

УДК: 595.324.2:574.2.2/.4+595.324.2-154.31

КОНЕЧНАЯ ИЗБИРАЕМАЯ ТЕМПЕРАТУРА ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ САМОК *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), АККЛИМИРОВАННЫХ К РАЗНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ

© 2011 г. В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

153742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

E-mail: werb@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 31.05.2010 г.

Проведено определение конечной избираемой температуры партеногенетических самок ветвистоусых ракообразных *Daphnia magna* двумя методами: “острым” методом в ходе акклимации в течение 4 мес. к различным температурам в диапазоне от 14.2 ± 0.7 до $27.1 \pm 0.3^\circ\text{C}$ и “хроническим” методом после длительной акклимации к 20°C . У *D. magna* выявлено две зоны избираемых температур: при $13.3\text{--}15.4^\circ\text{C}$ и при $20.2\text{--}26.2^\circ\text{C}$. Основной характер связи между термопреферендумом дафний и температурой акклимации линейный. Выявлено отсутствие зависимости величины избираемой температуры от времени года, т.е. от сезонности. Во всем диапазоне температур акклимации отмечено повышение в апреле поисковой активности дафний, которое проявилось в расширении диапазона избираемых температур и снижении выраженности температурного избирания.

Знание тепловых предпочтений водных организмов очень важно, так как температура — главный фактор, имеющий прямое влияние на физиологию эктотермов. Подвижные гидробионты активно реагируют на тепловые изменения окружающей среды, избегая летальных температур и выбирая оптимальные температурные интервалы (Reynolds, Casterlin, 1979).

Поэтому одной из основных температурных реакций, характеризующих адаптационные возможности гидробионтов, является термопреферендум (или терморегуляционное поведение). Значение термопреферендума очень велико — он часто определяет особенности распространения животных в биотопах и их перемещения. Границы ареалов животных также часто определяются температурой, действующей в качестве ограничивающего фактора.

Избираемая температура — хороший индикатор оптимальности температуры окружающей среды, начиная с того, что в этой температуре животные физиологически наиболее устойчивы (Díaz *et al.*, 2002). Согласно Ничелманну (Nichelmann, 1983), в этом интервале температуры организм животного подвергнут минимальному тепловому стрессу. Конечная избираемая температура (КИТ) является оптимальной температурой для роста и других физиологических функций (Crawshaw, 1976; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Jobling, 1981; Giattina, Garton, 1982; Britz, Hecht, 1987; Kelsch, Neill, 1990; Lamkemeyer *et al.*, 2003).

Цель работы — исследование влияния температурной акклимации при различных терморе-

жимах на КИТ ветвистоусого рака *Daphnia magna* Straus.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для опытов брали потомство одной партеногенетической самки ветвистоусого рака *D. magna* (чистая линия) из лабораторной культуры, содержавшейся несколько лет при комнатной температуре. Исходную самку, взятую в возрасте нескольких часов после рождения, содержали при температуре $19\text{--}21^\circ\text{C}$ до рождения молоди. Новорожденных дафний рассадили в 7 аквариумов, объемом 10 л каждый. Температурные режимы в аквариумах поддерживали аквариумными электронагревателями мощностью 50 Вт с терморегуляторами РТА-3. Температуры акклимации по вариантам в течение эксперимента отражены в таблице. Аквариумы находились в комнате при естественном дневном освещении без дополнительной подсветки.

В течение эксперимента раков кормили взвесью хлореллы (*Chlorella vulgaris*), которую культивировали в питательной среде МС (среда для *Chlorella ellipsoidea*) (Watanabe, 1960) при 23°C в условиях непрерывного люминесцентного освещения 4000 люкс. Водорослевые клетки перед внесением в аквариумы заливали дистиллированной водой и центрифугировали. Питательную среду с хлореллой вносили ежедневно. Плотность водорослевого корма в аквариумах поддерживали на уровне $5\text{--}7.5 \times 10^5$ кл./мл, что превышало лимитирующий уровень питания для изучаемых видов (Hanasato, Yasuno, 1985). Содержание

водорослей в воде измеряли по оптической плотности на фотоэлектрическом концентрационном калориметре КФК-2МП (СССР), для чего предварительно была построена калибровочная кривая соответствия между числом клеток хлореллы и величиной оптической плотности.

Всего за время исследований было проведено 33 опыта по определению КИТ у 676 экз. ювенильных особей *D. magna*, в ходе которых было снято 12450 отсчетов, и 36 опытов по определению КИТ у 783 экз. взрослых партеногенетических самок, в ходе которых было снято 14022 отсчета (таблица).

КИТ *D. magna* определяли с января по начало мая. Установка для изучения избираемой температуры представляла собой лоток Хертера с металлическим дном и стенками из прозрачного оргстекла размером 101 × 10 × 4 см. Горизонтальный градиент создавали путем поддержания разных температур на противоположных концах лотка (от 0–10 до 28–30°C) с помощью терморегулирующего устройства УТП-1 (СССР), нагревательного элемента мощностью 0.8 кВт и холодильного агрегата. Для устранения конвекционных токов и вертикального градиента толщина воды в лотке составляла 1 см. Это позволяло создавать достаточно плавный горизонтальный градиент температур, составляющий около 0.1°C/см. Для снятия показаний температуры вдоль лотка, с интервалом 10 см, были установлены ртутные термометры. Перед помещением дафний в лоток вносили водорослевый корм, доводя его концентрацию в воде до уровня 5–7.5 × 10⁵ кл./мл. Лоток установки равномерно освещался лампами дневного света, размещенными вдоль лотка на высоте 1.4 м. Освещенность над поверхностью воды составляла 700 люкс. Эксперименты проводились при фотоцикле 9/15 ч (свет/темнота).

Для определения конечного избирания мы использовали так называемый “острый” метод (“acute” method) (Reynolds, Casterlin, 1979; Díaz *et al.*, 2002), который состоит из графической или математической оценки результатов краткосрочных экспериментов на группе особей, предварительно акклиматизированных к различным температурам.

Раков в установку сажали группами особей, количеством от 14 до 29 экз. ($n_{\text{сред.}} = 21.1 \pm 3.5$), в температуру, равную температуре акклиматизации. Отдельно учитывали термоизбирание молодых особей (рожденных в день тестирования) и взрослых самок.

Отсчеты местоположения раков в градиенте температур снимали на следующие сутки после их помещения в установку, в период с 10:00 до 16:00, с интервалом в 15–25 мин. Всего в каждом опыте снимали 15–20 серий отсчетов. Общее число отсчетов за один опыт составляло от 186 до 530 (в

Схема эксперимента

Вариант	Температура, °C*	Число опытов по определению КИТ	
		ювенильные особи	половозрелые самки
1	23.1 ± 0.5	5	5
2	15.3 ± 0.9	5	5
3	13.1 ± 1.1	6	6
4	27.1 ± 0.3	2	3
5	17 ± 1.6	6	5
6	14.2 ± 0.7	5	8
7	25 ± 0.2	4	4
Итого		33	36
Всего		69	

* Среднее ± стандартное отклонение среднего.

среднем 384 ± 68). Показания температуры воды учитывали через каждые 10 мин на протяжении опыта. После завершения опыта по этим отсчетам переводили данные местонахождения раков из линейных в температурные значения.

Для характеристики распределения дафний в градиентных условиях среды использовали среднее арифметическое значение избираемой температуры, характеризующееся максимальной концентрацией животных (>70% отсчетов). Выраженность реакции температурного избирания (поисковая активность) оценивали по ширине зоны избираемых температур (Δt). При этом за зону избираемых температур принимали температуру, при которых регистрировалось 80 ± 7.7% отсчетов местонахождения дафний за опыт. На стабильном участке выбора распределение особей, как правило, было близко к нормальному.

Полученные значения острого избирания наносили на график и проводили линию через эти точки. Точка пересечения этой линии с “линией равенства” (медианой), проведенной по точкам пересечения одинаковых значений избираемых температур с температурами акклиматизации, и характеризовала “острое” температурное избирание.

Для уточнения результатов, полученных “острым” методом, был проведен отдельный эксперимент по определению КИТ “хроническим” методом, в ходе которого дафнии, предварительно длительно (2 мес.) акклиматизированные к температуре воды 20°C, содержались в термоградиентной

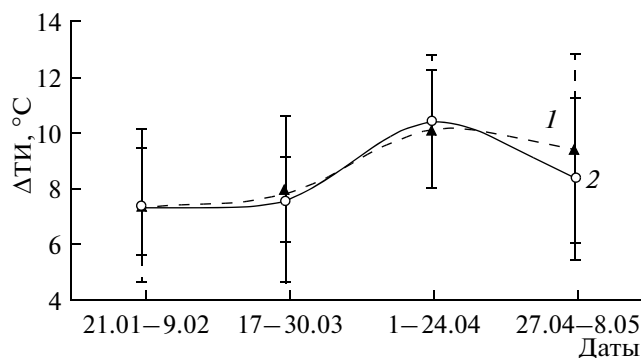


Рис. 1. Сезонная динамика ширины зоны избираемых температур (ΔTI) дафний. Вертикальные линии – величина стандартного отклонения (для рис. 1–4). 1 – молодые особи, 2 – взрослые самки (для рис. 1, 2).

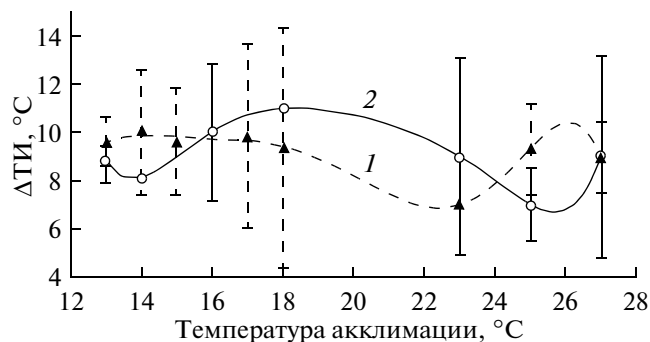


Рис. 2. Связь между шириной зоны избираемых температур (ΔTI) и средней температурой акклимации дафний.

установке в течение 2 нед. Определение КИТ велось на группах особей. В установку одновременно сажали 50 экз. взрослых партеногенетических самок дафний. Молодь, выметанную в ходе опыта, оставляли в установке на 2 сут, снимали отдельно отсчеты местоположения молодых особей в температурном градиенте, после чего их удаляли из установки. Всего за 14 сут было снято 11801 отсчет. В ходе опытов для кормления раков ежедневно в камеру установки вносили взвесь хлореллы (*Chlorella* sp.) из расчета $5-7.5 \times 10^5$ кл./мл. Накапливающийся на дне камеры осадок удаляли пипеткой в конце каждого суток после прекращения снятия отсчетов и перед внесением свежего корма.

Статистическую оценку связи между анализируемыми показателями вели с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена в программе Statistica 6.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При анализе характера распределения животных в температурном поле градиентной установки было обнаружено, что дафнии, независимо от температуры акклимации и возраста (новорожденные особи в первые сутки после выхода из выводковой камеры и взрослые партеногенетические самки), в период с января до конца марта и в начале мая демонстрируют более выраженную реакцию температурного избирания, чем в апреле.

В среднем, как видно из графиков, построенных по обобщенным данным (рис. 1), ширина Δt в январе–феврале у ювенильных особей составляет $7.3 \pm 2.1^\circ\text{C}$, у взрослых – $7.3 \pm 2.7^\circ\text{C}$. В апреле у дафний поисковая активность значительно возрастает (в среднем на 28–30%) и они распределяются в более широком температурном диапазоне ($\Delta t = 10.1 \pm 2.1^\circ\text{C}$ у молодых и $10.4 \pm 2.4^\circ\text{C}$ у взрослых особей). В конце апреля–начале мая избирательная реакция вновь становится более выраженной

и диапазон избираемых температур начинает сужаться ($\Delta t = 9.4 \pm 3.4^\circ\text{C}$ у молодых и $8.4 \pm 3^\circ\text{C}$ у взрослых особей).

Сравнение Δt дафний из разных температур обитания, проведенное отдельно для молодых и взрослых особей по всему массиву данных независимо от сезона года, выявило, что у молодежи наиболее яркая избирательная реакция, по сравнению со всеми остальными температурами акклимации, проявляется у особей, акклимированных при $22.9 \pm 0.4^\circ\text{C}$ ($\Delta t = 7 \pm 2.1^\circ\text{C}$). У взрослых дафний имеется две зоны выраженного термоизбирания: при $14.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ($\Delta t = 8.1 \pm 2.4^\circ\text{C}$) и при $25.3 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ($\Delta t = 7 \pm 1.5^\circ\text{C}$). При этих температурах диапазон избираемых температур был на 20–36% уже, чем у дафний из других температур акклимации (рис. 2).

Анализ сезонной динамики избираемых температур за весь период наблюдений (с января по май) показал, что при аппроксимации данных линейной функцией общая тенденция в исследованном диапазоне температур – отсутствие зависимости величины избираемой температуры как от продолжительности нахождения в эксперименте, так и от времени года, т.е. от сезонности. Так, коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r^2) между значениями КИТ и временем нахождения в эксперименте составил по вариантам от -0.11 до 0.16 при $P > 0.05$. Исключение составляет вариант 6 ($r^2 = -0.73$ при $P < 0.05$), в котором определение КИТ проводили только в период с марта по май. Скорее всего, это связано с отсутствием данных за зимние месяцы, так как при исключении данных за январь–февраль еще в двух вариантах в весенний период наблюдается обратная линейная зависимость между КИТ и датой тестирования дафний (в варианте 1 $r^2 = -0.42$, в варианте 2 $r^2 = -0.57$ при $P < 0.05$). Таким образом, если применить подход “от обратного”, можно предположить, что в случае наличия данных за

январь—март и в варианте б наблюдалась бы та же тенденция, что и в остальных вариантах.

Анализ связи между температурным выбором дафний и температурой акклимации, проведенный по обобщенным данным, показал наличие прямой зависимости — живущие при низких температурах дафнии избирают низкие температуры, с ростом температуры среды растут и избираемые значения (рис. 3). При этом и молодые особи, и взрослые самки реагируют сходным образом, но молодёжь избирает преимущественно температуры более высокие, чем взрослые самки. В диапазоне температур обитания 12–18°C эта разница составляет 2.2°C, в диапазоне 22–27°C разница составляет 0.6°C. Кроме того, видно, что в диапазоне температур обитания 12–18°C взрослые самки избирают значения, более близкие к температурам обитания, чем молодые особи. При повышении температуры выше 22°C уже взрослые самки в большей степени отклоняются от температур обитания, чем молодые. Тем не менее, статистическая разница между степенью связи КИТ и температурой акклимации у молодёжи и взрослых особей отсутствует ($r^2 = 0.8$ у обеих возрастных групп при $P < 0.05$).

В то же время на обобщенных графиках связи КИТ дафний с температурой акклимации (рис. 3) видно, что на фоне общей тенденции роста величины КИТ с ростом температуры среды имеется зона плато, где такая связь отсутствует. Она располагается в диапазоне ~19–22.5°C, причем графики КИТ пересекают линию диагонали, построенную по точкам пересечения одинаковых значений КИТ и температуры обитания, при значениях ~20.6°C у молодёжи (рис. 3а) и ~20.2°C у взрослых особей (рис. 3б). Следовательно, согласно “острой” методике определения (Reynolds, Casterlin, 1979; Díaz *et al.*, 2002), КИТ *D. magna* равняется ~20.2–20.6°C.

В эксперименте с длительным содержанием дафний в градиентной установке средняя избираемая температура в течение периода исследований равнялась $21.9 \pm 2.9^\circ\text{C}$. При этом на диапазон 20–26°C приходилось 70.3% всех отсчетов, что практически полностью совпадает с указанными нами выше значениями избираемых температур, полученными “острым” методом.

При анализе графиков распределения дафний в температурном поле в ходе длительного содержания в термоградиентной установке видно, что с 3-х по 11-е сут раки показывали бимодальное распределение. На рис. 4 приведены графики распределения дафний за ряд суток, построенные по суммарным за каждые сутки отсчетам ($n = 835–1003$ отсчета).

Из рис. 4 видно, что помимо основных модальных групп при 19.7–26.2°C имелось еще по одному максимуму при более низких температурах —

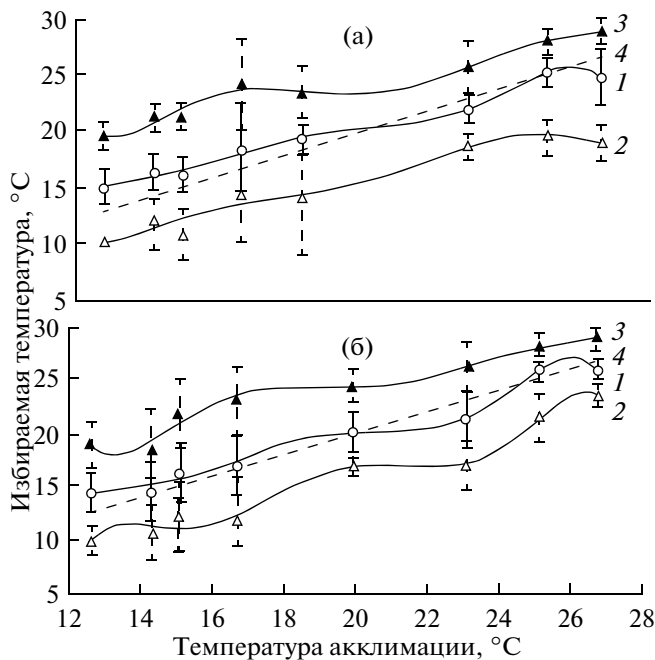


Рис. 3. Зависимость избираемых температур от температур акклимации у молодёжи (а) и взрослых самок (б) дафний. 1 — средние по всем опытам значения избираемых температур, 2 — минимальные избираемые температуры, 3 — максимальные избираемые температуры, 4 — диагональ, проведенная по точкам пересечения одинаковых значений избираемых температур и температур акклимации.

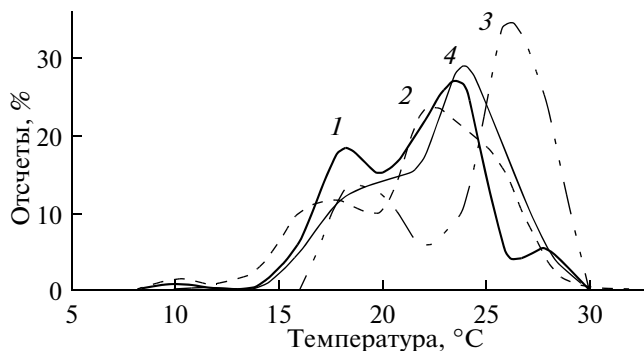


Рис. 4. Распределение дафний по шкале температур на 3 (1), 6 (2), 9 (3) и 11-е (4) сут нахождения в температурном градиенте.

14–18.5°C. На 1-е и 12–14-е сут наблюдались только один максимум в распределении дафний.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вопросу поведенческой температурной чувствительности ветвистоусых ракообразных по-

священо немного работ (Gerritsen, 1982; Lagerspetz, 2000; Lamkemeyer *et al.*, 2003).

Возможность осуществления поискового поведения в условиях термально-гетерогенной окружающей среды обеспечивается особенностями физиологии эктотермов, позволяющими им воспринимать очень незначительные перепады температур. Для дафний, по результатам экспериментов в термоградиентных установках, было определено, что они реагируют на средние изменения в температуре, равные 0.2–0.5°C (Gerritsen, 1982).

Отмеченное нами повышение в апреле поисковой активности дафний наблюдалось во всех вариантах, т.е. во всем диапазоне температур акклимации и проявилось в расширении диапазона посещаемых температур и снижении выраженности температурного избирания. Это свидетельствует о наличии у дафний сезонных различий температурных реакций, несмотря на то, что используемые нами в экспериментах животные уже на протяжении нескольких лет содержались при относительно стабильных комнатных температурах (18–21°C). Учитывая то, что относительно более высокую поисковую активность (широкий диапазон избираемых температур) дафнии имели только с конца марта до середины апреля, в качестве наиболее вероятной причины этого явления мы предполагаем воздействие геофизических факторов, прежде всего изменение длины светового дня, поскольку известно, что главным фактором, синхронизирующим эндогенные циклы и влияющим на экзогенные циклы, является фотопериод (Farner, 1970; Gwinner, 1981). К тому же все остальные условия (вид и количество корма, температура, химический состав воды) на протяжении 5 мес. эксперимента поддерживались примерно на одном уровне. Маккоули и Хагинсом (McCauley, Huggins, 1979) было высказано предположение, что сезонное изменение термопредерендума может быть связано не с термальным фактором, а вызвано другими причинами, такими как фотопериод или внутреннее состояние организма. И действительно, ряд авторов, сравнивая динамику значений КИТ с динамикой фотопериода и температуры воды в водоеме, обнаружили между ними достоверную высокую корреляцию (Cabanac, Rossetti, 1987; Rosetti *et al.*, 1989). Но ни для дафний, ни для других Cladocera в литературе подобных данных мы не смогли обнаружить.

Полученные нами результаты о независимости величины конечного термоизбирания длительно акклимированных *D. magna* от времени года, т.е. от сезонности, хорошо согласуются с данными многих авторов, показавших, что при постоянных лабораторных условиях ежегодная периодичность подавляется (Farner, 1970; Hoffmann, 1981; Saunders, 1981; Gwinner, Wosniak, 1982).

Выявленная зависимость избираемых дафниями температур от температур акклимации часто встречается у эктотермов. Но роль акклимации в определении теплового предпочтения спорна. Некоторые авторы пишут о наличии положительной корреляции между температурой акклимации и избираемой температурой: у рыб (Sullivan, Fisher, 1953; Pitt *et al.*, 1956; Roy, Johansen, 1970), слизняков (Roy, 1963; Rising, Armitage, 1969), личинок земноводных (Lucas, Reynolds, 1967), планарий (Tsukuda, Ogoshi, 1985), лягушек (Hutchinson, Hill, 1978) и ракообразных – американского омара *Homarus americanus* (Crossin *et al.*, 1998) или речного широкопалого рака *Astacus astacus* (Kivivuori, 1994).

Другие отмечают постоянное и независимое от температуры акклимации тепловое избирание: у речного рака *Orconectes immunis* (Crawshaw, 1974), берегового краба *Carcinus maenas* (Taylor, Wheatly, 1979), болотного красного рака *Procambarus clarkii* (Espina *et al.*, 1993), форели *Salvelinus fontinalis* (Sullivan, Fisher, 1953) и других видов рыб (Reutter, Herdendorf, 1974).

Встречаются и такие случаи, когда зависимость от температуры акклимации проявляется с возрастом. Например, у молоди рыбы морского ангела *Pterophyllum scalare* влияние температуры акклимации на тепловое избирание не было обнаружено, а у взрослых особей избираемые температуры достоверно зависели от температуры акклимации (Perez *et al.*, 2003).

Выявленная в нашем исследовании закономерность избирания молодыми особями более высоких температур, по сравнению с взрослыми дафниями, хорошо известна и была показана многими авторами, но преимущественно на примере рыб. Считается, что повышенные предпочитаемые температуры молодых рыб – важнейший фактор, который ведет эти организмы в мелкие более теплые воды, где их выживаемость может быть увеличена через ускорение роста и развития и более низкую вероятность гибели от хищников (Fry, 1947; Barans, Tubb, 1973; McCauley, Read, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974; Reynolds, Casterlin, 1978; McCauley, Huggins, 1979; Лапкин и др., 1981, 1990; Stauffer, 1986).

Но в применении к *D. magna* такое объяснение не подходит, поскольку, во-первых, это мелководный вид, обитающий в хорошо прогреваемых прибрежных зонах крупных водоемов и в прудах, а во-вторых, и молодь, и взрослые самки обитают совместно, в одних и тех же условиях. В то же время хорошо известно, что в зависимости от температуры среды Cladocera могут реализовать один из двух возможных путей увеличения численности популяции. При более низких температурах увеличивается время до наступления созревания, но раки достигают больших размеров, что приво-

дит к потенциально большей плодовитости. При высокой температуре сокращается время созревания, но оно наступает при меньших размерах тела. В результате, особи начинают раньше размножаться, но размер каждой кладки у них будет меньше. Предоставляя молоди возможность свободного выбора температуры среды в течение продолжительного времени, мы видим, что молодь *D. magna* выбирает второй путь развития.

Интересно и то, что в наших экспериментах в диапазоне температур обитания 12–18°C превышение молоди над взрослыми особями составляло 2.2°C, а в диапазоне температур 22–27°C – только 0.6°C. Из этого можно предположить, что взрослые дафнии, очевидно, физиологически более устойчивы к пониженным температурам, чем молодь.

Примененная нами “острая” методика определения КИТ дала значение 20.2–20.6°C. В то же время этот результат противоречит данным других исследователей. Так, в экспериментах Лагерспец (Lagerspetz, 2000) *D. magna*, акклимированные в течение 6 нед к температурам 14 и 23°C, избирали температуры, близкие к температурам акклимации. Это позволило автору предположить, что у *D. magna* существует по крайней мере два КИТ (при соответствующих температурах акклимации). Подобные же данные приводит и Ламкемеер с соавт. (Lamkemeyer *et al.*, 2003), также использовавшие *D. magna*, но с большим (4 ч) периодом наблюдения в тепловом градиенте, чем Лагерспец (Lagerspetz, 2000).

Однако на обобщенном графике связи КИТ дафний с температурой обитания (рис. 3) видно, что график КИТ пересекает линию диагонали, построенную по точкам пересечения одинаковых значений КИТ и температуры обитания, не только при значении 20.2–20.6°C, но и при значениях 25.2 и 26.2°C. Причем в диапазоне 20.2–26.2°C значения КИТ достоверно не отличаются от значений температуры акклимации. Исходя из этого, в соответствии с предположениями Лагерспец (Lagerspetz, 2000) и Ламкемеера с соавт. (Lamkemeyer *et al.*, 2003), можно допустить, что у *D. magna* КИТ равняется не одному значению 20.2–20.6°C, а диапазону значений 20.2–26.2°C, в зависимости от температур акклимации. В пользу такого допущения свидетельствуют и данные Маккензи с соавт. (McKenzie *et al.*, 1992), определивших, что *D. magna*, акклимированные к 25°C, избирают эту же температуру.

Результаты, полученные “хроническим” методом, подтвердили также факт наличия у *D. magna* второй зоны КИТ при пониженных температурах воды, которая совпадает со вторым выявленным нами участком (13.3–15.4°C) на графике зависимости КИТ от температур акклимации (рис. 3), где значения достоверно не различаются.

Очевидно, при определении избираемых температур у видов, обладающих такой большой температурной пластичностью, как *D. magna*, использование только “острого” метода не всегда может дать правильный результат. Необходимо также провести сопоставление этого результата с данными, полученными “хроническим” методом, т.е. при длительном содержании животных в градиентном поле.

Таким образом, на основании результатов определения “острым” и “хроническим” методами КИТ партеногенетических самок *D. magna* можно констатировать, что дафнии имеют две зоны избираемых температур – одну при 13.3–15.4°C и другую – при 20.2–26.2°C.

Выявленная большая сезонная изменчивость ширины диапазона избираемых температур и высокая степень соответствия избираемых температур температурам акклимации в их большом диапазоне подтверждают характеристику *D. magna* как эвритермного вида умеренной климатической зоны, который обитает в условиях длинных (сезонных) и высоко-амплитудных (суточных) температурных циклов. Такие виды, согласно модели Джонсона и Келша (Johnson, Kelsch, 1998), показывают положительную связь между температурой акклимации и избираемой температурой и могут иметь высокую температурную толерантность, если дано время для акклимации. Все это мы наблюдаем у *D. magna*. Это является одной из причин широкого географического распространения данного вида и его высокой эффективности в аквакультуре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .

- Лапкин В.В., Свицкий А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т. 40. Вып. 12. С. 1792–1801.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Свицкий А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб / Тр. ИБВВ АН СССР. 1990. Т. 60. № 63. С. 37–85.
- Barans C.A., Tubb R.A. Temperature selected seasonally by four fishes from western Lake Erie // J. Fish Res. Bd. Canada. 1973. V. 30. P. 1697–1703.
- Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Amer. Zool. 1979. V. 19. P. 319–329.
- Britz P.J., Hecht T. Temperature preferences and optimum temperature for growth of african sharptooth catfish (*Glorias gariepinus*) larvae and post-larvae // Aquaculture. 1987. V. 63. P. 205–214
- Cabanac M., Rossetti Y. Fever in snails: reflection on a negative result // J. Comp. Biochem. Physiol. 1987. V. 87A. P. 1071–1020.

- Crawshaw L.I. Temperature selection and activity in the crawfish *Orconectes immunis* // J. Comp. Physiol. 1974. V. 95. P. 161–172.
- Crawshaw L.I. Circadian rhythms of temperature selection and activity in vertebrate and invertebrate ectotherms // Isr. J. Med. Sci. 1976. V. 12. P. 1071–1073.
- Crossin G.T., Abdulaziz Al-Ayoub S., Jury S.H. et al. Behavioral thermoregulation in the American lobster *Homarus americanus* // J. Exp. Biol. 1998. V. 201. P. 365–374.
- Díaz F., Sierra E., Deniss A., Rodriguez L. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman) // J. Therm. Biol. 2002. V. 27. P. 423–428.
- Espina S., Herrera F.D., Bückle L.F.R. Preferred and avoided temperatures in the crawfish, *Procambarus clarkia* // J. Therm. Biol. 1993. V. 18. P. 35–39.
- Farner D.S. Predictive functions in the control of annual cycles // Environ. Res. 1970. V. 3. P. 119–131.
- Fry F.E.J. Effect of the environment on animal activity // Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. № 55. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 1947. № 68. 62 p.
- Gerritsen J. Behavioral response of *Daphnia* to rate of temperature change: possible enhancement of vertical migration // Limnol. Oceanogr. 1982. V. 27. P. 254–261.
- Giattina J.D., Garton R.R. Graphical model of thermoregulatory behavior by fishes with a new measure of eurythermality // Can. J. Fish. Aquatic. Sci. 1982. V. 39. P. 524–528.
- Gwinner E. Circannual systems // Biological rhythms: handbook of behavioral neurobiology / Ed. Aschoff J. N.Y.: Plenum Press, 1981. V. 4. P. 391–410.
- Gwinner E., Wosniak J. Circannual rhythms in European starlings: why do they stop in long photoperiods? // J. Comp. Physiol. 1982. V. 146. P. 419–421.
- Hanasato T., Yasuno M. Effect of temperature in the laboratory studies on growth, egg development and first parturition of five species of Cladocera // Jpn. J. Limnol. 1985. V. 46. № 3. P. 185–191.
- Hoffmann K. Photoperiodism in vertebrates // Biological rhythms: handbook of behavioral neurobiology / Ed. Aschoff J. N.Y.: Plenum Press, 1981. V. 4. P. 449–471.
- Hutchison V.T., Hill L.G. Thermal selection of bullfrog tadpoles (*Rana catesbeana*) at different stages of development and acclimation temperatures // J. Therm. Biol. 1978. V. 3. P. 675–678.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. Fish. Biol. 1981. V. 19. P. 439–455.
- Johnson J.A., Kelsch S.W. Effects of evolutionary thermal environment on temperature-preference relationships in fishes // Environ. Biol. Fishes. 1998. V. 53. P. 447–458.
- Kelsch S.W., Neill W.H. Temperature preference versus acclimation in fishes: selection for changing metabolic optima // Trans. Am. Fish. Soc. 1990. V. 119. P. 601–610.
- Kivivuori L.A. Temperature selection behaviour of cold and warm acclimated crayfish (*Astacus astacus*) // J. Therm. Biol. 1994. V. 19. P. 291–297.
- Lagerspetz K.Y.H. Thermal avoidance and preference in *Daphnia magna* // J. Therm. Biol. 2000. V. 25. P. 405–410.
- Lamkemeyer T., Zeis B., Paul R.J. Temperature acclimation influences temperature-related behaviour as well as oxygen-transport physiology and biochemistry in the water flea *Daphnia magna* // Can. J. Zool. 2003. V. 81. P. 237–249.
- Lucas E.A., Reynolds W.A. Temperature selection by amphibian larvae // Physiol. Zool. 1967. V. 40. P. 159–171.
- McCauley R.W., Huggins N.W. Ontogenetic and nonthermal seasonal effects on thermal preference of fish // Amer. Zool. 1979. V. 19. P. 267–271.
- McCauley R.W., Read L.A.A. Temperature selection by juvenile and adult yellow perch, *Perca flavescens*, acclimated to 24°C // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1973. V. 30. P. 1253–1255.
- Mckenzie J.D., Clow P., Clyde J. et al. Effects of temperature on the anaesthetic potency of halothane, enflurane and ethanol in *Daphnia magna* (Cladocera: Crustacea) // Comp. Biochem. Physiol. 1992. V. 101. P. 15–19.
- Nichelmann M. Some characteristics of the biological optimum temperature // J. Therm. Biol. 1983. V. 8. P. 69–71.
- Perez E., Diaz F., Espina S. Thermoregulatory behavior and critical thermal limits of the angelfish *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein) (Pisces: Cichlidae) // J. Therm. Biol. 2003. V. 28. P. 531–537.
- Pitt T.K., Garside E.T., Hepburn R.L. Temperature selection of the carp (*Cyprinus carpio-tinn*) // Can. J. Zool. 1956. V. 34. P. 555–557.
- Reutter J.M., Herdendorf C.E. Laboratory estimates of the seasonal final preference of some Lake Erie fish // Proc. 17th. conf. Great Lakes Res. Part 1. Hamilton, 1974. P. 59–67.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Ontogenetic change in preferred temperature and diel activity of the yellow bullhead, *Ictalurus natalis* // Comp. Biochem. Physiol. 1978. V. 59A. P. 409–411.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and the “final preferendum” paradigm // Amer. Zool. 1979. V. 19. P. 211–224.
- Rising T.L., Armitage K.B. Acclimation to temperature by the terrestrial gastropods, *Umax maximus* and *Philomycus carolinianus*: oxygen consumption and temperature preference // Comp. Biochem. Physiol. 1969. V. 30. P. 1091–1114.
- Rosetti Y., Rosetti L., Cabanac M. Annual oscillation of preferred temperature in the freshwater snail *Lymnaea awicularia*: effect of light and temperature // Anim. Behav. 1989. V. 37. № 6. P. 897–907.
- Roy A.W. Etude de l’acclimatation thermique chez la limace *Arion circumscriptus* // Can. J. Zool. 1963. V. 41. P. 671–698.
- Roy A.W., Johansen P.H. The temperature selection of small hypophysectomized goldfish (*Carassius auratus*) // Can. J. Zool. 1970. V. 48. P. 323–326.
- Saunders D.S. Insect photoperiodism // Biological rhythms: handbook of behavioral neurobiology / Ed. Aschoff J. N.Y.: Plenum Press, 1981. V. 4. P. 411–447.

- Stauffer J.R.* Ontogenetic changes in the preferred temperatures of the Blackchin Tilapia, *Sarotherodon melanotheron* // Arch. Hydrobiol. 1986. V. 105. № 3. P. 397–402.
- Sullivan C.M., Fisher K.C.* Seasonal fluctuations in the selected temperature of speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1953. V. 10. P. 187–195.
- Taylor E.W., Wheatly M.G.* The behaviour and respiratory physiology of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.) at moderately high temperatures // J. Comp. Physiol. 1979. V. 130. P. 309–316.
- Tsukuda H., Ogoshi K.* A temperature gradient apparatus and temperature preference of the thermally acclimated planarian, *Dugesia japonica* // Comp. Biochem. Physiol. 1985. V. 82A. P. 805–807.
- Watanabe A.* List of algal strains in collection at the institute of applied microbiology, University of Tokyo // Gen. Appl. Microbiol. 1960. V. 6. P. 238–292.

Final Thermal Preference in Parthenogenetic Females of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera) Acclimated to Various Temperatures

V. B. Verbitskii and T. I. Verbitskaya

Institute of Inland Water Biology, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia

e-mail: werb@ibiw.yaroslavl.ru

Received May 31, 2010

The final thermal preference (FTP) range in parthenogenetic females of cladoceran *Daphnia magna* was assessed by “acute” and “chronic” methods. The first method included 4-month acclimation to different temperatures in the range of 14.2 ± 0.7 to $27.1 \pm 0.3^\circ\text{C}$; the “chronic” method was characterized by long-term acclimation to $+20^\circ\text{C}$. Two ranges of FTP were found for *D. magna*, 13.3 – 15.4°C and 20.2 – 26.2°C . The thermal preference of daphnids and the temperature of acclimation were correspondingly linearly. The range of FTP was independent of the season. The food-searching activity of *D. magna* rose in April, when the FTP range increased, and the FTP was less pronounced.