

УДК 595.324.5:591.156

Л. Г. Буторина

**ВЛИЯНИЕ ДЛИНЫ СВЕТОВОГО ДНЯ И
ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И
ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ
POLYPHEMUS PEDICULUS (CRUSTACEA:
CLADOCERA)¹**

Численность, демографический состав и половое соотношение особей в популяции *Polyphemus pediculus* в большей степени зависят от абсолютной величины и векторного изменения светового дня, чем от температуры. Отдельные типы особей достигают наибольшей численности при разных условиях среды. Фотопериодическая реакция *P. pediculus* относится к длиннодневному типу. Максимальное развитие популяции и доминирование партеногенетических самок происходят в узком световом диапазоне. День длительностью 14 ч является пороговой величиной: резко сокращается численность, доминируют разнополые особи, начинается массовый переход в состояние покоя. Период с длительностью светового дня 12 ч и менее является неблагоприятным для существования популяции.

Ключевые слова: *Polyphemus pediculus*, популяция, половой состав, численность, цикл развития, длина светового дня, температура, коэффициенты корреляции и множественной регрессии, тип фотопериодической реакции.

Изучению динамики численности и полового состава популяций ракообразных посвящены обширные многолетние исследования. Особенно много работ связано с изучением воздействия температуры, которой приписывается решающая роль в жизни эктотермных животных. По мнению А. М. Гилярова [11], связывать ход сезонной динамики численности ракообразных только с ходом температурной кривой следует крайне осторожно. Температура часто лимитирует рост численности, но никогда не является единственным воздействующим фактором. На протяжении жизненного цикла на популяцию влияет комплекс разнообразных, часто взаимосвязанных и беспрерывно меняющихся абиотических и биотических факторов. Среди них особое значение имеет фотопериод. Его сезонно-циклические изменения отличаются постоянством и астрономической точностью. Фотопериод является основным источником информации о предстоящей смене жизненно важных факторов, а от типа фотопериодической реакции зависит весь ком-

¹ Публикуется в порядке обсуждения.

плекс экологических требований вида, в том числе и термопреферендум [1, 11, 12].

Продолжительность светового дня непосредственно и опосредованно влияет на рост, развитие, интенсивность питания, размножения, миграций, пол формирующихся зародышей, форму поведения особей, структуру популяции и ритмику ее развития [5, 11, 12, 18, 19]. Тем не менее, большинство гидробиологических работ проводилось и до сих пор проводится без учета фотопериода даже в экспериментах [1, 12]. Общепринятая методика исследований не позволяет оценить относительное влияние фотопериода и температуры на численность и состав популяции. Получаемые при этом данные обычно являются неполными, «если не сказать больше» ([1], стр. 67).

Цель данной работы состояла в определении степени воздействия сезонно-циклических изменений длины светового дня и температуры среды на численность и демографический состав популяции *P. pediculus* в естественных условиях на протяжении вегетационного сезона, а также в установлении типа фотопериодической реакции вида, особенностей реакции особей разного пола и возраста на сезонную динамику длины светового дня и температуру среды.

Материал и методика исследований². Сбор зоопланктона проводили в одних и тех же эквипотенциальных стаях [15] локальной популяции *P. pediculus*, находящихся на постоянных местах в течение вегетационного сезона в прибрежье Рыбинского водохранилища у п. Борок Ярославской обл. [5]. Отбор проб осуществляли мерным 10-литровым сосудом из двух стай, расположенных на глубине 30—45 см в 3 м друг от друга. Из каждой стаи отбирали по 100 л воды, которую пропускали через планктонную сетку (мельничный газ № 86). Собранный зоопланктон выливали в стеклянную банку и фиксировали 40%-ным раствором формалина. Пробы отбирали с первой декады мая до конца сентября 1986 г. через каждые 2—4 дня. За месяц было собрано 8—16 проб, в целом за вегетационный сезон — 60. При отборе проб измеряли температуру воды в месте расположения поверхностного пятна стаи и записывали продолжительность светового дня согласно данным геофизической обсерватории «Борок» РАН для Ярославской обл. Время отбора проб в течение суток не было строго постоянным, на протяжении вегетационного сезона оно колебалось от 9 до 15 ч.

Разбор проб с каждой станции, просмотр зоопланктона и подсчет особей *P. pediculus* производили стандартным методом под биноклем МБС-1 в камере Богорова при увеличении 8×2 и 8×4. Собранную пробу переливали из банки в мерный стакан и отмечали ее объем. Из мерного стакана отбирали по три шпатель-пипетки объемом 5 см³ каждая либо просматривали пробу целиком. При этом регистрировали пол и возраст рачков.

² Выражаю искреннюю благодарность сотруднику геофизической обсерватории «Борок» Института физики земли РАН к. б. н. Н. М. Шиховой за помощь в работе.

Данные о численности отдельных типов особей и общего количества рачков в каждой пробе рассчитывали на 1 м³ и подвергали статистической обработке согласно методам вариационного, парного корреляционного и множественного регрессионного анализов с помощью программы Microsoft Statistica-6 [14, 16]. В результате были определены среднемесячные арифметические значения, их ошибки, квадратичные отклонения, коэффициенты вариации, корреляции и регрессии численности рачков с температурой среды и продолжительностью светового дня за каждый месяц и в целом за вегетационный сезон для данной локальной популяции. Вычисленные среднемесячные данные отображены в ряде диаграмм, построенных с помощью программ Microsoft Excel 2003.

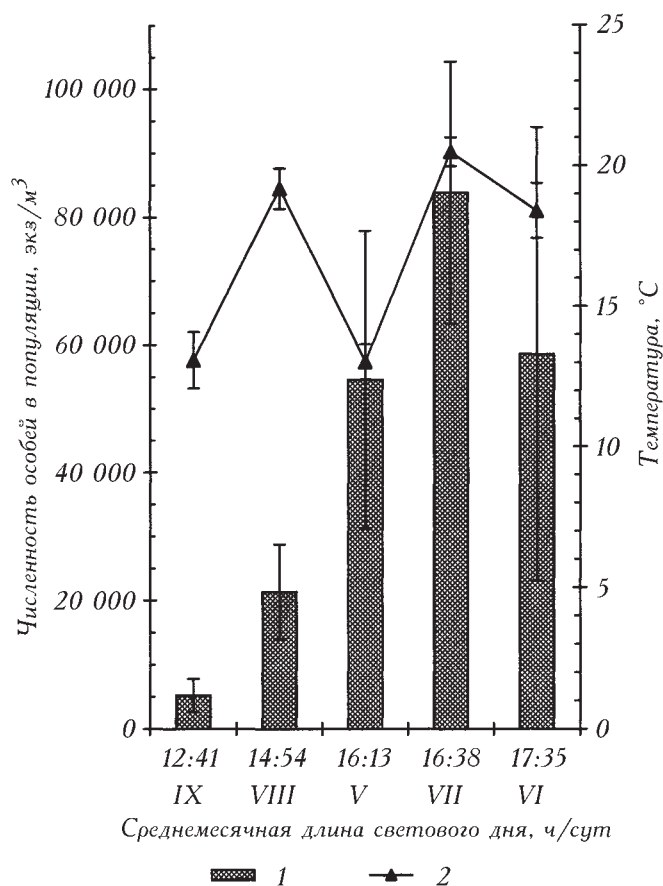
Результаты исследований

Первое поколение активных особей локальных популяций *P. pediculus* появляется в водоемах средней полосы России в конце апреля — в первой декаде мая при длине светового дня 14—15 ч и температуре воды 2—8°C [8]. Оно состоит из партеногенетических самок, вышедших из покоящихся яиц, как и у всех Cladocera с эмбриональной диапаузой [1, 7, 13, 17]. Их плодовитость и интенсивность размножения не зависят от температуры среды и длины тела и характеризуются генетически предопределенными максимальными значениями для вида [1, 6, 7, 11].

Численность популяции быстро растет, увеличиваясь вместе с продолжительностью светового дня и температурой среды (рис. 1). Она достигает максимальной величины в июле при длине светового дня около 17 ч и наибольшем прогреве воды (см. рис. 1). При длине дня ниже или выше июльской на 0,5—1,0 ч рачков в популяции на 30—35% меньше. Численность *P. pediculus* в мае и июне при возрастающем световом дне приблизительно одинакова, несмотря на значительные различия в температуре среды. При снижении светового дня на 2,0—2,5 ч от максимальной продолжительности численность рачков сокращается на 74—79%, хотя среднемесячная температура почти не меняется. В августе, при температуре, близкой к летней, она составляет 1/4 июльской.

Осенью световой день сокращается на 4—5 ч (см. рис. 1). Температура среды снижается на 6—7°C и становится равной весенней. В сентябре численность рачков на 91—96% ниже, чем в мае — июле. Численность популяции, существующей при снижающемся световом дне, составляет 1/10—1/17 показателя при возрастающем дне.

Первое поколение активных особей популяции *P. pediculus* отрождает только партеногенетические пометы [9, 10, 13]. Таким образом, весной, при возрастающем световом дне и низкой температуре среды, популяция состоит из партеногенетических самок разного возраста и поколений, вышедших как из покоящихся, так и субитанных яиц. При длине светового дня около 16 ч партеногенетические самки 2—3-го поколения начинают производить, кроме того, разнополые и смешанные субитанные пометы, состоящие из партеногенетических и гамогенетических самок и самцов в разных соотношениях [8]. Демографический состав популяции достигает максимального



1. Численность популяции в зависимости от длины светового дня и температуры среды: 1 — численность; 2 — температура.

партеногенетических самок (табл. 1). В августе, при сокращении светового дня на 2,0—2,5 ч, но сохранении оптимального для вида температурного диапазона, количество отрождаемых партеногенетических самок уменьшается. Неполовозрелые на 56—60% состоят из разнополых особей. Гамогенетических самок родится приблизительно столько же, сколько и партеногенетических. При световом дне 12 ч и менее и низкой температуре среды резко сокращается интенсивность размножения *P. pediculus*, как и многих других Cladocera [7, 11]. Партеногенетических самок родится в 36 раз меньше, самцов в 11—12, а гамогенетических самок в 2,5—3,0 раза меньше. В сентябре неполовозрелые на 70—73% состоят из разнополых особей. Осенью гамогенетических самок родится в 2,5—3,0 раза больше, чем самцов, и в 1,5—2,0 раза больше, чем партеногенетических самок.

Численность отдельных типов половозрелых особей в популяции на протяжении вегетационного сезона колеблется согласно с сезонно-циклическим изменениям длины светового дня и температуры среды (рис. 2). Рачки

разнообразия к середине мая и остается неизменным до конца сентября. Поздней осенью, при световом дне около 10 ч и низкой температуре среды, популяция состоит из двух типов особей: гамогенетических самок и самцов [7]. При дальнейшем сокращении длины дня и снижении температуры среды в конце сентября — начале октября в ней остаются только гамогенетические самки со зрелыми покоящимися яйцами [18]. С их гибелью после откладки яиц заканчивается период активной жизнедеятельности популяции.

При световом дне, возрастающем с 15 до 18 ч, и температуре среды 12—23°C неполовозрелые особи, выходящие из выводковой камеры самки, на 74—78% состоят из

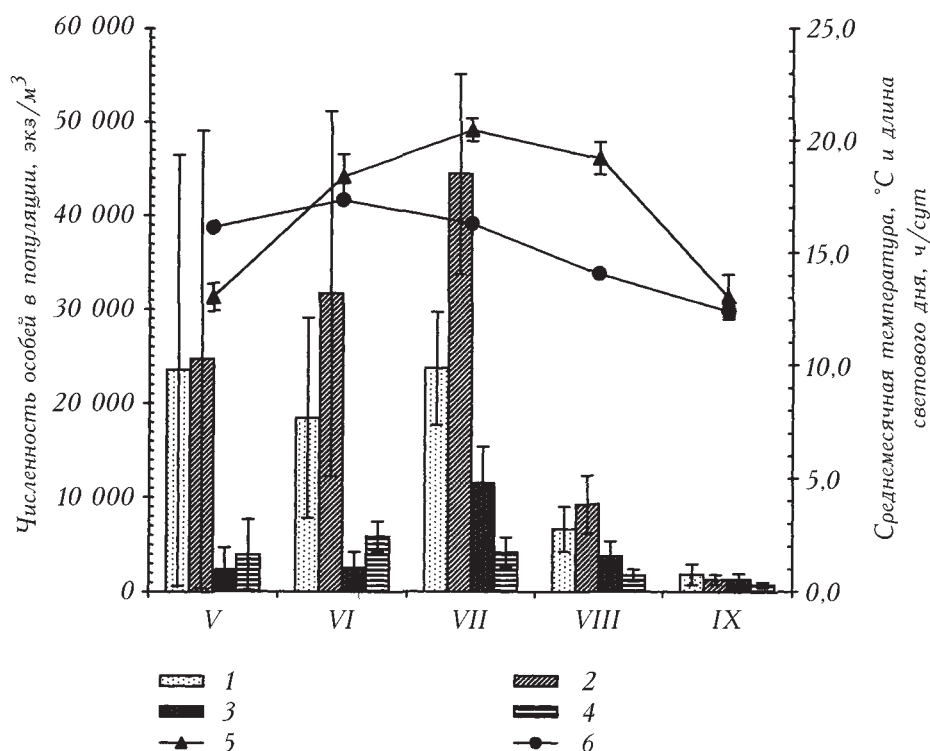
разного пола и возраста достигают максимальной численности при разных условиях среды. Наибольшее количество неполовозрелых содержится в популяции в мае, при среднемесячных световом дне 16 ч 13 мин и температуре $13,0 \pm 0,62^\circ\text{C}$, самцов — в июне, при максимальной длине дня 17 ч 35 мин и температуре $18,4 \pm 1,0^\circ\text{C}$, а самок — в июле, при световом дне на 1 ч короче максимального и наибольшем прогреве воды $20,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$. В августе, при сокращении длины светового дня на 2,0—2,5 ч, происходит резкое уменьшение численности всех типов особей в популяции, особенно партеногенетических самок. Осенью, при еще более коротком световом дне и низкой температуре среды, численность половозрелых партеногенетических самок в популяции в 34 раза, гамогенетических самок — в 2,5—3,0, а самцов — в 18—19 раз ниже, чем максимальные летние показатели.

С изменением доминирующего пола отрождаемой молодежи и численности отдельных типов половозрелых особей меняется и их относительное содержание в популяции (рис. 3). Наиболее стабильно представлены неполовозрелые. Они составляют около трети или немного больше среднемесячной численности популяции на протяжении вегетационного сезона. Доля партеногенетических самок от лета к осени снижается с 1/2 до 1/4 среднемесячной численности популяции, а гамогенетических самок — возрастает с 1/25 до 1/4. Содержание самцов в популяции минимально и наименее стабильно. На протяжении вегетационного сезона они составляют 1/5—1/20 популяции. Их доля в общей численности популяции возрастает при максимальном световом

1. Половой состав и среднемесячная численность неполовозрелых особей в популяции на протяжении вегетационного сезона
(экз/м³·10³)

Месяцы	Длина светового дня, ч	Количество проб	Неполовозрелые								
			партеногенетические самки			гамогенетические самки			самцы		
			$M \pm m$	δ	$Cv, \%$	$M \pm m$	δ	$Cv, \%$	$M \pm m$	δ	$Cv, \%$
Май	16 ч 13 мин	8	$17,35 \pm 16,83$	44,60	257,06	$2,35 \pm 2,28$	6,05	257,45	$3,84 \pm 3,72$	9,86	256,77
Июнь	17 ч 35 мин	14	$13,57 \pm 7,83$	28,26	208,25	$1,84 \pm 1,06$	3,84	208,70	$3,00 \pm 1,73$	6,25	208,33
Июль	16 ч 38 мин	16	$18,25 \pm 4,60$	17,82	97,64	$4,29 \pm 1,08$	4,18	97,44	$1,14 \pm 0,29$	1,11	97,37
Август	14 ч 54 мин	14	$2,70 \pm 0,95$	3,49	129,26	$2,60 \pm 0,92$	3,36	129,23	$1,34 \pm 0,48$	1,73	129,10
Сентябрь	12 ч 41 мин	8	$0,53 \pm 0,04$	0,79	149,06	$0,97 \pm 0,59$	1,45	149,49	$0,35 \pm 0,21$	0,52	148,57

Пр и м е ч а н и е. M — средняя численность; m — ошибка средней арифметической; δ — среднее квадратичное отклонение; Cv — коэффициент вариации.



2. Влияние длины светового дня и температуры на численность отдельных типов особей. Здесь и на рис. 3: 1 — неполовозрелые; 2 — партеногенетические самки; 3 — гомогенетические самки; 4 — самцы; 5 — температура; 6 — длина светового дня.

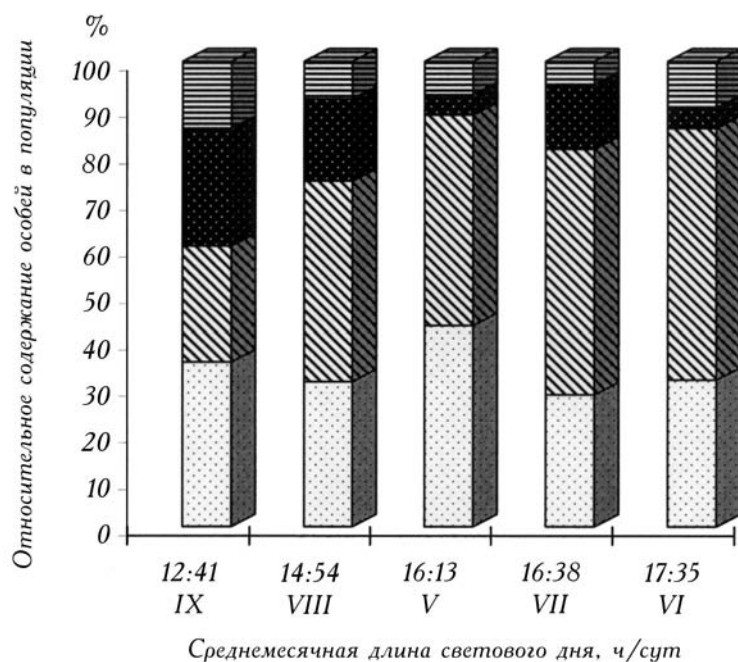
дне в начале лета и его резком сокращении осенью.

В результате попытки определить статистическим путем степень влияния двух абиотических факторов среды на численность популяции *P. pediculus* в естественных условиях было получено стандартизованное уравнение множественной регрессии:

$$N = b_1t + b_2L = (0,27 \pm 0,16)t + (0,44 \pm 0,16)L,$$

где N — численность популяции; L — длина светового дня; t — температура среды; b_1 и b_2 — коэффициенты регрессии, уровень значимости которых соответственно $p = 0,1$ и $p = 0,008$, то есть достоверно не отличается от 0 ($n = 60$).

Из уравнения следует, что численность популяции определяется длиной светового дня, а не температурой среды. Зависимость значима, но невелика, поскольку коэффициент детерминации $R^2 = 0,34$. Воздействие температуры среды недостоверно, что подтверждается значениями коэффициентов парной корреляции (табл. 2). Весной, когда происходит выход молоди из покоящихся яиц, требующий низких температур [9], она носит обратный харак-



3. Соотношение отдельных типов особей в популяции на протяжении вегетационного сезона.

тер. Коэффициенты корреляции варьируют на протяжении вегетационного сезона при изменении длины светового дня, температуры среды, численности популяции, возраста и пола особей. Численность партеногенетических самок и самцов в большей степени зависит от продолжительности светового дня, чем численность гамогенетических самок и неполовозрелых особей. При сокращении продолжительности дня коэффициент корреляции численности самцов с длиной светового дня возрастает, а партеногенетических самок — уменьшается.

Обсуждение результатов исследований

Проведенные исследования показали, что в комплексе абиотических и биотических факторов, воздействующих на рост и цикл развития популяции *P. pediculus* в естественных условиях, заметную роль играет лишь длина светового дня. Не меньшее влияние оказывают и другие факторы, не учитываемые в данной работе, о чем свидетельствует коэффициент детерминации множественного регрессионного анализа. Одним из таких факторов может быть социальное поведение особей в популяции. Степень его проявления у *P. pediculus* зависит от интенсивности, спектрального состава, продолжительности светового дня, наличия биотических зрительных стимулов в виде особей своего вида, состава и концентрации выделенных ими метаболитов [5]. Чем длиннее световой день, тем дольше существуют плотные группировки — эквипотенциальные стаи [15], на которые постоянно разделена любая популяция *P. pediculus*. В пределах стай у особей резко снижаются траты

2. Коэффициент корреляции (R) численности рачков (N , экз/м³) с температурой среды ($t^{\circ}\text{C}$) и длиной светового дня (L , ч)

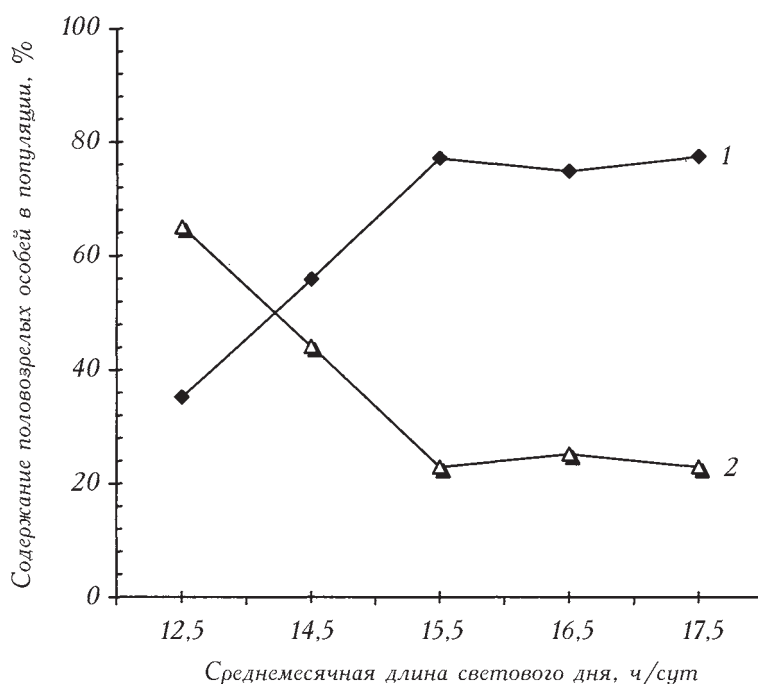
Месяцы	Количество проб	$R, t \geq t_{st}$ при $p > 95$														
		Численность						Численность								
		неполовозрелые			партогенетические самки			гамогенетические самки			самцы			популяция		
t	L	t	L	t	L	t	L	t	L	t	L	t	L	t	L	
Май	8	-0,20	0,32	-0,20	0,29	-0,20	0,32	-0,20	0,32	-0,20	0,33	-0,20	0,33	-0,20	0,29	0,33
Июнь	14	0,10	0,36	0,04	0,32	0,03	0,33	0,02	0,34	0,01	0,33	0,01	0,33	0,01	0,33	0,33
Июль	16	0,33	0,81	0,32	0,87	0,34	0,73	0,15	0,65	0,32	0,85	0,15	0,65	0,32	0,85	0,85
Август	14	0,39	0,40	0,47	0,51	0,35	0,20	0,40	0,55	0,43	0,57	0,40	0,55	0,43	0,57	0,57
Сентябрь	8	0,45	0,70	0,39	0,79	0,44	0,73	0,11	0,90	0,41	0,77	0,11	0,90	0,41	0,77	0,77
Май — сентябрь	60	0,11	0,30	0,18	0,35	0,25	0,26	0,07	0,26	0,16	0,34	0,07	0,26	0,16	0,34	0,34

Примечание. Жирным шрифтом обозначены достоверные значения.

энергии на обмен [3], возрастает взаимосвязь и согласованность действий [5]. В результате повышаются интенсивность питания, скорость роста, полового созревания и размножения, что приводит к увеличению численности популяции.

Особи *P. pediculus*, как и многие другие членистоногие, реагируют не только на абсолютные значения длины светового дня, но и на его векторное изменение [1, 5, 12]. При световом дне, возрастающем с 15,0 до 17,5 ч, векторное изменение дня становится основным воздействующим фактором. Численность популяции *P. pediculus* и ее отдельных особей увеличивается, несмотря на различия абсолютной величины дня 2,0—2,5 ч и среднемесячной температуры среды в 6—7°C (см. рис. 1—3). Численность особей в этот период практически не зависит не только от температуры среды, но и от длины светового дня (см. табл. 2). При его уменьшении на 2 ч и более численность популяции резко сокращается. Длина светового дня становится основным фактором, регулирующим численность популяции и отдельных типов особей в ее составе.

Степень взаимосвязи численности отдельных типов особей в популяции с длиной дня зависит от их возраста и пола. Четкая связь проявляется только при снижающейся длине светового дня. Наиболее слабо на продолжительность светового дня реагируют неполовозрелые особи и гамогенетические самки, а наиболее сильно — партеногенетические самки и самцы, что, вполне вероятно, связано с различиями в зрительных способностях особей разного пола и возраста [3, 4].



4. Развитие популяции при длиннодневном типе фотопериодической реакции: 1 — партеногенетические самки; 2 — разнополые особи.

Длина светового дня, воздействуя на нейро-гуморальную систему партеногенетических самок, оказывает влияние на пол развивающихся эмбрионов *P. pediculus*, так же как и других членистоногих [1, 12, 19]. При длинном световом дне в выводковой камере самки формируется в основном партеногенетическая молодежь, а при коротком — разнополые особи. Изменение полового состава и численности отрождаемой молодежи влияет не только на рост и развитие популяции, но и на ее структуру [5]. При доминировании партеногенетических самок стаи локальной популяции крупные, плотные, четко очерченные. Социальное поведение выражено в максимальной степени. Разнополые особи большую часть суток проводят вне стай, которые при их доминировании в популяции становятся рыхлыми и небольшими, взаимосвязь особей ослабевает, преобладает индивидуальное поведение.

Кривая фотопериодической реакции, построенная на доле половозрелых партеногенетических самок и разнополых рачков в общей численности популяции [12], показывает, что рост и массовое бездиапаузное развитие популяции *P. pediculus* происходит при световом дне длительностью 15,5—17,5 ч и ночи 6,5—8,5 ч (рис. 4). Это период наиболее благоприятного существования популяции в Рыбинском водохранилище, приуроченного к узкому, строго ограниченному световому интервалу, характеризующемуся присутствием незначительного числа разнополых особей. Фотопериодическая реакция *P. pediculus* относится к длиннодневному типу, наиболее широко распространенному среди беспозвоночных средней полосы России [1, 12].

При длине светового дня выше 17,5 и ниже 15,5 ч и темном времени менее 6,5 и более 8,5 ч происходит торможение роста популяции (см. рис. 4), она находится в нестабильном состоянии. Резко снижается численность партеногенетических самок и возрастает разнополых особей, которые не оказывают существенного влияния на увеличение численности популяции (см. рис. 1—3).

При продолжительности светового дня, снижающейся до 14 ч, соотношение половозрелых партеногенетических самок и разнополых особей в популяции составляет примерно 1 : 1. Кривые фотопериодических реакций длиннодневных партеногенетических самок и короткодневных разнополых особей пересекаются (см. рис. 4). Точка пересечения является критическим порогом, определяющим время перехода от длиннодневного к короткодневному эффекту и является основным показателем экологического значения фотопериодической реакции. По мнению А.С. Данилевского [12], величина критического порога постоянна для вида или определенной географической популяции. Она играет решающую роль в регуляции сезонно-циклического развития *P. pediculus*, как и всех членистоногих [1, 12].

Период с длительностью дня 12 ч и ниже и ночи 12 ч и выше является неблагоприятным для существования популяции в Рыбинском водохранилище (см. рис. 4). Ее численность и демографический состав минимальны и быстро сокращаются. В популяции доминируют разнополые особи с коротким жизненным циклом [2], в основном гамогенетические самки с развивающимися и зрелыми покоящимися яйцами. Популяция переходит в состояние эмбриональной диапаузы.

В популяции *P. pediculus* одновременно присутствуют особи с различным типом фотопериодической реакции, что подтверждается наличием небольшого количества разнополых особей при длинных световых днях и партеногенетических самок — при коротких. Период активной жизнедеятельности и переход популяции в состояние покоя протекают одновременно на протяжении всего вегетационного сезона, но с разной интенсивностью [5].

Заключение

Численность, демографический состав и половое соотношение особей в популяции *P. pediculus* определяются абсолютной величиной и векторным изменением длины светового дня. Особи разного возраста и пола достигают максимальной численности при разных условиях среды. Самцам требуется более длинный световой день, чем самкам и тем более неполовозрелым особям. Фотопериодическая реакция рачков относится к длиннодневному типу. Массовое производство партеногенетических самок, и следовательно рост численности популяции *P. pediculus*, в Рыбинском водохранилище происходит в узком интервале длительности светового дня — 15,5—17,5 ч. Световой день продолжительностью ниже 15,5 и выше 17,5 ч тормозит развитие популяции, 14 ч — является пороговой величиной, началом массового перехода в состояние покоя. Период с длительностью дня 12 ч и ниже является неблагоприятным для существования популяции, при этом наблюдается быстрое сокращение численности и доминирования гамогенетических самок. Изменения численности и состава популяции в естественных

условиях носят циклический характер и являются адаптацией к сезонным изменениям внешней среды.

**

Чисельність, демографічний склад і співвідношення особин у популяції *P. pediculus* визначаються абсолютною величиною і векторною зміною тривалості світлового дня. Окремі типи особин досягають найбільшої чисельності за різних умов середовища. Фотоперіодична реакція рачків належить до довгоденного типу. Максимальний розвиток популяції та домінування партеногенетичних самок спостерігаються при вузькому світловому інтервалі — 15,5—17,5 год. Тривалість дня 14 год є пороговою величиною, початком масового переходу у стан спокою. Період зі світловим днем 12 год і менше є несприятливим для існування популяції у Рибінському водосховищі; при цьому скорочується чисельність та домінують гамогенетичні самки.

**

Numbers, demographic composition and species ratio in *P. pediculus* population are affected by the daylight period absolute value and vector variation. Different types of specimens display their maximal numbers under different environmental conditions. Photoperiodic reaction of crustaceans belongs to a long-day type. Maximum population development and parthenogenetic female predominance are observed in a limited daylight duration range, from 15,5 to 17,5 hours per day. The daylight duration of 14 hours per day is a threshold, the beginning of mass transition into the state of rest. When the daylight length decreases to 12 hours per day and less, population number drops to minimum and bisexual individuals predominate in it.

**

1. Алексеев В.Р. Диапауза ракообразных. Экологические аспекты. — М.: Наука, 1990. — 243 с.
2. Буторина Л.Г. Биология и жизненный цикл *Polyphemus pediculus* (L.) // Тр. ИБВВ АН СССР. — 1971. — Вып. 21 (24). — С. 155—179.
3. Буторина Л.Г. Зависимость скорости обмена *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera) от зрительного восприятия условий окружающей среды // Экология. — 1979. — № 5. — С. 66—71.
4. Буторина Л.Г. Влияние зрительного восприятия на скорость дыхания *Polyphemus pediculus* (Cladocera) // Тр. ИБВВ АН СССР. — 1980. — Вып. 44 (47). — С. 28—40.
5. Буторина Л.Г. Экологические аспекты поведения водных беспозвоночных на примере *Polyphemus pediculus* (L.), Cladocera: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 1990. — 50 с.
6. Буторина Л.Г. О репродуктивной активности ветвистоусого ракообразного *Polyphemus pediculus* (L.), Cladocera // Тр. ИБВВ АН СССР. — 1993. — Вып. 68 (71). — С. 92—109.
7. Буторина Л.Г. Закономерности размножения ветвистоусых ракообразных пресноводных мелководий // Гидробиол. журн. — 1997. — Т. 33, № 4. — С. 17—32.
8. Буторина Л.Г. Сезонная ритмика продуцирования отдельных типов субитанных пометов и продолжительность периода активной

- жизнедеятельности популяции *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Branchiopodiodes) // Там же. — 1999. — Т. 35, № 5. — С. 54—62.
9. Буторина Л.Г. Условия развития и выхода молоди из покоящихся яиц *Polyphemus pediculus* (Crustacea: Branchiopodiodes) // Там же. — 2003. — Т. 39, № 5. — С. 35—47.
 10. Буторина Л.Г. Влияние условий периода покоя на ритмику выхода молоди из покоящихся яиц *Polyphemus pediculus* (Crustacea: Branchiopodiodes) // Там же. — 2005. — Т. 41, № 1. — С. 16—28.
 11. Гуляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. — М.: Наука, 1987. — 191 с.
 12. Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. — 243 с.
 13. Жукова Н.А. Цикломорфоз у дафний // Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та. — 1953. — Т. 7, вып. 3. — С. 85—149.
 14. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1973. — 343 с.
 15. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. — М.: Наука, 1980. — 220 с.
 16. Налимов В.В. Теория эксперимента. — М.: Наука, 1971. — 325 с.
 17. Хмелева Н.Н. Закономерности размножения и генеративная продукция ракообразных: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Киев, 1985. — 51 с.
 18. Butorina L.G. A review of the reproductive behavior of *Polyphemus pediculus* (L.) Müller (Crustacea: Branchiopoda) // Hydrobiologia. — 2000. — Vol. 427, N 1—3. — P. 13—26.
 19. Lajus D.L., Alekseev V.R. Phenotypic variation and developmental instability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in *Daphnia* // J. Limnology. — 2004. — Vol. 63, Suppl. 1. — P. 37—44.