

УДК 639.3.03

УСТОЙЧИВОСТЬ ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ ТУГУНА *COREGONUS TUGUN* И НЕЛЬМЫ *STENODUS LEUCICHTHYS NELMA* К ВОЗДЕЙСТВИЮ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

Сергей Михайлович Семенченко, Наталья Владимировна Смешливая

Тюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Тюмень, Россия, nvsmeshlivaya@gmail.com, semsm07@yandex.ru

Аннотация. В лабораторных условиях изучали способность молоди тугуна и нельмы переносить условно кратковременное (3 ч) и продолжительное (3 сут) воздействие экстремально высоких температур. Исследования проводили с момента вылупления личинок до появления у сеголеток чешуйного покрова. Рыб перед опытами акклимировали в течение суток при температуре 21 °С. Затем поднимали температуру со скоростью 2 °С/ч до опытного значения. Аналогично после опытов снижали температуру. Результат оценивали по соотношению суммарного количества погибших рыб в течение опыта и погибших через сутки после его завершения. Максимальная температура, не вызывающая гибели рыб при условно продолжительном воздействии, последовательно возрастала в изученном интервале онтогенеза у тугуна с 22 до 26 °С, у нельмы — с 23 до 27 °С. Минимальная температура гибели всех опытных рыб при условно кратковременном воздействии, начиная с конца малькового периода, как у тугуна, так и у нельмы равнялась 29 °С. У ранних личинок этот показатель был равен 28 °С у тугуна и 27 °С у нельмы.

Ключевые слова: сиговые рыбы, тугун, нельма, личинки рыб, мальки, лабораторный опыт, термотолерантность, терморезистентность, летальная температура

RESISTANCE OF LARVES AND FRY OF *COREGONUS TUGUN* AND *STENODUS LEUCICHTHYS NELMA* TO EFFECTS OF HIGH TEMPERATURES

Sergey M. Semenchenko, Natalya V. Smeshlivaya

Tyumen Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Tyumen, Russia, nvsmeshlivaya@gmail.com, semsm07@yandex.ru

Abstract. The ability of juvenile tugun and nelma (white salmon) to sustain at conditionally short-term (3 h) and long-term (3 days) exposure to extremely high temperatures was studied in laboratory conditions. The experiment was provided from the moment of hatching of the larvae until the appearance of scale cover in the underyearlings. Before the experiments, the fish were acclimated for a day at the temperature of 21 °C. Then the temperature was raised at the rate of 2 °C/h to the experimental value. The temperature was lowered same way after the experiments. The result was evaluated by the ratio of the total number of dead fish during the experiment and the number of dead a day after its completion. The maximum temperature, which does not cause death of fish under conditionally long exposure, consistently increased in the studied interval of ontogeny in tugun from 22 to 26 °C, in white salmon from 23 to 27 °C. The minimum temperature of death of all experimental fish under conditionally short-term exposure, starting from the end of the juvenile period, was 29 °C for both species. In early larvae, this value was 28 °C for tugun and 27 °C for white salmon.

Keywords: whitefish, tugun, nelma, fish larvae, fry, laboratory experiment, thermal tolerance, thermal resistance, lethal temperature

В настоящее время в Российской Федерации с целью осуществления массового искусственного воспроизводства популяций ценных сиговых рыб (*Coregonidae*), находящихся в критическом состоянии, проводятся работы по формированию маточных стад в индустриальных условиях, наращиваются масштабы выращивания и выпуска жизнестойкой молоди (Литвиненко и др., 2015). В Сибири и на Урале по организационно-экономическим причинам в ряде случаев выращивание сиговых рыб осуществляется существенно южнее их ареала (Litvinenko et al., 2016). Как показывает рыбоводная практика, при выращивании сиговых в садках и в озерах в период летнего прогрева водоемов температура воды может достигать значений, приводящих к частичной или даже полной гибели рыбы. В связи с этим

при подборе водоемов для рыбоводных целей необходимо ориентироваться на предельно допустимые значения температуры, ограничивающие возможность выращивания молоди сиговых рыб — верхний температурный предел технологической нормы. Этот технологический показатель тесно связан с такой эколого-физиологической характеристикой, как верхняя граница зоны термотолерантности объекта выращивания. Под зоной термотолерантности понимается диапазон температуры среды, в котором организм способен существовать длительное время, нормально развиваясь (Лапкин и др., 1981; Лапкин, Соколов, 1989). При прогнозировании последствий экстремальных температурных воздействий на объект аквакультуры в случае аномальных или аварийных ситуаций актуальна оценка границ его зоны терморезистентности — диапазон температур, в котором организм способен находиться лишь ограниченное время, после чего происходят необратимые нарушения жизненно важных функций, приводящие к его гибели (Лапкин и др., 1981; Лапкин, Соколов, 1989). Тугун и нельма относятся к сравнительно новым перспективным объектам аквакультуры и искусственного воспроизводства, эколого-физиологические компоненты технологического процесса для которых находятся в стадии изучения. В частности, температурные границы жизнедеятельности этих видов рыб детально не изучены.

Цель исследования: экспериментально оценить значения верхней границы зон термотолерантности и терморезистентности в раннем постэмбриональном онтогенезе тугуна и нельмы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальные работы по оценке терморезистентности и термотолерантности личинок и мальков тугуна и нельмы проводили в лаборатории Госрыбцентра (г. Тюмень) в апреле–июне 2020 г. Материал для исследований доставили из Тобольского регионального рыбопитомника в виде проинкубированной икры на последнем этапе эмбриогенеза. Икра исследуемых видов была получена в октябре 2019 г. от производителей, выращенных на научно-производственном участке «Волково» (Тобольский район), исходно относящихся к популяциям р. Северной Сосьвы (уральский приток р. Оби).

Для определения верхней границы зоны термотолерантности в каждой серии опытов одновозрастную молодь по 10–20 экз. отсаживали в 5–6 аквариумов, в которых поддерживали опытную температуру от 22 до 29 °С с шагом 1,0 °С. Использовали аквариумы объемом 50 л, оснащенные термореле с нагревательными элементами. Циркуляцию и аэрацию воды в аквариумах обеспечивали за счет микрокомпрессоров. Начальная

температура во всех опытах составляла 21 °С. Продолжительность адаптации молоди к условиям опыта и акклимации к начальной температуре составляла 1 сут после посадки в аквариумы. Затем температуру в аквариумах поднимали со скоростью 2 °С/ч до определенного опытного значения. Колебания опытной температуры не превышали $\pm 0,2$ °С. Экспозиция воздействия опытной температуры составляла 3 сут. После завершения опытов температуру в течение 3 ч снижали до 21 °С и в течение последующих суток наблюдали за молодью с целью выявления латентного воздействия высоких температур. Учет погибших особей в опытах проводили ежедневно. При подсчетах суммировали число особей, погибших непосредственно в опыте, в течение последующих суток. В каждой серии опытов с одновозрастными рыбами регистрировали значения температуры гибели 0, 50 и 100% отсаженных рыб. Верхней границей зоны термотолерантности в серии опытов считали максимальную опытную температуру, при которой выживало 100% рыб. Молодь кормили науплиями артемии на уровне поддерживающего рациона. Ежедневно проводили чистку аквариумов и частичную подмену воды — до 50%. Температуру подменяемой воды выравнивали до опытных значений. Всего с каждым видом было проведено по 6 серий опытов с молодью разной массы. Исследованиями охвачен период постэмбрионального онтогенеза от первой личиночной стадии до этапа сеголетки.

Методика оценки верхней границы терморезистентности, в общих чертах, аналогична описанной для термотолерантности. С целью имитации хода температур в течение наиболее теплого периода суток, экспозиция при повышенной температуре составляла три часа. Значения опытных температур были выбраны в соответствии с термическими условиями в естественных водоемах в теплый период года — от 24 до 30 °С. После акклимации к лабораторным условиям при 21 °С температуру в опытных аквариумах каждой серии поднимали до заданного значения, после чего поддерживали ее на постоянном уровне в течение трех часов. В последующие три часа температуру равномерно понижали до первоначальной величины — 21 °С. Количество погибших рыб подсчитывали через сутки после завершения опыта. Опыты в каждой серии проводили с интервалом температур в 1 °С. Молодь в опытах не кормили.

Этапы личиночного и малькового развития проведены по Ж.А. Черняеву (1982): X — этап смешанного питания; XI — полное экзогенное питание; XII — дифференциация непарных плавников; XIII — наполнение плавательного пузыря воздухом; XIV — собственно мальковый; XV — сеголетковый.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты опытов по оценке влияния высоких температур на молодь тугуна и нельмы представлены в таблицах 1 и 2.

Устойчивость к длительному (3 сут) воздействию высоких температур как тугуна, так и нельмы возрастает в постэмбриональном онтогенезе. Значение температуры, не оказывающей негативного влияния на выживаемость рыб в опыте, от начала к концу личиночного периода тугуна увеличивалось с 22 до 25 °С, у нельмы — с 23 до 24 °С. У ранних сеголеток тугуна этот показатель составил 26 °С, у сеголеток нельмы — до 27 °С. Минимальная температура опыта, приводящая к полной гибели рыб, на изучаемом интервале онтогенеза у тугуна изменялась с 28 до 29 °С, а у нельмы — с 27 до 29 °С.

При кратковременном (3 ч) воздействии температуры на выживаемость молоди тугуна и нельмы общий характер зависимости был такой же, как и при длительном воздействии, с увеличением значений оцениваемых показателей на 1–2 °С (таблицы 1 и 2).

Верхняя граница терморезистентности тугуна и нельмы существенно не отличается (рис. 1 и 2), достигая на XII этапе 29 °С, в дальнейшем не изменяется. Верхняя граница термотолерантности (верхняя пороговая летальная температура) возрастает в течение личиночного периода и достигает максимума у сеголеток. В результате диапазон температур зоны терморезистентности по мере личиночно-малькового развития сужается с 4–6 °С до 2–3 °С. В целом можно сделать вывод, что личинки тугуна более устойчивы к негативному влиянию

Таблица 1. Результаты опытов по оценке воздействия высоких температур на выживаемость личинок (X–XIII этапы развития), мальков (XIV этап развития) и сеголеток тугуна (XIV этап развития) при экспозиции 3 сут и 3 ч
Table 1. Results of the experiments on evaluation of the effects of high temperatures on the survival of larvae (X–XIII stages of development), fry (XIV stages) and underyearlings (XIV stage) of tugun at the exposure of 3 days and 3 hours

Этап развития	Масса рыб*, мг	Длина рыб*, мм	Выживаемость, %	Температура, °С	
				Экспозиция 3 сут	Экспозиция 3 ч
X	3,5–3,8	9,3–9,5	100	22	24
			≥ 50	25	27
			0	28	28
XI	7,0–9,3	11,7–12,5	100	23	26
			≥ 50	26	27
			0	28	28
XIII	20,7–28,2	16,2–18,3	100	25	26
			≥ 50	26	28
			0	29	29
XIII	88,8	23,5	100	–	27
			≥ 50	–	28
			0	–	29
XIII–XIV	279,7	31,4	100	25	–
			≥ 50	26	–
			0	28	–
XV	771,9–963,0	42,9–44,6	100	26	27
			≥ 50	27	28
			0	29	29

Примечание: * — средние значения массы и длины рыб из разных повторностей опыта

Таблица 2. Результаты опытов по оценке воздействия высоких температур на выживаемость личинок (X–XIII этапы развития) и сеголеток тугуна (XIV этап развития) нельмы при экспозиции 3 сут и 3 ч
Table 2. Results of the experiments on evaluation of the effects of high temperatures on the survival of larvae (X–XIII stages of development) and fry (XIV stages) of tugun and nelma at the exposure of 3 days and 3 hours

Этап развития	Масса рыб*, мг	Длина рыб*, мм	Выживаемость, %	Температура, °С	
				Экспозиция 3 сут	Экспозиция 3 ч
X	15,4	14,8	100	23	25
			≥ 50	24	26
			0	27	27
XII	27,1–32,3	18,7–20,3	100	23	27
			≥ 50	26	27
			0	28	28
XIII	43,8–66,0	21,7–23,9	100	24	27
			≥ 50	26	28
			0	28	29
XIII	209,8–226,2	29,2–30,5	100	24	27
			≥ 50	26	28
			0	28	29
XV	799,6–860,1	46,5–48,0	100	26	27
			≥ 50	27	28
			0	28	29
XV	1993,9–2666,1	58,9–63,2	100	27	28
			≥ 50	28	28
			0	29	29

Примечание: * — средние значения массы и длины рыб из разных повторностей опыта

янию высоких температур по сравнению с личинками нельмы, что подтверждается в отдельных опытах при совместных посадках этих видов. На мальковом и сеголетковом этапах ситуация меняется на противоположную.

Исходя из принципа «предосторожного подхода», верхним пределом технологической нормы считали значения температуры на 1 °С меньше верхней границы зоны термотолерантности (рис. 1 и 2, таблица 3).

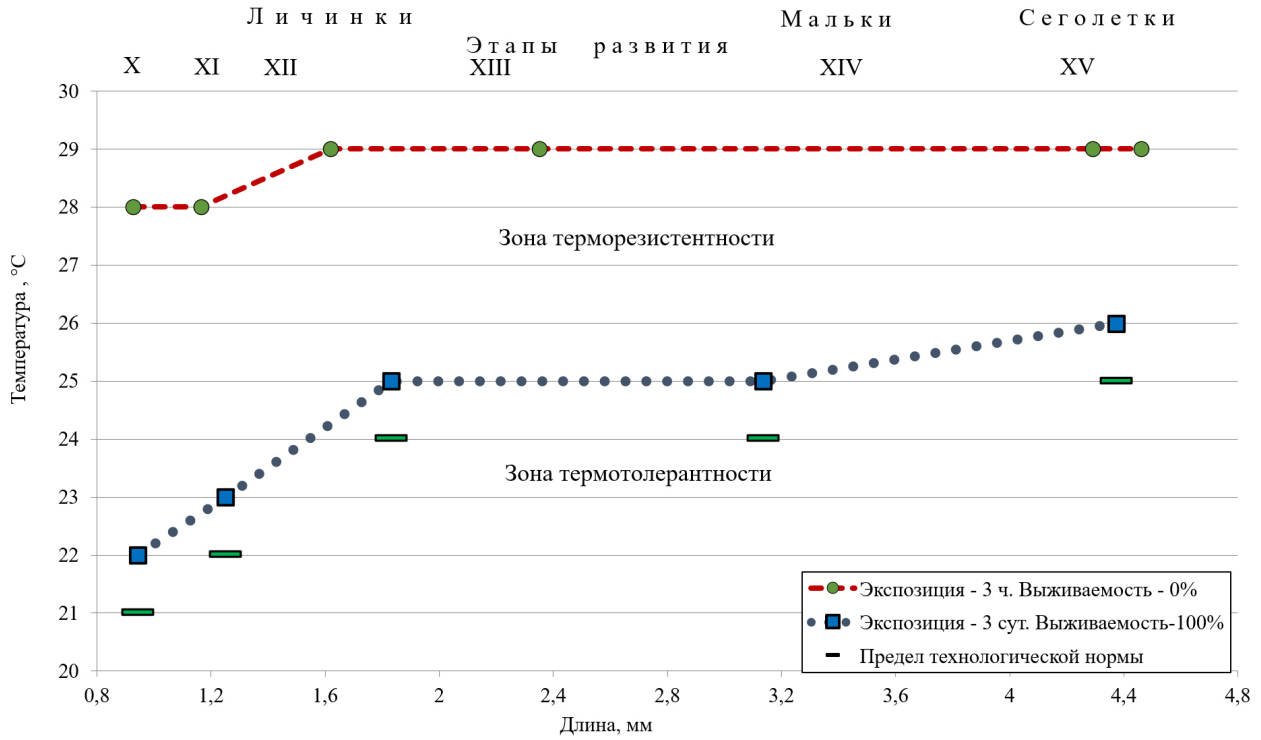


Рис. 1. Верхние границы зон терморезистентности (экспозиция 3 ч) и термотолерантности (экспозиция 3 сут) в раннем постэмбриональном онтогенезе тугуна
 Fig. 1. The upper boundaries of the zones of thermal resistance (3-hour exposure) and thermal tolerance (3-day exposure) in the early postembryonic ontogenesis of tугun

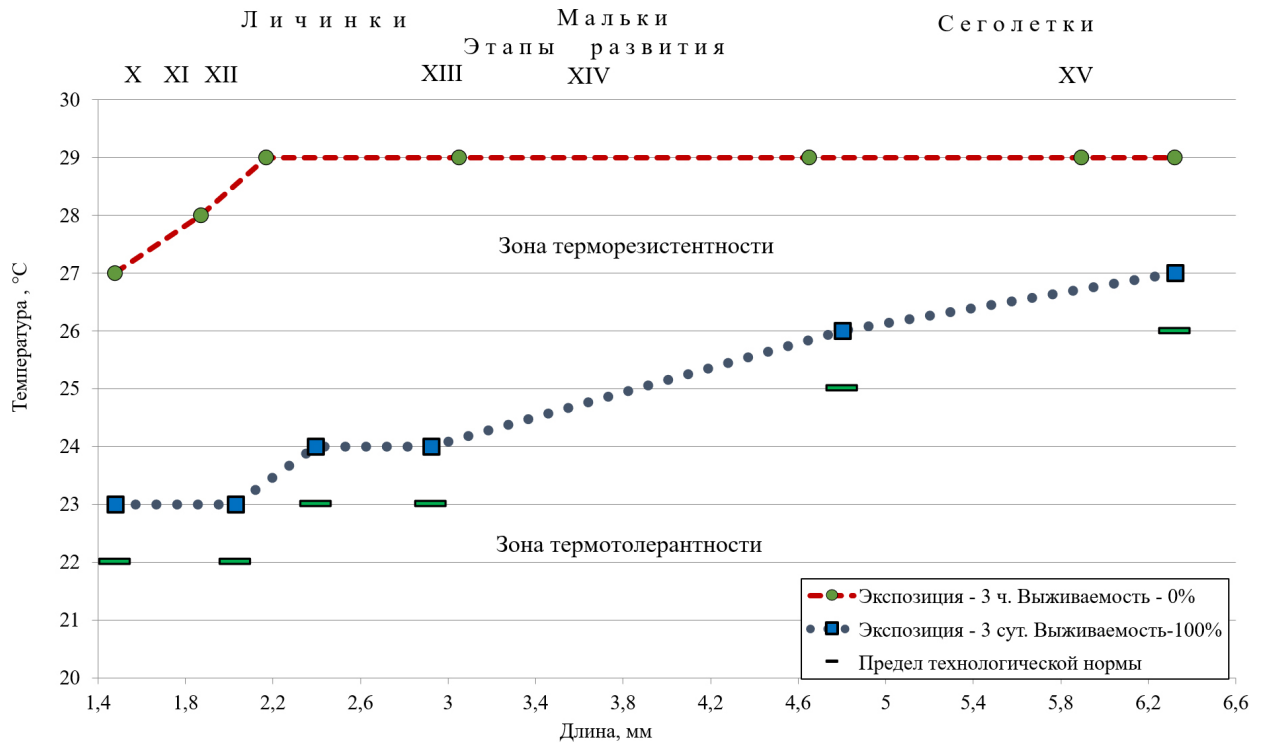


Рис. 2. Верхние границы зон терморезистентности (экспозиция 3 ч) и термотолерантности (экспозиция 3 сут) в раннем постэмбриональном онтогенезе нельмы
 Fig. 2. The upper boundaries of the zones of thermal resistance (3-hour exposure) and thermal tolerance (3-day exposure) in the early postembryonic ontogenesis of nelma

Таблица 3. Верхние пределы технологической нормы температуры при выращивании молоди тугуна и нельмы
Table 3. The upper limits of normal hatchery temperature for rearing juvenile tugun and nelma

Вид	Ранние личинки*	Поздние личинки	Мальки	Сеголетки
	Температура, °С			
Тугун	21	24	24	25
Нельма	22	23	24	25

Примечание: * — к «ранним личинкам» условно отнесен период личиночного развития до этапа заполнения плавательного пузыря (XIII этап развития)

Выявленный у тугуна и нельмы эффект повышения устойчивости к воздействию высоких температур по мере личиночно-малькового развития может иметь адаптационный характер. Молодь сиговых рыб в большинстве популяций до сеголеткового этапа нагуливается в пойменных мелководных водоемах (сорах) речных систем (Москаленко, 1971; Шулаев, Филатов, 1989; и др.), которые в середине лета могут прогреваться до сублетальных температур. Попадание в мае–июне личинок сиговых в температурные условия, превышающие по значению верхнюю границу зоны термотолерантности, в пределах ареала маловероятно.

Известно, что абсолютные значения температурных критериев жизнедеятельности рыб существенно зависят от ряда факторов (возраст, размеры, стадия развития; время года, режим акклимации перед опытами, методика экспериментов и т. д.), что затрудняет корректное сравнение полученных и литературных данных (Голованов, 2013). Наиболее близкой по физиологическому смыслу к показателю «верхняя граница зоны терморезистентности» является верхняя пороговая летальная температура. В частности, для молоди чира (*C. nasus*) этот показатель в весенне-летний период определен на уровне 28,5–30,3 °С (Шкорбатов, 1963); для чудского сига (*C. lavaretus marenoides*) — 26,6–29,5 °С (Черникова, 1964). Верхняя граница зоны термотолерантности байкальского омуля (*C. migratorius*), оцененная по аналогичной нашему исследованию методике, в процессе личиночного и малькового развития смещается с 24 до 27 °С (Семенченко, 1994). Приведенные примеры позволяют полагать, что молодь тугуна и нельмы существенно не отличается от других видов сиговых рыб по устойчивости к воздействию экстремально высоких температур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Верхняя граница зоны термотолерантности последовательно возрастает в личиночный и мальковый периоды развития у тугуна с 22 до 26 °С, у нельмы — с 23 до 27 °С.

Минимальная температура гибели всех опытных рыб при условно кратковременном воздействии, начиная с конца малькового периода (этап заполнения плавательного пузыря), как у тугуна, так и у нельмы равна 29 °С. У ранних личинок этот показатель был равен 28 °С у тугуна и 27 °С у нельмы.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-плюс. 300 с.
- Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. 1981. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоологич. журнал. Т. 60. Вып. 12. С. 1792–1801.
- Лапкин В.В., Соколов В.А. 1989. Термостойчивость рыб при различных скоростях изменения температуры воды / Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. 7 Всесоюз. конф. Ярославль. Т. 1. С. 258–259.
- Литвиненко А.И., Семенченко С.М., Капустина Я.А. 2015. Искусственное воспроизводство ценных видов рыб Урала и Сибири: состояние, проблемы и перспективы // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 74–84.
- Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири (Биологические основы промышленной эксплуатации и воспроизводства сырьевых запасов). М.: Пищ. пром-сть. 184 с.
- Семенченко С.М. 1994. Экологические основы искусственного воспроизводства баргузинской популяции байкальского омуля. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.. 26 с.
- Черникова В.В. 1964. Интенсивность дыхания молоди чира (*Coregonus nasus*), отношение ее к температуре, содержанию кислорода и угольной кислоты в воде // Изв. ГосНИОРХ. Т. 58. С. 117–122.
- Черняев Ж.А. 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Легкая и пищ. пром-сть. 128 с.
- Шкорбатов Г.Л. 1963. Акклиматизация сиговых рыб в водоемах Харьковской области // Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. Т. 13. С. 242–254.
- Шулаев Е.Н., Филатов А.Ю. 1989. Относительная численность и рост молоди сиговых рыб реки Соби // Тр. ГосНИОРХ. Вып. 305. С. 125–134.
- Litvinenko A., Semenchenko S., Smeshlivaya N., Sorgeloos P. 2016. Modern aquaculture of whitefish in Ob basin in Siberia, Russia // World aquaculture. № 3. P. 20–23.