

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

ТЕМПЕРАТУРНОЕ ИЗБИРАНИЕ И ИЗБЕГАНИЕ У ВЕТВИСТОУСЫХ РАКОВ *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), АККЛИМИРОВАННЫХ К ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

© 2012 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: verb@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 16.08.2010 г.

Проведено определение конечной избираемой температуры (КИТ) и избегаемых температур у партеногенетических самок ветвистоусых раков *Daphnia magna* Straus, предварительно акклимированных к постоянной температуре 23.4°C и затем содержащихся в течение 24 сут в термоградиентной установке. Установлено, что выбор КИТ у дафний происходит с перерегулированием. В первые 4 сут дафнии избирают температуры на 0.6–1.6°C выше, чем температура акклимации и на 4–7.4°C выше КИТ. Обнаружено две зоны КИТ – первая на 5–13-е сут ($17.6 \pm 1.2^\circ\text{C}$) и вторая на 16–24-е сут ($20 \pm 1.5^\circ\text{C}$). Динамика диапазона избегаемых температур следовала за динамикой КИТ. Наблюдали две зоны плато избегаемых температур – в период с 5-х по 17-е сут (избегались температуры <14 и $>25.8^\circ\text{C}$) и на 21–24-е сут (< 8.5 и $>26^\circ\text{C}$).

Температура непосредственно влияет на физиологию водных, главным образом, подвижных животных, которые поведенчески реагируют на тепловые изменения окружающей среды, избегая летальных температур и выбирая оптимальные температурные интервалы (Reynolds, Casterlin, 1979). Поэтому термопреферендум часто определяет особенности распространения животных в биотопах и их перемещения. Границы ареалов животных также определяются температурой, действующей в качестве ограничивающего фактора. Считается, что по избираемым температурам с достаточно большой уверенностью можно судить об оптимальных температурах жизнедеятельности гидробионтов (Brett, 1971; Coutant, 1975; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Jobling, 1981; Giattina, Garton, 1982; Голованов, 1995, 1996).

Влияние температуры предварительной акклимации на величину окончательного температурного преферендума хорошо изучено у рыб (Kelsch, Neill, 1990; Константинов, Зданович, 1993; Свирский, 1996; Johnson, Kelsch, 1998; Hernandez, Bückle, 2002; Pérez *et al.*, 2003), рептилий (Dawson, 1975; Claussen, 1977; Huey, Bennett, 1987; Angilletta *et al.*, 2002; Tamplin, 2009) и крупных ракообразных (Crawshaw, 1974; Taylor, Wheatly, 1979; Espina *et al.*, 1993; Kivivuori, 1994; Crossin *et al.*, 1998; McGaw, 2003). В то же время для Cladocera известны только единичные публикации (Precht, 1949; Lagerspetz, 2000; Lamkemeyer *et al.*, 2003; Lagerspetz, Vainio, 2006).

Цель работы состояла в определении конечных избираемых (КИТ) и избегаемых температур

у партеногенетических самок ветвистоусых раков *Daphnia magna* Straus при длительном содержании в условиях температурного градиента.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для опытов брали потомство одной партеногенетической самки ветвистоусого рака *D. magna* (чистая линия) из лабораторной культуры, содержащейся несколько лет при комнатной температуре. Исходную самку взяли в возрасте нескольких часов после рождения и затем содержали в течение месяца при постоянной температуре 23.4°C.

Установка для изучения термоизбирания (ТИ) представляла собой лоток Хертера с металлическим дном и стенками из прозрачного оргстекла. Размеры установки – 180 × 15 × 5 см. Горизонтальный градиент создавали путем поддержания разных температур на противоположных концах лотка (от 4–10 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 учета температуры воды вдоль лотка в фиксированные точки, через каждые 10 см, устанавливали термометры. Точность измерения температуры составляла 0.1°C. Значения температуры снимали во время снятия отсчетов местонахождения раков с периодичностью в 1 ч. Разница между двумя по-

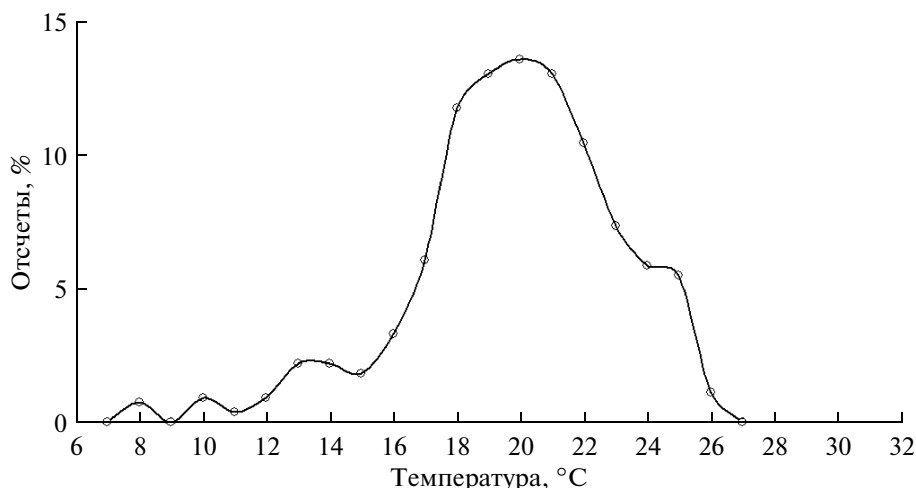


Рис. 1. Распределение дафний на 5–24-е сут опыта.

следовательными учетами температуры могла достигать $\sim 0-0.7^{\circ}\text{C}$. Лоток был разделен продольными непрозрачными перегородками на три отсека, в каждый из которых помещали по 1 экз. взрослой партеногенетической самки *D. magna*. Дафний исходно помещали в отсеки в температуру акклимации.

Трех контрольных дафний из того же клона, что и опытные экземпляры, также предварительно акклимированных к 23.4°C , помещали в контрольный лоток, разделенный на три отсека и заполненный водой при комнатной температуре. В разные сутки температура воды равнялась $18-22^{\circ}\text{C}$. Ежедневно в конце дня во все камеры вносили взвесь хлореллы (*Chlorella* sp.) из расчета $5-7.5 \times 10^5$ кл./мл. Взвесь вносили равномерно по всей длине камеры. В связи с испарением воды после внесения корма в камеры доливали речную фильтрованную воду, разбавленную дистиллятом, в соотношении 1/2, для доведения до отмеченного уровня. Воду также вливали по всей длине камеры. Накапливающийся на дне камеры осадок удаляли пипеткой в конце каждого дня после прекращения снятия отсчетов и перед внесением свежего корма. Лоток установки равномерно освещался лампами дневного света, размещенными вдоль лотка на высоте 0.6 м. Освещенность над поверхностью воды составляла 700 люкс. Эксперименты проводились при фотоцикле 9/15 ч (свет/темнота).

Отсчеты местоположения дафний снимали с периодичностью в 20–30 мин с 8:30 до 16:40 ежедневно на протяжении 24 сут. Всего за время опыта было снято по 702 отсчета дафний из контрольного и опытного лотков. Для характеристики распределения дафний в градиентных условиях среды использовали среднее арифметическое значение избираемой температуры. Наличие и до-

стоверность связи между различными показателями оценивали по коэффициентам ранговой корреляции Спирмена. Статистическую обработку данных вели в программах Excel 2003 и Statistica 6.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

После помещения в условия температурного градиента дафнии в течение первых 4 сут преимущественно избирали повышенные температуры $24-25^{\circ}\text{C}$. На 5-е сут происходило смещение избирания в область более низких температур, т.е. выбор конечной избираемой температуры у ветвистоусых раков *D. magna*, акклимированных к 23.4°C , шел с перерегулированием – избиранием на начальном этапе нахождения в условиях температурного градиента более высоких температур, чем температура акклимации (на $0.6-1.6^{\circ}\text{C}$) и КИТ (на $4-7.4^{\circ}\text{C}$).

С 7-х по 15-е сут выраженность ТИ уменьшилась, а диапазон расширился, и значения ТИ колебались от 19 до 25°C . С 16-х сут и до конца наблюдений значения ТИ колебались от 17 до 23°C .

На графике распределения дафний, построенном по обобщенным за период с 5-х по 24-е сут данным, видно (рис. 1), что раки избирали диапазон температур от 18 до 22°C (62% отсчетов). В диапазоне $17-25^{\circ}\text{C}$ было зарегистрировано 86% всех отсчетов.

При сравнении кривых распределения дафний в контрольном и опытном лотках за период с 5-х по 24-е сут, построенных по данным, усредненным для каждых 10 см, видно (рис. 2), что при комнатной температуре дафнии распределялись относительно равномерно по всей длине лотка (в каждой точке 3.9–6.7% отсчетов). В градиенте температур наблюдали выраженное избирание в диапазоне 40–110 см, где было сосредоточено

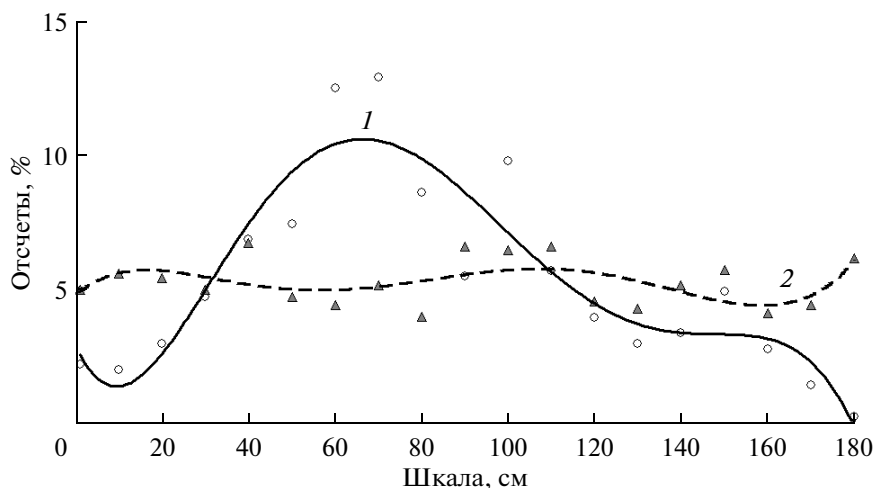


Рис. 2. Распределение дафний в градиенте температур (1) и при комнатной температуре воды (2).

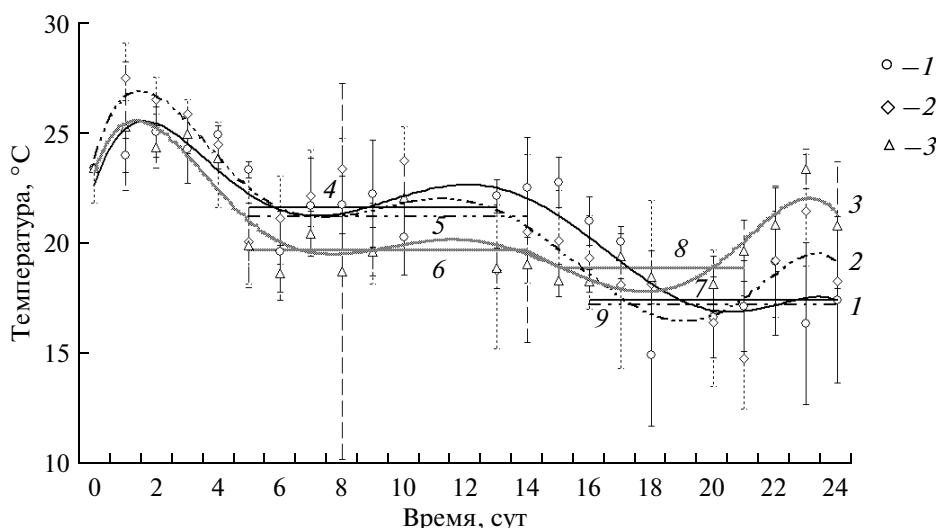


Рис. 3. Динамика температурного избирания трех партеногенетических самок *D. magna*. 1 – самка № 1, 2 – самка № 2, 3 – самка № 3, 4 – КИТ 1 самки № 1, 5 – КИТ 1 самки № 2, 6 – КИТ 1 самки № 3, 7 – КИТ 2 самки № 1, 8 – КИТ 2 самки № 2, 9 – КИТ 2 самки № 3. Вертикальные линии – величина стандартного отклонения (для рис. 3, 4).

69.1% отсчетов (в каждой точке от 5.5 до 12.9% отсчетов). Вне зоны избирания число отсчетов в каждой точке колебалось от 0.2 до 4.9%.

У трех исследованных самок дафний динамика избираемых температур была сходна и имела три характерных периода (рис. 3). Первый период продолжался 4 сут и характеризовался избиранием повышенных температур (24–27.5°C). Второй период (с 5-х по 14-е сут) – снижение ТИ и выход на первый уровень КИТ (КИТ 1) – плато в пределах от 19.7 ± 1.2 до $21.6 \pm 1.3^\circ\text{C}$. Третий период (с 16-х до 21-х или 24-х сут) – следующее снижение ТИ с выходом на второй уровень КИТ (КИТ 2) – плато в пределах от 16.7 ± 2 до $18.8 \pm 0.7^\circ\text{C}$. Расчет коэффициентов ранговой корреляции Спирмена

выявил отсутствие достоверных различий между рядами данных у трех исследованных дафний ($R_{1-2}^2 = 0.71$ при $P = 0$; $R_{1-3}^2 = 0.48$ при $P = 0.023$; $R_{2-3}^2 = 0.67$ при $P = 0$). Это позволило объединить данные по трем особям в одну совокупность и далее рассматривать их как три повтора одного опыта.

При анализе усредненных данных видно, что на графике динамики ТИ сохраняются описанные выше три характерных периода (рис. 4). Из рис. 4 также видно, что вместе с избираемыми температурами в зону более низких значений смещается и диапазон избегаемых температур. Причем это смещение идет в основном за счет

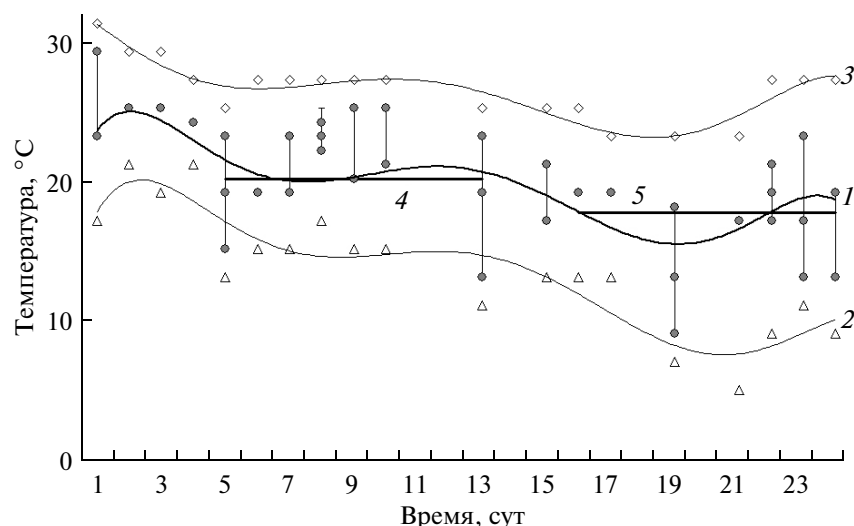


Рис. 4. Динамика избираемых и избегаемых взрослыми самками *D. magna* температур. 1 — средняя избираемая температура, 2 — минимальная избегаемая температура, 3 — максимальная избегаемая температура, 4 — КИТ 1, 5 — КИТ 2.

снижения уровня нижних избегаемых температур (на 14–16°C), тогда как значения верхних избегаемых температур снижаются в значительно меньшей степени (на 8°C). В итоге наблюдается расширение диапазона избегаемых температур с $9.5 \pm 3.4^\circ\text{C}$ в первые 4 сут до $17 \pm 1^\circ\text{C}$ в последние 3 сут, т.е. почти в два раза.

В динамике диапазона избегаемых температур, как и в динамике ТИ, прослеживается наличие двух зон плато (рис. 4) — на 5–17-е сут (минимальная избегаемая температура $14 \pm 1.7^\circ\text{C}$, максимальная — $25.8 \pm 1.4^\circ\text{C}$) и на 21–24-е сут (минимальная избегаемая температура — $8.5 \pm 2.5^\circ\text{C}$, максимальная — $26 \pm 2^\circ\text{C}$).

Таким образом, у партеногенетических самок *D. magna* в ходе жизненного цикла выявлено наличие не одного, а двух уровней КИТ, различающихся на 2.4°C . Кроме того, определено, что адвентивные особи *D. magna* при длительном содержании в условиях температурного градиента избирают температуры на 3.4 – 5.8°C ниже, чем температура акклимации.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее рядом авторов (Lagerspetz, 2000; Lamkenmeyer *et al.*, 2003) проводилось определение КИТ в “острых” опытах у *D. magna*, выведенных из одного партеногенетического клона и акклимированных в течение 6 нед к 23°C . Период акклимации к условиям градиента в этих опытах составлял всего 40–60 мин, а данные для последующего расчета КИТ снимались через 2-минутные интервалы в течение 20 мин. Тем не менее, ТИ было приблизительно равно 22°C , т.е. оно попадает в границы КИТ 1 нашего исследования.

Выбор дафниями в первые 4 сут повышенных температур с последующим их снижением свидетельствует о наличии у них переходного периода, описанного и для других эктотермных организмов. Согласно классификации типов переходных процессов, у *D. magna* выход на КИТ происходит с перерегулированием или превышением (Хлебович, 1981). Причем период переходного процесса (4 сут) сопоставим с аналогичными периодами у рыб (Лапкин и др., 1979; Сви́рский, 1996).

Отмеченное нами расширение интервала ТИ за счет снижения минимальной избегаемой температуры у животных, акклимированных к повышенным температурам, в литературе (Hernandez, Bückle, 2002) описано только для stenothermного тропического вида рыб *Poecilia sphenops* Valenciennes. У рыб, акклимированных к 20 – 26°C , минимальная избегаемая температура равнялась 25 – 28°C , а у рыб, акклимированных между 29 и 35°C — 14 – 18°C .

Аналогичный полученному в нашем эксперименте эффект избирания более низких, чем акклимационные, температур был обнаружен у речного рака *Orconectes immunis* (Crawshaw, 1974) и у тритона *Triturus dobrogicus* (Gvoždik *et al.*, 2007) — животные, акклимированные к теплой воде, выбирали более прохладные температуры, чем акклимированные к холодной воде.

В то же время эти данные противоречат результатам исследований на других видах, в которых было показано, что акклимация к повышенным температурам приводила к избиранию более высоких температур. Например, акклимация к повышенным температурам приводила к избиранию более высоких температур у американского омара *Homarus americanus* (Crossin *et al.*, 1998),

речного широкопалого рака *Astacus astacus* (Kivi-vuori, 1994) и креветки *Macrobrachium acanthurus* (Díaz *et al.*, 2002). Такую же реакцию проявляли и *Poecilia sphenops* (Hernandez, Bückle, 2002). Рыбы, акклимированные к 20–26°C, избирали более высокие температуры, чем пецилии из холодной акклимации.

Имеются данные и о том, что на ряд видов акклимация не оказывает никакого действия. Например, акклимация к 15 и 25°C не влияла на избирательное поведение берегового краба *Carcinus maenas* (Taylor, Wheatly, 1979). У рыбы ангела *Pterophyllum scalare* (Pe'rez *et al.*, 2003) диапазон избираемых температур был независим от температуры акклимации по всему диапазону использованных в этом исследовании температур акклимации. Подобные же результаты были получены при изучении влияния предварительной акклимации на избирательное поведение болотного красного рака *Procambarus clarkia* (Espina *et al.*, 1993), мозамбикской тилляпии *Oreochromis mossambicus* (Badenhuizen, 1967) и голубой тилляпии *Oreochromis aureus* (Kelsch, Neill, 1990).

Наличие у дафний не одного, а двух уровней КИТ подтверждает предположение (Lagerspetz, 2000; Lamkemeyer *et al.*, 2003) о наличии у этого вида как минимум двух конечных тепловых предпочтений (при соответствующих температурах акклимации).

Таким образом, роль акклимации в определении теплового предпочтения пока остается спорной и до конца не выясненной, но очевидно, что характер зависимости ТИ от температуры акклимации у разных видов различен и зависит как от особенностей биологии вида, так и от амплитуды суточных и годовых колебаний температуры в природной среде обитания вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К. Термопреферендум гидробионтов как оптимальная зона жизнедеятельности // Современные проблемы гидроэкологии: Тез. междунар. совещ. СПб., 1995. С. 14–15.
- Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб: Докл. 2-го всерос. совещ. Борок, 1996. С. 16–40.
- Константинов А.С., Зданович В.В. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1993. С. 32–38.
- Лапкин В.В., Голованов В.К., Сви́рский А.М. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659–1670.
- Сви́рский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб: Докл. 2-го всерос. совещ. Борок, 1996. С. 140–152.
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 136 с.
- Angilletta M.J.Jr., Niewiarowski P.H., Navas C.A. The evolution of thermal physiology in ectotherms // J. Therm. Biol. 2002. V. 27. P. 249–268.
- Badenhuizen T.R. Temperature selected by *Tilapia mossambica* (Peters) in test tank with a horizontal temperature gradient // Hydrobiology. 1967. V. 30. P. 541–554.
- Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Zool. 1979. V. 19. P. 319–329.
- Brett J.R. Growth responses of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, to different diets and planes of nutrition // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1971. V. 28. P. 1635–1643.
- Claussen D.L. Thermal acclimation in ambystomatid salamanders // Comp. Biochem. Physiol. 1977. V. 58A. P. 333–340.
- Coutant C.C. Temperature selection by fish – a factor in power plant impact assessments // Environmental Effects of Cooling Systems at Nuclear Power Plants. Vienna: Intern. Atomic Energy Agency, 1975. P. 575–597.
- Crawshaw L.I. Temperature selection and activity in the crawfish *Orconectes immunis* // J. Comp. Physiol. 1974. V. 95. P. 161–172.
- Crossin G.T., Abdulazziz 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.
- Dawson W.R. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles // Perspectives in Biophysical Ecology / Eds Gates D.M., Schmerl R.B. Berlin: Springer, 1975. P. 443–473.
- 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. Preferred and avoided temperatures in the crawfish, *Procambarus clarkia* // J. Therm. Biol. 1993. V. 18. P. 35–39.
- 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.
- Gvoždik L., Puky M., Sugerkova M. Acclimation is beneficial at extreme test temperatures in the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus* (Caudata, Salamandridae) // Biol. J. Linnean Soc. 2007. V. 90. P. 627–636.
- Hernandez M.R., Bückle L.F.R. Temperature tolerance polygon of *Poecilia sphenops* Valenciennes (Pisces: Poeciliidae) // J. Therm. Biol. 2002. V. 27. P. 1–5.
- Huey R.B., Bennett A.F. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards // Evolution. 1987. V. 41. P. 1098–1115.
- 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 // *Env. Biol. Fish.* 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.
- Lagerspetz K.Y.H., Vainio L.A.* Thermal behaviour of crustaceans // *Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc.* 2006. P. 1–22.
- 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.
- Mcgaw I.J.* Behavioral thermoregulation in *Hemigrapsus nudus*, the amphibious purple shore crab // *Biol. Bull.* 2003. V. 204. P. 38–49.
- Pérez 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.
- Precht H.* Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen // *Zeitschr. Naturforsch.* 1949. V. 4b. P. 26–35.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E.* Behavioral thermoregulation and the “final preferendum” paradigm // *Am. Zool.* 1979. V. 19. P. 211–224.
- Tamplin J.* Effect of age and body size on selected temperature by juvenile wood turtles (*Glyptemys insculpta*) // *J. Therm. Biol.* 2009. V. 34. P. 41–48.
- 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.

Thermal Preference and Avoidance in Cladoceran *Daphnia magna* Strauss (Crustacea, Cladocera) Acclimated to Constant Temperature

V. B. Verbitskii and T. I. Verbitskaya

Papanin Institute of the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, 153742 Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast
e-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru

Received August 16, 2010

The final preferable temperature (FPT) and avoidance temperature (AT) were determined in parthenogenetic females of the crustacean *Daphnia magna* Strauss. The animals were preliminary acclimated to constant temperature of 23.4°C followed by keeping them in a thermo-gradient device for 24 days. It was revealed that daphnia select FPT with overshoot. In the first four days, daphnia selected temperatures 0.6–1.6°C higher than the acclimation temperature and 4–7.4°C higher than FPT. Two zones of FPT are revealed: the first zone by the time of 5–13 days ($17.6 \pm 1.2^\circ\text{C}$); the second, by 16–24 days ($20 \pm 1.5^\circ\text{C}$). The dynamics of AT diapason followed the dynamics of FPT. Two zones of the AT plateau were observed: over five to 17 days (temperatures $< 14^\circ\text{C}$ and $> 25.8^\circ\text{C}$ were avoided) and for 21–24 days ($< 8.5^\circ\text{C}$ and 26°C).