

16. Marshall K. C. Mechanism of bacteria adhesion at solid-water interfaces // *Bacterial adhesion*. New York, London: Plenum Press, 1985. P. 133–161.
17. Schie van P. M., Fletcher M. Adhesion of Biodegradative Anaerobic Bacteria to Solid Surfaces // *Appl. and Environ. Microbiol.* 1999. 65. № 11. P. 5082–5088.
18. Sutherland I. W. Biofilm exopolysaccharides: a strong and sticky framework // *Microbiology*. 2001. 147. P. 3–9.

Галина Ивановна РЯЗАНОВА —
кафедра энтомологии,
Биологический факультет,
МГУ им. М. В. Ломоносова,
Москва, Россия

УДК 595.733:591.526:597.0

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ СТРЕКОЗ ПЕРИФИТОНА

АННОТАЦИЯ. В экспериментах с 9 видами стрекоз перифитона обнаружено, что внутривидовая территориальная конкуренция и гетероспецифические хищники определяют размещение личинок стрекоз в местах обитания — ярусность популяции и минимальные расстояния между особями. Показаны видовая специфика изучаемого пространственного поведения личинок стрекоз, его адаптивность и связь с экологической плотностью популяции.

In experiments the larval spatial distribution of 9 species of periphytic Odonata was studied. Larva distribution in the periphyton tiers and minimal distances between individual larvae have been regulated by intraspecific territorial competition and heterospecific predators. Specific features of the spatial behavior of the species, its adaptation and its dependence on the ecological density Odonata were described.

В области общей биологии и экологии одной из важнейших проблем является изучение закономерностей динамики популяций отдельных видов, их численности и структуры. Настоящее исследование рассматривает поведение и, в частности, внутри- и межвидовые взаимодействия особей насекомых как вероятный механизм их адаптации к среде, определяющий пространственную структуру популяции. Затронуты два фактора, влияющие на поведение — внутривидовая территориальная конкуренция и угроза хищников.

Объектом изучения послужили личинки 9 видов стрекоз из группы перифитона: *Calopteryx splendens* Harris, *C. virgo* L., *Ischnura elegans* V. d. Lind., *I. pumilio* Charp., *Coenagrion hastulatum* Charp., *C. puella* L., *Platycnemis pennipes* Pall., *Lestes sponsa* L., *Aeshna cyanea* Mull.

Все наблюдения индивидуального поведения личинок проведены в аквариумах в условиях, максимально приближенных к природным. Цилиндрические стеклянные аквариумы диаметром 8–24 см, в зависимости от вида и возраста личинок, располагали на открытом воздухе при естественных температуре и освещении. Простые веточки растений, воткнутые в песок перпендикулярно дну, служили для личинок опорой и убежищем, защищающим от хищников, как показано ранее [1]. В зависимости от задачи опыта количество опор превышало (низкая экологическая плотность) или было

менее (высокая экологическая плотность) числа личинок. Для реофилов использовали принудительную аэрацию. В каждом аквариуме содержали личинок одного вида в количестве не более 21 экз. Одновременно каждый вариант опыта с личинками одного вида проводили в 1–3 аквариумах. Кормом, постоянно присутствующим в аквариуме, служили мелкие водные беспозвоночные, являющиеся обычными жертвами личинок стрекоз в природе: *Phyllopora*, *Copepoda*, *Diptera*, *Ephemeroptera*. В опытах с гетероспецифическими хищниками в качестве последних использовали насекомоядных рыб как основных позвоночных хищников личинок стрекоз [2–4]. Опыты проводили с рыбами двух экологических групп: донными и рыбами толщи воды. Из донных использовали сомиков *Amiurus nebulosus melas* Rafinesque (60–70 мм) и шиповок *Cobitis taenia taenia* L. (30–90 мм), по одному экземпляру каждого вида на аквариум, из рыб толщи воды — быстрянок *Alburnoides bipunctatus bipunctatus* (Bloch.) (30–50 мм), 2–3 экземпляра на аквариум. Всех экспериментальных животных собирали непосредственно перед началом опытов в природных водоемах.

Местонахождение личинок регистрировали дважды в сутки — утром и перед заходом солнца.

Все данные опытов имеют количественное выражение, и обсуждаются только достоверные результаты. Оценку данных проводили с использованием корреляционного анализа, непараметрических критериев статистики: Вилкоксона–Манна–Уитни (U), Вилкоксона (Z), Уайта (T) и по критерию Пирсона (χ^2).

Гемипопуляции личинок стрекоз — насекомых, отличающихся малой подвижностью, существуют в природе как метапопуляции, состоящие из множества относительно изолированных друг от друга популяционных группировок. Выбор особями места пребывания и передвижение их в пространстве (пространственное поведение) внутри такой группировки определяют структуру последней. В результате наших исследований описаны некоторые закономерности пространственного поведения личинок стрекоз на индивидуальном уровне, комплекс определяющих факторов и формирующаяся в итоге структура сообщества.

Прежде всего, наши исследования [5–8] показали, что наличие внутривидовой территориальной конкуренции, определяющей равномерное размещение личинок стрекоз по опорам в местах обитания, характерно для всех изученных видов, а не является прерогативой лишь некоторых, как предполагали ранее [9–11]. В наших экспериментах при толщине слоя воды 10–17 см (в зависимости от вида стрекоз) личинки распределялись на опорах, как правило, по одной в условиях низкой экологической плотности, когда число опор превышает число личинок. Размещение личинок, по характеру соответствующее распределению Пуассона, достоверно отличается от теоретического (случайного) у всех видов (по $\chi^2 P < 0,05$) [7].

Равномерное распределение, отличающееся от случайного — основной показатель наличия территориальной конкуренции, реализуемой через агрессивные внутривидовые взаимодействия. Рис. 1 демонстрирует сходное распределение при низкой экологической плотности особей двух видов, один из которых — обитатель быстротекущих вод (*C. splendens*), другой — небольших в том числе и временных, стоячих водоемов (*C. hastulatum*).

В то же время, между видами показаны достоверные различия в относительном числе уединяющихся особей, что говорит о разной степени территориальной конкуренции как видоспецифической характеристике. Адаптивность степени внутривидовой территориальной конкуренции демонстрирует изменение поведения личинок в условиях дефицита опор. В случае возрастания экологической плотности популяции и невозможности расширения площади обитания группировки мы наблюдали видоспецифичные изменения пространственного поведения особей (рис. 2). Они подтверждают положение классической этологии о видоспецифичности поведения животных, демонстрируют роль поведения, как мобильного механизма экологической адаптации и механизма, определяющего структуру популяции.

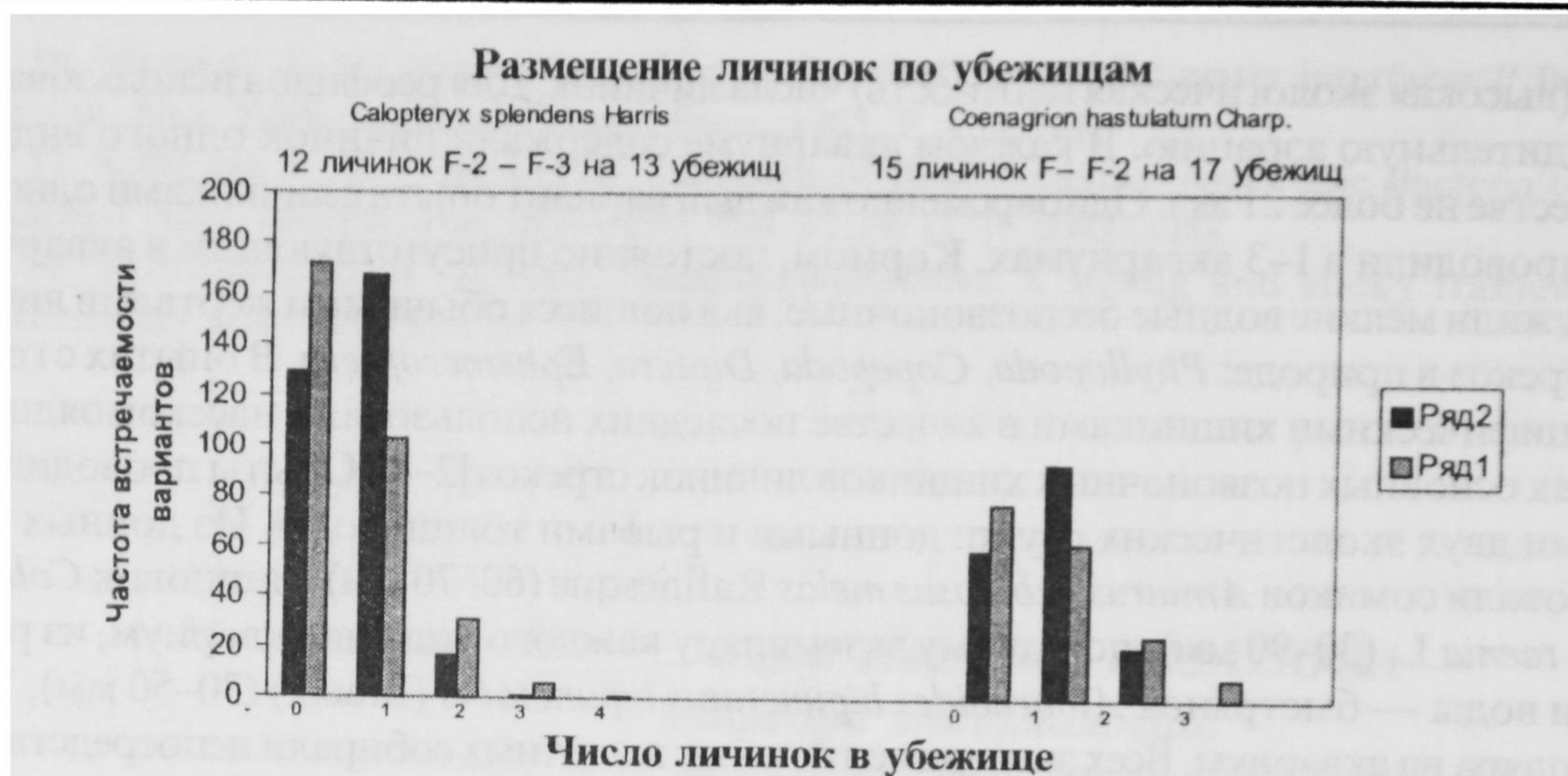


Рис. 1. Ряд 1 — теоретическое распределение. Ряд 2 — опыт.
Все различия достоверны

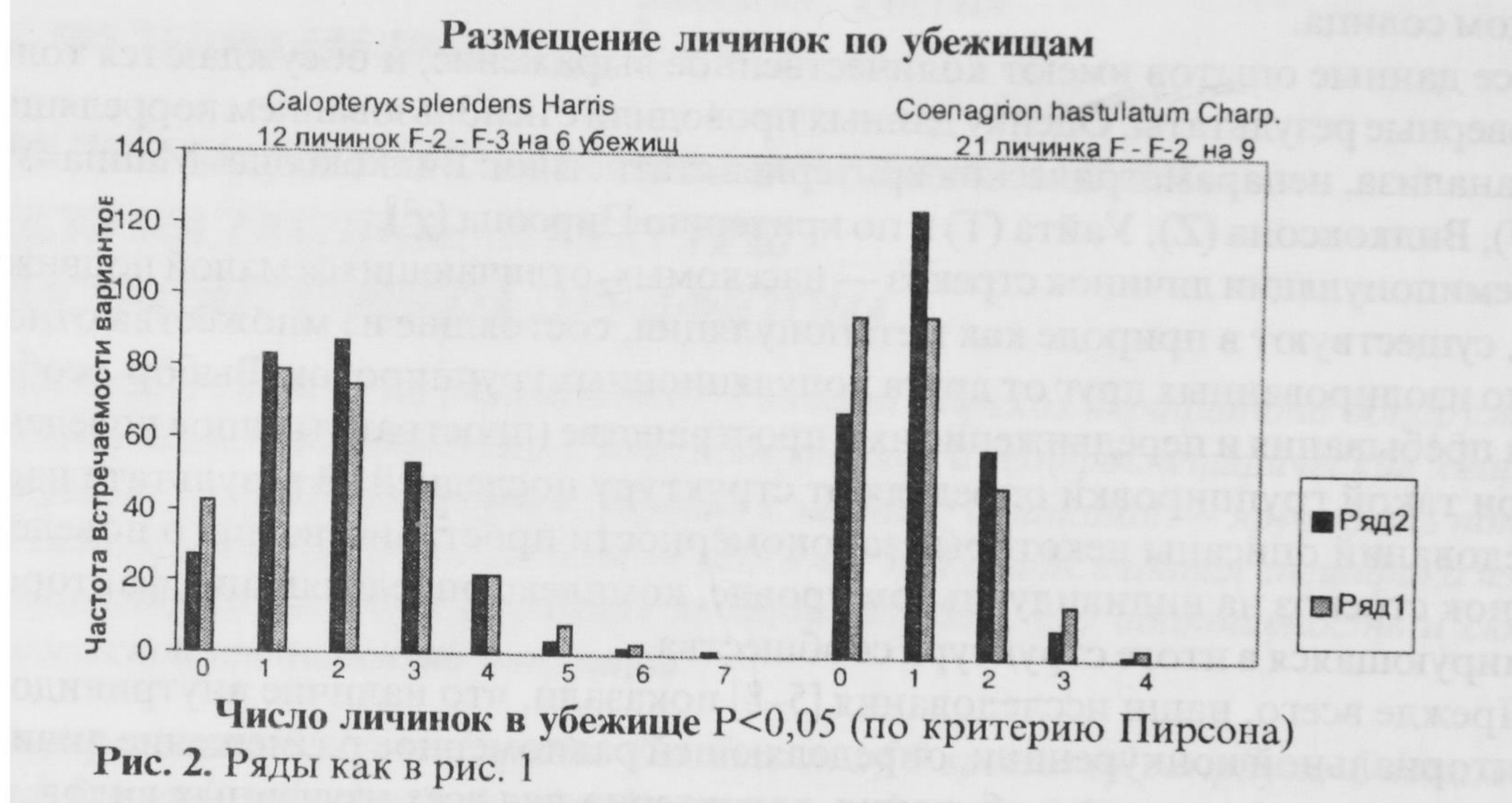


Рис. 2. Ряды как в рис. 1

Надо отметить, что ситуация с высокой экологической плотностью характерна для личинок стрекоз ранней весной, когда высшие растения в водоемах еще очень малочисленны, а плотность личинок на 1 м^2 дна очень высока [12]. Кроме того, такая ситуация может складываться в водоемах ограниченного размера, обычных для обитания многих лентических видов стрекоз, и водоемах с дискретным распределением растительности, на которой держатся личинки.

Если в случае низкой экологической плотности, при избытке опор, распределение личинок обоих демонстрационных видов одинаково равномерно и достоверно отличается от случайного, то при недостатке опор (высокой экологической плотности) их распределение заметно различается. Личинки-реофилы значительно чаще образуют группы, чем личинки стоячих вод, занимая, кроме того, гораздо больше прежде пустых, очевидно, менее подходящих для обитания опор. Это позволяет личинкам, обитателям быстротекущих вод, оставаться на опорах. То есть сохраняется защита от основных хищников — рыб, которыми, как правило, богаты места обитания стрекоз таких видов. Кроме того, потеря опоры в реке приводит к сносу личинок течением и повышает вероятность их гибели. Кажется, изменение поведения личинок-реофилов в условиях высокой плотности — результат эволюции поведения в специфических условиях обитания. Подтверждает это предположение то, что аналогичные изменения поведения в данных условиях мы наблюдали у личинок другого реофильного вида *Platycnemis pennipes*. Размещение же по опорам личинок стоячих вод при высокой экологической плотности мало отличается от распределения при низкой,

что возможно лишь при вытеснении части личинок на дно. Можно предполагать, что агрессивность во внутривидовых взаимоотношениях у личинок-реофилов в условиях большой плотности падает, а у личинок лентических видов — не изменяется. Для последних это хотя и приводит к вытеснению части особей на дно, не связано с повышением риска гибели от хищников, как у реофилов, поскольку во временных и мелководных местах обитания таких личинок рыб нет. Нет здесь и течения, угрожающего сносом и гибелью.

Таким образом, в условиях дефицита мест обитания лентические виды частично переходят на дно водоема, тогда как реофилы в тех же пространственных границах могут значительно увеличивать экологическую плотность группировки. Видоспецифическое пространственное поведение определяет ярусность популяционной группировки на опорах.

Для многих животных, в том числе насекомых, показано, что защитное поведение в присутствии хищников состоит из трех основных элементов: уменьшения общей двигательной активности, изменения суточного ритма активности и изменения места пребывания [13–15]. Для стрекоз при угрозе ранее отмечались изменения общей двигательной активности, изменения ритма суточной активности, уход с открытых мест пребывания в заросли водных растений, использование индивидуальных укрытий [16–18]. В настоящей работе впервые показано, как присутствие хищников (кон- и гетероспецифических) модифицирует у стрекоз один из главных элементов защитного поведения — выбор места пребывания, что может оказывать решающее влияние на ярусность популяции. Распределение стрекоз в отсутствие хищников достоверно отличается от распределения в их присутствии (рис. 3).

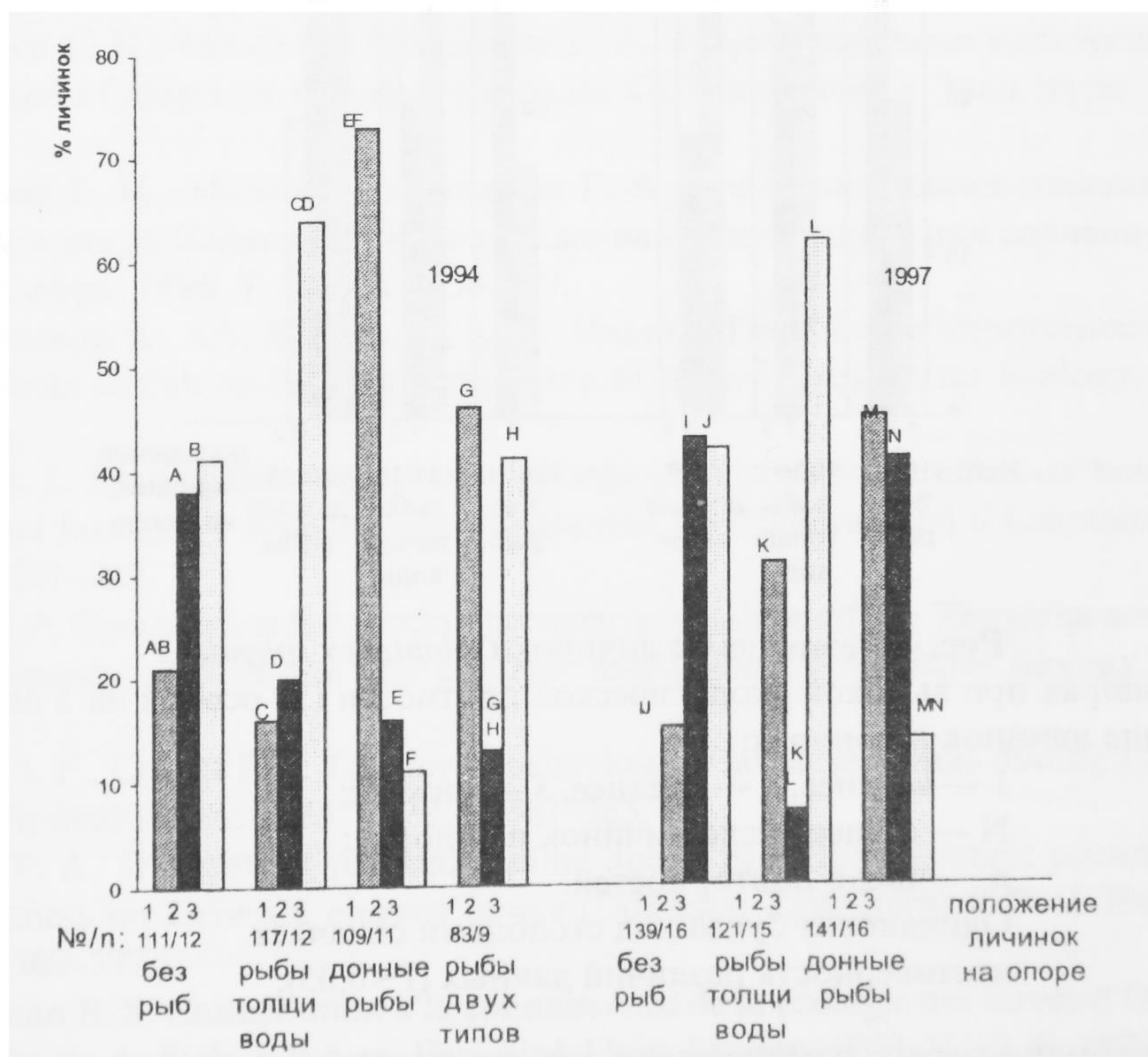


Рис. 3. Размещение личинок *Calopteryx splendens* на опорах при низкой экологической плотности (10 особей на 11 опор)

Положение личинок на опорах:

1 — верхнее, 2 — среднее, 3 — нижнее;

N — общее число личинок на опорах;

n — число повторностей.

Наличие одинаковой буквы над столбцами означает достоверность различий данных ($P < 0,05$).

Показано, что личинки стрекоз избегают мест активности рыб, меняя высоту своего расположения на опорах. В присутствии донных видов рыб личинки стрекоз поднимаются в верхние ярусы опор, занимая избегаемую в контроле зону у поверхностной пленки воды. В присутствии видов рыб, обитающих в толще воды, личинки стрекоз, напротив, спускаются ко дну. Одновременное воздействие рыб обеих экологических групп приводит к формированию структуры популяционной группировки стрекоз, отличающейся от контрольной значимо большей плотностью в верхнем слое воды. Однако расположение личинок, находящихся под давлением рыб обеих экологических групп, свидетельствует о невозможности выбором местопребывания обеспечить защиту от этих хищников и об очевидном использовании в такой сложной ситуации комплекса механизмов защиты, сверх простого изменения пространственной структуры популяции.

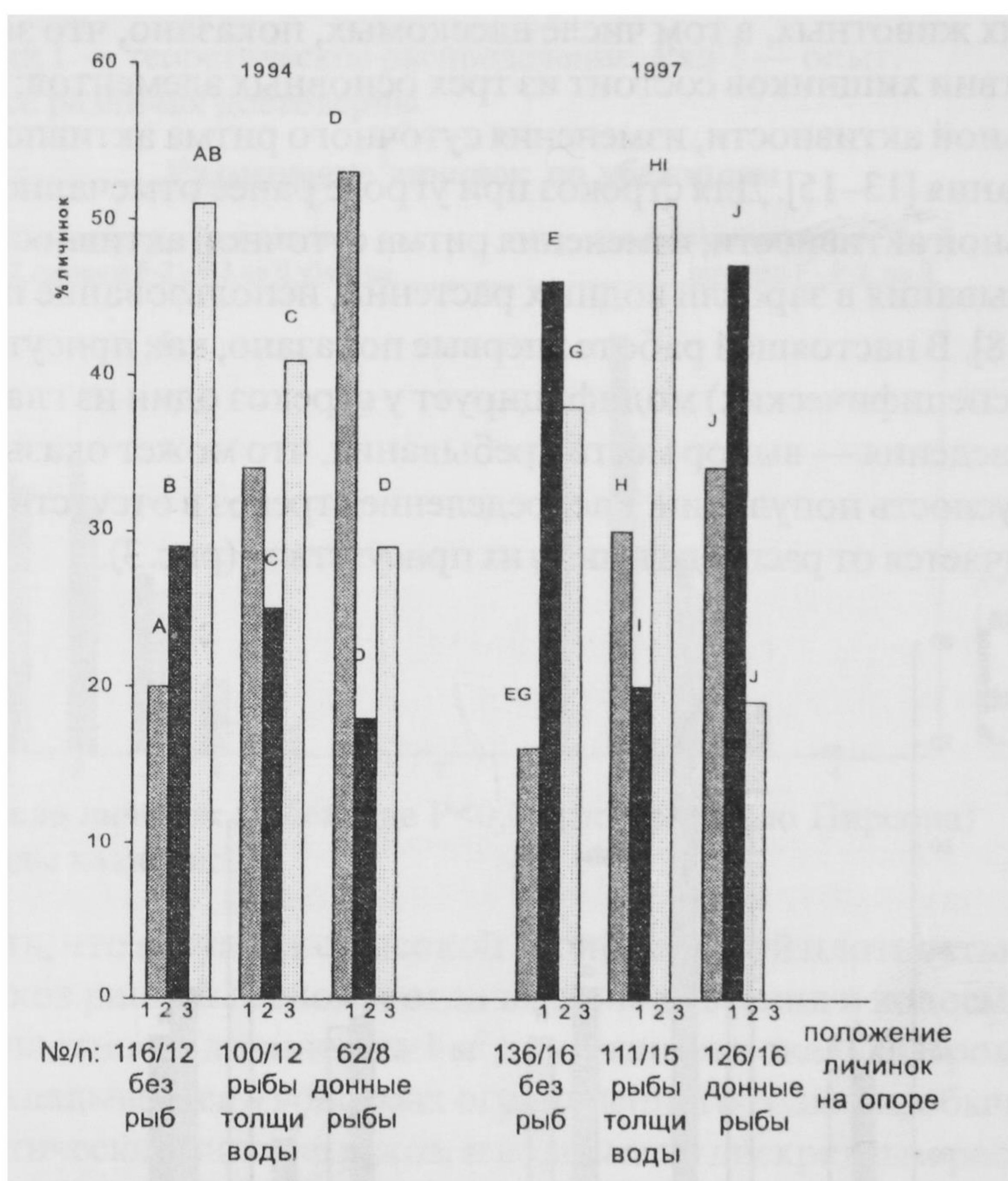


Рис. 4. Размещение личинок *Calopteryx splendens*

на опорах при высокой экологической плотности (10 особей на 5 опор)

Положение личинок на опорах:

1 — верхнее, 2 — среднее, 3 — нижнее;

N — общее число личинок на опорах;

n — число повторностей.

Одинаковая буква над столбцами означает достоверность различий данных ($P < 0,05$).

Рассмотренная картина изменения ярусности популяционной группировки личинок стрекоз в зависимости от влияния гетероспецифических хищников достоверна лишь в условиях низкой экологической плотности личинок, характерной для летне-осеннего периода при наличии в водоемах богатой растительности. Ранней весной, когда экологическая плотность стрекоз очень высока, внутривидовые взаимодействия, по-видимому, могут серьезно влиять на размещение личинок и на пространственную структуру всей популяции. В опыте в таких условиях личинки предпочитают использовать тактику защиты от конспецифических хищников, распределяясь

равномерно, то есть с максимальным удалением от других особей своего вида, в ущерб оптимальной тактике защиты от хищников гетероспецифических (см. рис. 4). Пространственная структура такой группировки значительно отличается от таковой группировок с низкой экологической плотностью. Опасность каннибализма препятствует, по-видимому, увеличению плотности в зонах, безопасных от рыб, в одном ярусе растительности. Высотное распределение личинок выравнивается, и часть популяции вытесняется при этом в зоны повышенного риска столкновений с гетероспецифическими хищниками.

На основании рассмотренных экспериментальных материалов предполагается, что пространственное поведение личинок стрекоз перифитона, складывающееся, в частности, из внутривидовых взаимодействий и пространственных элементов защиты от гетероспецифических хищников, является одним из механизмов, определяющих распределение особей в местах обитания, и участвует в формировании пространственной структуры популяционных группировок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рязанова Г. И. Территориальная конкуренция у личинок стрекоз // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 10. С. 1463–1473.
2. Рязанова Г. И., Мазохин-Поршняков Г. А. Особенности пространственного распределения личинок стрекоз *Calopteryx splendens* (Odonata) в присутствии рыб // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 3. С. 68–75.
3. Рязанова Г. И., Мазохин-Поршняков Г. А. Территориальная конкуренция и пространственное распределение у личинок равнокрылых стрекоз (Odonata: Zygoptera) // Докл. РАН. 1995. Т. 341. 1. С. 137–139.
4. Рязанова Г. И., Мазохин-Поршняков Г. А. Территориальная конкуренция в жизни личинок стрекозы *Calopteryx splendens* (Odonata, Calopterygidae) // Зоол. журн. 1995 а. Т. 74. 12. С. 24–30.
5. Рязанова Г. И., Мазохин-Поршняков Г. А. Пространственное поведение личинок разнокрылых стрекоз (Odonata): территориальная конкуренция или случайное распределение // Зоол. журн. 1996. Т. 75. 3. С. 350–357.
6. Abjörnsson K., Ch. Brönmark, L.-A. Hasson. The relative importance of lethal and non-lethal effects of fish on insect colonization of ponds // *Freshwater Biology*. 2002. V. 47. P. 1489–1495.
7. Baker R. L. Spacing behaviour by larval *Ischnura cervula* Selys: effects of hunger, previous interactions and familiarity with an area (Zygoptera, Coenagrionidae) // *Odonatologica*. 1983. V. 12. № 3. P. 201–207.
8. Convey P. Competition for perches between larval damselflies: The influence of perch use on feeding efficiency, growth rate and predator avoidance // *Freshwater Biology*. 1988. V. 19. № 1. P. 15–28.
9. Harvey I. F., Corbet P. S. Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies // *Animal Behav.* 1985. V. 33. P. 561–565.
10. Head P. A. The costs of reduced feeding due to predator avoidance: potential effects on growth and fitness on *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera) // *Ecol. Entomol.* 1986. V. 11. № 4. P. 369–377.
11. Karaman B. S. Contribution a la connaissance de la ecologie des larves d'Odonates dans l'ecosysteme du lac de Doiran // *Ann. Fac. Biol. Univ. Skopje*. 1978. V. 32. P. 197–205.
12. Lima S. L. Life in a multi-predator environment: some considerations for antipredatory vigilance // *Ann. Zool. Fenn.* 1992. V. 29. P. 217–226.
13. Lima S. L., Dill L. M. Behavioral decision made under the risk of predation: a review and prospectus // *Can. J. Zool.* 1990. V. 68. № 4. P. 619–640.
14. McPeck M. A. Behavioral differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators // *Ecology*. 1990. V. 71. № 5. P. 1714–1726.
15. Morin P. J. Odonate guild composition: experiments with colonization history and fish predation // *Ecology*. 1984. V. 65. № 6. P. 1866–1873.

16. Nemjo J. The impact of colonization history and fish predation on larval odonates (Odonata: Anisoptera) in a Central New Jersey farm pond // *J. Freshwater Ecology*. 1990. V. 5. № 3. P. 297–305.
17. Row R. J. Ontogeny of agonistic behaviour in the territorial damselfly larvae, *Xanthocnemis zealandica* (Zygoptera: Coenagrionidae) // *J. Zool. (London)*. 1992. V. 226. № 1. P. 81–93.
18. Sih A., Englund G., Wooster D. Emergent impacts of multiple predators on prey // *Trends Ecol. and Evol.* 1998. V. 13. № 9. P. 350–355.

*Анжелика Алимовна СИЛАЕВА —
Александр Алексеевич ПРОТАСОВ —
Институт гидробиологии НАН
Украины, Киев, Украина*

УДК (594+574.5)(282.247)

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНЫ ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ КАНЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

АННОТАЦИЯ. Изучены сообщества двух видов дрейссены в перифитонных и бентосных группировках в литорали верхней части Каневского водохранилища (р. Днепр). Установлены некоторые особенности размерной структуры доминирующего вида и видовой структуры сообществ дрейссены в перифитоне и бентосе.

The communities of two species of Dreissena in periphyton and benthos on a littoral habitats of the Kanevskoye reservoir have been studied. Some peculiarities of size structure of dominants and species structure of communities in periphyton and benthos were established.

В перифитоне и бентосе многих водоемов Украины, как естественных, так и искусственных, широко распространены сообщества с доминированием двух видов двустворчатых моллюсков р. *Dreissena* — *D. polymorpha* Pall. и *D. bugensis* Andr. [1]. Дрейссена может быть средообразующим фактором и формировать сообщества консортивного типа, где она является видом-эдификатором [2]. При этом существуют определенные структурно-функциональные особенности сообществ в перифитоне и бентосе [1, 3]. В последние десятилетия наблюдается вытеснение полиморфной дрейссены дрейссеной бугской [4, 5, 6].

Целью настоящей работы было изучение особенностей структуры сообществ дрейссены в перифитоне и бентосе различных по условиям участков Каневского водохранилища.

Исследования проведены в летний период 2001 г. на участке Каневского водохранилища от г. Киева до г. Ржищева: в малопроточном заливе, на русловых участках, а также на участке, включающем зону воздействия теплых сбросных вод Трипольской ГРЭС (ТрГРЭС). Пробы перифитона отбирали с различных субстратов (камни, бетон, металлические конструкции) на глубинах 1,5–4 м, бентос — с помощью водолазной техники на глубинах 1,7–8 м, с песчаных грунтов различной степени заиленности. Размерный состав дрейссены определяли в группах с шагом 5 мм. Температура в Каневском водохранилище была около 23°C, а ниже сброса подогретых вод — до 26°C.

Общая численность организмов в перифитоне на исследованном участке колебалась в пределах 46,5–173,9, в бентосе — 20,6–218,9 тыс. экз/м², биомасса в перифитоне составляла от 5819,8 до 23713,1, в бентосе — от 5989,6 до 38069,0 г/м².