20. Озернюк Н. Д. Изменение количества митохондрий в процессе оогенеза вьюна.— Докл. АН СССР, 1972, т. 207, № 4, с. 947—977.
21. Радзинская Л. И., Никольская И. С. Изменение энергетического обмена в онтогенезе животных.— В кн.: Математическая биология развития. М.: Наука, 1982, с. 160—168.
22. Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 4, с. 485—498.
23. Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии.— Экология, 1972, № 6, с. 13—19.
24. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 151 с.
25. Шилов И. А. Биосфера, уровни организации жизни и проблемы экологии.— Экология, 1981, № 1, с. 5—11.
26. Bertalanffy L., von. Quantitative laws in metabolism and growth.— Quart. Rev. Biol., 1957, v. 32, N 3, p. 217—231.
27. Brody S. Bioenergetics and growth. N.Y.: Reinold Publ. Corp., 1945.
28. Grodzinski W., Wunder B. A. Ecological energetics of small mammals.— In: Small mamals: their productivity and population dynomics. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1975, p. 173—204.
29. Hemmingsen A. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and the evolution.— Rep. Steno Hosp. Nord. Insulinlab., 1960, N 9, p. 1—110.
30. Herreid C. F., Kessel B. Thermal conductance of brids and mammals.— Comp. Biochem. and Physiol., 1967, v. 21, p. 405—414.
31. Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics.— In: Granivorous brids in ecosystems. International Biolog. Programm. 1977, v. 12, p. 127—204.
32. Kleiber M. The fire of life: an introduction to animal energetics. N.Y.— London: Wiley & Sons, 1961. 454 p.
33. Lindeman R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology.— Ecology, 1942, v. 33, p. 399—418.
34. Odum H. T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida.— Ecol. Monogr., 1957, v. 27, N 1, p. 55—112.
35. Petrusewisz K., Hansson L. Biological production in small mammals populations.— In: Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambrodge: Cambridge Univ. Press, 1975, p. 153—172.
36. Rubner M. Über den Einfluss der Körpergrosse suf Stoff- und Kraftwechsel.— Z. Biol., 1883, Bd 19, S. 535—562.
37. Smith R. E. Quantitative relations between liver mitochondria and total body weght in mammals.— Ann. N.Y. Acad. Sci., 1956, v. 62, N 17.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

В. С. БАЛАХОНОВ

СЕЗОННЫЙ РОСТ, РАЗВИТИЕ И БИОЭНЕРГЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНЫХ ПОЛЕВОК ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Красная полевка широко распространена от лесостепной до лесотундровой зоны и соответствующих им высотных поясов гор Евразии [7]. На Полярном Урале этот вид обитает во всех высотных поясах вплоть до верхней границы распространения древесной и кустарниковой растительности, встречается и по нижней кромке гольцов. Здесь она является фоновым видом мелких мышевидных и играет значительную роль в биогеоценозах, в связи с чем возникает необходимость изучения сезонной динамики роста, развития и биоэнергетики популяций этого вида.

Материал и методика

Полевок отлавливали во все сезоны года различными способами в зависимости от цели работы. При изучении динамики полового и возрастного состава, сезонной изменчивости интерьеров пользовались известной методикой морфофизиологических индикаторов [19]. Температуру в местообитаниях полевок, в том числе зимой под снегом, измеряли недельными термографами с обязательным контролем обычными метеорологическими термометрами. С помощью последних измеряли и температуру в гнездах полевок в эксперименте. Потребление кислорода определяли полевым камерным методом Н. И. Калабухова [10], позволявшим измерять газообмен в полевых условиях (летом). Зимой газообмен исследовали в лабораторных условиях в течение трех суток после отлова животных в естественных местообитаниях; а между экспериментами полевок содержали в неотапливаемом помещении при температуре 15—25 °С ниже нуля. Одновременно измеряли температуру в гнезде полевок и изучали их двигательную активность. Для этого использовали клетки, разделенные на две половины, между которыми на лазе устанавливали датчик, а запись проводили на суточном актографе.

Для определения энергозатрат полученные данные по по-

треблению кислорода пересчитывали в калории при дыхательном коэффициенте, равном 0,8 (для мышей и полевок), когда 1 л потребленного кислорода эквивалентен 4,8 ккал [22]. Сравнение уровня потребления кислорода возможно только при условии измерения его при одних и тех же температурах и у животных одинакового веса, так как хорошо известна зависимость потребления кислорода мышевидными грызунами от температуры [9, 20] и веса животных [23].

Результаты исследований

Географическое положение Полярного Урала определяет суровость его климата и сказывается, в свою очередь, на протяженности высотных поясов. Горы здесь невысокие по сравнению с другими горными системами. Смена растительности с высотой происходит на протяжении сотен метров, а горный рельеф способствует созданию более мягкого микроклимата в межгорных долинах и замкнутых котловинах, проникновению древесных и кустарниковых ассоциаций на север, которые приурочены к хорошо дренированным берегам горных рек и ручьев [6].

Микроклиматические условия обитания красных полевок характеризуются относительным постоянством. В летний период экранирующее влияние древесной и кустарниковой растительности оказывает сглаживающее действие на суточные колебания температур в приземном слое воздуха. Так, если суточные изменения температуры в тени под пологом леса составляют около 20 °С, то здесь же на уровне почвы, под пологом травы, они равны всего 5—7 °С, а температура почвы на глубине 5 см изменяется не более чем на один градус. Температура в норах и ходах держится на уровне +7—10 °С.

В зимнее время температура под снегом в местообитаниях красных полевок не испытывает суточных колебаний и не опускается ниже —8 °С даже при морозах до —50 °С [3]. В гнездах полевок, которых содержали в клетках в неотапливаемом помещении, при нахождении животного в гнезде температура держалась около +20 °С. Таким образом, минимальный температурный градиент существования красных полевок в естественных местообитаниях на Полярном Урале составляет около 10 °С: от —2 до —3 °С зимой под снегом (средняя температура за весь зимний период) и до +7 °С летом в норах и убежищах. Но в процессе жизнедеятельности полевки подвергаются воздействию более низких и более высоких температур, хотя, как было показано на полевых мышах [24], период нахождения мелких грызунов вне гнезда в течение суток составляет всего 16 % времени, но интенсивность метаболизма при этом увеличивается у них на 90 %.

Годовой цикл жизнедеятельности красных полевок Полярного Урала характеризуется закономерной сменой поколений по се-

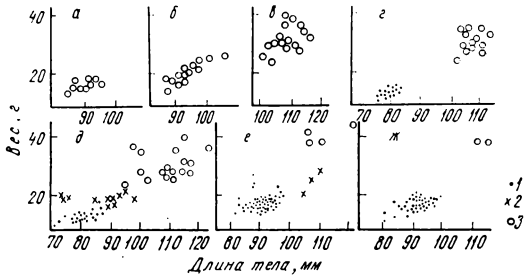


Рис. 1. Размерно-весовой состав популяций красных полевок Полярного Урала:

а — январь, *б* — конец апреля, *в* — начало июля, *г, д* — июль, август, *е* — конец августа, *ж* — сентябрь; *1* — неразмножающиеся сеголетки, *2* — размножающиеся сеголетки, *3* — перезимовавшие.

зонам года, обычной для мелких грызунов [18]. Осенью старые перезимовавшие животные и размножавшиеся сеголетки вымирают, а особи последних генераций прекращают рост и развитие и в таком состоянии уходят на зимовку. В продолжении всего зимнего периода они не растут и не развиваются, чем, видимо, достигается значительная экономия энергоресурсов, что немаловажно для переживания суровых зимних условий [14].

В январе популяция красных полевок состоит из молодых неполовозрелых особей, прекративших рост и развитие (рис. 1, *а*), средним весом 15,8±0,9 г (n=74). В уловах преобладают самцы (55,6 %). Семенники у них мелкие, неразвитые. Самки с нитевидными матками, не размножавшиеся. Размерно-весовые характеристики особей популяций самые низкие в сравнении с другими сезонами года (рис. 2, *а*, *б*). Почти все индексы внутренних органов имеют минимальное значение, за исключением индекса сердца, который имеет наибольшее значение. Вероятно, это связано с условиями жизни полевок в зимний период, необходимостью экономии ресурсов организма и в то же время сохранения достаточно высокой активности в условиях подснежного обитания, что необходимо для сбора достаточного по калорийности количества корма. Такое изменение индекса сердца характерно для всех видов грызунов, сохраняющих высокую двигательную активность при подснежном образе жизни [14]. Постоянное, в течение всей зимы, нарастание относительного веса печени (рис. 2, *г*), возможно, вызвано специфическими условиями зимовки данного года. Например, у рыжих полевок Зауралья [21] в один год наблюдался рост относительного веса печени в зимние месяцы, а в другой он был стабилен. Авторы связывают это с различиями условий зимовки. Ф. И. Бойкова и В. Н. Бойков [5] не обнаружили изменений относительного веса печени в течение зимних месяцев у красных полевок Нижнего Приобья. Аналогичные различия в динамике индекса

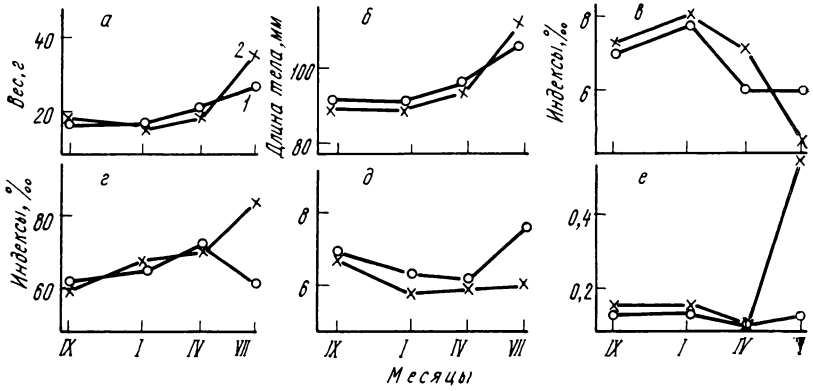


Рис. 2. Динамика основных морфофизиологических показателей красных полевок (*1* — самцы, *2* — самки) в зимний период:

а — вес; *б* — длина тела; *в* — *е* — индексы: *в* — сердца, *г* — печени, *д* — почки, *е* — надпочечника.

печени в зимний период отмечали и другие авторы [12, 13, 1, 8, 15].

Интенсивность потребления кислорода «зимними» полевками изучали при температурах от +3 до +29 °С (табл. 1). Минимальный уровень потребления кислорода наблюдался при 20—21 °С. Это и есть «критическая точка» обмена, или «нижняя критическая точка» [4] для красных полевок Полярного Урала зимой. Близкие данные известны для красных полевок Аляски — 23,5 °С [26], для красно-серых полевок Якутии — от 20 до 25 °С [16] и для красных полевок Чукотки — 25 °С [17].

Энергозатраты, рассчитанные по потребленному кислороду, составляют в области температуры критической точки 207 кал/г·сутки. При повышении температуры до 28—29° эта величина возрастает до 311 кал/г·сут, а прирост потребления кислорода с изменением температуры на один градус составляет 0,11 мл/г·ч. При длительном понижении температуры до +7 °С прирост составляет 0,19 мл/г·с. В пределах от +7 до +3 °С заметных изменений в потреблении кислорода не наблюдалось.

В непрерывных суточных опытах по потреблению кислорода полевками (рис. 3, *б*) отражается суточная динамика метаболизма в условиях ограниченной двигательной активности. Установлено, что двигательная активность красных полевок зимой снижается по сравнению с летом, но общий характер ее сохраняется.

Суточная динамика двигательной активности красных полевок зимой представлена на рис. 3, *а*. Отражая внутреннее состояние организма и циркадные ритмы метаболизма, она изменяется синхронно с интенсивностью потребления кислорода в непрерывных суточных опытах (рис. 3, *а*, *б*). Выделяется пре-

Таблица 1

Потребление кислорода и энергозатраты красных полевок Полярного Урала зимой

Показатели	Температура, °С											
	3—5	6—8	9—11	14—19	20	21	22	23	24	25—26	27	28—29
Средний вес, г	15,5	15,6	15,5	15,4	16,7	18,2	16,6	16,9	16,6	17,0	16,9	17,3
n	3	10	8	9	7	3	5	6	5	4	8	6
Потребление кислорода, мл/г·ч	4,4	4,5	4,0	2,9	1,8	1,8	2,1	2,3	2,4	2,3	2,5	2,7
Энергозатраты, кал/г·ч	21,1	21,6	19,2	13,9	8,6	8,6	10,1	11,0	11,5	11,0	12,0	12,9
На одну полевку, ккал/сут	7,8	8,1	7,1	5,1	3,5	3,8	4,1	4,5	4,6	4,5	4,9	5,4

Таблица 2

Потребление кислорода и энергозатраты перезимовавших полевок летом

Показатели	Температура, °С										
	4—5	6—8	9—10	15—17	20	22	23	26	27	28	29
Средний вес, г	26,2	29,8	27,9	27,2	27,5	24,7	26,1	28,0	27,1	26,5	26,5
n	4	10	4	11	7	5	3	4	7	3	2
Потребление кислорода, мл/г·ч	4,7	4,2	3,8	2,7	2,3	2,2	2,5	1,7	2,1	2,6	3,0
Энергозатраты общие, кал/г·ч	22,6	20,2	18,2	12,9	11,0	10,6	12,0	8,2	10,1	12,5	14,4
На одну полевку, ккал/сут	14,2	14,4	13,5	8,5	7,3	6,3	7,5	5,5	6,6	7,9	9,2

Таблица 3

Потребление кислорода и энергозатраты половозрелых сеголеток летом

Показатели	Температура, °С					
	5—7	13—16	20—21	22—25	26—28	30
Средний вес, г	18,1	18,4	17,1	18,4	18,1	16,1
n	6	4	5	5	6	2
Потребление кислорода, мл/г·ч	5,6	3,1	2,8	2,5	1,9	3,1
Энергозатраты общие, кал/г·ч	26,9	14,9	13,4	12,0	9,1	14,9
На одну полевку, ккал/сут	11,7	6,6	5,5	5,3	4,0	5,7

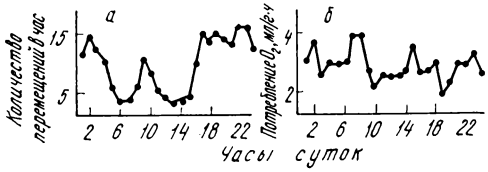


Рис. 3. Динамика суточной двигательной активности (*а*) и интенсивности поглощения кислорода при +20 °С (*б*) у красных полевок Полярного Урала зимой.

имущественно вечерняя и ночная активность и небольшое увеличение в утренние часы. В общей сложности она составляет 4 ч.

Максимальное потребление кислорода наблюдается также в основном в вечерние и ночные часы (соответственно 3,5 и 3,9 мл/г·ч), минимальное отмечали дважды (1,8 и 2,1 мг/·ч), а в основном оно менялось от 2,5 до 3,0 мл/г·ч.

В течение суток при температуре +20 °С полевкой среднего веса 16,8 г ($n=6$) было поглощено 720 мл кислорода, что соответствует 3,5 ккал в день. Некоторая несинхронность двигательной и метаболической активностей объясняется различиями условий проведения экспериментов: рис. 3, *б* отражает суточную динамику потребления кислорода полевками при температуре +20 °С и ограниченности двигательной активности, а рис. 3, *а* — суточную динамику двигательной активности полевок при температуре вне гнезда от —15 до —25 °С и относительной свободе передвижения полевок по клетке с двумя отсеками.

Польскими экологами [27] показано, что при поиске корма метаболизм полевок соответствует их метаболизму в покое, зависящему от веса тела зверька и температуры среды. Поэтому наши данные, вероятно, отражают обмен красных полевок Полярного Урала в покое при соответствующих температурах и весе животных.

В конце второй декады апреля у красных полевок на Полярном Урале происходит увеличение размеров тела (см. рис. 1, *б*), индексов надпочечника и печени почти одинаково у самцов и самок. Индекс сердца снижается, особенно у самцов. Размеры семенника увеличиваются с 0,14 ± 0,02 в январе до 2,4±0,5 в апреле, но половозрелых особей еще нет. Средний вес полевок 19,1±0,6 г, причем у самцов несколько выше вес и длина тела (см. рис. 2). В уловах преобладают самки (64 %), среди которых также нет половозрелых. К размножению полевки приступают в мае, а в июне у них появляется первая генерация, однако в нашем случае в первой декаде июля в уловах отсутствовали молодые особи текущего года рождения (см. рис. 1, *в*). К этому времени около 20 % самок кормящие, остальные на различной стадии беременности. Самцы преобладают в уловах (68,8 %), что объясняется, вероятно, их большей подвижностью в данный период. За счет эмбрионов средний вес самок выше, чем самцов (34,1±1,5 и 28,1±09 г соответственно). Все самцы половозрелы и вес семенников в среднем равен 252,5±35,5 мг.

Таблица 4

Потребление кислорода и энергозатраты неполовозрелых сеголеток летом

Показатели	Температура, °С					
	5—7	18—19	20—24	26	27—28	29—30
Средний вес, г	10,5	11,0	12,7	11,7	12,2	11,9
n	4	6	6	4	3	2
Потребление кислорода, мл/г·ч	10,9	4,8	4,3	2,8	1,8	3,7
Энергозатраты общие, кал/г·ч	52,3	23,0	20,6	13,4	8,6	17,7
На одну полевку, ккал/сут	13,2	6,1	6,3	3,8	2,5	5,1

В середине июля молодые особи приступают к самостоятельной жизни и начинают присутствовать в уловах (см. рис. 1, *г*), составляя 45,5 % всех особей. В конце июля в популяции уже представлены все возрастные группы (см. рис. 1, *д*). Перезимовавших — 40 % и среди них 53,6 % самцов. Из перезимовавших самок 53,8 % с пятнами в матке и 46,2 % на различной стадии беременности. В это же время приступают к размножению сеголетки первой генерации (37,5 % самок с эмбрионами). Сеголетки последующих генераций не половозрелы и составляют 37,1 % в уловах. Соотношение полов во всех группах популяции близко 1 : 1.

Данные о потреблении кислорода и рассчитанные на этой основе энергозатраты красных полевок различных генераций в летний период приведены в табл. 2—4. Средний вес перезимовавших полевок, участвовавших в опытах, составлял 27,2±0,6 г. Наименьшее потребление кислорода отмечено (табл. 2) при температуре +26 °С, которая и является, вероятно, критической точкой обмена этой группы в летний период. Кривая химической терморегуляции имеет двухвершинный характер (понижение при 22 и 26 °С), что, как считает Н. В. Башенина [4], вообще характерно для мышевидных грызунов. Энергозатраты при температуре критической точки составляют 196 кал/г·сут, а при 4—5 °С повышаются до 540 кал/г·сут. Изменение потребления кислорода с понижением температуры от 26 до 4 °С на один градус составляет 0,14 мл/г·ч. Повышение температуры выше критической точки (до +29 °С) вызывает изменение потребления кислорода на 0,43 мл/г·ч на один градус. При +34 °С и десятиминутной экспозиции животное гибнет.

Половозрелые сеголетки были весом 18,0±0,3 г. Наименьшее потребление кислорода отмечено (табл. 3) при температуре 26—28 °С, при этом энергозатраты составили 219 кал/г·сут. Понижение температуры до 5—7 °С вызывает почти трехкратное увеличение потребления кислорода (0,17 мл/г·ч на 1 °С), а энер-

гозатраты возрастают до 645 кал/г·сут. Повышение ее от критической точки до 30 °С вызывает почти двухкратное увеличение потребления кислорода (0,24 мл/г·ч на 1 °С). При 34—35 °С и 15-минутной экспозиции полевка гибнет.

Неполовозрелые сеголетки ($n=25$) имели средний вес 11,7± 0,2 г. Потребление кислорода измеряли у них в интервале 5—30 °С. При температуре критической точки (27—28 °С) потребление кислорода у особей этой группы практически такое же (табл. 4), как у размножавшихся сеголеток, перезимовавших и у «зимних» полевок, но при температуре их критической точки, т. е. 20—21 °С (см. табл. 1).

Таким образом, при температуре критической точки, свойственной каждой группе полевок, интенсивность метаболизма практически остается постоянной и не зависит от веса тела.

У неполовозрелых сеголеток понижение температуры от критической точки до 5—7 °С вызывает нарастание потребления кислорода (0,35 мл/г·ч на 1 °С), а при 5—7 °С почти в шесть раз больше минимального обмена, составляя 1,26 ккал/г·сут. Энергозатраты при температуре критической точки равны 207 кал/г·сут. С повышением температуры до 30 °С потребление кислорода увеличивается на 0,63 мл/г·ч на 1 °С. Вероятно, это свидетельствует о большей роли химической терморегуляции в поддержании температуры тела у этой группы животных в сравнении с другими генерациями популяции.

В конце августа размножение в популяции красных полевок прекращается, начинают вымирать старые перезимовавшие особи и размножавшиеся сеголетки. В уловах преобладают сеголетки последних генераций (89,4 %), у них прекращаются рост и развитие (см. рис. 1, *е*), а соотношение полов равно 1 : 1. Перезимовавшие составляют 6,1 %, причем из них 90 % самки. Особи этой группы имеют наибольшие размеры как по длине, так и по весу тела (самки — 53,2 г и 123 мм, а самцы — 36,0 г и 120 мм соответственно).

В конце сентября популяция почти полностью состоит из молодых неполовозрелых особей. В это время в уловах могут еще присутствовать самцы с хорошо заметными, но инволюированными семенниками или самки с пятнами в матке, однако такие случаи редки.

На этом завершается годовой цикл роста и развития популяции красных полевок Полярного Урала. Сеголетки последних генераций физиологически готовы к зимовке. В таком состоянии им предстоит прожить более полугода и весной вновь продлить жизнь популяции. Эта группа имеет пониженную температуру критической точки (20—21 °С), реакция на изменение температуры (как в сторону повышения, так и понижения) у них менее выражена, что связано, видимо, с более высокими теплоизоляционными свойствами мехового покрова, которые довольно значительно меняются по сезонам [25, 11].

В покое при температуре критической точки (20—21 °С) метаболизм равен в среднем 3,5 ккал в день, в то время как летом при температуре критической точки 25 °С затрачивается в среднем 5,5 ккал в день на полевку за счет возросшего веса особей. Но в пересчете на единицу массы тела и времени разница в энергозатратах в области критической точки практически отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балахонов В. С. Изменения некоторых интерьерных показателей в популяции рыжих полевок в зимне-весенний период.— Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1967, с. 12—13.

2. Балахонов В. С. Двигательная активность полевки-экономки и красной полевки Субарктики.— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975, с. 7—8.

3. Балахонов В. С. Условия зимовки мышевидных в лесотундре Приобья.— Экология, 1975, № 4, с. 96—98.

4. Башенина Н. В. Энергетический обмен и терморегуляция.— В кн.: Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981, с. 118—133.

5. Бойкова Ф. И., Бойков В. Н. Динамика изменений веса тела и основных морфофизиологических показателей у красных полевок в осенне-зимний период в Субарктике.— Экология, 1972, № 2, с. 44—51.

6. Горчаковский П. А. Растительность высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.

7. Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae).— В кн.: Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8. Л.: Наука, 1977. 504 с.

8. Докучаев Н. С., Кривошеев В. Г., Кирющенко Т. В. Сезонная динамика интерьерных признаков полевок горно-таежных ландшафтов бассейна Колымы.— В сб.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, вып. 1, с. 74—81.

9. Калабухов Н. И. Влияние температуры на потребление кислорода лесными и желтогорлыми мышами.— Докл. АН СССР, 1940, т. 26, вып. 3.

10. Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Советская Россия, 1951. 177 с.

11. Кривошеев В. Г., Кривошеева В. П., Варич А. А., Уманцева Н. Д. Механизмы физической терморегуляции сибирского лемминга и субарктических популяций красной полевки и полевки-экономки.— В сб.: Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975, с. 119—144.

12. Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяции: Автореф. ... канд. биол. наук. Свердловск: УФАН АН СССР, 1964.

13. Оленев В. Г. Морфофизиологические особенности зимующих генераций мелких видов грызунов.— Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск: УФАН АН СССР, 1971, вып. 4, с. 17—18.

14. Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Особенности зимующих генераций мелких грызунов.— В сб.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 48—51.

15. Сафронов В. М. Изменение некоторых интерьерных показателей в популяции красной полевки Центральной Якутии в зимний период.— В сб.: Эколого-биологические исследования организмов высоких широт. Якутск, 1976, с. 35—38.

16. Сафронов В. М. К экологическим и эколого-физиологическим

особенностям зимующих генераций красно-серой полевки в бассейне средней Лены.— В сб.: Эколого-физиологические адаптации животных и человека в условиях Севера. Якутск, 1977, с. 82—86.

17. Уманцева Н. Д. Материалы по химической терморегуляции обского лемминга, красной полевки и полевки-экономки.— В сб.: Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975, с. 158—163.

18. Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов.— Ж. общ. биол., 1964, т. 25, № 6, с. 417—433.

19. Шварц С. С., Смирнов В. Г., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 268 с.

20. Щеглов А. И. Изменение обмена веществ у грызунов при низких температурах среды.— В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций. М.: Изд-во АН СССР, 1953, т. 11, с. 19—34.

21. Яскин В. А., Лобанова Н. А. Сезонные изменения веса головного мозга и основных морфо-физиологических показателей у рыжей полевки.— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 33—48.

22. Brody S. Bioenergetics and growth. N.Y., 1945. 1098 p.

23. Goreski A. Metabolic rate and energy budget of the striped field mause.— Acta theriol., 1969, v. 14, N 11—19, p. 181—190.

24. Kleiber M. Body size and metabolic rate.— Physiol. revs., 1947, v. 27, p. 511.

25. Rosenmann M., Morrison P., Feist D. Seasonal changes in the metabolic capacity of red-backed voles.— Physiol. zool., 1975, v. 48, N 3, p. 303—310.

26. Sealander J. Circum-annual changes in age, pelage characteristics and adipose tissue in the northern redbacked vole in interiox Alaska.— Acta theriol., 1972, v. 17, N 1—11, p. 1—24.

27. Trojan P., Wojciechowska B. Ekological model and tables of the daily costs of maintenance (DEB) of *Microtus arvalis* (Pall.).— Ekol. polska, 1969, A 17, p. 313—342.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

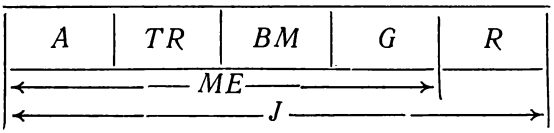
ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

С. Н. ПОСТНИКОВ

ЭКОЛОГИЯ И ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

В литературе хорошо освещены закономерности изменений размерных характеристик (вес, длина) тела, влияние абиотических и биотических факторов на рост, а энергетика роста до сих пор слабо изучена. Для многих видов есть данные об изменении какого-либо одного энергетического показателя (чаще всего — потребление кислорода одиночным птенцом вне гнезда при различных температурах среды), но этого недостаточно при экологических исследованиях, так как они не отражают поток энергии, проходящей через выводок, и не могут быть использованы для точного определения энергетического бюджета. При изучении энергетических потребностей птенца большой синицы в зависимости от количества птенцов в выводке [13] был сделан вывод о том, что энергетическая потребность птенца уменьшается с увеличением выводка. Это объясняется тем, что уменьшается энергия, продуцируемая на теплообразование, так как рассеивание тепла в выводке снижается.

Стремление найти наиболее глубокие связи, складывающиеся между организмами и внешней средой в период роста птенцов, неизбежно приводит к необходимости интегрального анализа биологических явлений одновременно с экологических и физиологических позиций. Наиболее интересна проблема поступления и использования энергии для процессов роста. Энергетический бюджет отражает количественные и качественные изменения роста и развития организма, а также влияние биотических и абиотических факторов. При составлении энергетического бюджета большинство исследователей придерживаются следующей схемы:



Здесь J — энергия, заключенная в пище; R — экскременты; ME — метаболизированная энергия; G — энергия, затрачиваемая

на рост; TR — энергия терморегуляции; A — энергия активности; BM — минимальная энергия для поддержания жизнедеятельности.

Разность $(J—R)$ — метаболизированную энергию (ME) — можно подразделить на энергию, которая идет на рост, расходуется в виде тепла и затрачивается на двигательную активность. Энергию, идущую на рост птенцов G, можно вычислить как разность

$$G=ME-(A+TR+BM).$$

Энергия TR, затрачиваемая на теплообразование, находится в прямой зависимости от возрастных изменений уровня и степени теплоустойчивости тела, т. е. развития химической терморегуляции, которая реагирует на изменения окружающей среды, определяет процессы роста, развития, активности и т. д. Наиболее отчетливо возрастание изменения уровня и устойчивости температуры тела выражены у типичных климатурантных птиц.

По данным опытов, начатых Лейхментритом [10] и продолженных И. А. Шиловым [9], оказалось, что в реакции птенцов на температуру среды имеются определенные возрастные отличия: до 5—6-дневного возраста температура тела находится в прямой зависимости от температуры среды и по уровню почти совпадает с последней, отличаясь не более чем на 4—5°; у старших птенцов повышается уровень температуры тела, и она не опускается ниже 19—20°.

Птенцы обыкновенного скворца сохраняют пойкилотермную реакцию до 5—6-дневного возраста, а химическая терморегуляция в полной мере формируется к 11—12-му дням после вылупления. У полевого воробья химическая терморегуляция появляется к 10—12-му дням [9]. Энергия, идущая на рост, имеет наибольшую экологическую и практическую ценность. Количество энергии, идущей на рост птенца обыкновенного скворца, увеличивается в первые пять дней (41 %), а к концу второй недели снижается до 11 %. Обратная зависимость наблюдается в отношении энергии, использующейся на двигательную активность; ее количество растет от 3 до 26 % за этот же период [15]. Экскреты скворца в возрасте четырех дней составляли 20 % поглощаемой пищи, спустя еще четыре дня они увеличились (1/3 в конце первой недели и 40 % — к концу гнездового периода). Незначительная часть (от 2 до 8 %) метаболизированной энергии расходовалась на терморегуляцию.

Энергетический бюджет зяблика (*Fringilla coelebs* L.) из популяции Куршской косы был вычислен В. Р. Дольником [2]. Он вывел уравнения зависимости метаболизма птенцов от их веса, числа птенцов в выводке и температуры среды. Поток энергии через одного птенца в выводке из трех-четырех птенцов

при 17 °С в сумме за 13 дней жизни имел следующие параметры (ккал):

Большая энергия пищи (*GEI*)	149,68
Метаболизированная энергия пищи (*ME*)	115,85
Энергия продукции (*PE*)	19,17
Энергия существования (*EMR*)	96,68
В том числе:	
на базальный метаболизм (*BMR*)	61,69
на активность (*A*)	28,11
на терморегуляцию (*TR*)	6,88

У птенцов краснозобого конька на протяжении всего периода развития не наблюдалось равномерного повышения количества потребляемой пищи и энергетических затрат. Среднее количество усвоенной с кормом энергии за время пребывания в гнезде составляло 215,3 ккал на птенца, а среднесуточная величина большой энергии у слетка краснозобого конька — 43,9 ккал [6, 4, 5]. Для птенцов краснозобого конька был вычислен процент энергии, идущей на рост. Его можно определить, разделив метаболизированную энергию на калорийность прироста. Оказалось, что с возрастом аккумуляция энергии из пищи для роста снижается: если в возрасте одного-четырех дней она составляла 20 %, то в 8—12-дневном возрасте — лишь 10 %.

Как отмечал С. С. Шварц [8], условия существования в наиболее четкой форме сказываются не на показателях взрослых особей, а на ходе их развития. Это приводит к возникновению различий в характере роста и развития особей одного вида, обитающих в различных ареалах. В настоящее время нам известны данные о росте птенцов полевого воробья четырех популяций: ленинградской, пермской, варшавской и астраханской. Рост массы тела птенцов полевого воробья в условиях Ленинградской области (60° с. ш.) нарастал до 12-дневного возраста, максимального значения достигал в первый день жизни, а перед вылетом из гнезда несколько снижался [7]. У птенцов пермской популяции (58° с. ш.) рост интенсивно нарастал в первые четверо суток, а на шестые — восьмые сутки снижался или стабилизировался, затем до конца гнездового периода снова увеличивался [3]. Наиболее быстрый рост у птенцов варшавской популяции наблюдался до 5—6-го дня жизни, а после 11-го увеличивался медленно [11]. Птенцы из Астраханской области наиболее интенсивно набирали вес в первые четверо суток, а на 6—8-е отмечалось его снижение, а затем медленное увеличение [3].

В динамике изменений индексов органов разных популяций полевого воробья также наблюдались различия. Абсолютный и относительный вес печени, сердца, почек довольно быстро увеличивался у полевого воробья из Пермской и Астраханской областей, достигая максимума на 4—6-е сутки (Пермская обл.: печень 54,47 %, сердце — 11,23 %, почка — 6,29 %), затем (до

10—12-х суток) наступало снижение, а к концу гнездового периода намечались стабилизация или же небольшой подъем. Показатели индексов данных органов у пермских птенцов в первые восемь суток гнездового периода выше по сравнению с астраханскими, у которых более высокие значения получены во вторую половину гнездового периода ($t=3{,}9$ для печени, для сердца 4,8, для почки 2,38). Динамика морфофизиологических показателей птенцов из обоих регионов имела волнообразный характер: активация обменных процессов сменялась спадами [3].

В водном обмене и жиронакоплении у птенцов в период роста наблюдаются изменения. Так, количество воды увеличивается в первые восемь дней жизни, затем понижается до 11-дневного возраста и держится на уровне 70% в последующие дни [11]. Количество воды у оперившихся птенцов полевого воробья после завершения постювенильной линьки достигает 62,4 %, как и у взрослых. Подобные колебания в содержании воды наблюдаются в период роста птенцов деревенской ласточки и краснокрылого болотного трупиала. Жир накапливается у птенцов в основном с четвертого дня жизни и особенно интенсивно на первый-второй день после вылета из гнезда. Процентное содержание этого компонента в организме птенцов, после увеличения на 3—5-й день, выравнивается и затем снова увеличивается, когда они покидают гнездо.

Наглядный показатель обмена веществ у птенцов — содержание золы. У птенцов полевого воробья оно увеличивается до восьмидневного возраста, у более старших птенцов этот показатель не возрастает, хотя наблюдаются сильные индивидуальные отклонения. Интегрирующим показателем обменных процессов в организме птенцов является калорическая ценность тканей. У сырых тканей птенца полевого воробья она увеличивается прямо пропорционально до 11-дневного возраста и в дальнейшем остается постоянной. Калорийность сырых тканей зависит от содержания воды и жира и обратно пропорциональна содержанию воды. У молодых полевых воробьев, завершающих линьку, калорийность сырых тканей составляла 1,95 ккал/г. Дыхательный коэффициент в 5—6-дневном возрасте был 0,95, а через два дня снижался до 0,83 [12].

Цель настоящей работы — изучение видовых, популяционных и сезонных особенностей экологии и энергетики роста и развития трех видов воробьиных птиц.

Материал и методика

Исследования выполнены на Талицком стационаре Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (210 км восточнее Свердловска в окрестностях г. Талицы, 56° 50′ с. ш.). Изучены три вида из отряда воробьиных: обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris* L.), полевой воробей (*Passer montanus* L.)

и зебровая амадина (*Taeniopygia guttata* Viellot.). При подготовке работ с осени было развешено 50 скворечников в исчезающем лесном поселке лесозаготовителей. Весной 31 скворечник был занят скворцами и семь — полевыми воробьями (последние предпочитали гнездиться в нишах построек поселка). Наблюдения за ходом откладки яиц позволили точно рассчитать появление птенцов. Взвешивали птенцов ежедневно с 15 до 17 ч [15] на электрических весах ВЛТК-500 с точностью до 0,05 г.

Параллельно с изучением роста массы птенцов в естественных условиях часть их искусственно выкармливали в лаборатории. Кормили навесками мучных червей, куриных яиц, витаминными смесями известной калорийности, давали гастролиты, минеральные и зеленые корма. Выкармливание проводили по первому «требованию» птенцов. Экспериментальных птенцов содержали группами в гнездах с естественной подстилкой. Естественные температурные режимы гнездования создавали после предварительного измерения в природе. Режим и дозировку кормления птенцов контролировали три раза в сутки (в 4, 16 и 21 ч) путем сравнения с птенцами, которые находились в естественных гнездах. Экскременты от каждого птенца собирали отдельно и взвешивали после трехдневного высушивания при 60°. Зная количество потребленной пищи и заключенной в ней энергии, а также вес экскрементов и их калорийность, определяли количество потребленной за день энергии. Трактовка составляющих энергетического баланса принята как у В. Р. Дольника [2].

Энергетические потребности на рост птенцов зебровой амадины измеряли следующим образом. Перед началом опыта на клетки надевали полиэтиленовые чехлы, чтобы исключить потери корма и экскрементов. На боковую стенку клетки с наружной стороны прикрепляли гнездо (10×8 см), которое представляло собой ящик с отверстием в верхнем углу, сверху свободно прикрытый крышкой. Зебровых амадин кормили просом, пшенной «кашей», куриными яйцами; в клетках всегда были мелкая галька, яичная скорлупа, зеленые части растений. После появления первого птенца все из клетки убирали, стелили чистую бумагу и задавали корм в строго определенном количестве. Ежедневно в 10 ч утра меняли бумагу и навески корма, затем вручную проводили разбор остатков корма и экскрементов. Остатки сушили при температуре 60° до постоянного веса и взвешивали. Для сбора экскретов в гнездо стелили тонкую, мягкую бумагу, на которую помещали птенцов. Для определения степени высыхания кормов во время опыта параллельно с навесками корма, которые давали птенцам, взвешивали контрольные навески пищи.

Энергию, усвоенную родителями, которая зависела от температуры среды, определяли по калибровочной прямой. Точки прямой были получены следующим образом: подбирали ткачиков одинаковой с гнездящимися птицами массой тела и помеща-

ли в клетки. Энергия, затраченная на существование этими птицами при различных температурах среды, и составила линию калибровочной прямой.

Так как в гнездах зебровой амадины были разновозрастные птенцы, то сначала определяли энергетические затраты, а затем вычисляли *E* на 1 г веса птенца. Для этого сумму веса всех птенцов делили на величину *E*. Зная количество энергии, затраченной на 1 г веса, умножали эту величину на вес птенца и находили количество энергии, идущей на рост каждого птенца. Необходимая для роста птенца энергия равнялась сумме ежедневно потребляемой в течение всего гнездового периода. Калорийность пищи и экскретов определяли сжиганием контрольных навесок до 1,5 г в калориметре при 25 атм.

Параллельно с изучением энергетики роста проводили описания развития: отмечали появление трубочек, кисточек, время раскрытия слуховых проходов, глаз и вылет из гнезда. Исследовано 31 гнездо скворца, 48 гнезд полевого воробья и 10 гнезд зебровой амадины; выполнено 5305 ежедневных взвешиваний птенцов (2490 скворцов, 1980 полевых воробьев и 835 зебровых амадин). Энергетические затраты на рост определены у четырех скворцов, шести полевых воробьев и 30 зебровых амадин; энергию существования определяли у скворца в течение 20 суток, у полевого воробья — 12 и зебровой амадины — 25.

I. Видовые особенности роста и развития некоторых воробьиных птиц

1. Рост веса тела

Исследование роста у трех видов воробьиных птиц показало, что для каждого из них характерны свои особенности увеличения массы тела птенцов. У зебровой амадины максимальное увеличение веса тела наблюдалось в первые 11 дней, затем наступал длительный период (9 дней) его стабилизации, за которым следовало незначительное уменьшение за три-четыре дня до вылета. У систематически близкого к зебровой амадине полевого воробья отмечен несколько иной характер роста. Вес тела имел максимальное значение на 13-й день, а на 14-й день произошло резкое снижение веса и через два дня птенцы покинули гнездо (рис. 1). Таким образом, у полевого воробья отсутствовал продолжительный период стабилизации веса тела. Вес птенцов обыкновенного скворца быстро увеличивался в течение первых 13 дней: отрезок кривой за этот период представляет собой график почти прямо пропорциональной зависимости веса тела от возраста. Максимального веса они достигли на 17-й день, следующие два дня вес снижался, и через три дня птенцы покинули гнездо.

Для выяснения видовых особенностей роста важное значение

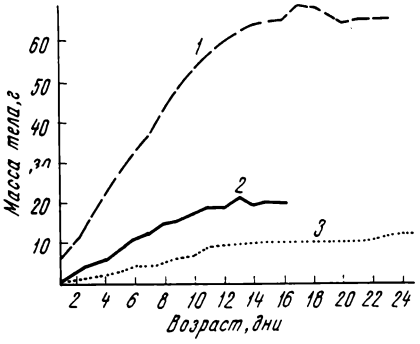


Рис. 1. Рост массы тела птенцов обыкновенного скворца (*1*), полевого воробья (*2*) и зебровой амадины (*3*).

имеет сравнение суточных приростов веса тела (рис. 2). Из трех изученных нами видов наиболее равномерно увеличивался прирост веса тела птенцов зебровой амадины в первые девять дней жизни. После достижения максимального прироста в последующие шесть дней наблюдалось плавное его снижение, и весь последующий период отмечались частые, но не резкие колебания прироста. У зебровой амадины отсутствовал прирост веса тела на 15-й день жизни и за день до вылета. Птенцы полевого воробья достигали максимального прироста веса тела в пятидневном возрасте, а в последующие семь дней наблюдалось чередование увеличений и спадов, а за три дня до вылета прирост прекратился. Для птенцов обыкновенного скворца характерна сходная картина приростов веса тела, но максимального его значения они достигали на один день раньше, чем птенцы полевого воробья. Не отмечено прироста веса тела за четыре и один день до вылета.

Таким образом, у зебровой амадины наблюдался плавный прирост веса тела, отсутствовали резкие перепады и падение прироста за день до вылета с последующим увеличением. У скворца и полевого воробья после резкого падения прироста перед вылетом наблюдалось его увеличение.

2. Морфологическая характеристика развития

У птенцов обыкновенного скворца развитие завершалось в самые сжатые сроки — в течение четырех-пяти дней открывались глаза, появлялись и раскрывались трубочки (табл. 1). У птенцов полевого воробья на второй день жизни начинали просвечиваться трубочки, на восьмой полностью открылись глаза. Несмотря на систематическую бли-

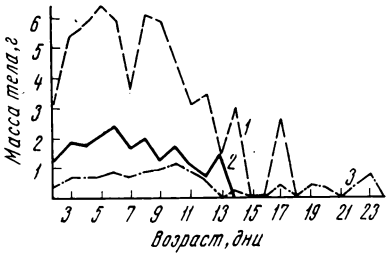


Рис. 2. Прирост массы тела птенцов обыкновенного скворца (*1*), полевого воробья (*2*) и зебровой амадины (*3*).

Таблица 1

Морфологическая характеристика развития птенцов

Дни развития	Зебровая амадина	Полевой воробей	Обыкновенный скворец
3-й		Начинают просвечиваться трубочки на спине, голове, крыльях	
4-й	Проклюнулись трубочки на крыльях	Появились трубочки на бедре	
5-й		Появились трубочки на крыльях, голени и хвосте	
6-й	Начинают выпадать пуховые перья	Начали прорезаться глаза, появились трубочки на брюшной стороне	Открываются глаза, появляются трубочки на крыльях
7-й		Проклюнулись трубочки на бедре, хвосте и брюшной стороне	Растут трубочки на крыльях
8-й	Начали прорезаться глаза, открылись ушные проходы, появились трубочки на бедре, голени, шее	Глаза открылись полностью, открываются трубочки на спине, хвосте	Растут трубочки
9-й	Проклюнулись некоторые трубочки на бедре и брюшной стороне	Раскрылись трубочки на голове, голени и бедре	Раскрылись трубочки, особенно на хвосте
10-й	Начинают раскрываться трубочки на бедре и хвосте		
11-й	Раскрылись трубочки на брюшной стороне, полностью открылись глаза		
12-й	Проклюнулись трубочки на голове		

зость с полевым воробьем, птенцы зебровой амадины имели самый длительный период развития (11 дней): только на восьмой день появились трубочки, а на 11-й день полностью раскрылись глаза.

3. Энергетические затраты на рост птенцов

Рассмотренные выше видовые особенности роста веса тела, прироста и развития являются результатом распределения и использования энергии для образования новой массы, нормального прохождения морфологических процессов.

Большая энергия — энергия, заключенная в потребленном корме,— у птенцов зебровой амадины увеличивалась с 0,75 до

Таблица 2

Энергетические затраты * на рост птенцов, ккал/птицу/сут

Возраст, дни	Зебровая амадина			Полевой воробей			Скворец		
	GE	*ME*	КУП	*GE*	*ME*	КУП	*GE*	*ME*	КУП
1	—	—	—	3,47	3,10	0,89	14,04	12,91	0,92
2	0,75	0,45	0,60	6,42	5,80	0,90	14,52	13,36	0,92
3	3,76	3,23	0,86	14,40	13,28	0,92	21,49	19,74	0,92
4	2,53	2,14	0,85	9,60	7,99	0,83	38,81	37,06	0,95
5	5,64	5,14	0,91	16,39	14,99	0,91	38,10	36,02	0,95
6	8,86	8,23	0,93	17,18	15,95	0,93	48,29	43,07	0,89
7	9,11	8,40	0,92	21,02	18,88	0,90	59,21	51,44	0,87
8	11,16	10,33	0,93	21,24	18,16	0,85	75,44	66,97	0,89
9	11,18	10,23	0,92	22,55	19,01	0,84	85,78	79,23	0,92
10	14,50	13,39	0,92	18,58	15,07	0,81	94,10	80,03	0,85
11	12,34	11,11	0,90	12,06	7,56	0,63	106,70	88,71	0,83
12	15,04	13,79	0,92	13,93	8,60	0,62	78,65	67,13	0,85
13	9,23	7,95	0,86	—	—	—	103,42	91,97	0,89
14	8,06	6,75	0,84	—	—	—	67,84	59,19	0,87
15	8,24	7,63	0,93	—	—	—	75,39	67,97	0,90
16	8,96	8,19	0,91	—	—	—	68,21	60,85	0,89
17	14,83	13,45	0,91	—	—	—	46,32	40,65	0,88

* *GE* — большая энергия; *ME* — метаболизированная энергия; КУП — коэффициент усвоения пищи.

Таблица 3

Аккумуляция энергии при росте птенцов

Возраст, дни	Прирост, г			Калорийность прироста, ккал			Использование энергии на рост, %		
	зебровой амадины	полевого воробья	скворца	зебровой амадины	полевого воробья	скворца	зебровой амадиной	полевыми воробьями	скворцами
1—4	1,57	4,85	16,98	1,099	3,395	11,886	17,67	11,25	20,93
5—8	3,23	7,96	21,96	3,553	8,756	24,156	11,07	12,88	12,23
9—12	3,35	4,74	16,61	5,025	7,110	24,915	10,36	14,15	7,91
13—16	0,03	—	5,59	0,045	—	8,385	0,15	—	2,99
17—19	0,72	—	1,73	1,080	—	2,595	—	—	—

15,04 ккал/сут на 12-й день роста; на 13-й день она снизилась на 5,81 ккал по сравнению с предыдущим днем и в последующие четыре дня была на низком уровне (табл. 2). У полевого воробья большая энергия возрастала с 3,47 до 22,55 ккал/сут на 9-й день жизни, а в последние три дня она уменьшалась и на 11-й день составляла 12,06 ккал/сут. Для скворца характерна такая же последовательность: после плавного увеличения энергии в последние дни развития наступал спад. Максимум большой энергии у него приходился на 11-й день жизни — 106,7 ккал/сут, а за день до вылета составлял всего лишь 46,32 ккал/сут.

Экскреторная энергия у зебровой амадины и полевого воробья на протяжении всего периода роста увеличивалась и была максимальной у зебровой амадины на 17-й день (1,38 ккал/сут), а у полевого воробья на 12-й (5,33 ккал/сут). У скворца изменения экскреторной энергии были сходными с особенностями поступления большой энергии: на 11-й день они достигали максимума и в последующие шесть дней уменьшались.

Метаболизированная энергия у птенцов изученных видов соответствовала изменениям большой и экскреторной энергии и была наибольшей у птенцов зебровой амадины на 12-й день (13,79 ккал/сут), у полевого воробья — на 9-й (19,01 ккал/сут) и у скворца — на 13-й (91,97 ккал/сут).

Коэффициент усвоения пищи, который определили делением метаболизированной энергии на большую, у птенцов зебровой амадины меньше изменялся, чем у двух других видов, и в среднем составлял 0,90. У птенцов полевого воробья он был наибольшим в первые семь дней — от 0,83 до 0,93, а затем наблюдалось его снижение на 12-й день (0,62). У обыкновенного скворца самый высокий коэффициент усвоения пищи наблюдался в первые пять дней (до 0,95), а в последующие дни роста его колебания были незначительны. Рассмотренные выше изменения коэффициентов усвоения пищи в процессе роста, видимо, отражают видовые различия в развитии пищеварительной системы.

Наибольший интерес представляет энергия, идущая на рост, получаемая делением метаболизированной энергии на калорийность прироста, который, в свою очередь, определяется умножением веса прироста на калорийность сырой массы. Данные по калорийности сырой массы взяты для лугового конька [14]: в первые четыре дня она составляла 700, с 4-го по 8-й день — 1100 и с 8-го по 12-й — 1500 кал/г. Энергетическая стоимость затрат на рост птенцов приведена в табл. 3.

Калорийность прироста у птенцов зебровой амадины увеличивалась с 1-го по 12-й день, а в дальнейшем происходило ее снижение (см. табл. 3). У птенцов полевого воробья, систематически близкого к зебровой амадине, самая высокая калорийность прироста наблюдалась на 5—8-й дни, тогда как в последние три дня роста снижалась. Различия во времени реализации максимальной калорийности у этих двух видов, видимо, зависят

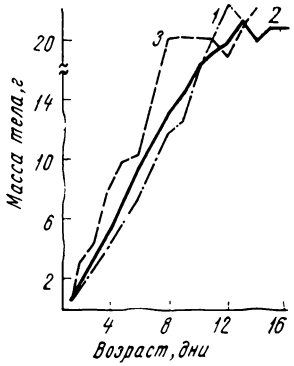


Рис. 3. Рост массы тела полевого воробья ленинградской (*1*), талицкой (*2*) и варшавской (*3*) популяций.

от различий в продолжительности гнездового периода. У птенцов обыкновенного скворца калорийность прироста нарастала до 12-го дня жизни, затем следовало снижение. Калорийность прироста зависела от характера прироста веса тела и скорости образования массы. Процент энергии, идущей на рост, у птенцов обыкновенного скворца и зебровой амадины был самым высоким на 1—4-й день: у первого — 20,9 %, а у второй — 17,6 %, после чего у обоих видов наблюдалось его снижение. Также распределялась энергия на рост птенцов краснозобого конька [6, 4, 5]. В отличие от последнего у птенцов полевого воробья процент энергии, идущей на рост, достигал максимума на 9—12-й дни, т. е. перед вылетом из гнезда, и был равен 14,1 %.

II. Популяционные особенности роста и развития птенцов

В литературе [3, 6] неоднократно поднимался вопрос о характере роста птенцов одного вида из различных популяций. Сравнение этих данных выявило высокую степень вариабельности веса тела и других показателей. Рост массы тела птенцов зависит от климатических условий. Наибольшей изменчивости подвержена масса тела птенцов в больших выводках и при нехватке корма. Популяционные особенности роста веса тела мы изучали на птенцах полевого воробья и обыкновенного скворца.

1. Рост веса тела

Полевой воробей. Наши данные (рис. 3) по полевому воробью сравнивали с ростом массы тела птенцов этого вида из ленинградской и варшавской популяций [7, 11].

У талицкой популяции полевого воробья рост массы тела проходил энергично в первые восемь суток (2,26—15,07 г), а у птиц из более теплого климатического района (варшавская популяция) этот период продолжался также восемь дней, но птенцы достигали более высокого веса (20,08), несмотря на то, что вес однодневных птенцов был ниже на 0,56 г, чем в талицкой популяции. У птенцов ленинградской популяции вес тела наиболее интенсивно возрастал с 4-го по 10-й день жизни, достигал мак-

Рис. 4. Прирост массы тела полевого воробья ленинградской (*1*), талицкой (*2*) и варшавской (*3*) популяций.

симального значения (22,37 г) на 12-й день и незначительно уменьшился за день до вылета [7]. В варшавской популяции период стабилизации массы веса тела наблюдался с 8-го по 11-й день [11]. Рост птенцов талицкой популяции затянулся до 16 дней, в то время как в варшавской он завершился на 14-е, а в ленинградской— на 13-е сутки. Длительная задержка вылета птенцов талицкой популяции по сравнению с ленинградской частично связана с неблагоприятными погодными условиями в период предполагаемого вылета, но основная причина — сокращение светового дня (времени кормления птенцов).

Прирост массы веса тела птенцов полевого воробья талицкой популяции (рис. 4) до пятидневного возраста был равномерным, а в последующие пять дней отмечалось чередование повышений и понижений прироста. Первое резкое понижение прироста массы тела наблюдалось на 13-е сутки, т. е. за три дня до вылета, за ним отмечено повышение, а за день до вылета незначительное понижение. В ленинградской популяции в первые шесть дней жизни прирост незначительно колебался, в следующие два дня наблюдалось его резкое понижение — от 2,5 до 0,8 г; на 9-й день отмечено увеличение прироста до 3,4 г в сутки, а перед вылетом снова уменьшился.

Для птенцов полевого воробья варшавской популяции характерны наиболее значительные колебания веса тела: только у птиц из этой популяции прирост массы тела сильно уменьшался на второй и десятый день жизни с дальнейшим увеличением. У птенцов талицкой популяции за первые восемь дней жизни прирост массы тела составлял 1,83 г/сут, что на 0,12 г выше, чем в ленинградской, и на 0,8 г ниже, чем в варшавской.

Обыкновенный скворец. Из литературных источников известен рост массы тела птенцов норвежской [15] и украинской [1] популяций (рис. 5). У птенцов норвежской популяции в первые шесть дней жизни отмечен самый высокий (5,5 г) прирост массы тела.

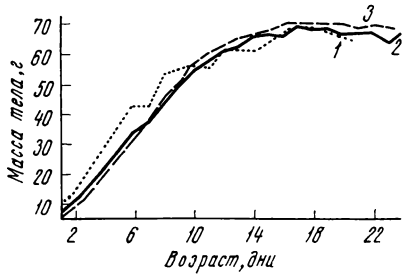


Рис. 5. Рост массы тела птенцов обыкновенного скворца норвежской (*1*), талицкой (*2*) и украинской (*3*) популяций.

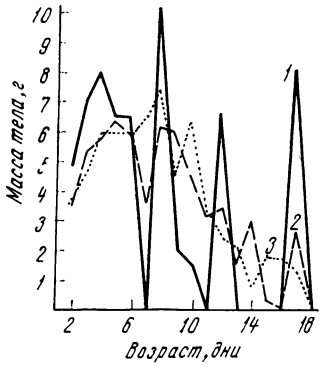


Рис. 6. Прирост массы тела обыкновенного скворца норвежской (*1*), талицкой (*2*) и украинской (*3*) популяций.

Средний вес тела однодневных птенцов скворца из Талицкого района был ниже на 2,56 г, чем у птенцов из более северной норвежской популяции, и на 1,8 г выше, чем у птенцов украинской. Период интенсивного роста птиц талицкой популяции продолжался 11—12 дней и почти совпадал с подобным периодом норвежской популяции. Для украинской популяции характерен более растянутый период роста (до 15—17-дневного возраста). Максимального веса тела (70,4 г) птенцы украинской популяции достигали на 18-й день, из Талицкого района на 17-й день (68,46 г) и норвежской на 16-й день (67,98 г). За периодом интенсивного роста у птенцов скворца наблюдался интервал наиболее медленного увеличения массы тела. Так, у птиц талицкой популяции он продолжался с 12-го по 16-й день (прирост (рис. 6) составлял 1,48 г/сут), у скворцов украинской популяции он был на один день дольше (прирост— 1,13 г/сут) и у норвежской популяции сокращался до двух дней.

После периода стабилизации массы тела у всех скворцов из трех популяций вес тела уменьшался за несколько дней до вылета, но величина и характер изменений у птиц разных популяций отличались. У птенцов талицкой популяции этот период был растянут до шести дней, у норвежской он отмечен за день до вылета, а у украинских скворцов был слабо выражен и продолжался два дня. С наименьшей массой тела (64,7 г) покинули гнездо птенцы норвежской популяции, а с наибольшей — украинские.

Динамика увеличения массы тела у скворцов трех популяций характеризовалась значительными колебаниями, которые были менее ярко выражены у птенцов украинской популяции. У них наблюдался самый длительный период увеличения массы тела, который продолжался семь дней, затем произошло резкое снижение прироста с 9-го по 13-й день жизни (от 6,2 до 0,8 г/сут) и веса тела за три дня до вылета. У птенцов скворца из талицкой популяции период ежедневного увеличения массы тела был сокращен до четырех дней, а из норвежской — до трех. Наиболее значительные колебания массы тела отмечены у скворцов норвежской популяции — четырехкратное увеличение прироста веса тела на 4, 8, 11 и 14-й дни развития и четырехкратное понижение на 6, 10, 13 и 16-й дни.

2. Морфологическая характеристика развития

Популяционные особенности энергетики роста обусловливают популяционную специфику развития, которая является отражением основных физиологических процессов в организме, обеспечивающих благоприятный энергетический баланс с окружающей средой.

Полевой воробей. Мы сравнивали наши данные с материалами по птицам из ленинградской популяции [7]. Развитие полевых воробьев талицкой популяции завершилось на сутки позже, чем ленинградской. Глаза у первых прорезались на шестые сутки, а у ленинградских — на пятые. Появление трубочек и их раскрытие также сдвинуты на сутки.

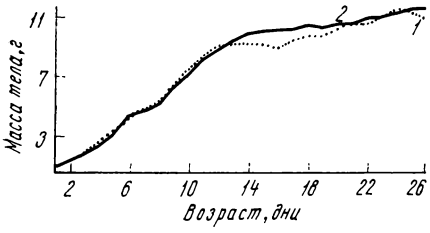
Обыкновенный скворец. Сравнивали морфологические показатели развития птенцов скворца талицкой и украинской [1] популяций. У последних глаза открылись на сутки позже, чем у талицких.

III. Сезонные особенности роста птенцов

1. Рост веса тела

Зебровая амадина. Рост массы тела птенцов зебровой амадины осенней и весенней генераций существенно не различался (рис. 7). Кривая роста птенцов осенней генерации, в отличие от весенней, была более плавной, и масса тела равномерно увеличивалась, тогда как для весенней генерации отмечено резкое увеличение веса на 22—24-й дни и снижение за два дня до вылета. Рост массы тела птенцов обеих генераций был более сходным и в первые 12 дней. Вес птенцов осенней генерации в возрасте 12—20 дней был выше (наибольшие различия достигали одного грамма, что составляло 10—15 % от веса тела). Периоду незначительного уменьшения веса тела на 21-й день предшествовали пятидневные незначительные колебания веса тела, а у птиц весенней кладки такого периода не наблюдалось, но у них было хорошо выражено снижение веса тела за два дня до вылета из гнезда (на 0,79 г).

Прирост массы тела птенцов (рис. 8) осенней и весенней генераций в интервале от 1-го до 12-го дня различался на 3-й и 5-й дни, кроме того, у весенних птенцов отмечено интенсивное увеличение веса тела в первые три дня. В пятидневном возрасте их прирост составлял 27 % от веса тела, в то время как у осенних 19,9 %. С семидневного до пятнадцатидневного возраста различия в приросте массы тела птенцов обеих генераций незначительны, а в пятнадцатидневном возрасте прирост веса тела у птенцов весенней кладки был 3,19 %, а у осенней 0,78 %. Последнее увеличение прироста массы тела приходилось на 24-й день жизни птенцов весенней генерации (6,98 %).



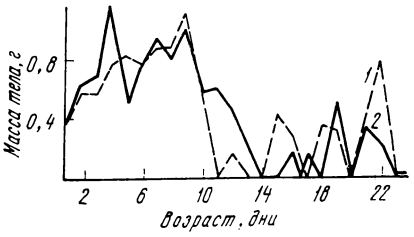
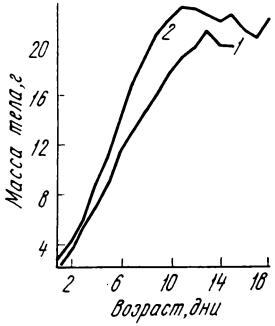


Рис. 7. Рост массы тела зебровой амадины весенней (*1*) и осенней (*2*) генераций.

Рис. 8. Прирост массы тела зебровой амадины весенней (*1*) и осенней (*2*) генераций.

Полевой воробей. Рост массы тела птенцов полевого воробья весенней и летней генерации (рис. 9) имел более яркие особенности и различия, чем у зебровой амадины. Средний вес однодневных птенцов второй кладки был на 0,49 г выше, чем у птенцов первой. Такие же различия в весе тела наблюдались у птенцов полевого воробья из Ленинградской области [9]. Вес тела у птенцов первой кладки увеличивался до 13-дневного возраста, а у птенцов второй— до 11-дневного и особенно быстро он возрастал после 3-го и 4-го дня жизни. Птенцы второй кладки достигли максимального веса (23,07 г) на 11-й день, т. е. на два дня раньше, чем у первой генерации. Перед вылетом из гнезда вес тела несколько снижался, и у птенцов первого выводка это наблюдалось за два дня до вылета, а у второй генерации продолжалось шесть дней. Ежедневно увеличивался прирост у птенцов второй кладки в первые шесть дней (рис. 10), а у первого выводка этот период длился пять дней (исключая не-



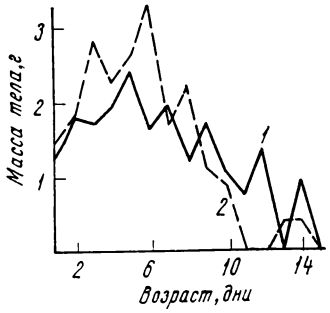


Рис. 9. Рост массы тела птенцов полевого воробья первой (*1*) и второй (*2*) генераций.

Рис. 10. Прирост массы тела полевого воробья первой (*1*) и второй (*2*) генераций.

значительное уменьшение на 3-й день). Максимального прироста (3,31 г/сут) птенцы второй генерации достигли на 6-й день, а в последующие шесть дней он уменьшался; у птенцов первого выводка максимальный прирост был на 0,93 г ниже, чем у второго.

Заключение

В результате изучения роста и развития трех видов воробьиных птиц мы выяснили видовые, популяционные и сезонные особенности роста массы тела, морфологических изменений и энергетических потребностей. Для каждого вида характерны свои особенности. У зебровой амадины и полевого воробья, систематически близких видов, наблюдался различный характер роста массы тела: у птенцов зебровой амадины после 11-дневного увеличения веса тела наступал длительный период (9 дней) стабилизации, за которым следовало незначительное снижение, а у полевого воробья период стабилизации отсутствовал, и после достижения максимального веса наблюдалось его резкое снижение; аналогично увеличивалась масса тела у птенцов скворца.

Отражением видовых особенностей энергетики роста, становления химической терморегуляции являются морфологические особенности развития. У птенцов обыкновенного скворца развитие завершилось в наиболее сжатые сроки и в течение четырех-пяти дней произошли основные морфологические преобразования, тогда как у зебровой амадины этот период продолжался 11 дней. Несколько более раннее развитие было характерно для птенцов полевого воробья.

Энергия, использованная на рост, у птенцов зебровой амадины и обыкновенного скворца была самой высокой в первые четыре дня, а у полевого воробья — на восьмые сутки. Количество метаболизированной энергии выводком из четырех птенцов зебровой амадины равно 522 ккал, полевого воробья 593 и обыкновенного скворца — 3665 ккал.

Так как популяционные особенности роста массы тела зависят от условий существования, мы сравнили наши данные с литературными. Птенцы полевого воробья ленинградской популяции (северной из трех рассматриваемых) имели самый короткий гнездовой период (13 дней) и высокий прирост. У птенцов обыкновенного скворца норвежской популяции период гнездования на три дня короче по сравнению с украинской. Сокращение гнездового периода в условиях Субарктики является важным эволюционным приспособлением, обеспечивающим наиболее успешное гнездование. Можно предполагать, что для более северных популяций вида характерны большие колебания роста массы тела, чем для южных.

Хотя вес тела — один из основных экологических показателей, данных о сезонных особенностях роста массы тела птиц очень мало. Рост веса тела у птенцов весенней и осенней генераций зебровой амадины первые 12 дней не различался, а в последующие восемь дней был выше у птенцов осенней генерации. Сезонные различия у полевого воробья были выражены ярче и проявлялись в том, что вес однодневных птенцов второй кладки был больше и они на два дня раньше достигали максимального веса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Боярчук В. П. Некоторые данные о постэмбриональном развитии птенцов обыкновенного скворца.— Материалы VII орнитологической конференции: [Тез. докл.]. М., 1977, ч. 1, с. 205—208.

2. Дольник В. Р. Рост, развитие и энергетика птенцов зяблика.— В кн.: Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 1982, с. 240—262.

3. Никольская В. Н. Морфологическая характеристика птенцов полевого воробья из северных и южных районов ареала.— Материалы VII орнитологической конференции: [Тез. докл.]. М., 1977, ч. 2, с. 149—150.

4. Постников С. Н. Энергетические затраты на развитие птенцов краснозобого конька.— Информационные материалы ИЭРиЖ УНЦ. Свердловск, 1974, с. 18—21.

5. Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового конька.— В сб.: Сравнительная экология фоновых видов птиц ямальской тундры. Свердловск: УНЦ АН СССР, с. 36—47.

6. Постников С. Н. Проблемы экологической энергетики птиц в высоких широтах.— В кн.: Птицы Сибири: [Тез. докл. 11-й конф. орнитологов Сибири]. Горно-Алтайск, 1983, с. 120—122.

7. Фетисов С. А. Материалы по росту и развитию гнездовых птенцов полевого воробья в условиях Ленинградской области.— Вестн. ЛГУ. Биология, 1977, т. 15, вып. 3, с. 14—21.

8. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 388 с.

9. Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. М.: Изд-во МГУ, 1968. 252 с.

10. Leichtentritt B. D. Die Warmeregulation neugeborener Saugetiere und Vogel.— Z. Biol., 1919, N 12.

11. Myrcha A., Pinowski J. Variations in the body composition and caloric value of nestling Tree Sparrows (*Passer montanus* L.).— Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. 11, 1969, v. 17, p. 475—480.

12. Pinowski J. Dispersal of young tree sparrows (*Passer* m. *montanus* L.).— Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, 1965, v. 13, p. 509—514.

13. Royama T. Factors governing feeding rate, food reguirement and brood size ef nestling Great its *Parus maior*.— Ibis, 1966, v. 108, p. 313—347.

14. Skar H., Hagen A., Ostbye E. Caloric Values, Weight, Agh and Water Content of the Bodu of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis* L.).— Norv. J. Zool., 1972, v. 20, N 1, p. 51—59.

15. Westertept K. The energy budget of the nestling starling Sturnus vulgaris, a field study.— Ardea, 1973, v. 61, p. 137—158.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

С. Н. ПОСТНИКОВ

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ РЯБИННИКА

Характер роста зависит от условий обитания вида и от целой совокупности абиотических факторов. Многие авторы [1,5—7, 10—12, 16, 18—20], основываясь на продолжительности пребывания птенцов в гнезде, считают, что в высоких широтах птенцы растут быстрее, чем в средней полосе. Рост птенцов белой куропатки в тундрах европейской части СССР сокращен на месяц по сравнению с Казахстаном [11, 12], американский дрозд в Субарктике на четыре дня раньше оставляет гнезда, чем на севере США [19]. Экенсон [20] полагает, что гнездовая жизнь птенцов беловенечной овсянки от 38 до 68° с. ш. сокращается на сутки. Другие исследователи [3, 13], сравнивая длительность отдельных стадий репродуктивного цикла, не находят отличий в развитии птиц на разных широтах. Н. Н. Данилов [3] отмечает, что длительность пребывания птенцов в гнездах не всегда может служить критерием их роста.

Для выяснения особенностей роста птенцов наиболее точным критерием является изменение массы тела. У большинства воробьиных птиц Субарктики, в отличие от воробьиных, распространенных в средних широтах, наблюдается более прямолинейное нарастание массы тела. Рост субарктических белых трясогузок заметно отличается от среднеуральских; у первых он происходит быстрее, и при вылете они были тяжелее почти на 25 %. Время открытия слуховых проходов и глаз, развитие оперения у северных и среднеуральских особей не различалось; нет отличий и от близких видов более южного распространения [3].

Причиной ускорения роста птенцов Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук [5, 17] считают удлинение светового периода и увеличение количества кормлений. С этим согласуются и данные К. Н. Благосклонова [2], который полагает, что темп роста насекомоядных птиц определяется интенсивностью питания, в зависимости от которой сроки развития птенцов меняются на два-три дня и более. Наблюдающееся у настоящих субарктов ускорение роста и развития может быть объяснено усиленным питанием во время 22-часового кормового дня [14, 15]. Ска-

зывается, видимо, и действие естественного отбора, так как укорочение периода формирования организма дает несомненные преимущества для сохранения и поддержания численности.

Риклефс [21] выделяет три типа кривых роста птиц: 1) вес птиц за гнездовой период возрастает примерно до величины, характерной для взрослой особи; 2) за гнездовой период достигается вес, больший по сравнению с весом взрослой птицы, и перед вылетом или сразу после вылета он уменьшается; 3) за гнездовой период масса тела не достигает значения веса взрослой особи, и рост заканчивается после того, как молодые птенцы покинут гнездо. Первый тип роста наиболее распространен. Второй свойствен птенцовым птицам, а третий наиболее распространен среди выводковых птиц. Выделяют [4] два типа изменения относительной скорости роста за каждый день постэмбрионального развития. В основу такого деления положен тот факт, что в одних случаях наибольший прирост наблюдается в первый день жизни птенцов, в других — лишь в последующие. Если максимальная скорость роста достигается в первый день, тип роста называется первым, а все остальные — вторым.

Материал и методика

Исследования проводили в мае на Среднем Урале (биостанция Уральского госуниверситета в 140 км от г. Свердловска, 56° 30′ с. ш.) и в июне 1980 г. в Субарктике (стационар УНЦ, пойма р. Оби в 12 км от г. Лабытнанги, 66° с. ш.). Взвешивали и описывали развитие птенцов рябинника (*Turdus pilaris* L.) ежедневно с 16 до 17 ч с точностью до 0,1 г. Под термином «темные пятна» обозначали не обособившиеся темные пеньки перьев, просвечивающие сквозь кожу, «трубочки» — выделяющийся над поверхностью кожи перьевой пенек, под «кисточкой» — раскрывающееся опахало. Оперение измеряли в миллиметрах с точностью до 0,5 мм. Развитие птенцов описывали по трем гнездам из каждой популяции. Определяли количество птенцов на различных стадиях развития. На Среднем Урале с 21 мая по 14 июня было изучено 50 птенцов, выполнено 1600 описаний птерилий и 555 взвешиваний; в Субарктике с 24 июня по 8 июля изучено 24 птенца, выполнено 1230 описаний птерилий и 234 взвешивания.

Результаты и обсуждение

Рост массы тела. Сравнение роста массы тела птенцов рябинника среднеуральской и субарктической популяций показало, что в первый день жизни их развитие и вес были сходными, а с 3-го по 7-й дни кривые роста возрастали параллельно, но птенцы из Субарктики были тяжелее почти на 2 г. В последующие дни вес тела птенцов обеих популяций увеличивался менее пря-

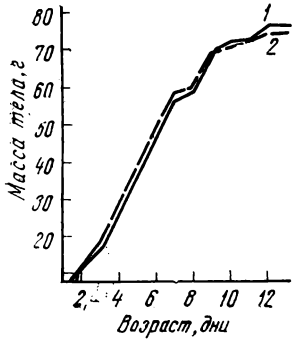


Рис. 1. Рост массы тела рябинника среднеуральской (*1*) и субарктической (*2*) популяций.

молинейно, а с 9-го дня наблюдался период стабилизации массы тела. Птенцы среднеуральской популяции начинали преобладать в весе с 10-го по 13-й дни. Вес тела птенцов был наибольшим на 12-й день и составлял у птенцов из Субарктики 76,2 г, а с Среднего Урала — 73,8 (рис. 1). Рост масы тела рябинников среднеуральской популяции более подвержен изменениям и его возрастание было менее прямолинейным, чем у птиц из субарктической популяции.

Сравнение кривых суточного прироста веса тела птенцов (рис. 2) показало, что можно выделить шесть периодов в росте. Прирост массы тела был максимальным на 5-й день: 10,9 г у птенцов среднеуральской и 10,8 г субарктической популяции. На 6—8-й день прирост уменьшался, на 9-й резко возрастал и снижался на 10-й и 11-й дни. Последнее увеличение его отмечено за день до вылета из гнезда. В первом периоде прирост массы тела птенцов субарктической популяции опережал таковой среднеуральской, а в другие периоды наоборот, хотя в отдельные дни (6, 11 и 13-й) прирост веса тела у птиц из Субарктики был несколько выше.

Морфологические особенности развития. Сравнение данных о развитии птиц двух популяций (табл. 1) показало, что вылупившиеся птенцы не отличались между собой; на 2-й день начали открываться ушные проходы, но у рябинников со Среднего Урала это продолжалось по 4-й день, а из Субарктики затянулось до 6-го дня; начало раскрытия глаз запаздывало на день и завершилось у всех птиц в одни и те же сроки — с 3-го по 6-й дни. Темные пятна на маховых птерилиях появились в первый день жизни у 58 % птенцов среднеуральской популяции и у 83,3 — у птиц из Субарктики (табл. 2). На второй день этот процесс завершился и

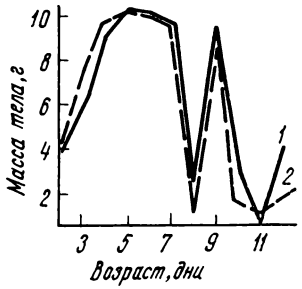


Рис. 2. Прирост массы тела рябинника среднеуральской (*1*) и субарктической (*2*) популяций.

Таблица 1

Характеристика развития птенцов рябинника двух популяций, %

День развития	Слуховые проходы		Глазные щели		День развития	Покинули гнездо, % от общ. колич.	
	1*	2	1	2		1	2
2-й	13,3	4,5	—	—	9-й	3,00	6,25
3-й	80,4	86,4	8,7	4,5	10-й	15,15	31,25
4-й	100	88,5	53,4	46,2	11-й	27,30	25,00
5-й	—	92,0	92,9	72,0	12-й	30,30	31,25
6-й	—	100	100	100	13-й	24025	6,25

*1 — среднеуральская популяция, 2 — субарктическая.

уже на третий день жизни появились трубочки у 6,5 % дроздов рябинников со Среднего Урала и у 36,4 % — из Субарктики. Быстрее развивались маховые перья у птенцов среднеуральской популяции: кисточки у них появились на 5-й день, а у субарктических — на 6-й. В дальнейшем развитие перьев проходило одинаково, хотя темпы роста маховых перьев были непостоянны. На 13-й день размер маховых перьев у северной популяции был несколько больше (табл. 3).

На плечевых птерилиях темные пятна появились в первый день развития только у птенцов среднеуральской популяции. На второй день они отмечены у 62,2 % рябинников со Среднего Урала и у 90,9 % — из Субарктики. Опережающие темпы развития оперения на плечевых птерилиях у субарктических птиц сохранялись в течение всего периода пребывания в гнезде. Появление трубочек на плечевых птерилиях отмечено на пятый день у 38,1 % птенцов среднеуральской популяции и у 80 % — у птиц из Субарктики (у последних в этот день появились и кисточки). Размеры перьев на плечевой птерилии у птенцов из Субарктики на 12-й день жизни были больше (трубочки — 6,5 мм, кисточки — 19,5 мм) по сравнению со среднеуральскими (трубочки 4,6 мм, кисточки — 18,3 мм).

На спинной птерилии темные пятна появились в первый день жизни у 2,3 % птенцов среднеуральской популяции и у 11,1 % птиц из Субарктики. Опережающие темпы развития перьев на спине у птенцов северной популяции сохранялись в течение всего периода развития оперения, а трубочки начали у них появляться на день раньше. Кисточки у всех птенцов из Субарктики сформировались за один день (6-е сутки), тогда как у птенцов среднеуральской популяции — за два дня (6—7-е сутки). Размеры перьев у субарктических птенцов были больше в течение всего периода пребывания в гнезде: размеры трубочек и кисточек рябинников среднеуральской популяции 5,7 и 15,6 мм, а субарктических соответственно 8 и 20,5 мм.

Таблица 2

Появление темных пятен, трубочек и кисточек у птенцов рябинника двух популяций, %

День развития	Птерилии																			
	маховые		плечевые		спинная		шейная		головная		бедренные		голенные		хвостовая		грудная		брюшная	
	1*	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1-й	58**	83,3	2,3	—	2,3	11,1	—	—	16,3	61,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2-й	100	100	62,2	90,9	68,9	90,9	62,2	86,4	80,0	100	44,4	50,0	—	—	4,4	27,3	35,6	50	28,9	4,5
3-й	6,5*** / —	36,4 / —	100	100	100	100	100	100	100	100	91,3	100	30,4	47,4	65,2	89,5	95,6	100	67,4	57,9
4-й	81,3 / —	100 / —	100	100	100	17,4 / —	100	100	100	100	4,7 / —	8,7 / —	90,7	100	95,3	100	100	100	100	100
5-й	100 / 7,1	100 / —	38,1 / —	80,0 / 35,0	64,3 / —	90,0 / —	28,9 / —	35 / —	26,2 / —	45,0 / —	66,7 / 16,7	100 / 45,0	52,4 / —	75,0 / 10,0	40,8 / 2,4	50,0 / 5,0	73,8 / 7,2	90,0 / 35,0	57,1 / 4,5	80,0 / 15,0
6-й	100 / 47,6	100 / 21	95,2 / 92,8	100 / 94,9	100 / 80,9	100 / 100	95,0 / 64,2	100 / 89,0	100 / 61,9	100 / 94,7	100 / 90,4	100 / 100	97,6 / 64,0	100 / 94,7	90,5 / 78,6	100 / 89,4	97,6 / 78,6	100 / 94,7	90,5 / 73,8	100 / 100
7-й	100 / 90,7	100 / 83,3	100**	100	100	100	100 / 97,7	100	100 / 95,3	100	100	100	100 / 97,6	100	100	100	100	100	100	100

* Популяции: 1 — среднеуральская, 2 — субарктическая.

** Одна цифра с 1-го по 4-й дни — количество птенцов, у которых появились темные пятна, на 7-й день — количество птенцов с полностью сформированным оперением.

*** В числителе — количество птенцов, у которых появились трубочки, в знаменателе — количество птенцов, у которых появились кисточки.

Таблица 3

Развитие оперения у птенцов рябинника двух популяций, мм

День развития	Птерилии																			
	маховые		плечевые		спинные		шейная		головная		бедренные		голенные		хвостовая		грудная		брюшная	
	1*	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
3-й	Появ.**	Появ.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4-й	1,2/—	0,9/—	—	—	—	Появ.	—	—	—	—	0,5/—	Появ.	—	—	—	—	—	—	—	—
5-й	3,5***/0,8	4,7/—	1,5/—	2,2/0,5	1,25/—	1,9/—	Появ.	0,8/—	Появ.	0,75/—	0,8/0,5	1,5/0,9	Появ.	1,0/1,0	0,5/0,5	0,9/1,0	0,5/0,5	0,5/0,5	0,5/0,5	4,1/0,5
6-й	10,6/1,7	10,3/0,8	3,0/1,4	4,7/1,9	2,3/0,9	4,3/1,9	1,0/0,5	2,2/0,7	0,8/0,5	2,0/0,5	1,0/1,5	2,0/2,2	0,65/0,8	1,4/1,3	0,7/0,8	1,6/0,7	1,25/0,8	2,7/1,1	0,5/1,3	2,1/1,9
7-й	15,5/3,0	18,0/2,0	4,5/2,7	8,7/3,3	4,7/2,6	7,5/3,0	2,2/1,8	3,5/2,1	1,5/1,3	3,3/2,0	1,7/2,8	3,5/4,3	0,85/1,8	2,2/2,8	1,8/1,9	2,5/2,0	1,9/2,2	4,1/3,1	0,9/4,3	2,1/4,1
8-й	27,3/5,5	27,3/4,5	5,9/4,8	9,4/6,3	7,8/4,7	9,9/6,4	3,0/3,1	4,6/4,0	2,0/3,3	3,9/3,8	2,8/4,7	5,2/7,5	1,2/3,5	2,8/4,7	3,1/3,0	4,7/3,3	2,9/3,5	6,5/6,4	1,1/3,2	5,4/6,4
9-й	28,2/9,9	26,8/8,3	6,3/8,2	9,3/9,7	7,8/7,8	9,3/8,5	3,0/4,1	3,9/6,4	2,3/4,6	3,8/5,5	3,6/4,3	5,5/8,8	2,0/4,4	3,0/5,8	5,0/4,5	7,3/4,3	5,3/6,8	7,8/9,2	1,7/6,1	6,6/9,2
10-й	29,5/13,1	25,2/15,7	5,5/10,5	7,4/13,7	8,5/10,3	8,8/11,7	3,4/6,1	4,3/7,8	2,2/5,2	3,7/6,3	5,0/10,1	7,0/11,9	1,8/5,8	3,5/7,0	6,6/6,1	10.2/5,3	4,6/9,0	7,6/11,0	2,7/7,6	7,3/11,2
11-й	25,6/21,8	22,6/18,9	5,1/16,5	7,8/15,3	7,4/14,8	8,7/13,5	3,6/9,0	4,8/9,7	2,5/7,0	4,4/7,5	5,3/13,1	7,0/13,2	2,2/8,4	2,8/8,3	8,0/10,8	10,2/6,5	5,2/13,1	7,3/13,7	3,6/13,1	8,2/12,3
12-й	22,0/24,1	20,0/23,5	4,6/18,3	6,5/19,5	5,7/15,6	8,0/20,5	3,3/11,5	4,0/11,5	2,1/7,8	3,0/8,5	5,3/14,0	8,5/13,5	1,9/8,8	5,0/8,5	9,5/11,0	13,5/7,0	4,9/14,1	7,0/16,5	3,4/14,5	8,0/13,5
13-й	16,5/30,4	19,0/30,0	4,0/20,8	—	4,4/18,6	—	3,3/13,4	—	1,9/10,1	—	4,5/17,5	—	1,1/10,4	—	10,5/14,3	—	4,4/16,8	—	4,0/15,1	—

* Популяции: 1 — среднеуральская, 2 — субарктическая.
** Трубочки только появились.
*** В числителе — размер трубочки, в знаменателе — кисточек.

На шейной птерилии темные пятна появились на второй день у 62,2 % птенцов среднеуральской популяции и у 86,4 % субарктических (см. табл. 2). Трубочки на пятый день отмечены у 35 % субарктических птенцов и у 28,9 % среднеуральских. Формирование кисточек у птенцов обеих популяций отмечено на шестой день, но у среднеуральских оно закончилось на 8-й день, а у субарктических — на 7-й. Размеры развивающихся перьев были больше у птиц в Субарктике, т. е. опережающие темпы развития оперения у птенцов этой популяции сохранялись в течение всего периода пребывания в гнезде.

На головной птерилии темные пятна в первый день обнаружены у 16,3 % птенцов среднеуральской популяции и у 61,1 % — у субарктических. Трубочки появились почти одновременно, а кисточки на 6-й день сформировались у 61,9 % птенцов среднеуральской популяции и у 94,7 % субарктических. У птенцов последних кисточки распускались на седьмой день, тогда как у среднеуральских — только на восьмой. На головной птерилии размеры трубочек и кисточек были постоянно больше у субарктических птенцов. Например, на 12-й день развития их размеры были 2,1 и 7,8 мм, а у более южных — 3 и 8,5 мм.

На второй день развития появились темные пятна на бедренных птерилиях: у 44,4 % птенцов среднеуральской и 50 % субарктической популяции, у последних на пятый день у 100 % уже развились трубочки и 45 % имели кисточки, тогда как у среднеуральских было лишь 66,7 и 16,7 %. Образование кисточек у дроздов из Субарктики закончилось на день раньше, а размер развивающихся перьев на бедренных птерилиях был постоянно больше, чем у птиц со Среднего Урала. У птенцов первой популяции на 12-й день трубочки были размером 8,5 мм, кисточки 13,5 мм, а у второй — 5,3 и 14 мм соответственно.

На голенной птерилии темные пятна появились на третий день у 30,4 % птенцов среднеуральской и у 47,4 % субарктической популяций (см. табл. 3). У птенцов северной популяции размеры развивающихся перьев в течение всего периода пребывания в гнезде были больше, а образование трубочек и кисточек у них оканчивалось на день раньше.

На хвостовой птерилии первые темные пятна отмечены на второй день развития: у 4,4 % птенцов среднеуральской популяции и у 27,3 % — субарктических. Трубочки и кисточки у птенцов обеих популяций появились на пятый день, но на шестой день они были у 90,5 % среднеуральских и у 100 % субарктических. Во второй половине периода развития темп роста перьев у птенцов из Субарктики уменьшился, и на 12-й день они были равной длины: у среднеуральских трубочки 9,5 мм, кисточки 11,0 мм, а у северных — 13,5 и 7 мм соответственно. Меньшая величина кисточек у субарктических птиц на хвостовой птерилии, не кроющей тело и не уменьшающей тепловой поток от тела, есть результат перераспределения энергии организма на

рост перьев на более значимые для сохранения температуры тела птиц птерилиях. Это положение подтверждается ходом развития оперения на следующих, наиболее важных в терморегуляционном отношении птерилиях.

На грудной птерилии темные пятна появились на второй день у 35,6 % птенцов среднеуральской популяции и у 50 % птенцов из Субарктики. В последующие дни опережающий темп в развитии оперения птенцов северной популяции сохранился: трубочки и кисточки на пятый день были у 73,8 % и 7,2 % птенцов среднеуральской популяции и у 90 и 35 % птенцов из Субарктики. Размеры развивающихся перьев у птенцов северной популяции были также больше: на 12-й день развития они составили для трубочек 7 мм, кисточек 16,5 мм, а у птенцов среднеуральской популяции соответственно 4,9 и 14,1 мм. Таким образом, кроющее оперение грудной птерилии раньше развивалось и его было больше у птенцов из Субарктики, что позволяло в большем количестве экономить энергию, расходуемую на теплоотдачу.

На брюшной птерилии первые темные пятна отмечены на второй день у 28,9 % птенцов среднеуральской популяции и у 4,5 % субарктических, но уже на пятый день появление трубочек и кисточек шло быстрее у северной популяции. На шестой день трубочки и кисточки были у всех субарктических рябинников, тогда как у среднеуральских они были только у 90,5 и 73,8 %. На брюшной птерилии быстрее развивались перья у птенцов из Субарктики.

Слетки дрозда рябинника изученных популяций покидали гнезда в одни сроки (на 10—13-й дни), но из среднеуральской популяции 81,85 % покинули гнезда на 11—13-й дни, тогда как 87,50 % птиц из Субарктики оставили гнезда на 10—12-й дни.

Рассмотренные выше особенности роста и развития рябинников из двух районов гнездования, удаленных по широте на 1100 км, являются результатом влияния климатических факторов в период воспроизводства популяций. В это время в Субарктике абсолютный день, что позволяет птицам максимально использовать кормовое время. Например, в июле период кормления достигает 22 ч [14, 15]. На Среднем Урале в период гнездования день равен 16 ч, что значительно ограничивает время кормления птиц и снижает величину поступающей с пищей энергии. Однако близкие сроки вылета слетков обеих популяций можно объяснить различиями в кормовой стратегии птиц на «севере» и «юге». Так, активное питание субарктических птиц в ночные и первые утренние часы сменяется в полдень периодом покоя, во время которого максимально наполненный пищеварительный тракт усваивает энергию, полученную с пищей. На Среднем Урале кормовая активность, относительно равномерная днем, усиливается к вечеру, и в течение продолжительной «ночи», т. е. периода покоя, птенцы могут максимально усваивать пищу, что и наблюдаем у многих воробьиных птиц [8, 9].

Температура среды тоже может влиять на особенности роста и развития птенцов, хотя для такой экологически пластичной и термодинамически совершенной и мощной птицы, как рябинник, играет второстепенную роль. Продолжительное понижение температуры в сочетании со снежными буранами может существенно задержать рост и развитие птенцов и отразиться на успехе размножения. Районы исследований различаются по температурному режиму, однако смещение сроков гнездования у субарктических рябинников на месяц позволяет им проводить гнездовой период в близких к среднеуральским температурных условиях (различия редко достигают 10 °С). Но и в совершенном теплоизоляционном гнезде рябинников температура среды влияет на рост птенцов, так как если у птиц увеличивается обмен веществ при понижении температуры, то возрастает и количество энергии, расходуемой на поддержание постоянной температуры тела. При этом, вероятно, используется энергия, предназначенная для роста. Экспериментально [22] показано, что при низких температурах птенцы поедали большее количество пищи, но использовали ее для роста менее эффективно. Поскольку энергетические затраты на рост и поддержание терморегуляционного гомеостаза при низких температурах могут между собою «конкурировать», так как поддерживаются из одного источника энергии, возникает необходимость в экономии энергии.

У рябинников, гнездящихся в Субарктике, особенности роста массы тела и развития оперения, а также других морфологических структур направлены на экономию энергии, поступающей с пищей, за счет более быстрого развития сохраняющего теплоотдачу кроющего пера.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белопольский Л. О. Некоторые адаптивные особенности размножения морских колониальных птиц в Арктике.— Зоол. ж., 1957, т. 36, вып. 3, с. 432—443.

2. Благосклонов К. Н. Некоторые закономерности роста птенцов насекомоядных птиц.— В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики: [Тез. докл. IV Прибалтийской орнитологич. конф.]. Рига: Изд-во АН Латв. ССР, 1960, с. 359—363.

3. Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1966. 148 с.

4. Денисова М. Н., Артамонова З. В. Внутрипопуляционная изменчивость роста воробьиных на разных участка ареала.— Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 10, с. 1522—1528.

5. Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., 1941, вып. 4 (19), с. 1—80.

6. Кищинский А. А. Об особенностях биологии птиц в тундре: [Тез. докл. 2-й Всесоюзной орнитологич. конф., т. 3]. М.: Изд-во МГУ, 1959, с. 12—13.

7. Кищинский А. А. К фауне и экологии птиц Териберкского района Мурманской области.— Труды Кандалакшского гос. заповедника, 1960, вып. 2.
8. Кулакова Л. В., Постников С. Н. Особенности пищеварения некоторых воробьиных птиц зимой.— В сб.: Миграции и экология птиц Сибири. Якутск, 1979, с. 153—154.
9. Кулакова Л. В., Постников С. Н. Особенности ночного пищеварения у воробьиных птиц.— Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с. 62—63.
10. Михеев А. В. К биологии лапландского подорожника.— Зоол. ж., 1939, т. 18, № 5.
11. Михеев А. В. Белая куропатка. М.: Главное упр. заповедников, 1948.
12. Михеев А. В. Род белые куропатки.— В кн.: Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Сов. наука, 1952, с. 10—78.
13. Новиков Г. А. Особенности гнездовой жизни птиц на Кольском полуострове.— Природа, 1944, № 1, с. 78—80.
14. Постников С. Н. Энергетические затраты на развитие краснозобого конька.— Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974, с. 18—21.
15. Постников С. Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков.— В сб.: Сравнительная экология фоновых видов птиц ямальской тундры. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 36—47.
16. Успенский С. М. Жизнь в высоких широтах (на примере птиц). М.: Мысль, 1969. 464 с.
17. Armstrong E. A. The behaviour of birds in continuous daylight.— Ibis., 1954, v. 96, N 1, p. 1—30.
18. Irving L., Krog J. Temperature during the development of birds in arctic nest.— Physiol. Zool., 1956, v. 29, N 3.
19. Karplus M. Bird activity in the continuous daylight of arctic summer.— Ecology, 1952, v. 33, N 1.
20. Oakenson B. B. The Gambels sparrow at Mountain Village, Alaska.— Auk, 1954, v. 71, p. 351—365.
21. Ricklefs R. E. Patterns of growth in birds.— Ibis., 1968, v. 110, N 4, p. 419—451.
22. Osbaldiston G. W. The response of the immature chicken to ambient temperature.— In: C. Horton-Smith, E. C. Amoroso (eds.). Physiology of the Domestic Fowl. Oliver and Boyd. Edinburgh — London, p. 228—234.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

О. А. ПЯСТОЛОВА, Д. Н. ТАРХНИШВИЛИ

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ТРЕХ ВИДОВ ТРИТОНОВ ПРИ СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Изучение закономерностей и механизмов регуляции роста животных в процессе онтогенеза — один из актуальных вопросов экологии. Молодые организмы существенно отличаются от взрослых не только характером и уровнем биохимических процессов, связанными с интенсивным ростом и дифференциацией клеток, но и реакциями на внешние условия. В связи с этим значительное место в исследованиях онтогенеза отводится изучению ранних этапов развития животных. В герпетологической литературе появился целый ряд работ, убедительно показывающих действие различных факторов на ранний рост амфибий. Большинство экспериментов и наблюдений в природе проведены на личинках бесхвостых амфибий [13, 15, 9, 14 и др.]. Группа Urodela в этом отношении изучена крайне недостаточно. Опубликованные работы в большинстве случаев [3, 4, 5, 8, 18] относятся к взрослым формам и посвящены исследованию распространения, систематическому статусу видов, морфоэкологическому анализу и другим вопросам. Изучение процессов роста и развития личинок хвостатых амфибий ограничивается несколькими работами [11, 16, 18, 19].

Цель настоящего исследования состояла в изучении особенностей роста и развития личинок трех видов тритонов при их совместном обитании в естественных условиях. В связи с чем были поставлены следующие задачи: определение сроков размножения; изучение распределения яиц и личинок по стадийным и размерным группировкам в ходе развития до окончания метаморфоза.

Материал и методика

Исследовались личиночные популяции трех видов тритонов, совместно обитающих в мелких водоемах Восточной Грузии: малоазиатского (*Triturus vittatus* Jen.), обыкновенного (*T. vulgaris* L.) и гребенчатого (*T. cristatus* Laur.). Основная работа

проводилась в апреле — сентябре 1981—1982 гг. на одном из Дзегвских озер, расположенных на Сацивском хребте, к северо-западу от г. Тбилиси, на высоте 1300—1400 м над ур. м.

Для определения сроков выклева личинок через 7—10 дней учитывали количество икры каждого вида на трех-восьми пробных площадках размером 25×25 см, случайно размещенных в прибрежной полосе водоема. За критерий брали уменьшение средней плотности икры на площадках с вычетом количества икры, вновь отложенной и находящейся на более ранних стадиях развития. Прямым методом [7] оценивали среднюю дату выклева личинок, стандартное отклонение и стандартную ошибку.

Для исследования динамики развития личинок использовано 15 проб по 70—110 особей всех видов в каждой. Личинок отлавливали сачком в прибрежной полосе водоема и помещали в 10 %-ный формалин. Видовую принадлежность и стадию развития каждой личинки определяли по таблицам Глезнера [17]. Стадии 37—39, 40—43 и 48—50 были объединены в соответствующие группы. При обработке данных распределение личинок по отдельным стадиям внутри каждой группы не учитывали.

Статистическую обработку полученных данных на ЭВМ «Мир-1» провел С. Е. Раменский, которому авторы выражают глубокую благодарность.

Так как пробы брали методом случайных выборок, то учитывали соотношение личинок разных видов в каждой пробе. Обработку данных по изменениям этого соотношения в ходе личиночного развития проводили следующим образом: методом однофакторного дисперсионного анализа с неравными n (выборки различались по количеству особей) была проверена и отброшена гипотеза о фактической неизменности относительных частот встречаемости малоазиатского и обыкновенного тритонов.

Достоверность различий между частотами встречаемости видов в отдельных выборках проверяли S-методом Шеффе [5]. Учитывали изменения частоты встречаемости каждой стадийной группы каждого вида в период, когда эта группа (или отдельная стадия) имелась в водоеме. Устанавливали корреляцию между данным параметром и изменениями частоты встречаемости следующей группы (или стадии) в период, смещенный на один дискретный момент вперед по сравнению с предыдущим. Проверяли достоверность наличия такой корреляции.

Результаты исследований и их обсуждение

В конце марта тритоны всех исследуемых видов появились в водоемах. К началу размножения резко увеличилась высота гребней у самцов, особенно у *T. vittatus*, и сохранялась относительно стабильной до конца периода размножения независимо от пиков икрометания. Икрометание началось в конце апреля

Таблица 1

Распределение икры тритонов по глубинным зонам

Глубина, см	Среднее количество икринок на пробную площадку		
	T. vittatus	*T. vulgaris*	*T. vustatus*
5—10	1,25	1	0
11—15	5,7	3,6	3,09
16—20	8,4	4,08	7,08
21—25	10,25	4,08	7
26—30	10,33	4,7	1,6
30—35	0	0	0

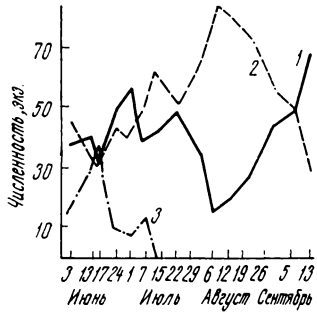
Таблица 2

Средняя дата выклева личинок тритонов

Вид	Средняя дата выклева	Стандартная ошибка
T. vittatus	10.VI.81 г.	1,9
T. vulgaris	3.VI.81 г.	4,1
T. cristatus	3.VI.81 г.	0,72
T. vittatus	28.V.82 г.	1,1
T. vulgaris	29.V.82 г.	1,98
T. cristatus	31.V.82 г.	0,64

при температуре воды 15—17° С. Икра тритонами всех видов откладывается в прибрежной полосе водоема на стебли травы, находящейся в воде, часто отмершие, преимущественно на глубине 10—30 см. Результаты наблюдений приведены в табл. 1, которая составлена по всем выборкам за два года. В 1981 г. первые личинки появились в воде 26 мая, а в 1982 г.— 22 мая. Расчет средних дат не показал существенных различий в сроках выклева личинок между тремя видами (табл. 2). Выход сеголеток на сушу продолжался весь сентябрь и начало октября.

В начале развития ни один из трех видов не преобладал. Частота встречаемости каждого вида колебалась в пределах 20—45 % от общей численности. В конце июня резко снизилась частота встречаемости личинок *T. cristatus* в прибрежной полосе водоема (рис. 1). Возможно, это связано с переходом в глубинные части водоема личинок, прошедших определенный этап в своем развитии, и преобладанием в прибрежной полосе особей более ранних стадий. Такое поведение личинок гребенчатого тритона наблюдалось в оба сезона исследований. С середины июля и до окончания метаморфоза частота встречаемости личинок гребенчатого тритона в прибрежной полосе составляла менее 1 % от общего количества личинок в пробах.



Личинки малоазиатского и обыкновенного тритонов встречались в прибрежной полосе в течение всего периода развития (см. рис. 1).

Рис. 1. Динамика численности личинок малоазиатского (*1*), обыкновенного (*2*) и гребенчатого (*3*) тритонов в прибрежной полосе водоема.

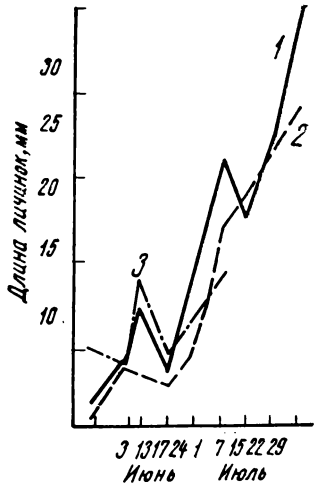


Рис. 2. Рост личинок малоазиатского (*1*), обыкновенного (*2*) и гребенчатого (*3*) тритонов в естественных условиях.

Интересно проследить за ростом личинок всех трех видов. Наибольшая скорость роста наблюдалась у личинок гребенчатого тритона: средние размеры тела 17 июня были равны 14,5 мм, в то время как у малоазиатского 11,8 мм. Личинки обыкновенного тритона не росли, их размеры по сравнению с первыми пробами уменьшились и составили всего 7,5 мм. Вполне вероятно, что два первых вида подавляли рост личинок *T. vulgaris* и какая-то часть из них погибла. В пробе оказались животные более ранних стадий развития (рис. 2): 24 июня в выборках более 70 % животных приходилось на самые младшие стадии (37—44). Средние размеры личинок гребенчатого и малоазиатского тритонов снизились, а обыкновенного — остались на прежнем уровне. Перед взятием пробы температура воды резко упала (до 12°С), в связи с чем замедлился рост. Возможно, животные более старших возрастов ушли в глубокую часть водоема, а в прибрежной части остались только что вылупившиеся малоподвижные личинки, которые и составили основу выборки.

При статистической обработке данных изменений относительной частоты встречаемости *T. vulgaris* и *T. vittatus* за критерий принимали частоту встречаемости последнего вида в последо-

Таблица 3

Корреляция между динамикой встречаемости последовательных стадий и стадийных групп в ходе развития личинок обыкновенного и малоазиатского тритонов

Пары стадий или стадийных групп	*T. vittatus*	*T. vulgaris*	Пары стадий или стадийных групп	*T. vittatus*	*T. vulgaris*
37—39 и 40—43	0,953*	0,372	48—50 и 51—52	—0,187	
40—43 и 44—47	—0,472	—0,525	51 и 52	0,935**	0,905**
			52 и 53	0,481	0,274
44—47 и 48—50	—0,073	—0,417	53 и 54	—0,396	—0,711
			54 и 55	—0,608	0,621

* При $P>0,999$.
** При $P>0,99$.

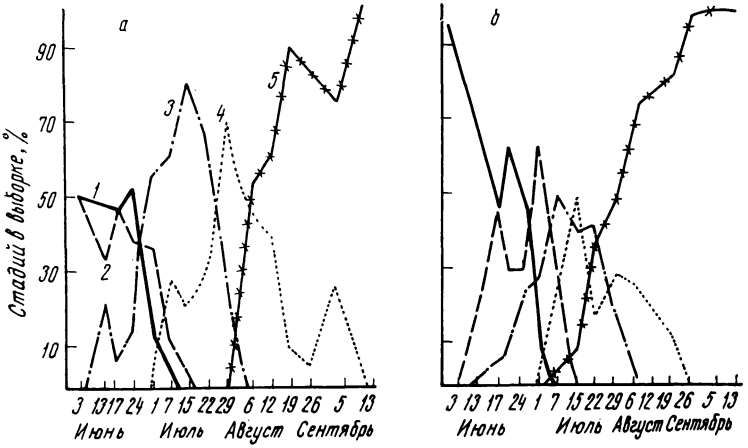


Рис. 3. Динамика развития личинок малоазиатского (*а*) и обыкновенного (*б*) тритонов:

1—5 — стадии развития: *1* — 37—39; *2* — 40—43; *3* — 44—51; *4* — 52; *5* — 53—55.

вательные моменты времени. В период с 29 июля по 26 августа между исследуемыми видами по частоте встречаемости выявлены существенные различия (см. рис. 1). К началу августа соотношение личинок в прибрежной полосе водоема резко изменяется в пользу *T. vulgaris*. Затем ситуация меняется. Количество личинок *T. vittatus* в выборке увеличивается, и 5 сентября их соотношение становится равным; 13 сентября частота встречаемости личинок малоазиатского тритона возрастает до 70 %.

При исследовании корреляций между отдельными стадиями и стадийными группами в процессе развития малоазиатского и обыкновенного тритонов удалось выявить следующее. Достоверная положительная корреляция обнаружена для личинок *T. vittatus*, находящихся на стадиях развития 37—39 и 40—43; близкая к достоверной — между стадиями 51—52. Данные табл. 3 также подтверждают наличие достоверной положительной корреляции для личинок *T. vulgaris*, находящихся на стадиях развития 51 и 52. Надо отметить, что переход как в группу 40—43, так и на стадию 52 сопряжен с значительными перестройками организма личинки: в первом случае это связано с активным передвижением и захватом пищи; во втором — с окончанием формирования конечностей и усиленным ростом личинки.

У обоих видов динамика встречаемости стадий 40—43, 44—47 и стадии 53, а у *T. vittatus* группы стадий 48—50 и стадии 54 коррелируют с динамикой следующих по порядку стадий и стадийных групп с отрицательным знаком. Корреляция недостоверна, что, возможно, связано с недостатком данных (см. табл. 3).

Переход основной части личинок *T. vittatus* на стадию 52 (рис. 3, *а*) происходит в конце июля, т. е. непосредственно перед снижением частоты встречаемости этого вида, у *T. vulgaris* — в первой половине июля (рис. 3, *б*).

Как уже было отмечено, корреляция между последовательными стадиями или стадийными группами в процессе развития в пяти случаях из восьми для *T. vittatus* и в трех из семи для *T. vulgaris* отрицательна, хотя и недостоверна, т. е. возможно наличие обратной зависимости между частотой встречаемости какой-либо стадии или группы стадий и вероятностью перехода животных на следующий этап развития. Это может создавать определенную разнородность в стадийном составе личиночной популяции. Не исключено, что такая разнородность может повышать ее устойчивость по отношению к внешним факторам, в том числе к конкурентному давлению со стороны личинок симпатрической популяции.

В последней декаде июля численность личинок обоих видов примерно одинакова (см. рис. 1). В это время достаточно однороден и стадийный состав личинок *T. vittatus*: более 70 % животных находится на стадии 52 (см. рис. 3, *а*). Последующее падение частоты встречаемости личинок малоазиатского тритона, видимо, связано с сильным естественным изменением водоема в результате цветения воды, что повлекло за собой изменение ее химического состава (содержание O_2, CO_2 и других показателей). Как известно [2], *T. vittatus* предпочитает чистые проточные водоемы. Стадийный состав *T. vulgaris* более разнороден (рис. 3, *б*) и представлен почти всеми выделенными нами группами, в которых преобладают животные более поздних (53—55) стадий развития. Этим, видимо, обусловлена более высокая по сравнению с *T. vittatus* резистентность к комплексу внешних факторов личиночной популяции *T. vulgaris*. Нельзя не учитывать и накопление в водной среде продуктов обмена веществ животных, которые, как известно, могут оказывать регуляторное действие на их рост и развитие не только в экспериментальных условиях, но и в природе [9, 10, 12, 1].

Во второй половине августа стадийный состав личинок для обоих видов оказался практически одинаковым: более 90 % животных в выборке достигли стадии 54—55 (жабры почти исчезли, плавник низкий, задние конечности увеличились и стали более плоскими) и лишь 2—3 % личинок находились на 52-й стадии развития. Изменилось и соотношение личинок (см. рис. 1): с середины августа до конца метаморфоза произошло резкое падение численности личинок *T. vulgaris*.

Одной из причин здесь может быть пищевая конкуренция. Потребляемый обоими видами корм очень сходен по составу, а численность основных объектов — рачков из семейства *Shydoridae* — к середине августа значительно снижается. Так, 22 мая среднее количество особей на 1 м^2 составляло 55 667, 26 июня —

5400, 15 августа — 1400. Следует учесть, что на стадии 53 и до конца личиночного развития рационы исследуемых видов заметно различаются. Среди пищевых объектов, потребляемых личинками *T. vulgaris,* больше относительно подвижных организмов (веслоногих и личинок комаров), а в рационе *T. vittatus* — менее подвижных (ветвистоусых из рода *Shydorus* и *Simocephalus*). Это влечет за собой большие энергетические затраты личинок *T. vulgaris* и возможное увеличение их гибели. Причиной снижения численности обыкновенного тритона в конце периода развития могло быть загрязнение, связанное с перегоном скота и гибелью животных более ранних стадий развития, предпочитающих мелкую прибрежную часть водоема.

Проведенные исследования позволили сделать выводы:

1. Все три вида тритонов — малоазиатский, обыкновенный и гребенчатый — появляются в водоемах Восточной Грузии на высоте 1300—1400 м над ур. м. в конце марта. Первый пик икрометания наблюдается в конце апреля.

2. Первые выклюнувшиеся личинки всех видов появляются в третьей декаде мая. В начале личиночного периода развития ни один вид численно не преобладает. В июне резко снижается частота встречаемости гребенчатого тритона, а в конце июля и до окончания метаморфоза она составляет менее 1 %.

3. В начале периода развития наибольший темп роста был у гребенчатого тритона, наименьший — у обыкновенного. В процессе развития частота встречаемости обыкновенного и малоазиатского тритонов подвержена резким колебаниям. Это свидетельствует о сложных регуляторных механизмах на ранних этапах онтогенеза симпатрических видов амфибий. Изменение частоты встречаемости личинок разных видов тритонов в процессе их развития может быть следствием действия таких факторов, как изменение химизма воды в результате накопления продуктов их жизнедеятельности, конкуренция за пищу, температурный режим водоема и др. Не исключается разная чувствительность определенных стадий и видов личинок к действию продуктов метаболизма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астрадамов В. И., Алышева Г. И. К экологии и поведению бесхвостых амфибий.— В кн.: Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР. Саранск: Мордовский госуниверситет, 1979, с. 64—76.

2. Банников А. Г. Жизнь животных. Т. 4, ч. 2. М.: Просвещение, 1969. 56 с.

3. Беляев А. А. Морфо-экологический анализ и некоторые вопросы систематики хвостатых амфибий рода *Triturus* фауны СССР: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М.: МГУ, 1981.

4. Белянкин А. Ф. К распространению и биологии обыкновенного тритона в Кемеровской области.— В сб.: Проблемы экологии позвоночных Сибири. Кемерово: Кемеровский госуниверситет, 1978, с. 171—173.

5. Гласс Д., Стенли Д. Статистические методы в психологии и педагогике. М.: Прогресс, 1977, с. 220—225.
6. Голубев Н. С. Данные по экологии малоазиатского тритона.— Экология, 1982, № 1, с. 83—84.
4. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М., 1979, с. 120—122.
8. Осташко Н. Г. Географическая изменчивость и систематическое положение гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) Советских Карпат.— В кн.: Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. Киев: Наукова думка, 1981, с. 47—48.
9. Пикулик М. М. Экспериментальное изучение роста и развития личинок амфибий в природе.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977, с. 169.
10. Пястолова О. А. Влияние условий развития личинок *Rana arvalis* Nills. на некоторые морфофизиологические особенности сеголеток.— Экология, 1978, № 3, с. 59—63.
11. Пястолова О. А., Иванова Н. Л. Экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок обыкновенной саламандры.— Экология, 1974, № 2, с. 52—55.
12. Пястолова О. А., Иванова Н. Л., Бугаева Е. А. Влияние плотности на рост и развитие личинок *Rana arvalis* Nills. в естественных условиях.— Экология, 1982, № 2, с. 75—79.
13. Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964, с. 263—276.
14. Северцов А. С., Сурова Г. С. Гибель личинок травяной лягушки (*Rana temporaria*) и факторы, ее определяющие.— Зоол. ж., 1979, т. 58, вып. 3, с. 393—403.
15. 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.
16. Bell G., Lawton J. H. The Ecology of the Eggs and Larvae of the smooth newt (Triturus vulgaris Linn.).— J. Animal Ecology, 1975, v. 44, N 2, p. 393—423.
17. Glaesner L. Normaltafeln zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches (Molge vulgaris). Jena, 1925. 49 p.
18. Glandt D. Notizen zur populations ökologie einheimischer molche (gattung *Triturus*) (Amphibia: Caudata, Salamandridae).— Salamandra, 1978, v. 14, N 1, S. 9—28.
19. Hubert K. W. Breeding and larvae development of three species of Ambystoma in central Kentucky (Amphibia, Urodela).— Herpetologica, 1975. v. 31, N 1, p. 18—21.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

Л. А. КОВАЛЬЧУК

РЕГУЛЯЦИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В ПРОЦЕССЕ РОСТА И РАЗВИТИЯ АМФИБИЙ

Анализ литературных данных по окислительному обмену в процессе личиночного развития амфибий свидетельствует об отсутствии единой точки зрения по этому вопросу [12, 14, 22, 29, 39, 50, 51, 53]. На основании указанных выше работ трудно сделать определенные выводы о состоянии процессов энергообразования у амфибий как в условиях нормы, так и особенно при воздействии экстремальных факторов на организм.

При столкновении животных с неблагоприятными условиями среды вступают в действие потенциальные средства, с помощью которых организм может избежать вредных последствий. В связи с этим организмы могут поддерживать свой обмен на более или менее постоянном уровне, реализуя поведенческие, анатомические и физиологические средства. В случае, когда животное не может избежать прямого воздействия внешней среды, организм использует адаптивную стратегию, основанную на компенсаторных изменениях в биохимической клетке.

Биохимический вариант адаптации личинок амфибий к изменившимся условиям внешней среды в известных нам работах по метаболизму земноводных в настоящее время изучен недостаточно. Приводятся преимущественно данные об интенсивности обменных процессов, в то время как энергетический обмен практически не изучался. В работах по окислительному обмену амфибий не анализируется кислородный режим содержания животных в популяциях разной плотности. Не нашло отражения в зоологической литературе изучение особенностей энергетического обмена и роли свободного окисления в процессах роста пойкилотермных животных. Недостаточно освещен вопрос о динамике дыхания, процессов окисления в развивающемся организме амфибий на фоне одновременного анализа сдвигов в весе тела животных.

Следует отметить, что изучение энергетических процессов у личинок земноводных сопряжено с определенными методическими трудностями, связанными с необходимостью изучения энергетики на целостном организме. Поэтому, решая вопрос об

окислительном метаболизме хвостатых и бесхвостых амфибий в период постэмбрионального развития, мы стремились учесть опыт предыдущих исследователей.

Материал и методика

Исследовали следующие виды земноводных: две популяции лягушки остромордой *Rana arvalis* Nilss. из окрестностей Свердловска и Ивделя; травяной *Rana temporaria* L., привезенной с полуострова Ямал; закавказской *Rana camerani* Boul, доставленной из водоемов Армянской ССР в окрестностях с. Држвеж; икра сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* Dyb et Godl привезена из водоемов Ханты-Мансийска и Свердловска; икра дальневосточной жерлянки *Bombina orientalis* Boul была получена в лаборатории от животных, привезенных из Супутинского заповедника и из Армении (с. Држвеж). Икра развивалась в десятилитровых кристаллизаторах. По окончании эмбрионального периода развития личинок помещали в аквариумы.

Поскольку интенсивность метаболизма животных даже из одной кладки зависит от условий их содержания [23—25], нами были созданы модельные популяции «нормальной» и «повышенной» плотности из личинок хвостатых и бесхвостых амфибий. Вылупившихся личинок размещали в сосуды емкостью 20 л в количестве 20 особей — «нормальная» плотность и 200 — «повышенная». Личинки бесхвостых амфибий развивались в аквариумах, личинок сибирского углозуба помещали в кристаллизаторы. Кормом животные были обеспечены в достаточном количестве. В качестве пищи бесхвостых земноводных использовали вареные листья одуванчика, хвостатых амфибий в эксперименте кормили энхитреидами. Развивающаяся икра и личинки на всех этапах развития содержались при температуре 20—24 °С. Стадии развития личинок бесхвостых амфибий определяли по упрощенной классификации П. В. Терентьева [21], сибирского углозуба — по Глезнеру [4]. Животных брали для опыта в первые четыре дня с момента формирования каждой стадии развития.

Дыхание личинок земноводных исследовали с помощью модифицированной нами методики полярографического определения кислорода. Использование полярографического метода имеет несомненные преимущества, так как является высокочувствительным и позволяет оценить изменение дыхания животного в условиях, близких к физиологическим. Данный вариант метода дает возможность определить потребление O_2 личинками амфибий при различных исходных уровнях pO_2 в водной среде, что наиболее удовлетворительно соответствует параметрам содержания личинок в естественных условиях. В качестве индикаторного электрода использовали вращающийся открытый платиновый электрод, который производит равномерное перемешивание инкубационной среды.

Предельный ток диффузии в ячейке до помещения животного и падение тока в результате потребления O_2 в инкубационной среде личинкой амфибии регистрировали на полярографе ОН-102. По падению диффузионного тока производили расчет потребления кислорода личинкой амфибии за единицу времени.

Для определения эффективности окислительного обмена развивающихся личинок земноводных применяли ту же модифицированную нами полярографическую ячейку и электроды. В наших исследованиях амитал, как ингибитор окислительного фосфорилирования, высокочувствительный полярографический метод определения дыхания у интактных животных использовали для измерения объема свободного и фосфорилирующего окисления основных энергетических субстратов без учета свободного окисления гидролитического типа.

Учитывая опыт предшествующих экспериментов [6—10], мы попытались показать, что исследование амиталчувствительного и амиталрезистентного дыхания может быть вполне применимо для обсуждения состояния свободного и фосфорилирующего дыхания у пойкилотермных животных. Техника выполнения этих исследований чрезвычайно проста и дает возможность за короткое время получить важную информацию о состоянии окислительного метаболизма. Определение амиталрезистентного и амиталчувствительного дыхания проводили на одном и том же животном без повреждения его гистологических структур.

Весь экспериментальный материал обрабатывался с помощью стандартных методов математической статистики [15]. При оценке достоверности различий использовали формулу нормированного отклонения. Для функциональных зависимостей и сравнения рядов регрессии вычисляли коэффициенты регрессии по известным алгоритмам [13]. Все расчеты выполнены на ЭВМ «М-222» и «Проминь-2».

Результаты исследований и их обсуждение

Окислительный метаболизм бесхвостых амфибий в процессе личиночного развития. Исследование динамики дыхания амфибий в онтогенезе показало, что у личинок, вылупившихся из икринок, в первые десять дней уровень дыхания высокий: у *Rana arvalis* на пятый день развития — 0,85±0,016 мг/г·ч, у десятидневных личинок травяной лягушки —0,46±0,16 мг/г·ч, у головастиков дальневосточной жерлянки на второй день постэмбрионального развития — 0,74±0,07 мг/г·ч.

Данные по окислительному метаболизму в первые дни постэмбрионального развития личинок амфибий у четырех видов бесхвостых амфибий соответствуют закономерностям, установленным ранее [31, 38, 41, 44, 54]. Снижение интенсивности дыхания, о котором пишут авторы [46, 54], отмечено нами при исследовании окислительного метаболизма личинок при переходе

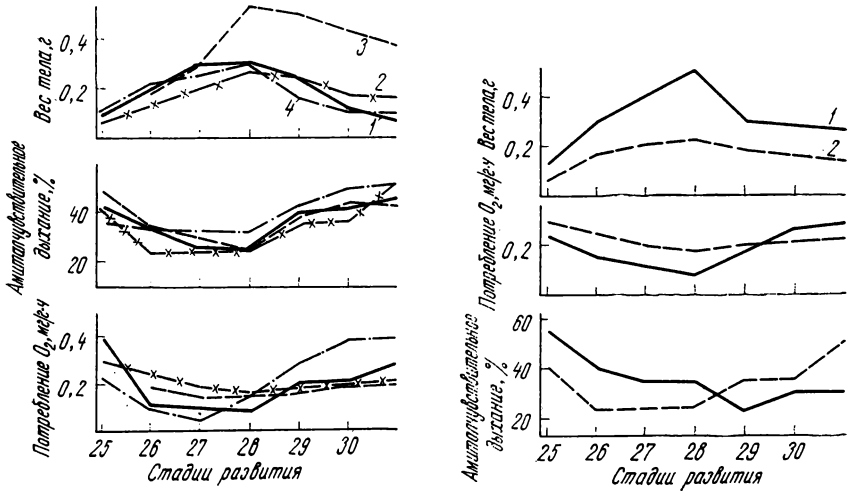


Рис. 1. Окислительный обмен у бесхвостых амфибий на разных стадиях развития (при содержании 200 головастиков в 20 л воды):
1 — Rana temporaria, 2 — Rana arvalis, 3 — Rana camerani, 4 — Bombina orientalis.

Рис. 2. Рост, динамика потребления кислорода и амиталчувствительное дыхание у личинок остромордой лягушки в процессе развития.
Плотность: *1* — одна личинка в 1 л воды, *2* — десять личинок в 1 л воды.

их от преметаморфоза к метаморфозу. Если сравнивать уровень дыхания личинок ранних стадий (25-я) и более позднюю (28-я), то различия по данному показателю становятся явно достоверны у всех исследованных видов (рис. 1). Обнаруженные нами изменения в общем потреблении кислорода у личинок амфибий в сторону значительного увеличения при переходе с 28-й на 29-ю стадии развития подтверждают результаты исследований [28, 42, 43]. Наступление метаморфоза, сопровождаемое повышением уровня обмена, отмечали на других видах земноводных [26, 40, 46].

Установлено, что изменения в общем потреблении кислорода у исследованных нами головастиков сопровождаются определенными сдвигами в интенсивности амиталчувствительного дыхания. При переходе от 25-й стадии развития к 26-й наблюдается достоверное снижение данного показателя у всех видов, за исключением *R. orientalis* ($t_{1-2} > t_{St}$). В период преметаморфоза (26—28-я стадии развития) амиталчувствительное дыхание остромордой, травяной лягушки и жерлянок плавно снижается. Уровень амиталчувствительного дыхания на 28-й стадии развития у головастиков достоверно ниже, чем на 25-й ($t_{1-4} > t_{St}$).

В момент перехода к активному метаморфозу амиталчувствительное дыхание у исследованных нами животных (29, 30 и

31-й стадий) достоверно выше в сравнении с личинками предшествующих стадий — 26, 27 и 28-й. Особенно отчетливо проявляются эти различия между личинками 28-й стадии (период, предшествующий метаморфическому климаксу) и 31-й, когда дифференцировка тканей в основном завершена. Показатели амиталчувствительного дыхания у всех исследованных нами видов бесхвостых амфибий достоверно увеличиваются с 28-й стадии, что говорит о высоких энергетических затратах животного при подготовке к активному метаморфозу. Видимо, на биохимическом уровне метаморфический климакс животных наступает на 28-й стадии.

Обнаруженные нами сдвиги в окислительном метаболизме в процессе метаморфоза не связаны с изменением веса животных (см. рис. 1). Так, размеры жерлянок, завершивших метаморфоз, примерно соответствуют размерам личинок на 25-й стадии развития, но потребление кислорода у них почти вдвое выше. При переходе личинок остромордой, травяной и закавказской лягушки с 26-й на 27-ю стадию уровень дыхания не изменяется, но наблюдаются значительные сдвиги в весе тела, которые достоверно возрастают. Лишь у жерлянок с падением веса тела повышается окислительный обмен. Вместе с тем необходимо отметить, что в наиболее ответственный период онтогенеза — постэмбриональный, у исследованных видов бесхвостых амфибий, обитающих в разных географических широтах, отмечается единая картина динамики окислительного метаболизма. Показательно, что средние затраты энергии (амиталчувствительное дыхание) в период метаморфоза, независимо от принадлежности животного к тому или иному виду, практически тождественны на основных этапах развития.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что «в процессе эволюции вырабатывалась строго определенная, оптимальная структура популяции, которая поддерживается в очень широком диапазоне внешних условий и обеспечивает постоянство средних затрат энергии в наиболее ответственный период онтогенеза. Это с особой силой подчеркивает значение популяционной структуры в поддержании жизнеспособности вида» [25].

Обнаруженная в наших экспериментах закономерность — снижение интенсивности дыхания и его эффективности (амиталчувствительное дыхание) в первые дни постэмбрионального развития, поддержание обмена на одном, относительно низком уровне в период преметаморфоза и достоверное увеличение окислительного метаболизма при наступлении метаморфического климакса — имеет место и в условиях нормальной плотности популяции (рис. 2).

В момент перехода с 25-й на 26-ю стадию развития потребление кислорода и амиталчувствительное дыхание у личинок остромордой лягушки в условиях «нормальной» плотности попу-

ляции достоверно снижаются и затем остаются на таком уровне до перехода к активному метаморфозу, когда происходит активация дыхания. При этом в условиях нормальной плотности повышение изменения уровня обмена в процессе метаморфоза не является прямым следствием изменения размеров животных. Например, при переходе от 29-й к 30-й стадии развития не обнаружены достоверные сдвиги в весе личинок, но общее потребление кислорода увеличивается почти в два раза ($t_{5-6} > t_{St}$). Анализ результатов исследований потребления кислорода и объема амиталчувствительного дыхания у личинок из популяций с разной плотностью (см. рис. 2) показывает, что в условиях «повышенной» плотности, когда развитие личинок ускорено, уровень потребления кислорода в период преметаморфоза высокий, а способность к накоплению фосфорных макроэргов понижена. В период метаморфического климакса, напротив, при «повышенной» плотности уровень дыхания снижается, а способность животных к окислительному фосфорилированию возрастает. Объем амиталчувствительного дыхания у сеголеток, выросших из головастиков при «повышенной» плотности популяции, составляет 52±4,6 % от общего дыхания, а при нормальной плотности — 31±1,4 %.

Анализ полученных данных по динамике амиталчувствительного дыхания у личинок амфибий на всех этапах развития свидетельствует о наличии у *Anura* некоторых особенностей саморегуляции энергетического обмена в онтогенезе. На первых этапах развития личинок уровень свободного окисления выше фосфорилирующего дыхания, на завершающих преобладает фосфорилирующее окисление. Результаты наших исследований говорят о наличии в организме метаморфизирующих животных совершенного механизма регуляции окислительных путей. Метаморфоз состоит из процессов двоякого рода: процессов развития дефинитивных органов и процессов деструктивных, заключающихся в разрушении и ликвидации жабр и хвоста. Промежуточное положение занимают процессы перестройки кишечника, где деструктивные процессы комбинируются с конструктивными [1].

Можно предположить, что на первых этапах развития личинок амфибий, когда реконструктивные процессы не являются преобладающими, большая часть кислорода расходуется на свободное окисление, которое не сопровождается синтезом макроэргического аденозинтрифосфата. Главная роль окислительного метаболизма в период, предшествующий активному метаморфозу, состоит в обеспечении растущих тканей необходимым для биосинтеза строительным материалом — межуточными продуктами обмена. По данным исследователей [11, 18, 32—35], в быстро растущих тканях окисление слабо сопряжено с фосфорилированием, в них преобладают процессы свободного окисления, поставляющие субстраты для восстановительных синтезов клетки.

В период метаморфического климакса животное перестает питаться, у него преобразуется кишечник, исчезают жабры и весь поток венозной крови проходит через легкие. Реконструируется ротовой аппарат. Заканчивается формирование глаз, внутреннего и среднего уха, исчезают органы боковой линии. Завершают развитие большие полушария мозга. Одновременно исчезают головная почка, изменяется строение кожи, постепенно рассасывается хвост, происходит окостенение скелета. К концу личиночного развития заканчивается половая дифференцировка животных. В период активного метаморфоза происходит резкое падение роста: метаморфизированная сеголетка по размерам значительно меньше головастика (см. рис. 1, 2).

На ключевом этапе качественных изменений в организме животного интенсифицируются обменные процессы, включаются потенциальные возможности энергосистемы клетки. Повышение объема фосфорилирующего дыхания в период морфологической дифференцировки можно, вероятно, рассматривать как приспособительное свойство организма. На 29-й стадии развития, в начале метаморфоза, объем амиталчувствительного (фосфорилирующего) окисления, по нашим данным, увеличивается у всех исследованных нами видов ($t_{4-5} > t_{St}$). К окончанию метаморфоза возрастает образование фосфорных макроэргических соединений в дыхательной цепи. Особенно отчетливо сдвиги в объеме фосфорилирующего окисления выражены у личинок, которые развиваются в популяции «повышенной» плотности.

Изучение газообмена завершивших метаморфоз сеголеток [23—25] показало, что повышение плотности экспериментальной популяции личинок приводит [47, 48] к изменению их скорости роста и развития. Установленное нами повышение эффективности дыхания личинок земноводных при повышенной плотности в популяции имеет экологическое значение и объясняет такие известные факты, как возрастание пролиферативной активности клеток [2] и увеличение их размеров [3], а следовательно, и ускоренные процессы морфогенеза.

Из сравнения рядов регрессии по весу животных, потреблению кислорода и объему амиталчувствительного дыхания у личинок остромордой лягушки при разных плотностях популяций (табл. 1) видно, что критерий различия рядов (F_1), критерий превышения одного ряда над другим (F_2) и критерий непараллельности рядов (F_3) достоверны. Дисперсионный анализ показывает, что завершение метаморфоза сопровождается не только изменением интенсивности дыхания, но и существенными изменениями в соотношении свободного и фосфорилирующего дыхания. Особенности среды обитания определяют закрепление в процессе адаптации новых структурно-функциональных свойств животного организма. Условия популяционной плотности, видимо, могут определять особенности метаболизма, осу-

Таблица 1

Результаты дисперсионного анализа интенсивности обмена, амиталчувствительного дыхания и веса тела личинок *Rana arvalis* (г. Свердловск) в онтогенезе из популяций повышенной (10 лич. на 1 л воды) и нормальной (1 лич. на 1 л) плотности

Показатели	Критерии достоверности		
	F_1	F_2	F_3
Вес животных, г	50,1	205,2	8,2
Потребление кислорода, мг/г·ч	8,7	21,5	5,6
Амиталчувствительное дыхание, %	5,3	9,8	3,9
Значение критерия Фишера для 5 %-ного уровня значимости	2,1—2,8	3,9—6,8	2,2—2,9

ществлять регуляцию потенциальных возможностей энергосистемы всего развивающегося организма.

Обнаруженное нами явное увеличение объема амиталчувствительного дыхания на фоне одновременного повышения интенсивности дыхания активно метаморфизирующих личинок амфибий, не коррелирующее с изменениями в весе животных, указывает на высокую энергоемкость метаморфоза. В классической монографии «Энергетика развития» [29] исследователи пишут: «Потребность в энергии для дифференциации клетки личиночного организма в специализированную клетку закончившего метаморфоз животного очень мала, и ее трудно отделить от той энергии, которая нужна для поддержания клеткой структуры, деления, синтеза неспецифичной протоплазмы и т. д. Не исключена вероятность, что специфические протеины образуются не из аминокислот (это требует добавочной энергии для образования пептидных связей), а из предшественников — протеиногенов, которые есть в каждой клетке и образуются в периоды повышенного поступления в клетку энергетических резервов. Если это так, то образование специфических клеток практически не должно сопровождаться повышением затрат энергии».

С момента опубликования этих результатов прошло более двадцати лет. Исследования интенсивности окислительного метаболизма, включая не только общее потребление кислорода, но и типы окисления (свободное и фосфорилирующее) с учетом количественных изменений в весе животных, выполненные более совершенными методами, позволяют нам не согласиться с приведенным выше выводом. «Образование специфических клеток», «дифференциация клетки личиночного организма», вероятно, сопровождаются повышенным синтезом веществ, аккумулирующих энергию окисления и, по-видимому, связаны не столько с повышением интенсивности газообмена, сколько с повышением

Таблица 2

Значение линейного коэффициента корреляции между потреблением кислорода и весом тела (r_1), амиталчувствительным дыханием и весом тела (r_2) животных на отдельных стадиях развития бесхвостных амфибий при повышенной (10 лич. на 1 л) плотности популяции

Стадии развития	*Rana arvalis*		*Rana temporaria*		*Rana camerani*		*Bombina orientalis*	
	r_1	r_2	r_1	r_2	r_1	r_2	r_1	r_2
5-й день до 25-й	**0,6***	—0,3		—	—	—	—0,3	0,1
10-й день до 25-й	—	—	**0,6**	—0,2	—	—	—0,2	0,2
20-й день до 25-й	**—0,5**	—0,2	—	—	—0,2	0,3	—	—
25-я	0,12	0,06	—0,34	—0,15	—0,2	0,3	0,01	0,2
26-я	—0,03	**0,5**	**—0,5**	0,2	**—0,8**	0,2	0,3	0,1
27-я	—0,01	0,07	—0,05	0,3	0,1	0,2	0,4	—0,3
28-я	**—0,7**	—0,3	**—0,6**	0,13	—0,3	0,03	—0,5	0,1
29-я	—0,4	—0,7	—0,7	—0,5	0,5	—0,5	**—0,7**	0,2
30-я	0,05	—0,06	—0,4	—0,07	—0,2	—0,4	—0,2	0,6
31-я	—0,3	—0,05	—0,13	—0,21	0,02	—0,4	—0,5	—0,4

* Выделены значимые коэффициенты корреляции.

его эффективности. В период метаморфического климакса у исследованных нами личинок амфибий возрастает сопряженность окисления и фосфорилирования. Объем амиталчувствительного дыхания резко повышается у всех видов бесхвостых амфибий, развивающихся в условиях повышенной плотности.

Зависимость обмена от массы тела у личинок земноводных в процессе роста и развития. Успех в изучении окислительного метаболизма в процессе морфогенеза во многом связан с решением проблемы зависимости обмена веществ от массы тела животного. В опытах с личинками амфибий [29] отмечено, что для поддержания жизнедеятельности организма необходимо в шесть раз больше энергии, чем на процессы дифференциации. Подобные выводы делают и другие исследователи [35]. Эксперименты с *X. laevis, R. temporaria* [38], опыты на *R. grylio* [45] также подтверждают данные работы [29]. Чтобы использовать полученные нами данные для решения указанного вопроса, важно было оценить значение размеров развивающихся личинок как фактора, определяющего уровень их обмена. Эта проблема стояла и перед другими авторами, занимавшимися подобными исследованиями [27, 28, 30, 37, 36, 41—44, 46, 49, 54]. Мы изучали интенсивность окислительного метаболизма на каждой стадии развития животных в корреляции с весом тела головастиков в пределах данной стадии: определяли коэффициенты корреляции (r) между потреблением кислорода и весом тела, объемом амиталчувствительного дыхания и весом тела (табл. 2). Лишь в отдельных случаях наблюдается достоверная зависимость

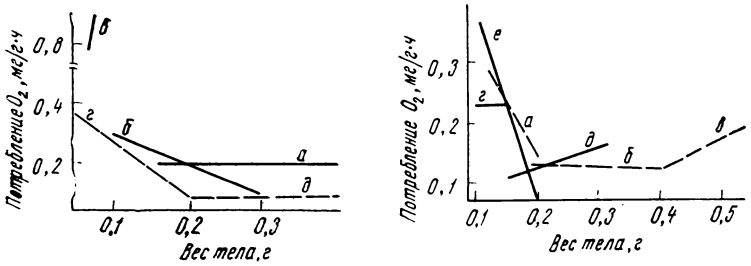


Рис. 3. Зависимость интенсивности дыхания от веса тела личинок амфибий на разных стадиях развития:

сплошная линия — *R. arvalis* (*а, б* — 27-я и 28-я стадии, *в* — 5-й день развития); *штриховая* — *R. temporaria* (*г, д* — 25-я и 27-я стадии развития).

Рис. 4. Зависимость интенсивности дыхания от веса тела личинок амфибий на разных стадиях развития:

штриховая линия — *R. camerani* (*а, б, в* — 26, 27 и 29-я стадии); *сплошная* — *B. orientalis* (*г, д* — 25-я и 26-я стадии, *е* — 5-й день развития).

интенсивности метаболизма от размеров тела особей одной стадии развития. Так, у представителей *Rana arvalis* (повышенная плотность популяции) коэффициенты корреляции между потреблением O_2 и весом тела значимы на 5-й и 20-й день развития и на 28-й стадии. Корреляция между объемом амиталчувствительного дыхания и весом тела достоверна на 26-й и 29-й стадиях развития.

У личинок *R. camerani* на всех стадиях развития не наблюдается достоверной корреляции между объемом амиталчувствительного дыхания и ростом животного. Значимость коэффициента корреляции лишь на 26-й стадии развития говорит о наличии обратной зависимости между интенсивностью дыхания и весом тела головастиков. У *R. temporaria* отмечена достоверная зависимость потребления кислорода от веса тела на пяти стадиях развития из восьми и фосфорилирующего окисления от размеров тела — в двух случаях. У личинок *B. orientalis* коэффициенты корреляции между весом тела и фосфорилирующим дыханием на всех стадиях развития (за исключением 30-й) незначимы. Зависимость интенсивности метаболиз-

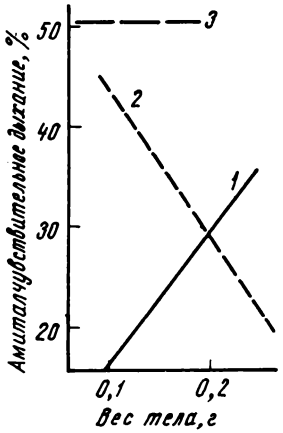
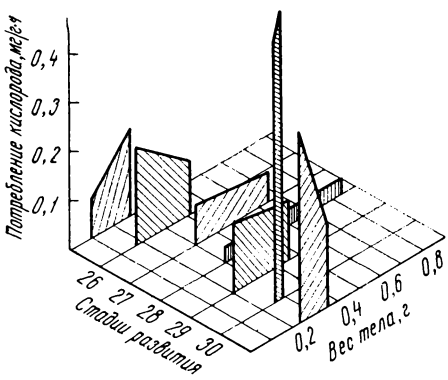


Рис. 5. Зависимость амиталчувствительного дыхания от веса тела головастиков *R. arvalis* (повышенная плотность популяции):

1, 2, 3 — 26, 29 и 31-я стадии развития соответственно.



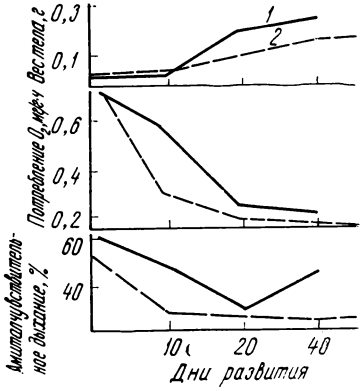


Рис. 6. Зависимость потребления кислорода от веса тела головастиков остромордой лягушки из популяции нормальной плотности на разных стадиях развития.

Рис. 7. Рост, динамика потребления кислорода и амиталчувствительное дыхание у сибирского углозуба в процессе развития.

Плотность: *1* — одна личинка в 1 л воды, *2* — десять личинок в 1 л воды.

ма от роста особей данного вида амфибий достоверна лишь на 29-й стадии ($r=-0{,}7$). Естественно, это не опровергает твердо установленного правила, согласно которому интенсивность обмена веществ у животных обратно пропорциональна их размеру: не случайно почти все коэффициенты корреляции с отрицательным знаком. В данном случае проявляется и иная закономерность. Не имея возможности проследить за изменением интенсивности обмена в процессе роста каждого отдельного головастика, мы сравнивали головастиков разных размеров. Наши данные показывают, что изменение интенсивности метаболизма головастиков разных стадий развития отражает прежде всего закономерности развития и сам процесс морфогенеза требует затрат энергии, по крайней мере, сопоставимых с затратами энергии на рост.

Результаты регрессионного анализа по соотношению потребления кислорода и веса тела, корреляции фосфорилирующего окисления и веса тела в пределах стадии развития для амфибий четырех видов записаны уравнением линейной регрессии $y=ax+в$ и представлены на рис. 3—5. На многих стадиях развития связь показателей полностью отсутствует (рис. 3 *а, д*; 4, *б, г*). Это значит, что снижение интенсивности дыхания при увеличении размеров животного полностью компенсируется повышенными тратами энергии при быстром росте. В отдельных случаях наблюдается ожидаемое снижение уровня обмена (рис. 4, *б, г;* 3, *а, е*). Иногда увеличение размеров тела связано с повышением интенсивности обмена (рис. 3, *в*; 4, *в, д*). Аналогичные данные получены в результате анализа корреляции

Таблица 3

Динамика потребления кислорода и амиталчувствительное дыхание у личинок сибирского углозуба в процессе развития (г. Ханты-Мансийск)

Показатели	Дни развития после вылупления из икры				
	5-й (1)	10-й (2)	20-й (3)	40-й (4)	60-й (5)
Нормальная плотность (1 лич. в 1 л воды)					
Количество животных	11	11	15	18	Закончили развитие
Вес, г	0,013	0,015	0,18±0,02	0,24±0,07	
Потребление O_2, мг/г·ч	0,74±0,07	0,56±0,03	0,25	0,22	
Амиталчувствительное дыхание, %	61±2,2	48±3,6	31±2	46±2,5	
Повышенная плотность (10 лич. в 1 л воды)					
Количество животных	22	20	20	14	15
Вес, г	0,015	0,02	0,09	0,15	0,17
Потребление O_2, мг/г·ч	0,8±0,04	0,3±0,02	0,2±0,01	0,17±0,03	0,16±0,01
Амиталчувствительное дыхание, %	53±1,9	30±1,7	29±0	27±2,0	28±0

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа интенсивности обмена амиталчувствительного дыхания и веса тела личинок углозуба *Hynobius keyserlingii* в онтогенезе из популяции повышенной и нормальной плотности (ряды)

Показатели	Критерий достоверности		
	F_1	F_2	F_3
Вес, г	28,4	31,2	20,5
Потребление кислорода, мг/г·ч	13,6	75,4	13,4
Амиталчувствительное дыхание, %	26,1	22,0	20,5
Значения критериев Фишера для 5 %-ного уровня значимости	2,5—3,5	3,6—3,5	2,7—4,0

амиталчувствительного дыхания с весом тела в пределах стадий развития у всех исследованных нами видов амфибий (рис. 5).

Представляют интерес результаты регрессионного анализа корреляции интенсивности дыхания и фосфорилирующего окисления с весом тела на каждом этапе развития головастиков остромордой лягушки, развивающихся в условиях «нормальной» плотности популяции (рис. 6). На 26-й и 27-й стадиях интенсивность дыхания достоверно уменьшается с увеличением размеров тела головастиков ($r_{26}=-0,6$, $r_{27}=-0,5$). На 30-й стадии наблюдается прямая корреляция дыхания от веса тела; с увеличением массы тела от 0,26 до 0,29 г уровень дыхания повышается с 0,53 до 0,57 мг/г·ч ($r=0,7$). На 28-й и 29-й стадиях интенсивность дыхания не зависит от размеров животного. Объем амиталчувствительного дыхания достоверно увеличивается с ростом тела головастиков на 25-й стадии развития ($r=0,6$). Таким образом, в наших опытах характер дыхания у личинок амфибий на отдельных стадиях развития находится как в прямой, так и обратной зависимости от массы тела.

У всех исследованных видов бесхвостых амфибий, развивавшихся в условиях повышенной плотности, величина потребления кислорода личинками не зависит от веса тела на 30-й и 31-й стадиях развития, т. е. на завершающих этапах процесса метаморфического климакса (см. рис. 5). Исключение составляют головастики остромордой лягушки, развивающиеся в условиях нормальной плотности: на 30-й стадии у них наблюдается достоверное увеличение, а на 31-й — достоверное снижение интенсивности потребления кислорода с ростом веса тела (см. рис. 6). Такая разнонаправленная зависимость дыхания от размеров тела, по-видимому, связана с условиями содержания личинок амфибий. На 31-й стадии сеголетки ведут наземный об-

раз жизни, и эффект последействия водной среды личинок из популяции нормальной плотности, вероятно, не имеет места в данном случае. Следует отметить, что единой закономерности зависимости интенсивности дыхания от веса тела головастиков на определенных этапах развития не обнаружено.

Однако результаты исследования интенсивности дыхания и амиталчувствительного окисления животных, развивавшихся в популяциях повышенной плотности, еще раз показали, что увеличение интенсивности окислительного метаболизма в период метаморфического климакса (30-я и 31-я стадии развития) не коррелирует с изменением веса животных и действительно связано с качественными перестройками в организме животных.

Особенности дыхания в онтогенезе хвостатых земноводных. Результаты экспериментов, проведенных на личинках рода *Rana,* позволяют утверждать, что при повышении плотности популяции и высокой концентрации метаболитов головастики проходят метаморфоз в предельно сжатые сроки по сравнению с животными, развивающимися в оптимальных условиях. Анализ наблюдений за ходом роста и развития головастиков в условиях разной плотности свидетельствует о том, что животные, развивающиеся в популяциях повышенной плотности, завершают метаморфоз при малых размерах тела, что отмечалось и раньше [28]. Опыты по изучению влияния плотности экспериментальных популяций личинок бесхвостых амфибий на их рост и развитие, биохимические исследования водной среды [19, 20] показали, что характер действия метаболитов зависит от стадии развития подопытных животных [16, 17]. В определенные моменты они вызывают ускорение развития личинок, превращаются в акцелераторы. Вместе с тем нами установлено, что ускоренное развитие личинок бесхвостых амфибий из популяции загущенной плотности сопровождается повышенным уровнем газообмена.

Метаболическая регуляция скорости роста и развития у личинок хвостатых амфибий имеет другой механизм в отличие от личинок бесхвостых земноводных (табл. 3). У личинок, вылупившихся из икры, уровень дыхания на пятый день постэмбрионального развития очень высокий: 0,74±0,04 мг/г·ч у личинок из популяции нормальной плотности и 0,8±0,04 мг/г·ч у головастиков из популяции повышенной плотности. При этом как при повышенной плотности, так и при нормальной наблюдается достоверное падение потребления кислорода у личинок на 10-й и 20-й день развития. При последующем развитии животных интенсивность дыхания у контрольных (нормальная плотность) личинок с увеличением их веса тела плавно уменьшается до 0,22 мг/г·ч на 40-й день развития перед выходом на сушу. На всех этапах развития у личинок из популяции повышенной плотности интенсивность дыхания ниже. В момент выхода на сушу (60-й день) личинки имеют уровень дыхания, равный 0,16±0,01 мг/г·ч.

Уровень амиталчувствительного дыхания на 5-й день развития после вылупления высокий у личинок углозуба обеих популяций — 61±2,2 % (нормальная плотность) и 53 ± 1,9 % (повышенная). Объем амиталчувствительного дыхания достоверно сокращается у контрольных животных на протяжении 20 дней развития, а на 40-й день объем фосфорилирующего дыхания возрастает до 46±2,5 % (рис. 7). По-видимому, на данном этапе развития у личинок сибирского углозуба на фоне недостоверных изменений в интенсивности дыхания ($t_{3-4} < t_{St}$) протекают процессы, требующие больших энергетических затрат ($t_{3-4} > t_{St}$) и связанные не с изменением веса животных, а с качественными перестройками в организме личинки. У личинок, развивающихся в условиях повышенной плотности, объем амиталчувствительного дыхания значительно падает при переходе с 5-го на 10-й день развития и в дальнейшем остается на одном уровне или меняется недостоверно.

Взрослые особи, закончившие период личиночного развития лишь на 60-й день, характеризуются невысоким объемом амиталчувствительного дыхания (28 % от общего дыхания). Сравнение рядов регрессии (табл. 4) по весу животного, потреблению кислорода и амиталчувствительного дыхания у личинок сибирского углозуба при разных плотностях популяций показало, что критерий различия рядов F_1, критерий превышения одного ряда над другим F_2 и критерий параллельности рядов F_3 достоверны. Эти данные свидетельствуют о том, что на протяжении всего периода личиночного развития животные из популяции нормальной плотности имеют уровень окислительного метаболизма выше, чем особи, развивающиеся в условиях повышенной плотности.

Таким образом, метаболическая регуляция скорости роста и развития у личинок сибирского углозуба, представителя хвостатых амфибий, имеет другой механизм в сравнении с бесхвостыми амфибиями. Это обстоятельство отмечалось и ранее Н. Л. Ивановой [5]. В наших опытах личинки амфибий из «загущенной» популяции закончили метаморфоз за 60 дней, т. е. в значительно большие сроки, чем в условиях нормальной плотности. Повышенная плотность сдерживает развитие животных.

Анализ экспериментальных данных (см. рис. 7) показал, что в условиях повышенной плотности личинки *Hynobius keyserlingii* в отличие от личинок *Rana arvalis* и других представителей бесхвостых амфибий достоверно затормаживают свое развитие и имеют пониженный уровень окислительного метаболизма. В опытах на *Ambystoma maculatum* получены аналогичные данные [52]. По всей вероятности, концентрация метаболитов данной плотности личинок сибирского углозуба обладает именно тем ингибирующим действием, о котором сообщали исследователи [47, 48]. В своей работе «Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология» С. С. Шварц писал:

«Различие реакции личинок разных групп амфибий на повышение плотности популяции позволяет с новой точки зрения подойти к анализу явления метаболической регуляции роста и развития водных животных. Разная реакция личинок хвостатых и бесхвостых земноводных на изменение плотности связана с резкими различиями в характере их развития». Следует отметить, что период личиночного развития углозуба, предшествующий превращению,— фактически период роста, у личинок *Anura* — период непрерывных морфофизиологических перестроек. Учитывая, что у личинок амфибий рост и развитие в значительной степени взаимоисключающие, а не совпадающие процессы, существенные различия в реакции личинок *Anura, Caudata* на повышение плотности популяции естественны.

Заключение

Энергетические процессы роста и развития земноводных представляют собой сложную систему биохимических реакций. У исследованных видов бесхвостых земноводных, обитающих в разных географических широтах, отмечается единая картина динамики окислительного метаболизма: снижение интенсивности дыхания и его эффективности (амиталчувствительное дыхание) в первые дни постэмбрионального развития, поддержание обмена на одном, относительно низком уровне в период преметаморфоза и достоверное увеличение окислительного метаболизма при наступлении метаморфического климакса — независимо от условий их содержания. Эти данные свидетельствуют о том, что в «процессе эволюции вырабатывалась строго определенная, оптимальная структура популяции, которая поддерживается в очень широком диапазоне внешних условий и обеспечивает постоянство средних затрат энергии в наиболее ответственный период онтогенеза. Это с особой силой подчеркивает значение популяционной структуры в поддержании жизнеспособности вида» [25].

Сравнительный анализ результатов исследования потребления кислорода и объема амиталчувствительного дыхания (фосфорилирующее окисление) у личинок из популяций с разной плотностью показывает, что в условиях «повышенной» плотности, когда развитие личинок ускорено, уровень потребления кислорода в период преметаморфоза высокий, а способность к накоплению макроэргов (амиталчувствительное дыхание) понижена. В период метаморфического климакса, напротив, в условиях «повышенной» плотности уровень дыхания снижается или остается постоянным и резко повышается способность животных к окислительному фосфорилированию. Объем амиталчувствительного дыхания у сеголеток, выросших из головастиков «повышенной» плотности популяции, составляет 52±4,6 % от

общего дыхания, из популяции «нормальной» плотности — 31±1,4 %.

Показано наличие в организме метаморфизирующих животных совершенного механизма регуляции окислительных путей. Можно предполагать, что на первых этапах развития личинок амфибий, когда реконструктивные процессы не являются преобладающими, большая часть кислорода расходуется на свободное окисление. Главная роль окислительного метаболизма в период, предшествующий активному метаморфозу, состоит в обеспечении растущих тканей необходимыми для биосинтеза строительными материалами — продуктами межуточного обмена. В период бурного роста головастиков именно свободное, а не фосфорилирующее окисление поставляет субстраты для восстановительных синтезов клетки. Во время метаморфического климакса, когда происходят глубокие и быстрые перестройки в организме животного, резко уменьшается рост личинок, интенсифицируются обменные процессы, включаются потенциальные возможности клетки.

Повышение объема фосфорилирующего дыхания в период морфологической дифференцировки можно, вероятно, рассматривать как приспособительное свойство организма. К окончанию метаморфоза у всех исследованных нами видов бесхвостых амфибий возрастает образование фосфорных макроэргических соединений в дыхательной цепи. Особенно отчетливо сдвиги в объеме фосфорилирующего окисления выражены у личинок, развивающихся в условиях «повышенной» плотности. Так, по морфологическим признакам период метаморфического климакса наступает у личинок бесхвостых амфибий с 29-й стадии развития.

Данные наших исследований показали, что уровень амиталчувствительного дыхания повышается достоверно у всех видов бесхвостых земноводных с 28-й стадии развития, что говорит о возросших энергетических потребностях животного организма при подготовке к активному метаморфозу. Видимо, на биохимическом уровне метаморфический климакс животных наступает уже на 28-й стадии. Вместе с тем следует отметить, что обнаруженное нами явное увеличение интенсивности окислительного метаболизма в период метаморфического климакса на 30-й и 31-й стадиях развития не коррелирует с изменением веса животных и действительно связано с качественными перестройками в организме животного. Это говорит о высокой энергоемкости метаморфического климакса у всех представителей бесхвостых земноводных. Установлено также, что условия содержания личинок амфибий определяют особенности метаболизма, формируются животные с разными физиологическими свойствами.

Наблюдения за особенностями развития и окислительным метаболизмом у представителя хвостатых земноводных — сибирского углозуба показали, что интенсивность дыхания у личинок

независимо от условий их содержания (одна или 10 в 1 л воды) достоверно понижается. Уровень дыхания на всех этапах развития ниже у личинок из популяции повышенной плотности, при этом выход на сушу они совершают лишь на 60-й день развития (потребление кислорода составляет 0,16 мг/г·ч). Особи из популяции нормальной плотности заканчивают свое развитие на 40-й день при уровне дыхания 0,22 мг/г·ч. Объем амиталчувствительного дыхания у сеголеток сибирского углозуба, выросших из личинок повышенной плотности популяции, составляет 28 % от общего дыхания, у животных из популяции нормальной плотности — 46±2,5 %.

Разная реакция личинок хвостатых и бесхвостых амфибий на повышение плотности популяции связана с различиями в характере развития данных представителей земноводных.

Наши результаты, дополняя данные других исследователей, позволяют в известной мере оценить функциональное состояние энергетической системы земноводных в период постэмбрионального развития в условиях in vivo и найти подходы к созданию биологической модели для причинного анализа связей между регулирующими системами и реагирующими тканями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алешин Б. В. Исследования по метаморфозу амфибий.— Биол. ж., 1935, № 4, с. 3—7.

2. Амстиславская Т. С. Влияние регуляторов роста и развития личинок земноводных на тканевой рост.— Экология, 1971, № 6, с. 85—87.

3. Гатиятуллина Э. З. Влияние плотности экспериментальных популяций и температуры на митотическую активность и размеры клеток эпителия роговицы у амфибий.— В сб.: Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 92—111.

4. Глезнер Л. О. Тритон и аксолотль. М.: Сов. наука, 1952. 210 с.

5. Иванова Н. Л. Рост и развитие личинок земноводных в экспериментальных условиях.— Информ. материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974, с. 44.

6. Ивашкина И. Н. Динамика амиталчувствительного дыхания при формировании структуры искусственных популяций белых мышей.— Экология, 1974, № 1, с. 79—84.

7. Ивашкина И. Н. Сезонные изменения чувствительности рыжих полевок, (*Cletrionomys glareolus*) к амиталу натрия.— Зоол. ж., 1975, № 5, с. 1378.

8. Карпова Л. И., Аллик Т. А. Соотношение свободного и фосфорилирующего окисления при адаптации организма к режиму ограниченной подвижности.— В сб.: Биохимическая фармакология и токсикологические аспекты исследования адаптации. Новосибирск: СО АН СССР, 1967, с. 159—161.

9. Маслов С. Н., Ивашкина И. Н. Исследование соотношения свободного и фосфорилирующего дыхания in vivo с помощью амитала.— Вопр. мед. химии, 1964, № 10, с. 24—29.

10. Маслов С. Н., Ивашкина И. Н. Повышение устойчивости к действию холода и изменения энергетического обмена у белых мышей в результате резких периодических охлаждений.— В кн.: Теплообразование в организме. Киев: Наукова думка, 1964, с. 123—133.

11. Махинько В. И., Щегольков В. Н. Окислительное фосфо-

рилирование в митохондриях печени в онтогенезе уток.— Биохим. эволюция, 1973, № 12, с. 122—125.
12. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
13. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: СО АН СССР, 1961. 364 с.
14. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
15. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 1973. 320 с.
16. Рункова Г. Г., Степанова Э. Л., Ковальчук Л. А. Органоспецифичность в действии метаболитов личинок земноводных на их эндогенный метаболизм в условиях повышенной плотности популяции. Роль белка в регулирующем влиянии метаболитов.— Докл. АН СССР, 1974, т. 217, № 3, с. 709—711.
17. Рункова Г. Г., Ковальчук Л. А. О влиянии метаболитов водной среды головастиков на их эндогенный метаболизм и чувствительность к гипоксии в зависимости от возраста и условий развития донора и реципиента.— Докл. АН СССР, 1975, т. 220, № 5, с. 1199—1202.
18. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 176 с.
19. Степанова З. Л. Аминокислотный состав белковых веществ «воды скоплений» личинок земноводных.— Докл. АН СССР, 1975, т. 225, № 6, с. 1426—1429.
20. Степанова З. Л. Аминокислотный состав водной среды естественных водоемов.— Докл. АН СССР, 1976, т. 227, № 2, с. 475—476.
21. Терентьев П. В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950. 346 с.
22. Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1972, № 6, с. 822—835.
23. Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия.— Экология, 1970, № 1, с. 77—83.
24. Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. II. Разнообразие действия.— Экология, 1970, № 2, с. 38—55.
25. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. Н. Энергетика метаморфоза амфибий.—Экология, 1973, № 4, с. 13—29.
26. Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринский Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 121 с.
27. Abelin J., Scheinfinkel N. Gaswechsel und Metamorphose von Amphiblenlarven nach verfutterung von Schilddruse oder von jodhaltigen Substanzen.— Pfluger's Archiv, 1928, Bd 198, S. 151.
28. Adolph E. F. The size of the body and the size of the environment in the growth of tadpoles.— Biol. Bull., 1931, v. 61, N 3, p. 350—375.
29. Barth L. C., Barth L. J. The energetics of development. N.Y.: Columb. Univ. Press., 1954. 115 p.
30. Brachet J. Embryologia Chimique. Paris: Masson et Cie, 1947. 535 p.
31. Brown W. G. The metabolism of Amphibia.— In: Physiology of the Amphibia. N. Y.— London: Acad. Press, 1964, p. 1—98.
32. Clerici E., Quidotti G., Sambo G., Bazzano E. Oxidative phosphorilation and amino acid incorporation into protein in regenerating rat liver.—Proc. Soc. Expl. Biol. Med., 1960, v. 105, p. 377.
33. Ernster L. Distribution and interaction of enzymes within animal cells.— Biochem. J., 1957, v. 65, p. 44.
34. Ernster L., Lindberg O. Animal mitochondrida.— Physiol. Rev., 1958, v. 20, p. 13.
35. Etkin W. The phenomena of anuran metamorphosis. Oxygen consumption during normal metamorphosis.— Physiol. Zool., 1934, v. 7, N 1,

36. Etkin W. Physiology of Amphibia. Metamorphosis. N.Y.: Acad. Press, 1964, p. 427—458.
37. Fisher F. G., Hartwig H. Zit. nach. Lehmann (l.c.), 1938.
38. Fletcher B. K., Myant N. B. Oxygen consumption of tadpoles during metamorphosis— J. Physiol., 1959, v. 145, p. 353—368.
39. Funkhouse A., Mills K. S. Oxygen consumption during spontaneous amphibian metamorphosis.— Physiol. Zool., 1969, v. 42, N 1, p. 15—21.
40. Funkhouse A., Foster S. Oxygen uptake and thyroid activity in Hyla regilla tadpoles.— Herpetologia, 1970, v. 26, N 3, p. 366—371.
41. Gauda T. Heat production of different cells. Zit. nach H. Shapiro, 1948.— Tabul. Biol., 1921, v. 19, N 3, p. 1—29.
42. Groebbels F. Der Einfluss unzureichender Ernährung und Schilddrüselfutterung auf den Sauerstoffvebrauch von Larven von *Rana temporaria*.— Zs. Biol., 1922, Bd. 1, p. 75.
43. Helf O. The oxygen consumption of tadpoles undergoing precocious metamorphosis following treatment with thyroid and diodotyrosyne.— J. Exp. Zool., 1926, v. 45, p. 69.
44. Lehmann F. E. Einführung in die physiologische Embryologie. Basel: Birkhauser, 1945. 62 S.
45. Lewis E., Frieden E. Biochemistry of amphibian metamorphosis. Effect of triiodothyronine, thyroxine and dinitrophenol on the respiration of the tadpode.— Endocrinology, 1945, v. 65, p. 273—282.
46. Locker A., Weich P. Besiehungen zwischen Sauerstoffverbrauch, Wachstum und Korpergrösse während der Larvenentwicklung und Metamorphose von *Rana temporaria*.— Biol Zentralblatt, 1969, v. 88, N 4, p. 497—507.
47. Rose S. M. Failure of survival of slowly growing members of a population.— Science, 1959, v. 129, p. 3355.
48. Rose S. M. Population control in guppies. Amer. Midland Nat., 1959, v. 62, p. 478—481.
49. Rubner M. Über den Einfluss der Korpergrosse auf Stoff und Krauftwechsel.— Zs. Biol., 1883, Bd. 19, S. 535—562.
50. Scharrrer E., Scharrer B. Neuroendocrinology. N.Y.— London: Columbia Univ. Press, 1963.
51. Sivula J., Mix M., McKenzie D. S. Oxygen consumption of *Bufo boreas* tadpoles during various developmental steges of metamorphosis.— Herpetologica, 1972, v. 264, p. 309—313.
52. Shoop C. R. Yearly variation in larvale of *Ambystoma maculatum*.— Ecology, 1974, v. 55, N 2, p. 28—31.
53. Torkiaki J., Mirs M. Overcrowding factors of mosquito larvae.— J. Ecol. Entomol., 1970, v. 63, N 1, p. 90—95.
54. Wills J. A. The respiratiry rate of developing amphibia with special reference to new differentiation.— J. Exper. Zool., 1936, v. 73, p. 481—505.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ 1985

Д. В. ЗЕЙФЕРТ

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЭНЕРГЕТИКИ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Биоэнергетика наземных моллюсков, которые являются компонентами большинства биогеоценозов суши, по сравнению с другими группами животных наименее изучена. Особенно необходимы данные по количественной оценке их деятельности в разных ландшафтно-зональных условиях. Имеющиеся количественные данные [29, 30, 35, 37, 38, 51—54, 68] получены разными методами и их сопоставление затруднено.

Цель настоящего исследования — расчет потоков энергии через популяции широко распространенного массового вида умеренной зоны *Bradybaena fruticum* (Müll.) в разных частях его ареала на основе определения калорийности моллюсков, их кормов и экскрементов. Анализировались существующие методы определения потока энергии. При оценке влияния температуры среды на продуктивность популяции в лабораторных условиях определяли биоэнергетические показатели тропической улитки *Achatina fulica* Bowdich, для которой такое содержание наиболее адекватно природным условиям. Этот вид в настоящее время распространен практически по всей тропической зоне. Максимальный уровень биомассы *A. fulica* может превышать 300 г/м^2 (рассчитано нами исходя из данных по популяционной структуре и численности [31]).

Материал и методика

Для определения калорийности ряда кормов и экскрементов улиток их сжигали в калориметрической бомбе в двух-трех повторностях из каждого варианта опыта. Образцы высушены до воздушно-сухого веса при температуре 65 °С. Уровень пищевой активности определяли по методике Б. Р. Стригановой [12]; условия содержания описаны в работе [5]. Для определения потока энергии использовали данные по динамике плотности и популяционной структуре *Br. fruticum*, собранные в 1979—1980 гг. в Талицком районе Свердловской области, близ пос. Бельский. Улиток изучали на гигрофитно-разнотравно-вейниковом лугу,

Таблица 1

Сравнительные данные по величине потока энергии через популяции *Bradybaena fruticum*

Популяция, год	Среднегодовая популяционная плотность, экз/м²	Средний ln		Колич. потребленной пищи, мг сух. веса/сут	Величина потока энергии, кДж/м²/год
		высоты раковины	диаметра раковины		
Поляна, 1979 г.	1,60	2,0070	2,2731	9,24	11,0
Поляна, 1980 г.	15,96	1,2857	1,5732	12,13	14,4
Прибрежный, 1979 г. . .	5,23	2,3494	2,6103	79,13	94,1
Прибрежный, 1980 г. . .	10,96	1,8281	2,1025	38,42	45,7
Сарапул (взрослые особи)	—	—	—	43,52	58,6

Таблица 2

Соотношение улиток разных возрастных групп в биотопах Поляна и Прибрежный, %

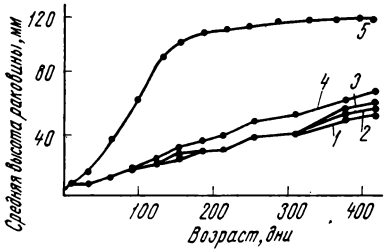
Возрастная группа	Поляна				Прибрежный			
	1977	1978	1979	1980	1977	1978	1979	1980
juv. 1	32,2	40,7	16,4	77,5	23,4	11,3	3,3	23,6
juv. 2	20,1	33,2	22,4	13,6	28,8	33,2	13,1	45,0
juv. 3	38,6	9,6	22,4	6,0	27,8	34,1	27,0	13,8
sad., ad.	9,1	16,5	38,8	2,9	20,0	21,4	56,6	17,6

Примечание: juv. 1 — особи с диаметром раковины до 6 мм; juv. 2 — диаметр раковины 6—10 мм; juv. 3 — диаметр раковины 10—14 мм; sad., ad. — диаметр раковины 14 мм и более.

Таблица 3

Калорийность различных кормов (кДж/г сух. веса)

Вид корма	Калорический эквивалент	*n*	Источник
Листья			
Holcus lanatus	18,24±0,033	4	[45]
Dactylis glomerata	19,67±0,544	6	[45]
салата	18,94±0,201	—	[19]
	15,30±0,255	—	[11]
капусты	19,06±0,385	—	[11]
Urtica dioica	17,17±0,140	2	Наши данные
Leontodon hispidis	16,5±0,1	4	[68]
Морковь	17,1±0,1	4	[68]
	15,91±0,331	9	[45]
Листовой опад липы	18,03±0,078	3	[53]
Почвенные водоросли	16,00±2,97	—	[54]



Темп роста *Achatina fulica* при разных условиях содержания:
1—4 — в лабораторных условиях, *5* — в естественных условиях [32].

окруженном ельником-зеленомошником (условно назовем «Поляна») и в нитрофильном антропогенном сообществе в разреженном березняке с фрагментами первичного елового леса (условно «Прибрежный»).

Расчет проводился с учетом динамики размерно-возрастной структуры [2], так как количество потребленной пищи пропорционально натуральному логарифму размера улитки. Для определения «стандартной» особи рассчитывали средние логарифмы высоты и ширины раковины (табл. 1). Численность половозрелых особей (диаметром раковины 14 мм и более) вычисляли методом Джолли-Зебера [9]. По процентному соотношению этой группы в популяции (табл. 2) находили общую популяционную плотность. Предполагается, что средняя калорийность пищи сходна с калорийностью опада липы (табл. 3) и средний уровень ассимиляции пищи составляет 60 % [5]. Полученные результаты сравнивались с потоком энергии через сарапульскую популяцию *Br. fruticum* [53].

Чтобы установить энергетический баланс в период с 15 по 25 марта 1979 г. в пяти банках содержали по пять особей *A. fulica* (см. рисунок), ежедневно собирая экскременты. Количество потребленной и ассимилированной пищи определяли по ранее рассчитанной зависимости между показателями и размерами улиток [5], а также по калорическим эквивалентам моллюсков, их экскрементов и потребленной пищи (см. табл. 3—5). При расчете количества потребленной пищи полагали, что оно на данном отрезке времени возрастает равномерно; поэтому среднее количество потребленной в сутки пищи равняется половине суточных рационов при начальном и конечном размерах раковины. Коэффициент ассимиляции моркови ($n=16$) составил в среднем 84 % (87,1—77,0 %). Ранее [34] было показано, что потребление улитками известняка не влияет на усвояемость пищи. Начальный и конечный сухой вес тканей (DBW) рассчитывался на основе зависимости между этим показателем и размерами улиток, которая описывается уравнением

$$\ln DBW = -2{,}503 + 2{,}266 \ln l + 0{,}1751 \ln L,$$

где l — высота раковины, мм; L — диаметр раковины, мм.

Результаты исследований и их обсуждение

Калорийность кормов и экскрементов наземных моллюсков приведена в табл. 3 и 4. Калорийный эквивалент одного вида

Таблица 4

Калорийность экскрементов некоторых видов наземных моллюсков, потреблявших разные корма, кДж/г сух. веса

Вид	Корм	Калорический эквивалент	*n*	Источник
H. vulgaris	Опад липы	20,07	1	[53]
Br. fruticum	То же	18,59±0,211	2	[53]
бесполосая морфа				
полосатая морфа	»	18,34±0,070		
E. vermiculata				
молодые	»	17,72±0,100	2	[53]
взрослые	»	17,98±0,051	2	[53]
			2	[53]
H. pomatia	Салат	15,93±0,201	—	[19]
D. reticulatum	Салат	13,29±0,372	—	[11]
	Морковь	16,26±0,912	12	[45]
	Листья *Dactylis glomerata*	19,77±3,712	4	[45]
	Экскременты из природного биотопа	13,69±1,164	4	[45]
A. fulica	Морковь и мел	5,61±0,84	3	Наши данные

пищи (салата или моркови) существенно различается по данным разных авторов. Наши данные по калорийности моркови совпадают с результатами Палланта [45]. У некоторых видов моллюсков калорийность экскрементов ниже, чем корма, в большинстве случаев калорийность экскрементов не изменяется. Отмечается значительная вариабельность калорийности экскрементов слизня *Deroceras reticulatum* (Müll.) не только при питании естественной пищей, но и при поедании листьев ежи сборной в лаборатории.

Калорийность наземных моллюсков (табл. 5) варьирует от 18,77 до 21,90 кДж/г сухого веса. Средняя калорийность совпадает с результатами, полученными на *Helix pomatia* L. [55]. В этой методической работе учитывалось состояние материала и срок хранения образцов. Всего авторами выполнено более ста сжиганий; обычно число повторностей не превышает пяти. Таким образом, средняя калорийность наземных моллюсков равна 20,78 кДж/г сухого веса. Усредненные данные, приводимые другими авторами [35, 47], несколько занижены. Различия в калорийности насекомых, например, определяются разным содержанием жиров [10]. Однако у *Cepaea nemoralis* (L.) содержание жиров остается стабильным в любое время года [28].

При определении уровня пищевой активности в лабораторных условиях необходимо учитывать влияние различных фак-

Таблица 5

Калорийность некоторых видов наземных моллюсков, кДж/г сухого веса

Вид	Калорический эквивалент	Источник
Arion ater	20,49	[30]
A. rufus	20,57±0,19	[56]
	19,52±0,153	
A. subfuscus	19,41±0,145	[18]
A. circumscriptus	19,52±0,42	
A. intermedius	19,12±0,394	
A. hortensis	20,19 (n=11)	[65]
Boettgerilla vermiformis	20,48	[18]
Limax tenellus	20,23±0,31	[18]
L. maximus	21,90 (n=8)	[65]
Lehmania marginatus	19,82	[18]
Deroceras laeve	18,77	[18]
D. reticulatum	19,25	[18]
	21,18±0,975 (n=8)	[45]
D. reticulatum, яйца	19,05±1,042 (n=6)	[45]
Succinea putris	19,87 (n=1)	Наши данные
Sphincterochila zonata	21,02±3,47	[54]
Bradybaena fruticum	19,40±0,10 (n=2)	Наши данные
Theba pisana	20,49	[34]
Cepaea nemoralis		
ad.	21,39±0,188	
	21,11±0,087	
juv.	20,10±0,445	[51]
	20,30±0,308	
ad.	21,2±0,2 (n=4)	[68]
слизь	15,9±0,2 (n=4)	[68]
яйца	6,97	[51]
Helix pomatia	20,78±0,59	[55]
Суммарный эвивалент		
для слизней	20,08	[35]
для моллюсков	19,25	[47]

торов, снижающих потребление корма [53]. Отметим, что степень воздействия таких факторов видоспецифична. Расчет потока энергии через популяции наземных моллюсков по уровню газообмена [40, 41, 51] слишком приближенный, так как уровень интенсивности дыхания определяется целым рядом факторов [26], а точно смоделировать все природные условия в лаборатории практически невозможно. Величины потока энергии, рассчитанные по уровню интенсивности дыхания и данным прямого определения величины пищевого рациона в лаборатории, различаются в три с лишним раза [30]. Более корректно определение потока энергии по степени элиминации изотопа ^{65}Zn [68], однако эта методика достаточно сложна. Поэтому

самый надежный и простой метод — сравнение количества выделенных экскрементов в естественных условиях и в лаборатории [29, 48, 53] с учетом периодичности дефекации в естественных условиях.

Количество выделенных экскрементов у *Br. fruticum* может быть выражено через размеры или вес улиток [53]:

$$FU = 0{,}0036 \cdot w^{0{,}82},$$

где FU — количество выделенных экскрементов (мг воздушно-сухого веса); w — живой вес улитки (мг). Такие зависимости для ракообразных и инфузорий описываются уравнениями с аналогичными степенными показателями;

$$r = 0{,}0746 \cdot w^{0{,}80} \quad [13],$$

где r — суточный рацион (г сырого веса пищи), w — сырой вес животного (г);

$$C = 0{,}027 \cdot w^{0{,}80} \quad [14],$$

где C — рацион (мг сырого веса/ч) при 20 °С, w — сырой вес (мг).

Поток энергии в популяции «Поляна» варьирует от 11,0 до 14,6 кДж/м²/год, а в популяции «Прибрежный» — от 45,7 до 94,1 кДж/м²/год; аналогичные результаты получены для сарапульской популяции *Br. fruticum* (см. табл. 1). Основную часть пищевого рациона *Br. fruticum* в талицких популяциях составляет опад травянистых растений. Поэтому значение улиток в поддержании круговорота веществ при однаковом потоке энергии более существенно.

Для анализа роста *A. fulica* в естественных условиях использовали данные из работы [32] (см. рисунок) по росту этих улиток с 30 апреля по 28 мая 1956 г., т. е. сравнивали биоэнергетические показатели у особей одинаковых размеров. Рассчитанный нами по аналогичной методике коэффициент K_2 равен 18,5 %. Количество органического вещества в раковине в данном случае во внимание не принималось, так как оно не превышало 1,5 % [34].

Как видно из табл. 6, результаты определения ассимилированной энергии по калорийности экскрементов и по зависимости между размером раковины и количеством потребленной пищи практически совпадают. Ранее этот расчет проводился для особей, содержавшихся индивидуально. Таким образом, у особей *A. fulica*, использованных для экспериментов, эффект группы не влияет на уровень пищевой активности. Средний коэффициент K_2 (количество ассимилированной пищи, использованное на рост) равен 5,66±0,836.

Литературные данные по продуктивности брюхоногих моллюсков приведены в табл. 7: K_1 (количество потребленной пищи,

Таблица 6

Биоэнергетические показатели *Achatina fulica*, кДж

A_1	A_2	FU	K_1	K_2	ΔP
34,43	34,36	6,545	5,20	6,19	2,126
42,51	42,43	8,082	3,09	3,68	1,563
41,06	36,42	7,805	7,21	8,58	3,126
42,72	42,63	8,121	3,90	4,64	1,980
30,08	30,02	5,517	4,38	5,21	1,563

Примечание: A_1 — ассимилированная энергия, определенная прямым калориметрированием; A_2 — ассимилированная энергия, определенная по зависимости между размером раковины и количеством ассимилированной пищи; ΔP — энергетический эквивалент прироста биомассы; FU — калорический эквивалент выделенных экскрементов.

Таблица 7

Биоэнергетические показатели некоторых брюхоногих моллюсков

Вид	Жизненная форма	K_1	K_2	Источник
Deroceras reticulatum . .	Слизень	44,9	58,3	[45]
Arion rufus	То же	20,0	27,0	[56]
Theba pisana	Наземная улитка	19,0	25,0	[34]
Helix aspersa				
juv.*	То же	15,6	20,7	[22]
ad.	»	10,0	13,9	[22]
H. pomatia	»	29,6—49,5	37,7—57,3	[39]
H. lucorum **	»	3,5	12,4	[17]
Haliotis rufescens	Морская улитка	10,2	—	[58]
H. fulgens	То же	22,7	—	[58]
H. discus	»	13,0	—	[58]

* Возраст 16 недель.
** Показатели рассчитаны для популяции.

Таблица 8

Зависимость между размерами особи, некоторыми погодными и поведенческими факторами и суточным количеством выделенных экскрементов у наземного моллюска *Eobania vermiculata* (матрица коэффициентов парной корреляции)

Показатели	l	L	$\bar{t}$	$t_{max}-t_{min}$	Осадки	h	FU
l	—	0,459	0,120	—0,234	0,206	—0,247	0,680*
L		—	0,267	—0,318	0,341	—0,244	0,432
$\bar{t}$			—	—0,470	0,860*	—0,051	0,639*
$t_{max}-t_{min}$				—	0,854*	—0,501	—0,284
Осадки					—	0,259	0,540
h						—	—0,377
FU							—

Примечание: l — высота раковины, мм; L — ширина раковины, мм; $\bar{t}$ — среднесуточная температура воздуха, °С; $t_{max}-t_{min}$ — суточная амплитуда температур, °С; h — высота заползания на растения, м; FU — количество экскрементов, мг воздушно-сухого веса (данные представлены в логарифмическом масштабе). Звездочками отмечены коэффициенты корреляции, достоверные при 95 %-ном уровне значимости.

использованное на рост) варьирует от 10,2 до 44,9 %, а K_2 — соответственно от 25 до 58,3 %. Различия этих показателей в работах [45] и [56], на наш взгляд, объясняются не разной биоэнергетикой исследуемых видов, а разными методиками исследования. Так, Стерн [56] приводит усредненные за длительный период времени (52 недели) данные: максимальный K_2 составляет 53 %. Опыты Палланта [45] были кратковременными. Аналогично объясняются чрезмерно высокие K_2 у улиток (см. табл. 7). Отметим, что прирост биомассы не стабильный процесс. Например, при наблюдении за ростом *H. pomatia* [25] отмечено, что улитка способна за четыре часа вырасти до таких размеров, которые в среднем достигаются за две недели. Вероятно, время экспериментов, проводимых Паллантом, совпало с периодом наиболее интенсивного роста, поэтому средний коэффициент K_2 брюхоногих моллюсков не превышает 30 %. В свете этих данных предположение, что уровень пищевой активности *A. fulica* выше в природных условиях, чем в лаборатории, не подтверждается. Следовательно, у *A. fulica* в оптимальных условиях существования количество потребленной пищи не зависит от температуры. Содержание сухого вещества у молоди этого вида является константным показателем и равно 34,2 % от живого веса, сухой вес тканей соответственно равен 9,2 %.

Известно, что ведущим фактором пищевой активности пойкилотермных животных является температура. Б. Р. Стриганова [12] отмечала у форм почвенных животных, которые обитают в районах с резкими суточными колебаниями температуры, тенденцию к стабилизации уровня потребления и усвояемости пищи в определенных пределах. Прямая зависимость активности питания от количества тепла наблюдается на небольших отрезках температуры и лучше выражена у стенотермных форм, обитающих в выравненных условиях. К животным, обитающим в зоне с резкими суточными колебаниями температуры, относятся все крупные моллюски умеренной зоны, а также ряд крупных тропических видов. Поэтому стабильность уровня пищевой активности наблюдается как у тропических видов (*A. fulica*), так и обитающих в умеренной зоне *Br. fruticum* и *D. reticulatum* [45, 53, 57]. В более ксерофильных местообитаниях выявлено влияние температуры на уровень пищевой активности. Такая закономерность отмечена нами для *Eobania vermiculata* (Müll.) (табл. 8), а в литературе для *C. nemoralis* [50, 68] и относительно стенотермного подстилочного вида *Discus rotundatus* (Müll.) [36]. Таким образом, данный тип адаптации, когда физиологические процессы в организме моллюсков синхронизируют с изменением факторов внешней среды, характерен для видов, обитающих в ксерофильных местообитаниях. Возможности экологической адаптации в этих условиях ограничены; реакция таких видов на неблагоприятные условия — впадение в спячку [20, 42].

Иной тип адаптации отмечен у видов, приспособившихся к существованию в условиях с широким диапазоном суточных температур (со стабильной увлажненностью). По мере проникновения в районы с менее оптимальным климатом у улиток увеличивается продолжительность ювенильной стадии [1, 59, 61, 67]. По нашему мнению, эта задержка в росте происходит не за счет снижения количества потребленной пищи, а в результате изменения соотношения процессов продукции и обмена. Таким образом, в популяциях, обитающих в экстремальных для вида условиях, наблюдается тенденция к уменьшению коэффициента K_2 под влиянием и низкой, и высокой температуры [57], хотя принято [15] считать коэффициент K_2 мало зависящим от факторов внешней среды. Однако удельная продукция беспозвоночных животных (продукция в единицу времени на единицу биомассы), а следовательно, и K_2 зависят от продолжительности жизни [3, 4]. Общая продолжительность жизни улиток при снижении темпа роста увеличивается [44]. Аналогичная закономерность, выявленная на гидробионтах [4], в полной мере отмечается и у наземных моллюсков на видовом уровне. С этим положением не совпадает вывод Геллера [27], который считает, что популяции улитки *Theba pisana* с двухлетним жизненным циклом обитают в более оптимальных климатических условиях, чем популяции с однолетним жизненным циклом. Однако эти различия являются следствием разной степени увлажнения или каких-либо локальных факторов, а не следствием климатических различий.

Температура — основной, но далеко не единственный фактор, влияющий на продуктивность популяции. Еще Н. И. Калабухов [8] отметил, что любая адаптация направлена на поддержание оптимального энергетического баланса. Энергетический баланс особи описывается соотношением $A=R+P$, где A — количество ассимилированной энергии, R — траты на обмен, P — продукция. Поэтому любое увеличение трат на обмен снижает продукцию особей как за счет снижения интенсивности роста, так и путем уменьшения плодовитости. Таким фактором может быть возрастание двигательной активности моллюсков, когда увеличиваются энергозатраты на перемещение и (или) утилизацию кальция [60]. Оценить энергетическую стоимость передвижения можно на примере бананового слизня *Ariolimax columbianus* (Gould). При перемещении на 1 м расходуется 904 Дж/кг массы [24], т. е. одна особь весом 20 г расходует 18,1 Дж. Такой слизень съедает, по данным [52], 220 мг пищи за сутки. Это примерно 2381 Дж усвоенной энергии. Следовательно, на перемещение на 1 м расходуется 0,76 % энергии, ассимилированной за сутки. Повышение двигательной активности влияет на энергетический баланс моллюсков, и возможно, что между интенсивностью прироста биомассы и интенсивностью перемещения существует обратная зависимость.

Обсуждению влияния кальция и pH на жизнедеятельность моллюсков посвящено большое количество работ [16, 46], но степень их прямого воздействия на состав и численность разных видов интерпретировалась неоднозначно. Помимо того, что кальций является субстратом для построения раковины, на известковых почвах имеются надежные укрытия для мелких особей и благоприятный микроклимат. Известно, что улитки получают кальций из пищи, непосредственно грызя известняк, или из почв разных типов [23]. Более эффективно они утилизируют карбонат кальция, чем фосфат [64]; при утилизации цитрата и оксалата кальция у моллюсков достоверно различается плодовитость [66]. При избытке или недостатке кальция наблюдаются различия в темпе роста, однако вес раковин одного размера не различается [23]. С другой стороны, вес одноразмерных раковин у улиток этого же вида, обитающих в обычных условиях и на песчаных почвах, различается в восемь раз [7]. В период подготовки к зимовке у улиток увеличивается потребление $CaCO_3$ [21]. По-видимому, этот факт объясняет причину прекращения роста *Br. fruticum* в августе [6] при стабильной величине пищевого рациона.

Очевидно, что наибольшее значение имеет не наличие в биотопе кальция, а его доступность. В таком случае pH почвы можно рассматривать как фактор, влияющий на доступность кальция, но для конкретных видов и в определенных условиях [62, 63]. В условиях экологического оптимума конкретного вида при максимальном коэффициенте K_2 энергозатраты на усвоение кальция при его избытке минимальны. Когда доступность кальция снижается, энергозатраты на его усвоение возрастают за счет снижения темпа роста [23] или плодовитости [33, 44]. Выявлена зависимость между количеством кальция в пище и толщиной стенки раковины [43, 44]. Однако в природе толщина стенки раковины коррелирует с наличием осадков [49], т. е. в данной популяции возрастает возможность перемещений, и дефицит кальция снижается.

Увеличение энергозатрат на усвоение кальция может продолжаться до тех пор, пока не будут затронуты жизненно важные функции организма. Поэтому в экстремальных условиях снижение доступности кальция является лимитирующим фактором. Это в равной мере касается всех улиток, но следует учитывать, что потребность в кальции у наземных моллюсков существенно различается.

Факторы, определяющие снижение K_2 в природных популяциях наземных моллюсков, помимо температуры, имеют значение только в оптимальных климатических условиях, где моллюски способны существовать в более широком спектре местообитаний, чем у границы видового ареала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрейкевич Е. В. Биология размножения виноградной улитки в Литве.— Труды АН Лит. ССР, 1969, сер. В, т. 48, вып. 1, с. 111—117.

2. Голиков А. Н. Метод определения продукционных свойств популяции по размерной структуре и численности.— Докл. АН СССР, 1970, т. 193, № 3, с. 730—733.

3. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. 147 с.

4. Заика В. Е. Соотношение продукции и метаболизма популяции.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наукова думка, 1974, с. 100—111.

5. Зейферт Д. В. Роль наземных моллюсков в лесных биогеоценозах: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. 222 с.

6. Зейферт Д. В., Хохуткин И. М. Темп роста наземных моллюсков в Зауралье.— Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 11—12.

7. Иванов А. В. Класс брюхоногих моллюсков (Gastropoda).— В кн.: Руководство по зоологии. Т. II. М., 1940, с. 323—455.

8. Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса как основа процесса адаптации.— Ж. общ. биол., 1946, т. 7, № 6, с. 417—433.

9. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

10. Ольшванг В. Н. Калорийность некоторых насекомых.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 29—36.

11. Пахорукова Л. В. Количественное исследование питания полевого (*Deroceras agrestis*) и сетчатого (*D. reticulatum*) слизней.— Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 1, с. 29—33.

12. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.

13. Сущеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.

14. Хлебович Т. В. Количественные показатели питания инфузорий.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 100—106.

15. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica* Basteri). Киев: Наукова думка, 1973. 183 с.

16. Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства *Helicoidea*.— В кн.: Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6. Нов. сер., № 117. Л., 1978. 384 с.

17. Apostolache-Stoicescu Z. Productivitatea secundară a unei populatii de *Helix lucorum* (Gasteropoda, Helicidae).— In: Probleme de ecologie terestra. Bucuresti, 1978, p. 97—101.

18. Bless R. Organische Substanz und Energiegehalt von Pflanzen, Schnecken und Kafern aus Waldstandorten des Naturparks Kottenforst — Ville bei Bonn.— Pedobiologia, 1978, v. 18, N 1, p. 39—47.

19. 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.

20. Boss K. J. Oblomovism in the mollusca.— Trans. Amer. Microsc. Soc., 1974, v. 93, N 4, p. 460—481.

21. Charrier M., Daguzan J. Étude de la consommation alimentaire et de la production de l'escargot «petit gris» *Helix aspersa* Müller (gasteropode pulmone terrestre) élève sous abri.— Haliotis, 1980, v. 10, N 1, p. 41—44.

22. Charrier M., Daguzan J. Consommation alimentaire, production et bilan énergetique chez *Helix aspersa* Müller (Gastropodé pulmoné terrestre).— Ann. Nutr. Alim., 1980, v. 34, N 1, p. 147—166.

23. Crowell H. H. Laboratory study of calcium requirements of the

brown garden snail, *Helix aspersa* Müller.— Proc. Malacol. Soc. London, 1973, v. 40, N 6, p. 491—503.
24. Denny M. Locomotion: Cost of Gastropod Crawling.— Science, 1980, v. 208, N 4449, p. 1288—1290.
25. Dziabaszewski B. Z biologi simaka winniczka (*Helix pomatia* L.) ze szczegolnym uwzglednieniem rozrodu.— Pr. Komis. biol. PTPN, 1975, v. 39, 48 S.
26. Ghiretti F., Ghiretti-Magaldi A. Respiration.— In: Pulmonates, v. 1. London: Acad. Press, 1975, p. 33—52.
27. Heller J. Natural history of Theba pisana in Israel (Pulmonata: Helicidae).— J. Zool. Lond., 1982, v. 196, N 2, p. 475—487.
28. Horst D. J. van der, Zandee D. I. Invariability of the composition of fatty acids and other lipids in the pulmonate land snail *Cepaea nemoralis* (L.) during an annual cycle.— J. Comp. Physiol., 1973, v. 85, N 4, p. 314—326.
29. Jenings 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.
30. Jensen T. F. A tentative energy budget for a summer population of *Arion ater* L. (Gastropoda: Pulmonata).— Natura jut., 1975, v. 18, p. 10—20.
31. Kekauoha W. Life history and population studies of Achatina fulica.— Nautilus, 1966, v. 80, N 1/2, p. 3—10, 39—46.
32. Kondo Y. Growth rates in Achatina fulica Bowdich.— Nautilis, 1964, v. 7, N 1, p. 6—15.
33. Künkel Z. Zur biologie von *Eulota fruticum* (Müll).— Zool. Jahrb. Abt. All. Zool. Physiol. der Tiere, 1928, Bd 45, S. 317—342.
34. Lazaridou-Dimitriadou M., Daguzan J. Consommation alimentaire, production et bilan énergétique chez *Euparypha pisana* (Müller) (Gastéropode Pulmoné).— Ann. Nutr. Alim., 1978, v. 32, p. 1317—1350.
35. Lutman J. The role of slugs in an Agrostis — Festuca grassland.— In: Prod. Ecol. Brit. Moors and Mont. Grassl. Berlin, 1978, p. 332—347.
36. Mason C. F. Food, feeding rates and assimilation in woodland snails.— Oecologia, 1970, v. 4, N 4, p. 358—373.
37. Mason C. F. Snail population, beech litter production and the role of snails in litter decomposition.— Oecologia, 1970, v. 5, N 3, p. 215—239.
38. Mason C. F. Respiration rates and population metabolism of woodland snails.— Oecologia. 1971. v. 7. N 1. p. 80—94.
39. Moisa-Grossu D. Influenta temperaturii asupra eficientei utilizarii energiei hranei la melcul de livada (*Helix pomatia* L.).— Studii si cercetari biol., ser. Zool., 1969, v. 21, N 4, p. 321—326.
40. Newell P. F. Mollusca.— In: Methods for estimating production and energy flow.— I.B.R. Symposium on methods of study in soil ecology. Paris: UNESCO, 1967, p. 285—291.
41. Newell P. F. Molluscs.— In: Methods of study in quantitative soil ecology/: population, production and energy flow.— IBR Handbook, N 18. Oxford — Edinburgh, 1971, p. 128—149.
42. Nopp H. Physiologische Aspekte des Trockenschlafs des Landschnecken.— Sitz. Oster. Akad. wissen., math.-naturwiss. Kl., 1974, abt. 1, v. 182, N 1/5, S. 1—75.
43. Oldham C. Further observations on the influence of lime on the shells of snails.— Proc. Malacol. Soc. London, 1934, v. 21, N 2, p. 131—138.
44. Oosterhoff L. M. Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.).— Neth. J. Zool., 1977, v. 27, N 1, p. 1—132.
45. Pallant D. Assimilation in the grey field slug, *Agriolimax reticulatus* (Müller).— Proc. Malacol. Soc. London, 1974, v. 41, N 2, p. 99—107.
46. Peake J. E. Distribution and ecology of the Stylommatophora.— In: Pulmonates, v. 2A. London — N.Y.: Acad. Press, 1978, p. 429—526.
47. Petrusewicz K., MacFadyen A. Productivity of terrestrial animals. Principles and methods.— IBR Handbook, 1970, N 13, p. 5—54.

48. Phillipson J. A contribution to the feeding biology of *Mitopus morio* (F.) (Phalangida).— J. Anim. Ecol., 1960, v. 29, N 1, p. 35—43.
49. Pollard E. Aspects ecology of *Helix pomatia* (L.).—J. Anim. Ecol., 1975, v. 44, N 1, p. 305—329.
50. Richardson A. M. M. Food, feeding rates and assimilation in the land snail *Cepaea nemoralis* L.— Oecologia, 1975, v. 19, N 1, p. 79—90.
51. Richardson A. M. M. Energy flux in a natural population of the land snail *Cepaea nemoralis* L.— Oecologia, 1975, v. 19, N 2, p. 141—164.
52. Richter K. O. Aspects of nutrient cycling by *Ariolimax columbianus* (Mollusca: Arionidae) in Pacific Northwest coniferous forests.— Pedobiologia, 1979, v. 19, N 1, p. 60—74.
53. Seifert D. V., Shutov S. V. Consumption of leaf litter by land molluscs.— Pedobiologia, 1981, v. 21, N 3, p. 159—165.
54. Shachak M., Steinberger Y. An algae-desert snail food chain: energy flow and soil turnover.— Oecologia, 1980, v. 46, N 3, p. 402—411.
55. Sisula H., Virtanen E. Effects of storage on the energy and ash content of biological material.— Ann. zool. Fennici, 1977, v. 14, N 2, p. 119—123.
56. Stern G. Bilan énergétique de la limace *Arion rufus* (Mollusque pulmone) en période de croissance.— C. R. Acad. Sci. Paris, 1969, ser. D, v. 269, N 11, p. 1015—1018.
57. Stern G. Effect de la température sur la production et la consommation chez *Agriolimax reticulatus* (Müll.) el période de croissance. Bull. ecol., 1975, v. 6, N 4, p. 501—509.
58. Tenore R. R. Food chain dynamics of abalone in a polyculture system.— Aquaculture, 1976, v. 8, N 1, p. 23—27.
59. Terhivuo J. Growth, reproduction and hibernation of *Arianta arbustorum* (L.) (Gastropoda, Helicidae) in southern Finland.— Ann. zool. Fennici, 1978, v. 15, N 1, p. 8—16.
60. Timmermans L. P. M. Studies on shell formation in Molluscs.— Neth. J. Zool., 1969, v. 19, N 4, p. 417—523.
61. Uminski T. Life cycles in some Vitrinidae (Mollusca, Gastropoda) from Poland.— Ann. Zool. PAN, 1975, v. 33, N 2, p. 17—33.
62. Valovirta I. Land molluscs in relation to acidity on hiperite hills in Central Finland.— Ann. zool. Fennici, 1968, v. 5, N 3, p. 245—253.
63. Voelker J. Der chemische einfluss von kalzium-karbonat auf Wachstum, Entwicklung und Gehäusebau von *Achatina fulica* Bowd. (Pulmonata).— Mitt. aus Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut, 1959, Bd 57, S. 37—78.
64. Wagge L. E. Quantitative studies of calcium metabolism in *Helix aspersa*.— J. exp. Zool., 1952, v. 120, p. 311—342.
65. Wallwork J. A. Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance.— In: Progress in soil zoology. Praha, 1975, p. 231—240.
66. Wäreborn I. Reproduction of two species of land snails in relation to calcium salts in foerna layer.— Malacologia, 1979, v. 18, N 1/2, p. 177—180.
67. Wäreborn I. Environments and molluscs in a non-calcareous forest in southern Sweden. Lund, 1982. 84 p.
68. 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.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

И. А. БОГАЧЕВА, Л. В. КУЛАКОВА

ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РОСТА И ЭНЕРГЕТИКИ ПИТАНИЯ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ СЕВЕРА ПРИ РАЗНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Изучая приспособление насекомых к условиям жизни в Субарктике, исследователи уделяли основное внимание ведущему экстремальному фактору — низким температурам. При этом рассматривались прежде всего морфологические, биологические и поведенческие адаптации насекомых [10, 8, 6, 13, 14], а рост, питание, энергетические особенности, требующие длительного экспериментального изучения, оставались обычно в стороне. Между тем такие данные представляют значительный интерес, так как помогают глубже понять приспособление видов к развитию в условиях короткого и прохладного северного лета.

Работы по изучению питания и роста некоторых обычных на Севере видов листогрызущих насекомых начаты нами в 1971 г. Однако до 1980 г. эксперименты с каждым видом проводили только в условиях одной температуры, обычно комнатной (18—20 °С), что позволило выделить некоторые общие особенности роста и энергетики северных видов листогрызущих насекомых [5, 2, 3], но не давало возможности в полной мере оценить адаптивность этих характеристик. С 1980 г. начали проводить эксперименты по энергетике листогрызущих насекомых при разных температурах. К настоящему времени накоплен довольно большой экспериментальный материал по росту и питанию листогрызущих насекомых Севера с точки зрения их адаптивности в условиях Субарктики.

Материал и методика

Исследования проводили в июле — августе 1978—1981 гг. в г. Лабытнанги (66°43′ с. ш., зона лесотундры). Для экспериментов использовались те виды листогрызущих насекомых (пилильщиков и чешуекрылых), по которым в окрестностях Лабытнанги можно было собрать достаточно массовый материал. Девять видов (два вида чешуекрылых и семь пилильщиков) питались листьями деревьев и кустарников, и только два вида чешуекры-

Таблица 1

Содержание сухого вещества в теле личинок и их корме

Объект исследования	Кормовое растение	Год	Сроки эксперимента	Содержание сух. вещества, %	
				в личинках	в корме
Pieris napi L. (Lep., Pieridae)	*Hesperis* sp.	1978	6—24.VIII	19,8	26,5
Celerio gallii Rott. (Lep., Sphingidae)	*Chamaenerium angustifolium*	1981	1—17.VIII	17,9	26,6
Oporinia autumnata Bkh. (Lep., Geometridae)	Betula tortuosa	1978(а) 1980(б) 1981(в)	8—15.VII 10.VII—2.VIII 3—12.VII	20,2 22,6 20,7	26,3 33,2 31,4
Lygris prunata L. (Lep., Geometridae)	*Ribes hispidulum*	1978	9—24.VII	24,4	25,0
Вид *N* (Hym., Tenthredinidae)	*Salix phylicifolia*	1981	27.VII—11.VIII	—	37,8
Amauronematus sp. (Hym., Tenthredinidae)	*S. lanata*	1981	15—29.VII	26,0	35,7
Croesus sp. (Hym.. Tenthredinidae)	*Betula tortuosa*	1980	5—17.VIII	21,4	34,4
Вид *A* (Hym., Tenthredinidae)	*Betula tortuosa*	1980	30.VII—5.VIII	—	34,8
Вид *t* (Hym., Tenthredinidae)	*Betula tortuosa*	1980	21—31.VII	25,2	35,7
Вид *TS* (Hym., Tenthredinidae)	*Alnus fruticosa*	1981	10—19.VIII	—	40,1
Pamphilius sp. (Hym., Pamphiliidae)	*Betula tortuosa* (A) *Alnus fruticosa* (B)	1981 1981	14.VII—1.VIII 9—19.VIII	22,1 —	36,4 39,7

лых — травянистыми растениями (табл. 1). Во время экспериментов личинок воспитывали на том кормовом растении, с которого они были собраны в природе. На пяденице *Oporinia autumnata* Bkh. эксперименты проводили в течение трех лет (а, б, в); пилильщика *Pamphilius* sp. содержали на разных кормовых растениях (А, Б).

Личинок весом не менее 2—3 мг рассаживали поодиночке в стеклянные или полиэтиленовые садки (стаканчики) объемом 30—50 мл. В садок помещали один, для личинок последнего возраста — два листа кормового растения; для поддержания влажности на дно садка клали небольшой кусочек ваты, который ежедневно смачивали. Каждый день, в одно и то же время, личинок взвешивали, меняли корм, собирали экскременты. Регистрировали также линьку личинок и все изменения в их поведении. Эксперименты продолжали до тех пор, пока личинка не прекращала питаться.

Для определения количества съеденного личинками корма применяли «графический» метод: количество потребленного корма первоначально выражали в единицах площади, измеряя выеденные отверстия на миллиметровой бумаге. Чтобы перевести полученные данные в единицы сырого веса, через каждые четыре — пять дней взвешивали высечки заранее известной площади. Для определения содержания сухого вещества в листьях параллельно взвешивали десять образцов по четыре листа, которые затем высушивали и взвешивали повторно. На основании полученных данных были построены кривые, по которым потом находили средние значения показателей для каждого дня.

Такая методика была принята для всех видов, кроме бражника *Celerio gallii* Rott; его крупные гусеницы содержались в сосудах объемом 0,5 л, а «графический» метод определения количества съеденного корма заменен весовым. Порцию корма, предлагаемую гусенице, предварительно взвешивали; сухой вес этого корма определяли согласно описанной выше процедуре. Несъеденный корм убирали из садка, высушивали и вновь взвешивали; таким образом, количество съеденного корма вычисляли сразу в сухом весе как разность между сухим весом предложенного и оставшегося корма.

Вес личинки, измеряемый каждый день на живых особях, также необходимо было перевести в миллиграммы сухого вещества. Для этого личинок предпоследнего и последнего возрастов поодиночке взвешивали, усыпляли, высушивали и взвешивали повторно. У ряда видов содержание сухого вещества в теле экспериментально не определяли, а брали литературные данные. Экскременты взвешивали уже в высушенном виде.

Часть садков с личинками каждого вида содержали в лаборатории при комнатной температуре (18—25 °С), другую часть — в неотапливаемом помещении, где температура была

Таблица 2

Основные количественные характеристики питания личинок северных видов, мг/мг сух. вещ. в сутки ×100 %

Вид	Возраст	Среднесуточная температура экспериментов t, °С	n	Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$	Интенсивность питания C/P	Интенсивность роста $\Delta P/P$
Pieris napi	ПП*	18—22	6	29,1	122,7	22,8
	П	18—22	7	25,0	86,9	15,7
Celerio gallii	П	25,4	7	27,4	219,2	61,7
	П	18,0	6	23,0	91,9	17,3
Oporinia autumnata (*а*)	ПП	18—22	6	30,2	217,4	55,7
	П	18—22	9	26,5	150,6	36,8
O. autumnata (*б*)	ПП	19,9	3	29,7	152,8	48,4
	П	17,5	8	22,3	130,6	23,0
	П	12,6	4	35,1	76,9	16,2
O. autumnata (*в*)	ПП	19,0	5	38,2	190,0	38,8
	П	19,6	5	19,2	175,0	26,6
	П	12,6	5	25,4	104,7	19,4
Lygris prunata	ПП	18—22	9	45,7	107,3	38,1
	П	18—22	9	36,3	96,8	32,5
Пилильщик, вид *N*	П	25,2	9	8,9	352,7	28,8
	П	19,0	8	11,4	210,0	18,6
Amauronematus sp.	ПП	22,4	11	15,1	202,3	35,5
	П	21,4	8	15,0	156,7	17,3
	ПП	14,6	6	17,6	95,7	23,9
	П	13,1	6	18,9	93,2	11,2
Croesus sp.	ПП	17,6	8	24,7	217,4	53,3
	П	18,0	9	13,5	181,4	18,2
	ПП	8,9	7	27,4	72,0	19,6
	П	9,2	8	13,0	88,8	10,3
Пилильщик, вид *A*	П	17,9	3	15,8	259,5	27,0
	П	9,9	4	10,4	140,9	12,4
Пилильщик, вид *t*	ПП	21,3	7	18,9	159,6	28,2
	ПП	15,0	6	15,9	101,0	14,6

Вид	Возраст	Среднесуточная температура экспериментов t, °С	n	Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$	Интенсивность питания C/P	Интенсивность роста $\Delta P/P$
Пилильщик, вид *TS*	ПП	24,8	3	14,4	325,0	37,9
	П	23,0	8	11,2	241,0	21,8
	ПП	17,8	3	18,1	277,3	47,5
	П	17,6	9	13,0	145,0	11,4
Pamphilius sp., А	ПП	20,4	9	20,2	195,1	39,8
	П	21,8	10	13,0	146,2	14,6
	ПП	13,9	9	20,1	84,2	18,5
	П	16,0	9	14,8	95,7	10,2
Pamphilius sp., Б	ПП	23,7	3	15,3	169,2	49,8
	П	24,2	3	10,5	195,4	8,8
	ПП	17,8	3	22,5	127,5	38,3
	П	18,0	3	13,0	97,0	12,5

* ПП — предпоследний возраст, П — последний. Буквенные обозначения те же, что в табл. 1.

обычно на 6—10° ниже (8—16 °С). Суточные колебания температуры в лаборатории составляли обычно 3—4°, тогда как в неотапливаемом помещении не превышали 1—2°. Подробные сведения о температуре приведены в табл. 2.

Результаты и обсуждение

Содержание сухого вещества в листьях кормовых растений подвержено значительным сезонным колебаниям (см. табл. 1). На Севере, где листья древесных растений раскрываются в первых числах июля, происходит сначала быстрое, затем более постепенное нарастание содержания сухого вещества в листьях; максимум его приходится на двадцатые числа июля, после чего оно стабилизируется и к концу сезона несколько снижается. Сухой вес единицы листовой площади вначале растет очень заметно, и с этим необходимо считаться при проведении экспериментов. В табл. 1 приведено среднее за время экспериментов содержание сухого вещества в листьях кормовых растений.

Содержание сухого вещества в теле личинок. На большом материале [9, 11, 16, 19] показано, что содержание сухого вещества в теле личинок увеличивается с их возрастом. С этим фактором следовало бы считаться и определять содержание

сухого вещества отдельно для личинок разных возрастов. К сожалению, из-за недостаточного количества материала в табл. 1 приведены усредненные данные для двух последних возрастов. Принято считать, что у личинок фитофагов сухое вещество составляет 20—25 % от веса тела [1, 12, 18]; наши данные соответствуют этим представлениям.

Для ряда видов из-за крайне ограниченного материала вообще не определено содержание сухого вещества. Например, данные по *Celerio gallii* взяты нами из работы В. Н. Ольшванга и С. Л. Янкина [7]. Для трех видов пилильщиков (виды *N*, *A* и *TS*) при расчетах мы принимали содержание сухого вещества равным 20 %.

Интенсивность роста, определяемая как увеличение веса тела личинки за единицу времени,— важная характеристика, от которой зависит время прохождения видом личиночной стадии развития. Изменения этого показателя по мере роста, а также его повозрастные различия обсуждались ранее [3, 4]. В настоящей работе рассматривается только зависимость интенсивности роста от температуры.

Из табл. 2 видно, что интенсивность роста (прирост личинки за сутки относительно ее веса в предыдущий день) увеличивается при повышении температуры. Видимо, зависимость интенсивности роста от температуры имеет видовую специфику; однако она различна и у одного вида в разных возрастах. Личинки предпоследнего возраста более резко реагируют на повышение температуры по сравнению с личинками последнего возраста. Так, среднее увеличение интенсивности роста, вычисленное для личинок последнего возраста, составляет 1,57 раза при увеличении температуры на 6,6° (для подсчетов взяты все виды, по которым имеется достаточное количество данных, т. е. вид *A* из подсчетов исключен); для личинок предпоследнего — 2,07 раза при почти таком же (на 7,2°) увеличении температуры.

В целом интенсивность роста личинок северных видов может быть охарактеризована как весьма высокая. При низких (8—13 °С) температурах вес личинок последних возрастов увеличивается в среднем на 14,6 % за сутки, при умеренных (13—18 °С) — на 16,4 %, при высоких (более 18 °С) — на 25,7 %. У личинок предпоследнего возраста эти показатели составляют соответственно 19,6; 32,7 и 39,5 %. Дж. М. Скрайбэр и П. Фини [17] для гусениц чешуекрылых-дендрофагов последнего возраста указывает среднее значение интенсивности роста 11 %, для предпоследнего возраста — 18 %; опыты проводились при 19—23 °С.

Приведенные нами данные по увеличению интенсивности роста личинок при возрастании температуры еще раз говорят о том, что личинки предпоследнего возраста более заметно реагируют на увеличение температуры. Резкое повышение ин-

тенсивности роста происходит у них уже при подъеме температуры до 13—18°, тогда как у личинок старшего возраста — лишь при подъеме ее выше 18°.

Высокая интенсивность роста личинок северных видов листогрызущих насекомых должна обеспечиваться особенностями их энергетики. Энергетика описывается обычным уравнением $C=\Delta P+R+F$, где C (consumption) — потребление, ΔP (production) — прирост, R (respiration) — метаболические расходы и F (feces) — экскременты. Из этого уравнения следует, что интенсивность роста будет тем выше, чем выше потребление корма C и (или) доля корма, идущая на увеличение веса личинки $\Delta P/C$. Рассмотрим в первую очередь потребление корма.

Потребление корма. Количество корма, потребленного личинкой за единицу времени, зависит прежде всего от ее размеров. Поэтому используют не абсолютное, а относительное потребление, выражаемое как отношение веса корма, съеденного личинкой за единицу времени (сутки), к весу ее тела в предыдущий день. Эта величина, называемая интенсивностью питания, и будет обсуждаться нами в дальнейшем.

Интенсивность питания, как и другие процессы жизнедеятельности у холоднокровных животных, увеличивается с повышением температуры (см. табл. 2). Зависит она и от возраста. Так, при повышении температуры на 6,6° потребление корма личинками последнего возраста увеличивается в 1,71 раза, а предпоследнего в 2,26 раза. В целом для интенсивности питания справедливы все основные положения, изложенные ранее для интенсивности роста. Интересно, что интенсивность питания при повышении температуры возрастает в большей мере, чем интенсивность роста, т. е. доля вновь образованной личинками биомассы от биомассы съеденного корма с ростом температуры несколько понижается. К этому мы еще вернемся, когда будем обсуждать энергетические коэффициенты.

Интенсивность питания личинок северных видов листогрызущих насекомых, как и интенсивность их роста, можно считать высокой. Приведем средние показатели по личинкам последнего возраста, для которых имеется достаточное количество данных: при 11,5° они потребляют в сутки в среднем 0,9 г корма на 1 г веса тела (сухой вес); при 16,7° — 1,23 г, при 21,5° — 1,84 г. Этот вопрос уже был подробно рассмотрен нами ранее [4], причем высказывалось предположение, что высокая интенсивность питания у личинок северных видов является их приспособлением к температурным условиям Субарктики. При этом адаптивность проявляется по двум направлениям.

Во-первых, у насекомых высоких широт питание отмечается при более низких температурах, чем это свойственно видам умеренных и южных широт. На Приобском Севере личинки некоторых видов начинают питаться при температуре около 3°, тогда как многие виды более низких широт — при 10—12° [15]. При

такой температуре северные виды уже питаются активно, потребляя такое же количество корма, которое виды умеренной и тропической зоны потребляют при 20—30°. Низкий порог активности питания является у северных видов приспособлением к низким средним температурам периода роста.

Во-вторых, северные виды насекомых-дендрофагов имеют более высокие максимальные значения интенсивности питания, чем виды средних и южных широт. Для чешуекрылых-дендрофагов средних широт Дж. М. Скрайбэр и П. Фини [17] приводят величину интенсивности потребления корма 1,2 г/г в сутки (последний возраст, средние данные по многим видам).

Таким образом, высокие абсолютные значения интенсивности питания личинок мы считаем приспособлением к коротким периодам наиболее благоприятных температур, во время которых насекомым необходимо завершить личиночную стадию развития. Высокая интенсивность питания, в свою очередь, обеспечивается рядом поведенческих особенностей. К ним следует отнести круглосуточное питание в теплые (с достаточно высокими ночными температурами) периоды, а также приспособления, направленные на то, чтобы питание личинок проходило в благоприятных температурных условиях (предпочтение нижней части и южной стороны кроны дерева, питание на освещенной солнцем части побега и стороне листа).

Коэффициент использования съеденной пищи на рост — важнейшая энергетическая характеристика питания личинок, показывающая, какую долю съеденного корма личинка превращает в ткани своего тела. Повышение коэффициента ведет к увеличению интенсивности роста. Посмотрим, как зависит этот показатель от температуры.

Вопросы энергетики вида при изменении температуры среды были подробно рассмотрены ранее [4] на одном виде — *Croesus* sp. Установлено, что с ростом температуры увеличивается коэффициент ассимиляции $(\Delta P+R)/C$, но возрастают также и метаболические траты R/C. Оба процесса идут одновременно и приводят к тому, что коэффициент $\Delta P/C$ остается почти неизменным.

У большинства видов (см. табл. 2) изменения энергетики небольшие, но однонаправленные: при повышении температуры коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$ несколько снижается. Однако величина снижения и разброс данных таковы, что ни в одном случае нам не удалось подтвердить достоверность этих результатов. Каких-либо литературных данных, которые бы указывали на возможность закономерного изменения коэффициента $\Delta P/C$ при изменении температуры, мы также не нашли.

Если мы теперь рассмотрим величину показателя $\Delta P/C$ в сравнительном плане не по температурам, а по видам, то увидим значительную изменчивость этого показателя. Есть виды,

у которых коэффициент $\Delta P/C$ равен 10 % и даже менее, в то время как у других более 30 % (см. табл. 2). Такие различия объясняются качеством корма и подробно рассматриваются в следующей статье настоящего сборника. Сейчас для нас важен лишь тот факт, что на Севере могут нормально существовать виды с резко различной величиной коэффициента $\Delta P/C$ и что от температуры величина этого коэффициента практически не зависит.

Выводы

1. Северные виды листогрызущих насекомых отличаются высокой интенсивностью роста: 25 % у личинок последнего возраста и 40 % у личинок предпоследнего возраста при температуре более 18 °С. У отдельных видов этот показатель даже в последнем возрасте может превышать 60 %.

2. Возрастание интенсивности роста личинок с повышением температуры объясняется увеличением интенсивности питания, а не увеличением доли корма, идущей на прирост личинок.

3. Личинки северных видов начинают питаться при температуре около 3 °С; при 8—12 °С они потребляют в сутки такое же количество пищи, как виды умеренных и тропических широт при 20—30 °С.

4. Максимальная интенсивность питания личинок северных видов, которой они достигают при температуре 18—22 °С, выше, чем у видов умеренных и тропических широт.

5. Изменений коэффициента использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$, связанных с изменениями температуры, не выявлено.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрианова Н. С. Экология насекомых: Курс лекций. М.: Изд-во МГУ, 1970. 158 с.

2. Богачева И. А. Пилильщики (Hymenoptera, Tenthredinoidea) и их роль в биогеоценозах Приобского Севера.— В сб.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 85—103.

3. Богачева И. А. Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера.— В сб.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 7—18.

4. Богачева И. А. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах.— Экология, 1982, № 5, с. 55—61.

5. Богачева И. А., Дубешко Л. Н. Экология и энергетика питания листоеда *Gonioctena pallida* L. в тайге и лесотундре Сибири.— Экология, 1975, № 3, с. 94—96.

6. Городков К. Б. Методы энтомологической фаунистики при биогеоценологических исследованиях в тундре.— В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 89—96.

7. Ольшванг В. Н., Янкин С. Л. Питание гусениц подмаренникового бражника *Ceierio gallii* Rott. (Lepidoptera, Sphingidae) на Южном Ямале.— В сб.: Биоценотическая роль консументов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 8—10.

8. Стрельников И. Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых.— Зоол. ж., 1940, т. 19, вып. 3, с. 387—406.
9. Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 314 с.
10. Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин: Тр. Кольской базы АН СССР, вып. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1936. 295 с.
11. Carne P. B. Growth and food consumption during the larval stages of *Paropsis atomaria* (Col., Chrysomelidae).— Entomol. exp. et appl., 1966, vol. 9, N 1, p. 103—112.
12. Crossley D. A. Radioisotope measurements of food consumption by a leaf beetle species, *Chrysomela knabi* Brown.— Ecology, 1966, vol. 47, N 1, p. 1—8.
13. Downes J. A. Arctic insects and their environment.— Can. Entomol., 1964, vol. 96, p. 267—284.
14. Downes J. A. Adaptation of insects in the Arctic.— Ann. Rev. Entomol., 1965, vol. 10, p. 257—274.
15. Hoffmann K.-H. Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*.— Oecologia, 1974, vol. 17, N 1, p. 39—54.
16. Klekowski R. S., Prus T., Zyromska-Rudzke H. Elements if energy budget of *Tribolium castaneum* (Hbst.) in its developmental cycle.— In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems/Ed. K. Petrusewicz. Warszawa; Krakow, 1967, v. 11, p. 859—879.
17. Scriber J. M., Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form or their food plants.— Ecology, 1979, v. 60, N 4, p. 829—850.
18. Southwod T. R. E. The insect-plant repationship — an evolutionary perspective.— In: Inspect/Plant Relationships, Symp. London, 1971. Oxford e.a., 1972, p. 3—30.
19. Srihari T. Étude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae* (Lep., Pieridae).— Ann. Soc. entomol. France, 1970, v. 6, N 4, p. 1003—1014.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

И. А. БОГАЧЕВА

СЕЗОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ РОСТА И ЭНЕРГЕТИКИ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК СЕВЕРНЫХ ВИДОВ ЛИСТОГРЫЗУЩИХ НАСЕКОМЫХ

Материалы по питанию беспозвоночных, накопленные к середине 60-х годов, позволили сделать некоторые обобщения, касающиеся их основных энергетических характеристик. Установлено, что зоофаги обладают высоким коэффициентом ассимиляции A/C, но одновременно, соответственно их активному образу жизни, довольно низким коэффициентом использования усвоенной пищи на рост $\Delta P/A$. Сапрофаги, напротив, имеют низкий коэффициент ассимиляции, так как потребляют корм, бедный питательными веществами. Фитофаги характеризуются промежуточными значениями коэффициента A/C; однако у видов, ведущих малоподвижный образ жизни, коэффициент $\Delta P/A$ сравнительно высокий [22].

В группу фитофагов входят следующие насекомые: грызущие филлофаги, минеры, галлообразователи, ризофаги, карпофаги, ксилофаги. Методические трудности, связанные с содержанием представителей большинства этих групп в лаборатории, привели к тому, что исследования в основном проводятся на группе грызущих филлофагов. Это экологически однородная группа, и разноречивые данные по росту, потреблению корма, основным энергетическим характеристикам ее разных видов до недавнего времени не были систематизированы и объяснены. С другой стороны, изучая питание листогрызущих насекомых, исследователи рассматривали листья растений только как пищевой субстрат; оценивали содержание в них основных питательных веществ (белки, жиры, углеводы, вода), иногда определяли также калорийность.

С середины 60-х годов стали изучать содержание основных пищевых компонентов в листьях растений разных видов, его сезонные и локальные различия [8, 9, 15, 14, 23, 21, 30]. Более того, растение рассматривалось уже не как пассивный объект питания насекомых, а как живой организм. Накоплены сведения по содержанию целого ряда защитных веществ — растительных аллелохемиков — в тканях растений [11, 1, 14, 18, 21, 33]. На

основании этих данных с учетом энергетики питания разных видов листогрызущих насекомых создана концепция разной пищевой стратегии видов с разной фенологией развития личиночной фазы [25, 26, 12].

Суть концепции сводится к следующему. Молодые листья многолетних растений, богатые белками и водой, представляют собой ценный кормовой субстрат для насекомых, однако они обычно содержат токсические вещества, эффективные в небольших концентрациях (например, сердечные гликозиды). Далеко не все виды насекомых могут приспособиться к этим веществам, но те, которые приспосабливаются, имеют в распоряжении кормовой субстрат с высоким содержанием питательных веществ. У таких видов высокий коэффициент A/C и большая скорость роста. По мере старения листьев содержание в них воды и белков снижается; прежние защитные вещества разрушаются, но накапливаются новые — ингибиторы питания (таннины и фенолы), действующие в высоких концентрациях. Образуя комплексы с белками, они снижают их усвояемость; кроме того, содержание белков в листьях и так уменьшается к концу сезона. Поэтому виды летне-осенней группы обычно имеют низкие коэффициенты A/C и медленно растут.

Такие же сезонные изменения содержания веществ в листьях растений должны происходить и на Севере, только более быстрыми темпами, чем в средних широтах, поскольку здесь от распускания до пожелтения листьев проходит менее двух месяцев.

Исследований по энергетике насекомых на Севере выполнено немного [2, 4—7, 16, 17, 19, 20, 24], однако полученные данные позволяют предположить, что весенне-летние виды листогрызущих насекомых обладают высоким коэффициентом ассимиляции и большой скоростью роста, а летне-осенние — низкими.

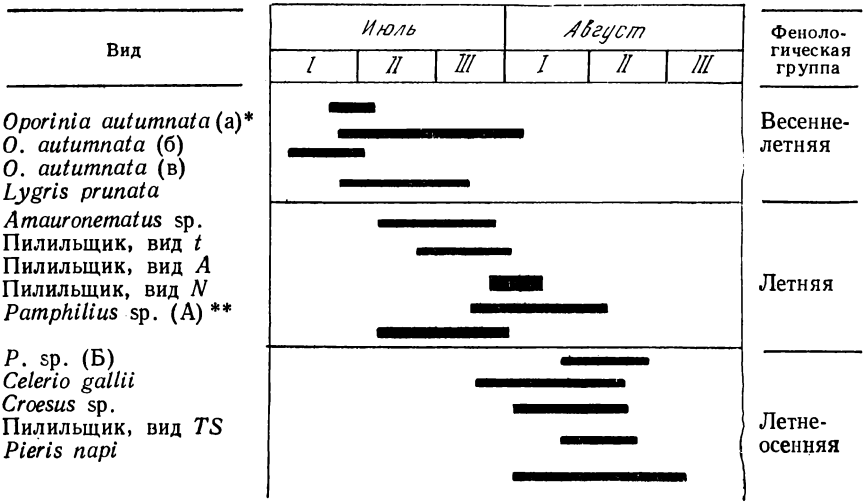
Материал и методика

Работы по изучению сезонных изменений питания и роста листогрызущих насекомых Севера проводили на Салехардском стационаре УНЦ АН СССР (г. Лабытнанги, низовья Оби). Ранее [3, 6] было установлено, что массовые листогрызущие насекомые на древесных растениях в Приобской лесотундре принадлежат к видам с весенне-летней фенологией развития личиночной фазы и составляют основу биомассы членистоногих, входящих в консорции древесных растений. На их долю приходится большая часть изъятой биомассы растений. Эти виды, как правило, заканчивают свое развитие в третьей декаде июля, их сменяют другие виды, чаще всего с низкой численностью; при благоприятной погоде часть их продолжает развиваться до сентября.

В течение трех летних сезонов (1978, 1980, 1981 гг.) мы изу-

Таблица 1

Распределение видов по фенологическим группам согласно времени их питания



* а — 1978 г., б — 1980 г., в — 1981 г.
** А — на *Betula tortuosa*; Б — *Alnus fraticosa*.

чали рост и основные характеристики питания личинок листогрызущих насекомых, стараясь брать виды, питающиеся в разное время сезона (табл. 1). Необходимо подчеркнуть, что приведенное в таблице время проведения экспериментов захватывало обычно лишь часть того времени, когда вид встречался в природе. Так, значительная часть особей пяденицы *Oporinia autumnata* Bkh. каждый год к началу экспериментов уже успевала достигнуть последнего возраста. Наоборот, в эксперименты с *Pamphilius* sp. на березе попали только самые ранние особи; этот вид продолжал встречаться на березах в природе и после окончания экспериментов. Виды условно разбиты на группы по фенологии питания их личиночной фазы: так, к весенне-летней группе отнесены виды, питающиеся в первой половине июля, к летне-осенней — питающиеся во второй-третьей декадах августа. Виды, личинки которых развиваются в конце июля — начале августа, отнесены нами к промежуточной — летней — группе.

Методика проведения экспериментов, а также объем исследуемого материала подробны описаны в предыдущей статье сборника.

Результаты исследований

Интенсивность роста. Как уже было нами показано, интенсивность роста в большой степени зависит от возраста личинок (в предпоследнем возрасте она в 1,5—3,3 раза выше, чем в последнем) и от температуры. Однако в данном случае нас интересуют изменения этого показателя в течение сезона. Его средние величины для выделенных групп листогрызущих насекомых приведены в табл. 2. Виды, питающиеся травянистыми растениями, в расчет не принимали; их рост и питание следует обсуждать отдельно [29].

Из табл. 2 видно, что интенсивность роста наиболее высока у видов, питающихся в начале сезона, и заметно падает у видов, питающихся позднее, хотя при благоприятных температурах темпы роста личинок могут быть достаточно высокими и в конце сезона, особенно в предпоследнем возрасте.

Рассмотрим теперь такие фундаментальные характеристики питания, как коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$ и интенсивность питания C/P и обсудим их знание для темпов роста у насекомых трех выделенных нами фенологических групп.

Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$. Наиболее высок он (см. предыдущую статью) у видов, относящихся к весенне-летней группе пяденицы (*Oporinia autumnata* и *Lygris prunata*), в течение сезона снижается и самый низкий у типичных летне-осенних видов (мы рассматриваем здесь только виды, питающиеся листьями древесно-кустарниковых растений). При этом у весенне-летних видов коэффициент $\Delta P/C$ нередко выше 30 %, а у летне-осенних видов он составляет 10—15 %, а иногда и меньше. Резкое падение коэффициента $\Delta P/C$ от начала к середине сезона подтверждают и результаты настоящей работы (см. табл. 2).

Таблица 2

Основные характеристики питания у видов разных фенологических групп ($t>18°$), мг/мг сух. вещ. в сутки $\times 100$ %

Группы по фенологии питания	Возраст	Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$	Интенсивность питания C/P	Интенсивность роста $\Delta P/P$
Весенне-летняя	Предпоследний	36,0	166,9	45,2
	Последний	26,1	138,3	29,7
Летняя	Предпоследний	18,1	185,7	34,5
	Последний	13,1	171,0	16,8
Летне-осенняя	Предпоследний	21,8	207,4	41,7
	Последний	13,2	141,1	12,8

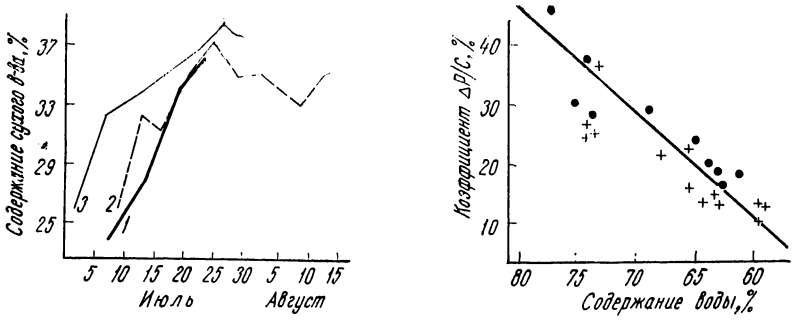


Рис. 1. Сезонные изменения содержания сухого вещества в листьях березы извилистой в 1978 (*1*), 1980 (*2*) и 1981 (*3*) годах.

Рис. 2. Зависимость коэффициента использования съеденной пищи на рост от содержания воды в листьях древесных растений (*точки* — данные для личинок предпоследнего, *крестики* — последнего возраста).

Сезонные различия в величине коэффициента $\Delta P/C$ широко обсуждаются в литературе. Так, Саусвуд [32] прямо указывает, что этот коэффициент зависит от времени сезона года. Скрайбэр [27] на гусеницах *Hyalophora cecropia* показал, что коэффициент $\Delta P/C$ падает от мая к октябрю с 29,5 до 13,6 %. Фини [13] сообщает, что весенне-летние виды чешуекрылых, питающиеся развивающейся листвой дуба, имеют высокие показатели $\Delta P/C$ и заканчивают развитие через две-три недели; позднелетние виды питаются более двух месяцев и все равно не могут завершить личиночное развитие на дубе. Хаукиойя и Ниемела [20] приводят данные о довольно высоком коэффициенте $\Delta P/C$ (17 %) у пяденицы *Oporinia autumnata* и низком (9 %) у пилильщика *Dineura virididorsata* — вида с позднелетней фенологией развития личиночной фазы.

Проследить изменение коэффициента $\Delta P/C$ в зависимости от времени сезона очень трудно в связи с тем, что календарные и фенологические даты могут заметно расходиться в разные годы, так как последние определяются конкретными температурными условиями сезона. На рис. 1 представлено изменение содержания сухого вещества в листьях березы *Betula tortuosa* в течение трех вегетационных сезонов. Разные сроки развертывания листьев и разная скорость их созревания, зависящие от температурных условий, обусловили разницу в ходе этого процесса; например, 28 % сухого вещества в 1978 г. содержалось в листьях березы 14 июля, в 1980 г. — 11 июля, а в 1981 — 3 июля. В то же время, рассуждая логически, коэффициент $\Delta P/C$ должен соотноситься не с календарными, а именно с фенологическими датами. Поэтому для отображения изучаемой зависимости мы взяли не даты, а зависящий от них фактор — содержание воды в листьях.

Сезонные изменения этого фактора в основных чертах охарактеризованы в нашей предыдущей статье. Во время экспериментов, с первой декады июля до последней декады августа, содержание воды в листьях разных видов древесных растений изменялось от 80 до 60 %. По мере убывания содержания воды в листьях, т. е. к концу сезона (рис. 2), падает и коэффициент $\Delta P/C$ (коэффициент корреляции $r = +0{,}85$).

Причина уменьшения коэффициента $\Delta P/C$ по мере приближения к концу сезона заключается в снижении усвояемости корма, или коэффициента ассимиляции A/C, который в свою очередь зависит от сезонных изменений качества корма. Такие изменения происходят сразу по многим факторам, имеющим значение для листогрызущих насекомых. Ряд авторов [27, 28, 30] считает ключевым фактором именно уменьшение содержания воды в листьях, снижающее утилизацию питательных веществ, другие [26, 14] — снижение содержания азота в листьях и повышение концентрации веществ, ингибирующих его усвоение.

Интенсивность питания. Рассмотрим изменение этого показателя в течение сезона. Как следует из табл. 2, интенсивность питания несколько увеличивается от начала к концу сезона, т. е. ее величина находится в обратной зависимости от величины коэффициента $\Delta P/C$. Взаимосвязь этих показателей подтверждают и материалы других исследований. Так, при питании на растениях с низким содержанием азота капустная белянка *Pieris brassicae* имеет низкие коэффициенты $\Delta P/C$ и высокую интенсивность питания, а на растениях с высоким содержанием азота — наоборот [28].

Необычайно высокая для дендрофагов интенсивность питания у пилильщиков, питающихся хвоей — кормом, имеющим малую пищевую ценность [31].

Можно было бы предположить, что любой фактор, вызывающий снижение коэффициента $\Delta P/C$, при необходимости сохранять высокие темпы роста должен приводить к компенсаторному повышению интенсивности питания. Поскольку в конце сезона листогрызущие насекомые питаются менее ценным кормом (чем объясняются низкие коэффициенты $\Delta P/C$), не удивительно повышение у них в это время интенсивности питания. Однако, как уже говорилось выше, виды листогрызущих насекомых, питающиеся в конце сезона, имеют более низкие темпы роста. По-видимому, некоторое повышение интенсивности питания не может полностью компенсировать значительное снижение коэффициента $\Delta P/C$.

Особенности питания и роста видов-гербофагов. Как известно, содержание воды в листьях травянистых растений выше, чем в листьях древесных растений. Например, в листьях кипрея и гесперис в конце вегетационного сезона содержится 74 % воды (см. табл. 1 предыдущей статьи); такой уровень обводнен-

ности у древесных растений приходится на начало вегетационного сезона. Листья травянистых растений больше содержат и белков [29].

Корм, близкий по составу к корму дендрофагов весенне-летней группы, обусловливает и сходные черты в энергетике гербофагов и весенне-летних дендрофагов. Для них характерны высокие коэффициенты $\Delta P/C$ (см. табл. 2 предыдущей статьи) и относительно большая скорость роста, а также, в противоположность дендрофагам, и высокая интенсивность питания. О таких же особенностях у гербофагов по сравнению с дендрофагами сообщают Скрайбэр и Фини [29]; при изучении насекомых-фитофагов они считают необходимым рассматривать питание этих групп отдельно.

Особенности динамики численности филлофагов разных фенологических групп. Ведущим фактором в развитии листогрызущих насекомых следует считать температуру; поэтому в условиях Субарктики имеют преимущество те виды, развитие которых приходится на теплый период. Наиболее велико оно у весенне-летних видов, рано начинающих развитие: листоед *Phytodecta pallidus L.*, пяденица *Oporinia autumnata*, листовертка *Epinoita crutiana* L. Зимуя в фазе имаго или яйца, они начинают питаться листьями, часто еще не вполне развернувшимися. Высокий коэффициент $\Delta P/C$ и (при повышенных температурах) высокая интенсивность питания обеспечивают прохождение личиночной стадии за две-три недели. При более низких температурах развитие личинок затягивается, но в любом случае заканчивается в текущем сезоне; затем насекомые проходят кратковременную стадию куколки, после чего отрождается имаго. Это касается массовых или, по крайней мере, обычных видов, из года в год достигающих высокой численности и представляющих в соответствующих консорциях виды-доминанты.

У видов, начинающих развитие позже, можно выделить несколько линий «основной стратегии» — ведущих приспособлений, которые позволяют им существовать в условиях Севера:

1. Небольшие размеры обеспечивают завершение развития в течение одного сезона даже в годы с низкими среднесуточными температурами. Хорошим примером является пилильщик *Dineura vididorsata* [19, 20]. В условиях стационара Кево личинки этого вида, достигающие максимального веса 10—20 мг, начинают развиваться в середине июля и даже в годы со среднесуточной температурой сезона 6—7 °С в сентябре заканчивают развитие, причем как коэффициент $\Delta P/C$, так и интенсивность питания чрезвычайно низки. В изученных нами консорциях древесных растений этой стратегии придерживается целый ряд видов пилильщиков (особенно Nematinae) и чешуекрылых. Зимуют они обычно в стадии эонимфы (пилильщики) или куколки (чешуекрылые); имаго отрождаются только после того, как почва достаточно прогреется. Реже зимуют виды на стадии

имаго — например, листоед *Phyllodecta polaris* Schneid, который в начале лета обязательно получает дополнительное питание и затем уже откладывает яйца. Эти виды обычны, в отдельные годы многочисленны, в консорциях занимают положение субдоминантов и даже доминантов.

2. У видов средних и крупных размеров в годы с низкими температурами есть риск не закончить личиночное развитие в течение одного сезона. Часть таких видов приобрела способность зимовать в фазе личинки и продолжать развитие в течение следующего вегетационного сезона, например *Erebia*, развивающиеся строго два года [10]. Два года развивается на Севере крупный вид пилильщика *Trichiosoma jakovleffi* Knw. и, по-видимому, оба вида медведиц — *Arctia caja* L. и *Hyporaja festiva* Thnb. Однако численность их обычно невелика.

3. Если какой-то вид обязательно должен зимовать в стадии эонимфы или куколки, а личинки до конца вегетационного сезона не успели завершить питание, то в течение зимы они погибают и численность вида резко снижается на ряд лет. Так произошло в 1978 г. с брюквенницей. Несколько летних сезонов с благоприятными температурными условиями способствовали тому, что этот вид стал на Приобском Севере обычным. В 1978 г. период, во время которого проходит развитие гусениц брюквенницы (конец июля — август), был очень холодным. Гусеницы, взятые для экспериментов в начале августа в V возрасте, к 20—25 августа завершили свое развитие; в природе они это время почти не питались и в дальнейшем погибли. С 1979 г. брюквенница на Приобском Севере стала очень редкой, и даже в 1981 г. бабочки встречались единично. Численность таких видов, как *Pieris napi*, подвержена резким колебаниям: постепенно увеличивается в течение ряда благоприятных лет и катастрофически снижается после первого неблагоприятного сезона.

Выводы

1. В районах лесотундры и южной тундры существуют те же (менее выраженные) группы листогрызущих насекомых по фенологии питания личиночной фазы, что и в средней полосе, со свойственными им особенностями питания и роста.

2. Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$ снижается от начала к концу сезона, что связано с изменением химического состава листьев. Виды весенне-летней группы характеризуются самым высоким коэффициентом $\Delta P/C$ (30—45 % в предпоследнем и 20—35 % в последнем возрасте), виды летне-осенней группы — наиболее низким (соответственно 14—28 и 10—14 %).

3. Наблюдается высокая корреляция ($r=0{,}85$) коэффициента $\Delta P/C$ с обводненностью корма насекомых-фитофагов (листьев древесных растений).

4. Интенсивность питания летне-осенних видов несколько увеличивается по сравнению с весенне-летними, но это увеличение не может компенсировать снижения коэффициента $\Delta P/C$; поэтому при одинаковых температурах темпы роста у весенне-летних видов наиболее высокие.

5. Весенне-летние виды, которым высокий коэффициент $\Delta P/C$ обеспечивает быстрый рост, получают на Севере преимущества и из года в год достигают там довольно высокой численности, становясь доминантами в своих консорциях.

6. Летние и летне-осенние виды обладают более медленным ростом; в холодные годы не все личинки завершают развитие. Для них характерна низкая и неустойчивая численность.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранчиков Ю. Н. Механизмы и уровни химической коммуникации организмов: [Препринт]. Труды Института леса и древесины СО АН СССР. Красноярск, 1981. 28 с.

2. Богачева И. А. Пилильщики Hymenoptera, Tenthredinoidea и их роль в биогеоценозах Приобского Севера.— В сб.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 85—103.

Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия.— В сб.: Фауна и экология насекомых Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 45—68.

4. Богачева И. А. Энергетические потребности некоторых чешуекрылых Приобского Севера.— В сб.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 7—18.

5. Богачева И. А. Особенности энергетики питания личинок листогрызущих насекомых как приспособление к жизни в высоких широтах.— В кн.: Адаптации на разных уровнях биологической организации: [Тезисы докл. VI Всесоюз. конф. по экологич. физиологии]. Сыктывкар, 1982, т. 2, с. 86.

6. Богачева И. А. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах.— Экология, 1982, № 5, с. 55—61.

7. Богачева И. А., Дубешко Л. Н. Экология и энергетика питания листоеда *Gonioctena pallida* L. в тайге и лесотундре Сибири.— Экология, 1975, № 3, с. 94—96.

8. Кожанчиков И. В. Значение сезонных изменений листьев кормовых растений в развитии непарного шелкопряда.— Докл. АН СССР, 1949, т. 66, № 6, с. 1203—1206.

9. Кожанчиков И. В. Пищевая специализация и ее значение в жизни насекомых.— Энтомол. обозрение, 1951, т. 31, вып. 3—4, с. 323—335.

10. Ольшванг В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры.— В сб.: Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 3—37.

11. Радкевич В. А. Биологическая активность сока растений как показатель их физиологического состояния и устойчивости против насекомых-фитофагов.— В кн.: Биологически активные вещества в жизни растений и животных. Минск: Высшая школа, 1973, с. 6—30.

12. Cates R. G. Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbovifes: the effect of resource abundance and plant chemistry.— Oecologia (Berlin), 1980, v. 46, N 1, p. 22—31.

13. Feeny P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar.— Ecology, 1970, v. 51, N 4, p. 561—581.

14. Feeny P. Plant apparency and chemical defenses.— Res. Adv. Phytochem., 1976, v. 10, p. 1—42.
15. Fraenkel G. S. The nutrional value of green plants for insects.— Proc. 9th Intern. Congr. Entomol., v. 2, 1953, p. 90—100.
16. Hagvar S. Energy budget and growth during the development of *Melasoma collaris (Coleoptera)*.— Oikos, 1975, v. 26, N 2, p. 140—146.
17. Haukioja E. Measuring consumption in *Eriocrania* (Eriocraniidae, Lep.) miners with reference to interaction between the leaf and the miner.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1974, v. 11, p. 16—21.
18. Haukioja E., Hakalta T. Herbivore cycles and deriodic outbreaks. Formulation of a general hypothess.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1975, v. 12, p. 1—9.
19. Haukioja E, Niemelä P. Applicability of laboratory measurements of consumption to field populations of Dineura viridiдorsata (Betz.) (Hym., Tenthredinidae) larvae.— Ann. Zool. Fennici, 1974, N 11, p. 297—299.
20. Haukioja E., Niemelä P. Growth and energy requirements of the larvae of *Dineura viridiдorsata* (Retz) (Hym., Tenthredinidae) and *Oporinia autumnata* (Bkh.) (Lep., Geometridae) feeding on birch.— Ann. Zool. Fennici, 1974, N 11, p. 207—211.
21. Haukioja E., Niemelä P., Iso-Ivari L., Ojala H., Aro E.-M. Birch leaves as a resource for herbivores. I. Variation in the suitability of leaves.— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1978, v. 14, p. 5—12.
22. Macfadyen A. Methods of investigation of productivity of invertebrates in terrestrial ecosystems.— In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems/Ed. K. Petrusewisz. Warszawa — Krakow, 1967, v. 2, p. 383—412.
23. Mansingh A. Developmental response of Antharaea pernyi to seasonal changes in oak leaves from two localities.— J. Insect Physiol., 1972, v. 18, N 7, p. 1395—1401.
24. Niemelä P., Iso-Iivari L., Laine Ch., Laine K. J. Food plant preference and larval growth of larval colour forms of *Entephria caesiata* (Schiff.) (Lep., Geometridae).— Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1980, v. 16, p. 45—48.
25. Orians G. H., Cates R. G., Phoades D. F., Schultz J. C. Producer-consumer interactions.— In: Proc. Ist Int. Congr. Ecol. Hague, Wageningen, 1974, p. 213—217.
26. Rhoades D. F., Cates R. G. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry.— Rec. Adv. Phytochem., 1976, v. 10, p. 168—215.
27. Scriber J. M. Limited effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera, Saturnidae).— Oecologia (Berlin), 1977, v. 28, N 3, p. 269—287.
28. Scriber J. M. The effect of larval feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of plant biomass and nitrogen: an elcological consideration.— Entomol. exp. et appl., 1978, v. 24, N 3, p. 694—710.
29. Scriber J. M., Feeny P. Growth of herbivorous caterpillar in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants.— Ecology, 1979, v. 60, N 4, p. 829—850.
30. Schroeder L. A., Malmer M. Dry matter, energy and nitrogen conversion by Lepidoptera and Hymenoptera larvae fed leaves of black cherry.— Oecologia (Berlin), 1980, v. 45, N 1, p. 63—71.
31. Slansky F. High consumption rate by Neodiprion sertifer? A comment on a paper by Larsson and Tenow.— Oecologia (Berlin), 1980, v. 46, N 1, p. 133—134.
32. Southwood T. R. E. The inspect/plant relationship — an evolutionary perspectivs.— In: Inspect/Plant relationships: [Symp. London, 1971]. Oxford t.a., 1972, p. 3—30.
33. Walker-Simmons M., Ryan C. A. Wound-induced accumulation of trypsin inhibitor activities in plant leaves.— Plant Physiol., 1977, v. 59, N 3, p. 437—439.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ · 1985

Н. В. НИКОЛАЕВА

ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

За последние 25 лет появилось много данных о сроках и условиях личиночного развития кровососущих комаров в различных районах Субарктики: в Канаде [42, 36, 39], Дании и Финляндии [37, 48, 55], на севере европейской части СССР [3, 1, 29] и в Сибири [21, 22, 11, 19, 20]. Наблюдения охватывают виды рода группы «communis», личинки которых обладают большим морфологическим и экологическим сходством, либо относятся непосредственно к *A. communis* De Geer, доминирующему по численности в изученных биотопах.

Исследователи отмечают широкий диапазон условий, при которых развиваются личинки *A. communis*: большие различия в площади и глубине водоемов, степени их освещенности, обилии и видовом составе погруженной растительности. Высокая межсезонная изменчивость погоды приводит к смещению сроков появления из яиц и развития личинок на 20—37 дней, что сопровождается существенными изменениями температурного режима и темпов развития [19, 29]. Кроме того, наблюдаются температурные различия между отдельными водоемами, а также в пределах одного водоема. Так, в слабо затененных водоемах лесотундры суточные амплитуды температур обычно достигают 12—14° [10]. В сходном диапазоне варьируют средние суточные температуры в разных группах водоемов на протяжении всего развития личинок [20, 23].

Ярко выраженная неоднородность природных биотопов по комплексу абиотических условий сопровождается крайне неравномерным распределением в них личинок. Различная плотность населения, по-видимому, также способствует дифференциации особей по скорости роста и развития.

Литературные данные о влиянии условий личиночного развития на процессы формирования морфофизиологических признаков у комаров северных популяций фрагментарны, поэтому мы провели стационарные исследования на Южном Ямале [13—17]. В настоящей работе обсуждаются результаты, полученные в 1972—1981 гг., а также вопросы регуляции развития

комаров на фоне многолетних колебаний температуры, численности и пространственной структуры популяций.

Материал и методика

Исследования проводили в среднем течении р. Хадытаяхи (67°20′ с. ш.). Река берет начало на Среднем Ямале и течет в южном направлении. Длина ее около 180 км. В среднем течении, на протяжении 90 км, пойма занята полосой лиственнично-елово-березового леса, по составу и структуре близкого к северотаежным. Ширина полосы варьирует от 0,2 до 2 км.

Для прирусловой поймы характерны заросли древовидных кустарников — ивняки (*Salix dasyclados*) и ольшанники (*Alnus fruticosa*). На влажных участках — по берегам озер и в мезодепрессиях рельефа — встречаются заросли низкорослых кустарников: ерники-зеленомошники (*Betula nana — Polytrichum commune*) и ивняки пушицево-осоковые (*Salix glauca — Carex aguatilis + Eriophorum polystachyon*). Распространены вейниковые и крупноразнотравно-вейниковые луга. Плакорная часть долины занята багульниково-осоково-кустарничково-зеленомошной и багульниково-кустарничково-лишайниковой тундрой. На территории стационара — в пойме и на плакоре — широко представлены болота (травяно-сфагновые и травяно-кустарничково-моховые) и топи (хвощовые, осоково-пушицевые, осоковые, пушицевые, сабельниково-вахтовые). В соответствии с разнообразием микрорельефа и растительных ассоциаций неоднородны и водоемы, в которых развиваются личинки комаров.

Изучено семь видов *Aedes: A. excrucians* Walk., *A. communis* Deg., A. *pullatus* Coq., *A. hexodontus* Dyar, *A. punctor* Kirby, *A. nigripes* Zett., *A. impiger* Walk. В лесных водоемах доминировал *A. communis*, в тундровых — *A. hexodontus*. Наблюдения за развитием комаров проводили на участке леса площадью 5 га (в 24—27 водоемах) и пограничном участке тундры площадью 25 га (в 23—26 водоемах). Составляли подробное описание водоемов: размеры общей площади (в начале и конце развития) и площади, заселенной личинками; глубина в местах скопления личинок; плотность населения; обилие растительности; степень освещенности. При изучении развития ежегодно отмечали такие основные события, как начало и продолжительность отрождения личинок из яиц, начало окукливания, начало и конец вылета имаго в каждом водоеме. На протяжении всего периода водного развития комаров записывали температуру воздуха с помощью суточного термографа. Производили ежедневные (в 12 ч) замеры температуры воды на глубине 5 см в типичном лесном водоеме. Кроме того, в 1979 и 1981 гг. проводили ежечасные измерения температуры (в течение 10 суток) и поверхности и у дна в двух водоемах разно-

го типа — мелком, освещенном и крупном, затененном. Проведено 372 учета плотности, собрано и определено 11 тыс. личинок.

Результаты исследований

В табл. 1 приведены данные о численности личинок *Aedes* в водоемах лесного участка и распределении их по водной площади: в 1979 г. доля *A. communis* составляла 78 %, в 1980 г.— 68 % и в 1981 г.— 88 %. Соответственно 21, 19 и 9 % населения личинок приходилось на долю *A. pullatus*.

За десятилетний период произошла заметная сукцессия пойменного лесного биоценоза, результаты которой проявились в 1979 г. Изменение очертаний береговой линии под воздействием мощных весенних паводков повлекло за собой преобразование конфигурации, глубины и площади водоемов, обилия в них растительности. В известной степени сукцессия водоемов способствовала изменению пространственной структуры личиночных популяций комаров. В прежние сезоны наиболее густо населенные водоемы располагались на открытых местах (осоковые и вейниковые луга), где численность личинок в 10—12 раз превышала их обилие под пологом леса. В 1979 г. водоемы под пологом леса оказались вдвое продуктивнее, чем на лугах, а в последующие годы оба биотопа имели одинаковую продуктивность.

Расчеты показали, что если в 1972—1974 гг. водоемы на лугах давали 77—79 % общего числа комаров на участке, то в 1979—1981 гг. их относительный вклад уменьшился до 10—24 %. Средняя численность личинок (в расчете на 1 га площади пойменного леса) в 1979 г. составляла 77 700 экз., в 1980 г.— 96 900 и в 1981 г.— 45 400; в прежние годы она варьировала от 26 700 до 64 000 экз. [14]. Изменение пространственного распределения личинок сопровождалось уменьшением средней плотности населения. Так, в течение первых трех сезонов она достигала соответственно 3423±604; 1335±139 и 1833±329 экз/м^2 воды, а в течение трех последних — 534±79, 1252±239 и 626±83 экз/м^2. Однако в результате увеличения в два раза заселенной водной площади численность личинок в 1979 и 1980 гг. достигала максимальных значений.

Данные о численности личинок *Aedes* в тундровом биоценозе приведены в табл. 2. Здесь появились заметные различия в соотношении разных видов и численности личинок, населяющих водоемы пойменной части тундры и на плакоре. Так, в пойме доля *A. hexodontus* составляла в 1979—1981 гг. от 66 до 75 % всех личинок, тогда как на плакоре — от 10 до 32 %; напротив, доля *A. communis* была низкой в пойме (от 0 до 12 %) и возрастала до 52—88 % в водоемах на плакоре. В целом для тундрового участка соотношение видов в течение трех лет было

Таблица 1

Численность личинок *Aedes* в водоемах лесного участка в 1979—1981 гг.

Год	Плотность в водоемах, экз/м²	Число водоемов	Число учетов	Площадь, м²		Средняя плотность, экз/м²	Численность, экз.
				общая	заселенная		
1979	48—120	4	11	1652	294	73±18	21 500± 5 300
	155—411	19	52	5451	658	270±24	177 700±15 800
	960—1408	3	29	318	160	1184±202	189 400±32 300
	Итого	26	92	7421	1112	—	388 600±36 300
1980	101—480	8	29	2992	918	214±26	196 400±23 900
	672—1920	15	23	500	166	1405±168	233 200±27 900
	2157—8816	4	8	16	12	4576±1100	54 900±13 200
	Итого	27	60	3558	1096	—	484 500±39 000
1981	78—128	2	10	906	134	88±12	11 800± 1 600
	240—700	18	68	2678	394	498±45	196 200±17 700
	1328—3360	4	7	7	7	2747±422	19 200± 3 100
	Итого	24	85	3591	535		227 200±18 000

Таблица 2

Численность личинок *Aedes* в водоемах тундрового участка в 1979—1981 гг.

Год	Число учетов	Площадь водоемов в среднем на 1 га биоценоза, м²		Средняя плотность личинок, экз/м²	Средняя численность в разных биотопах, экз/га
		общая	заселенная		
1979	61	152,8	74,0	198±31 (а) 101±22 (б) 331±50 (в)	14 652±2294 7 474±1628 24 494±3700
1980	40	117,6	56,8	243±45 (а) 157±49 (б) 392±61 (в)	13 802±2545 8 918±2783 2 2265±3465
1981	44	90,0	39,2	213±34 (а) 149±29 (б) 296±63 (в)	8 350±1333 5 841±1137 11 603±2470

Примечание: а — участок в целом, б — пойма, в — надпойменная терраса.

следующим: *A. communis* — 39—42 %, *A. hexodontus* — 38—44 %, прочие виды — 14—23 %.

Численность комаров в тундре заметно возросла по сравнению с прежней: в 1972—1974 гг. она колебалась от 5500 до 7800 экз/га биоценоза [4]. Различия обусловлены некоторым увеличением заселенной площади и повышением плотности населения (в 1972—1974 гг. плотность в среднем равнялась 129±12, 112±4 и 92±4 экз/м^2 соответственно). Раньше наиболее продуктивные водоемы располагались в пойме, но в 1979—1981 гг. из-за успешного размножения в водоемах на плакоре *A. communis* средняя плотность личинок там возросла в 4—6 раз (от 46—80 до 296—392 экз/м^2). В четырех тундровых водоемах плотность личинок этого вида достигала 1820—3400 экз/м^2 — уровня, ранее обычного для лесных водоемов. В водоемах пойменной части тундры плотность в течение шести лет существенно не изменялась: 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.

Таким образом, характерная черта динамики популяций личинок в исследованном районе — значительная неравномерность в распределении каждой генерации по водоемам и относительно небольшие межгодовые колебания средней плотности и численности. Для тундрового биоценоза плотность различалась по годам максимум в 2,6 раза, численность — в 2,7 раза; для лесного биоценоза эти параметры различались соответственно в 6,4 и 3,6 раза. Меньший размах колебаний численности комаров в тундре объясняется более стабильными размерами водоемов в момент отрождения личинок из яиц.

Отрождение из яиц. Сроки появления личинок ранневесенних видов комаров *Aedes* определяются таянием снега: в наших условиях начало отрождения из яиц при поздней весне смещалось максимум на две недели по сравнению с ранним наступлением тепла (табл. 3). Вылупление личинок начиналось при повышении среднесуточной температуры воздуха до 2,4—3,2 °С. В силу наследственных различий в способности яиц *Aedes* реагировать на внешние стимулы [41] выход личинок из яиц растянут даже в пределах одного водоема. За счет неодновременного протаивания различных водоемов сроки отрождения личинок еще более увеличиваются.

Вылупление личинок из перезимовавших яиц стимулирует уменьшение в воде концентрации растворенного кислорода [5, 50]. В зависимости от вида *Aedes*, предшествующих затоплению водой температурных условий и возраста яиц различают пять вариантов физиологического состояния готовности к вылуплению [51]. Действенным фактором, влияющим на способность яиц к вылуплению, является температура: при 15° вылуплялось 50 % личинок, при 10° — более 65 % и при 4° — более 70 % [49]. Реакция яиц на стимулы вылупления (вклю-

Таблица 3

Сроки преимагинального развития комаров *Aedes* в разные годы (в скобках — число дней)

Год	Участок	Отрождение личинок из яиц	Вылет имаго из куколок	Период развития во всех водоемах, дни	Средняя температура воздуха, °С
1972	Лес	12—28.VI (17)	30.VI—17.VII (18)	36	12,7
	Тундра	12—19.VI (8)	30-VI—8.VII (9)	27	11,3
1973	Лес	28.V—18.VI (22)	19.VI—11.VII (23)	45	8,8
	Тундра	28.V—8.VI (12)	19.VI—30.VI (11)	34	8,4
1974	Лес	14—30.VI (17)	5. —20.VII (16)	37	12,4
	Тундра	12—20.VI (9)	29.VI—9.VII (11)	28	10,4
1979	Лес	8—25.VI (18)	25.VI—12.VII (18)	35	9,2
	Тундра	8—21.VI (14)	29.VI—12.VII (14)	35	9,2
1980	Лес	28.V—20.VI (24)	18.VI—11.VII (24)	45	8,9
	Тундра	28.V—16.VI (20)	18.VI—7.VII (20)	41	8,6
1981	Лес	7—24.VI (18)	25.VI—22.VII (28)	46	12,3
	Тундра	6—21.VI (16)	19.VI—14.VII (26)	39	11,5

чая температуру) претерпевает определенные возрастные изменения: выплод личинок из части яиц при первом затоплении задерживается из-за слишком высокого порога чувствительности, однако на следующий год этот порог снижается и приходит в соответствие с окружающими условиями [5, 51]. Генетически закрепленной физиологической разнокачественностью яиц обусловлен тот факт, что в разных популяциях действует фактор, определяющий степень латентности яиц, т. е. их количественную реакцию при затоплении водой [35, 51, 57].

По данным М. Ф. Шленовой [33], нижний температурный порог вылупления из яиц личинок *Aedes* группы «communis» в Московской области составляет 4—6 °С (при верхнем пороге 10—14 °С). В Южной Карелии отрождение начинается при 3—6 °С [3], в лесотундре бассейна р. Лены — в диапазоне от 2,5 до 11,5 °С [19]. Для более северных регионов температуры обычно ниже: от 0,5 до 2,8 °С [22, 1, 48].

Наблюдения за динамикой отрождения личинок в условиях р. Хадытаяхи [17] показали, что в лесных водоемах с низкой плотностью выход из яиц длится 5—7 дней, а с высокой плотностью — 9—12 дней. В более однородных тундровых водоемах отрождение происходит в течение 3—5 дней. Наиболее обычны суточные колебания температуры воды при отрождении в пределах 3—8°. На протяжении всех лет сохранялась одна и та же последовательность оттаивания водоемов и появления в них новорожденных личинок. При этом общая длительность периода отрождения личинок в популяции определяется разницей в сроках появления их в самом раннем и самом позднем водоемах участка (см. табл. 3) и зависит от хода весенних темпера-

тур. Средняя суточная температура воздуха в период вылупления из яиц личинок *Aedes* на лесном участке составляла в 1972 г.— 10,8°, в 1973 г.— 7,4°, в 1974 г.— 8,4°, в 1979 г.— 6,6°, в 1980 г.— 6,9° и в 1981 г.— 12,5°. При сходном температурном режиме весной 1979 и 1980 гг. вылупление личинок во второй сезон продолжалось на шесть дней дольше. Возможная причина более дружного вылупления в 1979 г.— высокий паводок. В течение семи дней (с 18 по 24 июня) одновременное затопление всех водоемов привело к синхронному отрождению личинок из оставшихся яиц. В 1980 г. образование водоемов происходило только по мере таяния накопившегося в них снега и льда, и отрождение последних личинок в наиболее глубоких, затененных водоемах произошло позднее, чем в 1979 г. Высокий паводок наблюдался и в 1981 г.

Не удалось выявить связь между длительностью отрождения личинок и их численностью в лесном биоценозе. Так, численность личинок в 1980 г. была несколько больше, чем в 1979 г. При сходном температурном режиме и длительности отрождения личинок в 1973 и 1980 гг. численность популяций различалась в 3,6 раза (соответственно 26 700 и 96 900 экз/га). Как показал анализ данных за шесть лет, численность личинок на лесном участке не зависит от длительности их вылупления ($r=+0{,}33\pm0{,}364$). В то же время проявилась обратная зависимость длительности отрождения от температуры ($r=-0{,}76\pm0{,}172$). В двух случаях (в 1972 и 1981 гг.) из трех высокий речной паводок совпал с повышенными температурами воздуха. Оба фактора действовали однонаправленно — сокращали сроки вылупления личинок. Сокращение периода отрождения из яиц в условиях продолжительного высокого речного паводка наблюдали в 1975 г. в окрестностях пос. Уренгой. С 10 по 20 июня пойменный елово-березовый лес был затоплен водой, так что границы между отдельными водоемами отсутствовали. Отрождение личинок *A. communis* продолжалось с 12 по 23 июня (12 дней) при температуре воздуха 6,2°. При этом численность популяции во много раз превышала уровень, отмеченный для Хадытаяхи.

На тундровом участке высота речного паводка не сказывается на динамике оттаивания водоемов, начальные размеры которых более стабильны. Здесь численность популяции заметно увеличивалась по мере увеличения длительности отрождения личинок из яиц ($r=+0{,}56\pm0{,}280$). Увеличение численности новорожденных личинок в 1979—1981 гг. сопровождалось изменением их пространственного распределения: многочисленный *A. communis* встречался именно в тех водоемах, которые оттаивают в последнюю очередь и в прежние годы не функционировали. Средняя суточная температура воздуха в период отрождения личинок в тундре составляла в 1972 г.— 8,3°, в 1973 г.— 4,6°, в 1974 г.— 8,0°, в 1979 г.— 6,4°, в 1980 г.— 6,2° и в 1981 г.—

11,7°. Для тундровых водоемов не обнаружено достоверной связи между длительностью отрождения из яиц и температурой в этот период ($r = -0{,}011 \pm 0{,}408$). При сходных температурах отрождение личинок в 1973 г. продолжалось на восемь дней меньше, чем в 1980 г.: численность популяции во втором случае была в 2,5 раза выше.

Развитие до имаго. Известно, что виды *Aedes* группы «communis» имеют сходный нижний температурный порог личиночного развития. На севере Канады для личинок *A. impiger* и *A. nigripes* он составляет 1,1°, для *A. communis* и *A. punctor* — 3,3°, для *A. hexodontus* — 4,9° [42]. В средней полосе СССР нижние температуры развития *A. communis* лежат в пределах 7—8°, верхние — 17—18°, а оптимальные — 11—12° [32]. При последней отмечена наименьшая смертность личинок, а при 13—14° наблюдается наименьшая продолжительность развития до имаго — 22 суток. При 7—8° развитие замедляется до 47 суток, а выше 14° — до 30—33 суток.

Лабораторные наблюдения за развитием *A. communis* из северной популяции показали, что при 6—10° развитие продолжается от 28 до 40 суток, а наиболее благоприятны температуры в пределах 14—18° — развитие завершается за 18—20 дней с минимальной смертностью; при 18—20° оно замедляется [25]. Видимо, различиями в температурном режиме объясняется несовпадение данных разных авторов о длительности развития комаров в природе. В Мурманской области развитие при температуре воды 7—8° занимает 32—35 дней, при 9—11° — 28—30 дней [29]. На севере Сибири продолжительность развития отдельных особей варьирует от 15 до 25 суток [22], а личиночной популяции в целом длится более 30 дней [21, 11, 23, 1]. Развитие личинок *A. hexodontus* и *A. communis* в Манитобе продолжается в разные годы 25—47 дней [36]. По другим данным [39], длительность развития *A. communis* на севере Канады только до окукливания составляет 34 дня. В лесных водоемах Дании развитие также занимает до 40 дней [48].

В наших условиях продолжительность водного развития *A. communis*, *A. pullatus* и *A. hexodontus* составляла от 17 до 28 суток, причем большая часть особей завершала его за 20—22 дня. Мелкие личинки *A. impiger* развиваются быстрее — 14—17 дней. Длительность стадий следующая: I — от 4 до 5, II — 4, III — от 4 до 5, IV — от 4 до 6, куколки — от 2 до 6 дней. Однако за счет неодновременного появления личинок из яиц период развития микропопуляции в каждом отдельном водоеме на лесном участке увеличивался до 25—36 дней. В отдельных тундровых водоемах этот процесс продолжался 22—26 дней. Период развития всей личиночной популяции на лесном участке варьировал по годам от 35 до 46 дней, на тундровом участке — от 27 до 41 дня (см. табл. 3). Преимагинальное развитие популяции в Уренгое продолжалось 35 дней при средней темпера-

туре воздуха 9,2°. Анализ связи между длительностью периода отрождения из яиц и продолжительностью развития личиночной популяции также подтвердил различия двух биотопов: на лесном участке связь между этими показателями отсутствовала ($r=+0,31$), тогда как на тундровом — была высокой и достоверной ($r=+0,76\pm0,172$). Не выявлено зависимости длительности развития личиночных популяций от средней температуры воздуха в этот период ни для тундровых водоемов ($r=-0,32$), ни для лесных ($r=-0,24$).

Средняя (для дневных часов) температура поверхностного слоя воды на протяжении всего развития превышала среднюю суточную температуру воздуха, составляя в 1972 г. 15,2°, в 1973 г.— 14,0°, в 1974 г.— 14,5°, в 1979 г.— 12,5°, в 1980 г.— 13,5° и в 1981 г.— 15,7°. Большинство открытых лесных и все тундровые водоемы являются, по классификации В. Н. Беклемишева [2], гипертермичными, средняя суточная температура которых выше, чем окружающего воздуха. Особенно сильно прогреваются за счет инсоляции мелководные тундровые водоемы, имеющие очень темную окраску дна и воды. Крупные и мелкие затененные лесные водоемы относятся к типу изотермичных с атмосферой, средняя суточная температура их близка к таковой окружающего воздуха. Неодинаковое соотношение между температурой воздуха и поверхностных слоев воды в разные сезоны обусловлено прежде всего различиями в степени облачности. Количество ясных солнечных дней за период личиночного развития составило: в 1972 г.— 14, в 1973 г.— 20, в 1974 г.— 12, в 1979 г.— 5, в 1980 г.— 16 и в 1981 г.— 25. При сходных среднесуточных температурах воздуха в 1979 и 1980 гг. температура воды во второй сезон оказалась выше за счет большего нагрева прямыми солнечными лучами.

Как показали многочисленные учеты на разных этапах личиночного развития, амплитуда суточных колебаний температуры поверхностных слоев в открытых водоемах составляет обычно 6,5—10,5°, в затененных — 5,8—8,2°. В солнечные дни дневная температура поверхности в открытых, мелких водоемах на 2—4° выше, чем в затененных, крупных; в пасмурные дни различия не превышают 0,8°. Различия в дневной температуре поверхностных и придонных слоев в открытых водоемах (глубиной 0,3—0,5 м) составляют 5,2—7,8°, в крупных затененных — 3—4,6°. Следует отметить, что в связи с питанием и дыханием личинки перемещаются в вертикальном направлении каждые 8—12 мин [29], поэтому определить истинную температуру, при которой происходит их развитие, трудно. Видимо, она находится между величинами средней суточной температуры воздуха и средней дневной температуры поверхностного слоя воды. Как правило, развитие личинок младших стадий проходило при колебаниях температуры воды в диапазоне 2,5—11,5°, а личинок старших стадий — в диапазоне 8—22°. Даже учитывая измен-

чивость данного фактора, можно предполагать, что во все годы, за исключением 1981, развитие комаров проходило при оптимальных температурах. Это согласуется с экспериментальными данными [32, 35].

Вследствие неодновременного образования водоемов развитие личинок, отродившихся в поздние сроки, всегда происходит при более высоких температурах по сравнению с личинками раннего выплода. Достаточно строго об этих различиях можно судить по средним температурам воздуха. Так, в 1979 г. развитие ранних особей (с 3 июня по 2 июля) проходило при средней температуре 6,2°, а поздних (с 12 июня по 12 июля) — при 13,3°; в 1980 г. развитие ранних личинок (с 28 мая по 30 июня) проходило при 7,0° , а поздних (с 9 июня по 12 июля) — при 9,7°. В 1981 г. различия в средних температурах развития за весь период отсутствовали: ранние особи (с 7 июня по 15 июля) развивались при 12,2°, а поздние (с 16 июня по 22 июля) — при 12,4°. Однако, как мы неоднократно отмечали [13, 17], особенно велико влияние температуры на рост, развитие и формирование физиологических особенностей личинок младших стадий (I и II). В 1979 г. ранние личинки этих стадий развивались при средней температуре воздуха 4,2°, поздние — при 7,2°; в 1980 г. соответственно при 6,1 и 7,8°. В 1981 г. развитие личинок, отродившихся с 7 по 15 июня, проходило при 7,0°, однако около 70 % личинок отродились во время резкого потепления и паводка (с 16 по 24 июня) и развивались при средней температуре 18,0°. Температура воды в этот период достигала в дневные часы 20—22°. Мы считаем, что воздействие аномально высокой температуры на младшие стадии (с последующим ее снижением) определило замедленные темпы развития большей части популяции комаров в лесных водоемах. Для сравнения отметим, что развитие личинок III и IV стадий проходило в 1981 г. в группе ранних особей при средней температуре 15,6°, а в группе поздних — 10,4°.

На лесном участке в целом не обнаружено влияния на длительность развития популяции ее численности (в расчете на 1 га биоценоза) ($r=-0{,}09$) и средней плотности ($r=-0{,}34$). На тундровом участке установлена слабая связь между длительностью развития и численностью личинок ($r=+0{,}48$), но высокая корреляция между длительностью развития и средней плотностью ($r=+0{,}72\pm0{,}195$). Учитывая большое экологическое разнообразие водоемов пойменного леса, провели наблюдения за процессами развития и вылета имаго в 65 микропопуляциях личинок. Средняя продолжительность развития группы личинок в пределах одного водоема составила $29{,}6\pm0{,}3$ суток. Абсолютная численность отдельных микропопуляций варьировала от 1 до 64 тыс. особей. Обнаружена невысокая, но достоверная корреляция между численностью микропопуляций и длительностью их развития ($r=+0{,}35\pm0{,}109$). Плотность насе-

ления в отдельных водоемах варьировала от 20 до 11 470 экз/м^2 при этом связь между плотностью и длительностью развития отсутствовала ($r=+0{,}132\pm0{,}122$). Среди исследованных водоемов 42 условно были отнесены к группе с низкой плотностью (менее 2 тыс. экз./м^2) и 23 — к группе с высокой плотностью. Средняя длительность развития в них достоверно не различалась, составляя в первом случае 29,5±0,4 суток, а во втором — 29,9±0,2. Кроме того, различали водоемы, расположенные открыто и затененные древесной растительностью.

В группе водоемов с низкой плотностью обнаружены достоверные отличия ($P\leqslant0{,}001$) в продолжительности личиночного развития: в 25 открытых водоемах развитие микропопуляций продолжалось в среднем 27,7±0,5 суток, тогда как в 16 затененных увеличивалось до 30,5±0,6 суток. В группе водоемов с высокой плотностью различия в длительности развития микропопуляций отсутствовали: в девяти затененных водоемах оно занимало в среднем 30,1 суток, а в 14 открытых — 29,7 суток. Поскольку численность и плотность отдельных микропопуляций сильно варьируют на фоне неодинаковых размеров водоемов, проведено сравнение темпов развития комаров в крупных водоемах (площадью более 15 м^2) и мелких (менее 15 м^2), независимо от степени затенения и численности личинок. Достоверных различий в длительности развития не обнаружено: в 29 крупных водоемах оно продолжалось в среднем 29,7±0,5 суток, в 36 мелких — 29,5±0,4.

Средняя длительность развития микропопуляций в лесных водоемах составляла в 1972 г. 31,4 суток, в 1973 г.— 29,0, в 1974 г.— 28,5, в 1979 г.— 27,8, в 1980 г.— 29,6 и в 1981 г.— 32,5. Таким образом, развитие личиночных группировок оказалось наиболее растянутым в годы с повышенной температурой среды (1972 и 1981). При этом плотность населения различалась в 5,5 раза (3423 и 626 экз/м^2 соответственно). На фоне одинаковой плотности и пространственного распределения личинок в 1979 и 1981 гг. сроки развития во второй сезон увеличились на 4,7 суток (в некоторых водоемах оно достигало 35—36 дней). Эти данные подтверждают наши выводы о замедлении развития личиночных группировок в 1981 г. под влиянием необычного температурного режима.

Вылет имаго. Длительность вылета из куколок определяется сроками вылупления личинок из яиц, а также условиями, в которых протекало их развитие. Различия в темпах вылета иногда связывают исключительно с расположением водоемов. Известно, например, что для северных популяций *Aedes* время вылета обоих полов составляет в открытых водоемах 6—7 дней, а в затененных — 8—10 [42]. В умеренных широтах вылет комаров группы «communis» из открытых и сильно затененных водоемов продолжается равное время, хотя в первых начинается на 5—7 дней раньше [30].

Как показали шестилетние наблюдения, длительность вылета имаго из пойменных лесных водоемов варьировала от 5 до 16 дней (в среднем для 65 водоемов 8,5±0,3 суток). В 1972 и 1973 г. вылет имаго одной микропопуляции продолжался в среднем 8,3 суток, в 1974 г.— 7,2, в 1979 г.— 7,5, в 1980 г.— 8,6 и в 1981 г.— 11,2. В группе водоемов с низкой плотностью длительность вылета составляла в среднем 8,1±0,4 суток. Это достоверно меньше, чем в группе водоемов с высокой плотностью — 9,1±0,3 суток ($P=0,05$). Различия четко проявились в 1973 и 1974 гг., когда вылет из водоемов с низкой плотностью продолжался в среднем 6,5 и 5,7 суток, а из водоемов с высокой плотностью — 9,5 и 9,0 суток. Именно в эти годы отмечали повышенную дифференциацию особей по скорости роста и развития в водоемах с высокой плотностью: окукливание начиналось на 15—17-й день с момента появления первых личинок из яиц, тогда как в водоемах с низкой плотностью — на 18—20-й день [17]. В остальные сезоны таких различий в темпах вылета не наблюдалось.

В группе водоемов с низкой плотностью обнаружена большая длительность вылета при развитии в затененных условиях: 8,9±0,6 суток против 6,9±0,5 при открытом расположении водоемов ($P=0,01$). За счет более растянутого вылета увеличивалась и общая продолжительность развития микропопуляций в затененных водоемах с низкой плотностью. В то же время длительность вылета имаго из водоемов с высокой плотностью была одинаковой и при затененном, и при открытом их расположении: соответственно 9,2 и 9,0 суток. Видимо, высокой экологической гетерогенностью исследованных водоемов частично объясняется отсутствие влияния плотности на длительность вылета ($r=+0,100\pm0,123$). Однако отмечена прямая связь между численностью отдельных микропопуляций и длительностью их вылета ($r=+0,450\pm0,099$),

На лесном участке не обнаружено связи длительности вылета популяции в целом (см. табл. 3) ни со средней плотностью личинок в тот или иной сезон ($r=+0,026$), ни с их численностью в расчете на 1 га биоценоза ($r=+0,062$). На тундровом участке корреляция между длительностью вылета и численностью популяций также отсутствовала ($r=+0,290$), но между длительностью вылета и средней плотностью личинок оказалась довольно высокой ($r=+0,664\pm0,228$). Таким образом, увеличение плотности в тундровых водоемах в 1980—1981 гг. привело к увеличению сроков вылета имаго, а следовательно, и общей продолжительности развития популяции. Однако в пойменной части тундры сроки развития личинок и вылета имаго сохранялись на уровне прежних лет. В 1979 г. развитие продолжалось 29 дней (с 10 июня по 8 июля), в 1980 г.— 30 дней (с 3 июня по 2 июля) и в 1981 г.— 30 дней (с 10 июня по 9 июля). В 1972—1980 гг. комары из отдельных тундровых

водоемов обычно вылетали в течение четырех-шести дней. Для пойменных водоемов такая длительность вылета сохранялась и в 1981 г. Вылет из водоемов надпойменной части тундры с высокой плотностью *A. communis* в 1980 г. продолжался девять дней, а в 1981 г.— 11 дней и был смещен на более поздние сроки по сравнению с другими водоемами. Вылет комаров из всех пойменных водоемов тундры длился 10—13 дней и закончился в 1979—1981 гг. раньше, чем на участке в целом: соответственно 8, 9 и 9 июля.

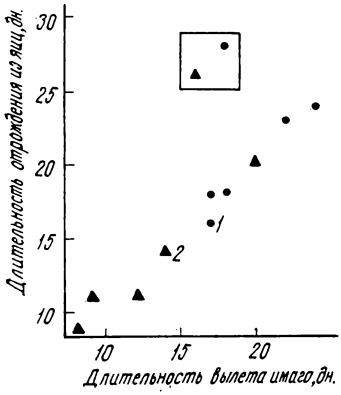
Продолжительность водного развития существенно влияла на длительность вылета как отдельных микропопуляций личинок, так и всей популяции в лесном ($r=+0{,}764\pm0{,}170$) и тундровом ($r=+0{,}697\pm0{,}210$) биоценозах. Вылет комаров из водоемов прекращался в дождливые дни, когда средняя суточная температура воздуха понижалась до 6—8°. Средняя температура воздуха для всего периода вылета имаго из водоемов лесного участка составляла, °С:

	1972	1973	1974	1979	1980	1981
Лесной участок	14,7	8,9	15,9	11,7	11,0	11,4
Тундровый участок	11,7	11,2	15,4	13,0	10,8	12,3

Влияние температуры на длительность вылета популяции наблюдалось на лесном участке ($r=-571\pm0{,}275$), но отсутствовало на тундровом ($r=-0{,}194$).

Продолжительность вылета популяции в целом довольно строго совпадала с длительностью отрождения личинок из яиц (см. табл. 3), за исключением 1981 г. Сходное явление наблюдалось в Уренгое, где вылет комаров длился 15 дней (с 1 по 15 июля). На тундровом участке корреляция между этими параметрами была высокой ($r=+0{,}797\pm0{,}148$), на лесном — более слабая ($r=+0{,}404$), видимо, вследствие сильного отклонения показателей за 1981 г. Обращает на себя внимание высокая степень связи между длительностью отрождения личинок и вылета имаго при совместном анализе данных по обоим биотопам (см. рисунок). Это свидетельствует о большом экологическом сходстве личинок *Aedes*, населяющих лесные и тундровые водоемы, хотя соотношение видов различно, в неодинаковых пределах варьируют плотность и численность популяций, а также проявляются частные различия во влиянии на процесс развития факторов среды. Мы уже обсуждали высокую синхронность в изменениях численности массовых видов в лесу и тундре по годам [14]. Общность тенденций в развитии популяций определяется, на наш взгляд, не только сходным температурным порогом развития личинок, но и единым типом питания, единой количественной закономерностью в использовании личинками *Aedes* пищевых лесных и тундровых местообитаний [16].

Питанию принадлежит заметная роль в регуляции скорости развития личинок комаров. В природных водоемах недостаток



Связь между сроками отрождения личинок из яиц и вылета имаго на лесном (*1*) и тундровом (*2*) участках в течение шести сезонов ($r=+0{,}719\pm0{,}140$). В рамку взяты данные за 1981 г.

корма служит основным сигналом, приводящим в действие внутривидовые регуляторные механизмы — в форме уменьшения выживаемости особей, снижения скорости их роста и развития [59, 73, 45, 63]. Выделяются две основные экологические группы комаров с разным типом питания и развития [40]. У видов, населяющих крупные водоемы с резкими колебаниями уровня воды, отбор благоприятствует быстро развивающимся особям, которые становятся не способными замедлять развитие и преодолевать временный недостаток корма; личинки других видов, населяющих микроводоемы, при недостатке питания способны значительно замедлять свое развитие без ущерба для выживаемости [65]. Предполагают [66, 44], что вследствие неоднородности среды обитания разным популяциям широко распространенных видов комаров присуща неодинаковая стратегия питания и развития.

Разной интенсивностью процессов внутривидовой регуляции объясняется противоречивый характер данных о влиянии плотности на рост и развитие личинок комаров. Для большинства изученных видов характерна [12, 60—62, 69] задержка развития при повышенной плотности. При десятикратном увеличении плотности личинок в эксперименте длительность окукливания и вылета увеличивается часто в 2—5 раз [67, 63]. В серии работ на одной популяции *Aedes aegypti* L. было показано [64], что в условиях недостатка пищи время развития личинок при пяти-десятикратных различиях в плотности было сходным (43—49 дней), но выживаемость сильно варьировала; альтернативная реакция на скучивание отмечена в эксперименте, где добавление корма не отражалось на выживаемости особей, но втрое увеличивало скорость развития [73]. В опытах на личинках *A. aegypti*, содержавшихся при недостаточном питании (10—20 % от полноценной диеты), удлинение периода развития вызывало как повышение численности особей в группе, так и увеличение их плотности (концентрации).

Дисперсионный анализ показал, что роль численности группы наиболее велика: степень ее влияния на длительность развития составляла 66 %, концентрации — 19 %, обоих факторов — 16 %;

с ростом плотности особей развитие синхронизировалось, а с увеличением численности — десинхронизировалось [24]. В тех случаях, когда плотность личинок достаточно велика, а смертность их все-таки не возрастает, усиливается дифференциация особей по скорости роста и развития. Установлено [45, 46], что вариация в скорости развития личинок при разной плотности и обеспеченности пищей обусловлена генетически. Исследованиями на многих видах круглошовных двукрылых выявлена высокая генетическая гетерогенность природных популяций по реакции особей на высокую плотность [6, 70, 71].

Наблюдения показали, что личинки северных популяций *Aedes* используют в пищу отмершие листья травянистых и древесных растений и перифитон. На основании экспериментальных данных о скорости питания личинок и запасах корма в лесных водоемах [16] было установлено, что даже при плотности 2—4 тыс. экз./м^2 личинки используют за период развития не более 10—24 % пищевых ресурсов; в тундровых водоемах они потребляют 4—10 % потенциального запаса. Эти данные согласуются с результатами других авторов [47], согласно которым биомасса личинок комаров может составлять 1/10—1/2 от потенциально возможной при фактических запасах корма. Специальное изучение смертности в 1972—1974 гг. [15] показало, что плотность популяций комаров на р. Хадытаяхе не достигает того критического уровня, когда возникала бы повышенная конкуренция за пищу и пространство. Даже в небольших водоемах, подверженных сильному высыханию, объем воды, приходящийся на каждую личинку в конце периода развития, был в десятки раз большим, чем в перечисленных ранее экспериментах по изучению влияния переуплотнения. В начале развития в наших водоемах на каждую особь приходился объем воды в 10—20 раз больший, чем в конце.

При наличии избытка корма представляются убедительными выводы об отсутствии влияния плотности на длительность развития отдельных микропопуляций комаров на лесном участке, а также лишь слабое влияние численности особей, образующих эти микропопуляции. Не обнаружено влияния на длительность развития годовых колебаний средней плотности и численности лесной популяции в целом. Наличие связи между длительностью развития и плотностью популяции на тундровом участке объясняется изменением пространственной структуры личиночного населения в результате массового размножения *A. communis* в ряде водоемов. За счет этого в 1979—1981 гг. увеличились средние показатели плотности для тундровых популяций в целом, а одновременно, из-за смещения развития *A. communis* на более поздние сроки, возросла продолжительность развития личинок на всем участке. Подчеркнем, что развитие в пойменных водоемах комплекса типичных тундровых видов (*A. hexodontus, A. nigripes, A. impiger*) в течение шести лет проходило

в условиях почти неизменной плотности и в стабильные сроки (27—30 дней).

При одинаковой длительности развития микропопуляций *A. communis* и *A. pullatus* в лесных водоемах с низкой и высокой плотностью вылет имаго в последнем случае часто был растянут. По-видимому, отмеченная дифференциация особей в густонаселенных водоемах проявлялась лишь в конце личиночного развития — при окукливании. Это подтверждают результаты экспериментальных исследований, когда реакцию личинок комаров на разную плотность обнаруживали спустя 10 дней и более после начала развития [45, 56, 24].

Мы полагаем, что эффект дифференцированной скорости окукливания и вылета обусловлен неодинаковой реакцией особей на высокую частоту контактов и взаимного механического раздражения в это время. Обычно температура воды к моменту появления личинок IV стадии значительно возрастала, что неизбежно приводило к увеличению их двигательной активности. Влияние частоты контактов на синхронность развития особей в группе хорошо прослежено на многих насекомых и личинках амфибий [34, 28, 26, 72]. Не случайно, что различия в длительности вылета комаров, развивавшихся при низкой и высокой плотности, хорошо были выражены в сезоны с открытым расположением сравниваемых водоемов, но исчезали, когда водоемы располагались в затененных местах.

Данные о влиянии температуры на темпы вылета комаров из лесных водоемов согласуются с выводами об определяющем значении этого фактора для ритма выхода из куколок кровососущих комаров, комаров-хирономид и типулид [37, 54, 53, 9]. Температурные условия в большинстве случаев определяют и общие сроки развития водных личинок двукрылых насекомых в природе [43, 58, 68, 52, 38]. В свете этих положений отсутствие достоверного влияния средней температуры воздуха в тот или иной сезон на длительность развития личиночных популяций на лесном и тундровом участках свидетельствует о том, что значения температуры находились в пределах нормы. Замедление развития значительной части личинок в лесных водоемах в 1981 г. только подтверждает важную роль температурного фактора: у поздно отродившихся из яиц личинок нарушилась обычная последовательность акклимации (от низких температур в начале развития к высоким в конце). Неоднократно наблюдалось [4] большее влияние изменений температуры на скорость энергетического обмена и роста у личинок насекомых младших стадий, чем старших возрастов. Удлинение сроков преимагинального развития лесных микропопуляций в 1981 г. до некоторой степени было обусловлено и особенностями их пространственного распределения: в затененных водоемах с низкой плотностью вылет замедлен по сравнению с открытыми также из-за температурных различий.

Отсутствие заметного влияния температуры на длительность отрождения из яиц и вылета имаго в тундре, особенно в пойменной ее части, обусловлено однородностью водоемов. Стабильность темпов развития в пойменных тундровых водоемах подтверждает высокую экологическую пластичность доминирующего там *A. hexodontus* [37, 55]. Длительность развития особей *A. communis* в наших условиях значительно меньше, чем указывают для природных биотопов Канады и Европейского Севера, но согласуется с данными по другим районам Сибири [22].

Без применения индивидуального мечения нельзя судить о том, в какой степени меняется темп развития отдельных особей, вылупившихся из яиц в разные сроки и населяющих водоемы с разной плотностью. Однако вызывают интерес сравнительно небольшие различия в длительности развития микропопуляций *Aedes* как в пределах одной генерации, так и в разные годы. До 1981 г. разница между максимумом и минимумом длительности развития микропопуляций в лесу не превышала семи суток (28 %), а в пойменной части тундры во все годы — четырех (18 %). Коэффициент вариации длительности развития 65 лесных микропопуляций составлял 8,3 % (для водоемов с низкой плотностью — 8,6 %, с высокой — 3,2 %). Это значительно меньше, чем у многих кровососущих комаров родов *Culex, Anopheles, Wyeomyia* в биотопах умеренных и южных широт, где длительность развития личиночных групп из разных водоемов либо разных генераций, как правило, различается в 2—4 раза [43, 45, 63]. В основном это виды поливольтинные, у которых при наступлении неблагоприятных условий возможна диапауза личинок и имаго, но отсутствует эмбриональная диапауза. Для группы видов рода *Aedes* характерна эмбриональная диапауза, зато в дальнейшем развитие личинок во временных водоемах может протекать без задержки [5]. В условиях Севера адаптивная роль подобного жизненного цикла особенно велика, так как время для успешного развития единственной за сезон генерации комаров очень жестко ограничено.

Возможно, что яйца *A. communis* и *A. hexodontus* сохраняют ту же высокую гетерогенность реакций на стимулы вылупления (прежде всего — температурные), что отмечена у этих видов в средних широтах. Однако в наших условиях вылупление из яиц в пределах каждого отдельного водоема в течение всего периода наблюдений, кроме 1981 г., проходило в узком диапазоне температур. Можно предполагать, что сходная реакция эмбрионов на стимулы вылупления определяет и сходные темпы дальнейшего развития личинок, по крайней мере, на ранних стадиях. При этом, видимо, у большинства особей наследственно закреплена высокая скорость развития при колебаниях температур около сравнительно низкой средней. Учитывая, что смертность личинок в процессе развития составляет более 60 %,

можно допустить повышенную элиминацию до вылета имаго тех генотипов, у которых подобные колебания температуры нарушают нормальный гомеорез. Высокие темпы развития свидетельствуют о том, что личинкам *Aedes*, как и северным насекомым-фитофагам, свойственны физиологические механизмы, позволяющие эффективно использовать для интенсивного роста и развития кратковременные повышения температуры среды [4]. Интенсификация обмена в этих условиях возможна только за счет усиленного питания при неограниченных запасах корма.

Сходство сроков отрождения личинок из яиц и вылета имаго (при нормальном температурном режиме) также показывает, что изменчивость скорости развития отдельных личиночных групп существенно не увеличивается. Не обнаружено у комаров и снижения изменчивости скорости развития, как это установлено у личинок бесхвостых амфибий [8]. Однако наши результаты отличаются от данных, полученных для других широкораспространенных, полиморфных видов насекомых, когда исходная, генетически обусловленная асинхронность развития со временем значительно возрастает [7, 27, 31].

Как показали эксперименты [46], у комара *Wyeomyia smithi* Cog. генетически обусловлено 20—40 % фенотипической изменчивости по времени личиночного развития, при этом предполагается довольно высокая степень регулирующего воздействия на скорость развития факторов среды. В условиях Севера характер развития личинок полностью контролируют абиотические факторы, тогда как роль внутрипопуляционных механизмов регуляции выражена очень слабо.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова К. В. Эколого-фаунистический анализ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) побережья Белого моря: Автореф. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980.
2. Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mgn.). М.: Медгиз, 1944. 299 с.
3. Бобровских Т. К., Лутта А. С. К биологии и экологии кровососущих комаров Южной Карелии.— В кн.: Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1976, с. 41—48.
4. Богачева И. А. Энергетика развития некоторых листогрызущих насекомых Севера при разных температурах.— Экология, 1982, № 5, с. 56—61.
5. Виноградова Е. Б. Диапауза у кровососущих комаров и ее регуляция. Л.: Наука, 1969. 148 с.
6. Гречаный Г. В., Корзун В. М., Воронова Л. П., Сухоржевская Т. Б. Эффект плотности и его генетический контроль у дрозофилы.— В кн.: Численность животных и эколого-генетические механизмы ее регуляции. Иркутск, 1981, с. 3—22.
7. Исаев В. А. Изменчивость личиночной диапаузы у разных популяций кровососущего мокреца *Culicoides odibilis*.— Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 10, с. 1529—1533.
8. Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana*

arvalis Nilss.).— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 49—60.

9. Ланцов В. И. Адаптивные особенности жизненного цикла арктического комара-долгоножки *Tipula carinifrons* (Diptera, Tipulidae).— Экология, 1972, № 1, с. 71—76.

10. Маркович Н. Я. Немалярийные комары.— В кн.: Руководство по медицинской энтомологии. М.: Медицина, 1974, с. 103—123.

11. Мезенев Н. П. Кровососущие комары (Culicinae) юго-западной части Таймыра.— Паразитология, 1967, т. 1, вып. 5, с. 422—430.

12. Некрасова Л. С. Рост и развитие личинок комаров *Aedes caspius dorsalis* Mg. в условиях разной плотности.— Экология, 1976, № 2, с. 89—91.

13. Николаева Н. В. Автогенное развитие яичников у комаров рода *Aedes* (Diptera, Culicidae) на Южном Ямале.— Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 11, с. 1643—1647.

14. Николаева Н. В. Численность кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала.— Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 7, с. 1017—1023.

15. Николаева Н. В. Преимагинальная смертность в северных популяциях комаров рода *Aedes*.— Экология, 1979, № 3, с. 55—60.

16. Николаева Н. В. Потребление пищи и биомасса личинок северных популяций кровососущих комаров.— В сб.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 19—28.

17. Николаева Н. В. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала: [Препринт]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 67 с.

18. Николаева Н. В. Динамика популяций кровососущих комаров на Южном Ямале.— Экология, 1981, № 5, с. 52—58.

19. Пителина Л. А. К изучению фауны комаров (Diptera, Culicidae) бассейна реки Яны.— В кн.: Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск: Якутский фил. СО АН СССР, 1971, с. 67—72.

20. Пителина Л. А. Фауна и биология комаров бассейна нижнего течения Вилюя.— Паразитология, 1973, т. 7, вып. 5, с. 450—456.

21. Полякова П. Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) окрестностей Норильска.— Изв. СО АН СССР. Новосибирск, 1966, № 4, с. 151—153.

22. Полякова П. Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) севера Сибири: Автореф. ... канд. биол. наук. Новосибирск: СО АН СССР, 1970.

23. Полякова П. Е., Боброва С. И., Гомоюнова Н. П. Фауна и экология кровососущих двукрылых насекомых центральной части Колымской низменности.— Изв. СО АН СССР. Новосибирск, 1973, вып. 3, с. 90—99.

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

25. Сорокина В. В. О периодичности в развитии личинок кровососущих комаров.— В кн.: Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1980, с. 87—96.

26. Сурова Г. С. Влияние группы на темпы роста и развития головастиков *Rana temporaria* и пластичность онтогенеза.— Зоол. ж., 1982, т. 61, вып. 5, с. 726—733.

27. Ушатинская Р. С., Кочетова Н. И. Размножение и индивидуальное развитие колорадского жука.— В кн.: Колорадский картофельный жук. *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981, с. 54—71.

28. Фоменко Р. Б. Грегарное поведение и эффект группы у личинок *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae): Автореф. ...канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1973.

29. Шарков А. А. Кровососущие комары Мурманской области. Петрозаводск: Карелия, 1980. 96 с.

30. Шеремет В. П. Особенности фенологии кровососущих комаров в

связи с погодными условиями 1971—1972 гг.— Вестн. зоологии, 1974, № 5, с. 8—13.
31. Шилова А. И., Ербаева Э. А., Зеленцов Н. И. Фенотипический полиморфизм природных популяций *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) и основные признаки вида.— В кн.: Вид и его продуктивность в ареале: [Материалы к 3-му Всесоюзн. совещ. Паланга, 1980]. Вильнюс, 1980, с. 22—23.
32. Шленова М. Ф. Скорость развития личинок *Aedes* при разных температурах и сроки их появления в природе.— Мед. паразитология и паразитарные болезни, 1952, т. 24, № 1, с. 40—59.
33. Шленова М. Ф. Температурные условия вылупления личинок из покоящихся яиц.— Мед. паразитология и паразитарные болезни, 1950, т. 19, № 6, с. 541—544.
34. Шовен Р. Мир насекомых. М.: Мир, 1970. 240 с.
35. Якубович В. Я. К вопросу о географической изменчивости яйцевой диапаузы у комаров рода *Aedes* группы «communis».— Мед. паразитология и паразитарные болезни, 1979, т. 48, № 3, с. 52—56.
36. Beckel W. E. Observations on the rearing of larvae, pupae and adults of some *Aedes mosquitoes* of northern Canada.— Can. J. Zool., 1958, v. 36, N 5, p. 797—808.
37. Brummer-Korvenkontio M., Korhonen P., Hameen-Anttila R. Ecology and phenology of mosquitoes (Diptera, Culicidae) inhabiting small pools in Finland.— Acta Entomol. Fennica, 1971, v. 28, p. 51—73.
38. Butler M. G. A 7-year life cycle for two *Chironomus* species in arctic Alaskan tundra po nds (Diptera: Gulicidae).— Can. J. Zool., 1982, v. 60, N 1, p. 58—70.
39. Ellis R. A., Brust R. A. Sibling species delimitation in the *Aedes communis* (De Geer) aggregate (Diptera: Chironomidae).— Can. J. Zool., 1973, v. 51, N 9, p. 915—959.
40. Frank J. H., Curtis G. A. On the bionomics of bromeliad-inhabitating mosquitoes. The probalbe strategy of larval feeding in *Wyeomyia vanduzeei* and Wy. *medioalbipes*.— Mosquito News, 1977, v. 37, N 2, p. 200—206.
41. Gillett J. D. The inherited basis of variation in the hatching-responce of **Aedes eggs** (Diptera: Culicidae).— Bull. Entomol. Res., 1955, v. 46, N 2, p. 255—265.
42. Haufe W. O., Burgess L. Development of **Aedes** (Diptera: Gulicidae) at Fort Churchill, Manitoba, and prediction of dates of emergence.— Ecology, 1956, v. 37, N 3, p. 500—519.
43. Hayes J., Hsi B. P. Interrelationships between selected meteorologic phenomena and immature stages of *Culex pipiens quinquefasciatus Say:* study of an isolated population.— J. Med. Entomol., 1975, v. 12, N 3, p. 299—308.
44. Istock C. A. Fitness variation in a natural population.— In: Evolution of Insect Migration and Diapause/Ed. by Hugh Dunge. N.Y.— Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag, 1978, p. 171—190.
45. Istock C. A., Wassermann S. S., Zimmer H. Ecology and evolution of the pitcher-plant mosquito. I. Population dynamics and laboratory responses to food and population density.— Evolution, 1975, v. 29, N 2, p. 296—312.
46. Istock C. A., Zisfein J., Vavra K. J. Ecology and evolution of the pitcher-plant mosquito. 2. The substructure of fitness.— Evolution, 1976, v. 30, N 3, p. 535—547.
47. Isfock 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.
48. Iversen T. M. The ecology of a mosquito population (*Aedes communis*) in a temporary pool in a Danish beech wood.— Arch. Hydrobiol., 1971, v. 69, N 3, p. 309—332.
49. Kardatzke J. T. Hatching of northern *Aedes* (Diptera: Culicidae) at low temperatures.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1977, v. 70, N 5, p. 663—664.

50. Kardatzke J. T. Hatching of eggs of snow-melt *Aedes* (Diptera: Culicidae).— Ann. Entomol. Socá Amer., 1979, v. 72, N 4, p. 559—562.
51. Kardatzke J. T. Hatching states of eggs of snow-melt *Aedes*.— Mosquito News, 1981, v. 41, N 3, p. 502—508.
52. Kingsolver J. G. Thermal and hydric aspects of environmental heterogenity in the pitcher-plant mosquito.— Ecol. Monogr., 1979, v. 49, N 4, p. 357—376.
53. Kureck A. Two circadian eclosion times in *Chironomus thummi* (Diptera), alternately selected with different temperatures.— Oecologia, 1979, v. 40, N 3, p. 311—323.
54. Learner M. A., Potter D. W. B. The seasonal periodicity of emergence of insects from two ponds in Hertfordshire, England, with special reference to the Chironomidae (Diptera: Nematocera).— Hydrobiologia, 1974, v. 44, N 4, p. 495—510.
55. Lumiaho J., Itamies J. On the phenology and ecology of mosquito larvae (Diptera: Culicidae al Vihanti, central Finland.— Ann Entomol. Fenn., 1981, v. 47, N 1, p. 1—10.
56. Moeur J. E., Istock C. A. Ecology and evolution of the pitcher-plant mosquito. 4. Larval influence over adult reproductive performance and longevity.— J. Anim. Ecol., 1980, v. 49, N 3, p. 775—792.
57. Mogi M. Variation in oviposition, hatch rate and setal morphology in laboratory strains of **Aedes albopictus**.— Mosquito News, 1962, v. 42, N 2, p. 196—201.
58. Mokry J. E. Laboratory studies on the larval biology of **Simulium venustum** Say. (Diptera: Simuliidae).— Can. J. Zool., 1976, v. 54, N 10, p. 1657—1663.
59. Moore C. G., Fisher B. R. Competition in mosquitoes. Density and species ratio effects on growth, mortality, fecundity and production of growth retardant.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1969, v. 62, p. 1325—1331.
60. Mori A. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult *Aedes albopictus*.— Trop. Med., 1979, v. 21, N 2, p. 85—103.
61. Nayar J. K. Biology of *Culex nigripalpus* Theobald (Diptera: Culicidae). 1. Effect of rearing conditions on growth and the diurnal rhythm of pupation and emergence.— J. Med. Entomol., 1968, v. 5, N 1, p. 39—46.
62. Nayar J. K., Sauerman D. M. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. 1. Effect of environmental factors on ontogenic timings, endogenous diurnal rhythm and synchrony of pupation and emergence.— J. Med. Entomol., 1970, v. 7, N 2, p. 163—174.
63. Reisen W. K. Intraspecific comption in *Anopheles stephensi* Liston.— Mosquito News, 1975, v. 35, N 4, p. 473—482.
64. Seawright J. A., Dame D. A., Weidhaas D. E. Field survival and ovipositional characteristics of *Aedes aegypti* and their relation to population dynamics and control.— Mosquito News, 1977, v. 37, N 1, p. 62—70.
65. Seifert R. T. Mosquito fauna of *Heliconia aurea*.— J. Anim. Ecol., 1980, v. 49, N 3, p. 687—697.
66. Schlosser I. J., Buffington J. D. The energetics of r- vs. K-selection in two African strains of *Aedes aegypti*.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1977, v. 70, N 2, p. 196—202.
67. Terzian L. A., Stahler N. The effects of larval population density on some laboratory characteristics of *Anopheles quadrimaculatus Say*.— J. Parasitol., 1949, v. 35, N 3, p. 487—498.
68. Trimble R. M., Swith S. M. Geographic variation in development time and predation in the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae).— Can. J. Zool., 1978, v. 56, N 10, p. 2156—2165.
69. Siddique T. F., Aslam Y., Reisen W. K. The effects of larval density on selected immature and adult attributes in *Gulex tritaeniorhynchus* Giles.— Trop. Med., 1976, v. 18, N 4, p. 195—202.
70. Sokal R. R., Taylor C. E. Selection at two levels in hybrid populations of *Musca domestica*.— Evolution, 1976, v. 30, N 3, p. 509—522.

71. Sullivan R. L., Sokal R. R. The effects of larval density on several strains of the house fly.— Ecology, 1963, v. 44, N 1, p. 120—130.
72. Watt A. D., Dixon A. F. G. The role of cereal growth stages and crowding in the induction of alatae in *Sitobion avenae* and its consequences for population growth.— Ecol. Entomol., 1981, v. 6, N 4, p. 441—447.
73. Wijeyarante P. M., Seawright J. A., Weidhaas D. E. Devolopment and survival of a natural population of *Aedes eagypti*.— Mosquito News, 1974, v. 34, N 1, p. 36—42.

СОДЕРЖАНИЕ

Ф. В. Кряжимский. Энергетический обмен и дифференциация животных по размерам тела 3
В. С. Балахонов. Сезонный рост, развитие и биоэнергетика популяции красных полевок Полярного Урала . . . 11
С. Н. Постников. Экология и энергетика роста и развития воробьиных птиц 21
С. Н. Постников. Популяционные особенности роста и развития рябинника 38
О. А. Пястолова, Д. Н. Тархнишвили. Рост и развитие личинок трех видов тритонов при совместном обитании в естественных условиях 48
Л. А. Ковальчук. Регуляция энергетического обмена в процессе роста и развития амфибий 56
Д. В. Зейферт. Некоторые аспекты биоэнергетики наземных моллюсков 76
И. А. Богачева, Л. В. Кулакова. Основные характеристики роста и энергетики питания листогрызущих насекомых Севера при разных температурах 86
И. А. Богачева. Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых 99
Н. В. Николаева. Особенности личиночного развития кровососущих комаров в условиях Севера 109

УДК 577.3+591.5

Энергетический обмен и дифференциация животных по размерам тела. Кряжимский Ф. В.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Анализируются следствия криволинейности зависимости энергетических затрат от массы тела животных, выражаемой уравнением

$$M=a\cdot W^b,$$

где M — энергозатраты, W — масса тела, a и b — постоянные, причем $0<b<1$.

Показано, что при постоянных a и b суммарные энергозатраты группы разноразмерных животных всегда меньше, чем группы одинаковых по массе тела особей той же численности и биомассы. Если размеры тела животных ограничены с двух сторон, то при равной численности и биомассе наименьшими энергозатратами обладает группа, состоящая только из самых мелких и самых крупных особей. При этом всегда существует такое соотношение их численностей, при котором минимизируются как суммарные, так и удельные (на единицу биомассы) энергетические затраты.

Стремление к бимодальности распределения по размерам тела часто наблюдается в экспериментах по влиянию высокой плотности на рост группы одновозрастных животных (особенно водных). Можно предположить, что в этом случае действие внутрипопуляционных механизмов регуляции, приводящее к изменению распределения животных по массе тела, является групповой адаптивной реакцией, так как оно направлено на снижение суммарных энергозатрат.

Илл. 2. Библ. 37 назв.

УДК 577.3+591.5

Сезонный рост, развитие и биоэнергетика популяции красных полевок Полярного Урала. Балахонов В. С.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приведены данные о сезонной динамике размеров тела и индексов внутренних органов красных полевок Полярного Урала. Зимой популяция состоит из неполовозрелых особей средним весом 15,8 г. Весенний рост и развитие особей начинаются в апреле. В зависимости от конкретной экологической ситуации года первая генерация появляется в июне, а первые сеголетки начинают присутствовать в уловах в начале июля; размножение прекращается в середине августа, иногда растягиваясь до сентября. Зимой минимальное потребление кислорода полевками наблюдается при 20—21 °С, а летом при 26—28 °С, оставаясь практически постоянным (1,7—1,9 мл/г·ч) во всех возрастных группах. Летом в диапазоне температур 4—30 °С энергозатраты перезимовавших полевок изменяются от 5,5 до 14,5 ккал·сут на полевку, половозрелых сеголеток — от 4 до 11,7 ккал·сут, неполовозрелых — от 3,5 до 13,2 ккал. Зимой в этом же диапазоне температур энергозатраты их изменяются от 3,5 до 7,8 ккал.

Табл. 4. Илл. 3. Библ. 27 назв.

УДК 598.20+598.8

Экология и энергетика роста и развития воробьиных птиц. Постников С. Н.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Исследовали видовые, популяционные и сезонные особенности роста массы тела, развития морфологических преобразований и энергетических потребностей у трех видов воробьиных птиц в районе г. Свердловска (59°50′ с. ш.). У птенцов зебровой амадины после 11-дневного увеличения веса тела наблюдался период (9 дней) стабилизации веса тела, а у полевого воробья и скворца он отсутствовал и после достижения максимального веса отмечено снижение. Развитие морфологических преобразований у скворца завершалось в течение 4—5 дней, а у зебровой амадины этот период продолжался 11 дней. Энергия, использованная на рост у птенцов зебровой амадины и обыкновенного скворца, была самая высокая в первые четыре дня, а у полевого воробья — на восьмые сутки. Количество энергии, используемое для роста птенцов в гнезде в выводке из четырех птенцов зебровой амадины равно 522 ккал, полевого воробья — 594 и скворца — 3665.

Сравнение наших материалов с литературными данными показало, что у полевых воробьев ленинградской популяции самый короткий период пребывания птенцов в гнезде — 13 дней. Птенцы скворца норвежской популяции находятся в гнезде на три дня меньше, чем украинской. Сокращение гнездового периода в условиях Субарктики — важное эволюционное приспособление, обеспечивающее успешное гнездование. Рост веса тела весенней и осенной генераций зебровой амадины первые 12 дней не различался, а в последующие восемь дней вес птенцов осенней генерации был выше, чем у весенней. У птенцов полевого воробья сезонные различия были выражены больше: вес однодневных птенцов второй кладки был выше, они на два дня раньше достигали максимального веса.

Табл. 3. Илл. 10. Библ. 15 назв.

УДК 598.20+598.847

Популяционные особенности роста и развития рябинника. Постников С. Н.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Изучали рост и развитие рябинников на Среднем Урале (56°50′ с. ш.) и в Субарктике (66° с. ш.). Рост массы тела птенцов среднеуральской популяции больше изменялся, чем у птиц субарктической. В Субарктике у рябинников оперение на 10 птерилиях развивалось раньше, чем на Среднем Урале. Ускоренный темп развития кроющего тело оперения позволяет птенцам северной популяции в более молодом возрасте начать экономию энергии за счет снижения теплоотдачи во время пребывания в гнезде и сократить энергетические расходы.

Табл. 3. Илл. 2. Библ. 22 назв.

УДК 577.3+591:5

Рост и развитие личинок трех видов тритонов при совместном обитании в естественных условиях. Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Исследованы особенности роста и развития личинок *Triturus vittatus* Jen., *T. vulgaris* L., *T. cristatus* Laur. в одном из водоемов Восточной Грузии на высоте 1300—1400 м. Установлены сроки размножения, эмбрионального и личиночного развития и их зависимость от факторов внешней среды (температура, трофические связи, метаболическая регуляция).

Табл. 3. Илл. 3. Библ. 19 назв.

УДК 577.3+591:5

Регуляция энергетического обмена в процессе роста и развития амфибий. Ковальчук Л. А.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

В результате анализа эколого-биохимических особенностей энергетического обмена у представителей бесхвостных земноводных, обитающих в разных географических широтах, выявлена единая картина динамики окислительного метаболизма у животных в процессе их роста и развития. Показана разнонаправленность характера реакций организма хвостатых и бесхвостых амфибий на повышение плотности популяции по ряду показателей окислительного метаболизма.

Табл. 4. Илл. 7. Библ. 54 назв.

УДК 594.38

Некоторые аспекты биоэнергетики наземных моллюсков. Зейферт Д. В.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Проанализированы существующие методы расчета потока энергии через популяции наземных моллюсков. Определены эти показатели для популяций *Bradybaena fruticum* (Müller), обитающих в Предуралье и Зауралье. Полученные результаты свидетельствуют о сходстве величин потоков энергии в исследованных географиечских регионах. Отмечено, что в соседних местообитаниях в разные годы величина потока энергии варьирует от 11,0 до 94,1 кДж/м^2/год.

На примере лабораторной колонии тропической улитки *Achatina fulica* Bowdich охарактеризовано влияние температуры среды на продуктивность популяций. Эффективность использования пищи на рост (K_2) при комнатной температуре равна 5,66 %. Этот же показатель, рассчитанный для природных условий (на основе литературных данных), равен 18,5 %. Факторы, определяющие снижение K_2 в природных популяциях наземных моллюсков, помимо температуры, имеют значение только в оптимальных климатических условиях, где моллюски способны существовать в более широком спектре местообитаний, чем у границы видового ареала.

Табл. 8. Илл. 1. Библ. 68 назв.

УДК 574.46+591.134+591.543

Основные характеристики роста и энергетики питания листогрызущих насекомых Севера при разных температурах. Богачева И. А., Кулакова Л. В.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Обсуждаются данные по росту, питанию и некоторым особенностям энергетики листогрызущих насекомых Севера, полученные в экспериментах на 11 видах при содержании их в условиях разных температур. Показано, что для личинок этих видов характерен быстрый рост в условиях повышенных (около 20°) температур, который обеспечивается высокой интенсивностью потребления корма. Коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$ не зависит от температуры.

Табл. 2. Библ. 19 назв.

УДК 574.46+591.134+591.531.1

Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых. Богачева И. А.—

В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Изучены основные характеристики питания и роста видов насекомых-дендрофагов, обычных для зоны Приобской лесотундры. Обнаружено, что коэффициент использования съеденной пищи на рост $\Delta P/C$ уменьшается от начала к концу сезона от 30—35 до 10—15 %. Это уменьшение скоррелировано со снижением обводненности листьев ($r=0{,}85$). Интенсивность питания личинок, несколько возрастающая к концу сезона, не может компенсировать снижения коэффициента $\Delta P/C$, поэтому виды, развивающиеся в конце вегетационного сезона, характеризуются более медленным ростом. Обсуждается динамика численности насекомых в связи с сезонными особенностями их энергетики.

Табл. 2. Илл. 2. Библ. 33 назв.

УДК 574.46+591.134+595.771

Особенности личиночного развития кровососущих комаров в условиях Севера. Николаева Н. В.— В сб.: Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Приведены многолетние данные о сроках развития личинок комаров рода *Aedes* в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала. Сравнительно небольшие различия в длительности развития микропопуляций в пределах одной генерации и в разные годы обусловлены наличием оптимального температурного режима и достаточных запасов корма. Отклонения от нормального сезонного хода температур приводят к замедлению темпов развития подавляющей массы особей *A. communis* и *A. pullatus* в лесных водоемах. Не обнаружено различий в скорости развития микропопуляций при низкой и высокой плотности, однако вылет имаго во втором случае более продолжителен. Длительность вылета комаров разных генераций в значительной степени зависит от продолжительности отрождения личинок из яиц. Несмотря на высокую экологическую гетерогенность водоемов, изменчивость скорости развития отдельных групп личинок невелика.

Табл. 3. Илл. 1. Библ. 73 назв.

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и РИСО Уральского научного центра
Академии наук СССР

Редактор **К. И. Ушакова**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Корректоры **О. П. Естишина, В. С. Кубина**

Сдано в набор 29.06.84. Подписано в печать 01.07.85.
НС 11252. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2.
Литературная гарнитура. Печать высокая. Печ. л. 8,5.
Уч.-изд. л. 10,5. Тираж 700. Заказ 423. Цена 1 р. 60 к.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-199,
Первомайская, 91.
Издательство «Уральский рабочий»,
Свердловск, просп. Ленина, 49.