

УДК: 595.324.2: 574.22 + 595.324.2–15

## **ИЗБИРАЕМЫЕ, ОПТИМАЛЬНЫЕ, ПЕССИМАЛЬНЫЕ И ТОЛЕРАНТНЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКОВ *SIMOCEPHALUS VETULUS* (O. F. MÜLLER, 1776)**

**В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая, О. А. Малышева**

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

Изучены реакции температурного избирания и избегания у *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller 1776), отловленных в течение вегетационного сезона в литорали Рыбинского водохранилища. Предложена методика определения диапазона термотолерантности, температурной зоны нормальной жизнедеятельности и пессимальных температур на основе анализа данных по распределению раков в термоградиентной установке. Определен диапазон конечных избираемых температур (КИТ) (13,4–25,4 °С), соответствующий оптимальным температурам роста и развития раков, установлена температурная зона нормальной жизнедеятельности (>7,0 и <29,0 °С), пессимальные температуры (4,0–7,0 °С и 29,0–32,0 °С) и температурные границы толерантности *S. vetulus* (4,0–32,0 °С), совпадающие с полевыми наблюдениями за природными популяциями вида.

**Ключевые слова:** *Simocephalus vetulus*, избираемая температура, оптимальная температура, пессимальная температура, температурный градиент, термотолерантность.

### **V. B. Verbitsky, T. I. Verbitskaya, O. A. Malysheva. SELECTED, OPTIMUM, PESSIMAL AND TOLERANT TEMPERATURES IN CLADOCERA *SIMOCEPHALUS VETULUS* (O. F. MÜLLER, 1776)**

Temperature preference and avoidance were investigated in *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller 1776) caught during the vegetative season in the littoral zone of the Rybinsk Reservoir. The methodology for determining a thermotolerance range, the temperature zone of normal vital activity and pessimal temperatures, based of data on the analysis distribution of cladocerans in a thermal gradient installation, is proposed. The range of final preferred temperatures (FPT) (13.4–25.4 °C), corresponding to the optimum temperatures for growth and development of cladocerans, is indicated. The temperature zone of normal vital activity (>7.0 and <29.0 °C), pessimal temperature range (4.0–7.0 °C and 29.0–32.0 °C) and temperature limits of species tolerance (4.0–32.0 °C), coinciding with the field observations of *S. vetulus* populations, are calculated.

**Keywords:** *Simocephalus vetulus*, selected temperature, optimum temperature, pessimal temperature, temperature gradient, thermotolerance.

## Введение

Температура является доминирующим фактором пространственного распределения таксонов [Gaston, Fuller, 2009]. У большинства водных экотермов поведенческая терморегуляция ограничивается поиском оптимальной температуры воды. Поэтому одной из основных температурных реакций, характеризующих адаптационные возможности гидробионтов, является термопреферендум (или терморегуляционное поведение). Значение теплового преферендума очень велико – он часто определяет особенности распространения животных в биотопах и их перемещения [Cooke et al., 2004]. Границы ареалов животных также часто определяются температурой, действующей в качестве лимитирующего фактора [Hayward et al., 2003]. Кроме того, известно, что избираемые животными в линейном температурном градиенте значения, как правило, совпадают с температурами максимального роста [Jobling, 1981], плодовитости и других биологических показателей [Díaz et al., 1993, 2002; Hernandez et al., 1995; Kelsch, 1996], а также хорошо соотносятся со значениями, при которых эти животные достигают максимального развития в водоемах [Huey, Stevenson, 1979]. Эта закономерность была подтверждена многими авторами на большом спектре экотермных животных, от моллюсков [Farfan, Bückle, 1988; Hecht, 1994; Díaz et al., 1996, 2000; Gilroy, Edwards, 1998] и ракообразных [Hernandez et al., 1995; Bückle et al., 1996; Chen, Chen, 1999; Díaz et al., 2000, 2002; Lagerspetz, 2000; McGaw, 2003] до рыб [Jobling, 1981; Kelsch, 1996; Perez et al., 2003; Mortensen et al., 2007], земноводных [Stauffer et al., 1983] и рептилий [Huey, Bennett, 1987; Angilletta et al., 2002]. Поэтому считается, что конечные избираемые видом температуры (КИТ) близки к оптимальной температуре, измеренной для многих физиологических процессов [Willmer et al., 2005]. Однако такая группа гидробионтов, как Cladocera, в этом отношении до настоящего времени практически не исследована, за исключением одного вида дафний – *Daphnia magna* [Lagerspetz, 2000; Lamkemeyer et al., 2003; Вербицкий, Вербицкая, 2011, 2012].

*Simocephalus vetulus* (O. F. Müller 1776) – относительно крупный пресноводный ветвистоусый рак, обитающий в заросшей литорали водоемов большей части Европы, в Северной Африке, в Индии, в Северной и Южной Америке [Орлова-Беньковская, 1995; Samraoui, 2002; Определитель..., 2010].

Цель настоящей работы – на основе анализа данных по распределению животных в термоградиентной установке определить конечную избираемую температуру (КИТ), а также температурную зону нормальной жизнедеятельности, пессимальные температуры и границы толерантности ветвистоусых раков *S. vetulus*.

## Материалы и методы

Изучались температурные реакции *Simocephalus vetulus*, собранных на заросшей литорали Рыбинского водохранилища (58°01'N, 38°12'E) в течение вегетационного сезона. Определение вида велось по [Определитель..., 2010].

Установка для изучения избираемой температуры 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 3,0–5,0 до 33,0–35,0 °C) с помощью терморегулирующего устройства УТП-1, нагревательного элемента мощностью 0,8 кВт и холодильного агрегата. Для устранения конвекционных токов и вертикального градиента толщина воды в лотке составляла 1,0 см. Это позволяло создавать достаточно плавный горизонтальный градиент температур, составляющий соответственно около 0,1 °C/см. 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).

Животных, собранных в водоеме в первой половине дня, через 30–40 мин. после отлова помещали в термоградиентную установку в ту температуру, из которой они были взяты. Отсчеты местоположения раков в установке начинали снимать утром следующего дня и продолжали на протяжении светлого времени суток. В течение каждого опыта снимали 140–295 отсчетов (5–6 серий). В первых опытах отдельно тестировали молодь и взрослых самок. Но так как было выявлено отсутствие достоверной разницы между ними, в последующих опытах тестировали только половозрелых самок.

Так как известно, что для получения достоверных значений избираемых температур необходимо учитывать особенности экологии и поведенческих реакций объектов исследования [Reynolds, Casterlin, 1979], во всех экспериментах использованы группы особей количеством от 20 до 72 экз. Менее 30 экз. тес-

тировали в периоды низкой численности вида в водоеме, когда в опыт брали всех отловленных животных. Всего проведено 14 экспериментов, в ходе которых исследованы 615 экземпляров симоцефалов.

За среднюю избираемую температуру принимали среднее арифметическое значений модальной группы избираемых температур, включающей в себя более 70 % отсчетов [Britz, Necht, 1987]. Для расчета КИТ использовали так называемый «острый» («acute») метод [Reynolds, Casterlin, 1979], который состоит в графической оценке результатов краткосрочных экспериментов на животных, взятых из различных температур. Полученные во время опытов значения средних избираемых температур наносят на график, где по оси абсцисс откладывают температуры, при которых животные были отловлены в водоеме, а по оси ординат – средние избираемые ими температуры, и проводят линию через эти точки. В месте пересечения этой линии с «линией равенства» (медианой), проведенной по точкам пересечения одинаковых значений избираемых температур с температурами воды в водоеме, и будет КИТ. Наличие и достоверность связи между различными показателями оценивали по коэффициентам ранговой корреляции Спирмена ( $\rho$ ), для проверки однородности выборок использовали критерий Колмогорова–Смирнова. Статистическую обработку данных вели в программах Excel 2003 и Statistica 6.

## Результаты и обсуждение

*S. vetulus* наблюдались в зоопланктоне литорали с июня по сентябрь при температуре воды 12,3–27,4 °С. Из графика на рис. 1 видно, что на протяжении всего периода исследований избираемые температуры практически следовали за ходом температур в водоеме ( $\rho = 0,94$  при  $p < 0,05$ ). Это подтверждается и сравнением рядов данных по критерию Колмогорова–Смирнова – было выявлено отсутствие достоверной разницы между ними на высоком уровне значимости ( $p = 0,999$ ). В целом за весь период исследований величина среднего отклонения избираемой температуры от температуры воды в водоеме составила  $1,6 \pm 1,3$  °С.

Согласно положениям классической методики [Reynolds, Casterlin, 1979; Díaz et al., 2002] значение, при котором график температурного избирания пересекает медиану, является конечной избираемой температурой (КИТ). Однако, как мы уже упоминали выше, у *S. vetulus* значения избираемых температур практически во всем исследованном температурном диапазоне достоверно не отличались от температур, при которых раков отлавливали в водоеме, и пересекали медиану многократно, начиная с температуры 13,4 °С и вплоть до 25,4 °С (рис. 2). Очевидно, что если исходить из критериев «острого» метода, за КИТ для *S. vetulus* нужно принять весь диапазон температур от 13,4 до 25,4 °С. Анализ распре-

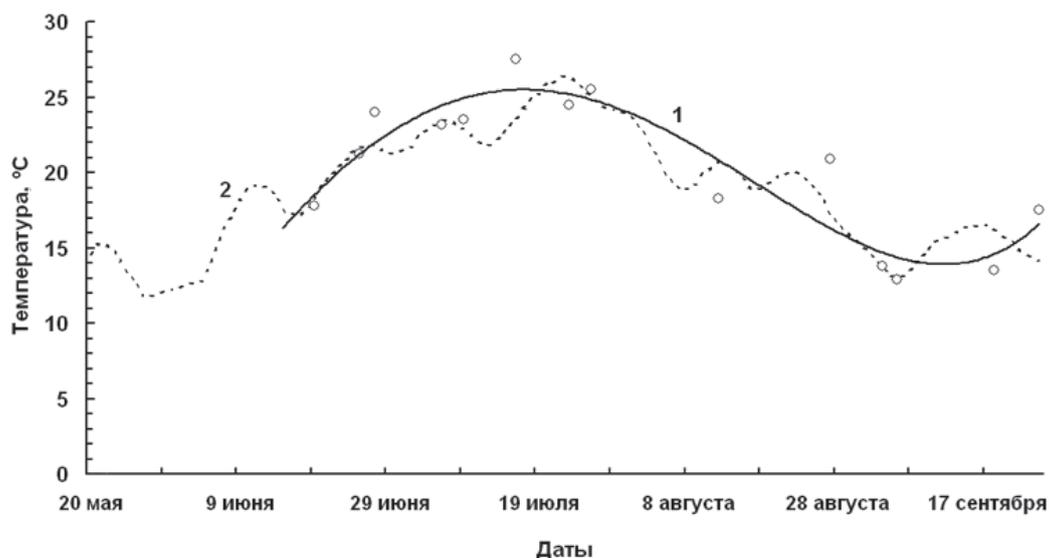


Рис. 1. Динамика избираемых *S. vetulus* температур на протяжении вегетационного сезона. 1 – средняя температура воды в водоеме за пять предшествующих опыту суток, 2 – среднее за световой день значение избираемой температуры, вертикальные линии – диапазон избираемых температур (67–84 % отсчетов местоположения рачков в течение опыта)

Избираемые и избегаемые *Simocephalus vetulus* температуры, °C

Дата	19. VI	25. VI	27. VI	6. VII	9. VII	16. VII	23. VII
$t_{5\text{сут}}$	18,3 ± 0,5	21,7 ± 0,8	21,8 ± 0,4	23,4 ± 0,7	22,9 ± 0,3	23,6 ± 0,8	26,4 ± 0,5
КИТ	17,8 ± 0,6	21,3 ± 0,5	24,0 ± 0,6	23,2 ± 0,8	23,5 ± 0,5	27,5 ± 0,6	24,5 ± 0,7
ТИ <sub>min</sub>	13,5	17,3	21,7	19	20,8	26,4	22,3
ТИ <sub>max</sub>	21,0	23	27,2	24	26,4	28,8	26,5
$t_{\text{избег.}}$	<10 и >26	<9 и >26	<9 и >32	<9 и >30	<7 и >31	<15 и >32	<11 и >28

Продолжение

Дата	26. VII	12. VIII	27. VIII	3. IX	5. IX	18. IX	24. IX
$t_{5\text{сут}}$	25,2 ± 0,6	20,7 ± 0,7	17,3 ± 1,0	13,6 ± 0,8	13,0 ± 0,8	16,3 ± 0,1	14,2 ± 0,5
КИТ	25,5 ± 0,4	18,3 ± 0,5	20,9 ± 0,4	13,8 ± 2,3	12,9 ± 2,2	13,5 ± 0,5	17,5 ± 0,4
ТИ <sub>min</sub>	24	16,4	16,3	10,0	9,8	8,0	14,7
ТИ <sub>max</sub>	27,5	22,2	23,7	17,0	18,2	18,2	20,0
$t_{\text{избег.}}$	<11 и >28	<8 и >27	<8 и >27	<4 и >24	<4 и >30	<8 и >30	<7 и >30

Примечание.  $t_{5\text{сут}}$  – средняя температура за 5 сут, предшествующих определению избираемых и избегаемых температур ± станд. откл.; КИТ – конечная избираемая температура ± станд. откл.; ТИ<sub>min</sub> – минимальная избираемая температура; ТИ<sub>max</sub> – максимальная избираемая температура;  $t_{\text{избег.}}$  – избегаемые температуры.

деления раков в температурном градиенте, проведенный по суммарным данным за весь период исследований, показал, что на этот диапазон (13,0–26,0 °C) приходилось 70,8 % всех отсчетов (рис. 3).

Анализ данных по распределению животных в температурном градиенте позволяет, помимо избираемых температур, определить также весь диапазон температур, в котором они встречаются в течение эксперимента. Этот диапазон ограничивается избегаемыми температурами – участками с низкими и высокими температурами, не посещаемыми животными. Избегаемые температуры так же, как

и избираемые, зависят от температуры воды в водоеме. В июне ( $t_{\text{сред}} = 19,6 \pm 1,6$  °C) симоцефалы в установке избегали температуры ниже 9,0–10,0 °C и выше 26,0–32,0 °C, в июле ( $t_{\text{сред}} = 23,5 \pm 1,6$  °C) – ниже 7,0–15,0 °C и выше 28,0–32,0 °C, в августе ( $t_{\text{сред}} = 19,3 \pm 1,5$  °C) – ниже 8,0 °C и выше 27,0 °C, в сентябре ( $t_{\text{сред}} = 14,9 \pm 1,1$  °C) – ниже 4,0–8,0 °C и выше 24,0–30,0 °C (табл.). Ширина температурного диапазона встречаемости раков в течение периода исследований колебалась от 16,0–17,0 °C в летние месяцы до 24,0–26,0 °C в сентябре. В целом за сезон *S. vetulus* встречались в диапазоне от 4,0 до 32,0 °C. Этот диапазон,

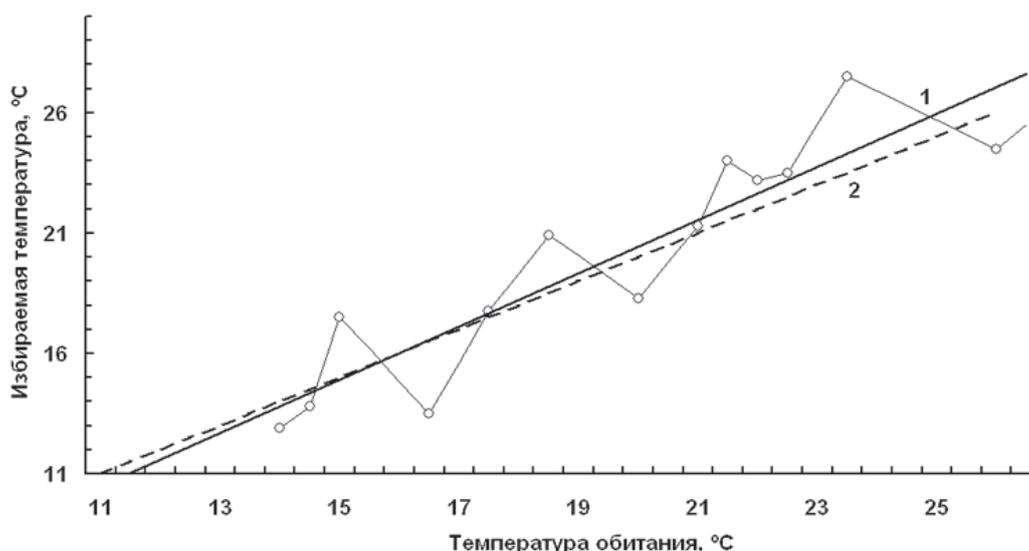


Рис. 2. Связь между избираемой температурой (ТИ) и температурой среды обитания. 1(—) – избираемая температура, 2(---) – медиана, построенная по точкам пересечения одинаковых значений ТИ и температуры воды в водоеме

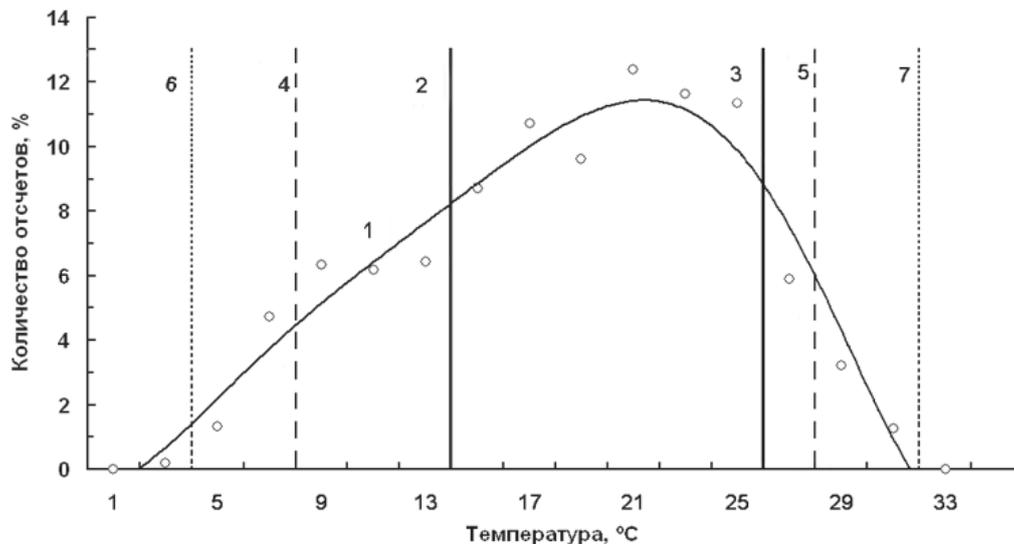


Рис. 3. Шкала температурной толерантности *S. vetulus*. 1 – график распределения отсчетов избираемых значений температуры в течение сезона, 2 – нижняя граница конечных избираемых температур (КТМ), 3 – верхняя граница КТМ, 4 – нижняя граница зоны нормальной жизнедеятельности (ЗНЖ), 5 – верхняя граница ЗНЖ, 6 – нижняя граница толерантности, 7 – верхняя граница толерантности

ограниченный избегаемыми температурами, мы предлагаем соотнести с температурными границами толерантности вида (см. рис. 3).

Температуры, в течение сезона избираемые в градиентных условиях абсолютным большинством тестируемых организмов (92–96 % отсчетов местонахождения раков), мы соотносим с температурной зоной нормальной жизнедеятельности. Для *S. vetulus* этот диапазон включает интервал температур  $>7,0$  и  $<29,0$  °C (см. рис. 3).

Значения, лежащие на шкале температур между границами диапазона нормальной жизнедеятельности и избегаемыми температурами, мы характеризуем как пессимальные температуры, где организмы могут жить, но в стрессовых условиях, в угнетенном состоянии. Для *S. vetulus* за пессимальные температуры мы принимаем значения от  $4,0$  до  $7,0$  °C и от  $29,0$  до  $32,0$  °C. При этих значениях температур было зарегистрировано соответственно 3,4 и 4,5 % отсчетов местонахождения раков от общего их числа за сезон.

Полученные результаты хорошо согласуются с полевыми наблюдениями за природными популяциями *S. vetulus*. Так, по данным [Bertilsson et al., 1995; Hann, Zrum, 1997], это типично литоральный, мелководный, фитофильный вид, обитатель заросших прибрежий озер и водохранилищ, а также временных водоемов, которым присущи значительные перепады температур даже в течение суток. По данным [Bevan et al., 1980], *S. vetulus* присутствует в водоемах в большом количестве во все сезоны. По нашим данным, в литорали Рыбинского

водохранилища *S. vetulus* получают развитие при температурах выше  $14,0$ – $16,0$  °C, а пик численности у них приходится на летние месяцы с температурами  $20,0$ – $25,0$  °C. Причем у них нет таких коротких, одно- или двувёршинных вспышек численности, как у большинства других литоральных видов, это постоянный субдоминантный вид водоемов. Аналогичные данные приводят и другие авторы [Hann, Zrum, 1997; Perrow et al., 1999; Balayla, Moss, 2003].

Интересно отметить, что, согласно [Sharma, Pant, 1982], время развития ювенильных особей, линька ювенильных и скорость смертности у *S. vetulus* при  $15,0$  и  $21,0$  °C более или менее одинаковы. Это также подтверждает как высокую термопластичность вида, так и то, что данные значения входят в диапазон оптимальных температур.

Анализ литературных материалов свидетельствует также, что в указанном диапазоне температур *S. vetulus* обладает высокой пищевой пластичностью. Так, установлено [Bevan et al., 1980], что при изменениях температур в диапазоне  $12,0$ – $25,0$  °C *S. vetulus* способны быстро восстанавливать высокую скорость ассимиляции углерода, и это интерпретируется авторами как способность к быстрой акклимации при разных температурах.

Сравнение рассчитанной нами зоны нормальной жизнедеятельности ( $>7,0$  и  $<29,0$  °C) с литературными данными по температурным условиям развития вида в природных условиях демонстрирует их хорошую сходимость. Так, согласно [Sharma, Pant, 1982], у *S. vetulus*

и в природных, и в лабораторных условиях увеличение смертности и снижение рождаемости наблюдаются при температурах ниже 8,0 и выше 28,0 °С. П. И. Погожев и Т. Н. Герасимова [2005] пишут, что *S. vetulus* начинали развитие в водоеме через некоторое время после максимального прогрева воды до 28,5 °С, но дальше отмечают, что максимальной за сезон плодовитости и численности особей раки достигли в период снижения температуры воды с 25,0 до 21,0 °С. Эти данные, кроме того, хорошо согласуются с полученными нами ранее результатами [Вербицкий, Вербицкая, 2011], что максимальное развитие экспериментальные популяции *S. vetulus*, при прочих равных условиях, получали после фазы снижения температуры воды на ~5 °С от исходных величин 19,0–20,0 °С и 24,0–25,0 °С.

С другой стороны, по данным [van Doorslaer et al., 2007], температура 26,0 °С для *S. vetulus* является стрессующей. Но в то же время эти авторы отмечают, что у клонов, помещенных в мезокосмы с температурой 26,0 °С из более низких температур (18,0 или 22,0 °С), после первичного стресса, вызвавшего снижение выживаемости раков, происходила быстрая акклимация к повышенной температуре и они успешно жили и развивались при 26,0 °С в течение года наблюдений.

Таким образом, на примере литорального вида *S. vetulus* показано, что по данным распределения животных в температурном градиенте можно рассчитать не только конечные выбираемые температуры, соответствующие оптимальным для вида значениям, но также и диапазон термотолерантности, температурную зону нормальной жизнедеятельности и пессимальные температуры. В то же время предлагаемый методический подход, безусловно, требует дальнейшей проверки и на других видах.

## Выводы

1. Для ветвистоусых раков *S. vetulus* экспериментально определен диапазон конечных выбираемых температур (13,4–25,4 °С), совпадающий с температурными условиями максимального развития раков в водоемах, что позволяет считать эти температуры оптимальными для вида.
2. Предложено весь диапазон выбираемых в течение вегетационного сезона температур (4,0–32,0 °С), ограниченный избегаемыми температурами, соотносить с границами термотолерантности вида.
3. По значениям температур, выбираемых в градиентных условиях абсолютным боль-

шинством тестируемых организмов и совпадающих с условиями достижения ими в водоемах высоких темпов роста, высокой плодовитости и низкой смертности, установлена температурная зона нормальной жизнедеятельности *S. vetulus* (>7,0 и <29,0 °С).

4. Определены пессимальные температуры (от 4,0 до 7,0 °С и от 29,0 до 32,0 °С), совпадающие с данными ряда авторов по температурным условиям угнетения развития вида в водоемах.

*Авторы выражают глубокую благодарность В. Д. Смирнову за добросовестную помощь в сборе полевого материала и проведении экспериментальных работ.*

## Литература

- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Динамика численности популяций *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller, 1776) (Crustacea, Cladocera) при воздействии непериодических ступенчатых изменений температуры // Биол. внутр. вод. 2011. № 1. С. 53–61.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Конечная выбираемая температура партеногенетических самок *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), акклимированных к разным температурам // Изв. АН. Сер. биол. 2011. № 5. С. 576–583.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Температурное избирание и избегание у ветвистоусых раков *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), акклимированных к постоянной температуре // Изв. АН. Сер. биол. 2012. № 1. С. 109–114.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / Ред. В. Р. Алексеев, С. Я. Цалолихин. Том. 1. Зоопланктон. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 494 с.
- Орлова-Беньковская М. Я. Ревизия группы видов *Simocephalus* (serrulatus) (Crustacea, Anomopoda, Daphniidae) // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, № 8. С. 57–71.
- Погожев П. И., Герасимова Т. Н. Роль фильтрующего зоопланктона при деэвтрофировании водоемов // Водные ресурсы. 2005. Т. 32, № 3. С. 371–379.
- Angilletta M. J., Jr., Niewiarowski P. H., Navas C. A. The evolution of thermal physiology in ectotherms // J. Therm. Biol. 2002. Vol. 27, No 4. P. 249–268.
- Balayla D. J., Moss B. Spatial patterns and population dynamics of plant-associated microcrustacea (Cladocera) in an English shallow lake (Little Mere, Cheshire) // Aquatic Ecol. 2003. Vol. 37. P. 417–435.
- Bertilsson J., Berzing B., Pejler B. Occurrence of limnic micro-crustaceans in relation to temperature and oxygen // Hydrobiologia. 1995. Vol. 299. P. 163–167.
- Bevan L., Wallen D. G., Winner J. M. The effect of temperature, irradiance and animal size on incorporation rates of *Simocephalus vetulus* // Hydrobiologia. 1980. Vol. 69, No 1–2. P. 73–78.
- Britz P. J., Hecht T. Temperature Preferences and Optimum Temperature for Growth of African Sharptooth

Catfish (*Glorias gariepinus*) Larvae and Post-larvae // Aquaculture. 1987. Vol. 63. P. 205–214.

Bückle R. L. F., Díaz H. F., Espina S. Thermoregulatory behavior applied to the culture of *Procambarus clarkia* (Decapoda: Cambaridae) // Rev. Biol. Trop. 1996. Vol. 44. P. 123–126.

Chen H. Y., Chen Y. L. L. Temperature preferendum of postlarval black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) // Mar. Freshwat. Res. 1999. Vol. 50. P. 67–70.

Cooke S. J., Bunt C. M., Schreer J. F. Understanding fish behavior, distribution, and survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: a case study of Smallmouth Bass in a discharge canal during winter // Environ. Manage. 2004. Vol. 33, No 1. P. 140–150.

Díaz H. F., Bückle R. F., Baron S. B., Farfan C. Behavioral thermoregulation of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia; Cephalaspidea) // J. Therm. Biol. 1996. Vol. 21. P. 319–322.

Díaz F., Del Río-Portilla M. A., Sierra E., Aguilar M., Re-Araujo A. D. Preferred temperature and critical thermal maxima of red abalone *Haliotis rufescens* // J. Therm. Biol. 2000. Vol. 25. P. 257–261.

Díaz H. F., Gutierrez-Morales P., Garrido-Mora A. Temperatura preferida y optima para el crecimiento de postlarvas y juveniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae) // Rev. Biol. Trop. 1993. Vol. 41. P. 153–155.

Díaz F., Sierra E., Deniss A., Rodriguez L. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman) // J. Therm. Biol. 2002. Vol. 27. P. 423–428.

Farfan B. C., Bückle R. L. F. Spawning and onigony of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) // The Veliger. 1988. Vol. 31. P. 114–119.

Gaston K. J., Fuller R. A. The size of species' geographic ranges // J. Appl. Ecol. 2009. Vol. 46. P. 1–9.

Gilroy A., Edwards S. J. Optimum temperature for growth of Australian abalone: preferred temperature and critical thermal maximum for blacklip abalone, *Haliotis rubra* (Leach), and greenlip abalone, *Haliotis laevigata* (Leach) // Aquac. Res. 1998. Vol. 29, No 7. P. 481–485.

Hann B. J., Zrum L. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure // Hydrobiologia. 1997. Vol. 357. P. 37–52.

Hayward S. A. L., Worland M. R., Convey P., Bale J. S. Temperature preferences of the mite, *Alaskozetes antarcticus*, and the collembolan, *Cryptopygus antarcticus* from the maritime Antarctic // Physiol. Entomol. 2003. Vol. 28, No 2. P. 114–121.

Hecht T. Behavioural thermoregulation of the abalone, *Haliotis midae*, and the implications for intensive culture // Aquaculture. 1994. Vol. 126. P. 171–181.

Hernandez R. M., Bückle R. L. F., Díaz H. F. Preferred temperature of *Macrobrachium tenellum* (Crustacea, Palaemonidae) // Riv. Italian. Aquac. 1995. Vol. 30. P. 93–96.

Huey R. B., Bennett A. F. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards // Evolution. 1987. Vol. 41, No 5. P. 1098–1115.

Huey R. B., Stevenson R. D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches // Am. Zool. 1979. Vol. 19. P. 357–366.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. fish. Biol. 1981. Vol. 19. P. 439–455.

Kelsch S. W. Temperature selection and performance by bluegills: evidence for selection in response to available power // Trans. Am. fish. Soc. 1996. Vol. 125. P. 948–955.

Lagerspetz K. Y. H. Thermal avoidance and preference in *Daphnia magna* // J. Therm. Biol. 2000. Vol. 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. Vol. 81. P. 237–249.

McGaw I. J. Behavioral Thermoregulation in *Hemigrapsus nudus*, the Amphibious Purple Shore Crab // Biol. Bull. 2003. Vol. 204. P. 38–49.

Mortensen A., Ugedal O., Lund F. Seasonal variation in the temperature preference of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // J. Therm. Biol. 2007. Vol. 32, No 6. P. 314–320.

Perez E., Díaz F., Espina S. Thermoregulatory behavior and critical thermal limits of the angelfish *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein) (Pisces: Cichlidae) // J. Therm. Biol. 2003. Vol. 28. P. 531–537.

Perrow M. R., Jowitt A. J. D., Stansfield J. H., Phillips G. L. The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow restoration // Hydrobiologia. 1999. Vol. 395/396. P. 199–210.

Reynolds W. W., Casterlin M. E. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm // Am. Zool. 1979. Vol. 19. P. 211–224.

Samraoui B. Branchiopoda (Ctenopoda and Anomopoda) and Copepoda from eastern Numidia, Algeria // Hydrobiologia. 2002. Vol. 470. P. 173–179.

Sharma P. C., Pant M. C. Population dynamics of *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) // J. Plankton Res. 1982. Vol. 4, No 3. P. 601–618.

Sharma P. C., Pant M. C. An energy budget for *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (Crustacea: Cladocera) // Hydrobiologia. 1984. Vol. 111. P. 37–42.

Stauffer J. R., Gates Jr. J. E., Goodfellow W. L. Preferred Temperature of Two Sympatric *Ambystoma* Larvae: A Proximate Factor in Niche Segregation? // Copeia, 1983. Vol. 4. P. 1001–1005.

van Doorslaer W., Stocks R., Jeppesen E., Meester L. Adaptive microevolutionary responses to simulated global warming in *Simocephalus vetulus*: a mesocosm study // Global Change Biology. 2007. Vol. 13. P. 878–886.

Willmer P., Johnston S. G. Environmental Physiology of Animals / Blackwell Science Ltd, Blackwell publishing, USA, 2005. 752 p.

Поступила в редакцию 05.12.2013

## References

- Opredelitel'* zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeiskoi Rossii [Key for zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia]. Red. V. R. Alekseev, S. Ya. Tsalolikhin. Tom. 1. Zooplankton. Moscow; St. Petersburg: T-vo nauchn. izd. KMK, 2010. 494 s.
- Orlova-Ben'kovskaya M. Ya. Reviziya gruppy vidov Simocephalus (serrulatus) (Crustacea, Anomopoda, Daphniidae) [Revision of Simocephalus (serrulatus) species group (Crustacea, Anomopoda, Daphnia)]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1995. T. 74, № 8. S. 57–71.
- Pogozhev P. I., Gerasimova T. N. Rol' fil'truyushchego zooplanktona pri deevtrofirovanii vodoemov [Role of filter zooplankton in deeutrophication of water bodies]. *Vodnye resursy*. 2005. T. 32, № 3. S. 371–379.
- Verbitskii V. B., Verbitskaya T. I. Dinamika chislenosti popul'yatsii Simocephalus vetulus (O. F. Müller, 1776) (Crustacea, Cladocera) pri vozdeistvii nepriodicheskikh stupenchatykh izmenenii temperatury [The dynamics of abundance of Simocephalus vetulus (O. F. Müller, 1776) (Crustacea, Cladocera) under acyclic stepwise changes in temperature]. *Biol. vnutr. vod*. 2011. № 1. S. 53–61.
- Verbitskii V. B., Verbitskaya T. I. Konechnaya izbirayemaya temperatura partenogeneticheskikh samok Daphnia magna Straus (Crustacea, Cladocera), akklimirovannykh k raznym temperaturam [Final thermal preference in parthenogenetic females of Daphnia magna Straus (Crustacea: Cladocera) acclimated to various temperatures]. *Izv. AN. Ser. biol. [Proceedings of Academy of Sciences. Biological Series]*. 2011. № 5. S. 576–583.
- Verbitskii V. B., Verbitskaya T. I. Temperaturnoe izbiranie i izbeganie u vetvistousykh rakov Daphnia magna Straus (Crustacea, Cladocera), akklimirovannykh k postoyannoi temperature [Thermal preference and avoidance in Daphnia magna Straus (Crustacea, Cladocera) acclimated to constant temperature]. *Izv. AN. Ser. biol. [Proceedings of Academy of Sciences. Biological Series]*. 2012. № 1. S. 109–114.
- Angilletta M. J., Jr., Niewiarowski P. H., Navas C. A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 2002. Vol. 27, No 4. P. 249–268.
- Balayla D. J., Moss B. Spatial patterns and population dynamics of plant-associated microcrustacea (Cladocera) in an English shallow lake (Little Mere, Cheshire). *Aquatic Ecol.* 2003. Vol. 37. P. 417–435.
- Bertilsson J., Berzing B., Pejler B. Occurrence of limnic micro-crustaceans in relation to temperature and oxygen. *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 299. P. 163–167.
- Bevan L., Wallen D. G., Winner J. M. The effect of temperature, irradiance and animal size on incorporation rates of *Simocephalus vetulus*. *Hydrobiologia*. 1980. Vol. 69, No 1–2. P. 73–78.
- Britz P. J., Hecht T. Temperature Preferences and Optimum Temperature for Growth of African Sharp-tooth Catfish (*Glorias gariepinus*) Larvae and Post-larvae. *Aquaculture*. 1987. Vol. 63. P. 205–214.
- Bückle R. L. F., Díaz H. F., Espina S. Thermoregulatory behavior applied to the culture of *Procambarus clarkia* (Decapoda: Cambaridae). *Rev. Biol. Trop.* 1996. Vol. 44. P. 123–126.
- Chen H. Y., Chen Y. L. L. Temperature preferendum of postlarval black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Mar. Freshwat. Res.* 1999. Vol. 50. P. 67–70.
- Cooke S. J., Bunt C. M., Schreer J. F. Understanding fish behavior, distribution, and survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: a case study of Small-mouth Bass in a discharge canal during winter. *Environ. Manage.* 2004. Vol. 33, No 1. P. 140–150.
- Díaz H. F., Bückle R. F., Baron S. B., Farfan C. Behavioral thermoregulation of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia; Cephalaspidea). *J. Therm. Biol.* 1996. Vol. 21. P. 319–322.
- Díaz F., Del Río-Portilla M. A., Sierra E., Aguilar M., Re-Araujo A. D. Preferred temperature and critical thermal maxima of red abalone *Haliotis rufescens*. *J. Therm. Biol.* 2000. Vol. 25. P. 257–261.
- Díaz H. F., Gutierrez-Morales P., Garrido-Mora A. Temperatura preferida y optima para el crecimiento de postlarvas y juveniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). *Rev. Biol. Trop.* 1993. Vol. 41. P. 153–155.
- Díaz F., Sierra E., Deniss A., Rodriguez L. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman). *J. Therm. Biol.* 2002. Vol. 27. P. 423–428.
- Farfan B. C., Bückle R. L. F. Spawning and onigony of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea). *The Veliger*. 1988. Vol. 31. P. 114–119.
- Gaston K. J., Fuller R. A. The size of species' geographic ranges. *J. Appl. Ecol.* 2009. Vol. 46. P. 1–9.
- Gilroy A., Edwards S. J. Optimum temperature for growth of Australian abalone: preferred temperature and critical thermal maximum for blacklip abalone, *Haliotis rubra* (Leach), and greenlip abalone, *Haliotis laevigata* (Leach). *Aquac. Res.* 1998. Vol. 29, No 7. P. 481–485.
- Hann B. J., Zrum L. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure. *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 357. P. 37–52.
- Hayward S. A. L., Worland M. R., Convey P., Bale J. S. Temperature preferences of the mite, *Alaskozetes antarcticus*, and the collembolan, *Cryptopygus antarcticus* from the maritime Antarctic. *Physiol. Entomol.* 2003. Vol. 28, No 2. P. 114–121.
- Hecht T. Behavioural thermoregulation of the abalone, *Haliotis midae*, and the implications for intensive culture. *Aquaculture*. 1994. Vol. 126. P. 171–181.
- Hernandez R. M., Bückle R. L. F., Díaz H. F. Preferred temperature of *Macrobrachium tenellum* (Crustacea, Palaemonidae). *Riv. Italian. Aquac.* 1995. Vol. 30. P. 93–96.
- Huey R. B., Bennett A. F. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*. 1987. Vol. 41, No 5. P. 1098–1115.
- Huey R. B., Stevenson R. D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* 1979. Vol. 19. P. 357–366.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of opti-

mum growth temperatures. *J. fish. Biol.* 1981. Vol. 19. P. 439–455.

*Kelsch S. W.* Temperature selection and performance by bluegills: evidence for selection in response to available power. *Trans. Am. fish. Soc.* 1996. Vol. 125. P. 948–955.

*Lagerspetz K. Y. H.* Thermal avoidance and preference in *Daphnia magna*. *J. Therm. Biol.* 2000. Vol. 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. Vol. 81. P. 237–249.

*Mcgaw I. J.* Behavioral Thermoregulation in *Hemigrapsus nudus*, the Amphibious Purple Shore Crab. *Biol. Bull.* 2003. Vol. 204. P. 38–49.

*Mortensen A., Ugedal O., Lund F.* Seasonal variation in the temperature preference of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *J. Therm. Biol.* 2007. Vol. 32, No 6. P. 314–320.

*Perez E., Díaz F., Espina S.* Thermoregulatory behavior and critical thermal limits of the angelfish *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein) (Pisces: Cichlidae). *J. Therm. Biol.* 2003. Vol. 28. P. 531–537.

*Perrow M. R., Jowitt A. J. D., Stansfield J. H., Phillips G. L.* The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow restoration. *Hydrobiologia.* 1999. Vol. 395/396. P. 199–210.

*Reynolds W. W., Casterlin M. E.* Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm. *Am. Zool.* 1979. Vol. 19. P. 211–224.

*Samraoui B.* Branchiopoda (Ctenopoda and Anomopoda) and Copepoda from eastern Numidia, Algeria. *Hydrobiologia.* 2002. Vol. 470. P. 173–179.

*Sharma P. C., Pant M. C.* Population dynamics of *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller). *J. Plankton Res.* 1982. Vol. 4, No 3. P. 601–618.

*Sharma P. C., Pant M. C.* An energy budget for *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (Crustacea: Cladocera). *Hydrobiologia.* 1984. Vol. 111. P. 37–42.

*Stauffer J. R., Gates Jr. J. E., Goodfellow W. L.* Preferred Temperature of Two Sympatric Ambystoma Larvae: A Proximate Factor in Niche Segregation? *Copeia*, 1983. Vol. 4. P. 1001–1005.

*van Doorslaer W., Stocks R., Jeppesen E., Meester L.* Adaptive microevolutionary responses to simulated global warming in *Simocephalus vetulus*: a mesocosm study. *Global Change Biology.* 2007. Vol. 13. P. 878–886.

*Willmer P., Johnston S. G.* Environmental Physiology of Animals. *Blackwell Science Ltd, Blackwell publishing, USA*, 2005. 752 p.

Received December 5, 2013

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Вербицкий Владимир Борисович

зав. лаб., д. б. н.  
Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина РАН  
Некоузский р-н, пос. Борок, Ярославская обл.,  
Россия, 152742  
эл. почта: veb@ibiw.yaroslavl.ru

### Вербицкая Тамара Ивановна

научный сотрудник  
Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина РАН  
Некоузский р-н, пос. Борок, Ярославская обл.,  
Россия, 152742  
эл. почта: ksenia@ibiw.yaroslavl.ru

### Мальшева Ольга Анатольевна

младший научный сотрудник  
Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина РАН  
Некоузский р-н, пос. Борок, Ярославская обл.,  
Россия, 152742  
эл. почта: olgamalish@ibiw.yaroslavl.ru  
тел.: (48547) 24508

## CONTRIBUTORS:

### Verbitsky, Vladimir

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
152742, Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: veb@ibiw.yaroslavl.ru

### Verbitskaya, Tamara

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
152742, Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: ksenia@ibiw.yaroslavl.ru

### Malysheva, Olga

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
152742, Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: olgamalish@ibiw.yaroslavl.ru  
tel.: (48547) 24508