

УДК 591.5; 59.08

**ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
НА ФОТОТРОПИЗМ У ЛИЧИНОК ПОДЕНОК
CLOEON DIPTERUM И СТРЕКОЗ *LESTES SPONSA***

Н.Е. Николаева

Тверской государственной университет, Тверь

Проведено сравнение изменений фототропизма у личинок *Cloeon dipterum* и *Lestes sponsa*. Осуществлялось четыре типа экспериментов: при нормальных условиях, после предварительной световой адаптации, при увеличении интенсивности света и после понижения температуры воды. *C.dipterum* во всех типах экспериментов предпочитали менее освещенные участки и максимально удалялись от света при увеличении его интенсивности. *L.sponsa* во всех экспериментах перемещались к источнику света. Эти различия могут объясняться особенностями питания и местообитания данных животных.

Ключевые слова: фототропизм, фототаксис, реакция на свет, поденки, стрекозы, гидробионты.

DOI: 10.26456/vtbio72

Введение. Фототропизм у большинства беспозвоночных не является постоянным свойством. Уровень освещенности имеет сигнальное значение и помогает ориентироваться в пространстве. Также направленность и интенсивность движения беспозвоночных относительно света зависят от их возраста, физиологического состояния и других параметров. Следовательно, реакция на свет – это производное от сочетания и взаимодействия факторов внешней среды (экзогенные) и внутренних потребностей организма (эндогенные) и имеет приспособительное значение. При изменении условий окружающей среды или состояния организма реакция в большей или меньшей степени меняется. При проведении нами ранее полевых и лабораторных экспериментов по изучению фототропизма гидробионтов с помощью светоловушек были выявлены некоторые закономерности в их поведении. Удалось выделить группы животных с выраженным, умеренным и слабым положительным фототропизмом (Николаева, 2015). Однако, в некоторых случаях наблюдались значительные различия в результатах, которые невозможно было интерпретировать без дополнительных исследований. С этой целью был проведен ряд экспериментов по изучению влияния некоторых факторов внешней среды на изменение фототропизма у гидробионтов.

Методика. Для проведения эксперимента использовались средние и старшие личиночные стадии поденок *Cloeon dipterum* (Linnaeus, 1761) и стрекоз *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823). Сбор материала проводили с мая по сентябрь при помощи водного сачка в небольших стоячих заросших водоемах Калининского района Тверской области – д. Пуково (поденки) и д. Ферязкино (стрекозы). Животных содержали в отстоянной воде при температуре 23-25⁰С. Для кормления стрекоз применяли дафний и мелкого трубочника, для поденок – гранулированные корма для рыб. Для экспериментов использовали аквариумы 60x15x15 см, разделенные разметкой на пять частей. Источниками света служили фонарики, имеющие режимы работы 3 и 9 светодиодов. Свет был косо направлен на дно таким образом, чтобы его интенсивность постепенно снижалась по направлению от передней части аквариума к задней. Продолжительность каждого опыта составляла 20 мин. После завершения опыта животных равномерно распределяли по аквариуму. Перед каждым повтором животные проходили период восстановления в течение 1 часа. Всего проводилось четыре типа экспериментов (табл. 1). Контролем служило распределение животных перед началом эксперимента (рис. 1, 2). Более подробно методика описана в предыдущих работах (Николаева, 2010, 2014).

Таблица 1

Характеристика экспериментов

Тип эксперимента	Предварительная адаптация	Интенсивность освещения	Температура воды
0-тип – нормальные условия	темновая	3 светодиода	23-25 ⁰ С
1-тип – влияние световой адаптации	световая	3 светодиода	23-25 ⁰ С
2-тип – влияние интенсивности света	темновая	9 светодиодов	23-25 ⁰ С
3-тип – влияние температуры	темновая	3 светодиода	15-16⁰ С

В результате был проведен 331 опыт (табл. 2). Количество особей варьировало: *C. dipterum* – от 36 до 240 экз., *L. sponsa* – от 6 до 11 экз. Верхний предел выборки у стрекоз был ограничен их склонностью к каннибализму.

Таблица 2

Объем проведенных экспериментов

Тип эксперимента	Количество опытов	
	<i>C. dipterum</i>	<i>L. sponsa</i>
0-тип – "нормальные" условия	75	62
1-тип – влияние световой адаптации	40	30
2-тип – влияние интенсивности света	31	31
3-тип – влияние температуры	31	31
Всего опытов:	177	154

Для оценки статистической значимости результатов использовали коэффициенты Манна-Уитни и Вилкоксона. Для сравнения нескольких связанных групп критерий Фридмана (ANOVA), несвязанных групп – Краскела-Уоллиса (ANOVA). Во всех случаях в качестве порогового уровня статистической значимости было принято значение $p \leq 0,05$. Для обработки и анализа результатов использовали программы Microsoft Excel (Microsoft Corporation) и Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.).

При оценке распределения животных по аквариуму для каждого опыта рассчитывали среднее значение распределения (md) по формуле (1):

$$md = \sum_{i=1}^5 \frac{i * n_i}{n}, \quad (1)$$

где: i – номер ячейки, n_i – количество особей в i – ячейке, n – общее количество особей (Губанов, 2005; Николаева, 2010, 2014). В нашем случае i присваивалось значение от 0,5 до 4,5, для того чтобы $md=2,5$ свидетельствовало о равном числе особей по обе стороны от центра аквариума. Также учитывалось изменение процента животных, находящихся в первой и последней ячейках.

По каждому типу экспериментов вычисляли медиану среднего значения распределения – $Me(md)$ и медиану процента особей в ячейках – $Me(X_i)$, где i – номер ячейки от 1 до 5. За минимальные экспериментально значимые изменения принимали изменение $Me(X_i)$ – на 5%, и $Me(md)$ – на 0,25. Экспериментально значимым признавали результат при изменении хотя бы одного из параметров.

Результаты и обсуждение. При анализе распределения животных по аквариуму до начала экспериментов (контроль) было отмечено, что они располагались в случайном порядке без определенной закономерности. Статистически достоверных или экспериментально значимых различий между контрольными группами в пределах каждого вида обнаружено не было (табл. 3). Показатели медианы среднего значения распределения $Me(md)$ колебались в пределах 2,50-2,65 у поденок и 2,28-2,50 у стрекоз, что говорит о примерно равном распределении личинок относительно середины аквариума. Процент особей в первой ячейке составил 18,9-24,1% у поденок и от 22,2-30,0% у стрекоз, следовательно предпочтения данной ячейки до начала эксперимента не наблюдалось (табл. 4,5, рис. 1,2).

Таблица 3

Сравнение контрольных групп (до эксперимента)

Вид	Опытов	Контрольных групп	$p \leq 0,05$
<i>C. dipterum</i>	177	6	0,618*
<i>L. sponsa</i>	154	5	0,988*

Примечание. * – достоверных различий между группами не обнаружено (по критерию Краскела-Уолиса).

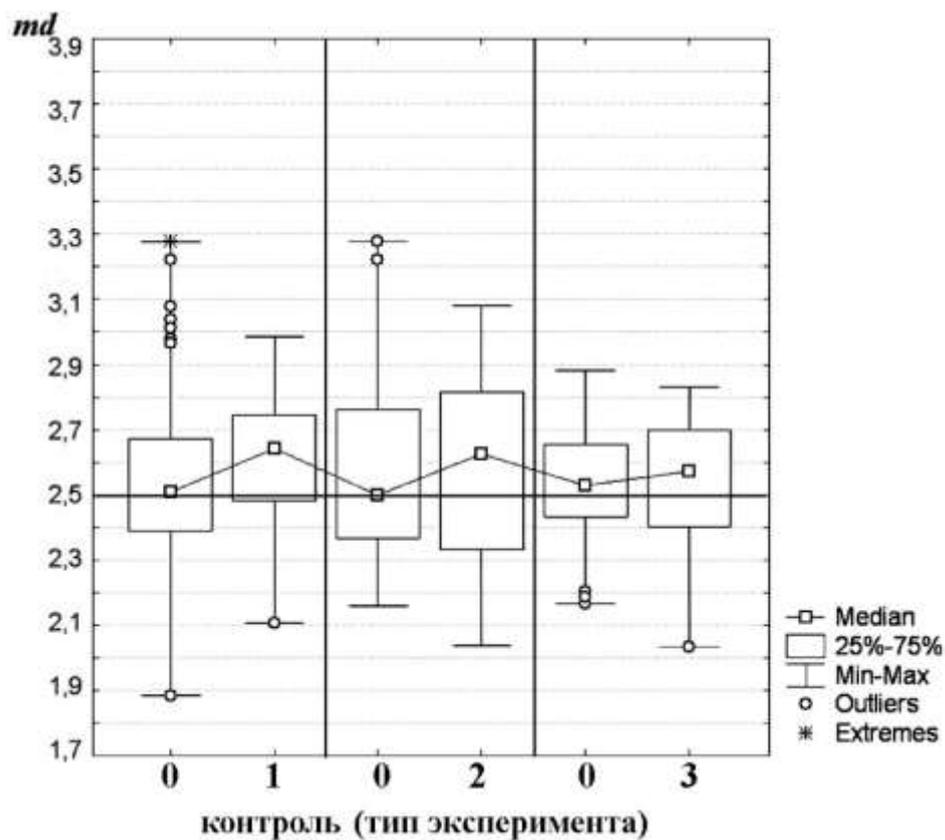


Рис. 1. Распределение *C. dipterum*, контроль до начала эксперимента. md – среднее значение распределения; тип эксперимента (0 – нормальные условия; 1 – предварительная световая адаптация; 2 – увеличение интенсивности света; 3 – понижение температуры воды)

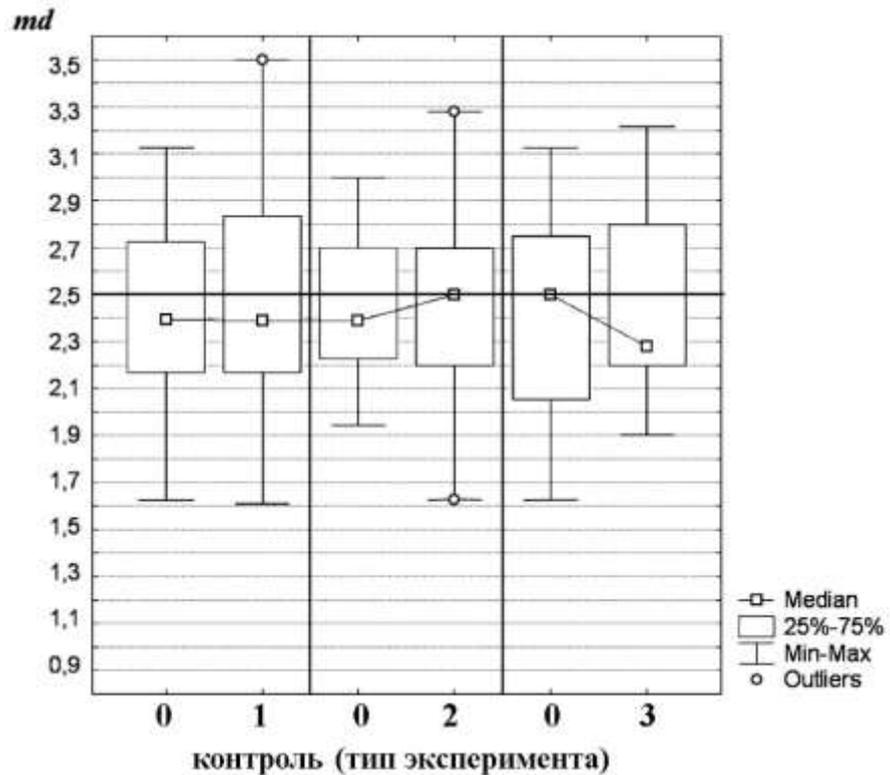


Рис. 2. Распределение *L. sponsa*, контроль до начала эксперимента. Обозначения те же, что и на рис. 1

Cloeon dipterum. При проведении полевых и лабораторных экспериментов со светолушками у личинок поденок были обнаружены различия в показателях фотореакции. Это являлось одной из причин выбора их в качестве экспериментальных организмов, для уточнения факторов, влияющих на их поведение (Николаева, 2015).

В результате наших экспериментов было установлено, что во всех случаях, кроме низкой температуры, поденки достоверно проявляют отрицательный фототропизм и сдвигаются в область затемнения (табл. 4,5; рис. 3). После предварительной темновой адаптации, процент особей в первой ячейке снижается на 12,9%, а в пятой увеличивается на 20%. Значение $Me(md)$ изменяется на 0,75 и происходит смещение от света. Предварительная световая адаптация у поденок приводит к большей толерантности к свету, однако отрицательный знак фототропизма сохраняется. Сдвиг значения $Me(md)$ в темную зону составляет 0,26 (на 0,36 меньше, чем при темновой адаптации), процент особей в первой ячейке уменьшается на 6,5 %, а в пятой увеличивается на 7,5 %. При увеличении интенсивности света процент животных в пятой ячейке повышается –

до 47,4 %, но $Me(md)$ практически не меняется по сравнению с экспериментом при нормальной интенсивности света. При понижении температуры сохраняется незначительный отрицательный фототропизм, но он достоверно снижается по сравнению с экспериментами при нормальной температуре – $Me(md)$ уменьшается на 0,60, процент личинок в первой ячейке увеличивается на 5,30 %, а в пятой уменьшается на 19,7 %.

Таблица 4

Изменение распределения личинок по аквариуму

Эксперимент		Распределение, $Me(md)$			
Тип	Условия	Результаты		Сравнение результатов	
		до (контроль)	после	до/после	между типами экспериментов
<i>Cloeon dipterum</i>					
0-тип	темновая адаптация	2,51	3,26	-0,75*	0,36*
1-тип	световая адаптация	2,65	2,90	-0,26*	
0-тип	3 светодиода	2,50	3,26	-0,76*	-0,09
2-тип	9 светодиодов	2,63	3,35	-0,72*	
0-тип	23-25°C	2,53	3,35	-0,82*	0,60*
3-тип	15°C	2,57	2,75	-0,18	
<i>Lestes sponsa</i>					
0-тип	темновая адаптация	2,40	1,63	0,77*	-0,31*
1-тип	световая адаптация	2,39	1,94	0,45*	
0-тип	3 светодиода	2,39	1,70	0,69*	-0,10
2-тип	9 светодиодов	2,50	1,80	0,70*	
0-тип	23-25°C	2,50	1,50	1,00*	-0,67*
3-тип	15°C	2,28	2,17	0,11	

Примечание. * – экспериментально значимые изменения.

Lestes sponsa. Проявляют выраженный положительный фототропизм и стабильную приверженность к освещенным участкам (табл. 4,5; рис. 4). В эксперименте после темновой адаптации процент личинок в первой ячейке увеличивается в два раза (с 25 % до 50 %), в пятой уменьшается на 11,1 %. Распределение $Me(md)$ изменяется на 0,77. После предварительной световой адаптации происходит достоверное снижение положительного фототропизма и смещение в более затемненные части аквариума. Величина $Me(md)$ уменьшается по сравнению с темновой адаптацией на 0,31, а процент особей в первой ячейке снижается на 5,60 %. Увеличение интенсивности света практически не меняет поведение личинок стрекоз, и они сохраняют выраженный положительный фототропизм. Понижение температуры вызывает сдвиг в сторону уменьшения положительного ответа, но сохраняется достоверное и значимое движение к свету. По сравнению с нормальной температурой значение $Me(md)$ изменяется с 1,50,

процент личинок в первой ячейке снижается на 16,70 %, а в пятой увеличивается на 9,7 %.

Таблица 5

Изменение количества личинок в первой ячейке аквариума

Эксперимент		Количество животных в первой ячейке, $Me (X_i)$, %			
Тип	Условия	Результаты		Сравнение результатов	
		до (контроль)	после	до/после	между типами экспериментов
<i>Cloeon dipterum</i>					
0-тип	темновая адаптация	24,0	11,1	-12,9*	5,10*
1-тип	световая адаптация	22,7	16,2	-6,5*	
0-тип	3 светодиода	24,1	11,1	-13,0*	-1,60
2-тип	9 светодиодов	21,7	9,5	-12,2*	
0-тип	23-25 ⁰ C	21,5	8,8	-12,7*	5,30*
3-тип	15 ⁰ C	18,9	14,1	-4,8	
<i>Lestes sponsa</i>					
0-тип	темновая адаптация	25,0	50,0	25,0*	-5,60*
1-тип	световая адаптация	22,2	44,4	22,2*	
0-тип	3 светодиода	22,2	50,0	27,8*	0,00
2-тип	9 светодиодов	30,0	50,0	20,0*	
0-тип	23-25 ⁰ C	25,0	50,0	25,0*	-16,7*
3-тип	15 ⁰ C	25,0	33,3	8,3*	

Примечание. * – экспериментально значимые изменения.

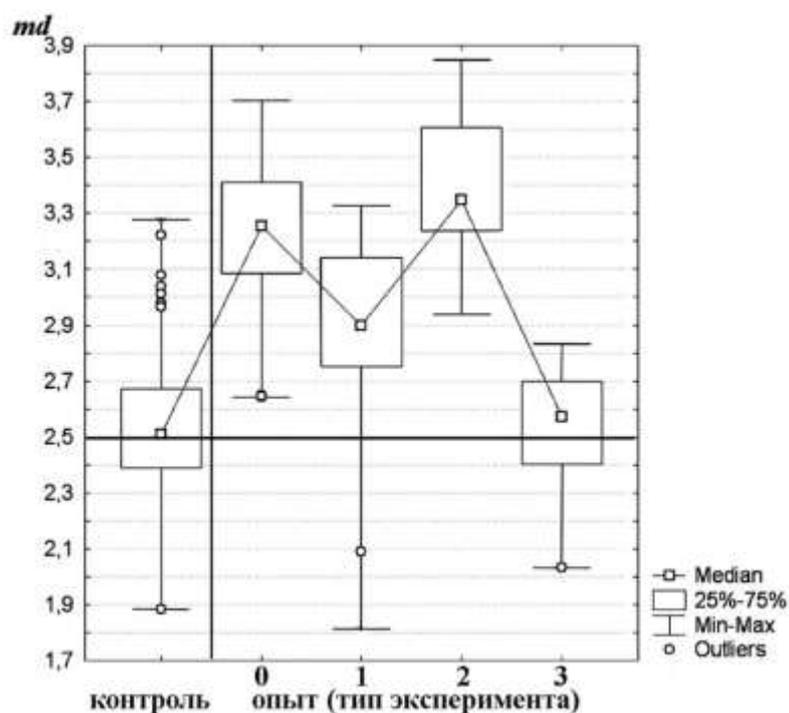


Рис. 3. Распределение *C. dipterum*, контроль и эксперимент. Обозначения те же, что и на рис. 1

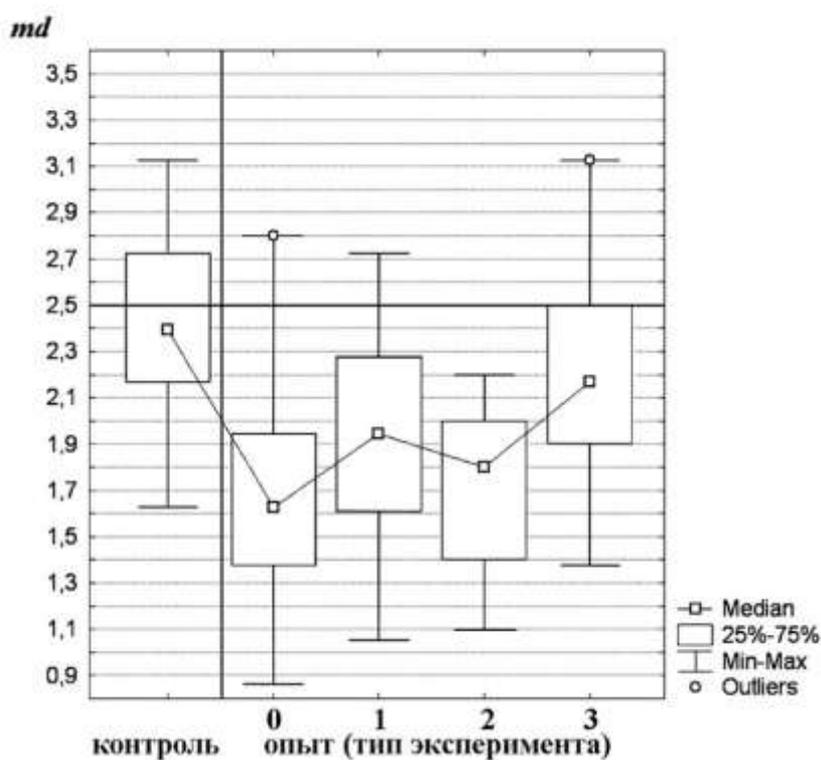


Рис. 4. Распределение *L. sponso*, контроль и эксперимент
Обозначения те же, что и на рис. 1

В результате проведенных экспериментов было установлено, что у личинок поденок и стрекоз наблюдаются противоположенные реакции на свет, также отличается и характер изменения реакции под влиянием условий внешней среды. Личинки стрекоз отдают предпочтение освещенным участкам аквариума, а личинки поденок – затемненным. Это подтверждает результаты наших предыдущих экспериментов (Николаева, 2015). Ранее нами было установлено, что в светоловушках личинки стрекоз составляют значительную долю – от 46,6 до 65,0% в полевых условиях и от 44,7 до 72,9% в лабораторных экспериментах (табл. 6). При этом, в полевых условиях рассчитывался процент особей собранных светоловушкой от их общего количества в сборах (ловушка + сачок), а в лабораторных – процент собранных светоловушкой от абсолютного количества личинок, находящихся в емкости для эксперимента. Вероятно, проявление положительного фототропизма у стрекоз связано с их образом жизни и питанием в естественных условиях. Личинки *L.sponso* являются активными хищниками и питаются главным образом ветвистоусыми рачками, которые в свою очередь являются фотопозитивными организмами.

Таблица 6

Сравнение результатов полевых и лабораторных экспериментов

Вид	Me (md)	Доля улова светоловушки					
		полевые эксперименты			лабораторные эксперименты		
		min-max, %	Me, %%	Кол-во экз.	min-max, %	Me, %%	Кол-во экз.
<i>C. dipterum</i> , д. Ферязкино	–	9,2-15,0	13,6	4350	7,0-13,0	9,2	5280
<i>C. dipterum</i> , д. Пуково	3,26	5,6-12,2	8,1	6470	32,9-55,5	47,2	6001
<i>L. sponsa</i> , д. Ферязкино	1,63	48,4-65,0	54,4	282	44,7-62,5	59,6	158
<i>L. sponsa</i> , д. Пуково	–	46,6-55,1	50,9	450	57,3-72,9	65,1	220

Личинки поденок в полевых сборах светоловушкой составляли от 5,6 до 15,0 %, а в лабораторных – от 7,0 до 55,5 %. При этом наблюдалось значительное достоверное различие между показателями в лабораторных условиях у поденок из двух разных водоемов. По этой причине для изучения реакции на свет у поденок были взяты личинки из водоема д. Пуково, так как именно по этому водоему наблюдались отклонения. Однако, в данных экспериментах поденки показали ожидаемый слабо отрицательный фототропизм. В качестве объяснения подобного расхождения мы предполагаем влияние факторов, которые не могли быть учтены при ранее проведенных лабораторных исследованиях со светоловушкой. В первую очередь, это наличие хищных видов беспозвоночных, которые могли усиливать положительный фототропизм в условиях ограниченного пространства, и фактор беспокойства, так как в экспериментальной емкости находились все виды беспозвоночных, оказавшиеся в одной пробе из водоема. Потревоженные личинки, попавшие в светоловушку, не могли выйти и накапливались, в аквариуме же они могли свободно передвигаться и менять свое положение. Личинки поденок являются бентосными организмами и питаются растительными остатками, поэтому для них более объяснимым является проявление слабо отрицательной реакции на свет, которая может меняться при изменении условий.

Увеличение интенсивности света привело к усилению отрицательной реакции у поденок и практически не изменило положительной реакции у стрекоз. Предварительная световая адаптация вызвала противоположные изменения реакции у подопытных личинок. Снижалась степень как отрицательного у поденок, так и положительного у стрекоз фототропизма. В еще большей степени такие же изменения происходили и при понижении температуры. Однако это может объясняться не столько изменением в

поведении, сколько снижением двигательной активности вследствие замедления обмена веществ при понижении температуры.

Заключение. Результаты данных исследований подтверждают ранее полученные нами сведения о характере фототропизма у личинок *C.dipterum* и *L.sponsa*. Личинки поденок проявляют слабо отрицательный фототропизм, интенсивность которого может снижаться. В некоторых случаях они передвигаются к источнику света. Личинки стрекоз проявляют положительный фототропизм с изменением его интенсивности. Эти различия могут объясняться особенностями питания и местообитания данных животных.

Список литературы

- Губанов М.В. 2005. Исследование химических коммуникаций у доминантных видов биоты солоноватого озера Шира (Хакасия) в лабораторных условиях // Электронный научный журнал «Исследовано в России». С. 2472-2479. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/v/issledovanie-himicheskikh-kommunikatsiy-u-dominantnyh-vidov-bioty-solonovatogo-ozera-shira-hakasiya-v-laboratornyh-usloviyah>
- 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. 2015. Интенсивность положительного фототропизма у некоторых гидробионтов в естественной среде обитания // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1. С. 75-83.

INFLUENCE OF SOME ABIOTIC FACTORS ON THE PHOTOTROPISM IN LARVAE OF THE MAYFLY *CLOEON DIPTERUM* AND DRAGONFLY *LESTES SPONSA*

N.E. Nikolaeva
Tver State University, Tver

Here we compare phototropic behavior between larvae of mayfly of *Cloeon dipterum* and dragonfly *Lestes sponsa*. Four types of experiments were carried out: under normal conditions, after preliminary light adaptation, with an increase in light intensity and after a decrease in water temperature. In all types of experiments, *C. dipterum* preferred less illuminated areas and maximally avoided light with an increase of its intensity. On the contrary, larvae of *L. sponsa* in all experiments moved to the light source. Observed

reactions are possibly related to the peculiarities of feeding and habitat preferences of the discussed species.

Keywords: *phototropism, phototaxis, reaction to light, mayflies, dragonflies, hydrobionts.*

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. Влияние некоторых абиотических факторов на фототропизм у личинок поденок *Cloeon dipterum* и стрекоз *Lestes sponsa* / Н.Е. Николаева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 2(54). С. 68-78.