

УДК 591.185.6

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО ФОТОТРОПИЗМА У НЕКОТОРЫХ ГИДРОБИОНТОВ В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Н.Е. Николаева

Тверской государственный университет, Тверь

Проведено изучение фототропизма у пресноводных гидробионтов в полевых условиях. Разработан новый подход к изучению фототропизма у водных беспозвоночных с использованием светоловушек. Было показано, что знак и интенсивность реакции подвержены значительным колебаниям. Установлено, что реакция фототропизма у гидробионтов связана с особенностями их биологии и имеет приспособительное значение. Наиболее тесная связь обнаружена с местом обитания, характером питания и способом дыхания, что свидетельствует о том, что свет для них выполняет сигнальную функцию и выступает как признак поверхности водоема или открытой воды.

Ключевые слова: *фототропизм, фототаксис, гидробионты, реакция на свет, светоловушка, светодиоды.*

Введение. Большинство исследований движения на свет беспозвоночных животных проводилось в двух направлениях: (1) изучение фототропизма у наземных беспозвоночных, главным образом летающих насекомых и (2) выявление роли света при осуществлении суточных вертикальных миграций морскими планктонными ракообразными. Вопросы фототропизма животных, обитающих в мелководных пресных водоемах, остаются малоизученными, а имеющаяся разрозненная информация не дает целостного представления об их фотоориентационном поведении.

Беспозвоночные животные являются неотъемлемой частью любого водоема, их значение в организации его экосистемы велико. Они занимают главнейшее место в трофической структуре водоемов, участвуют в деструкции органического вещества и играют важную роль в формировании качества воды.

Особенности реакции фототропизма у разных видов отражают роль света как экологического фактора, определяющего условия жизнедеятельности данных гидробионтов. В результате, исключительно актуальным представляется изучение этой реакции и ее роли в структуре сложных взаимоотношений организмов со средой. Данная статья посвящена изучению причин и особенностей фототропизма пресноводных беспозвоночных небольших стоячих водоемов.

Методика. Основную часть исследований проводили в двух небольших стоячих водоемах Калининского р-на Тверской обл. (д. Пуково, д. Ферязкино) с 2004 по 2010 г. Специально для исследований была разработана новая методика с применением подводных светоловушек. В экспериментах было использовано три модели ловушек, из них две – оригинальной конструкции (Николаева, 2007б, 2008, 2009). Источником света служили светодиоды белого света (Николаева, 2005, 2007а). Светоловушку устанавливали с 23.00 до 04.00 ч. под поверхностью воды. Контрольные сборы осуществляли аналогичной ловушкой без света и водным сачком.

За период исследований светоловушками было собрано 78 видов насекомых, моллюсков и водяных клещей общим количеством более 50 тыс. экз. Часть материала была определена специалистами соответствующих направлений. В некоторых случаях, когда определение до вида было затруднено или подсчет видов по отдельности не представлялся возможным, животные объединялись в группы, включающие один род или семейство. При математической обработке каждая из таких систематических категорий учитывались как одна единица.

Заключения об интенсивности положительного фототропизма были сделаны на основании сравнений между уловами, произведенными ловушкой со светом и водным сачком. Несмотря на различия при использовании разных методов лова, путем сравнения этих результатов мы пытались оценить относительную степень положительного фототропизма для разных видов. В случае регулярного превышения количества представителей какого-либо вида в светоловушке над их количеством в уловах сачком мы выдвигали предположение о выраженном положительном фототропизме у данного вида. Всего было проведено сравнение результатов 70 полевых экспериментов 2004–2010 гг.

Для обработки и анализа результатов использовались программы Microsoft Excel 2003 (Microsoft Corporation) и Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.). Так как распределение значений в результатах уловов отличалось от нормального, вместо среднего значения рассчитывалась медиана (*Me*). Для оценки статистической значимости результатов использовали непараметрические критерии – коэффициенты Манна-Уитни и Вилкоксона. В качестве порогового уровня статистической значимости было принято значение $p \leq 0,05$. Для исследования связи между результатами применяли ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Для сравнения видового состава уловов – коэффициент сходства Серенсена.

При выборе терминологии мы придерживались классификации Г.А. Мазохина-Поршнякова (Мазохин-Поршняков, 1977), согласно которой фототропизм – целенаправленный двигательный акт,

мотивированный внутренним состоянием организма, ориентирующим фактором для которого является свет.

Результаты. При оценке количественного соотношения представителей разных видов животных в сборах, произведенных светоловушкой и сачком в один и тот же день в 66 случаях из 70 (94%) характеристики сравниваемых групп совпадают на уровне значимости более 0,05 (по коэффициенту Манна-Уитни); статистически достоверные различия между уловами в этом случае отсутствуют. При сравнении видового состава этих уловов выявлено сходство – в среднем 0,74 по коэффициенту Серенсена. Данные показатели свидетельствуют о сходстве результатов, полученных двумя методами сбора, хотя корреляции в большинстве случаев (71%) между ними не прослеживается.

Для анализа интенсивности положительного фототропизма нами было отобрано 47 видов и других систематических групп, представленных достаточным для статистической обработки количеством экземпляров – от 26 до 10820 (табл. 1). При этом по каждому из водоемов рассчитывалась медиана значений результатов уловов за период 2004-2010 гг.

Таблица 1

Количество гидробионтов, собранных светоловушками в полевых условиях (от общего количества собранных особей)

№ п/п	Представители (вид, род, семейство)	Общее кол-во, экз.	д. Ферязкино, Ме, %	д. Пужово, Ме, %
	I группа			
1.	Trichoptera (куколки)	32	100	–
2.	Hydrachnidia (личинки)	3283	–	99,1
3.	<i>Acilius sulcatus</i> Linnaeus (личинки)	61	–	94,5
4.	<i>Diplodontus despiciens</i> Muller	80	92,3	–
5.	<i>Dytiscus circumcinctus</i> Ahrens (личинки)	179	91,1	89,5
6.	<i>Haliphys fulvus</i> Fabricius	58	–	89,7
7.	<i>Arrenurus spp.</i> (нимфы)	179	88,7	89,7
8.	<i>Sigara (Retrocorixa) semistriata</i> Fieber	141	–	86,2
9.	<i>Piona carnea</i> Koch	1105	–	85,8
10.	<i>Ilyocoris cimicoides</i> Linnaeus (личинки)	448	82,0	–
11.	<i>Haliphys confinis</i> Stephens	26	–	80,0
12.	<i>Piona nodata</i> Muller	1001	–	79,0
13.	сем. Ceratorogonidae (личинки)	501	92,0	63,2
14.	<i>Haliphys ruficollis</i> De Geer	592	74,7	78,7
15.	<i>Piona spp.</i> (нимфа)	1124	64,5	79,8
16.	<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> Fieber	315	–	72,0

№ п/п	Представители (вид, род, семейство)	Общее кол-во, экз.	д. Ферязкино, Ме, %	д. Пуково, Ме, %
17.	<i>Plea minutissima</i> Leach	411	66,8	–
18.	<i>Berosus luridus</i> Linnaeus	193	65,7	62,9
19.	<i>Notonecta glauca</i> Linnaeus (личинки)	219	68,4	60,0
20.	<i>Lestes virens</i> Charpentier	1112	61,5	–
21.	Diptera (куколки)	330	90,0	41,8
22.	сем. Chaoboridae (личинки)	6236	79,0	48,0
23.	<i>Segmentina montgazoniana</i> Borguignat	2263	95,1	26,3
24.	<i>Arrenurus globator</i> Muller	691	69,0	42,4
25.	<i>Arrenurus forpicatus</i> Neuman	147	61,5	39,4
26.	сем. Corixidae (личинки)	686	27,9	63,3
	2 группа			
27.	<i>Triaenodes bicolor</i> Curtis (личинки)	805	57,7	–
28.	<i>Lymnaea stagnalis</i> Say	332	56,9	–
29.	<i>Hygrotus inaequalis</i> Fabricius	105	–	55,1
30.	<i>Eylais</i> sp.	231	–	54,9
31.	<i>Porhydrus lineatus</i> Fabricius	204	57,5	48,6
32.	<i>Lestes sponsa</i> Hansemann	732	54,4	50,9
33.	подсем. Chironominae (личинки)	6955	56,0	48,2
34.	<i>Arrenurus buccinator</i> Muller	435	–	49,0
35.	подсем. Colymbetinae (личинки)	61	–	48,9
36.	<i>Graptodytes pictus</i> Fabricius	55	–	44,7
37.	<i>Graptodytes granularis</i> Linnaeus	161	40,0	47,5
38.	<i>Agabus undulatus</i> Schrank (личинки)	80	–	40,0
39.	<i>Sympetrum flaveolum</i> Linnaeus	202	41,7	34,1
40.	<i>Sympetrum danae</i> Sulzer	325	35,0	26,8
41.	<i>Sympetrum vulgatum</i> Linnaeus	172	21,4	27,9
42.	<i>Hyphydrus ovatus</i> Linnaeus (личинки)	588	56,0	9,3
43.	<i>Planorbis planorbis</i> Linnaeus	3738	45,8	14,9
44.	<i>Anisus perezi</i> Graells in Dupui	200	37,5	5,7
	3 группа			
45.	<i>Lymnaea lagotis</i> Schrank	1046	16,8	9,9
46.	<i>Coenagrion</i> sp.	433	14,6	10,3
47.	<i>Cloeon dipterum</i> Linnaeus	10820	13,6	8,1

Примечание. Виды расположены по группам, в порядке убывания положительного фототропизма.

Интенсивность фотореакции у многих гидробионтов оказалась сильно изменчивой, однако животных удалось разделить на три группы. Были приняты следующие диапазоны значений: 1-ая группа – хорошо

выраженный положительный фототропизм – уловы светоловушкой составляют более 60% ($Me \geq 60\%$) от общего объема улова (светоловушка + сачок); 2-ая группа – положительный фототропизм средней степени выраженности – $60\% > Me \geq 20\%$; 3-я группа – слабый положительный фототропизм или отсутствие реакции на свет – $Me < 20\%$. В случае расхождения показателей у представителей одного вида, но взятых из разных водоемов, предварительные выводы были сделаны на основании большего из значений, как возможности достижения данного уровня положительной фотореакции видом в конкретных условиях.

По результатам проведенных сравнений, в значительной степени в обоих исследованных водоемах привлекались светом и были отнесены к 1-ой группе следующие организмы: личинки равнокрылых стрекоз (*Lestes virens*); полужесткокрылые (*Hesperocorixa sahlbergi*, *Sigara semistriata*, *Ptyocoris cimicoides*, лич.; *Plea minutissima*, *Notonecta glauca*, лич.); хищные личинки жесткокрылых (*Dytiscus circumcinctus*, лич., *Acilius sulcatus*, лич.), имаго жесткокрылых сем. Halipliidae (*Haliplus ruficollis*, *Haliplus confinis*, *Haliplus fulvus*) и сем. Hydrophyllidae (*Berosus luridus*); куколки ручейников; личинки двукрылых сем. Ceratopogonidae; водяные клещи (*Piona carnea*, *Piona nodata*, *Diplodontus despiciens*), нимфы и личинки водяных клещей (*Arrenurus spp.*, нимфы, *Piona spp.*, нимфы, Hydrachnidia, лич.).

Высокие показатели положительной фотореакции только по одному из водоемов и средние значения по другому показали: полужесткокрылые (сем. Corixidae, лич.); куколки двукрылых (сем. Culicidae, Chaoboridae, Chironomidae); личинки двукрылых (сем. Chaoboridae); водяные клещи (*Arrenurus globator*, *Arrenurus forpicatus*); моллюски (*Segmentina montgazoniana*).

Ко 2-ой группе со средним уровнем положительного фототропизма были отнесены: личинки равнокрылых стрекоз (*Lestes sponsa*); личинки разнокрылых стрекоз (*Sympetrum flaveolum*, *Sympetrum vulgatum*, *Sympetrum danae*); хищные личинки жесткокрылых (подсем. Colymbetinae, лич., *Agabus undulatus*, лич.); имаго мелких видов жесткокрылых сем. Dytiscidae (*Graptodytes granularis*, *Graptodytes pictus*, *Porhydrus lineatus*, *Hygrotus inaequalis*); личинки ручейников (*Triaenodes bicolor*); личинки двукрылых подсем. Chironominae; водяные клещи (*Eylais sp.*, *Arrenurus buccinator*); моллюски (*Lymnaea stagnalis*).

В промежуточную группу между 2-ой и 3-й группой попали три вида, имеющие сильно различающиеся показатели для разных водоемов: личинки жесткокрылых *Hyphydrus ovatus*; моллюски *Planorbis planorbis* и *Anisus perezi*.

К 3-й группе были отнесены следующие виды: личинки поденок *Cloeon dipterum*; младшие возрастные стадии личинок равнокрылых стрекоз *Coenagrion sp.*; водомерки *Gerris spp.*, лич.; личинки жуков

Haliplus spp., лич.; личинки двукрылых подсем. Tanypodinae; моллюски *Lymnaea lagotis*.

При сравнении данных двух водоемов по 27 общим видам, сходные результаты (разность медиан менее 25%) показали 19 видов: *Cloeon dipterum*, *Sympetrum flaveolum*, *Sympetrum vulgatum*, *Sympetrum danae*, *Lestes sponsa*, *Coenagrion sp.*, *Dytiscus circumcinctus*, *Graptodytes granularis*, *Berosus luridus*, *Haliplus ruficollis*, *Porhydrus lineatus*, *Arrenurus forpicatus*, *Arrenurus spp.*, нимфа, *Piona spp.*, нимфа, подсем. Chironominae, подсем. Tanypodinae, *Lymnaea lagotis*, *Notonecta glauca* и *Gerris sp.*, лич. Из них стабильные результаты в пределах каждого из водоемов (разность значений за разные годы не более 25 %) показали 14 видов: *Cloeon dipterum*, *Sympetrum vulgatum*, *Lestes sponsa*, *Coenagrion sp.*, *Dytiscus circumcinctus*, *Graptodytes granularis*, *Berosus luridus*, *Porhydrus lineatus*, *Arrenurus forpicatus*, *Arrenurus spp.*, нимфа, *Piona spp.*, нимфа, подсем. Tanypodinae), *Lymnaea lagotis*, *Gerris sp.* лич.

Пять видов характеризовались варьирующими показателями фотореакции в одном из водоемов – *Sympetrum flaveolum*, *Sympetrum danae*, *Haliplus ruficollis* или в обоих водоемах – подсем. Chironominae, *Notonecta glauca*.

Почти все виды, показавшие значительные различия в результатах между двумя водоемами (разность медиан более 25%), имели большие колебания фотореакции и по результатам, полученным в пределах каждого из водоемов: отряд Diptera, кук.; сем. Corixidae, лич.; сем. Chaoboridae, лич., или одного из них: *Huhydrus ovatus*, лич.; сем. Ceratopogonidae, лич., *Arrenurus globator*. Только один вид по результатам проведенных экспериментов обладал устойчивой реакцией в пределах каждого из водоемов – *Planorbis planorbis*.

Обсуждение. Естественно, что показатели интенсивности положительного фототропизма будут лежать в широких пределах, что и было получено в наших исследованиях. Однако наибольший диапазон колебаний наблюдался у видов с умеренно выраженным положительным фототропизмом, таких как *Sympetrum flaveolum*, *Sympetrum danae*, *Planorbis planorbis*, *Segmentina montgazoniana*, *Arrenurus globator*, подсем. Chironominae, сем. Chaoboridae, сем. Ceratopogonidae, сем. Corixidae, лич. По-видимому, именно для данной группы животных знак и интенсивность фотореакции в большей степени, чем для других видов, является лишь одной из форм приспособительного поведения, не имеет постоянного значения, зависит от конкретных условий обитания и меняется в зависимости от конкретных потребностей организма.

Для конкретизации результатов с двумя видами (*Planorbis planorbis*, *Segmentina montgazoniana*) нами были проведены дополнительные эксперименты в лабораторных условиях при контролируемых характеристиках среды и с ограниченным количеством

объектов. В результате лабораторных экспериментов с *Planorbis planorbis* было подтверждено, что катушки обладают умеренным положительным фототропизмом, но предпочтение освещенных участков у экземпляров из водоема д. Ферязкино действительно выражено сильнее (Николаева, 2010). Результаты данных экспериментов совпадают с результатами полевых исследований (д. Ферязкино – 45,8%, д. Пуково – 14,9%). Моллюски *Segmentina montgazoniana* во время лабораторных экспериментов активно и быстро передвигались как в направлении источника света, так и от него, но в результате общий сдвиг происходил главным образом от света. В условиях светоловушки, где обратный выход затруднен, большая часть привлеченных сегментин остается внутри, следовательно, их количество в большей степени будет зависеть от доступности проникновения внутрь ловушки. Этим вероятно и объясняются значительные различия в результатах по двум водоемам (д. Ферязкино – 95,1%, д. Пуково – 26,3%).

Для водяного клеща *Arrenurus globator*, составлявшего в наших исследованиях в сборах светоловушкой от 39,5 до 90,7%, в некоторых работах был зафиксирован отрицательный фототропизм (Bottger, 1962, цит. по: Алексеев, Флеров, 1972), что говорит о еще большем диапазоне значений проявляемой им фотореакции.

Относительно представители подсемейства Chironominae следует отметить, что они относились к нескольким видам, а как было показано ранее (Заболоцкий, 1939; Алексеев, Флеров, 1972), фототропизм у личинок хирономид разных видов значительно отличается и сильно зависит от местообитания (бентос, минирующие формы и т.д.), от наличия гемоглобина, от возрастной группы и времени года. В наших исследованиях подавляющее большинство личинок хирономид с положительным фототропизмом относились к младшим возрастным категориям или были лишены гемоглобина, с наличием которого становится возможным проявление устойчивого отрицательного фототропизма. Личинки семейства Chaoboridae относились к одному виду, но также в большинстве случаев принадлежали к младшим возрастам, у которых и в других исследованиях (La Row, 1971; Swift, Forward, 1982) был отмечен положительный фототропизм, постепенно, с возрастом, сменяющийся отрицательным.

Наиболее тесная связь реакции на свет была обнаружена с местом обитания, питанием и способом дыхания животных. У видов, активно плавающих в толще воды, уровень положительного фототропизма оказался намного выше, чем у бентосных. У дышащих атмосферным кислородом положительный фототропизм выше, чем у животных с жаберным дыханием. При этом, чем больше потребность в кислороде или чем менее совершенны органы дыхания, тем ярче проявляется положительная фотореакция. У хищников степень

положительного фототропизма выше, чем у растительноядных видов, и тем более выше, чем у детритофагов. Причем у хищников наблюдается зависимость от местообитания их пищевых объектов – питающиеся планктоном предпочитают более освещенные места, чем питающиеся бентосными видами. Наблюдаемая сильная зависимость от стадии развития животного объясняется изменением его биологии и, следовательно, потребностей объекта.

Заключение. Фотореакция у многих из исследуемых видов гидробионтов оказалась сильно изменчива и отличалась как в пределах одного водоема, так и при сравнении результатов по двум водоемам, однако животных удалось условно разделить на три группы с различной степенью выраженности положительного фототропизма. Принадлежность к группе оказалась тесно связана с особенностями биологии. В наибольшей степени обнаружена связь фототропизма с местом обитания, характером питания и способом дыхания животных, что свидетельствует о том, что свет для них выполняет сигнальную функцию и выступает как признак поверхности водоема или открытой воды.

Список литературы

- Алексеев В.А., Флеров Б.А.* 1972. Действие фенола на фотореакцию и устойчивость *Chironomus plumosus* и *Limnochares aquaticus* // Биол. внутр. вод. Инф. бюл. № 13. С. 33-37.
- Заболотский А.А.* 1939. Термо- и фототаксисы личинок Chironomidae // Зоол. журн. Т. 18. Вып.6. С.976-986.
- Мазохин-Поршняков Г.А.* 1977. Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М.: Изд-во МГУ. 223 с.
- Николаева Н.Е.* 2005. Возможности использования светодиодов (LED) в качестве источника света в подводной светоловушке для изучения гидробионтов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 1. С. 103-107.
- Николаева Н.Е.* 2007а. Применение светодиодов (LED) для привлечения гидробионтов в подводные светоловушки // Сб. науч. тр. по материалам междунар. науч.-практ. конф. «Современные направления теоретических и прикладных исследований» (Одесса, 15–25 марта 2007 г.). Т. 20. Биология. Сельское хозяйство. С. 11-14.
- Николаева Н.Е.* 2007б. Сравнительный анализ эффективности работы трех моделей подводных светоловушек для сбора и изучения гидробионтов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 5. С. 119-123.
- Николаева Н.Е.* 2008. Новая конструкция подводной светоловушки и ее использование для сбора гидробионтов // Зоол. журн. Т. 87. № 9. С. 1134-1136.
- Николаева Н.Е.* 2009. Основные конструкции подводных светоловушек, предназначенных для сбора и изучения беспозвоночных и позвоночных животных // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 16. С. 70-88.

Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". 2015. № 1

Николаева Н.Е. 2010. Изменение фототаксиса у моллюска *Planorbis planorbis* под влиянием некоторых факторов внешней среды // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 20. С. 37-44.

La Row E. 1971. Response of *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) larvae to different wavelengths of light // Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 64. №2. P. 461–464.

Swift M.C., Forward R.B. 1982. Photoresponses of second-instar *Chaoborus* larvae // J. Insect Physiol. V. 28. № 2. P. 183-187.

INTENSITY OF THE POSITIVE PHOTOTROPISM IN SOME HYDROBIONTS UNDER THE NATURAL CONDITIONS

N.E. Nikolaeva

Tver State University, Tver

The phototropism of the fresh-water hydrobionts has been studied under the natural conditions. The new approach to the study of the phototropism in water invertebrates with an aid of light-traps is developed. The direction and intensity of the reaction of the phototropism are quite variable. The phototropism of hydrobionts is adaptive and linked with the peculiarities of their biology. The closest relation with the habitat and the way of breathing is revealed. This shows, that the light plays a signal function as an indicator of both water surface and the open water.

Keywords: *phototropism, phototaxis, hydrobionts, reaction to the light, light-trap, light-emitting diodes.*

Об авторе

НИКОЛАЕВА Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, старший преподаватель биологии, ФГБОУ ВПО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: calvia@yandex.ru

Николаева Н.Е. Интенсивность положительного фототропизма у некоторых гидробионтов в естественной среде обитания / Н.Е. Николаева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2015. № 1. С. 75-83.