

УДК 591.5

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОТРОПИЗМА ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОТ ОСОБЕННОСТЕЙ ИХ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ, МЕСТООБИТАНИЯ, ДЫХАНИЯ И ПИТАНИЯ

Н.Е. Николаева

Тверской государственной университет, Тверь

Установлено, что интенсивность и знак фототропизма у пресноводных беспозвоночных зависят от особенностей их передвижения, местообитания, питания и дыхания. У видов, активно плавающих в толще воды, наблюдались более высокие показатели положительного фототропизма, чем у бентосных. У животных, дышащих атмосферным кислородом, положительный фототропизм был выражен в большей степени, чем у животных с жаберным дыханием. При этом, чем больше потребность в кислороде или чем менее совершенны органы дыхания, тем ярче проявлялась положительная фотореакция. У хищников интенсивность положительного фототропизма выше, чем у растительноядных видов, и значительно выше, чем у детритофагов. У хищников обнаружена зависимость фотореакции от местообитания их пищевых объектов.

Ключевые слова: водные беспозвоночные, поведение, фототропизм, фототаксис, реакция на свет.

DOI: 10.26456/vtbio134

Введение. Знак фототропизма у гидробионтов может зависеть как от факторов внешней среды (температура, интенсивность освещения, концентрация кислорода и др.), так и от особенностей их биологии (местообитание, способ дыхания, характер питания и добывания пищи, межвидовые отношения, в том числе избегание хищника, необходимость миграций, стадия онтогенеза и др.). Например, замечено, что выбор определенного уровня освещенности у гидробионтов достоверно отражает вертикальную структуру зооценоза пресноводного водоема (Кауфман, 1995). Также была обнаружена связь между реакцией животных на свет и содержанием в воде некоторых веществ. В условиях резкого дефицита кислорода или повышения концентрации углекислого газа и других вредных веществ многие представители из фотонегативных становятся фотопозитивными и, ориентируясь на свет, всплывают к поверхности (Loeb, 1918; Clarke, Wolf, 1932; Nagell, 1977; Константинов, 1986 и др.). Направление изменений реакции на свет зачастую зависит от

места и характера питания животных (Кауфман, 1984,1995).

В ранее проведенных исследованиях нами были установлены виды и группы видов пресноводных беспозвоночных, проявляющих положительный фототропизм в естественной среде обитания (Николаева, 2015а, б) и в условиях лабораторного эксперимента (Николаева, 2019б). Экспериментально было проверено влияние на фототропизм некоторых видов животных таких факторов внешней среды, как температура воды, интенсивность освещения и предварительная световая адаптация (Николаева, 2010, 2014, 2019а). Задачей данной работы является выявление наличия или отсутствия зависимостей между степенью положительного фототропизма у изученных нами объектов и такими аспектами их биологии как особенности передвижения, местообитания, дыхания и питания

Методика. Для данной работы были проанализированы результаты полевых и лабораторных экспериментов с подводными светоловушками с 1999 по 2010 год. (Николаева, 2015а, б, 2019б). Общее число животных в этих экспериментах составило более 80 тыс. экз. Интенсивность положительного фототропизма оценивалась по числу животных, собранных светоловушками, от общего числа гидробионтов, собранных светоловушками и сачком (полевые эксперименты), или от общего числа особей, участвующих в эксперименте (лабораторные эксперименты).

Согласно принятой нами терминологии «тропизм» – целенаправленный двигательный акт, мотивированный внутренним состоянием организма (Мазохин-Поршняков, 1977)

Результаты исследований. В результате ранее проведенных исследований в полевых и лабораторных условиях по степени интенсивности положительного фототропизма гидробионты были условно разделены нами на три группы (Николаева, 2015а, 2015б, 2019б). В данной работе мы использовали то же деление исследуемых животных на группы: 1-я группа – хорошо выраженный положительный фототропизм; 2-я группа – положительный фототропизм средней степени выраженности; 3-я группа – слабый положительный фототропизм или отсутствие реакции на свет. Все данные полевых и лабораторных исследований были объединены нами в общую таблицу (табл. 1).

Медиана значений интенсивности фототропизма рассчитана на основе объединенных результатов полевых и лабораторных экспериментов. Она отражает процент попадания животных в светоловушку и, следовательно, чем выше значение медианы интенсивности фототропизма, тем более выражена положительная реакция животных на свет.

Таблица 1

Интенсивность положительного фототропизма у гидробионтов

Представители (вид, род, семейство)	Интенсивность фототропизма		Питание	Место- обитание	Дыха- ние
	Группа *	Me**			
Gastropoda					
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus)	2	48,1	раст.	растит.	атм.
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus)	2	36,5	раст.	растит.	атм.
<i>Segmentina montgazoniana</i> Bourguignat	2	26,3	раст.	бентос	атм.
<i>Anisus perezii</i> (Graëlls)	2	24,2	раст.	растит.	атм.
<i>Lymnaea lagotis</i> (Schrank)	2	23,1	раст.	растит.	атм.
Hydrachnidia					
Hydrachnidia (лич.)	1	99,1	пар.	плав.	раств.
<i>Diplodontus despiciens</i> Muller	1	92,3	хищ.	плав.	раств.
<i>Arrenurus</i> spp. (нимфа)	1	89,2	хищ.	плав.	раств.
<i>Piona carnea</i> (Koch)	1	80,9	хищ.	плав.	раств.
<i>Piona</i> spp. (нимфа)	1	79,8	хищ.	плав.	раств.
<i>Piona nodata</i> (Muller)	1	70,7	хищ.	плав.	раств.
<i>Arrenurus globator</i> (Muller)	1	67,9	хищ.	плав.	раств.
<i>Eylais</i> sp.	1	62,6	хищ.	плав.	раств.
<i>Arrenurus buccinator</i> (Muller)	1	62,6	хищ.	плав.	раств.
<i>Arrenurus forpicatus</i> Neuman	1	61,5	хищ.	плав.	раств.
Insecta					
Ephemeroptera					
<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus) (лич.)	3	11,4	детр.	бентос	раств.
Odonata					
<i>Lestes virens</i> (Charpentier)	2	59,0	хищ.	растит.	раств.
<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann)	2	57,0	хищ.	растит.	раств.
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus)	2	38,4	хищ.	бентос	раств.
<i>Sympetrum danae</i> (Sulzer)	2	32,2	хищ.	бентос	раств.
<i>Coenagrion</i> sp.	2	31,6	хищ.	растит.	раств.
<i>Sympetrum vulgatum</i> (Linnaeus)	2	26,1	хищ.	бентос	раств.
Hemiptera					
<i>Sigara (Retrocorixa) semistriata</i> (Fieber)	1	86,2	раст.	плав.	атм.
<i>Plea minutissima</i> Leach	1	79,3	хищ.	плав.	атм.
<i>Pyocoris cimicoides</i> (Linnaeus) (лич.)	1	72,8	хищ.	плав.	атм.
сем. Corixidae (лич.)	1	72,6	раст.	плав.	атм.
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber)	1	72,0	раст.	плав.	атм.
<i>Notonecta glauca</i> Linnaeus (лич.)	1	64,2	хищ.	плав.	атм.
<i>Gerris</i> sp., лич.	3	10,9	хищ.	на воде	атм.
Coleoptera (личинки)					
<i>Dytiscus circumcinctus</i> Ahrens	1	90,3	хищ.	растит.	атм.
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus)	1	94,5	хищ.	растит.	атм.
подсем. Colymbetinae	1	69,2	хищ.	растит.	атм.

Представители (вид, род, семейство)	Интенсивность фототропизма		Питание	Место-обитание	Дыха-ние
	Группа *	Me**			
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank)	2	55,9	хищ.	растит.	атм.
<i>Haliphus spp.</i>	3	19,8	детр.	бентос	раств.
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus)	3	17,4	хищ.	бентос	атм.
Coleoptera (имаго)					
<i>Haliphus (Liaphlus) fulvus</i> (Fabricius)	1	89,7	раст.	плав.	атм.
<i>Haliphus (Haliplidius) confinis</i> Stephens	1	80,0	раст.	плав.	атм.
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer)	1	75,1	раст.	плав.	атм.
<i>Berosus luridus</i> (Linnaeus)	1	72,0	детр.	плав.	атм.
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius)	1	66,2	хищ.	плав.	атм.
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius)	2	58,8	хищ.	плав.	атм.
<i>Graptodytes granularis</i> (Linnaeus)	2	55,0	хищ.	плав.	атм.
<i>Graptodytes pictus</i> (Fabricius)	2	45,1	хищ.	плав.	атм.
Trichoptera					
Trichoptera (куколки)	1	100,0	–	–	–
<i>Triaenodes bicolor</i> (Curtis) (лич.)	1	69,2	детр.	бентос	раств.
Diptera (личинки)					
сем. Ceratopogonidae	1	63,2	детр.	бентос	раств.
сем. Chaoboridae	2	49,6	хищ.	плав.	раств.
подсем. Chironominae	2	44,9	детр.	бентос	раств.
Diptera (куколки)	2	39,7	–	–	–
подсем. Tanypodinae	3	12,8	хищ.	бентос	раств.

Примечание. * – номер группы определен на основании полевых и лабораторных экспериментов; ** – медиана рассчитана на основе полевых и лабораторных экспериментов; лич. – личинки; раст. – растительный; хищ. – хищник; детр. – детритофаг; пар. – паразитический; растит. – передвигающийся по растениям; плав. – в толще воды; атм. – атмосферный кислород; раствор. – растворенный в воде кислород.

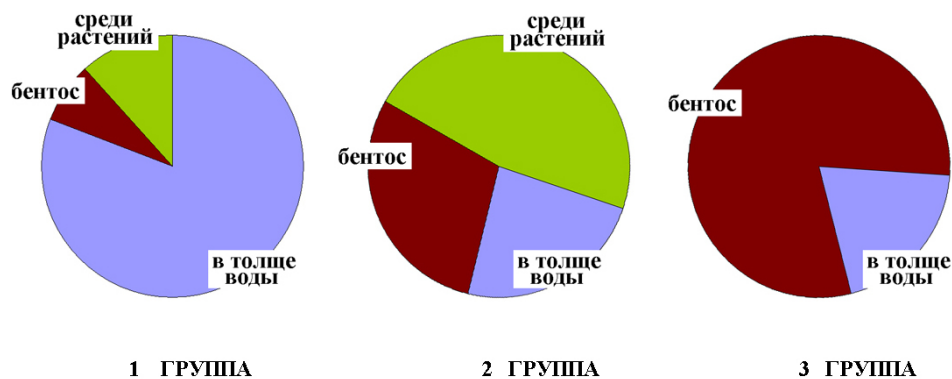


Рис. 1. Соотношение водных беспозвоночных, занимающих различные местообитания (по группам интенсивности фототропизма)

Анализируя зависимость фототропизма гидробионтов от особенностей их передвижения и местообитания и исходя из представленных в таблице данных, мы видим, что у большинства животных, активно плавающих в толще воды, значение медианы положительного фототропизма намного выше, чем у бентосных. На диаграмме (рис. 1) видно, что в первой группе гидробионтов преобладают именно свободноплавающие виды, а в третьей – бентосные. Вторая группа включает животных, перемещающихся в пространстве как по субстратам, так и в толще воды.



Рис. 2. Соотношение водных беспозвоночных с различными способами дыхания (по группам интенсивности фототропизма)

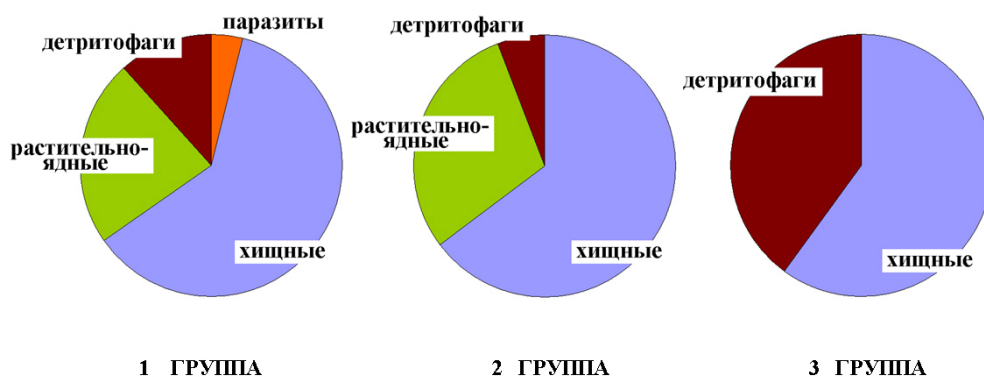


Рис. 3. Соотношение водных беспозвоночных с различными способами питания (по группам интенсивности фототропизма)

При изучении зависимости фототропизма от особенностей дыхания нами было выявлено, что у животных, дышащих атмосферным кислородом, положительный фототропизм обычно выше, чем у гидробионтов с жаберным дыханием. Процент животных,

дышащих атмосферным кислородом, снижается по направлению от первой группы к третьей (рис. 2). При этом, чем больше потребность в кислороде или чем менее совершенны органы дыхания, тем ярче проявляется положительная фотореакция.

В результате изучения зависимости фототропизма от особенностей питания было установлено, что у хищников степень положительного фототропизма выше, чем у растительноядных видов, и значительно выше, чем у детритофагов. Доля животных, питающихся детритом, в третьей группе намного больше, чем в первой и второй. Кроме того, у хищников наблюдается зависимость от местообитания их пищевых объектов – животные, питающиеся фотопозитивным планктоном, предпочитают более освещенные места, чем питающиеся бентосными видами.

Обсуждение. При формировании реакции положительного или отрицательного фототропизма происходит взаимодействие факторов внешней среды и организма конкретного животного. Рассмотренные нами особенности биологии гидробионтов тесно связаны между собой и, зачастую, видимая зависимость фототропизма от одной из них является не прямой, а опосредованной другими факторами. Например, проявляемый многими хищниками положительный фототропизм связан не с самим хищничеством, а с тем, что их пищевые объекты питаются растениями и держатся на более освещенных участках водоема. В то время как хищники, питающиеся бентосными видами, проявляют умеренный или слабо положительный фототропизм. С другой стороны, более интенсивный положительный фототропизм хищников по сравнению с растительноядными гидробионтами может быть следствием большей двигательной активности хищных животных или их дыханием атмосферным кислородом (большинство личинок жуков). Например, у личинок *Dytiscus circumcinctus* и *Acilius sulcatus* нами был зафиксирован строго положительный фототропизм, причем к источнику света они всегда ориентировались спинной стороной (дорсальная реакция), а при заходе в светоловушку двигались вперед задним концом тела с расположенным на нем дыхательным отверстием.

Большой интерес, на наш взгляд, при рассмотрении влияния особенностей дыхания животных на их фототропизм, представляет снижение положительного фототропизма у личинок стрекоз с функционально более эффективными органами дыхания. Личинки равнокрылых стрекоз (род *Lestes*), имеющие трахейные жабры, по интенсивности положительного фототропизма приближаются к животным первой группы. В то же время показатели фототропизма у личинок разнокрылых стрекоз (род *Sympetrum*) с кишечными жаберными трахеями, которые могут обеспечивать более 90% всего

газообмена (Тыщенко, 1986), располагаются около средних для второй группы значений. Но, кроме особенностей дыхания, для личинок стрекоз также прослеживается зависимость фототропизма от их местообитания и местообитания объектов их питания. Личинки равнокрылых стрекоз живут среди стеблей водных растений и питаются мелкими ракообразными (дафнии, циклопы, остракоды и т.д.), а личинки разнокрылых – обитают на дне водоемов и питаются обитающими на дне личинками поденок, комаров, клопами, олигохетами т.д.

Невысокая интенсивность положительного фототропизма у моллюсков может объясняться тем, что они хоть и нуждаются для дыхания в атмосферном кислороде, частично удовлетворяют свои потребности за счет дыхания всей поверхностью тела. Характер их питания также не подразумевает тесную связь с освещенными участками водоема.

Для выяснения причин положительной или отрицательной реакции на свет необходимо учитывать совокупность различных факторов, но один из них может стать решающим в той или иной ситуации. Например, среди клопов наиболее выраженный положительный фототропизм наблюдался нами у сем. *Corixidae*, причем как у имаго, так и у личинок, хотя они и относятся к нектобентической фауне. Питание у большинства смешанное – водорослями, детритом, реже хищничество. При таком образе жизни у этих животных можно было бы ожидать средних показателей интенсивности фототропизма и в некоторых работах (Porham, 1960) действительно было замечено, что *Corixidae*, в норме обладают отрицательным фототропизмом, но он становится резко положительным при расходовании запаса кислорода. Вероятно, именно способ дыхания является фактором, определяющим положительный фототропизм у *Corixidae* и большой процент попадания их в светоловушки. Также на фототропизм может оказывать влияние не биология вида в целом, а временные потребности конкретной особи.

Заключение. Положительная или отрицательная реакция на свет у пресноводных беспозвоночных тесно связана с такими особенностями их биологии, как передвижение, место обитания, питание (пищевые объекты) и способы дыхания. У видов, активно плавающих в толще воды, наблюдается уровень положительного фототропизма намного выше, чем у бентосных. У животных, 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 значительно выше, чем у детритофагов. Эти особенности биологии зачастую действуют взаимосвязанно и дополняют друг друга при формировании конкретного поведенческого ответа в виде движения к источнику света или от него.

Список литературы

- Кауфман Б.З. 1984. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов и топические связи некоторых гидробионтов // Журн. общ. биол. Т. 45. № 3. С. 358–364.
- Кауфман Б.З. 1995. Преферентное поведение беспозвоночных (абиотические факторы среды). Петрозаводск: Карельский научный центр. 205 с.
- Константинов А.С. 1986. Общая гидробиология. М: Высшая школа. 472 с.
- Мазохин-Поршняков Г.А. 1977. Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М.: Изд-во МГУ. 223 с.
- Николаева Н.Е. 2010. Изменение фототаксиса у моллюска *Planorbis planorbis* под влиянием некоторых факторов внешней среды // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 20. №32. С. 37-44.
- Николаева Н.Е. 2014. Влияние абиотических факторов на изменение фототропизма у брюхоногих моллюсков *Lymnaea lagotis* Schrank и *Segmentina montgazoniana* Borguignat // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 3. С.42-52.
- Николаева Н.Е. 2015а. Интенсивность положительного фототропизма у некоторых гидробионтов в естественной среде обитания // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 1. С. 75-83.
- Николаева Н.Е. 2015б. Видовой состав пресноводных беспозвоночных, собранных на свет подводных светоловушек // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 3. С. 109-124.
- Николаева Н.Е. 2019а. Влияние некоторых абиотических факторов на фототропизм у личинок поденок *Cloeon dipterum* и стрекоз *Lestes sponsa* // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 2. С. 68-78.
- Николаева Н.Е. 2019б. Фототропизм у гидробионтов в условиях лабораторного эксперимента // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 3. С. 79-89.
- Тыщенко В.П. 1986. Физиология насекомых. М: Высш. школа. 303 с.
- Clarke G.L., Wolf E. 1932. The mechanism of tropistic reactions and the strychnine effect in *Daphnia* // J. of General Physiology. V. 16, № 1. P. 99-105.
- Loeb J. 1918. Forced movements, tropisms, and animal conduct / J. Loeb. Philadelphia and London: J.B. Lippincott Company. 210 p.
- Nagell B. 1977. Phototactic and thermotactic responses facilitating survival of *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera) larvae under winter anoxia // Oikos. V. 29. P. 342-347
- Popham E.J. 1960. On the respiration of aquatic Hemiptera Heteroptera with special reference to the Corixidae // Proc. of the Zool. Soc. of London. V. 135. P. 209-242.

**PHOTOTROPISM OF FRESHWATER INVERTEBRATES IN
RELATION TO THEIR LOCOMOTION, HABITATS,
RESPIRATION TYPE, AND DIET**

N.E. Nikolaeva

Tver State University, Tver

We found that the intensity and polarity of phototropism in freshwater invertebrates depend on the characteristics of their locomotion, habitat, diet, and the type of respiration. Actively swimming species showed higher rates of positive phototropism than benthic ones. In animals breathing atmospheric oxygen, positive phototropism was more pronounced than in animals with gill respiration. At the same time, the higher the need for oxygen or the less perfect the respiratory system, the wider the positive photoreaction. In predators, the intensity of positive phototropism is higher than in herbivorous species and significantly higher than in detritophages. The photoreaction of predators is also dependant on the habitat of their food objects.

Keywords: aquatic invertebrates, behavior, phototropism, phototaxis, reaction to light.

Об авторе

НИКОЛАЕВА Наталья Евгеньевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Nikolaeva.NE@tversu.ru.

Николаева Н.Е. Зависимость фототропизма пресноводных беспозвоночных от особенностей их передвижения, местообитания, дыхания и питания / Н.Е. Николаева // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2020. № 1(57). С. 119-127.