

Министерство образования и науки Российской Федерации
Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова
Кафедра экологии и зоологии

С. И. Сиделев

А. А. Зубишина

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ: УЧЕБНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Учебно-методическое пособие

Ярославль
ЯрГУ
2017

УДК 591.5: 378.147(072)
ББК Е681я73
С34

Рекомендовано
Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2017 года

Рецензент
кафедра экологии и зоологии ЯрГУ

Сиделев, Сергей Иванович.
С34 Экология животных : учебные эксперименты :
учебно-методическое пособие / С. И. Сиделев, А. А. Зуби-
шина ; Яросл. гос. ун-т им. П. Г. Демидова. — Яро-
славль : ЯрГУ, 2017. — 60 с.

Пособие содержит методические разработки лабора-
торных занятий к отдельным темам теоретического курса
экологии животных.

Предназначено для студентов факультета биологии
и экологии, изучающих дисциплину «Экология организ-
мов», и студентов гуманитарных факультетов, изучаю-
щих межфакультетский курс «Экология».

УДК 591.5: 378.147(072)
ББК Е681я73

© ЯрГУ, 2017

ВВЕДЕНИЕ

В настоящем пособии представлены методические разработки лабораторных занятий к отдельным темам теоретического курса экологии животных. В основу предлагаемого пособия положен опыт проведения авторами лабораторных работ по дисциплине «Экология организмов» на факультете биологии и экологии ЯрГУ в 2013–2016 гг. Кроме того, представленные темы лабораторных работ были апробированы при ведении учебно-полевой практики у экологов 3 курса по экологии животных и у биологов 1 курса по экологии на биостанции «Улейма» (ЯрГУ) в 2010–2012 гг.

Главная задача этого экологического практикума — практическое сопровождение отдельных глав лекционного курса по экологии животных и ознакомление студентов с общими принципами методики экспериментальных экологических исследований. Выбор и расположение тем лабораторных занятий произведены в соответствии с планом лекционного курса. С учетом незначительного объема учебного времени, отводимого на проведение лабораторного практикума по экологии животных (8 академических часов), нами были отобраны для практических занятий простейшие и одновременно показательные в методическом отношении задачи. Основным критерием при выборе тем лабораторных работ была возможность их проведения в короткие сроки (2–4 учебные пары). Также немаловажным было отобрать задачи, которые не требовали бы наличия сложного оборудования и могли быть реализованы с использованием легкодоступных беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Для предложенных тем экологического практикума весь необходимый инструментарий можно сделать из подручных средств силами учебного мастера кафедры или преподавателя. Сразу стоит оговориться, что пособие не является научно-методическим руководством по проведению экологических экспериментов, а преследует исключительно учебные цели. В первую очередь изучение студентами влияния различных абиотических факторов на животных на лабораторных занятиях позволит им убедиться в правильности изучаемых в лекционном курсе теоретиче-

ских положений факториальной экологии (аутэкологии). Предложенные в пособии темы лабораторных занятий способствуют практическому закреплению таких важных понятий и аспектов теоретической экологии, как закон минимума Либиха, принцип толерантности Шелфорда, эври- и стенобионтность вида, зоны выносливости, оптимум и пессимум организма, экологический преферендум, поведенческие и физиологические адаптации организмов к действию экологических факторов. Одновременно анализ результатов проведенных опытов, несомненно, будет открывать для думающих студентов некоторые противоречия между экологической теорией и реальной практикой экологических экспериментальных исследований, о которых, как правило, в фундаментальных учебниках по экологии ничего не сообщается.

В условиях ограниченного учебного времени невозможно учесть все важнейшие методические аспекты постановки реальных экологических экспериментов. К ним относятся наличие истинных повторностей, контроля, воспроизводимость эксперимента, рандомизация, физическое перемешивание экспериментальных единиц (Hurlbert, 1984). Поэтому большинство описанных здесь задач, строго говоря, не являются контролируемыми экспериментами, а скорее относятся к так называемым измеряемым экспериментам (Hurlbert, 1984) и не предполагают наличия повторностей, зачастую контроля или повторного воспроизведения опытов через некоторое время. Однако при наличии достаточного количества учебных часов на экологический практикум все эти недостатки могут быть легко исправлены. По крайней мере, они обязательно должны оговариваться при проведении лабораторных работ.

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ

Работа проводится звеньями по 2 человека для удобства записи результатов, работы с организмами, отсчета времени.

Внимание! Студенты обязаны соблюдать технику безопасности при работе с электроплитками, агрессивными химическими веществами (кислота, щелочь), ртутными термометрами. На зачет представляется оформленный по правилам отчет о проделанных экспериментах. Студенты должны иметь теоретические знания по темам своих работ. Зачет включает в себя защиту результатов экспериментальных работ и опрос по их теоретическим аспектам.

ТРЕБОВАНИЯ К ОФОРМЛЕНИЮ ОТЧЕТА О ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЕ

Каждое звено студентов по итогам лабораторной работы готовит отчет в печатной форме на листах формата А4, которые нумеруются и скрепляются любым способом. Отчет должен быть написан аккуратно, по правилам оформления выпускных квалификационных работ студентов, принятых на факультете биологии и экологии ЯрГУ. Небрежно подготовленные отчеты к проверке не принимаются. Отчет должен состоять из следующих частей: **ВВЕДЕНИЯ** (краткое изложение теоретических положений, связанных с выполняемой задачей, формулировка цели работы); **МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ** (краткое описание методики эксперимента с указанием возможных недостатков, здесь же приводятся систематика, краткое описание экологии, мест обитания выбранных для опытов животных); **РЕЗУЛЬТАТОВ** (приводятся исходные данные в виде бланков записи результатов эксперимента и результаты обработки данных в виде таблиц и графиков); **ОБСУЖДЕНИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ** (включает объяснение полученных результатов, выдвижение гипотез, объясняющих неожиданные результаты (подробнее см. общие указания по обсуждению результатов для каждой лабораторной работы)); **ВЫВОДОВ** (краткий ответ на поставленную цель работы) и **СПИСКА ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ** (на все литературные источники должны быть даны ссылки в тексте отчета).

Лабораторная работа 1

ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ ЖИВОТНЫХ НА ГРАДИЕНТ ТЕМПЕРАТУРЫ

Теоретическая часть

Одним из важнейших и постоянно действующих абиотических факторов для организмов является температура. Главная закономерность воздействия температуры на живые организмы выражается ее влиянием на скорость обменных процессов. Так как протекание всех физиологических процессов возможно только при определенных условиях, то температурные условия оказываются одним из важнейших экологических факторов, влияющих на их интенсивность (Шилов, 1998).

С энергетической точки зрения для всех организмов **температурный оптимум** — это температура окружающей среды, при которой энергозатраты минимальны. Понятие оптимальной температуры относится в целом к температуре среды, кроме того, для животных выделяют **термотактический оптимум** — предпочитаемую температуру субстрата. И температурный и термотактический оптимумы связаны с особенностями теплообмена видов. Более молодые, более южные и более мелкие животные с высоким метаболизмом выбирают более высокие температуры по сравнению с более взрослыми, крупными и распространенными в северных районах. Температура, привлекающая большинство особей популяции, получила название **температурного преферендума** (Яхонтов, 1964). Это значения температуры, к которым наиболее приспособлен обмен веществ у особей данной популяции или вида. **Термопреферендум** находится в зависимости от условий среды. Он различен в разные сезоны и часы суток и зависит от температуры, при которой вид развивался ранее (Яхонтов, 1964). У организмов имеет место адаптация метаболизма к комплексу условий среды, это и определяет зависимость термопреферендума от предшествующих условий обитания.

Общий теплообмен организма со средой складывается из двух противоположных процессов: притока тепла и отдачи во внешнюю среду. Баланс этих процессов определяет температуру тела (Шилов, 1998).

Существуют разные классификации, отражающие особенности теплообмена. Одна из классификаций делит все организмы на «теплокровных» и «холоднокровных». Однако эти термины не вполне точны и в научной литературе не употребляются. По другой классификации выделяют следующие группы организмов.

Гомойотермные — организмы с относительно постоянной температурой тела (птицы и млекопитающие). Гомойотермные животные относительно мало зависят от внешних источников тепла благодаря высокой интенсивности обмена веществ и механизмам сохранения тепла. Поскольку эти животные существуют за счет внутренних источников тепла, в настоящее время их называют чаще **эндотермными**.

В данной группе дополнительно выделяются:

Гетеротермные — гомойотермные животные, сохраняющие постоянную температуру тела в активном состоянии и обладающие непостоянной температурой тела во время периодического глубокого сна (оцепенения или спячки). Многие из насекомых, грызунов, летучие мыши, медведи.

Пойкилотермные — организмы с непостоянной температурой тела, меняющейся в зависимости от температуры окружающей среды (все организмы, за исключением птиц и млекопитающих). Данных животных часто называют также *эктотермными*, т. к. из-за низкого уровня метаболизма и отсутствия механизмов сохранения тепла они больше зависят от тепла, поступающего извне (Наумов, 1963; Шилов, 1998).

По отношению к диапазону выдерживаемых животными температур их разделяют на эвритермных и stenотермных. **Эвритермные** — животные, обитающие в широком диапазоне температур. **Стенотермные** — животные, способные обитать только в узком диапазоне колебаний температурного фактора. В свою очередь, стенотермы делятся на *стенотермных теплолюбивых (термофилов)* и *стенотермных холодолюбивых (криофилов)*. *Термофилы* — теплолюбивые организмы, которые предпочитают жить в условиях постоянно высоких температур. *Криофилы* — холодолюбивые животные, не переносящие даже незначительного повышения температуры (Экологический словарь, 1990).

Некоторые температурные адаптации животных представлены в табл. 1.

Таблица 1

Температурные адаптации животных

Тип адаптации	Примеры
Биохимические Физиологические	Выработка тепла (гомойотермия), изменение теплопродукции и теплоотдачи, изменение белкового состава, свойств белков и ферментов, состава мембранных липидов, синтез защитных белков и низкомолекулярных соединений («биологических антифризов»), дрожание, испарение (тепловая отдышка и потоотделение), зимняя и летняя спячка, сосудистые реакции.
Морфологические	Мех, перья, пух, жировые запасы, темная или блестящая (отражающая) окраска, отношение площади поверхности к объему, изменение размеров выступающих частей (уши, лапы, нос, хвост).
Этологические (поведенческие)	Питание более калорийной пищей. Смачивание жидкостью поверхности тела. Изменение суточной активности. Уход в тень, смена позы. Движение, работа мышц для увеличения температуры тела. Постройка убежищ. Сбивание в группы. Миграции. Кочевки.

Цель работы — определить термотактический оптимум у исследуемых животных.

Материалы и оборудование

- | | |
|---------------------------|--------------------------|
| 1) термоградиент-прибор, | 5) пинцеты, |
| 2) электроплитка, | 6) миллиметровая бумага, |
| 3) лед или хладоэлементы, | 7) часы, |
| 4) поваренная соль, | 8) подопытные животные. |

Описание термоградиент-прибора

Одним из первых сконструировал термоградиент-прибор для изучения термопреферендума насекомых Е. Мартини (1918), это была линейная камера с дном из медной пластины, подогреваемой посередине и охлаждаемой по концам. Существует большое количество модификаций термоградиент-приборов для изучения наземных, почвенных и водных животных. Однако чаще всего применяли линейный прямоугольный аппарат (термоград), предложенный К. Гертером (рис. 1). Для учебных целей аналог подобного прибора можно сделать из подручных средств (рис. 2).

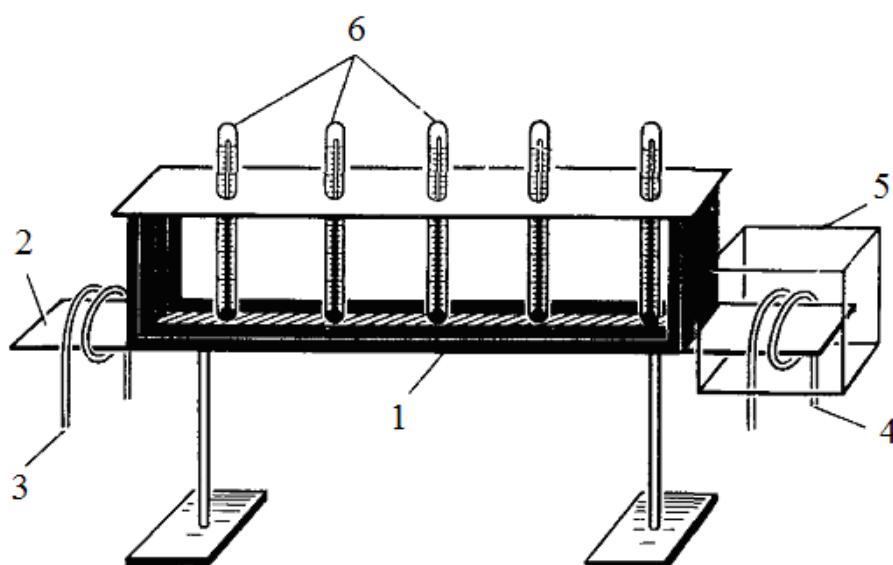


Рис. 1. Термоградиент-прибор линейного типа системы Гертера (рисунок взят из кн.: Количественные методы в почвенной зоологии / Ю. Б. Бызова и др. М., 1987): 1 — опытный канал, 2 — металлическая пластина, 3 — нагревательный элемент, 4 — охлаждающий змеевик, 5 — бак со льдом, 6 — термометры

Прибор представляет собой прямоугольную камеру с дном из металлической пластины, сверху закрывающуюся крышкой. Длина прибора около 1 м, ширина может варьировать в зависимости от размеров экспериментальных животных. В приборе создается градиент температур от низких значений у одного конца прибора к высоким — у другого конца. По всей длине прибора установлены термометры для контроля изменений температуры дна, на боковую стенку наклеена сантиметровая лента, по которой мож-

но регистрировать положение животного в приборе. Полезно знать, что подобная конструкция прибора имеет ряд существенных недостатков, которые могут отражаться на результатах опытов.



Рис. 2. Учебный аналог термоградиент-прибора, используемый на лабораторных занятиях для определения термотактического оптимума мелких насекомых

Во-первых, сложность поддержания равномерной влажности воздуха внутри камеры, поскольку при градиенте температуры обязательно возникает градиент влажности воздуха. Поэтому более гигрофильные (влаголюбивые) виды животных могут концентрироваться на «холодном» конце прибора не из-за того, что они предпочитают более низкие температуры, а по причине более высокой влажности на этом конце прибора. Пути решения этой проблемы могут быть разными: от прокладки опытного канала камеры фильтровальной бумагой или влажным песком до продувки через камеру воздуха с установленной влажностью (Бызова и др., 1987). Есть и ещё один существенный недостаток подобной конструкции прибора. Многие животные обладают выраженной реакцией положительного стереотропизма, или «эффекта конца». Это явление заключается в том, что животное, двигаясь по прибору и встретив преграду (конец камеры), не уходит обратно, а останавливается возле преграды, даже если температура среды в этом месте неблагоприятна (Бызова и др., 1987). Однако наличие подобной реакции животного можно легко установить при обработке собранных данных по положению животного в приборе в течение всего эксперимента и учесть при обсуждении результатов. Для устранения этого недостатка сконструированы кольцеобразные термоградиент-приборы, не имеющие замкнутых

концов. Отличие этого прибора от линейной конструкции лишь в том, что ему придается форма кольца таким образом, чтобы нагреваемый и охлаждаемый концы пола были сближены. При такой конструкции прибор не имеет замкнутых тупиков, так привлекающих мелких животных, и их размещение в приборе определяется только температурой (Шилов, 1961).

Методика и порядок работы

1. В качестве объектов из беспозвоночных животных можно использовать различных насекомых (жуков, клопов), дождевых червей, почвенных многоножек и других обитателей почвы, эпи-геобионтов, из позвоночных — лягушек и ящериц. Хорошие результаты получаются, если выбранные животные имеют сильно различающиеся экологические характеристики, обитают в разных биотопах или географических условиях (луг, лес с густым древостоем, поверхность почвы, почвенная среда, постоянно затененные участки рельефа, тропические виды и животные умеренной зоны и т. д.). На занятиях можно использовать, предварительно покормив перед экспериментом, любых лабораторных животных, содержащихся для учебных целей. В зависимости от имеющегося учебного времени можно изучить возможное различие термотактических оптимумов самцов и самок одного вида, влияние на этот показатель размеров тела животного, времени суток, температурных условий предварительного содержания животных.

2. Приготовить термоградиент-прибор к работе. Для этого необходимо вставить термометры в специальные крепления. **Работать следует очень осторожно, особенно с ртутными термометрами, постоянно следя за тем, чтобы они были плотно закреплены в приборе!** Затем под один конец прибора нужно поставить электрическую плитку, а под другой — хладоэлементы или емкость со смесью льда и поваренной соли. Закрепить прибор таким образом, чтобы он устойчиво стоял на лабораторном столе.

3. Открыть крышку прибора и поместить в прибор подопытное животное посередине камеры, подождать 20 мин, пока животное освоится с новой обстановкой и успокоится.

4. Приготовить бланк записи результатов опыта (см. табл. 2). **Внимание!** Последняя графа бланка «Температура точки местоположения животного» не может быть заполнена во время прове-

дения эксперимента, это нужно будет сделать после опыта при обработке материалов.

Таблица 2

Отчетный бланк записи результатов эксперимента

Название животного

Время начала эксперимента _____

Время окончания эксперимента _____

Номера отсчетов	Показания термометров (°C)					Положение животного в приборе (см)	Температура точки местоположения животного (°C)
	№ 1 (10 см)	№ 2 (30 см)	№ 3 (50 см)	№ 4 (70 см)	№ 5 (90 см)		
1	6	17	25	38	52	23	11
2	8	17	27	39,5	53	83	29
3	7	16	30	40	54	54	30
...
25	7	16	30	40	54	54	30

5. Включив электроплитку, добиться устойчивого градиента температуры в приборе (холодный его конец должен иметь температуру 0–10 °C, теплый — 40–50 °C).

6. Установив требуемый градиент температуры в приборе, начать изучать реакции животного путем записи его положения в приборе по сантиметровой шкале. Отсчеты производить через каждые 3 мин, открывая крышку прибора и отмечая, какое положение по шкале занимает середина тела животного в сантиметрах от «холодного» конца прибора (предпоследняя графа бланка). Для записи результатов эксперимента использовать таблицу приведенного образца (табл. 2). Одновременно при **каждом** отсчете, кроме положения животного, отмечают также и показания всех термометров.

При отсчетах сразу старайтесь подмечать характер поведения животного в канале прибора, это позволит отсеять недостоверные результаты, связанные с методическими причинами. Сомнения в корректности получаемых результатов должны возникнуть в случае, если животное очень длительное время находится в одной точке у одного из концов прибора. Такое поведение животного может быть связано с уменьшением подвижности при данной температуре, а не с её предпочтением или с «эффектом конца». Для проверки этого предположения можно переместить животное в другое место прибора, например в середину опытного канала, и пронаблюдать при последующих отсчетах за изменениями в его поведении. Также часто многие насекомые располагаются на стенках или крышке прибора, результаты таких отсчетов не учитываются. В крайнем случае необходимо сменить объект исследования.

7. После 25 отсчетов подопытное животное извлечь из прибора и поместить в обычные условия его содержания в лаборатории. При необходимости приступить к изучению термотактического оптимума следующего животного.

Обработка результатов

Обработку результатов эксперимента следует начать с построения так называемой температурно-пространственной схемы прибора (рис. 3). Она позволит заполнить последнюю графу бланка «Температура точки местоположения животного», что и будет в дальнейшем отправной точкой для обработки данных и их анализа. Схема представляет собой обычный двумерный график, построенный на миллиметровой бумаге. По оси абсцисс (x) откладывают расстояние от «холодного» до «горячего» конца прибора в сантиметрах, такое же, как на сантиметровой ленте, наклеенной на прибор. По оси ординат (y) — температуру в градусах в тех пределах, которые отмечались в ходе эксперимента.

К оси абсцисс восстанавливают перпендикуляры в количестве, равном числу термометров в приборе, и в точках, соответствующих положению термометров в приборе относительно делений наклеенной сантиметровой ленты. Так, к примеру, если термометров в приборе пять, первый из них находится на расстоянии 10 см от «холодного» конца, а следующие расположены че-

рез каждые 20 см вдоль прибора, то нужно нарисовать пять перпендикуляров так, как это сделано на рис. 3.

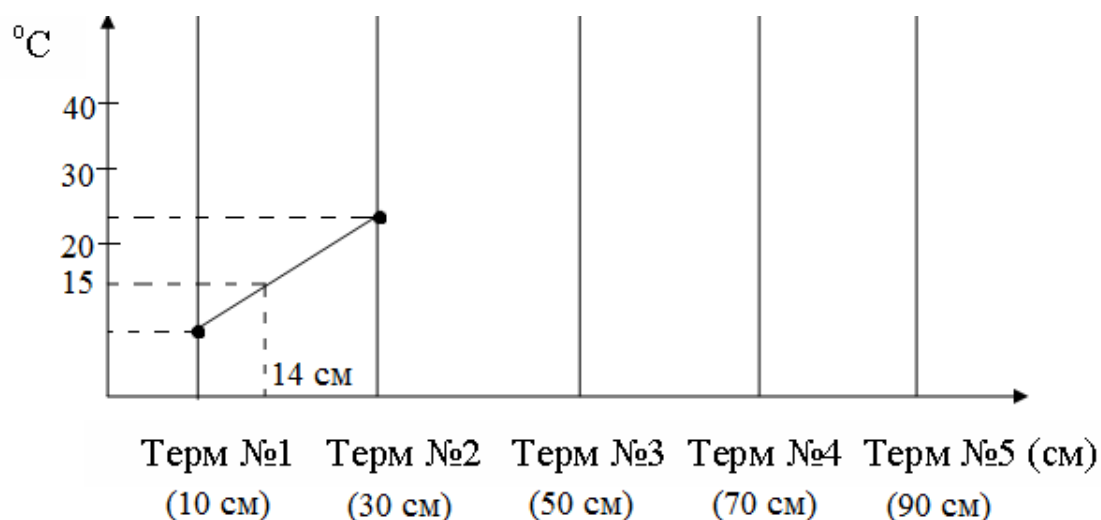


Рис. 3. Вспомогательный график для определения температуры точек местоположения животного в термоградиент-приборе

Для определения температуры точки местоположения животного в приборе выбирают два ближайших к этой точке термометра и относительно их температуры устанавливают искомое значение температуры. К примеру, при первом отсчете середина тела животного находилась в 14 см от холодного конца прибора (см. рис. 3). Два ближайших к этой отметке термометра располагаются на расстоянии 10 см и 30 см, при отсчете на первом термометре было 8 °C, а на втором — 23 °C. Эти две точки на перпендикулярах соединяют прямой линией и к ней проводят вертикальную линию из точки 14 см. Соответственно горизонтальная линия к оси ординат покажет значение температуры точки местоположения животного (15 °C) (рис. 3). Таким способом восстанавливают температуры в местах нахождения животного в приборе при каждом из 25 отсчетов.

После того как последняя графа бланка «Температура точки местоположения животного» будет заполнена, дальнейшая обработка данных заключается в том, чтобы установить, в какой части прибора животное в течение эксперимента находилось чаще всего. Эта часть и может рассматриваться как предпочитаемая данным животным температурная зона. Для этого достаточно провести простейшую статистическую обработку данных. Начать нужно с составления таблицы из трех строк. В верхней строке распо-

лагаются графы, соответствующие температуре разных зон пола прибора, которую необходимо разбить на отдельные интервалы. Как правило, достаточно, чтобы ширина температурного интервала составляла 2–5 °С, как показано в табл. 3. В средней строке записывают число случаев, когда животное отмечалось в пределах данного интервала температур. В графах нижней строки рассчитывают те же данные, но выраженные в процентах к общему числу отсчетов (25) в опыте (см. табл. 3).

Таблица 3

Обработка данных по встречаемости животного относительно температурного градиента

Температура, °С	15–20	20,1–25	25,1–30	30,1–35	35,1–40
Число случаев	1	1	4	16	3
Процент от общего числа случаев	4	4	16	64	12

Затем на основе таблицы нужно построить кривую встречаемости животного относительно градиента температуры в приборе. Для этого на графике по оси абсцисс откладывают интервалы температуры в °С (берутся из верхней строки таблицы), а по оси ординат — процент случаев нахождения животного в данном интервале температур (выписываются из нижней строки таблицы). Такой график позволит визуально определить предпочитаемую животным температурную зону и сравнить при необходимости термотактические оптимумы разных видов животных (рис. 4).

Частая ошибка студентов при обработке данных в том, что они не разбивают температуру пола прибора на интервалы, а записывают в таблицу по возрастанию те конкретные значения температуры, которые занесены в последней графе бланка записи результатов эксперимента. В итоге кривая встречаемости животного относительно температурного градиента оказывается искусственно растянутой или слишком суженной. Ещё больше затруднений у студентов возникает, когда необходимо построить кривые встречаемости двух или более видов животных относительно градиента температур на одном графике, наподобие изображенного на рис. 4.

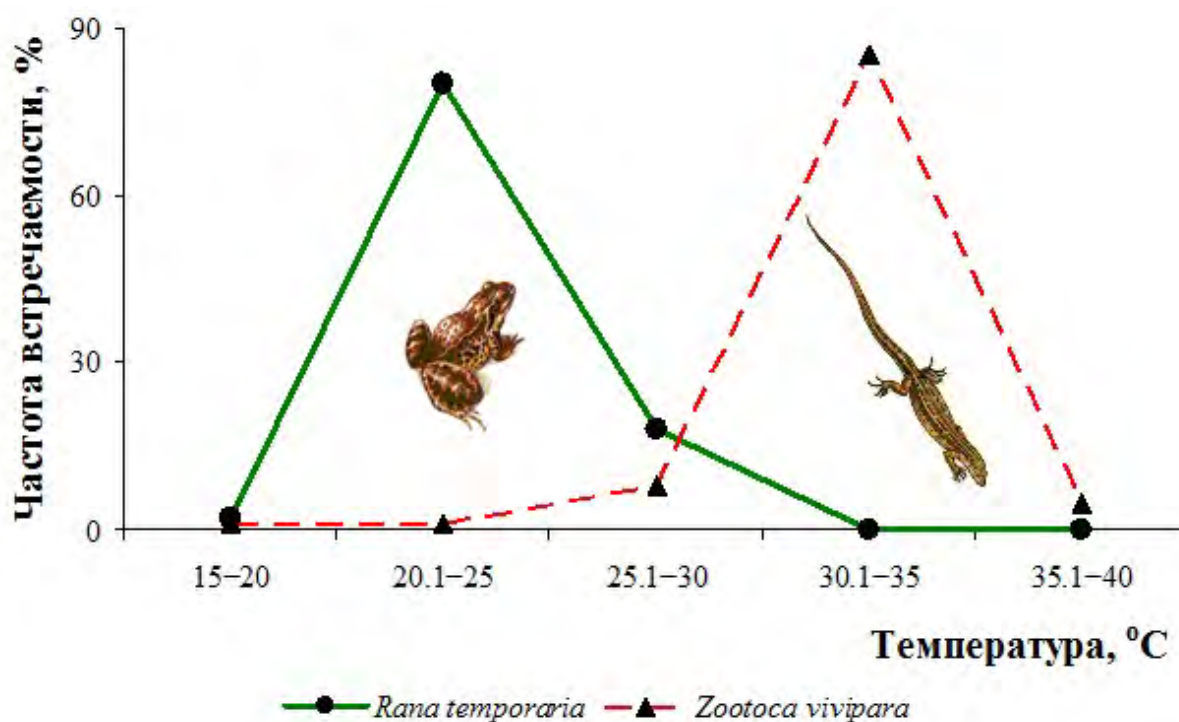


Рис. 4. Кривые частоты встречаемости лягушки травяной (*Rana temporaria*) и ящерицы живородящей (*Zootoca vivipara*) в разных температурных зонах прибора (по данным, полученным на полевой практике студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

Для этого весь диапазон температуры пола прибора, который был зафиксирован в опытах с разными видами животных, разбивается на интервалы таким образом, чтобы можно было подсчитать число случаев нахождения животных разных видов в каждом из температурных интервалов. При этом могут быть температурные зоны в приборе, в которых животное одного из видов не было зафиксировано ни разу, в этом случае в соответствующей графе таблицы проставляется ноль (см. табл. 4).

В завершение обработки данных необходимо рассчитать термотактический оптимум (в °C) для подопытного животного путем суммирования всех полученных при 25 отсчетах температур в местах нахождения животного в приборе и деления этой суммы на 25. Для этой средней величины термотактического оптимума необходимо вычислить стандартную ошибку, используя знания, полученные в курсе по биостатистике.

Таблица 4

**Обработка данных по встречаемости двух видов животных
в соответствующих температурных зонах прибора**

Температура, °С	15–20	20,1–25	25,1–30	30,1–35	35,1–40
Лягушка травяная					
Процент от общего числа случаев	8	60	32	0	0
Ящерица живородящая					
Процент от общего числа случаев	4	4	16	64	12

Общие указания по обсуждению результатов

Приступая к обсуждению полученных результатов, прочитайте предложенную по этой теме литературу. Если в ходе лабораторной работы удалось определить термотактические оптимумы нескольких видов животных, проведите их сравнение, построив график, аналогичный показанному на рис. 4. Если в вашем распоряжении данные по термотактическому оптимуму одного вида животного, то сравните его с таковыми животных, установленными ранее студентами факультета биологии и экологии (рис. 5). Используя соответствующую экологическую терминологию, установите, какие из сравниваемых видов предпочитали более высокую, а какие — более низкую температуру. Затем найдите информацию об экологии сравниваемых видов, в частности о географическом распространении, об условиях их мест обитания, в том числе температурных, о суточной и сезонной активности, об особенностях вертикального распределения в биоценозах, о температурах, при которых эти виды животных наиболее активны в природных условиях. Сделайте вывод о том, насколько полученные значения термотактических оптимумов хорошо коррелируют с условиями местообитания, географическим распространением, характером суточной активности и другими особенностями экологии соответствующих видов животных.

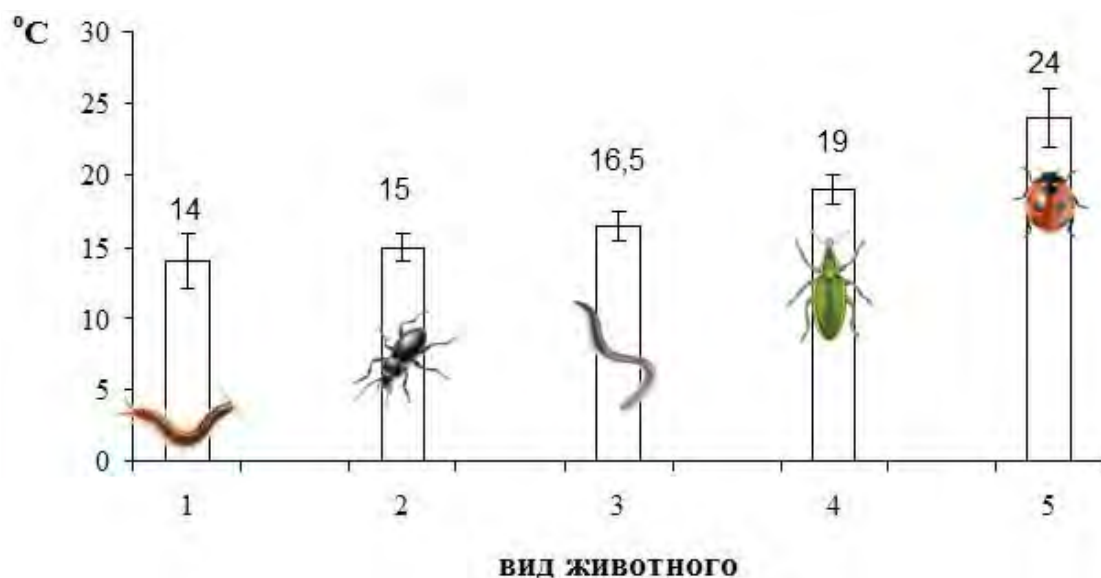


Рис. 5. Термотактический оптимум: 1 — обыкновенной костянки (*Lithobius forficatus*), 2 — жужелицы садовой (*Carabus hortensis*), 3 — дождевого червя (*Lumbricidae*), 4 — слоника-зеленушки (*Chlorophanus viridis*), 5 — коровки семиточечной (*Coccinella septempunctata*) (данные, полученные на лабораторных занятиях студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

Для подтверждения своих выводов подберите из предложенной литературы несколько примеров исследований, в которых было показано хорошее соответствие установленных экспериментально термопреферендумов условиям природных мест обитания тех или иных видов животных. Подумайте, термопреферендум вида обуславливает возможность его обитания в определенных условиях среды или условия местообитания, к которым вид длительно адаптировался, влияют на выбор животными предпочитаемой температуры?

В случае если будет установлено, что определенные в эксперименте термотактические оптимумы животных плохо согласуются с их экологией или температурными условиями естественных мест обитания, используя литературные источники, попробуйте предложить гипотезы, объясняющие подобное расхождение. Для этого найдите информацию о том, от каких факторов зависит термопреферендум видов, можно ли считать термопреферендум устойчивым видовым показателем. Не забывайте, выдвигая гипотезы, и о методических особенностях подобных экспери-

ментов, которые оговаривались при описании конструкции термоградиент-приборов. Если в ходе лабораторной работы удалось установить термотактический оптимум у особей одного или разных видов, отличающихся размерами (возрастом), обсудите, как могут быть связаны размеры тела животного и его тепловой баланс. Сказалось ли это на различии предпочитаемых этими животными температур в эксперименте?

Литература для обсуждения результатов

1. Бескровный, М. А. Практикум по экологии животных / М. А. Бескровный. — Харьков, 1953. — С. 111–113.

2. Бобровских, Т. К. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов клещей *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae) / Т. К. Бобровских, Б. З. Кауфман // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. — Петрозаводск, 1986. — С. 18–28.

3. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю. Б. Бызова и др. — М., 1987. — С. 165–177.

4. Вербицкий, В. Б. Температурный оптимум, термопреферендум и термотолерантность пресноводных ракообразных (Cladocera, Isopoda, Amphipoda) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В. Б. Вербицкий. — Борок, 2012. — 48 с.

5. Вербицкий, В. Б. Температурное избирание и избегание у ветвистоусых раков *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), акклиматизированных к постоянной температуре / В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая // Известия РАН. Серия биологическая. — 2012. — Т. 39, № 1. — С. 109–114.

6. Голованов, В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях / В. К. Голованов // Вопросы ихтиологии. — 2013. — Т. 53, № 3. — С. 286–314.

7. Кауфман, Б. З. Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных / Б. З. Кауфман // Журнал общей биологии. — 1985. — Т. 46, № 4. — С. 509–515.

8. Кауфман, Б. З. Суточные ритмы термопреферендума колорадского жука / Б. З. Кауфман // Экология. — 1983. — № 5. — С. 87–88.

9. Кауфман, Б. З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов некоторых беспозвоночных животных : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Б. З. Кауфман. — М., 1983. — 19 с.
10. Кауфман, Б. З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов хищной коровки *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) и тлей *Aphis* sp. (Homoptera, Aphidae) / Б. З. Кауфман // Доклады АН СССР. — 1981. — Т. 261, № 6. — С. 1510–1512.
11. Кауфман, Б. З. Фото- и термопреферендум некоторых представителей комплекса хищных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) / Б. З. Кауфман, Т. К. Бобровских // Энтомологическое обозрение. — 1991. — Т. LXX, № 1. — С. 23–27.
12. Ликвентов, А. В. Использование предпочитаемой температуры при изучении поведения насекомых / А. В. Ликвентов // Зоологический журнал. — 1960. — Т. 39, № 1. — С. 53–62.
13. Макфедьен, Э. Экология животных / Э. Макфедьен. — М., 1965. — С. 34–38.
14. Наумов, Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. — М., 1963. — С. 179–184.
15. Россолимо, Т. Е. Высотное распределение и термопреферендум жуужелиц в Хибинах / Т. Е. Россолимо // Зоологический журнал. — 1989. — № 4. — С. 58–65.
16. Тихомиров, С. И. К методике изучения термопреферендума членистоногих, обитающих в лесной подстилке / С. И. Тихомиров, А. Л. Тихомирова // Экология. — 1972. — № 4. — С. 70–77.
17. Чернышев, В. Б. Экология насекомых / В. Б. Чернышев. — М., 1996. — С. 34–35.
18. Шилов, И. А. Практикум по экологии наземных позвоночных животных / И. А. Шилов. — М., 1961. — С. 49–59.
19. Яхонтов, В. В. Экология насекомых / В. В. Яхонтов. — М., 1969. — С. 121–124.
20. Экологический энциклопедический словарь / [науч. ред. В. В. Герман]. — Кишинев, 1990. — 406 с.

Лабораторная работа 2

ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ ЖИВОТНЫХ НА ГРАДИЕНТ ОСВЕЩЕНИЯ

Теоретическая часть

Свет играет большую и разнообразную роль в жизненных процессах животных. В экологии под термином «свет» подразумевается весь диапазон солнечного излучения, представляющий собой поток энергии в пределах длин волн от 0,05 до 3000 нм и более. В этом диапазоне выделяются несколько областей, отличающихся по физическим свойствам и экологическому значению для животных. Примерные границы этих областей можно определить следующим образом:

- < 150 нм — зона ионизирующей радиации,
- 150–400 нм — ультрафиолетовая радиация (УФ),
- 400–800 нм — видимый свет (границы смещены для разных видов),
- 800–1000 нм — инфракрасная радиация (ИК),
- > 1000 нм — зона дальней инфракрасной радиации (тепловой фактор среды) (Шилов, 1998).

Ионизирующее излучение действует в основном на субклеточном уровне (ядра, митохондрии), влияет на генетический аппарат (мутации). При малых дозах повреждающий эффект может сменяться стимулирующим.

Ультрафиолетовое излучение обладает большой энергией и оказывает на организмы главным образом химическое действие. Сильное облучение вредно для организма, т. к. повреждает делящиеся клетки. Есть и положительный эффект. Активирует в коже клетки Лантерганса, отвечающие за иммунитет. Стимулирует процессы клеточного синтеза. Под действием этих лучей синтезируется витамин D, регулирующий обмен кальция и фосфора (Акимов, 1959; Наумов, 1963; Шилов, 1998).

Видимый свет. Для животных эта часть спектра связана прежде всего с ориентацией в окружающей среде. Эффективность восприятия зависит от эволюционного развития рецепторов — органов зрения: от светочувствительных клеток, разли-

чающих свет и темноту до сложно устроенных глаз, воспринимающих объемные объекты в цвете и движении. У насекомых и ряда птиц видимая часть распространяется на ближнюю часть УФ-зоны спектра. Восприятие света рецепторами обеспечивает ориентировку животных в среде и нахождение благоприятных условий с помощью фотокинеза и фототаксиса (Акимов, 1959; Наумов, 1963, Шилов, 1998; Яхонтов, 1964). **Фотокинез** — это неориентированное усиление движений животного при росте интенсивности облучения. **Фототаксис** — ориентированное по направлению к источнику (положительный таксис) или от источника света (отрицательный таксис) движение. Животные избегают чрезмерного облучения, уходя в тень, скрываясь в убежищах, закапываясь в грунт, совершают горизонтальные и вертикальные миграции. Однако эта поведенческая реакция является, скорее всего, ответом на совместное действие нескольких факторов — температуры, света, влажности (Наумов, 1963). С помощью фототаксисов животные перемещаются в зону фотопреферендума. **Фотопреферендум** — зона с предпочитаемым уровнем освещенности. Для его определения используют специальные фотоградиентные приборы. Предпочитаемая освещенность зависит от вида животного и его экологического спектра. Кроме того, реакция на свет может определяться возрастом, физиологическим состоянием, температурой и влажностью воздуха, временем суток, сезоном, а также уровнем нервного возбуждения животного (Чернышев, 1996).

Инфракрасное излучение. Воспринимается всеми организмами, воздействуя на тепловые центры нервной системы животных, осуществляет у них регуляцию окислительных процессов и двигательных реакций (термокинез или термотаксис) (Наумов, 1963).

По отношению к свету различают виды **эврифотные** — выносящие широкий диапазон освещенности (дневные животные) и **стенофотные** — переносящие узко ограниченный диапазон освещенности (глубоководные, пещерные, ночные, почвенные животные). Стенофотные, в свою очередь, делятся на **светолюбивые (фотофилы)** и **тенелюбивые (фотофобы)** виды (Наумов, 1963).

Адаптации животных к солнечному излучению приведена в табл. 5.

Таблица 5

Адаптации животных к свету

Тип адаптации	Примеры
Биохимические Физиологические	Биохимические и физиологические реакции, лежащие в основе биоритмов. Биолюминесценция.
Морфологические	Редукция или гипертрофия органов зрения. Щелевидный вертикальный зрачок, тапетум. Защитная пигментация кожи, брюшины, мозговых оболочек, икры. Окраска.
Этологические	Избегание мест с неоптимальной освещенностью, уход в тень, закапывание в грунт, строительство укрытий, миграции.

Цель работы: определить фотопреферендум у исследуемых животных.

Материалы и оборудование

- 1) фотоградиент-прибор,
- 2) источник света (лампа накаливания, лдс),
- 3) часы или таймер,
- 4) подопытные животные.

Описание фотоградиент-прибора

Для выполнения работы используется фотоградиент-прибор линейного типа. Основой прибора является деревянный ящик, разделенный на одинаковые камеры полупрозрачными пластинками (рис. 10). Между нижними концами пластинок и полом остается расстояние 1–2 см для свободного передвижения животного между камерами при выборе наиболее благоприятного светового режима. Одна из внешних торцевых стенок закрыта стеклом, через которое прибор освещается источником света. В приборе создается градиент освещения, убывающий от освещенного к затемнен-

ному концу ящика. Если источник света излучает и тепловую энергию (например, лампа накаливания), то между ними помещают прозрачный экран, не пропускающий тепловых лучей (например, плоскую банку с водой). Сверху прибор закрывается крышкой, чтобы исключить выползание животных и проникновение света между отсчетами. Для каждой камеры необходимо с помощью люксметра определить диапазон освещенности, характерной для неё в разных точках (например, от 100 до 300 люкс).



Рис. 10. Учебный аналог фотоградиент-прибора, используемый на лабораторных занятиях для определения фотопреферендума животных

Методика и порядок работы

1. В качестве объектов экспериментального исследования можно использовать представителей беспозвоночных из различных отрядов насекомых (крупных по размерам), дождевых червей, почвенных многоножек и других обитателей почвы или эпигеобионтов, а также позвоночных — земноводных (небольших лягушек и жаб разных видов), рептилий (небольших ящериц).

Животных необходимо собирать из биотопов и сред жизни, как можно резче отличающихся друг от друга по фактору освещенности (открытые пространства, лес с густым древостоем, поверхность почвы, почвенная среда, постоянно затененные участки рельефа и т. д.), либо отлов производить предварительно в разное время суток (дневные, сумеречные, ночные виды животных). К каждому виду обязательно прилагается этикетка с подробным описанием биотопа, из которого вид был отловлен. Кроме того, можно использовать любых лабораторных животных (соответствующего прибору размера), содержащихся в вивариях (мыши, лягушки, тараканы, сверчки и другие насекомые, наземные моллюски).

2. Установить и отрегулировать фотоградиент-прибор так, чтобы включение источника света создавало в приборе градиент освещения (от наибольшей освещенности в одном конце до максимального затенения в другом). Желательно, чтобы освещаемый конец прибора не нагревался источником света или такой обогрев был минимизирован.

3. Открыть крышку прибора и поместить 1 или несколько подопытных животных в средние камеры прибора. Закрыть крышку и подождать 20 мин, пока животное освоится с новой обстановкой и успокоится.

4. Приготовить часы и бланк для записи результатов опыта (табл. 6). Через 20 мин начать изучение реакции животного на градиент освещения путем записи порядкового номера камеры (первая камера располагается у освещенного конца), в которой оно находится в момент отсчета, через равные промежутки времени (2 мин). Время отсчета может быть изменено в зависимости от скорости движения подопытных животных. Для подвижных животных (жуков, мелких тараканов, мух) промежутки можно уменьшить до 1 мин, для медленно передвигающихся (моллюски, гусеницы) — увеличить до 3 мин. **Внимание!** Графа бланка «Освещенность местоположения животного» должна быть рассчитана и заполнена после проведения эксперимента.

5. После 30 отсчетов подопытное животное вынуть из прибора. Приступить к изучению фотопреферендума следующего животного. По необходимости можно одновременно запускать в прибор не более 2 видов животных с учетом их положения

в трофических сетях. Для каждого из животных заполняется отдельная таблица (табл. 6).

6. При наличии нескольких особей одного вида, можно применить другой вариант методики: помещать в прибор одновременно несколько животных (5–10). Для этого варианта лучше взять не очень подвижных животных. После подготовки прибора животных распределяют по всем камерам прибора и оставляют в условиях градиента освещения на 20–30 мин. Затем поднимают крышку и быстро определяют положение животных в приборе. Наблюдение лучше начать с того конца прибора, где количество особей меньше. Результаты заносят в отчетный бланк.

Таблица 6

Отчетный бланк записи результатов эксперимента

Время начала эксперимента _____

Время окончания эксперимента _____

Освещенность (в люксах) камеры №: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8.

Номера отсчетов	Название животного		Название животного	
	Положение животного в приборе (номер камеры)	Освещенность местоположения животного (люкс)	Положение животного в приборе (номер камеры)	Освещенность местоположения животного (люкс)
1				
2				
3				
...				
30				

В ходе работы при изучении реакции насекомого на свет постарайтесь отметить особенности поведения животного, чтобы избежать методически ошибочного результата, который позже будет трудно объяснить естественными причинами. Сомнения могут возникнуть, если животное долгое время сидит неподвижно в одной точке или углу, что может быть связано с «эффектом конца», или наоборот активно пытается выбраться из прибора

при неплотно закрытом стекле или крышке. В крайнем случае необходимо сменить подопытное животное. Например, про насекомых в литературе отмечено следующее: «Наблюдения в камерах для определения фотопреферендума показывают, что у большинства насекомых, помещенных в камеру, реакция на свет принципиально отличается от той, которая имеет место через полчаса. У возбужденных пересадкой насекомых, как правило, резко выражено стремление либо к свету, либо от него, у спокойных же насекомых эта реакция более нейтральна. Однако стоит лишь немного побеспокоить насекомых, например постучать по камере, как сразу возобновляется та же резкая реакция, что и была в начале эксперимента» (Чернышев, 1996).

Обработка результатов

Начиная обработку результатов, в первую очередь следует, используя таблицу освещенности камер прибора (табл. 7), рассчитать среднюю освещенность каждой камеры.

Таблица 7

Значение освещенности в камерах прибора

№ камеры	Освещенность, люкс
1	5000–20000
2	1000–2000
3	650–1000
4	450–500
5	240–300
6	150–200
7	100–130
8	0–80

Затем заполнить в бланке с результатами эксперимента графу «Освещенность местоположения животного». Далее попытайтесь выяснить, какую освещенность предпочитало животное в ходе эксперимента. Для этого данные нужно представить в таблице в виде вариационного ряда частоты встречаемости каждого вида в той или иной камере во время исследования (табл. 8).

Таблица 8

**Вариационный ряд частоты встречаемости животного
относительно светового градиента**

№ камеры (или освещенность в люксах)	1	2	3	4	5	6	7	8
Число случаев								
Процент от общего числа случаев								

В первой строке таблицы располагаем номера камер с 1 по 8, во второй — частоту встречаемости (число случаев) когда животное было отмечено в этой камере, в третьей — частоту встречаемости в процентах от общего числа отсчетов (30).

По данным табл. 8 построить кривую встречаемости животного относительно градиента освещенности в приборе (см. рис. 6). На графике будет хорошо видна зона предпочитаемой освещенности вида, а при нанесении на график кривых разных видов можно сравнить их фотопреферендумы.

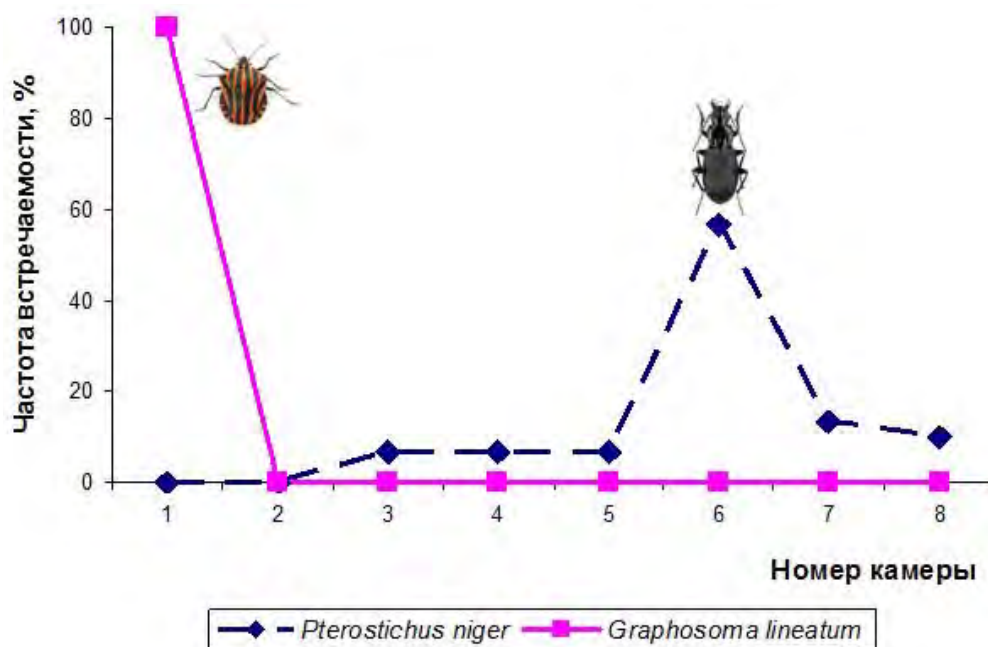


Рис. 6. Кривые частот встречаемости видов — птеростих черный (*Pterostichus niger*) и клоп итальянский (*Graphosoma lineatum*) в камерах фотоградиент-прибора (по данным, полученным на полевой практике студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

В заключение необходимо рассчитать средний предпочитаемый уровень освещенности (в люксах) (из 30 значений) со стандартной ошибкой для каждого вида животного. Построить гистограмму со средними значениями фотопреферендумов и со стандартными ошибками этих средних («усы») для разных видов подопытных животных, как показано на рис. 7 и 8.

Общие указания по обсуждению результатов

Для работы над разделом по обсуждению результатов необходимо ознакомиться с литературой по теме (см. ниже). Сначала сравните фотопреферендумы видов животных, исследованных в ходе эксперимента, а затем сопоставьте эти данные с найденными в литературных источниках или с данными, полученными ранее студентами факультета биологии и экологии ЯрГУ (см. рис. 7, рис. 8).

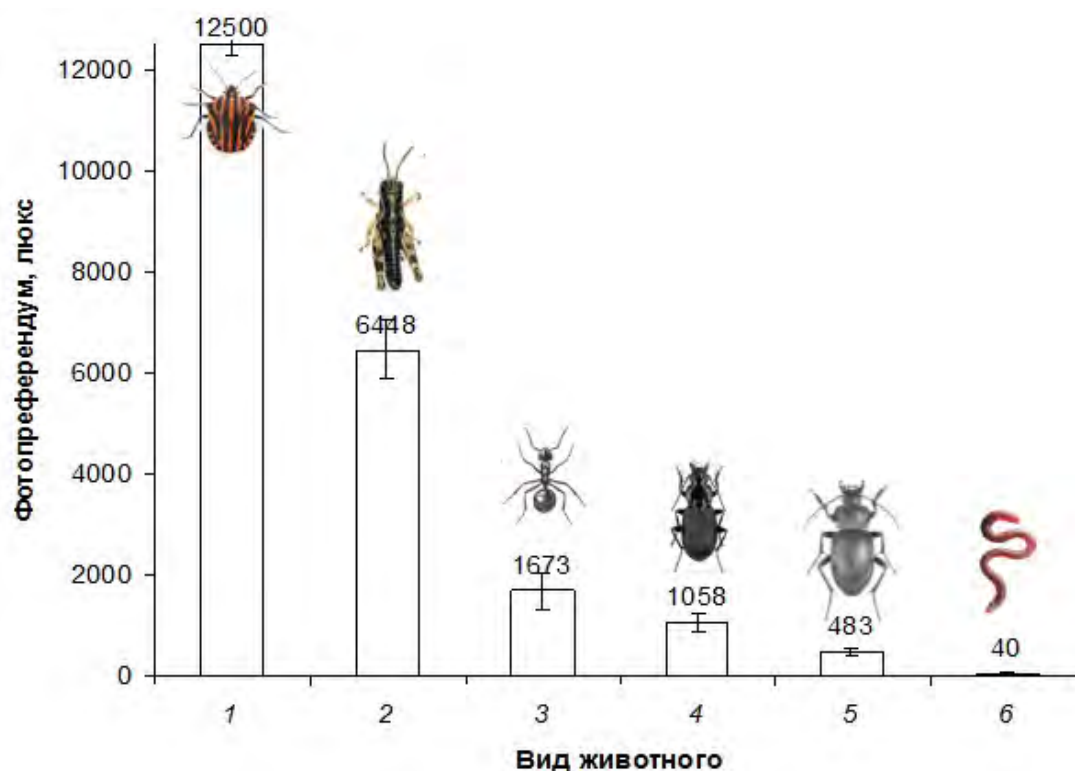


Рис. 7. Фотопреферендумы некоторых беспозвоночных животных:
 1 — клопа итальянского (*Graphosoma lineatum*), 2 — кузнечика (*Tettigoniidae*), 3 — муравья лесного рыжего (*Formica rufa*), 4 — птеростиха черного (*Pterostichus niger*), 5 — жужелицы черной лесной (*Carabus glabratus*), 6 — дождевого червя (*Lumbricidae*) (данные, полученные на лабораторных занятиях студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

Установите характер отношения изученных животных к световому фактору, используя известную из теоретической части по этой теме экологическую терминологию. В литературных источниках найдите сведения об экологии исследованных животных. Для сравнительного анализа может быть полезной информация об ареале распространения, условиях местообитания, суточной активности, распределении в биотопах, суточных и сезонных изменениях фотопреферендума, биоритмах, возрасте, стадии развития животных. Сделайте выводы о том, насколько хорошо литературные сведения подтверждают данные, полученные во время эксперимента. Если экспериментальные фотопреферендумы не согласуются с экологическими сведениями об естественных местообитаниях вида, то предложите свою гипотезу, объясняющую результаты. Здесь может быть важной информация об условиях проведения эксперимента: времени суток, сезоне, температуре и влажности воздуха, физиологическом состоянии организма.

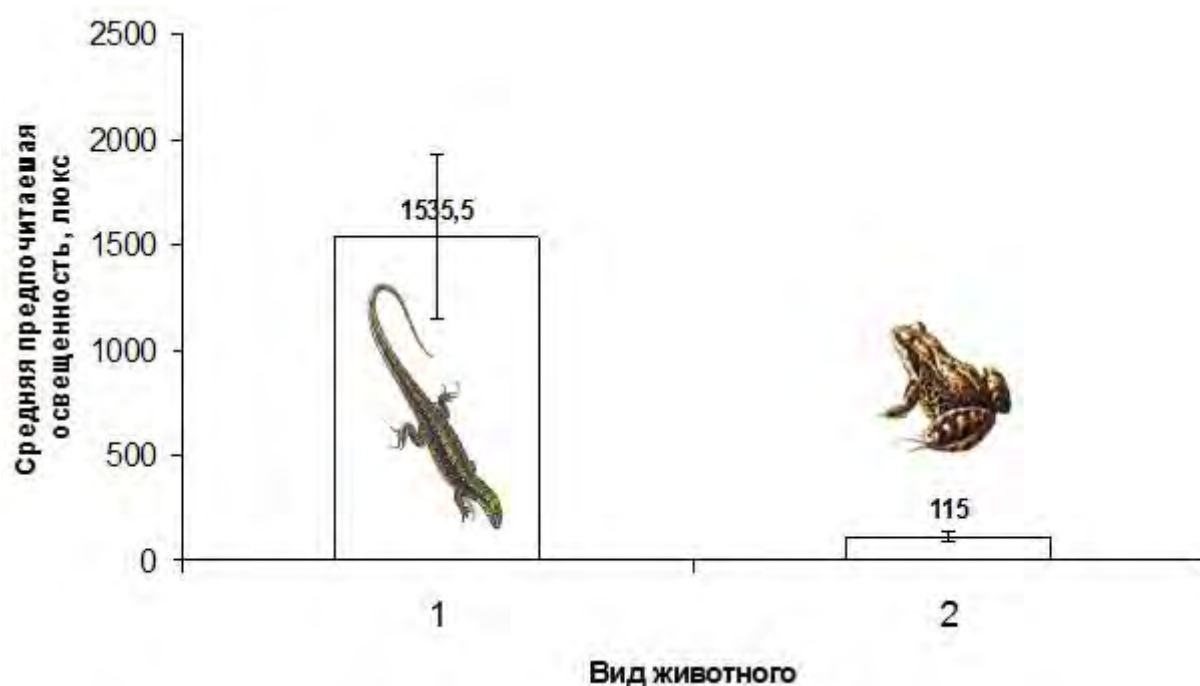


Рис. 8. Средние значения предпочитаемых освещенностей: 1 — ящерицы живородящей (*Zootoca vivipara*), 2 — лягушки травяной (*Rana temporaria*) (данные, полученные на лабораторных занятиях студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

Литература для обсуждения результатов

1. Бескровный, М. А. Практикум по экологии животных / М. А. Бескровный. — Харьков, 1953. — С. 129–134.
2. Кауфман, Б. З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов некоторых беспозвоночных животных : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Б. З. Кауфман. — М., 1983. — 19 с.
3. Кауфман, Б. З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов хищной коровки *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) и тлей *Aphis* sp. (Homoptera, Aphidae) / Б. З. Кауфман // Доклады АН СССР. — 1981. — Т. 261, № 6. — С. 1510–1512.
4. Мазохин-Поршняков, Г. А. Зрение насекомых / Г. А. Мазохин-Поршняков. — М., 1965. — 263 с.
5. Наумов, Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. — М., 1963. — С. 147–152.
6. Орлов, О. Ю. Цветовое зрение и поведение амфибий / О. Ю. Орлов, В. В. Максимов // Сенсорные системы. Зрение : сб. — Л., 1982. — С. 114–125.
7. Терентьев, П. В. Лягушка / П. В. Терентьев. — М., 1950. — С. 39.
8. Чернышев, В. Б. Экология насекомых / В. Б. Чернышев. — М., 1996. — С. 12–16.
9. Шилов, И. А. Экология / И. А. Шилов. — М., 1998. — С. 172–194.
10. Яхонтов, В. В. Экология насекомых / В. В. Яхонтов. — М., 1964. — С. 178–185.

Лабораторная работа 3

ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Теоретическая часть

Способность различать цвета — одна из важнейших функций зрения. Каждый светочувствительный аппарат, будь то фотоэлемент или глаз животного, может неодинаково реагировать на свет, отличающийся по спектральному составу. Но о цветовом

зрении говорят только тогда, когда разная реакция на излучения различного спектрального состава не зависит от их интенсивности (Руководство..., 1977).

В настоящее время остается нерешенным вопрос, способно большинство низших организмов отличать цвета или они могут ощущать только разные уровни яркости света. Установлено, что дафнии отличают красно-оранжевый и голубой цвета, именно как цвета, а не понижение или усиление яркости света (Зернов, 1934).

Видимый насекомыми спектр шире, чем у человека: его коротковолновая граница лежит в ультрафиолете с длиной волны меньше 300–250 мкм. Поэтому видимый насекомыми спектр простирается от ультрафиолетовых лучей ($\lambda=300$ нм) до красных включительно ($\lambda=650$ нм). У насекомых цвета различают и дневные и ночные виды. Различают цвета как высшие (пчелиные, мухи), так и древнейшие (стрекозы, саранчовые) представители класса. Однако при пониженной освещенности у насекомых, как и у человека, работает только один, более чувствительный приемник, и они становятся в этих условиях цветнослепыми. Может возникнуть вопрос, для чего же ночным видам цветовое зрение, если для осуществления его не всегда достаточно света. Цветовое зрение необходимо им по крайней мере для того, чтобы на рассвете выбрать место дневного покоя, соответственно своей защитной внешности. Чтобы безошибочно пользоваться защитной (маскирующей) окраской, нужно выбирать фон соответствующего цвета, т. е. необходимо уметь различать цвета (Мазохин-Поршняков, 1965).

У насекомых в основном приходится иметь дело с ди- и трихроматами, периферический цветоразличающий аппарат которых образован двумя или тремя типами светоприемников. Иногда, как у медоносной пчелы, в глазу бывает четыре спектральных типа рецепторов, но поведенческие опыты показывают, что цветовое зрение пчелы трихроматическое (Руководство..., 1977).

Для всех насекомых характерна обычно высокая чувствительность к ультрафиолету, определяемая специальным «ультрафиолетовым» светоприемником. Эта часть спектра до 20 раз более привлекательна для положительно фототаксичных насекомых, чем, например, желто-зеленые лучи. Ультрафиолетовое излучение для насекомого — это прежде всего или цвет неба,

или отражение неба водной поверхностью. Движение в сторону просветов неба — это выход в открытое пространство, в котором нет препятствий для полета и определенные условия (освещенность, температура, влажность, ветер). Кроме того, в ультрафиолете на цветках растений и на самих насекомых проявляются рисунки, указывающие на местоположение нектара или пол и вид насекомого (Руководство..., 1977; Чернышев, 1996).

Судя по электрофизиологическим экспериментам и результатам поведенческих опытов, близкие монохроматические цвета насекомые распознают наиболее четко в средней части спектра (зеленые и сине-фиолетовые цвета). Цвета, лежащие на краях спектра, а именно оранжево-красные, насекомые различают слабо, и большинством насекомых они воспринимаются как черный цвет (Руководство..., 1977; Яхонтов, 1964).

Большинство рыб различают цвета, что доказано целым рядом наблюдений. Не различают цветов, видимо, только некоторые хрящевые рыбы и хрящевые ганоиды. Остальные рыбы хорошо различают цвета, что доказано опытами с кормлением и выработкой условных рефлексов на цвет (Никольский, 1953).

Зрительная система амфибий позволяет быстро распознавать различные объекты, оценивать опасность и правильно на нее реагировать. При этом защитная реакция может быть довольно простой. Завидев приближающегося врага, лягушка, мгновенно прыгает туда, где темнее, — будь то вода или суша. Цветное зрение лягушек сходно с человеческим. Они видят в синей, зеленой и красной области спектра. Их сетчатка может приспособливаться к темноте, в этих условиях они видят в области от желто-зеленого до зеленого (Терентьев, 1950).

Сетчатка глаза пресмыкающихся сложнее, чем сетчатка земноводных. У части ночных видов она содержит только палочки. У обладающих цветным зрением дневных видов в сетчатке есть и палочки и колбочки; у многих видов колбочки снабжены своеобразными светофильтрами в виде бесцветных или окрашенных (желтых, оранжевых, красных) жировых капель. Чувствительность цветового зрения большинства пресмыкающихся смещена в желто-оранжевую часть спектра (Наумов, Карташев, 1979).

Адаптации животных к спектральному составу солнечного излучения приведены в табл. 9.

Адаптации животных к спектральному составу света

Тип адаптации	Примеры
Биохимические Физиологические	Выделение веществ, экранирующих светоприемники
Морфологические	Специальные светофильтры, разные типы светоприемников
Этологические	Выбор мест с оптимальным спектром освещения, выбор с помощью цветного зрения полового партнера, поиск пищи

Цель работы — изучить реакции животных на спектральный световой градиент.

Материалы и оборудование

- 1) цветной фотоградиент-прибор,
- 2) часы или таймер,
- 3) источник света,
- 4) подопытные животные.

Описание спектрального фотоградиент-прибора

Для выполнения работы используется спектральный фотоградиент-прибор линейного типа (рис. 9).



Рис. 9. Учебный аналог спектрального фотоградиент-прибора, используемый на лабораторных занятиях для определения цветного фотопреферендума животных

Основой прибора является деревянный ящик, закрытый с пяти сторон светонепроницаемым материалом. С шестой стороны вместо верхней стенки вставлены цветные стекла — светофильтры, с помощью которых создается спектральный световой градиент. Светофильтры расположены в порядке размещения лучей спектра: от длинноволнового красного (700 нм) до коротковолнового фиолетового (400 нм) излучения. В ходе работы необходимо следить за тем, чтобы интенсивность освещения всех светофильтров была примерно одинакова. Это достигается равномерностью освещения прибора по всей длине (можно использовать длинные лампы дневного света).

Методика и порядок работы

1. В качестве объектов экспериментального исследования можно использовать различные виды насекомых (крупных по размерам), земноводных (небольших лягушек и жаб разных видов), рептилий (небольших ящериц). Количество особей каждого вида (особенно насекомых) отлавливается с таким расчетом, что часть экземпляров пойдет на определение систематической принадлежности животного. Кроме того, можно использовать любых лабораторных животных (соответствующего прибору размера), содержащихся в вивариях (мыши, лягушки, тараканы, сверчки и др. насекомые, наземные моллюски).

При отлове животных необходимо собирать из биотопов, как можно резче отличающихся друг от друга по фактору освещенности (открытые пространства, лес с густым древостоем, поверхность почвы, постоянно затененные участки рельефа и т. д.). Также можно производить отлов в разное время суток (дневные, сумеречные, ночные виды животных). К каждому виду обязательно прилагается этикетка с подробным описанием биотопа, из которого вид был отловлен.

2. Установить цветной фотоградиент-прибор в сторону источника света так, чтобы в приборе создавалось относительно равномерное освещение. В качестве источника света может служить большое окно, дающее равномерный рассеянный свет, а в случае недостатка естественного света — лампа дневного света. Желательно, чтобы прибор не нагревался источником света или такой обогрев был минимизирован.

3. Поместить 1 или несколько подопытных животных в прибор. Закрыть крышку и подождать 20 мин, пока животное освоится с новой обстановкой и успокоится.

4. Приготовить часы и бланк для записи результатов опыта (табл. 10). Через 20 мин начать изучение реакции животного на спектральный градиент освещения путем записи цвета стекла, напротив которого оно находится при отсчете, через равные промежутки времени (2 мин). Время отсчета может быть изменено в зависимости от скорости движения подопытных животных. Для подвижных животных (жуков, мелких тараканов, мух) промежутки можно уменьшить до 1 мин, для медленно передвигающихся (моллюски, гусеницы) — увеличить до 3 мин. Для записи результатов эксперимента использовать таблицы приведенного образца (табл. 10).

5. После 30 отсчетов подопытное животное вынуть из прибора. Приступить к изучению реакции на спектральный состав света следующего животного. При необходимости можно одновременно запускать в прибор не более 2 видов животных с учетом их положения в трофических сетях.

6. При наличии нескольких особей одного вида можно применить другой вариант методики: помещать в прибор одновременно несколько животных (5–10). Для этого варианта лучше взять не очень подвижных животных. После подготовки прибора животных распределяют по всем камерам прибора и оставляют в условиях спектрального градиента на 20–30 мин. Затем быстро определяют положение животных в приборе. Наблюдение лучше начать с того конца прибора, где количество особей меньше. Учет положения особей производится 3–5 раз. Результаты заносят в отчетный бланк. Еще один вариант методики возможен, если поместить светофильтры с торцевых концов цветного фотоградиент-прибора, а сверху накрыть темной крышкой. Через 5 мин учитывается, сколько особей привлечены к одному и другому окошку со светофильтром. Таким образом можно определять предпочитаемую часть спектра.

В ходе работы при изучении реакции насекомого на свет постарайтесь отмечать особенности поведения животного, чтобы избежать методически ошибочного результата, который позже будет трудно объяснить естественными причинами. Сомнения

могут возникнуть, если животное долгое время сидит неподвижно в одной точке или углу, что может быть связано с «эффектом конца», или, наоборот, активно пытается выбраться из прибора при неплотно закрытом светофилтре. В крайнем случае необходимо сменить подопытное животное.

Таблица 10

Отчетный бланк записи результатов эксперимента

Время начала эксперимента _____

Время окончания эксперимента _____

Номера отсчетов	Название животного	Название животного	Название животного	Название животного
	Положение животного в приборе (цвет стекла)	Положение животного в приборе (цвет стекла)	Положение животного в приборе (цвет стекла)	Положение животного в приборе (цвет стекла)
1				
2				
...				
30				

Обработка результатов

Данные эксперимента нужно представить в таблице в виде вариационного ряда частоты встречаемости каждого вида под разными светофильтрами во время исследования (табл. 11).

Таблица 11

Вариационный ряд частоты встречаемости животного относительно спектрального градиента

Цвет светофильтра	Красный	Желтый	Зеленый	Голубой	Фиолетовый
Число случаев					
Процент от общего числа случаев					

В первой строке таблицы записываем цвет светофильтров, во второй — частоту встречаемости (число случаев), когда животное было отмечено под данным светофильтром, в третьей — частоту встречаемости в процентах от общего числа отсчетов (30).

По данным таблицы построить кривую встречаемости животного относительно спектрального градиента света в приборе (рис. 10). На графике должна быть видна зона предпочитаемой животным части спектра, при нанесении на график кривых разных видов можно сравнить их спектральные преферендумы.

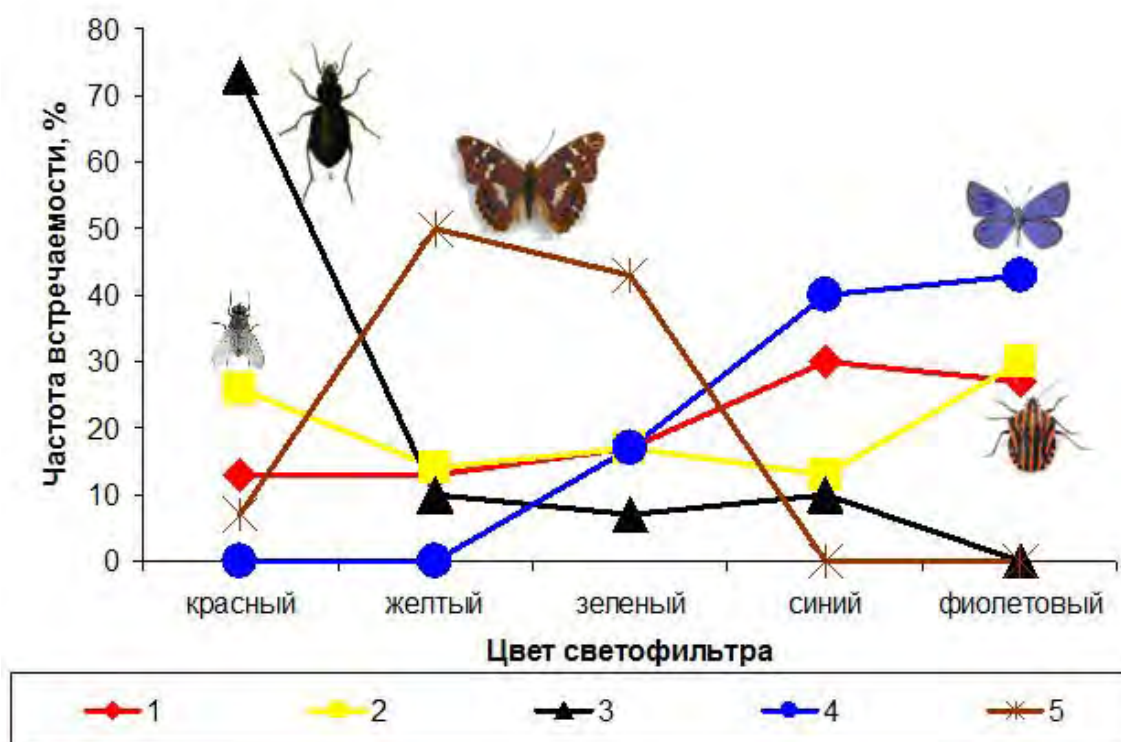


Рис. 10. Кривые частот встречаемости разных видов насекомых: 1 — клопа итальянского (*Graphosoma lineatum*), 2 — мухи комнатной (*Musca domestica*), 3 — жужелицы черной лесной (*Carabus glabratus*), 4 — голубянки (*Lycaenidae*), 5 — переливницы тополевой (*Apatura ilia*) под разными светофильтрами фотоградиент-прибора (по данным, полученным на полевой практике студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

Общие указания по обсуждению результатов

Для работы над разделом отчета по обсуждению результатов необходимо ознакомиться с литературой по теме (см. ниже). Прежде всего сравните спектральные предпочтения видов жи-

вотных, исследованных в ходе эксперимента, а затем сопоставьте эти данные с найденными в литературных источниках. Если вы изучали один вид животного, то можно сравнить результаты с данными, полученными ранее студентами факультета биологии и экологии ЯрГУ (см. рис. 10, рис. 11).

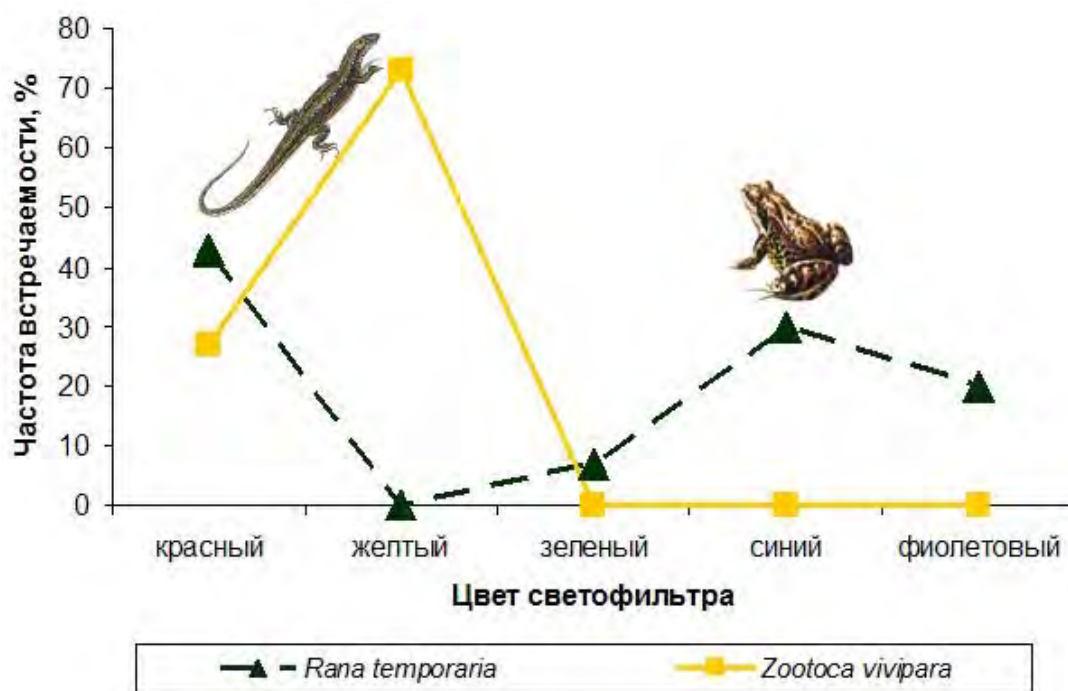


Рис. 11. Кривые частот встречаемости лягушки травяной (*Rana temporaria*) и ящерицы живородящей (*Zootoca vivipara*) под разными светофильтрами фотоградиент-прибора (по данным, полученным на полевой практике студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

В литературных источниках найдите сведения об экологии и биологии исследованных животных. Установите характер отношения изученных животных к световым лучам с разной длиной волны. Выражено ли предпочтение к какому-либо цвету или оно отсутствует? Для сравнительного анализа может быть полезной информация о строении органов зрения животного и возможности улавливать ту или иную часть спектра, о роли отдельных видов излучения для организмов, условиях местообитания, распределении в биотопах, биоритмах. Сделайте выводы о том, насколько хорошо литературные сведения подтверждают данные, полученные в эксперименте. Если спектральные предпочтения не согласуются с литературными сведениями о цветовых предпочтениях или роли отдельных видов излучения

для данных организмов, то предложите свою гипотезу, объясняющую результаты. Для этого может быть важной информация об условиях проведения эксперимента: физиологическом состоянии организма, его поведенческих особенностях, времени суток.

Литература для обсуждения результатов

1. Бескровный, М. А. Практикум по экологии животных / М. А. Бескровный. — Харьков, 1953. — С. 134–135.
2. Мазохин-Поршняков, Г. А. Зрение насекомых / Г. А. Мазохин-Поршняков. — М., 1965. — 263 с.
3. Мантейфель, Ю. Б. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий / Ю. Б. Мантейфель. — М., 1977. — 266 с.
4. Наумов, Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. — М., 1963. — С. 147–152.
5. Наумов, Н. П. Зоология позвоночных : учебник. Ч. 2 : Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие / Н. П. Наумов Н. Н. Карташев. — М., 1979. — 272 с.
6. Никольский, Г. В. Экология рыб / Г. В. Никольский. — М., 1963. — С. 45–57.
7. Орлов, О. Ю. Цветовое зрение и поведение амфибий / О.Ю. Орлов, В. В. Максимов // Сенсорные системы. Зрение : сб. — Л., 1982. — С. 114–125.
8. Руководство по физиологии органов чувств насекомых / под ред. проф. Г. А. Мазохина-Поршнякова. — М., 1977. — 224 с.
9. Терентьев, П. В. Лягушка / П. В. Терентьев. — М., 1950. — С. 39.
10. Чернышев, В. Б. Экология насекомых / В. Б. Чернышев. — М., 1996. — С. 12–16.
11. Шилов, И. А. Экология / И. А. Шилов. — М., 1998. — С. 172–194.
12. Яхонтов, В. В. Экология насекомых / В. В. Яхонтов. — М., 1964. — С. 178–185.

Лабораторная работа 4

ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ АКТИВНОЙ РЕАКЦИИ СРЕДЫ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Теоретическая часть

Значение водородного показателя (рН) представляет собой отрицательный логарифм концентрации ионов водорода. Концентрация ионов водорода в чистой пресной воде 10^{-7} г*ион/л, и, следовательно, рН пресной воды 7 (нейтральная) (Зенин, Белюсова, 1988) (следует помнить, что рН — логарифмическая функция, поэтому раствор, который имеет рН 5, будет в 10 раз «кислее» раствора с рН 6 и т. д.).

Активная реакция среды крупных морских и пресноводных водоемов довольно устойчива и обусловлена наличием «буферной» системы. Стабильность рН природных вод определяется наличием ионов HCO_3^- и CO_3^{2-} . Суммарное содержание разных форм угольной кислоты (CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- и CO_3^{2-}) и образует карбонатную «буферную» систему. В ее состав входят также ионы водорода, кальция, магния и другие растворенные вещества. Тем не менее активная реакция среды имеет пространственную и временную (сезонную и суточную) изменчивость.

Водоемы по значению рН делят на 3,7–6,95 — кислые (озера, болота), 6,96–7,3 — нейтральные (пресные материковые водоемы), более 7,3 — щелочные (морские и материковые небольшие и эвтрофирующиеся водоемы) (Константинов, 1986).

Выделяют следующие группы организмов по отношению к рН среды.

Эвриионные — организмы, обитающие в широком диапазоне рН от 2 до 10 (некоторые виды хирономид, мокрецов, олигохет, рачок *Asellus aquaticus*).

Стеноионные — организмы, обитающие в узких пределах рН (большинство пресноводных и морских обитателей или организмы из закисленных водоемов).

Стеноионные организмы делятся, в свою очередь, на 3 группы:

Нейтрофилы — организмы, предпочитающие нейтральную реакцию среды ($\text{pH} = 7 - 7,5$). *Ацидофилы* — гидробионты кислых вод (обитатели сфагновых водоемов, где pH опускается до 3,8, не встречаются в нейтрально-щелочных водах). *Алкалифилы* — гидробионты щелочных вод (моллюски, живущие в водах с pH более 7) (Зернов, 1934; Константинов, 1986).

Активная реакция среды является важным фактором, определяющим существование организмов. Концентрация ионов водорода в окружающей среде действует на организм или непосредственно, или косвенно, через действие CO_2 , влияя на ионное состояние и доступность многих ионов и метаболитов, стабильность макромолекул. Непосредственно влияние pH выражается в воздействии водородных и гидроксильных ионов на оболочку клеток, в результате чего изменяется поступление и выведение различных веществ. Изменяя проницаемость наружных мембран клеток, pH влияет на водно-солевой обмен организмов (Зернов, 1934; Семерной, 2008).

Адаптивное поведение к изменению концентрации водородных ионов выражается в гидроионотаксисе — изменении положения в пространстве под влиянием pH , поиске и избирании местоположения с оптимальными из имеющихся возможных значениями pH (Зернов, 1934).

Изменения в сообществах гидробионтов озер при снижении pH рассмотрены в книге В. Т. Комова (Комов, 2007). Экспериментально выявленные особенности состава сообществ макробеспозвоночных при разном уровне pH подробно рассмотрены в статье Н. А. Березиной (Березина, 2001). Для сравнения при обсуждении результатов приведены примеры бентосных беспозвоночных с данными по пределам толерантности к pH (табл. 12).

Таблица 12

Диапазоны толерантности пресноводных беспозвоночных животных по показателям реакции водной среды
(по Березиной, 2001)

Вид	Группа	Диапазон толерантности к pH
<i>Palmomyia lineata</i>	Мокрецы	2,0–11,0
<i>Asselus aquaticus</i>	Ракообразные	4,5–11,0

Вид	Группа	Диапазон толерантности к рН
<i>Oligotricha striata</i>	Ручейники	4,5–9,0
<i>Euglesa subtruncata</i>	Моллюски	6,0–9,0
<i>Tubifex tubifex</i>	Олигохеты	6,0–11,0
<i>Helobdella stagnalis</i>	Пиявки	7,0–8,5

Адаптации животных к активной реакции среды приведены ниже (табл. 13).

Таблица 13

Адаптации животных к рН среды

Тип адаптации	Примеры
Биохимические Физиологические	Изменения работы натриево-калиевых, водородно-натриевых насосов
Морфологические	Утолщение покровов, образование слизи, наличие раковины
Этологические	Избегание мест с неоптимальными значениями рН, гидроионотаксис

Цель работы — определение пределов толерантности водных животных к рН среды.

Материалы и оборудование

- | | |
|---|-------------------------|
| 1) стеклянные сосуды, | 5) пипетки, |
| 2) мерные цилиндры, | 6) пинцеты, |
| 3) концентрированная уксусная кислота, | 7) часы, |
| 4) концентрированная щелочь (КОН или NaOH), | 8) электронные весы, |
| | 9) подопытные животные. |

Методика и порядок работы

1. В качестве подопытных животных можно использовать водных беспозвоночных (жуков, клопов, личинок насекомых, водяных клещей, ветвистоусых ракообразных), личинок земноводных, мальков или мелких взрослых рыб.

2. В эксперименте создается градиент со значениями рН от 2 до 12. Подготовить стеклянные сосуды, объемы сосудов и приготовленных растворов зависят от размеров животных, для мелких беспозвоночных достаточно 50–100 мл растворов. Градиент растворов готовят разведением кислоты и щелочи до необходимой концентрации, путем добавления этих веществ к отстоянной водопроводной воде. Концентрацию водородных ионов определяют рН-метром или с помощью реактивной индикаторной бумаги (менее точный способ). Нужно помнить, что рН в растворе не постоянен и должен быть измерен через 1–2 часа после приготовления раствора и перед проведением опыта. При возможности каждую концентрацию растворов дублируют в нескольких повторностях.

3. В каждый сосуд помещают по 3–5 или (при возможности) больше животных одного вида. Записав время начала опыта, наблюдают за поведением и гибелью животных в отдельных сосудах с разной концентрацией водородных ионов. Для этого через определенные, строго фиксированные промежутки времени (через 10 мин) в течение не менее 2 ч отмечают выживаемость подопытных животных в разных сосудах. Данные в ходе работы заносятся в бланк записи результатов эксперимента для каждого вида отдельно (табл. 14, табл. 15).

Таблица 14

Отчетный бланк записи результатов эксперимента

Время начала эксперимента _____

Время окончания эксперимента _____

Продолжительность эксперимента (мин)	Выживаемость (%) Вид животного										
	рН 2	рН 3	рН 4	рН 5	рН 6	рН 7	рН 8	рН 9	рН 10	рН 11	рН 12
0											
10											
20											
30											
40											
50											
...											
120											

**Пример заполнения отчетного бланка
записи результатов эксперимента**

Время начала эксперимента _____

Время окончания эксперимента _____

Продолжительность эксперимента (мин)	Выживаемость (%) <i>Daphnia pulex</i>										
	pH 2	pH 3	pH 4	pH 5	pH 6	pH 7	pH 8	pH 9	pH 10	pH 11	pH 12
0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
10	0	0	66	100	100	100	100	100	100	100	33
20	0	0	66	100	100	100	100	100	100	100	33
30	0	0	0	66	100	100	100	100	100	66	0
40	0	0	0	66	100	100	100	100	100	66	0
50	0	0	0	33	100	100	100	100	66	0	0
60	0	0	0	33	100	100	100	100	66	0	0
70	0	0	0	0	100	100	100	100	66	0	0
80	0	0	0	0	100	100	100	100	33	0	0
90	0	0	0	0	100	100	100	66	0	0	0
100	0	0	0	0	100	100	66	33	0	0	0
110	0	0	0	0	100	100	66	0	0	0	0
120	0	0	0	0	100	100	33	0	0	0	0

Обработка результатов

После окончания эксперимента и заполнения бланка результатов необходимо определить границы толерантности вида по отношению к pH. Для этого постройте график, который отражает зависимость выживаемости подопытных животных от величины pH (рис. 12). По оси абсцисс отложите значения pH растворов, а по оси ординат — процент выживших по окончании эксперимента (последняя строка бланка записи результатов) особей от их начального количества. Если в опыте растворы были с повторностями, то рассчитывают среднюю выживаемость для каждой концентрации и стандартную ошибку.

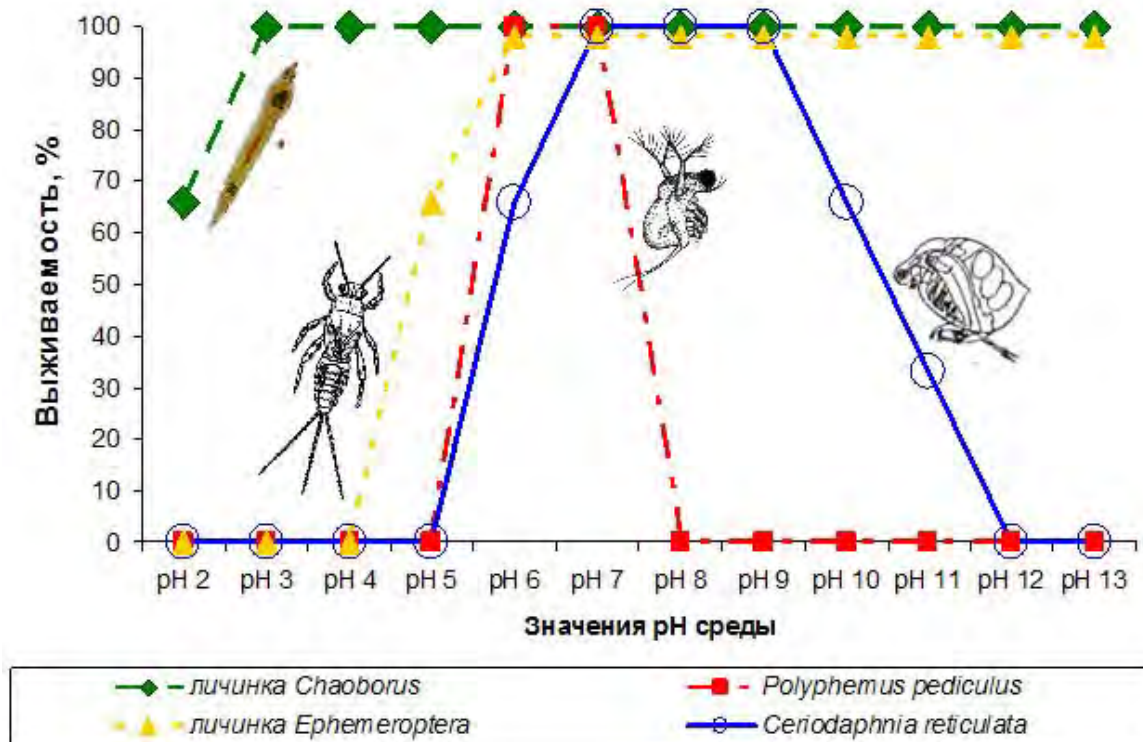


Рис. 12. Выживаемость водных животных в градиенте pH (по данным, полученным на лабораторных занятиях студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

Общие указания по обсуждению результатов

Ознакомьтесь с литературой по теме эксперимента (см. список ниже). Вначале необходимо определить пределы толерантности, зоны оптимума и пессимума исследованных видов животных. Во всех ли случаях возможно установить границы толерантности? Если не удалось этого сделать, обсудите почему? Возможно ли, что у вида не существует границ толерантности по отношению к pH? Обсудите в отчете, обнаружены ли в ходе эксперимента зоны оптимума и пессимума для подопытных животных. По результатам выживаемости отнесите изученные виды к экологическим группам по отношению к pH: стено- и эврионные, алкалофилы, нейтрофилы, ацидофилы. Подумайте, насколько точные границы эври- и стеноионности существуют и можно ли на основании эксперимента определить эти границы для изученных видов. Проведите сравнение разных видов животных по устойчивости к изменению реакции среды. Используйте литературные данные (в том числе таблицу в теоретической части)

и данные, полученные на лабораторных занятиях студентами факультета биологии и экологии ЯрГУ (рис. 12). При сравнении выживаемости разных видов животных не только используйте результат, полученный по окончании времени эксперимента, но и проследите изменение выживаемости во времени. Это позволит оценить, насколько быстро организмы реагируют на изучаемый фактор, и более точно сравнить устойчивость различных видов. Кроме этого, подумайте, остались бы результаты эксперимента прежними, если бы время опыта было продлено. Повлияло бы на результаты эксперимента то, в каких условиях (по pH) обитали организмы до него? Найдите в литературе данные о том, влияет ли на действие pH констелляция (взаимное действие) других факторов. При использовании определителей и другой литературы выпишите сведения об отношении к активной реакции среды исследованных видов и сравните их с полученными в эксперименте. Установите возможность использования изученных животных в качестве индикаторов закисления или защелачивания среды. При завершении обсуждения необходимо рассмотреть механизм действия на животных pH среды как экологического фактора и адаптации к нему.

Литература для обсуждения результатов

1. Березина, Н. А. Влияние pH среды на пресноводных беспозвоночных в экспериментальных условиях / Н. А. Березина // Экология. — 2001. — № 5. — С. 372–381.
2. Березина, Н. А. Структура сообществ макробеспозвоночных в экспериментальных мезокосмах с различными гидрохимическими условиями / Н. А. Березина // Сибирский экологический журнал. — 1999а. — № 6. — С. 35–42.
3. Виноградов, Г. А. Адаптация водных животных с различными видами осморегуляции к понижению pH внешней среды / Г. А. Виноградов // Физиология и паразитология пресноводных животных. — Л., 1979. — С. 17–25.
4. Виноградов, Г. А. Функциональные основы действия низких pH на рыб и беспозвоночных / Г. А. Виноградов // Проблемы водной токсикологии, биотестирования и управления качеством воды. — Л., 1986. — С. 6–25.
5. Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо. — М., 1975. — 415 с.

6. Дыга, А. К. Влияние активной реакции воды на отдельных представителей зоопланктона и макрозообентоса в связи с промышленным загрязнением водоемов / А. К. Дыга, В. И. Золотарева // Водные ресурсы. — 1983. — № 5. — С. 104–107.

7. Зернов, С. А. Общая гидробиология / С. А. Зернов. — М. ; Л., 1934. — С. 285–299.

8. Зенин, А. А. Гидрохимический словарь / А. А. Зенин, Н. В. Белоусова. — Л., 1988. — 240 с.

9. Комов, В. Т. Причины и последствия антропогенного закисления озер : курс лекций / В. Т. Комов. — Н. Новгород, 2007. — 112 с.

10. Константинов, А. С. Общая гидробиология / А. С. Константинов. — М., 1986. — С. 34–35.

11. Семерной, В. П. Общая гидробиология : текст лекций / В. П. Семерной. — Ярославль, 2008. — С. 52–54.

12. Структура и функционирование экосистем кислотных озер / отв. ред. В. Т. Комов. — СПб., 1994. — 202 с.

13. Яшнов, В. А. Малый практикум по гидробиологии / В. А. Яшнов. — М., 1952. — С. 125–126.

Лабораторная работа 5

ВЛИЯНИЕ СОЛЕННОСТИ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Теоретическая часть

Осмотические взаимоотношения гидробионтов с внешней средой зависят от солености и солевого состава воды. Между организмом и внешней средой происходит постоянный обмен водой и растворенными в ней веществами, что сопровождается изменением содержания того и другого в теле животных. В этом заключается сущность водно-солевого обмена, который представляет один из важнейших аспектов общего обмена веществ (Наумов, 1963).

Соленость — это суммарное содержание в граммах всех твердых минеральных растворимых веществ, содержащихся в 1 кг морской воды.

Соленость выражается в граммах на литр или в промилле (‰).

Все природные воды (согласно Венецианской системе 1958 г.) по общей минерализации воды можно подразделить:

- на пресные — до 1 г/л (‰),
- солоноватые — 1–30 г/л (‰),
- морские, или соленые, — 30–40 г/л (‰),
- пересоленные, или ультрагалинные, — более 40 г/л (‰).

Соленость воды — определяющий фактор в приспособлении организмов к водной среде. В зависимости от минерализации среды обитания всех гидробионтов разделяют на морских и пресноводных. Общие виды в этих средах среди беспозвоночных практически отсутствуют. Своеобразной солевой границей является так называемая «критическая соленость», равная 5–8 ‰. Выше этой границы развиваются типично морские организмы, а ниже — типично пресноводные (Романенко, 2004).

Исходя из адаптивных возможностей организма выдерживать колебания солености, гидробионтов делят на 2 группы.

Стеногалинные — организмы, не переносящие значительных изменений солености. Обитатели только морских, только пресных или только солоноватых вод. **Эвригалинные** — могут существовать в условиях широких изменений солености (*Aurelia aurita*, лещ, пресноводный судак, щука, кефаль, корюшка, проходные рыбы — осетры, угри, лососи, сельди, многие инфузории, литоральные организмы) (Яшнов, 1952).

Существование разницы между ионным градиентом внутренней среды гидробионтов и окружающей воды создает опасность либо обезвоживания организмов, либо избыточного обводнения. В обоих случаях есть угроза механического повреждения клеток и изменения в них концентрации химических элементов. Эти эффекты предупреждаются разными путями. В зависимости от особенностей осморегуляции (т. е. способности с помощью совокупности физико-химических процессов обеспечивать относительное постоянство осмотического давления жидкостей внутренней среды организма) гидробионты делятся на группы.

Пойкилоосмотические — не способные поддерживать более или менее постоянное осмотическое давление при изменении солености среды, вследствие чего тоничность их внутренней среды примерно такая же, как и в окружающей воде (изотония). К этой

группе относятся низшие беспозвоночные, двусторчатые моллюски, многие кольчатые черви, иглокожие. По-другому эту группу называют **осмоконформаторами** (осмоконформерами).

Гомойосмотические — способные к активной регуляции осмотического давления, поддерживают относительное постоянство этого параметра внутренней среды независимо от изменений солености окружающей воды. Эта группа также называется **осморегуляторами**. К ней относятся все пресноводные организмы, морские рыбы, морские млекопитающие, некоторые ракообразные.

Адаптации животных к разной солености воды представлены в табл. 16.

Таблица 16

Адаптации организмов к градиенту солености

Тип адаптации	Примеры
Биохимические Физиологические	Синтез стрессовых белков, изменение транспортных процессов, организации цитоскелета, активности сократительной вакуоли, интенсивности дыхания, изменения проницаемости мембран. Активный перенос ионов, а также изменения внутриклеточной концентрации аминокислот в направлении, уравнивающим суммарное осмотическое давление в клетке с внешней средой. Регуляция объема (массы). Обратимая дегидратация. Удаление воды. Солевой анабиоз.
Морфологические	Панцири, раковины, чешуя, увеличение плотности покровов, образование слизи, цистирование.
Этологические	Избегание мест с неоптимальной соленостью, смыкание раковины, закапывание в грунт.

Цель работы — определение пределов толерантности разных видов водных животных в градиенте концентраций солевого раствора.

Материалы и оборудование

- | | |
|--|----------------------|
| 1) стеклянные сосуды, | 5) хлорид натрия, |
| 2) дистиллированная вода, | 6) пинцеты, |
| 3) бутилированная питьевая вода, | 7) пипетки, |
| 4) солевая смесь (морская соль) или компоненты для её приготовления, | 8) часы, |
| | 9) электронные весы, |
| | 10) мерные цилиндры. |

Методика и порядок работы

1. В качестве подопытных животных можно использовать водных беспозвоночных (жуков, клопов, личинок насекомых, водяных клещей, ветвистоусых ракообразных), личинок земноводных, мальков или мелких взрослых рыб.

2. Приготовить стеклянные банки, чистые солевые растворы NaCl и/или растворы солевой смеси (морской соли) для помещения в них подопытных животных. Объемы сосудов и приготовленных растворов зависят от размеров животных, для мелких беспозвоночных достаточно 50–100 мл солевых растворов. В эксперименте создается градиент концентраций солевых растворов от ультрапресных вод до рассолов. Для этого используют предварительно прокипяченную дистиллированную воду, обычную питьевую воду и ряд солевых растворов разной концентрации до 50 г/л и более, например 0 (дистиллят), < 0,5 (пресные воды), 3, 10, 35, 50 г/л. Допускается и более дробная разбивка концентраций солевых растворов для точного установления пределов толерантности вида к солености среды. Для приготовления чистых растворов поваренной соли взвешивается соответствующее количество соли (в г) и растворяется в определенном объеме дистиллированной воды (например, в 1 л). Солевая смесь, близкая по составу и концентрации к морской воде, включает (в г/л): NaCl — 27,2, MgCl₂ — 3,8, MgSO₄ — 1,7, CaSO₄ — 1,3, K₂SO₄ — 0,9, CaCO₃ — 0,1 (Зернов, 1949; Кожова, 1987). Если позволяет учебное время и имеются компоненты для приготовления солевой смеси, то можно усложнить эксперимент, сравнив эффект действия на выживае-

мость животных чистого солевого раствора (NaCl) и солевой смеси. Для этого параллельно ставятся две серии опытов: одна серия с разными концентрациями чистого хлорида натрия, а другая — с такими же концентрациями солевой смеси, указанной выше. Начинать готовить растворы удобнее с самой высокой концентрации, а затем использовать метод последовательных разбавлений. При возможности каждую концентрацию солевых растворов дублируют в нескольких повторностях.

3. В каждый сосуд помещают по 3–5 или больше животных одного вида и, записав время начала опыта, наблюдают за поведением и временем гибели животных в отдельных сосудах с разной концентрацией солевых растворов. Для этого через определенные, строго фиксированные промежутки времени (через 10 мин) в течение не менее 2 ч отмечают выживаемость подопытных животных в разных сосудах. Данные в ходе работы заносят в бланк записи результатов эксперимента для каждого вида отдельно (табл. 17, табл. 18).

Таблица 17

**Примеры заполнения отчетных бланков
записи результатов эксперимента**

Время начала эксперимента _____

Время окончания эксперимента _____

Продолжительность эксперимента (мин)	Выживаемость (%) <i>Notonecta glauca</i>					
	0, г/л	< 0,5, г/л	3, г/л	10, г/л	35, г/л	50, г/л
0	100	100	100	100	100	100
10	100	100	100	100	100	66
20	100	100	100	100	100	66
30	100	100	100	100	100	66
40	100	100	100	100	100	66
50	100	100	100	100	100	66
60	100	100	100	100	100	66
70	100	100	100	100	100	66
80	100	100	100	100	100	66
90	100	100	100	100	100	66
100	100	100	100	100	100	33
110	100	100	100	100	100	33
120	100	100	100	100	100	33

Время начала эксперимента _____

Время окончания эксперимента _____

Продолжительность эксперимента (мин)	Выживаемость (%) <i>Gyrinus</i> sp.					
	0, г/л	< 0,5, г/л	3, г/л	10, г/л	35, г/л	50, г/л
0	100	100	100	100	100	100
10	100	100	100	100	100	100
20	100	100	100	100	100	100
30	100	100	100	100	100	100
40	100	100	100	100	100	100
50	100	100	100	100	100	100
60	100	100	100	100	100	100
70	100	100	100	100	100	100
80	100	100	100	100	100	100
90	100	100	100	100	100	100
100	100	100	100	100	100	100
110	100	100	100	100	100	33
120	100	100	100	100	100	33

Обработка результатов

Для наглядной визуализации результатов эксперимента и установления границ толерантности вида по отношению к солености строят кривую, отражающую зависимость выживаемости животных от концентраций солевых растворов. На оси ординат графика откладывается процент выживших особей в конце эксперимента (через 2 ч) от их начального количества, на оси абсцисс — исследуемые концентрации солевых растворов (г/л) (рис. 13). При наличии повторностей данные по выживаемости животных усредняют и высчитывают стандартную ошибку.

Общие указания по обсуждению результатов

Приступая к анализу полученных результатов, прочитайте предложенную по этой теме литературу. Вначале попытайтесь определить зоны толерантности, пессимума и оптимума исследуемых видов к солености воды (в виде диапазона в г/л). Удалось ли вам установить минимальную и максимальную границы толерантности? Если нет, подумайте, почему результаты проведенного

эксперимента не позволили этого сделать. Свидетельствуют ли полученные вами экспериментальные результаты об отсутствии границ толерантности (или минимальной границы) у исследованных видов животных к солености среды? Вспомните, что такое зоны пессимума и оптимума вида по отношению к экологическому фактору? Задумайтесь, уверены ли вы в том, что на основе полученных данных вы смогли установить зоны пессимума и оптимума. Обсудите это в отчете.

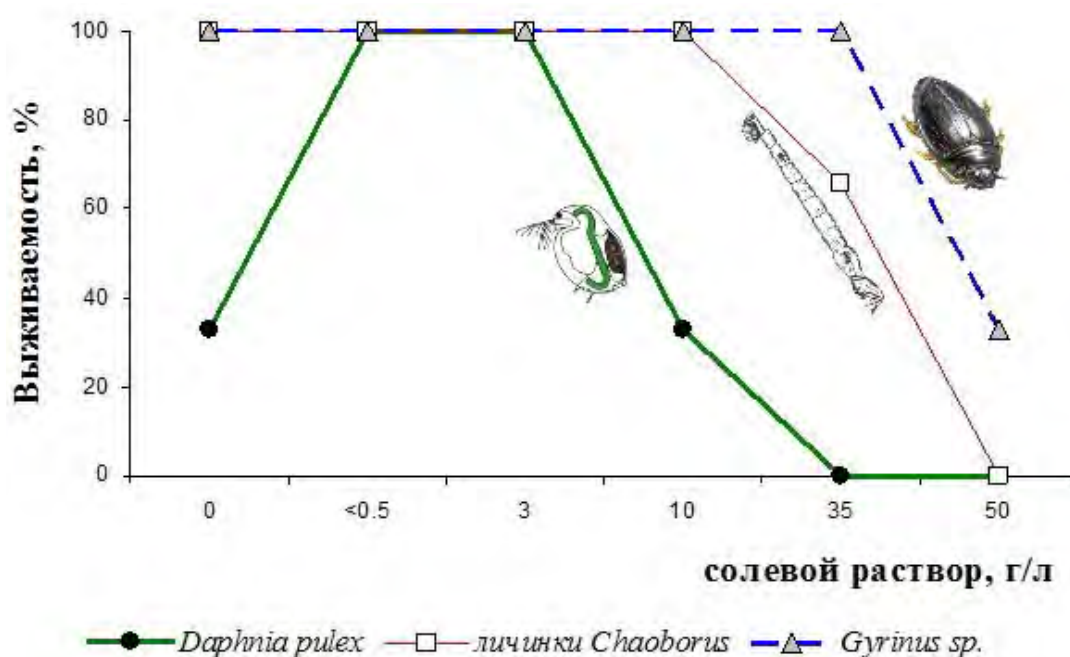


Рис. 13. Выживаемость водных животных в градиенте концентраций раствора NaCl после 2 часов экспонирования (данные получены на лабораторных занятиях студентами ф-та биологии и экологии ЯрГУ)

Далее по данным о выживаемости водных животных в градиенте концентраций солевого раствора, используя экологическую терминологию (стено- и эвригалинные виды, галофилы, галофобы), определите, к какой экологической группе по отношению к солености воды относятся изученные животные. Сравните устойчивость изученных видов животных к солености воды с таковой других видов (см. рис. 13), построив соответствующий график. Изменился ли после этого сравнительного анализа ваш вывод об отношении изученных животных к солености среды? Попытай-

тесь найти в предложенной литературе информацию о том, при каких конкретных диапазонах значений солености воды (в г/л) виды относят к эвригалинным, а при каких — к стеногалинным. Подумайте об относительности понятий «эврибионтность» и «стенобионтность вида», насколько возможно оперировать ими при интерпретации реальных экспериментальных экологических данных? Обсудите вероятное влияние «фактора времени» на результаты проведенного опыта. Так, в табл. 17, 18 приводятся данные опытов с двумя видами гидробионтов, конечный результат эксперимента (через 120 мин) на первый взгляд свидетельствует в пользу вывода об одинаковой галотолерантности (солеустойчивости) двух видов. Обычно студенты используют в анализе именно эти данные, не обращая внимания на динамику процесса во времени. Однако простое сравнение выживаемости представителей двух видов с учетом временного фактора показывает несколько большую чувствительность к высокой солености воды обыкновенного гладыша (*Notonecta glauca*) в сравнении с таковой жука-вертячки (*Gyrinus* sp.). Так, выживаемость *Notonecta glauca* в воде с соленостью 50 г/л снизилась уже через 10 мин опыта, в то время как особи *Gyrinus* sp. в этой же воде начали погибать лишь в конце эксперимента (табл. 17, 18). Не забывайте проводить такой анализ, он позволяет выявить тонкие различия в толерантности сравниваемых видов к изучаемому фактору. Кроме этого, подумайте, изменилась бы установленная вами зона толерантности изученных видов к солености воды при увеличении продолжительности опыта (например, до 1 суток)? В классических учебниках по экологии все затронутые здесь вопросы редко оговариваются. В результате у студентов складывается до некоторой степени идеализированное представление о законе толерантности Шелфорда и статической колоколообразной кривой зависимости выживаемости особей вида от интенсивности действия экологического фактора. Обсуждая этот вопрос, найдите информацию и о том, как устойчивость гидробионтов к изменению солености зависит от скорости изменения этого фактора. Приведите в обсуждении соответствующие ссылки на литературу. При каком характере действия солености, резком и кратковременном воздействии этого фактора (как в ваших экспериментах) или при постепенном длительном привыкании животных к повышенной солености, зона толерантности того же самого

вида будет шире? Найдите сведения о том, от каких ещё факторов зависит галотолерантность гидробионтов? Приведите эти сведения в обсуждении.

Найдите информацию в определителях о водоемах, в которых обычно встречаются исследованные вами гидробионты, о возможности их обитания в природной воде разной солености. Сделайте вывод о том, насколько хорошо согласуются результаты экспериментального определения соленостных толерантных диапазонов гидробионтов со сведениями о соленостных границах их распространения в природе. Можно ли использовать исследованных вами гидробионтов в биоиндикации окружающей среды — как индикаторов засоления водоемов?

При наличии данных сравните эффект действия на выживаемость животных чистого солевого раствора (NaCl) и солевой смеси. Какие из растворов оказались токсичнее? Найдите в предложенной литературе (Константинов, 1986; Гольд и др., 2013) информацию об эффекте антагонизма ионов, кратко опишите в обсуждении суть этого явления. Подтверждают ли ваши экспериментальные данные наличие этого эффекта?

В завершение обсуждения необходимо затронуть вопросы о механизмах действия на организмы солености среды и адаптациях гидробионтов к этому фактору. Известно, что гидробионты обладают широким спектром защитных приспособлений от осмотического обезвоживания и обводнения. Сюда относятся наличие органов осморегуляции, изменение тоничности внутренних жидкостей, осмоизоляция, поведенческие адаптации (активный выбор осмотически благоприятной среды), способность к солевому анабиозу. Определите, к какой группе животных по отношению к солености относятся изученные вами гидробионты: к осмоконформаторам или осморегуляторам? На каком «конце солевого градиента» выживаемость животных оказалась заметно ниже — в воде с отсутствием солей или в пересоленной воде? С чем это могло быть связано в первую очередь: с физиологической устойчивостью животных или с поведенческими адаптациями к солености? Предложите гипотезы, поясняющие вероятные физиологические механизмы гибели гидробионтов в осмотически неблагоприятной среде. Подумайте, как могла изменяться интенсивность работы органов осморегуляции и тоничность внутренних жидкостей

изученных гидробионтов в бессолевой и пересоленной средах. От обезвоживания или обводнения (гипергидратации) тканей могли погибать животные? Постарайтесь предложить объяснение выявленных вами различий в выживаемости разных видов гидробионтов при различной солености. Для этого привлеките информацию об отличиях в строении и функционировании органов выделения изученных животных, покровов тела, о наличии средств осмоизоляции (выделение обильной слизи, жировая смазка покровов, наличие студенистого панциря, плотных водонепроницаемых покровов, раковины), о местообитании гидробионтов в природных водоемах (планктон, нектон, эпинеuston).

Литература для обсуждения результатов

1. Акимов, М. П. Экология животных / М. П. Акимов. — Киев, 1959. — С. 30–32.
2. Аладин, Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. Формы из солоноватых и пресных вод / Н. В. Аладин // Зоологический журнал. — 1982. — № 6. — С. 851–860.
3. Беляев, Г. М. Осмотические особенности низших ракообразных материковых водоемов / Г. М. Беляев // Труды Всесюзного гидробиологического общества. — 1950. — Т. 11. — С. 194–214.
4. Беляев, Г. М. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености / Г. М. Беляев // Труды Всесюзного гидробиологического общества. — 1951. — Т. 8. — С. 92–139.
5. Березина, Н. А. Резистентность пресноводных беспозвоночных к изменению минерализации воды / Н. А. Березина // Экология. — 2003. — № 4. — С. 296–301.
6. Бескровный, М. А. Практикум по экологии животных / М. А. Бескровный. — Харьков, 1953. — С. 179–184.
7. Гольд, З. Г. Общая гидробиология : учебно-методическое пособие / З. Г. Гольд, В. М. Гольд. — Красноярск, 2013. — 158 с.
8. Зернов, С. А. Общая гидробиология / С. А. Зернов. — М., 1934. — С. 155–241.

9. Кауфман, Б. З. Гало- и рН-преферентное поведение водяного ослика *Asellus aquaticus* и некоторые аспекты эволюции вида / Б. З. Кауфман // Вестник зоологии. — 1994. — № 4–5. — С. 76–80.
10. Кауфман, Б. З. Гало-преферентное поведение некоторых пресноводных беспозвоночных / Б. З. Кауфман // Вопросы зоологии. — 1996. — № 1–2. — С. 52–56.
11. Кожова, О. М. Введение в гидробиологию / О. М. Кожова. — Красноярск, 1987. — С. 91–104.
12. Константинов, А. С. Общая гидробиология / А. С. Константинов. — М., 1986. — С. 178–198.
13. Наумов, Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. — М., 1963. — С. 86–103.
14. Никольский, Г. В. Экология рыб / Г. В. Никольский. — М., 1974. — С. 69–79.
15. Романенко, В. Д. Основы гидроэкологии / В. Д. Романенко. — Киев, 2004. — С. 228–250.
16. Хлебович, В. В. Соленостные акклимации звригалинных инфузорий / В. В. Хлебович, С. И. Фокин, Т. В. Селеннова // Зоологический журнал. — 1999. — № 4. — С. 421–425.
17. Шилов, И. А. Экология / И. А. Шилов. — М., 1998. — С. 102–122.
18. Яшнов, В. А. Практикум по гидробиологии / В. А. Яшнов. — М., 1969. — С. 98–106.

Оглавление

Введение.....	3
Методические указания для студентов	5
Лабораторная работа 1. Изучение реакции животных на градиент температуры.....	6
Лабораторная работа 2. Изучение реакции животных на градиент освещения	21
Лабораторная работа 3. Изучение влияния спектрального состава света на поведение животных	31
Лабораторная работа 4. Изучение влияния активной реакции среды на выживаемость водных животных	41
Лабораторная работа 5. Влияние солености на выживаемость водных животных	48

Учебное издание

Сиделев Сергей Иванович
Зубишина Алла Александровна

**Экология животных:
учебные эксперименты**

Учебно-методическое пособие

Редактор, корректор М. Э. Левакова
Верстка М. Э. Леваковой

Подписано в печать 25.07.17. Формат 60×84 1/16.

Усл. печ. л. 3,49. Уч.-изд. л. 2,5.

Тираж 4 экз. Заказ

Оригинал-макет подготовлен
в редакционно-издательском отделе ЯрГУ

Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова.
150003, Ярославль, ул. Советская, 14.