



На правах рукописи

**Голованов  
Владимир Константинович**

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПОВЕДЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ  
В ТЕРМОГРАДИЕНТНЫХ УСЛОВИЯХ**

Специальность 03.02.06 – ихтиология

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

**26 АПР 2012**

Москва 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном  
бюджетном учреждении науки  
Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор,  
**Решетников Юрий Степанович**  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Член-корреспондент РАН,  
доктор биологических наук, профессор  
**Немова Нина Николаевна**  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Карельского НЦ РАН

доктор биологических наук, профессор  
**Кляшторин Леонид Борисович**  
Федеральное государственное унитарное предприятие  
Всероссийский институт рыбного хозяйства и океанографии

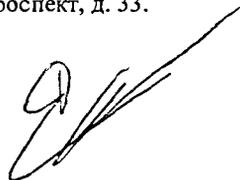
**Ведущая организация:** Биологический факультет  
Московского государственного университета  
им. М.И. Ломоносова (МГУ)

Защита диссертации состоится 16 мая 2012 в 11.00 на заседании диссертационного совета Д 002.213.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел./Факс: (495) 952-35-84, E-mail: zashita@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан «12» апреля 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного Совета  
кандидат биологических наук



Е.А. Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Одна из важнейших задач ихтиологии – исследование адаптаций рыб к среде обитания. К числу основных абиотических факторов, влияющих на рост, развитие, питание, воспроизводство, поведение и распределение рыб относится температура воды (Никольский, 1974). Жизненные циклы и сезонные ритмы рыб, особенно населяющих пресноводные водоемы бореальной зоны, в значительной мере обусловлены колебаниями температуры. Долговременные климатические тренды, масштабные температурные аномалии и термальное загрязнение водоемов приводят к существенному изменению условий обитания. Влияние температуры окружающей среды на жизнедеятельность рыб, проявляющееся на клеточном, тканевом, организменном, видовом и популяционном уровнях, подробно освещено в работах многих отечественных (Винберг, 1956; Ивлев, 1958; Строганов, 1962; Карпевич, 1975; Слоним, 1986; Виленкин, 1977; Шатуновский, 1980; Озернюк, 2006; Карамушко, 2007 и др.) и зарубежных авторов (Brett, 1971a; Precht et al., 1973; Coutant, 1975; Reynolds, 1977; Cherry, Cairns, 1982; Jobling, 1994; Beitinger et al., 2000; Angilletta, 2009 и др.).

В процессе длительного эволюционного развития у рыб, как пойкилотермных организмов, выработались адаптации, позволяющие им существовать в широком температурном диапазоне: от  $-2.0$  до  $+52^{\circ}\text{C}$ . Развитие этих адаптаций происходило на основе физиолого-биохимических и поведенческих механизмов (Fry, 1974; Александров, 1985; Ушаков, 1989; Shulman, Love, 1999; Озернюк, 2000a; Ночачка, Сомеро, 2003; Немова, Высоцкая, 2004). Известно несколько основных форм температурных адаптаций рыб. 1. Температурная акклимация, связанная с компенсаторными изменениями обмена веществ в течение одной-двух недель, проявляется практически во всем диапазоне температуры жизнедеятельности (Проссер, 1977; Хлебович, 1981). 2. Терморегуляционное поведение – самопроизвольный выбор определенной температуры в градиентных условиях (Ивлев, 1958; Brett, 1971b; Fry, 1947, 1971; Coutant, 1977; Reynolds, 1977; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Cherry, Cairns, 1982; Кауфман, 1989). 3. Адаптация к кратковременному пребыванию в узкой зоне сублетальных значений температуры у верхних и нижних границ жизнедеятельности (Шкорбатов, 1973; Алабастер, Ллойд, 1984; Озернюк, 2000a; Beitinger et al., 2000). 4. Оцепенение или спячка, во время которой рыбы переживают неблагоприятные условия с минимальным расходом запасных питательных веществ (Шмидт-Ниельсен, 1982). Поведенческая реакция – наиболее быстрый и энергетически выгодный способ избежать неблагоприятных условий среды, в то время как биохимическая адаптация часто является крайним средством, к которому организм прибегает в случае невозможности использовать поведенческие или физиологические механизмы (Хочачка, Сомеро, 1988; Ночачка, Сомеро, 2002; Немова, Высоцкая, 2004).

Перепады температуры между разными биотопами и станциями и постоянно возникающие температурные градиенты в природных водоемах – реальность, с которой сталкиваются рыбы в течение всего жизненного цикла. Поскольку между окончательно избираемой температурой и значениями эколого-

физиологического оптимума существует тесная корреляционная зависимость (Brett, 1971b; Jobling, 1981), терморегуляционное поведение напрямую связано с оптимизацией процессов жизнедеятельности (Larkin, 1985; Константинов и др., 1991, 2005; Зданович, Пушкарь, 2007а, б). Не менее важны приспособления к сублетальным значениям температуры вблизи границ существования. Именно эти две формы адаптации – терморегуляционное поведение и приспособления к сублетальной температуре, характеризуют оптимум и пессимум жизнедеятельности рыб (Познанин, 1982; Jobling, 1994; Озернюк, 2000а; Beitinger et al., 2000).

В то же время многие эколого-физиологические и поведенческие аспекты температурных адаптаций у пойкилотермных животных изучены недостаточно. Данные о термоизбирании и распределении в градиенте температуры, о верхней температурной границе существования пресноводных рыб, особенно видов, населяющих водоемы борсальной зоны России, немногочисленны (Лапкин и др., 1979, 1981; Cherry, Cairns, 1982; Кауфман, 1989; Beitinger et al., 2000). Сезонные и возрастные особенности термоизбирания и распределения, а также верхняя летальная температура определялись, как правило, для 1-2-х сезонов или коротких отрезков онтогенеза (Лапкин и др., 1979, 1981; Christiansen et al., 1997; Beitinger et al., 2000). Сравнительно мало исследований по совместному влиянию температурного и трофического факторов, а также изучению разных форм поведения рыб в условиях термоградиента (Wildhaber, Crowder, 1990; Christiansen et al., 1997; Pavlov et al., 2000). Соотношение уровня окончательно избираемой и верхней летальной температуры у разных по экологии видов рыб, обитающих в пресных водоемах России, изучено недостаточно (Лапкин и др., 1979; Озернюк, 2000а). Методические подходы и экспериментальные установки, существовавшие ранее, не позволяли выяснить многие особенности термоизбирания, что потребовало разработки новых методов.

**Цель работы** – выяснить эколого-физиологические и поведенческие закономерности распределения пресноводных рыб в термоградиентных условиях.

**Задачи исследования:**

1. Разработать методы и экспериментальные установки для изучения распределения и поведения рыб в термоградиентных условиях, а также для определения верхней летальной температуры рыб.

2. Выявить видовые и внутривидовые особенности распределения и поведения рыб в термоградиентных условиях.

3. Определить суточную, сезонную и онтогенетическую динамику распределения и поведения рыб в градиенте температуры, а также значения верхней сублетальной и летальной температуры.

4. Оценить влияние различных эколого-физиологических факторов и форм поведения на термоизбирание у рыб.

5. Установить соотношение температурного оптимума и пессимума у рыб.

6. Сравнить распределение, термоизбирание и уровень верхней летальной температуры у рыб в лабораторных и природных условиях.

**Научная новизна.** Разработаны новые методы и термоградиентные установки, позволяющие исследовать распределение и терморегуляционное пове-

дение рыб в течение длительного времени с учетом видовых и возрастных особенностей, а также установки для определения верхней летальной температуры рыб в широком диапазоне скоростей нагрева.

Показано, что терморегуляционное поведение, как одна из форм температурной адаптации, проявляется у всех исследованных видов. Распределение и поведение рыб в процессе термоизбирания делится на два этапа: переходный и этап стабилизации. Выявлены видовые особенности поведения и распределения рыб разных экологических групп. На примере леща и плотвы впервые установлена внутривидовая дифференциация показателей термоизбирания. Впервые определена динамика распределения и терморегуляционного поведения в онтогенезе рыб. Способность к термоизбиранию появляется на личиночных этапах развития. Максимальные значения окончательно избираемой и верхней летальной температуры отмечены у сеголетков и годовиков, с увеличением возраста рыб значения этих показателей снижаются.

Установлены сезонные различия в термоизбирании у рыб. Выбор окончательно избираемой температуры в разные сезоны определяется взаимодействием экзогенных (температура акклимации, наличие корма) и эндогенных (стадия зрелости гонад, «упитанность») факторов. Впервые показано влияние физиологического состояния (голод, болезнь, стадия зрелости гонад, действие нейропептидов) на поведение и распределение пресноводных рыб в условиях температурного градиента, а также роль разных форм поведения (исследовательского, территориального и пищевого) в термоизбирании у рыб.

У 21-го вида пресноводных рыб, обитающих в водоемах бореальной зоны России, впервые определены оптимальные и пессимальные значения температуры. На основе полученных данных предложено разделение рыб на группы в соответствии с уровнем окончательно избираемой и верхней летальной температуры, и температурным диапазоном жизнедеятельности.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Терморегуляционное поведение, как одна из форм температурной адаптации, характерно для всех исследованных видов рыб. Выбор температурной зоны происходит в два этапа: переходный и этап стабилизации. Распределение и поведение в условиях термоградиента различно у рыб разных экологических групп и тесно связано с температурными условиями обитания.

2. Существуют не только видовые, но и внутривидовые различия в термоизбирании у рыб, что приводит к расширению области обитания в термоградиентных условиях.

3. Распределение и терморегуляционное поведение, а также верхняя температурная граница жизнедеятельности пресноводных рыб изменяются в онтогенезе и по сезонам года. Значения окончательно избираемой и летальной температуры максимальны летом, у молоди они выше, чем у взрослых рыб.

4. Различные экзогенные (температура акклимации, наличие корма) и эндогенные (стадия зрелости гонад, «упитанность») факторы изменяют распределение и поведение рыб в термоградиентных условиях. Термоизбирание реализуется

на фоне других форм поведения – исследовательского, территориального и пищевого.

5. Показатели термоизбирания и термоустойчивости, выявленные в лабораторных условиях, позволяют прогнозировать поведение и распределение рыб в естественных водоемах.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты вносят весомый вклад в развитие общей теории адаптаций животных к факторам среды, в частности к температуре. Они позволяют оценить эколого-физиологический оптимум и свидетельствуют о важном значении температуры в жизнедеятельности рыб разных экологических групп. Выявленные видо-вые, внутривидовые, возрастные и сезонные особенности термоизбирания и термоустойчивости позволяют глубже понять механизмы, лежащие в основе реализации эффективного роста и питания тепло- и холодолюбивых видов рыб в естественных условиях. Данные о верхней сублетальной и летальной температуре у рыб различных возрастных групп необходимы для разработки нормативов сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий, а также прогнозирования поведения и распределения рыб в естественных и искусственных водоемах. Полученные результаты могут быть использованы в качестве справочного материала в рыболовстве и аквакультуре, а также в курсах лекций по ихтиологии, гидробиологии и экологии.

**Апробация работы.** Результаты работы были представлены на 17 Международных и 27 Всесоюзных/Всероссийских конференциях (Паланга, 1985; Ярославль, 2000, 2004, 2006, 2011; Суздаль, 1988; Москва, 1989, 2000, 2003, 2007; Борок, 1994, 1996, 1997, 1998, 2002, 2003, 2005, 2008, 2010, 2011; Ювяскюля, Финляндия, 1992; Вааса, Финляндия, 1995; Санкт-Петербург, 1995, 2000, 2001, 2005, 2010; Иваново, 1999; Петрозаводск, 1999, 2000, 2001, 2007, 2009, 2010; Тольятти, 2001; Черноголовка, 2001; Дубна, 2002; Вологда, 2008; Казань, 2011.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 56 научных работ, из них 18 в журналах из списка ВАК, 34 статьи в других изданиях и 2 раздела в коллективных монографиях.

**Структура работы.** Диссертация изложена на 250 стр. и состоит из введения, 7 глав (обзора литературы, материалов и методов исследования, результатов исследований и их обсуждения), выводов и списка цитируемой литературы, включающего 264 отечественных и 260 иностранных источников, иллюстрирована 24 таблицами и 46 рисунками. Работа выполнена в соответствии с заданиями и НИР Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (№ г/р 0102420020368, 0120.0603833, 01200952653), гранта РФФИ № 98-04-48458 и программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

**Благодарность.** Выражаю глубокую благодарность моим коллегам и авторам совместных публикаций, особенно В.В. Лапкину, А.М. Свирослому, А.К. Смирнову, М.И. Базарову, Е.И. Извекову и Д.С. Капшаю, принимавшим уча-

стие в разработке методов, в проведении ряда экспериментов и в сборе полевого материала.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы

В главе представлены сведения о роли температуры в жизнедеятельности рыб, о формах и взаимосвязи температурных адаптаций. Рассмотрены биохимические, физиологические и поведенческие аспекты адаптаций рыб к температурным условиям среды. Проанализированы существующие методы изучения температурных адаптаций рыб в естественных и экспериментальных условиях.

### Глава 2. Материал и методы исследования

Исследования выполнены в 1974-2011 гг. на 27 видах пресноводных рыб, относящихся к 9 семействам: Acipenseridae (сибирский осетр *Acipenser baerii*, стерлядь *Acipenser ruthenus*, бестер – гибрид белуги *Huso huso* и стерляди), Salmonidae (радужная форель *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*), Coregonidae (пелядь *Coregonus peled*, европейская ряпушка *Coregonus albula*), Esocidae (обыкновенная щука *Esox lucius*), Cyprinidae (синец *Abramis ballerus*, лещ *Abramis brama*, уклейка *Alburnus alburnus*, густера *Blicca bjoerkna*, серебряный карась *Carassius auratus gibelio*, золотой или обыкновенный карась *Carassius carassius*, сазан или обыкновенный карп *Cyprinus carpio*, пескарь *Gobio gobio*, язь *Leuciscus idus*, обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus*, чехонь *Pelecus cultratus*, белоглазка *Abramis sapa*, плотва *Rutilus rutilus*), Cobitidae (вьюн *Misgurnus fossilis*), Lotidae (налим *Lota lota*), Percidae (обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus*, речной окунь *Perca fluviatilis*, обыкновенный судак *Sander lucioperca*, берш *Sander volgense*), Odontobutidae (головешка-ротан *Percottus glenii*).

Большинство исследованных видов широко распространено в водоемах северо-запада России, отличается по образу жизни и характеру питания. Рыб отлавливали в Рыбинском водохранилище, его притоках и близлежащих водоемах или выращивали на экспериментальной прудовой базе «Сунога» ИБВВ РАН. В лаборатории рыб акклимировали в течение 7-14 дней к температуре, близкой к средним сезонным значениям (1-5°C зимой, 10-12°C весной и осенью и 18-22°C летом) и содержали в условиях естественного фотопериода.

Избираемая (ИТ) и окончательно избираемая (ОИТ) температура определялись методом «конечного термопреферендума» (Badenhuizen, 1967) в специально сконструированных термоградиентных установках (рис. 1, А) с горизонтальным градиентом температуры 0.05-0.08°C/см. Общая длина сообщающихся камер в установках различного типа составляла 1.5, 2.4, 4.2 и 10.0 м. Градиент температуры создавался охлаждением и нагревом воды в концевых камерах установки, разница температуры в которых составляла 15-25°C. Распределение рыб регистрировали визуально или с помощью видеокамеры. Продолжительность опытов составляла 10-14 сут.

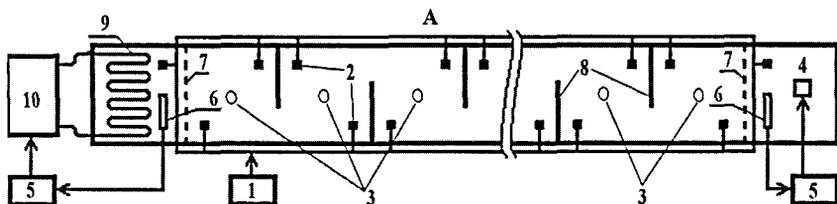
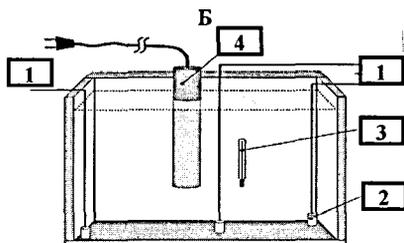


Рис. 1. Схема экспериментальных установок для определения избегаемой (А), а также сублетальной и летальной (Б) температуры: 1 – компрессор, 2 – распылитель, 3 – термометр (электронный датчик), 4 – нагреватель, 5 – терморегулятор, 6 – датчик температуры, 7 – сетка-ограждение, 8 – неполные перегородки между отсеками, 9 – теплообменник, 10 – холодильный агрегат.



**Избегаемая и шоковая температура** определялись в установках без перегородок, а градиент температуры создавался встречными потоками теплой и холодной воды со сливом в центре установки. Избегаемой считалась температура, вызывающая изменение направления движения рыб на противоположное, шоковой – температура, вызывающая мгновенное нарушение координации движений.

**Верхняя сублетальная и летальная температура (ВЛТ)** определялись методом критического термического максимума (КТМ) и хронического летального максимума (ХЛМ) (Becker, Genoway, 1979; Beitinger et al., 2000). При определении КТМ нагрев воды в аквариуме (рис.1, Б) со скоростью 4-60°C/ч продолжали до потери равновесия (переворот рыб на бок). Перенос в воду с температурой на 3-4°C ниже сохранял жизнеспособность рыб. Продолжая нагрев до прекращения движения жаберных крышек, фиксировали значение летальной температуры (ЛТ). При определении ХЛМ воду нагревали с медленной скоростью 0.04-0.08°C/ч (1-2°C/сут) до прекращения движения жаберных крышек. Продолжительность экспериментов в зависимости от сезона составляла 13-30 сут при медленной скорости и 5-0.3 ч при скоростях нагрева воды 4-60°C/ч.

Всего в различных экспериментах использовано 5000 экз. рыб (табл. 1). Полевые наблюдения за распределением и поведением рыб (1200 экз.) проводили с помощью тралово-гидроакустической съемки на Рыбинском, Горьковском и Ивановском водохранилищах, используя эхолоты Scipper 607, Hondex-301и Simrad EY-M с антенной 74AA/AP (70 кГц).

Все опыты проведены в 2-3-х повторностях. Достоверность различий между показателями оценивали по критерию Стьюдента (t) или Фишера (F),  $p \leq 0.05$ .

**Таблица 1.** Объем экспериментального материала.

Задача исследования	Вид рыбы	Экз.
Определение видовых и внутривидовых особенностей распределения и поведения рыб в условиях термоградиента	Сибирский осетр, радужная форель, пелядь, щука, синоп, лещ, уклейка, густера, серебряный и золотой карась, карп, пескарь, язь, голяк, плотва, вьюн, налим, ерш, окунь, судак, ротан	1800
Изучение избираемой и окончательно избираемой температуры у рыб разного возраста	Радужная форель, лещ, синоп, золотой карась, карп, плотва, окунь	800
Определение суточных и сезонных особенностей термоизбирания у рыб разного возраста	Радужная форель, лещ, синоп, золотой карась, карп, плотва, окунь	800
Изучение эколого-физиологических и поведенческих особенностей распределения рыб в термоградиенте	Радужная форель, лещ, синоп, золотой и серебряный карась, карп, плотва, окунь	400
Определение верхней сублетальной и летальной температуры у рыб разного возраста в разные сезоны	Радужная форель, лещ, синоп, золотой и серебряный карась, карп, плотва, окунь	1200
Исследование поведения и распределения рыб в естественных условиях (полевые данные)	Ряпушка, стерлядь, бестер, лещ, синоп, белоглазка, чехонь, плотва, окунь, судак, берш, налим	1200

### Глава 3. Особенности распределения и поведения рыб разной экологии в термоградиентных условиях

Поведение – одна из сложнейших форм проявления жизнедеятельности животных, обеспечивающая пластичность по отношению к быстрым изменениям среды. Акустические, оптические, гидродинамические и электрические поля, освещенность, температура и содержание кислорода создают неоднородность среды и необходимость выбора (Протасов, 1978; Павлов, 1979; Гирса, 1981; Кляшторин, 1982). Распределение кормовых организмов и хищников, формирующих в водоеме системы триотрофа, также неоднородно (Мантейфель, 1980, 1987; Михеев, 2006; Михеев и др., 2010). Поэтому при оценке распределения и поведения рыб в естественных и искусственных термоградиентных условиях следует учитывать влияние биотических и абиотических факторов.

В природных и экспериментальных условиях рыбы самопроизвольно выбирают определенную температурную зону, проявляя реакцию термоизбирания или термопреферендума (Fry, 1947; Ивлев, Лейзерович, 1960). Предполагают, что зона избираемой температуры представляет собой область эколого-физиологического оптимума роста и питания пойкилотермных и гомойотермных животных (Ивлев, Лейзерович, 1960). К моменту начала наших исследований опыты по изучению поведения и распределения рыб в термоградиентных условиях, как правило, проводились в коротком временном интервале (минуты, часы). Эксперименты большей продолжительности были единичны (De Vlaming, 1971; Reutter, Herdendorf, 1974; Coutant, 1975; Crawshaw, 1975).

При этом обычно исследовались виды, обитающие в пресных водах США и Канады, данные для рыб пресных водоемов России практически отсутствовали.

**Особенности поведения и распределения рыб в процессе термоизбирания в экспериментальных условиях.** В кратковременных (2-12 ч) опытах на примере молоди карповых и окуневых видов показано, что температурный выбор начинается вскоре после посадки рыб в экспериментальную установку. Непродолжительный, около 0.5-1 ч, период ознакомления с новой обстановкой сменяется перемещением в другие отсеки градиентной установки. Сеголетки леща, густеры, карпа, плотвы и окуня после акклимации к летней температуре 18-20°C через час концентрировались в отсеках с температурой 21-23°C, а затем с температурой 25-29°C. Выбор температуры группой рыб происходил быстрее по сравнению с одиночными особями.

В опытах продолжительностью 10-14 сут на молоди леща, синца, золотого карася, карпа, плотвы, окуня, ерша, сибирского осетра, пеляди и радужной форели выяснено, что процесс термоизбирания делится на два этапа – переходный (избираемые температуры) и стабильного выбора (зона окончательно избираемых температур). На первом этапе значения избираемой температуры значительно варьируют, на втором этапе происходит стабилизация температурного выбора. Подобное деление процесса термоизбирания на два периода – «акклимации» и стационарного предпочтения температуры было предложено ранее (Reutter, Herdendorf, 1974).

Метод графической интерполяции результатов кратковременных опытов у рыб, прошедших акклимацию к разным температурам, позволяет рассчитывать предполагаемые зоны ОИТ с ошибкой, не превышающей 1°C (Reynolds, Casterlin, 1979). Парадигма «конечного преферендума» Фрая (Fry, 1947) предполагает два способа определения ОИТ: 1 – графический, с использованием значений акклимационной и избираемой температуры; 2 – по выбору зоны, которую рыбы достигают независимо от температуры акклимации. Большинство исследователей в качестве критерия ОИТ выбирают среднесуточную избираемую температуру, которая в течение 1-3-х суток варьирует незначительно ( $p > 0.05$ ). Такой методический подход принят в работах на всех типах градиентных установок: линейных горизонтальных, вертикальных, круговых, двухкамерных ихтиотронах (McCauley, 1977; Reynolds, Casterlin, 1977a). В наших длительных опытах для определения зоны ОИТ принят 3-х суточный критерий стабильного выбора, когда в течение трех последовательных дней опыта достоверные различия среднесуточных значений ИТ отсутствовали.

**Видовая специфика распределения и поведения рыб разных экологических групп** исследована в летний сезон при температуре акклимации – 18±2°C (у пеляди, радужной форели и налима – 15±2°C). Значения ОИТ у молоди рыб варьировали от 31 до 14°C (табл. 2). Амплитуда колебаний показателя только в пределах одного семейства карповых достигала 15°C: максимальные значения ОИТ 29-31°C отмечены у карпа, минимальные – 16.5-17.0°C у голяна. Высокий уровень ОИТ 27 °C выявлен у вида-вселенца ротана. У представителей

других семейств отмечены более низкие значения ОИТ: от 26°C у окуня до 14-17.0°C у радужной форели и налима.

Значения ОИТ отличаются у тепло- и холодолюбивых видов рыб, а разница ОИТ у рыб внутри семейства может быть существенной или незначительной. Сеголетки щуки и окуня, начинающие хищничать в конце лета, имеют примерно такой же уровень ОИТ, как и сеголетки других видов рыб, питающихся зоопланктоном. Многие виды карповых выбирают очень близкие значения ОИТ, сходные с ОИТ окуневых видов и ротана. В то же время, ОИТ у более взрослых голяна и пескаря сходны с ОИТ сибирского осетра и холодолюбивых налима, радужной форели и пеляди.

Значения ОИТ у молоди других видов рыб, обитающих в верхневолжском регионе, находятся в тех же температурных пределах. Двух-трехлетки усатого гольца *Barbatulus barbatulus*, в отличие от вьюна, избирают 15.1±0.2°C, молодь вселенцев бычка-головача *Neogobius kessleri* и бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* – 22-23°C (Вербицкий и др., 2005). Сеголетки стерляди *Acipenser ruthenus* по уровню ОИТ 23.6±0.2°C близки молоди сибирского осетра (Смирнов, 2009). Наиболее быстро выбор ОИТ (2-4 сут) происходил у самых тепло-

**Таблица. 2.** Значения ОИТ у рыб.

Вид	Возраст	ОИТ, °С
Сазан (каarp)	0+, 1+	29 - 31
Карась золотой	0+, 1+	28 - 29
Карась серебряный	0+, 1+	27 - 28
Синец	0+, 1+	26.5 - 28.0
Уклейка	0+	26.5 - 27.5
Лещ	0+, 1+	26 - 27
Густера	0+, 1+	25.5 - 26.5
Язь	0+, 1+	25.5 - 27.0
Плотва	0+, 1+	23 - 26
Пескарь	2+	20 - 21
Голян	3+	16.5 - 17.0
Ротан	0+	26.5 - 28.0
Речной окунь	0+, 1+	25.0 - 26.5
Ерш	0+, 1+	24.0 - 25.5
Судак	0+, 1+	22 - 26
Вьюн	1+	24.5 - 25.5
Щука	0+	24.0 - 24.5
Сибирский осетр	0+	22 - 23
Пелядь	0+	16 - 18
Радужная форель	0+	14 - 17
Налим	0+	14 - 16

любивых рыб – карпа, ротана, серебряного и золотого карасей, а также у холодолюбивых видов – пеляди, радужной форели и налима. Другие исследованные виды достигали зоны ОИТ только на 6-9-е сутки. Поведение молоди исследованных видов в градиенте температуры имело как общие черты, так и особенности. Многие карповые при выборе температуры держались только группой. Отдельные особи окуня, ерша, голяна и ротана часто затаивались в углах отсеков, периодически меняя свое местоположение. У сеголетков радужной форели отмечены элементы территориального поведения. В целом, значения ОИТ и распределение рыб в градиенте

температуры отражают их теплолюбивость и другие особенности экологии.

**Внутривидовые отличия термозибирания у рыб.** У ряда видов пресноводных рыб выявлено наличие внутривидовых экологических групп, различаю-

щихся рядом морфологических и физиолого-биохимических характеристик (Никольский, 1971, 1980; Поддубный, 1971; Структура..., 1991; Павлов и др., 2001, 2007; Столбунов, 2005; Столбунов, Герасимов, 2008). Такая дифференциация позволяет особям одного вида более эффективно осваивать условия и конкретного водоема, и всего ареала в целом. Работы по изучению температурных реакций рыб различных внутривидовых групп к моменту начала нашей работы практически отсутствовали.

Внутривидовая специфичность термонизбирания изучена нами на примере леща и плотвы, образующих экологические группы, отличающиеся по местобитанию, спектру питания, комплексу морфологических признаков и поведенческих реакций (Астраускас, 1971; Вирбицкас, 1988). Опыты проведены на рыбах из близко или далеко расположенных биотопов, а также на особях разных экологических групп или различающихся генетически. Существенной разницы ОИТ у молодежи (0+, 1+) леща или плотвы, отловленных на близлежащих биотопах (канал, р. Сутка, р. Сунога), в условиях термоградиента не отмечено. У сеголетков леща, полученных искусственным путем от производителей из популяций Волжского или Моложского плесов Рыбинского водохранилища, разницы значений ОИТ в летний сезон также не обнаружено. Однако у лещей из одного биотопа (прибрежье) в возрасте 2-4 лет выявлены две группы, избирающие зону более высокой (20-23°C) или более низкой (10-12°C) температуры. Возможно, это феномен обусловлен тем, что в этом возрасте лещ переходит с планктонного на бентосный тип питания.

Значения ОИТ у молодежи леща, генотипированной по локусу пероксидазы ( $P_0$ ) сердечной мышцы на гетерозиготную  $P_0^{79/100}$  и две гомозиготные  $P_0^{100/100}$  и  $P_0^{79/79}$  группы, указывает на возможность существования в популяциях одного вида особей с разным температурным оптимумом. Если при акклимации рыб к температуре 20 или 14-16 °С значительной разницы в ОИТ не было, то у особей, акклимированных к 2°C, она достигала 12.5°C (у леща генотипа  $P_0^{100/100}$  ОИТ составляла 4.5°C, генотипа  $P_0^{79/79}$  – 17°C). Наличие в популяции особей с различной комбинацией этих аллелей ведет к появлению в зимний сезон нескольких уровней ОИТ.

Наиболее значительные различия получены в опытах с плотвой Рыбинского водохранилища, структура популяции которой включает две экологические группы: прибрежную, со смешанным спектром питания и пойменно-придонную, преимущественно моллюскоядную. Сеголетки, двухлетки и трехлетки плотвы обеих групп избирала в летний сезон один и тот же уровень ОИТ (25-26°C). Особи 4-5 лет и старше выбирали три уровня ОИТ: 23-24, 17-18 или 10-11°C. При этом более высокие значения отмечены у плотвы прибрежной, самые низкие – у плотвы пойменно-придонной группы. Вполне вероятно, что средний уровень был у особей плотвы со смешанным спектром питания. У половозрелых особей старше 6 лет ОИТ составляла 22-23°C у плотвы прибрежной экологической группы и 10-11°C у пойменно-придонной. Внутривидовая дифференциация плотвы происходит, по мнению одних авторов на самых ранних этапах онтогенеза, при этом основными маркерными морфологическими признаками являются размер

ротого отверстия и форма тела рыб (Столбунов, Герасимов, 2008), по мнению других – в возрасте 4 года и старше при длине тела 15-16 см (Ланге, 1967; Касьянов, Изюмов, 1997).

Важно отметить, что в естественных условиях на участках водоема, подверженных тепловому загрязнению, одноразмерные особи леща и плотвы, также формируют тепло- и холодолюбивые группировки (Астраускас, 1971; Астраускас, Вирбицкас, 1984; Вирбицкас, 1988). В работах по определению ОИТ у отдельных видов рыб в пределах ареала, однозначных результатов не получено (Norris, 1963; Garside, Morrison, 1977; Hall et al., 1978; Melisky et al., 1980; Calhoun et al., 1982; Fangue et al., 2009). Возможно, это связано с тем, что анализировались результаты лишь кратковременных опытов, а значения ОИТ получали расчетным графическим способом.

**Особенности распределения и поведения рыб в естественных термоградиентных условиях.** Исследования по проблеме термального загрязнения (Horoszewich, 1969; Мордужай-Болтовской, 1975; Power plants..., 1980; Вирбицкас, 1988) выявили ряд нерешенных вопросов по действию постоянных тепловых нагрузок на рыбное население. В связи с этим мы изучали влияние повышенной температуры на поведение, распределение и выживаемость рыб в зонах тепловых сбросов и на смежных участках водоема в различные сезоны года. Работа проведена в районе Костромской ГРЭС (Горьковское водохранилище) в зонах действия теплых вод (участки протяженностью до 17 км летом и 30 км зимой) и на русловых участках водохранилища. Наибольшее влияние на речной участок водохранилища оказывает сброс теплых вод в устье р. Шачи, превышение температуры воды в котором в летний сезон достигает 5-7°C, в зимний 2-10°C по сравнению с участками на русле. Отловы сетями, неводом и мальковой волокушей дали представление о видовом составе рыбного населения, а применение современных гидроакустических методов позволило получить количественную характеристику плотности скоплений и картину распределения рыб.

В результате продвижения рыб по градиенту температуры до оптимальных зон образуются скопления в зоне подогретых вод, где часто отмечается повышенная концентрация пищевых организмов. В районах сброса подогретых вод (устье р. Шачи и водоем-охладитель р. Кешка) наблюдается увеличение численности теплолюбивых видов (карповые, окуневые и др.), а холодолюбивые виды исчезают из состава рыбных скоплений. Кроме того отмечено ускорение темпа роста молоди. Изучение видового состава выявило увеличение численности уклейки, густеры, красноперки, леща, плотвы и окуня в зоне влияния подогретых вод. Количество доминирующих по численности видов (лещ, плотва, окунь, ерш и уклейка) в районе Костромской ГРЭС в 1992 г. составляло 89% (р. Шача), 91% в районе подводного канала и 73% на сетках насосных сооружений. Эти результаты хорошо согласуются с данными экспериментов по термоизбиранию у рыб и подтверждают тенденцию выбора температуры, соответствующей потребностям организма в определенный период жизненного цикла.

#### Глава 4. Формирование распределения и поведения рыб в термоградиентных условиях в онтогенезе рыб

Процесс индивидуального развития животных разделяется на последовательные периоды онтогенеза, отличающиеся специфичностью отношений организма и среды (Северцов, 1934; Расс, 1948; Крыжановский, 1949; Дрягин, 1961; Никольский, 1974). Выявление особенностей экологии, физиологии, биохимии (Шульман, 1972; Шатуновский, 1980; Дгебуадзе, 2001) и поведения (Павлов, 1979; Гирса, 1981) позволяет полнее осветить различные периоды онтогенеза рыб.

Предположение о том, что избираемая температура у молоди и взрослых рыб различна было высказано еще в 1958 г. (Ferguson, 1958). Это нашло свое подтверждение в краткосрочных опытах на молоди радужной форели (Garside, Tait, 1958), опыты на плотве дали противоположные результаты (Alabaster, Downing, 1958). Противоречивые данные получены и в кратковременных опытах у личинок, ранней молоди и неполовозрелых рыб (Татьянкин, 1972; McCauley, Read, 1973; Otto et al., 1976; Ulvestad, Zar, 1977). Только применение больших линейных градиентных установок и ихтиотронов позволило определить ОИТ у рыб старше 2-4 лет (Barans, Tubb, 1974; Reutter, Herdendorf, 1974; Reynolds, Casterlin, 1978b; Ehrlich et al., 1979; Medvick, Miller, 1979). Несмотря на то, что исследования проводились в 2-3 смежных отрезках онтогенеза, подтверждалось предположение Фергюсона о выборе взрослыми рыбами более низких значений ОИТ. Для окончательного решения этого вопроса нами проведены эксперименты, охватывающие все периоды индивидуального развития рыб.

**Термоизбирание у личинок и мальков рыб.** Выраженная реакция на градиент температуры появляется у личинок рыб сразу же после появления способности осуществлять направленное движение (Европейцева, 1944; Ross et al., 1977). Результаты исследования термоизбирания, полученные в кратковременных опытах (Шкорбатов, 1966; Reynolds, Thomson, 1974; Ross et al., 1977; Peterson, Metcalfee, 1979), не позволяли выявить полную картину их поведения и распределения в термоградиентных условиях.

Нами показано, что личинки леща, плотвы и окуня с момента начала активного плавания поддерживают направленное движение в термоградиентных условиях, проявляя слабую тенденцию к выбору более высоких значений температуры. Впервые проведенные длительные эксперименты позволили выявить динамику поведения и распределения личинок плотвы с 10-х (этап D<sub>1</sub>) по 28-е (этап F) сутки после вылупления (рис. 2). Установлено, что термоизбирание у личинок происходит так же, как и у молоди рыб – сеголетков и годовиков, в 2 этапа – переходный и стабильного выбора. Несмотря на некоторые отличия в динамике выбора температуры в переходный период, к 8-9 сутки эксперимента все личинки концентрировались в зоне ОИТ, равной  $25 \pm 0.1^\circ\text{C}$ , и избегали температуру 30-31 $^\circ\text{C}$ . Стайное поведение облегчало выбор соответствующей температурной зоны. Значения ОИТ у личинок плотвы несколько ниже таковых у сеголетков и годовиков (см. табл. 2), однако находятся в пределах оптимальных температурных условий роста и питания каждого вида. Сравнение результатов коротких и более продолжительных опытов показало, что у личинок плотвы и,

очевидно, других теплолюбивых видов рыб, значения ОИТ лишь после 8-9 суток эксперимента могут отражать уровень ОИТ. Поведение и распределение молоди рыб (сеголетков и годовиков) в условиях термоградиента следует тем же закономерностям и отражает теплолюбивость рыб, а также другие особенности их экологии.

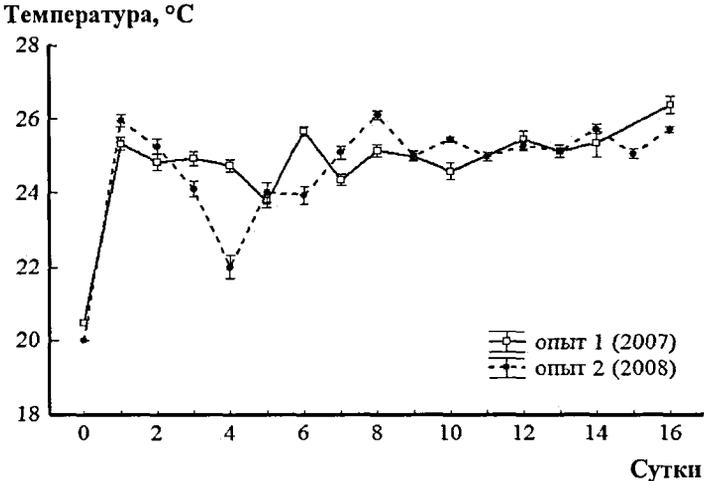


Рис. 2. Динамика температуры, избираемой ранней молодью плотвы в возрасте 11–28 суток после вылупления (—■—) – опыт 1, (– – –♦– – –) – опыт 2.

**Термоизбирание у неполовозрелых и половозрелых рыб.** С момента начала полового созревания значительная часть энергии, получаемой с кормом, направляется на формирование половых продуктов. Поскольку термоадаптации отражают энергетические потребности организма, избираемая температура у рыб разного возраста должно различаться. Поведение и распределение неполовозрелых и взрослых особей в градиенте температуры было сходным с молодью этих видов, однако значения ОИТ всегда были ниже (табл.3).

Таблица. 3. Значения ОИТ (°С) у рыб в разные периоды онтогенеза (летний сезон).

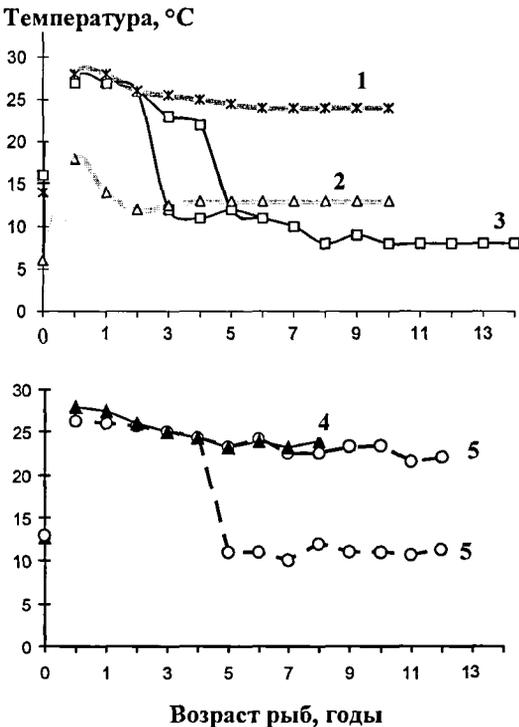
Вид	Периоды онтогенеза	
	Неполовозрелый организм	Половозрелый организм
Карась золотой	25-26	24-25
Синец	25-26	23-24
Лещ	20-23 и 10-12	9-10
Плотва	23-24 и 10-11	20-23 и 10-11
Радужная форель	11-13	12-14*

Примечание.\* – по (Sutterlin, Stevens, 1992).

У золотого карася, синца, прибрежной плотвы и радужной форели различия составляли 2-5°С. У леща в возрасте 3-4-х лет и у плотвы разных экологических групп, выявлено два уровня ОИТ. По всей вероятности, не только процесс полового созревания, но и смена преобладающего типа питания, меняют тенденцию предпочтения температуры в гради-

ентных условиях. Потребность в более низкой температуре для созревания (Нокансон, 1977; Кошелев, 1984) и обитание в придонных слоях воды рядом с основными объектами питания могут быть основными причинами выбора более низкой температуры. Относительно низкие значения ОИТ у всех возрастных групп радужной форели отражают холодолюбивость вида и условия его обитания в естественной среде.

**Возрастные особенности распределения и поведения рыб в искусственных термоградиентных условиях.** Большинство экспериментов, проведенных к моменту начала наших исследований, охватывали лишь несколько смежных этапов или периодов онтогенеза (Barans, Tubb, 1974; Reutter, Herdendorf, 1974). Только опыты длительностью 10-14 суток на протяжении всего онтогенетического цикла позволили установить ОИТ и выявить детальную картину возрастной динамики этого показателя (рис. 3).



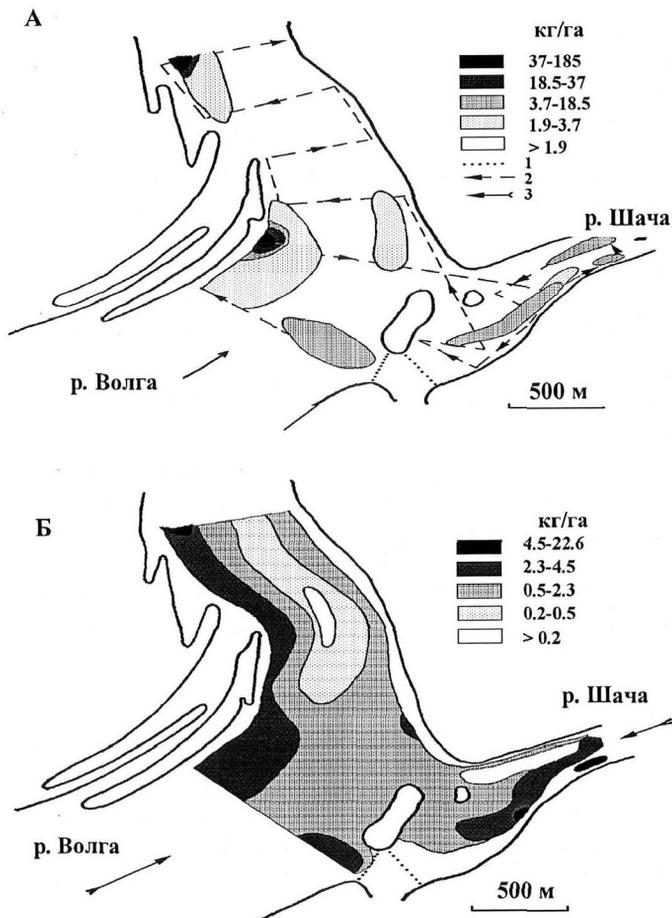
**Рис. 3.** Динамика окончательно избираемой температуры у золотого карася (1), радужной форели (2), леща (3), синца (4) и плотвы (5).

За исключением золотого карася и радужной форели, выбор ОИТ у которых был сравнительно быстрым, лещ, плотва и синец избирали зону ОИТ лишь после 5-7 суток пребывания в градиенте. Взрослые рыбы распределялись по 1-3 особи в отсеке, что несколько расширяло зону ОИТ.

Поскольку температура воды во время откладки икры и последующего эмбриогенеза имеет исключительное значение для численности формирующегося поколения, на оси ординат (рис. 3) приведены значения температуры нереста: 11°C для плотвы, 13°C для синца, 17°C для золотого карася, 16°C для леща и 5°C для радужной форели (Захарова, 1955; Гули-

дов, 1978; Титарев, 1980; Атлас..., 2002).

Значения ОИТ у личинок выше нерестовых температур данного вида, но несколько ниже, чем у сеголетков и годовиков, для которых характерны максимальные значения ОИТ в онтогенезе. У неполовозрелых и взрослых особей уровень ОИТ снижается на 2-5 или более, чем на  $10^{\circ}\text{C}$ , в зависимости от вида и экологической группы рыб.



**Рис. 4.** Карта-схема распределения крупных (А) и мелких (Б) зоомишеней (от рыб) на участке р. Волги у Костромской ГРЭС: 1 – плавающие мостки, 2 – трансекты эхолотной съемки, 3 – направление течения рек.

Полученные данные хорошо согласуются с общими представлениями о динамике температурных требований рыб (Reutter, Herdendorf, 1974; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Лапкин и др., 1981; Иванова, Лапкин, 1982; Свирский, Лапкин, 1987) и дополняют представления об изменениях ОИТ с увеличением возраста (незначительное увеличение на 2-5°C, отсутствие изменений, снижение более чем на 10°C). На примере 49 видов рыб было показано, что оптимальная температура жизнедеятельности рыб положительно коррелируют с окончательно избираемой температурой (Jobling, 1981). Данное соответствие позволяет расценивать ОИТ как критерий оптимальности условий существования рыб. Таким образом, в онтогенезе максимальные значения ОИТ наблюдаются в мальковый период, у сеголетков и годовиков рыб, после чего они снижаются, стабилизируясь в период половозрелости.

**Возрастные особенности распределения и поведения рыб в естественных термоградиентных условиях.** Гидроакустические исследования в районе естественных термоградиентных условий у Костромской ГРЭС (Горьковское водохранилище) с последующим отловом рыб выявили ряд особенностей распределения и поведения не только молоди, но и взрослых особей (рис. 4). Участки непосредственного сброса подогретых вод используются в качестве биотопов нагула для большинства теплолюбивых видов рыб – сеголетков, годовиков и неполовозрелых особей леща, плотвы, густеры, уклейки. Прилегающие участки с меньшим влиянием термальных сбросов – основное место для нагула половозрелых особей. У большинства видов под воздействием повышенной температуры происходит смещение сроков нереста, который заканчивается на 1-3 недели раньше. Установлена весенняя миграция половозрелого леща, использующего подогретые воды лишь для более раннего нереста. Градиент температуры в диапазоне от 25-28 до 15-20°C обуславливает возрастную дифференциацию распределения теплолюбивых видов рыб в районе сброса подогретых вод.

#### **Глава 5. Суточные и сезонные ритмы распределения и поведения рыб в термоградиентных условиях.**

Процессы жизнедеятельности рыб – размножение, рост, развитие, питание, распределение, поведение – подвержены суточной и сезонной ритмике (Никольский, 1974; Miller, 1979; Шатуновский, 1980). Хорошо известны примеры суточных вертикальных и горизонтальных миграций, позволяющих рыбам более эффективно использовать пищевые ресурсы (Зуссер, 1971; Brett, 1971b; Поддубный, Малинин, 1988; Павлов и др., 2007). Температурные адаптации рыб в полной мере отражают этот важный аспект жизнедеятельности (Шмидт-Ниельсен, 1982; Алабастер, Ллойд, 1984; Озернюк, 2000а), однако суточные и сезонные ритмы распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях недостаточно исследованы.

**Суточная динамика термоизбирания рыб** подробно изучалась в период с 1971 по 1995 гг. (Medvick, Miller, 1979). Наиболее яркий пример суточной периодичности терморегуляционного поведения – поочередный выбор днем и ночью противоположных значений температуры большеротым *Micropterus salmoides* и малоротым окунем *Micropterus dolomieu*, обитающих в одних и

тех же водоемах (Reynolds, Casterlin, 1978b). Этот случай рассматривается как пример расхождения термальных ниш у симпатрических видов.

У ряда видов рыб – щуки-маскинонга *Esox masquinongy*, желтого американского окуня *Perca flavescens*, серебряного карася (Reynolds, Casterlin, 1977b, 1979b,c) и годовиков муксуна *Coregonus muksun* (Свирский, Валтонен, 2002) значения ОИТ в дневное время были на 4-7°C выше, чем ночью.

Наши эксперименты, проведенные в условиях естественного фотопериода, показали, что у радужной форели ночной уровень ОИТ (16.3°C) превышал дневной на 2.5°C. Существенной разницы в реакции молоди карася, окуня, плотвы и щуки в разное время суток не обнаружено. Эти данные позволили условно разделить рыб на 3 группы: не имеющих разницы ОИТ днем и ночью, избирающих более высокую температуру днем или ночью.

Хорошо известна способность некоторых видов, например, молоди нерки *Oncorhynchus nerka* не только проявлять суточный ритм миграций, но и преодолевать в считанные минуты температурный интервал в 10-15°C (Brett, 1971b). В полевых исследованиях нами показано, что взрослый лещ в Рыбинском и Ивановском водохранилищах в летнее время регулярно совершает вертикальные суточные миграции, поднимаясь от дна на расстояние 1-7 м, а отдельные особи – до 18 м. Разница температуры верхних слоев воды и у дна летом обычно не превышает 2-3°C. Однако даже этого достаточно для возникновения суточных вертикальных миграций.

**Сезонная динамика распределения и поведения рыб.** На примере молоди американской палии *Salvelinus fontinalis* было показано сезонное понижение ИТ в ноябре на 3-5°C с последующим повышением в марте (Sullivan, Fisher, 1953). Близкие результаты в осенне-зимний сезон получены на радужной форели, молоди леща и горчача *Rodeus sericeus* (Garside, Tait, 1958; Zahn, 1963; Lenkiewicz, 1964). В то же время у камбалы *Pleuronectes platessa* (Zahn, 1963) и эстуарного бычка *Gillichthys mirabilis* (De Vlaming, 1971) сезонных изменений ИТ не обнаружено. В большинстве работ опыта были непродолжительными, однако и более длительные эксперименты выявили отсутствие сезонной динамики либо изменения ОИТ на 7-20°C (Barans, Tubb, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974). При этом исследовались не все сезоны, а в весенне-осенних опытах температура акклимации варьировала от 5 до 20°C, что снижает значимость полученных результатов.

В наших экспериментах оценка сезонных изменений термоизбирания у рыб разного возраста проводилась в непродолжительных (2-12 ч) опытах в осенний период года, длительных (более полугодя) и стандартных, продолжительностью 10-14 суток. Температура акклимации зимой составляла 1-4°C (зимние), весной и осенью 8-12°C (весенние и осенние), в летний сезон 18-22°C (летние рыбы). Кроме того, ОИТ у молоди леща определяли в диапазоне температуры акклимации от 2 до 30°C в летний и зимний сезоны.

Значения ИТ, выявленные в кратковременных опытах, у сеголетков леща, плотвы, карпа и густеры, осенью были ниже, чем летом. В первую очередь это связано с влиянием сезона, поскольку эксперименты проводились в идентичных условиях и отличались лишь температурой акклимации рыб.

Длительные полугодовые опыты проведены как на рыбах, взятых непосредственно из водоема, так и на акклимированных к летней, осенней и зимней температуре в лабораторных условиях. Сеголетки леща, акклимированные к зимней температуре, в декабре-феврале и первой половине марта придерживались холодной зоны (1-3°C) градиента (рис. 5). При кратковременных заходах в секции с температурой 13-20°C они совершали резкие броски, при этом ни одна из рыб не погибла и в течение 0.5-5 мин находила обратный путь. В отличие от осенних, зимние лещи при наличии корма не питались. В последней декаде марта рыбы стали чаще появляться в зоне температуры 8-11°C, а потом ушли в воду, прогретую до 18-20°C. С этого момента и до середины апреля лещ избирал диапазон температуры 13-24°C.

Поведение и распределение сеголетков леща, акклимированных к осенним значениям температуры, было аналогичным, только в первые 5-30 суток после посадки они придерживались температуры 4-5°C.

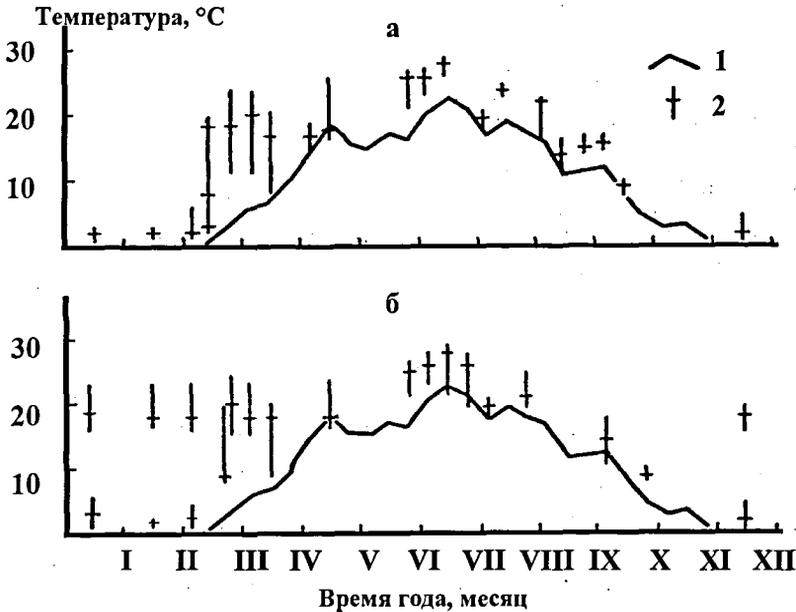


Рис. 5. Сезонная динамика ОИТ у молоди леща (а) и плотвы (б) в длительных опытах. 1 – температура воды в водоеме, 2 – интервал и мода ИТ у рыб.

У этой группы также зафиксирован переход в более высокую температурную зону в третьей декаде марта. Зимние и осенние сеголетки плотвы, в отличие от леща, в течение зимы и в первой половине марта выбирали как низкую (1-5°C), так и высокую (16-22°C) температуру, а после дня весеннего равноденствия концентрировались только в теплой воде (16-24°C).

Летний или акклимированный к температуре 18-20°C лещ, с декабря по апрель неизменно выбирал температуру от 14 до 25°C. Температуру 8-11°C лещ избегал. Рыбы, случайно вошедшие в отсеки с температурой 1-5°C, не могли выйти самостоятельно. Длительное пребывание в состоянии шока вело к гибели рыб, однако перенесенные в течение ближайшего часа в теплую воду (18-20°C), они восстанавливали свою жизнедеятельность.

Таким образом, в длительных экспериментах молодь леща и плотвы проявляет четкую сезонную динамику избираемой температуры. Осенью выбор повышенных значений температуры ослабляется, весной возобновляется. Зимой осенние значения температуры 8-11°C отпугивают рыб, акклимированных и к летним, и к зимним условиям. В то же время рыбы, акклимированные к осенним значениям температуры, уходят или в холодные (лещ, плотва), или в теплые (плотва) участки градиента. Переход молоди этих видов весной из зимних температур в летние дает основание предполагать влияние других внешних факторов, в первую очередь, фотопериода.

Опыты продолжительностью 10-14 суток выявили две группы рыб: у одних сезонная динамика ОИТ отсутствует или слабо выражена, у других она значительна (табл. 4). Молодь синца, золотого и серебряного карасей, карпа, уклейки и щуки постоянно выбирает в градиенте высокий уровень температуры, а молодь

**Таблица. 4.** Значения ОИТ (°C) у рыб в разные сезоны.

Вид рыб	Возраст	Зима	Весна	Лето	Осень
Синец	м	25	—	26.5-28	26-27
	в	6-12	9-12; 23	23-24	17
Лещ	м	1-3	13-24	26-27	4-5
	в	3-8	9-10; 19-20	9-10	7-8
Уклейка	м	—	—	26.5-27.5	26.5-27.5
Густера	м	—	—	26-28	10; 21
Карась Золотой	м	27	27	28-29	28-29
	в	25-26	26-27	24-25	25
Карась серебряный	м	24-26	25	27-28	24
Карп	м	29	29-30	29-32	29-31
Плотва	м	1-5; 16-24	6; 25	25-26.5	15-21
	в	2-7	19-24	10-11; 20-23	6-7
Окунь	м	3-4; 25-26.5	26	25-26.5	3-4; 26-27
Щука	м	24-25	—	22-26	8-14; 16-24
Пелядь	м	—	—	16-18	10-12; 18

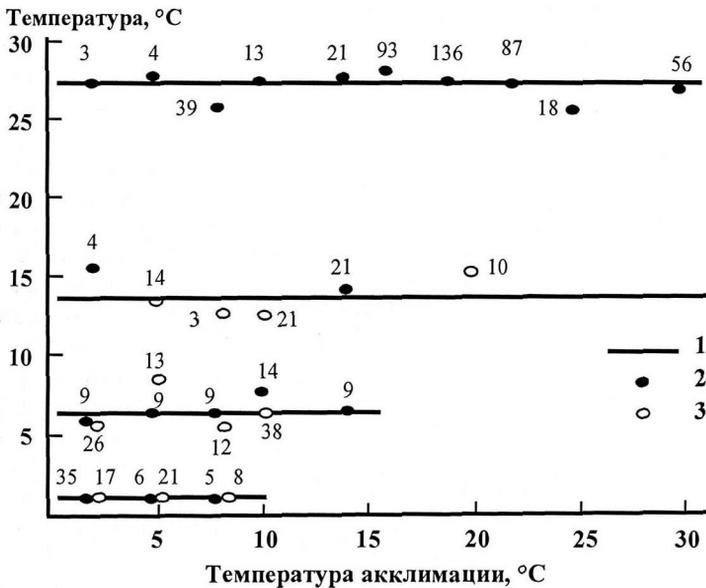
Примечание. — отсутствие информации; м — молодь (менее 100 мм, щука — менее 160 мм), в — взрослые половозрелые особи.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у разных видов существует несколько способов освоения температурного пространства. Результаты экспериментов выявили наличие нескольких зон ОИТ: 1-10, 12-18 и 21-30°C. Первый и третий диапазон

пеляди — более низкий. Аналогично молоди поступают и взрослые особи золотого карася, часть особей плотвы, а половозрелые лещи, напротив, постоянно избирают более низкий уровень ОИТ, исключая весенний нерестовый период. В то же время молодь леща и густеры выбирает 2 уровня ОИТ — высокий и низкий, так же, как и взрослые особи синца и плотвы.

температуры, соответствующие зимней и летней температуре, выбирались наиболее часто. Можно выделить «карасевый» тип сезонной динамики ОИТ, для которого характерно отсутствие или слабое ее проявление как у молоди, так и у взрослых рыб; «лещовый» тип – с двумя уровнями ОИТ в разные сезоны у молоди и одним у взрослых рыб. Плотва демонстрирует реакции и карасевого, и лещового типа. Всем исследованным видам свойственна минимальная активность в зимний сезон, высокая подвижность с активным плаванием в весенний и, особенно, в летний сезоны, и снижение поисковой и двигательной активности осенью.

Опыты по акклимация молоди леща к 2, 4, 8, 10, 14, 16, 19, 22, 25 или 30°C в зимний и летний сезоны позволили выявить 4 уровня температуры, вблизи которой рыбы концентрировались в термоградиенте: 1-й уровень –  $27.2 \pm 0.3^\circ\text{C}$ , 2-ой –  $13.6 \pm 0.5^\circ\text{C}$ , 3-й –  $6.3 \pm 0.4^\circ\text{C}$  и 4-й уровень  $\sim 1^\circ\text{C}$ . При этом 1 и 4-й уровни, по всей вероятности, отражали летнее и зимнее устойчивое состояние рыб, 3-й – весеннее и осеннее, а 2-ой – переходное (рис. 6).



**Рис. 6.** Окончательно избираемая температура у молоди леща при разной температуре акклимации. 1 – уровни ОИТ; 2 – ОИТ при наличии корма, 3 – ОИТ в отсутствие корма. Цифры – количество исследованных рыб, экз.

Выбор зоны ОИТ определяется взаимодействием трех факторов – температурой акклимации, наличием корма и степенью «упитанности» рыб. Молодь леща, акклимированная к температуре, выше температурного порога питания, который варьирует от 2 до  $15^\circ\text{C}$ , находилась в летнем состоянии, ниже – в

зимнем. В летнем состоянии рыбы избирали температуру около 27 либо 14°C, в зимнем – около 6 либо 1°C. При акклимации к температуре выше 14°C и наличии корма сеголетки леща в любой сезон выбирали самый высокий 1-й уровень, если их прекращали кормить, они переходили на 2-ой. При акклимации к температуре ниже 14°C выбор ОИТ зависел не только от наличия пищи, но и от сезона года.

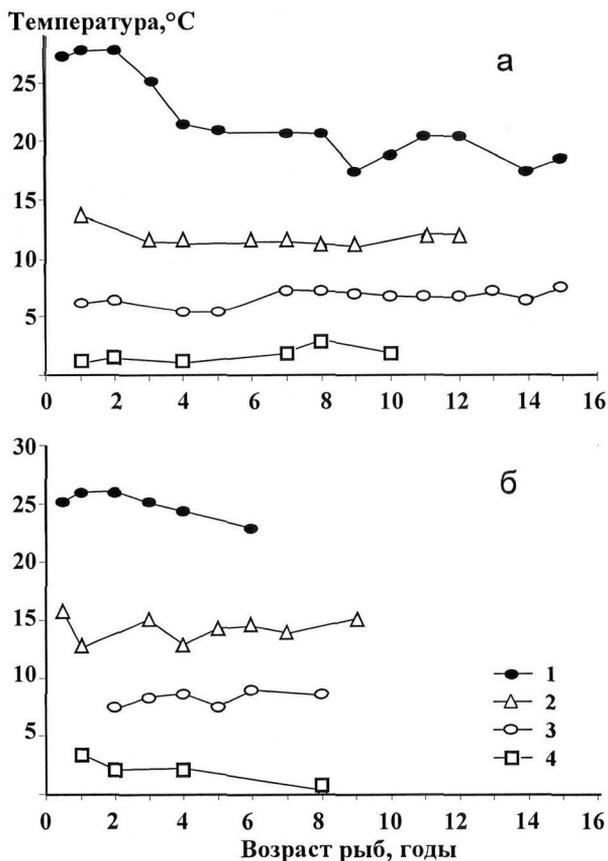


Рис. 7. Уровни ОИТ у леща (а) и окуня (б), акклимированных к температуре сезона. 1 – летний, 2 – промежуточный, 3 – весенне-осенний, 4 – зимний.

карповых и окуневых видов рыб и температурными условиями обитания (Broughton, Jones, 1978; Le Cren, 1958; Karjalainen et al., 1996).

При акклимации к сезонным значениям температуры у рыб разного возраста выявлены аналогичные уровни термоизбирания (рис. 7).

При минимальной «упитанности» (со второй половины марта по вторую половину июля), когда порог прекращения питания ниже 6°C, распределение и терморегуляционное поведение молоди леща не зависит от температуры акклимации. Рыбы, акклимированные к температуре ниже 6°C, по всей видимости, были способны впасть в спячку, поскольку в термоградиентных условиях сосредотачивались в зоне самой низкой температуры ~1°C и находились в пассивном состоянии.

При температуре выше 14°C в естественных условиях отмечена высокая корреляция между численностью отдельных поколений

**Естественные условия.** Как за рубежом, так и в России, проведен ряд исследований по определению особенностей сезонных и жизненных циклов, поведения и распределения рыб в естественных водоемах и в районах сброса подогретых вод ГРЭС и АЭС (Астраускас, 1971; Coutant, 1975; Мордухай-Болтовской, 1975; Никаноров, 1977; Crowder, Magnuson, 1982; Spigarelli et al., 1982). В настоящее время в России такие исследования прекращены, отдельные работы проводятся лишь в Литве, Молдавии и Украине.

Наши исследования, проведенные на Рыбинском, Горьковском и Ивановском, водохранилищах в районе сброса подогретых вод Костромской и Конаковской ГРЭС позволили выявить сезонные особенности поведения и распределения рыб. В зимний сезон отмечено привлечение по градиенту температуры молоди и неполовозрелых рыб в отепляемые участки возле тепловых электростанций. Весной молодь рыб также привлекается на участки сброса подогретых вод. Взрослые особи теплолюбивых видов используют теплые воды для более раннего нереста с последующей миграцией в места нагула с более низкой температурой. В летний сезон наряду с привлечением молоди в более теплые воды возможно разделение теплолюбивых видов (в частности, леща и плотвы), на группы, обитающие в более и менее прогретых участках. Кроме того, отмечено избегание тепловодных участков взрослыми особями рыб-бентофагов и привлечение рыб планкто- и ихтиофагов. Осенью отмечено использование тепловодных участков молодью, а также взрослыми рыбами для более успешной последующей зимовки.

Наши исследования показали, что рыбы разделяются на несколько групп: виды, у которых разница в уровнях ОИТ в разные сезоны отсутствует, или незначительна, и виды, у которых она составляет 7-10°C. Сезонная динамика ОИТ у молоди и взрослых рыб может быть одинаковой или различной. Выбор того или иного уровня ОИТ определяется температурой акклимации, наличием корма и физиологическим состоянием рыб.

## **Глава 6. Эколого-физиологические и поведенческие особенности распределения рыб в градиенте температуры**

Аналізу особенностей поведения и распределения рыб в градиенте температур при действии различных абиотических и биотических факторов посвящено большое количество работ (Reynolds, Casterlin, 1979a; Spotila et al., 1979; Cherry, Cairns, 1982; Christiansen et al., 1997). Механизм терморегуляционного поведения рыб достаточно сложен и основан на взаимодействии центральной нервной системы с терморцепторами (Sullivan, 1954; Ивлев, Лейзерович, 1960). С точки зрения физиологии, значение ОИТ – это установочная точка (или set-point), формирующая поведение и распределение животных в термоградиентных условиях (Crawshaw, 1977). В каждом возрасте и в каждый сезон существует своя установочная точка и, следовательно, свое значение ОИТ. Вопрос о том, как различные экологические и физиологические факторы могут изменять характерный для вида диапазон ОИТ у пресноводных рыб различных возрастных групп, оставался открытым.

**Влияние наличия корма на распределение рыб в искусственных термоградиентных условиях.** Влияние голодания на поведение и распределение рыб в градиентных условиях температуры к моменту начала наших исследований было изучено крайне слабо (Дзян Яо Цинн, 1959; Javaid, Anderson, 1967a,b), а данные о термоизбирании в длительных опытах отсутствовали.

Нами показано, что в условиях переменного режима кормления голодание модифицирует поведение и распределение молоди карповых и окуневых видов рыб в термоградиенте. В летний сезон отсутствие корма вызывает расширение диапазона ИТ на 10-13°C у сеголетков леща и плотвы (с 26 до 14°C). При этом средние значения ИТ у голодных рыб были на 4.8°C ниже, чем у сытых (рис. 8). Сеголетки окуня более устойчивы к голоданию, уровень ИТ у них снизился лишь на 1.2°C. Возобновление кормления сразу приводило к повышению уровня ИТ, при этом у окуня и плотвы он достигал исходного уровня.

Опыты на молоди леща в весенний период с марта по май показали, что независимо от ОИТ (14-16 или 6-8°C) у голодающих рыб, внесение корма в среду приводило к постепенному переходу рыб в диапазон летних значений температуры (25-29°C).

**Термоизбирание у рыб с разной зрелостью гонад и в период нереста.** Данные о термоизбирании у рыб в период нереста практически отсутствуют. Для выяснения особенностей термоизбирания в преднерестовый период проведены продолжительные (12 сут) опыты на неполовозрелых и зрелых особях леща и плотвы, содержащихся в лабораторных условиях и отловленных из водоема в этот же отрезок времени.

Значения ИТ, сопоставимые с температурами нереста и естественной среды, у неполовозрелых и половозрелых особей были различны. Неполовозрелые лещи, отловленные в водоеме с температурой воды около 8°C, уже на 2-ой день опыта перешли в температуру 19-22°C. Аналогично вели себя и половозрелые лещи, однако после 4-х суток опыта часть особей вернулась в температуру 10-13°C. На 10-е сутки все неполовозрелые рыбы сконцентрировались в отсеках с температурой 7-11°C, а половозрелые – в отсеках с температурой 24-25°C. Половозрелая плотва на 10-12-е сутки выбирала температуру 24-27°C. Более крупные особи продвигались по градиенту температуры медленнее.

Биохимический анализ показал, что соотношение белков сыворотки крови у неполовозрелых и половозрелых лещей различалось незначительно, за исключением соотношения  $\beta$ - и  $\gamma$ -глобулинов, которое у неполовозрелых особей было сдвинуто в пользу первых. У половозрелых самок обнаружено обычное весеннее повышение концентрации  $\alpha_2$ -глобулинов в крови, у них же отмечено наибольшее содержание альбумина и общего белка. В то же время у половозрелых лещей, отловленных из водоема, в сравнении с градиентными особями на 10 день опыта, обнаружено пониженное содержание альбумина и повышенное  $\alpha_2$ -глобулинов, что может быть связано с активацией гонадообразующих процессов. Экспериментальная плотва по показа-

телям белкового обмена была почти готова к нересту. Полученные данные свидетельствуют о соответствии ОИТ у рыб их физиолого-биохимическому

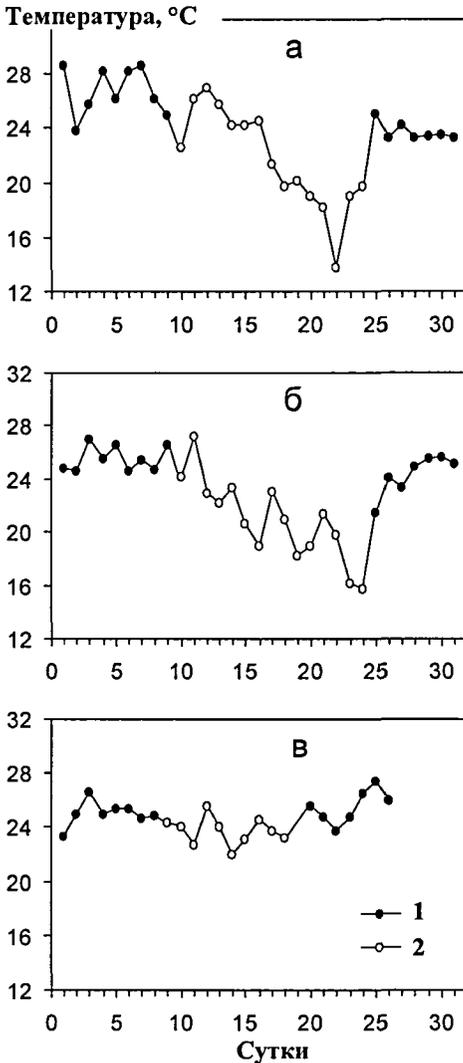


Рис. 8. Среднесуточная избираемая температура молоди леща (а), плотвы (б) и окуня (в) при различном режиме кормления в летний период. 1 – корм олигохеты и дафния 3 раза в сутки, 2 – корм отсутствует.

состоянию. Неполовозрелый лещ, израсходовав зимние запасы жира, стремится в теплые воды раньше, чем половозрелые особи. У половозрелого леща в случае готовности к нересту наблюдается устойчивый выбор высокой температуры, в отсутствие готовности или подходящих условий для нереста – возврат в более прохладные зоны. Половозрелая плотва избирает теплую воду скорее, чем половозрелый лещ.

Выбор пониженной температуры, по всей вероятности, необходим для созревания гонад (Кошелев, 1984). Действительно, у американского желтого окуня *Perca flavescens* – вида, близкого речному окуню, созревания половых продуктов не происходит, если уровень зимней температуры не опускается ниже 12°C (Hokanson, 1977). Таким образом, температура 9-13°C, не являющаяся оптимальной для роста и питания, скорее всего, необходима для более эффективного созревания. А градиент температуры выступает в качестве директивного фактора, направляющего рыб к местам созревания и основному объекту питания. Не случайно, в естественных термоградиентных условиях отнерестившиеся особи леща уходят в более прохладные участки водоема для нагула.

**Влияние заболеваний на термонизбирание у молоди рыб.** Первые работы по термонизбиранию у больных рыб были проведены на серебряном карасе, большеротом окуне и голубом солнечнике *Lepomis macrochirus* с различными возбудителями заболеваний – *Aeromonas hydrophila*, *Escherichia coli*, *Staphylococcus* (Reynolds. et al., 1976, 1978a,b; Kluger, 1979). Показано, что больные особи проявляют в градиенте температуры реакцию поведенческой лихорадки – выбор более высокой температуры по сравнению с ОИТ (Kluger, 1978; Цыган и др., 1997). В наших опытах изучено влияние заболеваний, вызванных *Aeromonas punctata* и *Saprolegnia* sp. на ОИТ у молоди карпа в термоградиентных условиях (табл. 5).

**Таблица 5.** Значения ОИТ (°С) у здоровых и больных сеголетков карпа.

Инъекция возбудителя	Дни опыта		
	5 - 6	8 - 9	10 - 11
нет (контроль)	25.5-27.5	29.5-29.5	29.5-29.5
<i>A. punctata</i> , до опыта	29.0-31.5	32.3-32.8	32.8-32.4
<i>A. punctata</i> , на 5 сутки	29.8-30.3	30.5-32.1	32.1-31.8
<i>Saprolegnia</i> , на 5 сутки	30.0-31.0	32.4-32.0	33.0-32.3

Общий характер выбора ОИТ у здоровых и больных рыб существенно не различался. В то же время выявлен ряд особенностей. У рыб контрольной группы выбор ОИТ происходил только на 8-9 сутки опыта. У больных рыб выбор происходил быстрее – за 4-5 суток. Разница значений ОИТ у здоровых и больных особей в целом составляла 1.0-3.1°С.

Для молоди леща и плотвы показаны дозозависимые эффекты

реакции поведенческой лихорадки, ее ослабление со временем после введения *A. punctata*, а также более слабое проявление при повторном введении возбудителя. Больные особи леща и плотвы избирают значения температуры на 2-6°С выше по сравнению со здоровыми. Данная реакция зафиксирована при всех температурах акклимации от 10 до 30°С. Принудительное задерживание молоди карпа в зоне ОИТ после инъекции *A. punctata* приводит к гибели рыб, при возможности выбора более высокой температуры рыбы выживают. Вероятно, поведенческая лихорадка усиливает сопротивляемость организма и способствует выживаемости рыб. Интересно, что золотому карасю и карпу для переживания болезни приходится уходить в зону за пределами высокой температуры (от 30-32 до 34-35°С), где их существование, питание и рост явно угнетены, а возможность повреждающих и летальных последствий весьма велика (Anitha et al., 2000).

**Влияние нейропептидов на распределение и поведение рыб в градиенте температуры.** Влияние нейропептидов, способствующих переходу в состояние оцепенения, на поведение рыб в термоградиентных условиях, остается малоизученным (Kavaliers, Hawkins, 1981; Crawshaw et al., 1982; Kavaliers, 1982a,b; Слоним, 1986). В наши задачи входила оценка влияния двух пептидов, содержащихся в нервной ткани холоднокровных, бомбезина и «пептида летнего оцепенения» (ПЛО) на терморегуляционное поведение и распределение в градиенте температуры трехлетков серебряного карася. Физиологические растворы ней-

ропептидов вводили через хронически вживленную канюлю в первый желудочек мозга рыб перед началом опыта с дозировкой бомбезина 10 мкг/особь, ПЛО – 50-100 мкг/особь. Регистрировали также двигательную и поисковую активность исследуемых рыб.

Карась, акклимированный к температуре 15°C, через 0.5-3 ч выходил в зону температур 25-28°C. После инъекции ПЛО скорость выхода не изменялась, однако, достигнув 23-25°C, рыбы оставались в этой температуре, совершая периодические перемещения в более теплые или холодные отсеки установки. При инъекции бомбезина происходила задержка рыб в отсеках с температурой 16-17°C и лишь спустя 1.5 ч рыбы выходили на стабильный уровень избираемой температуры 23-25°C.

Степень влияния бомбезина на термоизбирание у рыб меняется в зависимости от температуры акклимации. При акклимации к температуре 28°C наблюдаемое в течение получаса понижение ИТ на 2-3°C обусловлено увеличением двигательной активности рыб. У карасей, акклимированных к температуре 15-16°C, отмечалось полное обездвиживание в течение 1 ч, после чего происходил постепенный выбор зоны ОИТ. Акклимация рыб к температуре 5°C увеличивала время обездвиживания до 9 ч, рыбы находились в состоянии оцепенения, иногда на боку, выход в зону ОИТ был еще более медленным. В диапазоне температуры ниже оптимальных значений снижение ИТ обусловлено уже уменьшением двигательной активности.

Таким образом, введение нейропептидов – бомбезина и ПЛО – приводит к замедлению выбора температуры, уменьшению двигательной и поисковой активности рыб, отражая начальные стадии перехода рыб к гипобии. Эти результаты свидетельствуют об усилении роли нейропептидов в развитии оцепенения у рыб при температурах ниже 5°C.

**Проявление различных форм поведения рыб в термоградиентных условиях.** Терморегуляционное поведение является частью пластичной полифункциональной системы поведенческих адаптаций, включающей разнообразные сочетания врожденных и приобретенных реакций и форм поведения (Павлов, Касумян, 1994; 1996). Существуют различные формы поведения – исследовательское, территориальное, социальное, оборонительное, репродуктивное, пищевое и др. (Мантейфель, 1980, 1987; Михеев, 2006; Михеев и др., 2010). Многие формы поведения проявляются, как правило, в тесной связи друг с другом. В задачи нашей работы входило изучение различных форм поведения рыб, проявляющихся в термоградиентных условиях.

**Исследовательское поведение.** Попад в условия термоградиентной среды в горизонтальных установках, рыбы вынуждены ориентироваться как на неоднородность температуры, так и на конструктивные особенности установки. Это предполагает знакомство с новой обстановкой, последующий выбор той или иной температуры. Во всех опытах начальный период знакомства и обучения происходил одинаково. В течение от получаса до 3-х ч рыбы придерживались температуры предварительной акклимации. Это было равномерное плавание молоди поодиночке или в группе, более крупные рыбы почти не двига-

лись. Затем отдельные особи или группы совершали осторожные попытки перейти в соседние отсеки с более холодной или теплой температурой. Разница температуры в смежных отсеках составляла 2-3°C. Затем рыбы начинали осваивать и более дальние участки градиента, температура воды в которых отличалась от исходной на 4-6°C и более. Спустя 4-6 ч уже проявлялась тенденция выбора определенной температурной зоны. К исходу первых суток процесс обучения, как правило, завершался. Иногда рыбы временно образовывали несколько мелких групп по 2-3 или 3-5 особей. У молоди некоторых видов (окунь, ерш, налим, голянь, ротан) исследовательское поведение чаще проходило индивидуально, у молоди леща, плотвы, густеры, синца – в группе. Наиболее теплолюбивые (каarp, серебряный и золотой караси, ротан) и холодолюбивые (радужная форель) рыбы сравнительно быстро (за сутки или несколько) выбирали зону ОИТ. В ряде случаев, попадая в отсеки с температурой 25-32°C, рыбы совершали резкие броски, выпрыгивая из воды. Эти особи теряли ориентацию в пространстве, не могли избежать холодного или теплового шока, и, в конечном итоге, погибали.

Территориальное поведение в градиенте температуры наблюдалось сравнительно редко. Так, в опытах на сеголетках леща и окуня показано, что единичные особи или несколько рыб занимали отсек с ОИТ и не пускали в него других. Попытки остальных рыб войти в эту зону решительно пресекались рыбаками-доминантами, они вытесняли пришельцев из отсека, сопровождая их, по крайней мере, на 2 отсека вниз по градиенту температуры. Отсек, соседний с занимаемым доминирующими особями, постоянно контролировался, чтобы соперники не попадали даже в него. Учитывая, что разница температуры между соседними отсеками была 2-3°C, температурный барьер между доминантными особями и остальными сеголетками составлял около 4-6°C.

Другой пример – термоизбирание у сеголетков радужной форели в градиенте температуры от 8 до 24°C. Одиночная особь избирала зону ОИТ 14-16°C. Если в опыте присутствовали три рыбы, сеголеток-доминант занимал эту зону в центральной части градиента и всячески препятствовал проникновению в нее двух остальных. Каждая из оставшихся рыб пыталась проникнуть в эту зону, но одна была вытеснена в отсеки с температурой 9-10°C, другая – 20-21°C, условия явно неблагоприятные для роста и питания. Эти рыбы поочередно вплывали в отсек с оптимальной температурой и соседний с ним, однако немедленно изгонялись на прежнее место сеголетком-доминантом. Если вытеснение одной из рыб на короткий промежуток времени освобождало зону ОИТ, и другая из рыб-соперниц вплывала в нее, следовало немедленное изгнание ее из этого отсека. Такая ситуация продолжалась в течение всех 10 суток опыта. Температурный барьер между доминантной особью и остальными составлял 4-6°C. Интересно, что территориальное поведение у теплолюбивых и холодолюбивых видов отмечалось в диапазоне температуры, близкой к ОИТ: у леща и окуня при 24-26°C, у форели – 14-16°C.

Пищевое поведение. В задачу данного раздела входило изучение того, как реагируют рыбы на перенос корма в отсеки с более низкой или высокой тем-

пературой. Особенности распределения сеголетков окуня в температурном градиенте в зависимости от изменения местоположения корма приведены на рис. 9А, Б. При внесении корма в отсеки, выбранные окунем, значения ОИТ составили  $26.1^{\circ}\text{C}$  осенью и  $25.1^{\circ}\text{C}$  зимой-весной в первом и втором опыте соответственно. В значительной мере это обусловлено предварительной акклимацией рыб к температуре  $17\text{--}20^{\circ}\text{C}$ . Время выбора ОИТ в первом (на 8-е сутки) и втором (на 13-е сутки) опытах несколько различалось, что могло быть связано с разным сезоном.

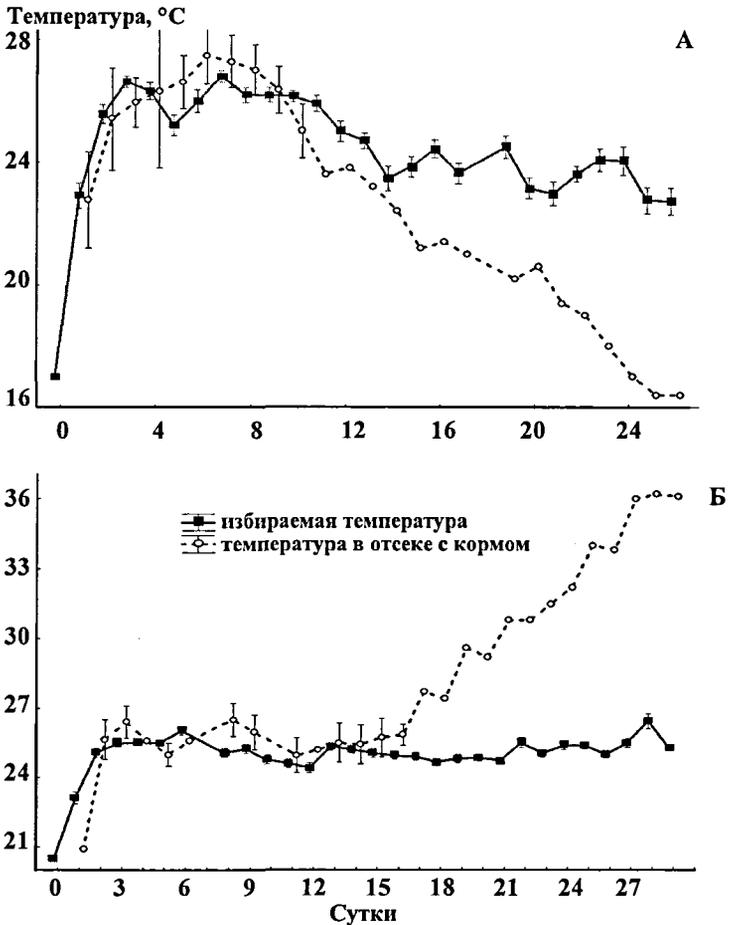


Рис. 9. Среднесуточная ИТ молоди окуня при перемещении кормовых объектов в отсеки с более низкой (А) и высокой (Б) температурой.

При постепенном переносе корма в отсеки с более холодной температурой рыбы заплывали в них, однако, схватив корм, не задерживались там надолго. Полученные данные показывают, что молодь окуня способна уйти из оптимальной температуры, следуя за кормовыми объектами в более прохладную зону. Однако это смещение, вероятно, имеет некий предел. В нашем эксперименте уровень среднесуточной ИТ не опускался ниже 22,7°C.

Размещение корма в зоне температуры выше ОИТ, вплоть до сублетальных значений, не вызывает каких-либо значительных изменений ИТ у сеголетков окуня. При выборе мест обитания температура представляет более значимый фактор для молоди окуня, нежели наличие корма и его расположение. Однако отсутствие корма в зоне ОИТ может вносить некоторые коррективы в динамику ИТ (первый опыт), либо вызывать кратковременные миграции в зоны, богатые кормом (второй опыт).

Разные формы поведения, терморегуляционное и пищевое, в термоградиентных условиях позволяют рыбам более эффективно осваивать температурную неоднородность среды.

### **Глава 7. Эколого-физиологические особенности термоустойчивости рыб у верхних температурных границ жизнедеятельности**

Тенденция к глобальному потеплению климата в последние десятилетия приводит к существенным изменениям в составе рыбного населения пресноводных экосистем. Отмечено количественное и качественное изменение видового разнообразия, появление чужеродных видов, при этом теплолюбивые виды-вселенцы проникают в северные широты, а холодолюбивые рыбы-аборигены исчезают. В районах термального загрязнения температура воды в летние месяцы может превышать критический порог в 30°C. В связи с этим изучение температурных требований рыб становится все более актуальным. Кроме того, оценка температурных границ жизнедеятельности расширяет представления об адаптациях рыб к действию природных и антропогенных факторов.

Определение верхних температурных границ жизнедеятельности рыб, а также построение полигона термоустойчивости проводится различными методами. Широкий набор методов (температурного скачка, критического термического максимума/минимума, хронического летального максимума/минимума и их варианты), используемых разными исследователями (Fry, 1947, 1971; Brett, 1952; Привольнев, 1965; Филон, 1971; Шкорбатов, 1973; Becker, Genoway, 1979; Elliott, 1981; Лапкин и др., 1990; Beitinger et al., 2000) не позволяет сделать однозначные выводы. Для определения верхней летальной температуры (ВЛТ) в последнее время чаще применяют методы критического термического максимума (КТМ) и хронического летального максимума (ХЛМ) (Becker, Genoway, 1979; Лапкин и др., 1981, 1990; Beitinger et al., 2000).

**Влияние сезона и возраста рыб на уровень верхней сублетальной и летальной температуры.** Данные о термоустойчивости пресноводных рыб приведены во многих работах зарубежных (Fry, 1947, 1971; Hoar, 1955; Spaas, 1960; Horoszewicz, 1969, 1973; Hokanson, 1977; Beitinger et al., 2000) и в мень-

шей мере российских авторов (Привольнев, 1965; Филон, 1971; Шкорбатов, 1973). В то же время сведения о ВЛТ у пресноводных рыб России немногочисленны и не всегда учитывают особенности возрастной и сезонной динамики.

В наших экспериментах для молоди рыб различных семейств методом ХЛМ при низкой скорости нагрева  $0.04^{\circ}\text{C}/\text{ч}$  или  $\sim 1^{\circ}\text{C}/\text{сутки}$  определены значения ВЛТ в летний сезон года (табл. 6). Диапазон значений ВЛТ для разных видов рыб варьирует от 28 до  $41^{\circ}\text{C}$ . Наиболее устойчива молодь теплолюбивых рыб – карпа, серебряного и золотого карасей и ротана, наименее устойчива – молодь холодолюбивых рыб – пеляди, радужной форели и налима.

**Таблица 6.** Значения ВЛТ (по ХЛМ) у молоди рыб в летний сезон.

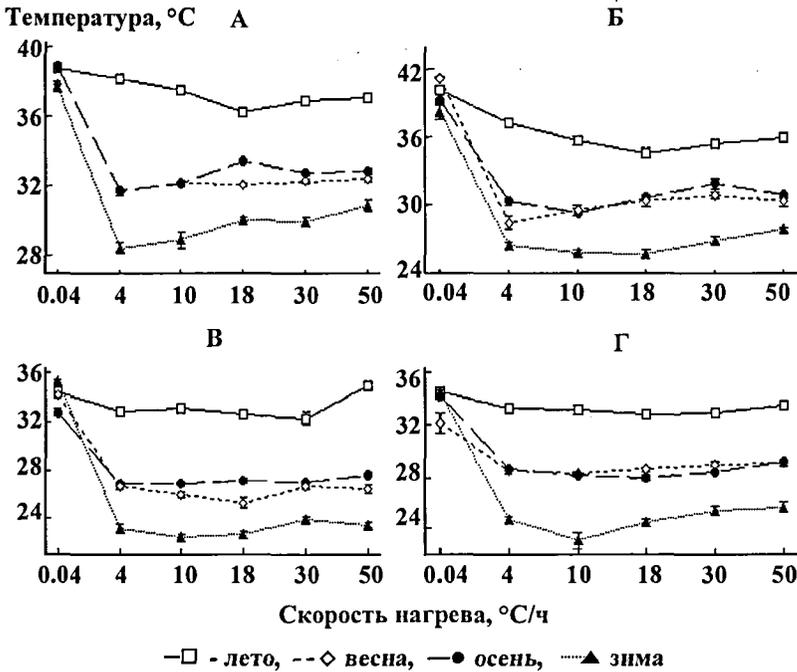
Вид	Возраст	ХЛМ, $^{\circ}\text{C}$
Сазан (каarp)	0+, 1+	38 - 41
Карась золотой	0+, 1+	38 - 39
Карась серебряный	0+, 1+	38 - 39
Синец	0+, 1+	36 - 38
Уклейка	0+	36.5 - 37.5
Лещ	0+, 1+	36 - 38
Плотва	0+, 1+	35.5 - 37.0
Гольян	3+	31 - 32
Ротан	0+, 3+	37 - 39
Речной окунь	0+, 1+	35 - 36
Ерш	0+, 1+	34 - 35
Судак	0+, 1+	34.5 - 35.5
Вьюн	1+	35-36
Щука	0+	35-36
Сибирский осетр	0+	31 - 33
Пелядь	0+	30 - 32
Радужная форель	0+	29 - 30
Налим	0+	28 - 30

Внутривидовых отличий термоустойчивости у сеголетков леща из разных плесов Рыбинского водохранилища не обнаружено.

В онтогенезе термоустойчивость рыб меняется. Она относительно низкая у личинок окуня, плотвы, леща, золотого карася и радужной форели ( $24-25^{\circ}\text{C}$ ), достигает максимальных значений у сеголетков рыб ( $29-30^{\circ}\text{C}$  у радужной форели,  $35.5^{\circ}\text{C}$  у окуня,  $\sim 37^{\circ}\text{C}$  у леща и плотвы,  $38^{\circ}\text{C}$  у золотого карася). В дальнейшем происходит постепенное снижение значений ХЛМ: до  $31^{\circ}\text{C}$  у окуня (в возрасте 10+),  $32^{\circ}\text{C}$  у леща (14+) и плотвы (12+),  $36^{\circ}\text{C}$  у золотого карася (8+) и  $25-26^{\circ}\text{C}$  у неполовозрелых и  $21^{\circ}\text{C}$  у взрослых особей радужной форели. Как у теплолюбивых, так и у холодолюбивых видов наибольшая термоустойчивость наблюдается в возрасте около 1-2 года. Установлено, что различия ХЛМ зимой и летом у молоди окуня и плотвы незначительны, у карпа и карася составляют  $1.5-2.9^{\circ}\text{C}$  при акклимации рыб к средней температуре сезона (рис. 10).

Сублетальные значения температуры (по КТМ) у всех исследованных видов ниже, чем ХЛМ, в большей мере зимой, в меньшей – летом. Значения ЛТ при средних ( $4-18^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ ) и высоких ( $32-56^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ ) скоростях нагрева воды зимой на  $7-11^{\circ}\text{C}$  ниже, чем летом, весной и осенью занимают промежуточное положение. Все рыбы были акклимированы к температуре, близкой к средним сезонным значениям ( $1-5^{\circ}\text{C}$  зимой,  $10-12^{\circ}\text{C}$  весной и осенью и  $18-22^{\circ}\text{C}$  летом).

Таким образом, у молоди исследованных видов рыб обнаружены общие закономерности, проявляющиеся в характере зависимости ВЛТ от скорости нагрева воды и температуры акклимации. При медленной скорости нагрева  $1^{\circ}\text{C}/\text{сут}$  рыбы успевают акклимироваться к изменению температуры, поэтому



**Рис. 10.** Сезонная зависимость верхней летальной температуры (ВЛТ) у молоди рыб от скорости нагрева воды; ХЛМ при скорости 0.04°С/ч, КТМ при скорости 4-50°С/ч; А – серебряный карась, Б – карп, В – плотва, Г – окунь.

ХЛМ слабо зависит от температуры акклимации и сезона года. Значения КТМ в диапазоне скоростей нагрева воды от 4 до 50°С/ч в значительной мере зависят от сезона. Минимальные значения показателя у всех изученных видов отмечены зимой, свидетельствуя о снижении термоустойчивости рыб. Летом значения КТМ максимальны и в меньшей степени зависят от скорости нагрева воды. Совместное применение методов ХЛМ и КТМ позволяет более полно исследовать термоадаптационный потенциал рыб, при этом ХЛМ, по всей вероятности, отражает видовой максимум ЛТ, а КТМ – физиологическую пластичность организма рыб.

Влияние сезона на уровень ВЛТ подтверждено в экспериментах на двухлетках ротана с использованием скоростей нагрева от 0.2 до 10°С/ч (табл. 7). Максимальные значения КТМ и ЛТ отмечены летом, минимальные значения – зимой ( $p < 0.05$ ). Наибольшая термоустойчивость установлена при медленной скорости нагрева 0.2-0.4°С/ч, минимальная – при скорости нагрева 5-10°С/ч. Значения КТМ ниже ЛТ на 1-2°С. По значению КТМ и ЛТ ротан наиболее близок к таким теплолюбивым эвритермным видам, как серебряный карась и карп.

**Влияние физиологического состояния и других факторов на верхнюю сублетальную и летальную температуру.** Влияние физиологического состояния на уровень ВЛТ у рыб изучено слабо (Gibson, 1954; Hassan, Spotila, 1976). Как правило, кроме сезона года и возраста рыб, в качестве факторов, влияющих на ВЛТ, исследовали скорость нагрева, температуру акклимации, время суток и некоторые другие факторы. В наших экспериментах неоднократно отмечалась гибель леща, плотвы и особенно окуня в результате захода в отсеки, температура в которых значительно превышала исходную температуру акклимации. Наиболее часто это происходило у сеголетков в начальный период эксперимента, особенно при низкой температуре акклимации.

**Таблица 7.** Значения КТМ и ЛТ у ротана в различные сезоны.

Сезон (месяц)	Скорость нагрева, °C/ч	КТМ, °C	ЛТ, °C
Весна (апрель)	0.2	37.5 ± 0.1	38.8 ± 0.2*
	0.4	37.0 ± 0.2	38.5 ± 0.2*
	5	36.5 ± 0.2	37.5 ± 0.3
	10	36.0 ± 0.3	37.0 ± 0.3
Лето (июнь)	—	—	—
	0.4	38.3 ± 0.1	39.0 ± 0.1*
	5	37.3 ± 0.2	38.0 ± 0.2
	10	36.8 ± 0.3	37.5 ± 0.2
Осень (октябрь)	0.2	37.0 ± 0.1	39.0 ± 0.1*
	0.4	36.0 ± 0.2	38.0 ± 0.2*
	5	36.0 ± 0.2	37.0 ± 0.2*
	10	35.3 ± 0.3	36.1 ± 0.3
Зима (декабрь)	0.2	36.5 ± 0.2	38.0 ± 0.2*
	0.4	36.0 ± 0.3	37.0 ± 0.1*
	5	35.5 ± 0.2	36.0 ± 0.2
	10	35.0 ± 0.3	35.3 ± 0.3

\* – различия КТМ и ЛТ достоверны по критерию Стьюдента,  $p < 0.05$

В экспериментальной установке без перегородок, градиент температуры в которой создавался встречными потоками теплой и холодной воды, нами исследовно сразу несколько температурных показателей – избираемые, избегаемые, шоковые и летальные значения температуры у молоди рыб (табл. 8).

Сеголетков леща, плотвы, синца и окуня летом акклимировали к температуре 20–24°C или 30°C, пелядь осенью – к 16°C или 25°C. Минимальные значения избираемой и избегаемой температуры выявлены у молоди пеляди. Акклимация к повышенным температурам увеличивала термоустойчивость молоди рыб.

**Таблица 8.** Температурные реакции молоди рыб в летне-осенний период.

Вид	Температура, °C					
	ОИТ	Избегаемая	Шоковая	Летальная	Шоковая*	Летальная*
Лещ	26.6	33.3	33.5	34.3	37.2	38.3
Плотва	25.3	32.8	32.0	33.6	36.1	37.1
Синец	26.8	31.7	—	—	—	—
Окунь	25.3	34.1	32.7	33.9	34.8	36.2
Пелядь	16.8	26.8	29.9	30.4	30.9	31.8

Примечание. \* – температура акклимации 30 °C (у пеляди 25°C).

На примере молоди леща, плотвы и пеляди показано влияние 5-и суточного голодания на уровень шоковой и летальной температуры. Шоковая температура у сытых особей леща составила 31,8, у плотвы – 29,5 и у пеляди – 28,1°C, летальная – 34,6, 31,7 и 29,2°C соответственно. У голодных рыб термоустойчивость ниже: шоковая температура составила 28,2, 23,7 и 25,7°C, летальная – 31,8, 28,6 и 27,1°C у леща, плотвы и пеляди соответственно.

В летний сезон при скорости нагрева воды 8-10°C/ч у сеголетков окуня в начальной стадии заболевания сапролегниозом выявлены более низкие значения КТМ и ЛТ (34 и 35,7°C) по сравнению со здоровыми особями (35,8 и 36,2°C). У сеголетков карпа при заболевании краснухой даже в зоне температурного оптимума (ОИТ 30°C) наблюдался 100% отход. Только реакция поведенческой лихорадки при возможности перемещения в зону температуры выше оптимальной позволяла рыбам пережить заболевание.

Интересно, что при температуре воды, превышающей критический уровень 30°C, в пресноводных водоемах средней полосы России наблюдается снижение питания и роста рыб, уменьшение видового разнообразия, а также существенное ухудшение качества воды и сокращение числа кормовых организмов (Мордухай-Болтовской, 1974, 1975). В диапазоне температуры от 30 до 38°C у серебряного карася развивается тепловой шок, который является генотоксичным, поскольку приводит к увеличению частоты хромосомных aberrаций и одноцепочечным повреждениям ДНК (Anitha et al., 2000). Именно в диапазоне этих значений температуры расположены уровни КТМ и ХЛМ у изученных теплолюбивых видов рыб.

Скорость нагрева воды влияет не только на термоустойчивость рыб, но и на некоторые физиологические функции. Максимальная активность пищеварительных карбогидраз у карпа и карася, плотвы и окуня отмечена при скорости нагрева воды 0,04°C/ч, позволяющей рыбам успешно акклиматизироваться к повышению температуры во все сезоны. Летом отмечен последовательный рост уровня ферментативной активности с увеличением скорости нагрева до 4-50°C/ч, в другие сезоны, особенно осенью и зимой, наблюдается резкое снижение активности карбогидраз. У молоди карпа, окуня и плотвы выявлены изменения активности ацетилхолинэстеразы и содержания водорастворимой фракции белка в мозге, свидетельствующие о повреждающем действии высоких скоростей нагрева воды.

Соотношение эколого-физиологического оптимума, окончательно избираемой и верхней летальной температуры у разных по экологии видов рыб. Анализ соотношения температуры эколого-физиологического оптимума, окончательно избираемой и верхней летальной температуры у 49 видов морских и пресноводных рыб выявил тесную взаимосвязь этих показателей (Jobling, 1981). Нами на основе собственных результатов и данных других исследователей (Jobling, 1981; Алабастер, Ллойд, 1984; Голованов и др., 1997) принята попытка выявить соотношение эколого-физиологического оптимума и температурных требований рыб Европейской части России.

На примере 11 видов рыб установлено, что значения температуры нереста практически совпадают с оптимальной температурой эмбриогенеза (табл. 9).

Таблица 9. Температурные характеристики рыб в начале онтогенеза.

Вид	Температура, °С				
	Нереста	Оптимум эмбриогенеза	Оптимум роста	ОИТ	ХЛМ
Карп	15.5-22.0	16-23	26-32	29-31	38-41
Карась золотой	14-22.5	17-22	28-30	28-29	38-39
Лещ	13-20.0	10-20	< 28	26-27	36-38
Синец	–	–	< 28	26.5-28.0	36-38
Плотва	10-20.0	11-22	< 28	23-26	35.5-37.0
Ротан	15-25.0	13-22	< 28	27-28	37-39
Окунь	4-17.0	12-18	26	25-26.5	35-36
Щука	7.5-14.0	7-15	19-26	24-24.5	35-36
Судак	–	–	22-24	22-26	34.5-35.5
Сибирский осетр	9-21.0	13-17	22-25	21-23	31-33
Пелядь	1-8.0	1.5-5	5-18	16-18	30-32
Форель радужная	3.0-8.0	5-10	16-17	14-17	29-30
Налим	0-2.0	0.3-1	0.3-1.0	14-16	28-30

Оптимальная температура роста у сеголетков и годовиков существенно (~ на 10°С) выше. Значения оптимальной температуры роста и ОИТ у молоди рыб практически совпадают. Значения ХЛМ выше ОИТ на 10-12°С у молоди теплолюбивых видов и на 12-15°С у холодолюбивых видов рыб. При этом температура верхней границы жизнедеятельности у исследованных видов варьирует от 28 до 41°С, отражая разницу в термоустойчивости рыб. Максимальные значения температурных характеристик выявлены у карпа, золотого карася и ротана, несколько ниже у молоди других карповых видов и окуня, еще ниже у щуки и сибирского осетра, минимальные – у пеляди, форели и налима.

На примере молоди рыб различных экологических групп установлено, что значения ХЛМ выше КТМ, а у карпа и плотвы выше и значений ЛТ (табл. 10). Наиболее высокие значения КТМ и ЛТ при летней температуре акклимации были у карпа и щуки, у плотвы и окуня значения КТМ были равными. Выявленное соотношение ХЛМ и КТМ характерно как для теплолюбивых (карп, карась, плотва, окунь), так и холодолюбивых (форель) видов рыб, при этом различия показателей зимой выше, чем летом.

Температурный оптимум роста молоди на 3-10°С выше, чем у взрослых рыб. Значения ВЛТ (по критерию ХЛМ) у молоди и взрослых рыб на 8-17°С выше оптимальных значений, в большей мере у холодолюбивых видов.

Собственные результаты и данные других авторов позволяют рекомендовать ОИТ в качестве критерия эколого-физиологического оптимума для молоди рыб, а ВЛТ (по критериям ХЛМ и КТМ) – в качестве критерия верхней температурной границы жизнедеятельности рыб. Именно эти показатели, с

учетом общей амплитуды температурного диапазона жизнедеятельности рыб могут стать основой классификации пресноводных рыб по их отношению к температурному фактору.

**Таблица 10.** Температурные характеристики молоди рыб в летний сезон.

Вид	ОИТ, °С	ХЛМ, °С	КТМ, °С	ЛТ, °С
Карп	30.9 ± 0.5 <sup>а</sup>	41.3 ± 0.1 <sup>а</sup>	35.6 ± 0.1 <sup>а</sup>	36.5 ± 0.2 <sup>а</sup>
Плотва	24.0 ± 0.3 <sup>б</sup>	34.4 ± 0.3 <sup>б</sup>	32.0 ± 0.3 <sup>б</sup>	32.6 ± 0.3 <sup>б</sup>
Окунь	26.4 ± 0.3 <sup>в</sup>	33.5 ± 0.5 <sup>б</sup>	32.0 ± 0.1 <sup>б</sup>	33.2 ± 0.2 <sup>б</sup>
Щука	24.3 ± 0.3 <sup>б</sup>	34.0 ± 0.4 <sup>б</sup>	33.6 ± 0.1 <sup>в</sup>	35.2 ± 0.2 <sup>в</sup>

Примечание. Разные надстрочные индексы указывают на статистически достоверные различия между показателями в каждом столбце (ANOVA, LSD-test),  $p < 0.05$ ; КТМ при скорости нагрева 8-10°С/ч.

Ранее было предложено несколько вариантов разделения рыб на группы по температуре нереста (Дрягин, 1973), сочетанию температуры нереста и порога выживания (Никаноров, 1976) или по температурным нишам обитания (Magnuson et al., 1979; Cherry, Cairns, 1982). Для разделения рыб, обитающих в пресноводных водоемах северо-запада России, по отношению к температурному фактору нами предложено использовать трех показателей – ОИТ, ХЛМ и температурного диапазона жизнедеятельности. В соответствии с этим можно выделить четыре группы рыб:

1. Наиболее теплолюбивые: карп, серебряный и золотой карась, ротан. Значения ВЛТ 37-41°С, ОИТ – 28-30°С, температурный диапазон жизнедеятельности от 0 до 41°С.

2. Теплолюбивые: лещ, синец, густера, плотва, окунь, судак, ерш и вьюн. Значения ВЛТ 33-37°С, ОИТ – 25-28°С, температурный диапазон жизнедеятельности от 0 до 37°С.

3. Умеренно теплолюбивые: щука, осетр, севрюга, стерлядь, пескарь, бычок-цуцик и бычок-головач. Значения ВЛТ 31-35°С, ОИТ 20-25°С, температурный диапазон жизнедеятельности от 0 до 33-35°С.

4. Холодолобивые: семга, кумжа, пелядь, сиги, корюшка, налим, голянь обыкновенный и усатый голец *Barbatulus barbatulus*. Значения ВЛТ 25-31°С, ОИТ 13-18°С, температурный диапазон жизнедеятельности от 0 до 25-31°С.

Виды, входящие в первые три группы, относятся к эвритермным (обитающим в широком диапазоне температуры), виды, относящиеся к четвертой группе, к менее эвритермным (обитающим в более узком диапазоне температуры). Широкое распространение вида-вселенца головешки-ротана в пресноводных водоемах, наряду с другими факторами, может быть обусловлено и его высокой термоустойчивостью.

### Заключение.

В процессе эволюционного развития и освоения разнообразных экологических ниш у рыб выработалось несколько основных форм температурной адаптации. Активный выбор определенной температурной зоны, связанной с оптимальной скоростью развития, питания и роста, продемонстрирован на примере более 300 видов рыб разных таксономических групп, обитающих в различных географических широтах (Ивлев, 1958; Fry, 1971; Jobling, 1981). Температуру, которую рыбы избирают вскоре после предоставления им возможности свободного выбора, называют избираемой температурой. Однако только в длительных экспериментах свыше 2-3 суток удается определить окончательно избираемую температуру.

Существует предположение, что именно окончательно избираемая температура у рыб связана с температурой возможного происхождения вида. Так, наиболее высокие окончательно избираемые температуры (~ 28-31°C) среди рыб, обитающих в водоемах бореальной зоны России, отмечены у сазана (карпа), серебряного и обыкновенного карасей и головешки-ротана, что согласуется с районом происхождения этих видов (Юго-Восточная Азия). Не случайно, выбор избираемой температуры происходит почти одинаково у сытых и голодных, здоровых и больных рыб, и только по достижении зоны ОИТ сказывается разница физиолого-биохимического и иммунологического статуса. Значения ОИТ отражают температурные условия, которые соответствуют температурным потребностям рыб в конкретный сезон года, в определенный период онтогенеза, при определенном физиологическом состоянии организма. Колебания ОИТ, не превышающие 2-6°C, подтверждают важность астатичности температурных условий существования для оптимизации роста и эффективности питания (Константинов и др., 1991; Зданович, 2001). Верхние и нижние летальные температуры характеризуют тот диапазон температур, в котором возможно существование вида в различных участках ареала. Таким образом, окончательно избираемая температура отражает эволюционный и эколого-физиологический оптимум существования вида, а летальная температура – границу возможного обитания.

Самопроизвольный выбор температуры в длительных экспериментах, проходящий в два этапа – переходный и этап стабильного выбора, характерен для всех исследованных видов рыб. У тепло- и холодолюбивых видов рыб уровень ОИТ и характер поведения в градиенте температуры различны. Значительная амплитуда колебаний показателя даже в пределах одного семейства и существование внутривидовых различий ОИТ указывают на широкий спектр приспособлений к существованию в оптимальных и пессимальных условиях. Дифференцировка рыб одного вида на группы, избирающие разные температуры, может увеличивать трофический ареал и способствовать увеличению численности популяций.

Наиболее важными факторами, определяющими поведение и распределение рыб в термоградиентных условиях, являются возраст и сезон года. С появлением возможности осуществлять направленное движение личинки рыб спо-

способны к выбору определенной температуры. Основная тенденция термоизбирания у личинок и молоди – выбор температур, близких к оптимальным значениям температуры роста, развития и питания. С возрастом значения окончательно избираемой температуры снижаются на 2-10°C в зависимости от вида рыб и образа жизни. Вероятные причины этого снижения – повышение энергозатрат на созревание гонад или смена объектов питания с переходом в другой биотоп. На личиночном и мальковом периодах развития высокие ОИТ позволяют обеспечить быстрый рост и накопление белковой массы организма. По мере созревания, особенно в период половозрелости, более низкие значения окончательно избираемой температуры у рыб сопровождаются переходом на другой тип обмена для обеспечения процесса созревания гонад и эффективно-го воспроизводства.

У ряда видов сезонная динамика окончательно избираемой температуры ярко выражена, у других практически отсутствует, что позволяет предположить наличие разных вариантов распределения рыб в естественных водоемах и на участках термального загрязнения. Такое разделение характерно для всех видов рыб независимо от их систематики, теплолюбивости, стено- или эври-термности. В то же время, в температурном диапазоне жизнедеятельности теплолюбивых видов существуют 4 уровня избираемых температур. Выбор соответствующего сезонного уровня зависит как от температуры акклимации и наличия корма, так и от физиологического состояния рыб.

Особенно важно, что отсутствие корма в термоградиентной среде приводит к резкому расширению диапазона избираемых температур. Высокая пищевая мотивация и поисковая активность побуждают рыб выходить за пределы их постоянного местообитания (Павлов и др., 2007). Сочетание разных форм поведения в термоградиентных условиях позволяет рыбам более эффективно и разнообразно осваивать температурную неоднородность среды.

Верхняя температурная граница жизнедеятельности у молоди пресноводных рыб расположена в диапазоне температуры 28-41°C. В процессе онтогенеза термоустойчивость меняется, достигая максимума в мальковом периоде и снижаясь в период неполовозрелого и взрослого организма. Скорость повышения температуры среды оказывает значительное влияние на уровень ВЛТ, в большей мере в зимний период, когда повышение температуры противоречит сезонному ходу событий. Физиологическое состояние (голод, болезнь) изменяют термоустойчивость рыб. На основании значений окончательно избираемой и верхней летальной температуры, а также температурного диапазона жизнедеятельности пресноводные рыбы северо-запада России могут быть разделены на группы по отношению к температурному фактору.

В естественных термоградиентных условиях выявлена возрастная дифференциация популяций теплолюбивых видов рыб. Молодь и неполовозрелые особи привлекаются в районы сброса теплых вод и используют эти участки для нагула. Взрослые рыбы, напротив, используют их лишь для более раннего нереста, а в качестве нагульных – смежные участки с более низкой температурой. Несомненно, что выбор более высокой температуры в естественных усло-

виях – своего рода компромисс температурных требований рыб и воздействия других факторов, таких как содержание кислорода в воде, наличие и доступность корма, гидродинамические условия, присутствие хищников, паразитарных и других заболеваний. Положительное действие высокой температуры на рост рыб в зонах подогретых вод в ряде случаев может нивелироваться негативным влиянием других факторов.

Для выяснения вопроса о степени влияния краткосрочных и долговременных изменений климата, а также существующих зон термального загрязнения на процессы температурных адаптаций, необходим постоянный мониторинг терморегуляционного поведения и термоустойчивости не только аборигенных видов, но и видов-вселенцев. Вероятно, широкое распространение головешкиротана и тюльки *Clupeonella cultriventris*, может быть связано с изменением ряда факторов, в том числе и температуры водной среды.

Терморегуляционное поведение характерно для представителей разных таксонов, от простейших до млекопитающих. Самопроизвольный выбор определенной температуры выявлен у рыб разных таксономических групп, обитающих на различных географических широтах – в антарктических и арктических, умеренных и тропических зонах. Реакция термоизбирания проявляется у рыб разных экологических групп, разного возраста (от личинки до взрослой особи), во все сезоны года. Очевидно, терморегуляционное поведение является врожденной реакцией и может быть отнесено к наиболее общим и древним адаптациям водных животных.

Терморегуляционное поведение рыб – сложный процесс, включающий температурную акклимацию, происходящий на фоне других форм поведения – исследовательского, территориального и пищевого поведения. Видовые, внутривидовые, возрастные, сезонные, суточные, физиологические и поведенческие особенности термоизбирания определяют адаптационные возможности рыб. Если стратегия адаптации к сублетально высоким температурам сводится к выживанию, то стратегия термоизбирания – сокращение энергетических трат и обеспечение эффективного развития, питания, роста и размножения рыб в условиях температурной неоднородности водной среды.

### Выводы.

1. Разработаны методы и оригинальные экспериментальные установки для исследования распределения и поведения рыб в термоградиентных условиях, а также для определения верхней летальной температуры рыб.

2. Терморегуляционное поведение выявлено у всех исследованных видов рыб. Процесс термоизбирания включает два этапа: выбор «текущей» избираемой температуры, отражающей процесс акклимации, и выбор окончательно избираемой температуры, когда происходит стабилизация термоизбирания. Величина окончательно избираемой температуры видоспецифична, она сходна у рыб разного систематического положения, но существенно различается у холодолюбивых и теплолюбивых видов. Выявлена внутривидовая дифференциация рыб по показателям термоизбирания.

3. Значения окончательно избираемой температуры в онтогенезе теплолюбивых и холодолюбивых видов изменяются. Способность к термоизбиранию появляется на личиночных этапах развития. Окончательно избираемая температура достигает максимальных значений у сеголетков и годовиков рыб, и в дальнейшем, у ювенильных и половозрелых особей снижаются на 2-14°C.

4. Выявлены суточные и сезонные изменения термоизбирания, характер и выраженность которых существенно различаются у пресноводных бореальных рыб разного вида и возраста. Установлены 4-е уровня термоизбирания: летний (18-28°C), переходный (11-16°C), соответствующий температурному порогу роста и развития рыб, весенне-осенний (5-8°C) и зимний (1-3°C).

5. Распределение и терморегуляционное поведение рыб зависят от экзогенных и эндогенных факторов: температуры акклимации, наличия корма, степени половозрелости, заболеваний, нейропептидов (бомбезин). Увеличение диапазона избираемых температур на 2-14°C при отсутствии корма приводит к расширению области обитания рыб. Термоизбирание реализуется на фоне других форм поведения – исследовательского, территориального и пищевого.

6. Верхняя летальная температура, характеризующая зону эколого-физиологического пессимума, у бореальных пресноводных рыб находится в диапазоне от 28 до 41°C. Она повышается в личиночном периоде, достигает максимума в мальковом и снижается у неполовозрелых и половозрелых рыб. Наибольшие значения хронического летального максимума и критического термического максимума отмечены у молоди рыб летом, минимальные – зимой. Голодание и заболевания понижают температурную устойчивость рыб, а повышенная скорость нагрева воды изменяет не только термоустойчивость, но и физиолого-биохимический статус организма.

7. Между оптимальной температурой роста, окончательно избираемой и верхней летальной температурой рыб существует определенное соотношение. Температурный оптимум молоди на 3-10°C выше, чем у взрослых рыб, а значение верхней летальной температуры у тех и других на 8-17°C выше оптимальных значений. На основании окончательно избираемой температуры, хронического летального максимума и температурного диапазона жизнедеятельности пресноводные рыбы северо-запада России разделяются на четыре группы по отношению к температурному фактору.

8. Закономерности термоизбирания у рыб проявляются в лабораторных и природных условиях. В районе термального загрязнения существует возрастная дифференциация популяций теплолюбивых видов. Сеголетки, годовики и неполовозрелые особи привлекаются в районы сброса теплых вод для нагула, взрослые рыбы используют эти районы для более раннего нереста. Полученные данные позволяют прогнозировать поведение и распределение рыб в термоградиентных условиях, а также оценить экологический риск в зонах термальных сбросов, при аномальных погодных явлениях и долговременных изменениях климата.

## Список основных публикаций по теме диссертации

## Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журнал. 1981. Т. 40. № 12. С. 1792–1801.
2. Пастухов Ю.Ф., Козловский С.В., Михайлова И.И., Свирьев В.С., Антонов П.И., Пономарчук А.П., Герасимов Ю.В., Голованов В.К., Свирский А.М. Выраженные изменения пищевого и терморегуляторного поведения рыб под влиянием пептидов из тканей холоднокровных // Докл. АН СССР. 1989. Т. 306. № 1. С. 240–243.
3. Свирский А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклимации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama* (L) в различные сезоны года // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 6. С. 974–980.
4. Свирский А.М., Голованов В.К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее возможные причины // Усп. соврем. биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 259–264.
5. Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биол. внутр. вод. 2000. № 2. С. 106–115.
6. Голованова И.Л., Кузьмина В.В., Голованов В.К. Воздействие высоких температур на пищеварительные гидролазы серебряного карася *Carassius auratus* L. // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 1. С. 121–128.
7. Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биол. внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.
8. Смирнов А. К., Голованов В. К. Сравнение термоустойчивости молоди некоторых видов рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 3. С. 430–432.
9. Голованова И.Л., Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние повышения температур воды в осенне-зимний период на активность карбогидраз молоди карповых рыб (сем. Cyprinidae) // Биол. внутр. вод. 2005. № 3. С. 87–90.
10. Golovanov V.K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // Journal of Ichthyology. 2006. Vol. 46. Suppl. 2. P. S180–S187.
11. Голованов В.К., Смирнов В.К. Влияние скорости нагрева на термоустойчивость карпа *Cyprinus carpio* в различные сезоны года // Вопр. ихтиологии. 2007. № 47. № 4. С. 555–561.
12. Голованов В.К., Смирнов А.К., Голованова И.Л. Влияние скорости нагрева на термоустойчивость и пищеварительные карбогидразы карпа *Cyprinus carpio* L. // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2011. № 1. С. 82–86.
13. Голованов В.К., Смирнов А.К. Особенности терморегуляционного поведения ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus* в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 4. С. 551–558.

14. Голованова И.Л., Голованов В.К. Влияние абиотических факторов (температура, рН, тяжелые металлы) на активность карбогидраз объектов питания ихтиофагов // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 5. С. 657–664.

15. Голованов В.К., Ручин А.Б. Критический термический максимум голошки-ротана *Perccottus glenii* в разные сезоны года // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 822–827.

16. Голованова И.Л., Филиппов А.А., Голованов В.К. Влияние температуры, рН и тяжелых металлов (медь, цинк) на активность карбогидраз щуки *Esox lucius* L. и ее жертвы // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2011. № 2. С. 78–83.

17. Смирнов А.К., Голованов В.К. Поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. в термоградиентных условиях в зависимости от местоположения корма // Вопр. рыболовства. 2011. Т. 12. № 4(48). С. 730–740.

18. Golovanov V.K. Influence of various factors on upper lethal temperature (review) // Inland Water Biology. 2012. Vol. 5. № 1. P. 105–112.

19. Голованов В.К., Капшай Д.С., Голованова И.Л. Влияние высокой температуры акклимации на термоустойчивость молоди рыб // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2012. № 1. (в печати)

20. Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С. Сравнительный анализ окончательной и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Эксперим. биология. 2012. № 3. (в печати)

#### Публикации в других изданиях:

21. Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Поведение рыб в термоградиентных условиях в зависимости от сезона года // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30. С. 41–43.

22. Голованов В.К., Базаров М.И. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50. С. 42–45.

23. Голованов В.К., Линник В.Д. Избегаемые температуры у молоди рыб // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 59. С. 45–47.

24. Голованов В.К. Терморегуляторное поведение гидробионтов // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 73. С. 56–60.

25. Поддубный С.А., Голованов В.К., Базаров М.И., Кудряков С.В. Влияние термогидродинамических условий в зоне сбросных расходов Костромской ГРЭС на распределение рыб // Энерг. строительство. 1995. № 6. С. 38–41.

26. Голованов В.К. Температурные нормы жизнедеятельности пресноводных рыб // Рыбне господарство (Киев). 2009. Вып. 67. С. 44–50.

27. Капшай Д.С., Голованов В.К. Верхние летальные температуры и термопреферендум молоди щуки *Esox lucius* L. // Рыбне господарство (Киев). 2009. Вып. 66. С. 65–70.

28. Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Сезонная динамика избираемых температур рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ: Тр. ИБВВ АН СССР. Л., 1978. Вып. 32(35). С. 151–167.

29. Лапкин В.В., Голованов В.К., Свирский А.М., Соколов В.А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск. 1990. С. 37–85.

30. Голованов В.К., Вирбицкас Ю.Б. Распределение молоди пресноводных рыб в естественных и экспериментальных условиях // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР. 1991. С. 75–83.

31. Слынько Ю.В., Голованов В.К., Герасимов Ю.В. Распределение генотипированной по локусу пероксидазы молоди леща в гетеротермальной среде // Распределение и поведение рыб. М., ИЭМЭЖ АН СССР. 1992. С. 108–117.

32. Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всерос. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 16–40.

33. Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всерос. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С.103–118.

34. Голованов В.К., Гречанов И.Г. Внутривидовая изменчивость термопреферендума пресноводных рыб // Материалы II(XXV) Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск, Изд-во ПетрГУ, 1999 С. 214–218.

35. Голованов В.К. Температурная акклимация и поведенческая терморегуляция рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб. Физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 255–265.

36. Голованов В.К. Экологические и эволюционные аспекты терморегуляционного поведения рыб // Поведение рыб. Матер. докл. Междунар. конф. М: Акварос, 2005. С. 115–120.

37. Голованов В.К. Методологические аспекты нормирования тепловых нагрузок на водохранилища // Современные проблемы исследований водохранилищ / Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Пермь, 2005. С. 39–43.

38. Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М. Воздействие термального загрязнения водохранилищ Верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 59–81.

39. Смирнов А.К., Голованов В.К., Свирский А.М. Верхние летальные температуры леща, плотвы и окуня в различные периоды онтогенеза // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Матер. Междунар. научн. конф. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2005. С. 224–228.

40. Голованов В.К. Температурный оптимум и температурные границы жизнедеятельности осетровых видов рыб // «Аквакультура осетровых рыб: Достижения и перспективы развития». IV Междунар. Науч.-практ. конф., Астрахань. Матер. докл. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 21–24.

41. Голованов В.К. Эколого-физиологический оптимум и конечный термопреферендум рыб в естественных и лабораторных условиях // Современные про-

блемы физиологии и биохимии водных организмов. Матер. 2-ой науч. конф. с участием стран СНГ. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. С. 41–42.

42. Голованов В.К., Базаров М.И. Гидроакустические исследования поведения и распределения рыб в районе подогретых вод Костромской ГРЭС и на смежных участках Горьковского водохранилища // Гидроакустические исследования на внутренних водоемах. Матер. докл. Всерос. конф., ИБВВ РАН. Ярославль: Издательство ООО «Принтхауз», 2008. С. 26–39.

43. Голованов В.К. Температурные требования пресноводных рыб в водоемах Северо-Запада России // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения разнообразия. Матер. Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 25–28.

44. Голованов В.К. Температурные критерии для пресноводных рыб Северо-Запада России // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Матер. XXVIII междунар. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 148–153.

45. Капшай Д.С., Голованов В.К. Термопреферендум молоди карповых и окуневых видов рыб Верхней Волги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Матер. XXVIII междунар. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 262–266.

46. Голованов В.К. Термоадаптации – критерии поведения и распределения рыб в естественной и экспериментальной среде // Поведение рыб. Матер. IV Всерос. конф. с междунар. участием. Борок, Россия. М.: АКВАРОС, 2010. С. 43–49.

47. Голованов В.К., Капшай Д.С. Суточные ритмы термопреферендума рыбы. Анализ и взаимосвязи // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Матер. III Междунар. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов. Петрозаводск, 2010. С. 30–32.

48. Голованов В.К., Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Физиолого-биохимические аспекты адаптаций рыб в зоне сублетальных высоких температур // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Матер. III Междунар. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов. Петрозаводск, 2010. С. 32–34.

49. Голованов В.К., Смирнов А.К. Особенности терморегуляционного поведения плотвы *Rutilus rutilus* L. в раннем онтогенезе в экспериментальных градиентных условиях // Поведение рыб. Матер. IV Всерос. конф. с междунар. участием. Борок, Россия. М.: АКВАРОС, 2010. С. 50–56.

50. Голованов В.К. Температура как фактор оптимизации в жизнедеятельности рыб. Естественные условия и эксперимент // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Матер. I Всерос. конф. с междунар. участием. Борок, Россия. В двух томах. Том 1. М.: АКВАРОС, 2011. С. 169–180.

51. Голованов В.К. Температура среды – фактор, определяющий эффективность роста и питания молоди рыб // Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России. Матер. Всерос. научн. конф. с междунар.

участием, посвящ. 80-летию Татарского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ». Казань, 2011. С. 99–103.

52. Голованов В.К. Реакции рыб на токсические вещества в зоне высоких температур у границ жизнедеятельности // Матер. IV Всерос. конф. по водной токсикологии, посвящ. памяти Б.А. Флерова, «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы». Ч. 1. Борок: ООО «ТР-принт», 2011. С. 92–95.

53. Голованов В.К., Микряков Д.В. Терморегуляционное поведение и температурные границы жизнедеятельности у инфицированной молоди некоторых видов пресноводных рыб // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб. Расш. матер. III Междунар. конф. Борок. М., 2011. С. 201–204.

54. Голованов В.К., Микряков В.Р. Модифицирующее влияние температуры на иммунитет рыб к инфекционным болезням // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб. Расш. матер. III Междунар. конф. Борок. М., 2011. С. 95–99.

55. Голованов В.К., Свирский А.М., Извеков Е.И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯрГТУ, 1997. С. 92–123.

56. Голованов В.К. Влияние дополнительного тепла. Рыбы // Экологические проблемы Верхней Волги. Гл. 9. Биологические последствия антропогенного воздействия. Изменения структурно-функциональных характеристик биологических сообществ. Ярославль: Изд-во ЯрГТУ, 2001. С. 295–302.

Подписано в печать: 01.03.2012  
Объем: 2,5 усл.п.л.  
Тираж: 150 экз. Заказ № 60  
Отпечатано в типографии «Реглет»  
119526, г. Москва, Страстной бульвар, д. 6, стр. 1  
(495) 978-43-34; [www.reglet.ru](http://www.reglet.ru)