

**МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА, ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
И ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. М.В.ЛОМОНОСОВА**

На правах рукописи

УДК 574.22

КАУФМАН Борис Залманович

**СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ФОТО– И ТЕРМОПРЕФЕРЕНДУМОВ
НЕКОТОРЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Петрозаводск, 1983

Работа выполнена в Институте биологии Карельского филиала АН СССР

Научный руководитель

доктор биологических наук
В.Б. ЧЕРНЫШЕВ

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Н.М. ЧЕРНОВА
кандидат биологических наук
С.И. ЛЕВУШКИН

Ведущее учреждение:

Биологический факультет Ленинградского государственного университета

Автореферат разослан

16 октября 1983

Защита состоится

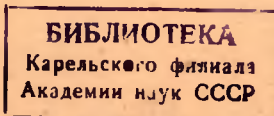
25 декабря 1983

на заседании Специализированного Биологического совета № 3 Биологического факультета МГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке факультета.

Отзывы, заверенные печатью учреждения, в двух экземплярах просим направлять по адресу: 117234, г. Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, Ученый совет № 3.

Ученый секретарь Совета
кандидат биологических наук



Д.П. Жужиков

Пароши сотрудникам библиотеки с признательностью и искренней благодарностью.

Б. Кош

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Освещенность и температура относятся к ведущим экологическим факторам первой группы, оказывающим существенное влияние на жизнедеятельность животных (Мончадский, 1958). Фото- и термопреферентное поведение беспозвоночных в значительной степени определяет их стациональное распределение. Любой зооценоз имеет определенную пространственно-временную структуру, которую невозможно понять без изучения преферентного поведения его членов. С другой стороны, развитие сельского хозяйства требует хотя бы приблизительного прогнозирования появления и расселения того или иного вредителя в районе, характеризующемся определенными световыми и термическими условиями. Кроме того, изучение термопреферендума необходимо для прогнозирования перераспределения животных в связи с прогрессирующим термическим загрязнением среды (Kinzelbach, 1978). Вместе с тем, необходимо отметить, что фото- и термопреферентные реакции беспозвоночных, а, тем более, суточные ритмы их изменений, изучены очень слабо.

Цели и задачи исследований

Целью настоящей работы послужило изучение роли фото- и термопреферендумов и их суточных ритмов в жизнедеятельности беспозвоночных. Были поставлены следующие задачи:

1. Выяснить, проявляются ли у беспозвоночных, относящихся к различным токсонимическим и экологическим группам, суточные ритмы фото- и термопреферендумов.
2. Выяснить связь преферендумов и места, занимаемого видом в вертикальной структуре зооценоза.
3. Выяснить роль преферендумов в трофических взаимоотношениях беспозвоночных.
4. Выяснить возможную роль преферентного поведения, как одного из компонентов изолирующего механизма.

Ранее такой подход к изучению преферентного поведения

не осуществляется.

Научная новизна

В результате проведенных исследований впервые изучены суточные ритмы фото- и термопреферендумов у ряда видов наземных и водных беспозвоночных. Показано, что эти ритмы подвержены сезонным и онтогенетическим изменениям. Ритмы фотопреферендума наиболее выражены у видов, характеризующихся значительными вертикальными миграциями, и в целом совпадают с ритмами их миграционной активности, зависят от физиологического состояния организма (сытые или голодные животные) и, в известной мере, от химического состава пищи. Установлена связь фотопреферентного поведения с положением вида в вертикальной структуре зооценоза. Впервые показано, что различия в интенсивности фотореакции, приводящие к определенному биотопическому разобщению близких видов могут, как и реакция термопреферендума (Майр, 1974) выступать в качестве одного из компонентов изолирующего механизма, препятствуя, в известной мере, межвидовой гибридизации. В то же время, как фото-, так и термопреферендум не создают абсолютной изоляции и подклевываются каким-либо, более действенным пост- или прекопуляционным механизмом.

Показано, что ритмы термопреферендума характерны не для всех видов. Среднесуточные предпочитаемые температуры не всегда совпадают с температурами среды обитания и могут быть различными у видов, живущих в сходных термических условиях. В отличие от фотопреферендума, ритм термопреферендума не всегда прямо коррелирует с ритмом активности. Впервые показано, что ритмы преферентного поведения представляют собой отражение изменений условий, с которыми сталкивается организм в ходе суточных миграций.

Практическое значение

Анализ расположения суточных графиков преферендумов видов, обитающих в одном биоценозе (пресноводные гидробионты,

наземные организмы), показывает, что в общей системе координат кривые распределяются в строгом соответствии с местом, занимаемым тем или иным видом в вертикальной структуре зооценоза. Сравнительный анализ кривых позволяет выявить общие закономерности в поведении беспозвоночных, занимающих экологически сходные местообитания. Это дает возможность прогнозирования поведения того или иного вида при его естественной или искусственной интродукции. Нами установлено, что максимальная корреляция ритмов предпочтений наблюдается у хищника и наиболее предпочитаемых им жертв. Это имеет определенное значение при планировании мер биологической борьбы, в частности – при подборе наиболее эффективного хищника – потенциального регулятора численности вредителей, поскольку корреляция предпочтительных ритмов указывает в равной мере и на временную синхронизацию поведения и на соответствие топического распределения хищника и жертвы.

Апробация работы

Материалы исследований докладывались на 8 съезде Всесоюзного энтомологического общества (1980); на Всесоюзной конференции "Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства" (Минск, 1981); на Всесоюзной конференции молодых ученых-биологов (Рига, 1981); на конференции молодых ученых (Петрозаводск, 1982); на заседании московского отделения ВЭО; на заседаниях лаборатории паразитологии и совместных заседаниях лабораторий Института биологии Карельского филиала АН СССР.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 15 работ, 6 находится в печати.

Объем и структура работы

Диссертация состоит из 211 страниц машинописного текста

та, включая 6 таблиц и 71 рисунок. Текст состоит из введения, включающего обзор литературы, 7 глав, содержащих результаты исследований и теоретические обобщения, общих выводов и списка литературы (304 названия, в том числе 138 иностранных).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. Материал и методика

Материалом для исследований послужили особи 27 видов беспозвоночных - представителей различных экологических групп (пресноводные и морские литоральные гидробионты, наземные беспозвоночные и синантропные, обитающие в толще зерновых запасов, виды) (табл.)

Изучение фотопреферендума проводилось в темном помещении в фотоградиентных приборах, представляющих собой невысокий округлый сосуд, разделенный на секторы непрозрачными перегородками, не доходившими до центра. Сверху секторы закрывались чередующимися прозрачными, полупрозрачными и непрозрачными крышками. Использовалось верхнее освещение. Максимальная освещенность равнялась 50, 150 и 350 лк в различных сериях. При этих освещенностях по результатам предварительных опытов фотореакция проявлялась достаточно четко. Температура была постоянной на протяжении всего эксперимента и соответствовала температуре среды обитания. Положение животных в приборах регистрировалось с двухчасовыми интервалами в течение суток. Вычислялась интенсивность фотореакции: $I(\%) = (L-D) / 100 / K$, где L - количество животных в светлых секторах, D - в темных, K - общее количество животных в опыте (Perttunen, 1958).

Ритм термопреферендума изучался в линейной термоградиентной камере со светонепроницаемой крышкой (Кожанчиков, 1961) с диапазоном температур 3 - 35°C. Регистрировались средняя предпочитаемая температура и температура, избираемая максимальным количеством особей с 4-х часовыми интервалами.

Влажность во всех экспериментах приблизительно соответствовала естественной для изучавшихся видов. Все показания

регистрировались после 3-4 часового привыкания. Опыты проводились в 4-х - 5-и кратных повторностях. Всего использовалось от 60 до 150 особей каждого вида и отдельных возрастных групп при изучении фото- и столько же - при изучении термопреферендума. При обработке результатов экспериментов использовались методы дисперсионного и корреляционного анализа.

Глава 2. Результаты экспериментальных исследований ритмов преферендумов отдельных видов

Суточные ритмы фотопреферендума характерны для большинства изученных видов, независимо от их таксономической принадлежности (табл.). Наиболее достоверно они проявляются у видов, совершающих значительные суточные вертикальные миграции (например, у личинок хирономид, некоторых листоедов) и в целом совпадают с ритмами их активности (по собственным наблюдениям и литературным данным). На параметры ритма фотопреферендума (форма кривой, средний уровень интенсивности реакции) оказывают влияние физиологическое состояние (сытые или голодные особи), сезон, а также, в известной мере, химический состав пищи. Так, при повышении содержания каротиноидов в пище, *Daphnia pulex* и *Asellus aquaticus* становились более позитивными. У голодных животных в большинстве случаев изменялась форма кривой и снижались значения интенсивности реакции. Зависимость фотопреферендума от сезона заключается в изменении формы кривой ритма из двувоспешной летом в одновоспешную осенью (например, у *Phratora vitellina*) и в более высоких значениях интенсивности реакции в осеннее время. Суточный ритм фотопреферендума изменяется в процессе онтогенеза, что связано с особенностями биологии отдельных стадий. На фотопреферентное поведение морских литоральных форм (моллюски *Littorina littorea* и *L. saxatilis*) оказывает влияние приливно-отливной ритм. В отличие от фотопреферендума, ритм реакции термопреферендума выражен не у всех видов, некоторые из них весьма консервативны в выборе температуры (табл.). При этом среднесуточные

предпочитаемые температуры не всегда совпадают с температурами среды обитания и могут быть различными у видов, обитающих в сходных термических условиях (например, слепни *Nybo mitra* и *Naematopota*, листоеды *Phratora vitellina* и *Melasma populi*). Реакция термопреферендума также подвержена сезонным и онтогенетическим изменениям, однако ее ритм не всегда прямо коррелирует с ритмом активности, т.е. выбор наиболее высоких температур не всегда совпадает с максимумом суточной активности. У ряда видов, преимущественно эдафобионтных, совершающих ночные миграции к поверхности почвы, наблюдается обратная корреляция, что связано с охлаждением поверхности в ночное время.

Поскольку ритмы проявляются в константных экспериментальных условиях, их можно считать проявлением эндогенной суточной ритмики биологических процессов. Необходимо отметить, что выявленные ритмы фото- и термопреферендумов представляют собой фоновые изменения реакции организма на один определенный стимул. В естественных условиях они не проявляются изолированно и корректируются действием других факторов.

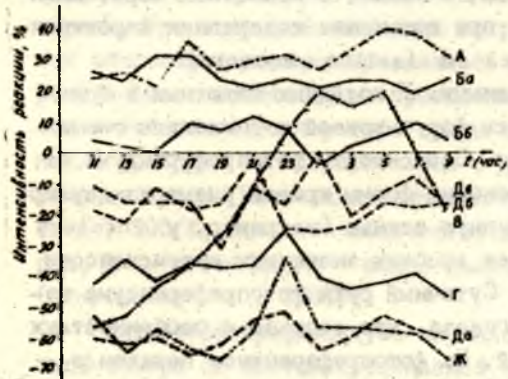


Рис. Ритмы фотопреферендума пресноводных гидробионтов.

- А - *Daphnia pulex* DeG
- Ба - куколки *Aedes communis*
- Бб - личинки *A. communis* DeG
- В - личинки *Chironomus plumosus* L
- Г - личинки тигулид
- Дв, Дб, Дг - личинки слепней разных возрастов
- Ж - *Azellus aquaticus* L

Таблица

№	В И Д	Интенсивность фотореакции, %		Термопреферендум, °C		Автор ^{XX}
		max/min (%)	т (час.)	(средняя предпочит. температура)		
				max/min, T°C	T(час.)	
I	2	3	4	5	6	7
1.	<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffm.	-49/-80	23/3-II	20/7-15	II-15/2I-7	
2.	<i>Galba (Limnaea) palustris</i> Müll.	+2/-34	2I/15	I-14	ритма нет	
3.	<i>Littorina littorea</i> L.	+37/+26	15-17/3			
4.	<i>Littorina saxatilis</i> L.	+10/0	19-2°/I			
5.	<i>Daphnia pulex</i> DeGeer.	+39/+21	5/15	18-24		Черных, Панаски, 1964
6.	<i>Mysis oculata</i> Fabr.	+33/+8	23/13			
7.	<i>Asellus aquaticus</i> L.	-34/-68	23/9	18-19	ритма нет	
8.	<i>Ixodes ricinus</i> L.					
	личинки	0/-25	13/23-I	20.5	ритма нет	
	нимфы	4/-24	23/II			
	имаго, самки	-62,5/-82,5	19/13	22	ритма нет	
	самцы	-75/-90	19-23/II	16/23	3-7/19	
9.	<i>Porficula auricularia</i> L.					
	лето	-24/-90	5/15-19	25/22	II-19/23	
	осень	+17,7/-69	3/13	27/22-24	II-19/23-3	
10.	<i>Aphis evonymi</i> Fabr.	+39/+7	9/3	20	ритма нет	

II. *Leptinotarsa decemlineata* Say.

	1	2	3	4	5	6	7
	лето	+13/-18	9/I	29/19	7-II/23		
	осень	+62,5/12,4	13/3	27-29/16-22	II-15/23-3		
12. <i>Paratora vitellina</i> L.	лето	*+41,6;+31,6/6,6	17,7/13	17-20	ритма нет		
	осень	+35/-28	9-13/I	17-20			
13. <i>Melasma populi</i> L.		+38/-42	15/23-5	20/12	15/23		
14. <i>Tribolium confusum</i> Duv.		-27/-73	13/7	19/20	ритма нет		
15. <i>Tenebrio molitor</i> L.	личинки	-62/-90	11/17				Deal, 1941
	имаго	-36/-80	3/11	13-20			
16. <i>Calandra granaria</i> L.		+26,6/-18	23/15	14-25			Deal, 1941
17. <i>Calandra oryzae</i> L.		+32/+12	11/19-21	10-20			Deal, 1941
18. <i>Coccinella septempunctata</i> L.	лето	+15/+21	13/I	20/13	23-7/15-19		
	осень	+37/-23	11-13/21	24/20	11-17/23		
19. <i>Diglochis sylvicola</i> Walk.		+66;+58/+34;+37	21;7/15;5				
20. <i>Telenomus tabani</i> L.		+10;+5,3/-25;-10	7;21/19;3				
21. <i>Tipula</i> sp.	личинки	-24;-36/-47	23,7/9	15-17/12-13			Kavaliers, 1981
22. <i>Aedes communis</i> DeGeer	личинки	+21/-4	21/I				
	куколки	+32-+20					
	имаго	+18;+9/-15	23;5/I	20-23/14	9;19/11;23		

I	1	2	3	4	5	6	7
23.	<i>Culex pipiens</i>						
	<i>pipiens</i> L.	! личинки	-"		23/18	15-23/7-II	
		куколки	-"		22-23	19-23	
		имаго	-"		23/20	II-23/3-7	
24.	<i>Chironomus plumosus</i> L.	личинки	+20/-57	I-5/II	26/19	23-5/II-I7	
25.	<i>Hybomitra bimaculata</i> L.	личинки I-2ст	-2/-25	2I/I			
		4-5 ст	-50;8;-53/-65	23;5/I7	21/10	II-15/3-7	
		старш.ст.	+7.7/-30.7	I/19	23/14	7/19	
		имаго (самки)	+40/+7	I7/3	26/27	ритма нет	
26.	<i>Haematopota pluvialis</i> L.		+6;+16/-22	3;19/I	22-23	ритма нет	
27.	<i>Asterias rubens</i> L.		+50/+34	7/II-23			

x - разделительный знак ";" - двухвершинная кривая,

xx - ссылка на автора относится к значениям термопреферендума.

Глава 3. Суточные ритмы преферендумов и топические связи организмов

Распределение организмов в биотопе в значительной мере зависит от определенных требований к температурным и световым условиям. Все исследованные виды по биотопическому признаку могут быть объединены в четыре основные группы: пресноводные гидробионты, морские литоральные гидробионты, наземные беспозвоночные и синантропные виды – обитатели зерновых запасов. Анализ расположения кривых фото- и, в меньшей степени, термопреферендумов представителей этих групп показывает, что в общих системах координат кривые распределяются в строгом соответствии с местом, занимаемым видом в вертикальной структуре зооценоза (рис.). Наиболее низкими значениями интенсивности фотореакции характеризуются организмы, обитающие в слабо освещенных местах – бентосные формы (*Aeolus aquaticus*, *Tipula* sp., личинки слепней), герпето- и эдафобионты (клещи, уховертки, дождевые черви); наиболее высокими – планктонные (дафнии, мизиды) и открытоживущие наземные организмы (листоеды, тли). Сравнение интенсивности фотореакции экологически близких форм также отражает особенности распределения. Так, например, интенсивность реакции осликов ниже, чем личинок типулид, что соответствует естественному распределению и связано с особенностями биологии этих видов (в частности, дыхание личинок атмосферным кислородом). Расположение кривых зависит от ряда факторов и может меняться соответственно сезону биотопическому перераспределению организмов. Сравнительный анализ кривых позволил выявить некоторые общие закономерности в поведении животных, занимающих сходные местообитания. Так подъем интенсивности фотореакции бентосных форм приходится приблизительно на одно время (табл., рис.) совпадающее со временем их максимальной миграционной активности.

Значения предпочитаемых температур не отражают особенностей вертикального распределения. Это, видимо, обусловлено обитанием многих изучавшихся видов в сравнительно однородных термических условиях. Например, в небольших и неглубоких во-

доемах термический режим верхних и придонных слоев не настолько различен, чтобы это привело к существенным различиям термопреферендума обитавших в них беспозвоночных. Большой интерес вызывает разная интенсивность фотореакции у видов, обитавших в толще зерновых запасов, что свидетельствует о наличии определенной вертикальной структуры этого своеобразного зооценоза. Подтверждением этому могут служить результаты экспериментов, проведенных на *Calandra granaria*, отличавшегося в наших опытах максимальными значениями интенсивности реакции. Выяснилось, что он способен нормально развиваться и размножаться лишь в самых верхних слоях зерна (Родинов, 1935).

Установленное соответствие расположения кривой фотопреферендума месту, занимаемому видом в структуре зооценоза дает возможность определенного прогнозирования поведения вида при его естественной или искусственной интродукции.

Глава 4. Суточные ритмы преферендумов и трофические связи организмов

Присутствие организма в биоценозе предусматривает установление сложных трофических связей между его сочленами. Эффективность охоты хищника зависит от ряда факторов, в том числе от совпадения его преферентного поведения и преферендумов потенциальных жертв. Нами установлено, что в системе "хищник-жертва" максимальная корреляция ритмов преферендумов наблюдается у хищника и наиболее предпочитаемой им жертвы. Так, коэффициент корреляции между ритмом личинок слепней и их жертвами колеблется от $R = 0.6$ (личинки - дождевые черви) до $R = 0.2$ (личинки - пресноводные моллюски) ($P = 0.95$), что соответствует избирательности жертв личинками в естественных условиях (Лутта, 1975). По-видимому, в процессе эволюции в системе "хищник-жертва" возникло конвергентное сходство суточных ритмов преферендумов, причем, чем оно выше, тем, видимо, более древними и сбалансированными будут отношения между конкретными организмами.

Корреляцию ритмов необходимо учитывать при разработке

мероприятий по биоборьбе, т.к. она указывает в равной степени и на временную синхронизацию и на соответствие топического распределения хищника и жертвы.

Глава 5. Суточные ритмы преферендумов как один из компонентов изолирующего механизма

В природе спаривания часто происходят между особями близких видов (Шварц, 1980). Это далеко не всегда приводит к появлению потомства (стерильного или половозрелого). Одним из изолирующих механизмов, препятствующих бесполезной трате половых продуктов, может выступать реакция термопреферендума (Майр, 1974). По-видимому, в том случае, если у близких видов нет существенных термопреферентных различий, место последних способны занять различия в реакции фотопреферендума. Так, у близких видов - моллюсков *Littorina littorea* и *L. saxatilis* и долгоносиков *Calandra granaria* и *C. oryzae*, характеризующихся близкими значениями предпочтительных температур, корреляция между ритмами фотопреферендума высока ($R = 0,6$), однако значения интенсивности реакции (количественные различия в поведении по Майру, 1974) различаются, что создает определенную изоляцию. Необходимо отметить, что как термо-, так и фотопреферендум не создают абсолютной изоляции и подкрепляются более действенным пост- (у моллюсков) или прекопуляционным (у долгоносиков) механизмами. Смысл преферентной изоляции сводится к определенному биотопическому разобщению видов (глава 3).

Глава 6. Биологическое значение термо- и фотопреферендумов и их ритмов

Преферентное поведение обуславливает стацональное распределение пойкилотермных животных. Оно связано с суточными и сезонными изменениями активности и другими этологическими реакциями. Ритмическое изменение преферендумов, приводящее к изменениям условий среды, имеет важное физиологическое значение, оказывая стимулирующее действие на жизнедеятель-

ность организмов (Галковская, Сушня, 1978).

При изучении суточных ритмов преферентного поведения неизменно возникает вопрос о причинах проявления ритма в экспериментальных условиях, тогда как животные могли бы просто концентрироваться в зонах, близких к оптимуму, что наблюдается у некоторых видов. Возможным объяснением этому может быть следующее. Ритмы преферентного поведения, выявляемые в эксперименте - это отражение изменения условий, с которыми сталкивается организм в ходе суточных миграций. В связи с этим становится понятной причина обратной корреляции ритмов термопреферендума и активности у некоторых видов, а также причина более четкого выражения ритмов преферендумов у видов, совершающих значительные вертикальные миграции. Становится понятной и причина проявления ритма флотопреферендума и отсутствия ритма термопреферендума у видов, живущих в константных условиях, настоящая среда обитания которых вторична (например, синантропные зерновые вредители): ритм изменения освещенности в природе наиболее стабилен и, поэтому, ритм отношения к этому фактору наследственно закреплен более прочно.

Глава 7. Возможный эволюционный смысл реакции термопреферендума

Результаты наших исследований и анализ литературных данных (Deal, 1941; Herter, 1953; Coutant, 1977 и др.) свидетельствуют о том, что, предпочитаемые в экспериментах среднесуточные температуры не всегда совпадают с температурой среды обитания вида. Вместе с тем, тот факт, что у ряда видов экспериментально определяемый термопреферендум близок к естественным для этих видов температурам, свидетельствует, что и в случае несоответствия предпочитаемые температуры неслучайны. Подтверждением этому могут служить близкие результаты, получавшиеся независимо от методики эксперимента и совпадение термопреферендума у особей одного вида из разных географических зон (Россолимо, Рыбалов, 1979). Все это позволяет предположить, что экспериментально определяемая

предпочитаемая температура - это, в известной мере отражение термических условий района или времени происхождения и становления вида. В качестве подтверждения нами использованы общепризнанные критерии, такие как видовое разнообразие и количество специфических паразитов и хищников (Вавилов, 1965). Сравнение предпочитаемых температур с термическими условиями предполагаемых районов видообразования (сравнение проводилось по сезонам) показывает, что они очень близки. В этих районах отмечены и специфические паразиты и хищники этих видов. Так, преферендум колорадского жука (26°C), центр происхождения которого известен (южные отроги Скалистых гор), совпадает с термическими условиями этого района и с термопреферендумом специфического хищника - клопа *Perillus bioculatus* (Шагов, 1977). Аналогичные результаты получены и для других видов. Термопреферентная реакция может быть связана с термическими условиями времени происхождения вида. Так, например, хирономиды произошли в верхнеюрском периоде, к термическим условиям которого (Боуэн, 1969) очень близки значения их термопреферендума.

Общие выводы

1. Суточные ритмы фотопреферендума характерны для большинства изученных видов, независимо от их таксономической принадлежности. Параметры ритма зависят от физиологического состояния, стадии развития, сезона, химического состава пищи. Ритмы фотопреферендума в целом совпадают с ритмами активности и наиболее достоверно проявляются у видов, совершающих значительные вертикальные миграции. Поскольку ритмы проявляются в константных экспериментальных условиях, их можно считать проявлением эндогенной суточной ритмики биологических процессов.

2. В общих системах координат кривые ритмов фотопреферендума располагаются в строгом соответствии с местом, занимаемым видом в вертикальной структуре зооценоза. Это дает возможность прогнозирования поведения вида при его интродукции.

3. У близких, обитающих в одном биоценозе видов достоверно различаются средние уровни интенсивности фотореакции, что может, в известной мере, препятствовать межвидовой гибридизации.

4. Суточные ритмы термопреферендума выражены не у всех видов и не всегда прямо коррелируют с ритмами активности. У некоторых животных наблюдается обратная корреляция.

5. Реакция термопреферендума подвержена сезонным изменениям, при этом в ряде случаев снижение естественных температур сопровождается повышением предпочтительных. Интервал температур, предпочитаемых самками, уже, чем у самцов, что, видимо, связано с особенностями оогенеза. В биотопах с небольшим вертикальным термическим градиентом, реакция термопреферендума не отражает структуру распределения организмов.

6. У ряда видов экспериментально определяемая предпочитаемая температура отличается от естественных и, по-видимому, является отражением термических условий района видообразования. Эволюционно более древние формы в пределах определенных таксонов в целом характеризуются более высокими значениями термопреферендума.

7. Наблюдаемые в эксперименте ритмы преферендумов являются отражением световых и температурных условий, с которыми животные сталкиваются во время суточных миграций.

8. В системе "хищник-жертва" имеет место корреляция преферендумов. Это необходимо учитывать при разработке мероприятий по биологической борьбе.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Кауфман Б.З. Суточный ритм фотопреферендума у личинок *Chironomus plumosus* L. - ДАН СССР, 1977, т. 236, № 1, с. 261-263

2. Кауфман Б.З. Суточная ритмика фотопреферендума травяной лягушки *Rana temporaria* L. - Зоол. ж., 1979, т. 58, вып. 7, с. 1016-1019

3. Кауфман Б.З. Суточная ритмика фотопреферендума дождевых червей *Calandra granaria* L. и *S. oryzae* L. - Зоол. ж.,

1979, т. 58, вып. 10, с. 1593-1596

4. Кауфман Б.З. Некоторые особенности фотоповедения *Mysis oculata* Fabr. - ДАН СССР, 1979, т. 248, № 4, с. 1007-1009

5. Кауфман Б.З., Сорокина В.В. Суточный ритм реакции фотопреферендума у личинок слепней. - В кн.: Кровососущие членистоногие Европейского Севера, Петрозаводск, 1980, с. 38-40

6. Кауфман Б.З. Суточная ритмика фотопреферендума комаров *Aedes communis* De Geer на разных стадиях развития. - Там же, с. 96-102

7. Кауфман Б.З. Влияние катионоидов на фотореакцию *Daphnia pulex* Deg и *Asellus aquaticus* L. - ДАН СССР, 1980, т. 253, № 5, с. 1276-1277

8. Кауфман Б.З. Некоторые особенности фотоповедения личинок, экологически не сталкивающихся с фактором освещенности. Труды ВЭО, 1981, т. 63, с. 162-164

9. Кауфман Б.З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов у уловчатки обыкновенной *Forficula auricularia* L. - Тр. совещ. мол. биологов, Рига, 1982, с. 338-339

10. Кауфман Б.З. Суточный ритм фотопреферендума у морских звезд *Asterias rubens* L. - ДАН СССР, 1981, т. 256, № 1, с. 242-243

11. Кауфман Б.З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов хищной коровки *Coccinella septempunctata* L. и тлей *Aphis* sp. - ДАН СССР, 1981, т. 261, № 6, с. 1510-1512

12. Кауфман Б.З., Сорокина В.В. Возрастные изменения ритма фотопреферендума у личинок слепней. В кн.: Поведение насекомых как основа разработки мер борьбы. Минск, 1981, с. III-III3

13. Кауфман Б.З. Особенности фотоповедения колорадского жука и ивового листоеда. Там же, с. 107-110

14. Кауфман Б.З. Суточные ритмы фотопреферендума как один из компонентов изолирующего механизма в процессе видообразования. В сб.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера, Петрозаводск, 1982, с. 22-24

15. Кауфман Б.З. Суточные ритмы термопреферендума коло-
радского жука. Экология, 1983, № 5, с. 87-88.

Б. Кауфман

Библиографический список
Кауфман Б.З. Суточные ритмы термопреферендума коло-
радского жука. Экология, 1983, № 5, с. 87-88.

Кауфман Б.З. Суточные ритмы термопреферендума коло-
радского жука. Экология, 1983, № 5, с. 87-88.