

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

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 « » _____ 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; Nochachka, Somero, 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; Nochachka, Somero, 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 (Lapkin, 1985; Константинов и др., 1991, 2005; Зданович, Пушкар, 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 бореальной 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 нейрпептидов) 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 видовые, 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 госзаданием 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. Свирскому, 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 (песядь *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 голец *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 *Perccottus 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 акклиматизировали 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 температур в которых составляла 15-25°C. Распределение рыб регистрировали визуально или с помощью видеокамеры. Продолжительность опытов составляла 10-14 сут.

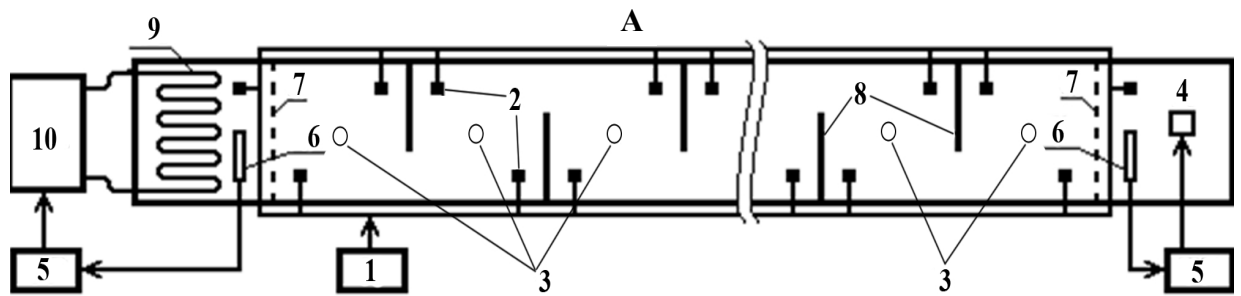
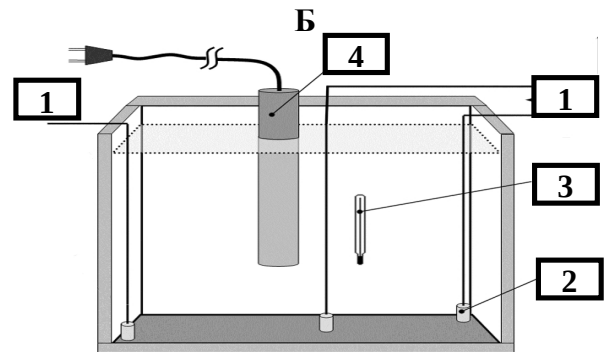


Рис. 1. Схема экспериментальных установок для определения избирательной (А), а также сублетальной и летальной (Б) температуры: 1 – компрессор, 2 – распылитель, 3 – термометр (электронный датчик), 4 – нагреватель, 5 – терморегулятор, 6 – датчик температуры, 7 – сетка-ограждение, 8 – неполные перегородки 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 $4-60^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ продолжали до потери равновесия (переворот рыб на бок). Перенос в воду с температурой на $3-4^{\circ}\text{C}$ ниже сохранял жизнеспособность рыб. Продолжая нагрев до прекращения движения жаберных крышек, фиксировали значение летальной температуры (ЛТ). При определении ХЛМ воду нагревали с медленной скоростью $0.04-0.08^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ ($1-2^{\circ}\text{C}/\text{сут}$) 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 $4-60^{\circ}\text{C}/\text{ч}$.

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, синец, лещ, уклейка, густера, серебряный и золотой карась, карп, пескарь, язь, голянь, плотва, вьюн, налим, ерш, окунь, судак, ротан	1800
Изучение избираемой и окончательно избираемой температуры у рыб разного возраста	Радужная форель, лещ, синец, золотой карась, карп, плотва, окунь	800
Определение суточных и сезонных особенностей термоизбирания у рыб разного возраста	Радужная форель, лещ, синец, золотой карась, карп, плотва, окунь	800
Изучение эколого-физиологических и поведенческих особенностей распределения рыб в термоградиенте	Радужная форель, лещ, синец, золотой и серебряный карась, карп, плотва, окунь	400
Определение верхней сублетальной и летальной температуры у рыб разного возраста в разные сезоны	Радужная форель, лещ, синец, золотой и серебряный карась, карп, плотва, окунь	1200
Исследование поведения и распределения рыб в естественных условиях (полевые данные)	Ряпушка, стерлядь, бестер, лещ, синец, 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 гольяна. 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 гольяна 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 $15.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$, молодь вселенцев бычка-головача *Neogobius kessleri* и бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* – $22-23^\circ\text{C}$ (Вербицкий и др., 2005). Сеголетки стерляди *Acipenser ruthenus* по уровню ОИТ $23.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ 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, °C
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
Гольян	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, гольяна 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 термоизбирания 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 термоизбирания изучена нами на примере леща и плотвы, образующих экологические группы, отличающиеся по местообитанию, 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 молоди (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 молоди леща, генотипированной по локусу пероксидазы (P_o) сердечной мышцы на гетерозиготную $P_o^{79/100}$ и две гомозиготные $P_o^{100/100}$ и $P_o^{79/79}$ группы, указывает на возможность существования в популяциях одного вида особей с разным температурным оптимумом. Если при акклимации рыб к температуре 20 или 14-16 °C значительной разницы в ОИТ не было, то у особей, акклимированных к 2°C, она достигала 12.5°C (у леща генотипа $P_o^{100/100}$ ОИТ составляла 4.5°C, генотипа $P_o^{79/79}$ – 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 избирали 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. Внутрипопуляционная дифференциация плотвы происходит, по мнению одних авторов на самых ранних этапах онтогенеза, при этом основными маркерными морфологическими признаками являются размер

ротового 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; Мордухай-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 D₁) 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 ИТ 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.

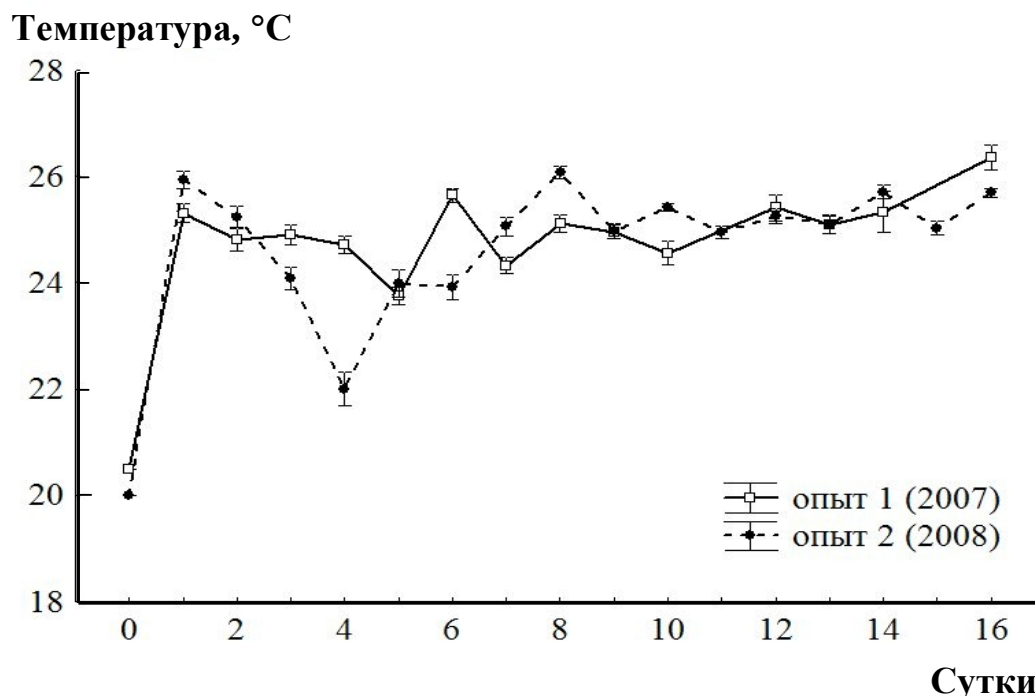


Рис. 2. Динамика температуры, избираемой ранней молодью плотвы в возрасте 11–28 суток после вылупления (—■—) – опыт 1, (--○--) – опыт 2.

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 (°C) 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°C. 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).

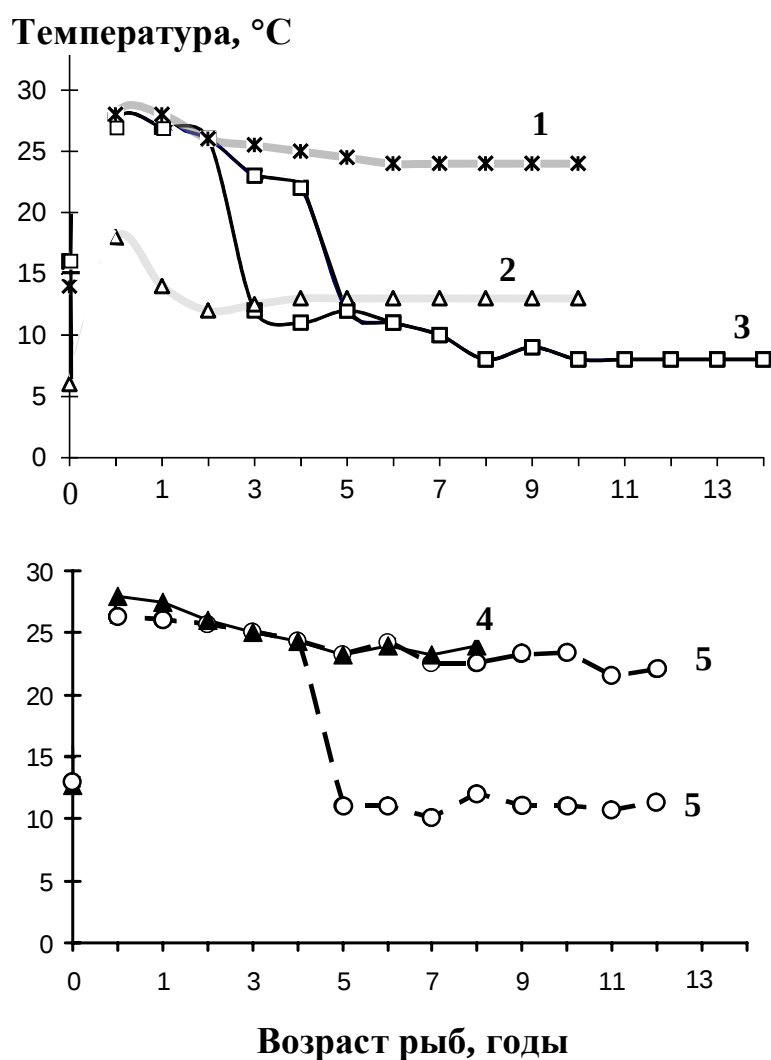


Рис. 3. Динамика окончательно избираемой температуры у золотого карася (1), радужной форели (2), леща (3), синца (4) и плотвы (5).

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°C , в зависимости от вида и экологической группы рыб.

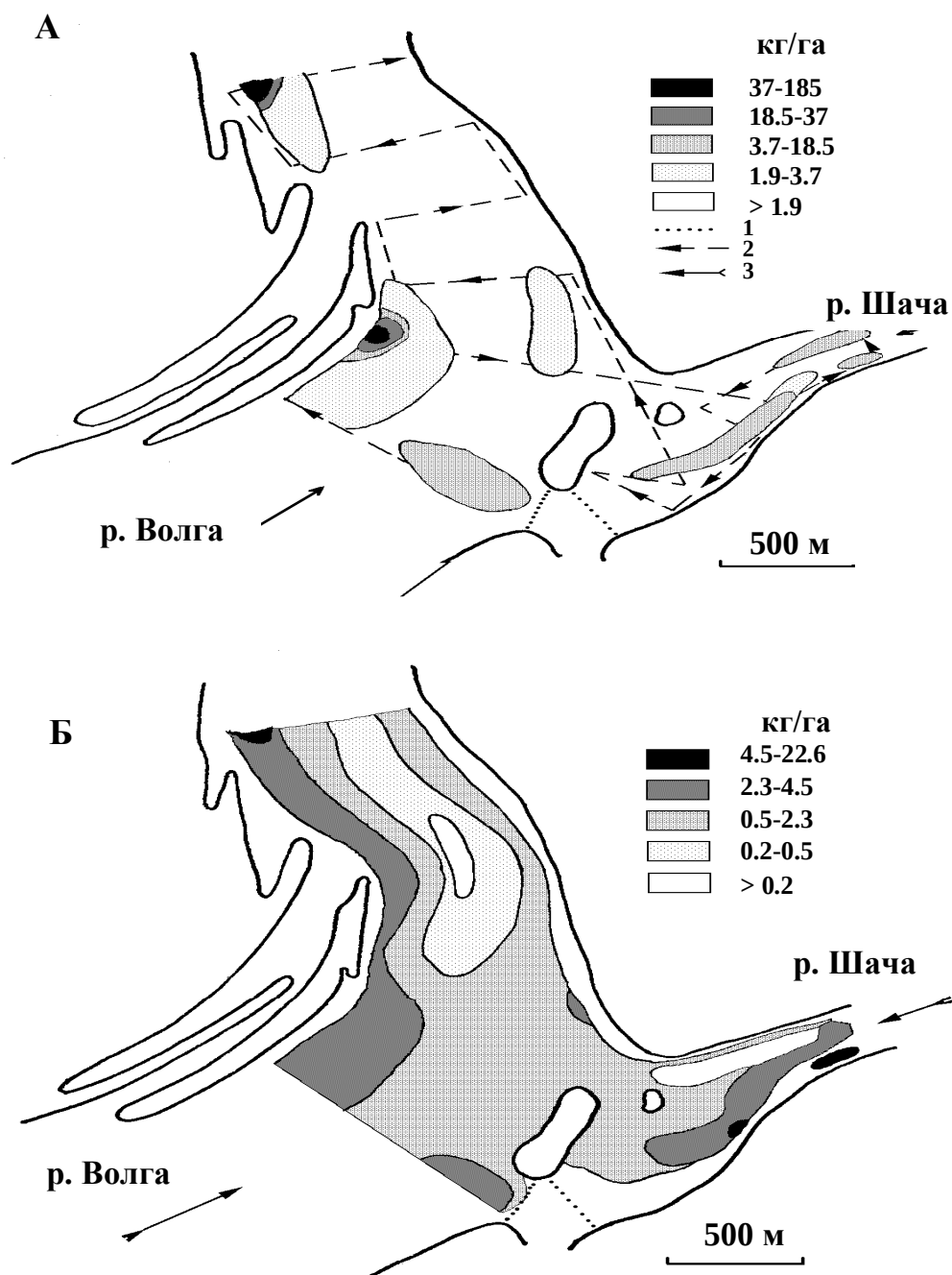


Рис. 4. Карта-схема распределения крупных (А) и мелких (Б) эхомишеней (от рыб) на участке р. Волги у Костромской ГРЭС: 1 – плавающие мостки, 2 – трансекты эхолотной съемки, 3 – направление течения рек.

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 молодежи, 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, 2000a), 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 реакциях 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 опыты 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 полугода) 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 акклиматизированных к летней, осенней и зимней температуре в лабораторных условиях. Сеголетки леща, акклиматизированные 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, акклиматизированных к осенним значениям температуры, было аналогичным, только в первые 5-30 суток после посадки они придерживались температуры 4-5°C.

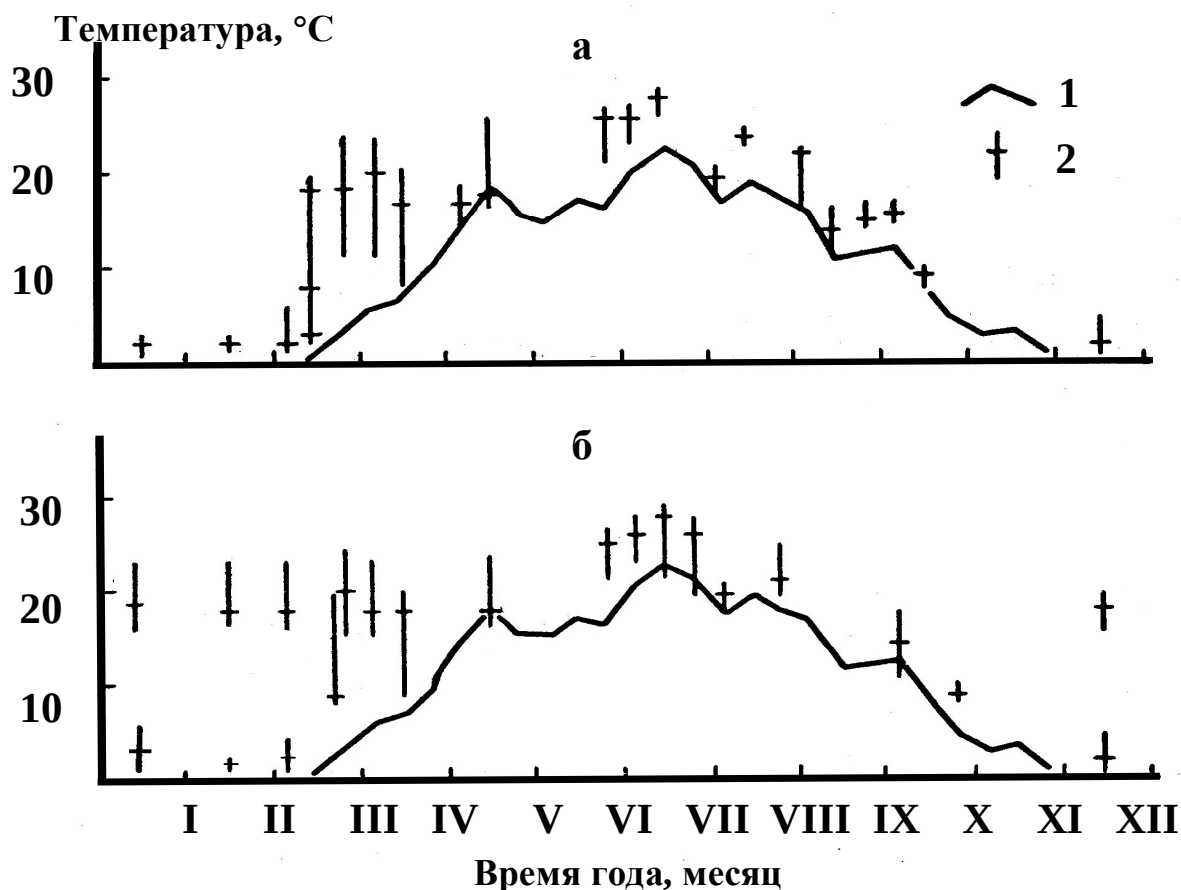


Рис. 5. Сезонная динамика ОИТ у молоди леща (а) и плотвы (б) в длительных опытах. 1 – температура воды в водоеме, 2 – интервал и мода ИТ у рыб.

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 в	25 6-12	— 9-12; 23	26.5-28 23-24	26-27 17
Лещ	м в	1-3 3-8	13-24 9-10; 19-20	26-27 9-10	4-5 7-8
Уклейка	м	—	—	26.5-27.5	26.5-27.5
Густера	м	—	—	26-28	10; 21
Карась	м	27	27	28-29	28-29
Золотой	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 в	1-5; 16-24 2-7	6; 25 19-24	25-26.5 10-11; 20-23	15-21 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.

пеляди — более низкий. Аналогично молоди посту-пают 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.

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

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).

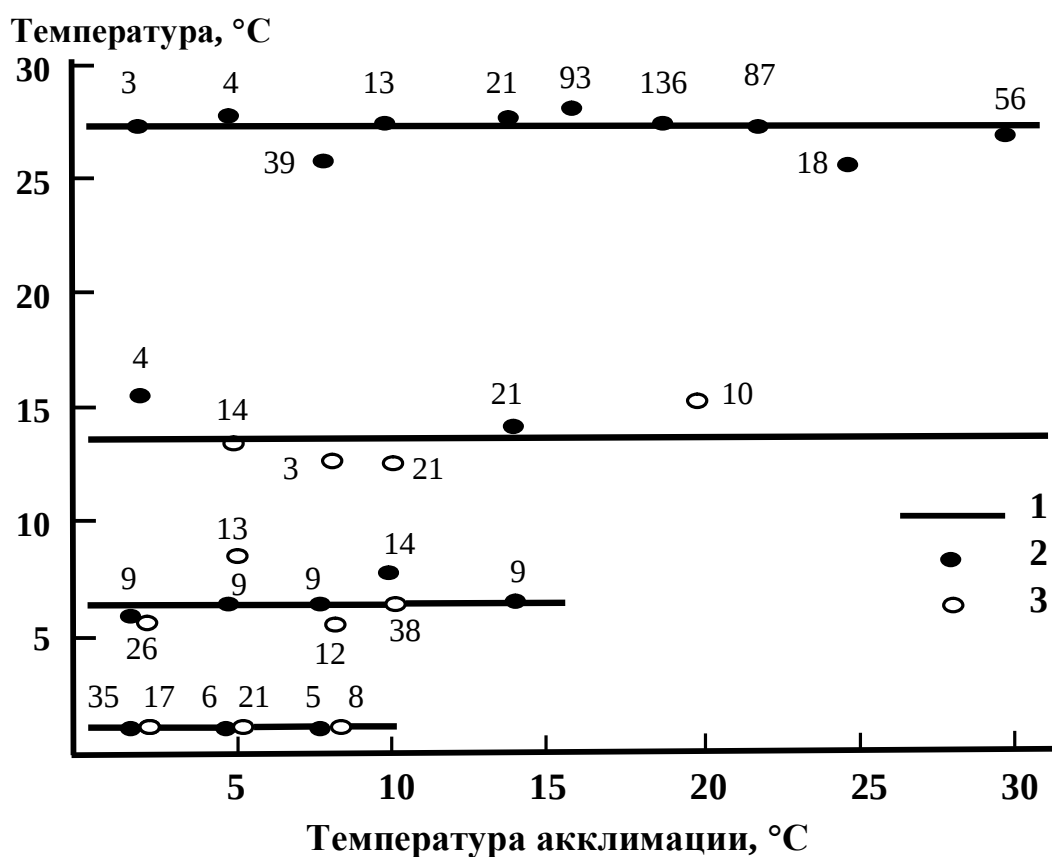


Рис. 6. Окончательно избираемая температура у молоди леща при разной температуре акклимации. 1 – уровни ОИТ; 2 – ОИТ при наличии корма, 3 – ОИТ в отсутствие корма. Цифры – количество исследованных рыб, экз.

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°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.

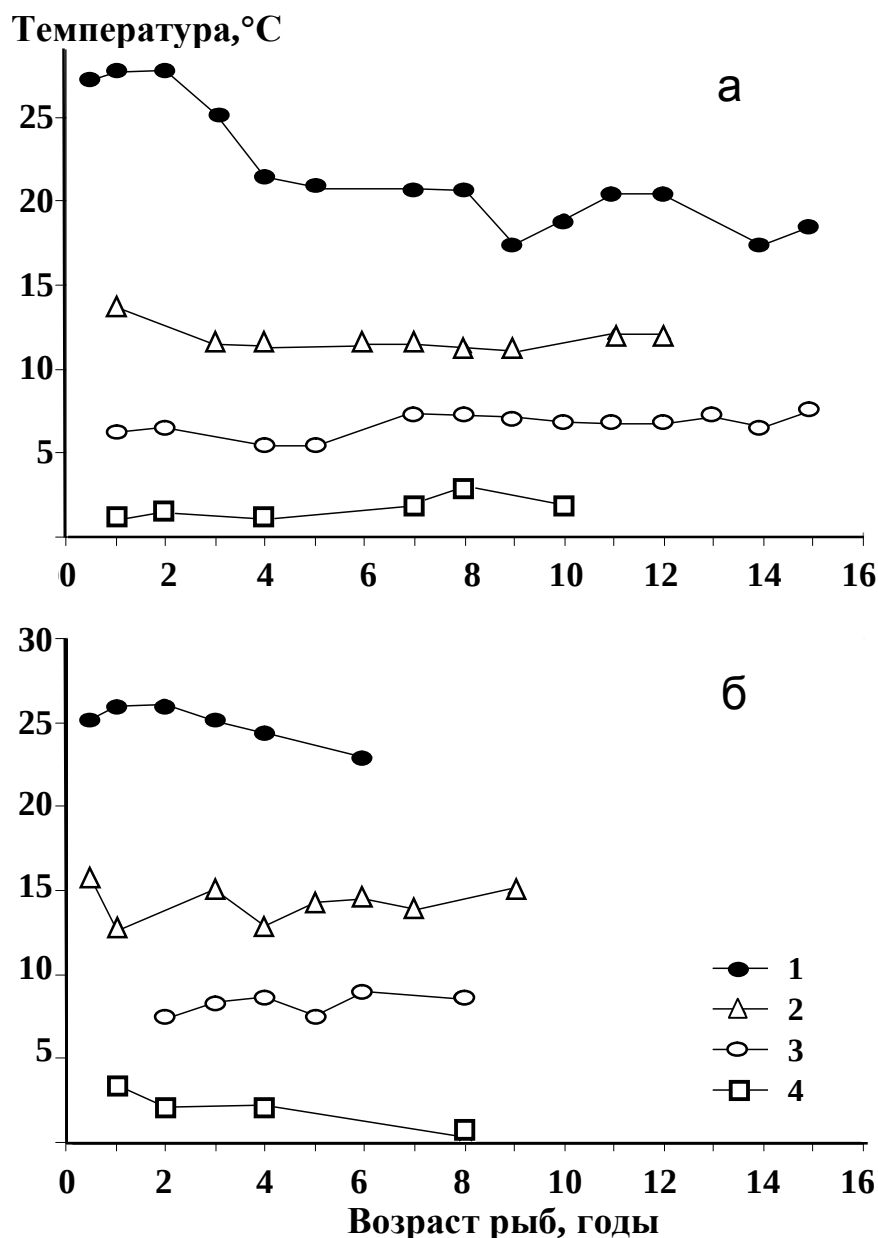


Рис. 7. Уровни ОИТ у леща (а) и окуня (б), акклимированных к температуре сезона. 1 – летний, 2 – промежуточный, 3 – весенне-осенний, 4 – зимний.

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

Анализу 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 терморецепторами (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 β - и γ -глобулинов, которое у неполовозрелых особей было сдвинуто в пользу первых. У половозрелых самок обнаружено обычное весеннее повышение концентрации α_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 α_2 -глобулинов, что может быть связано с активизацией 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 состоянию.

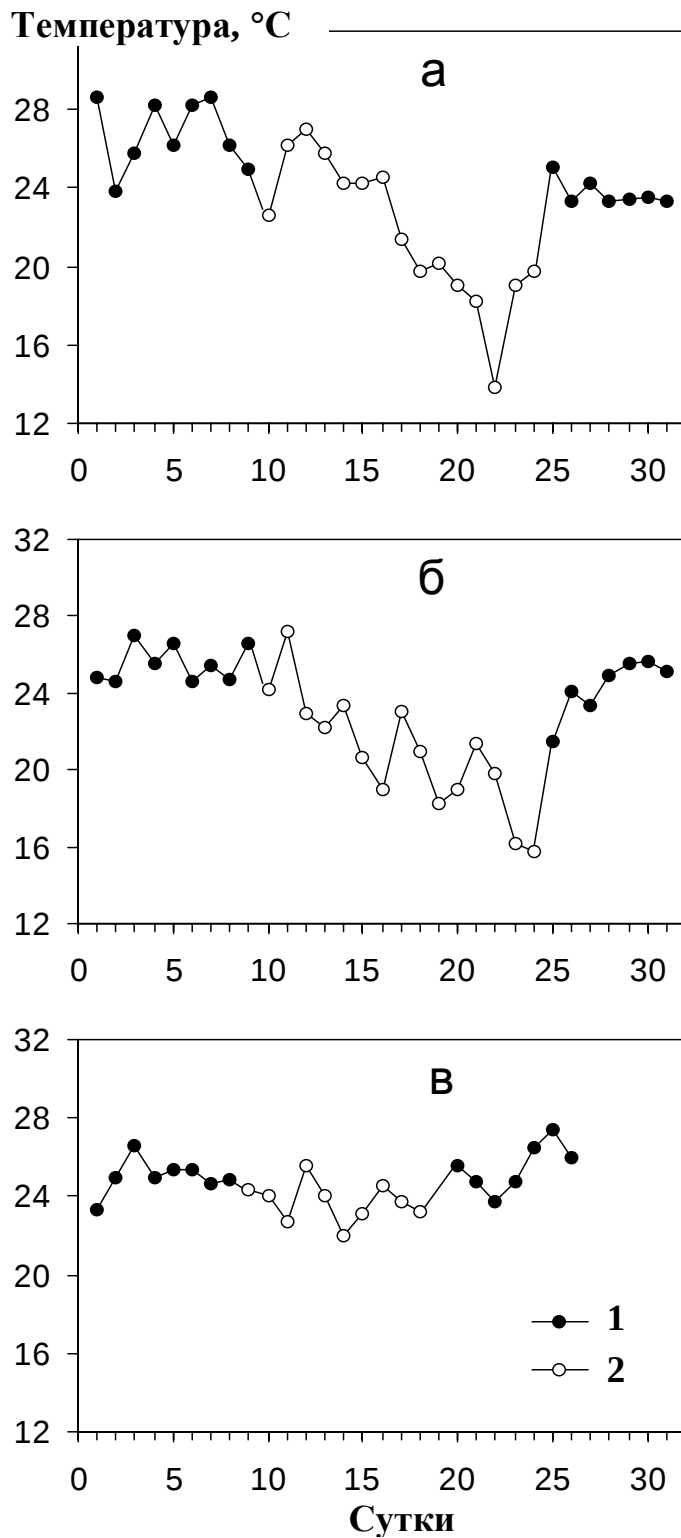


Рис. 8. Среднесуточная избираемая температура молоди леща (а), плотвы (б) и окуня (в) при различном режиме кормления в летний период. 1 – корм олигохеты и дафния 3 раза в сутки, 2 – корм отсутствует.

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 термоизбирание у молоди рыб. Первые работы по термоизбиранию 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 (°C) 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°C. 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°C выше по сравнению со здоровыми. Данная реакция зафиксирована при всех температурах акклимации от 10 до 30°C. 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°C), 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 гипобиозу. 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, гольян, 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 холодового 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 отреагируют 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°C осенью и 25.1°C зимой-весной в первом и втором опыте соответственно. В значительной мере это обусловлено предварительной акклимацией рыб к температуре 17-20°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.

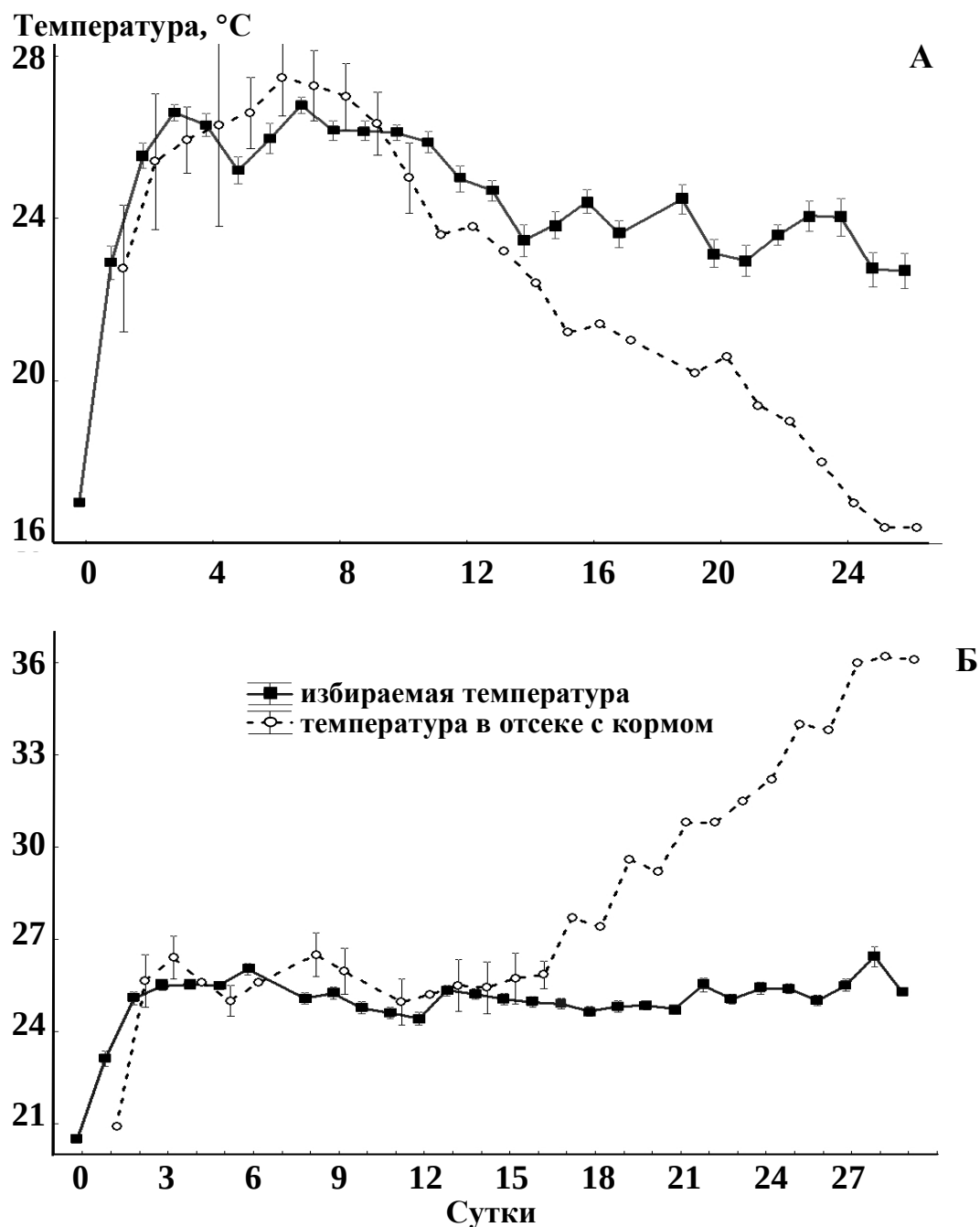


Рис. 9. Среднесуточная ИТ молоди окуня при перемещении кормовых объектов в отсеки с более низкой (А) и высокой (Б) температурой.

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°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°C у окуня, $\sim 37^{\circ}\text{C}$ у леща и плотвы, 38°C у золотого карася). В дальнейшем происходит постепенное снижение значений ХЛМ: до 31°C у окуня (в возрасте 10+), 32°C у леща (14+) и плотвы (12+), 36°C у золотого карася (8+) и $25-26^{\circ}\text{C}$ у неполовозрелых и 21°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).

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

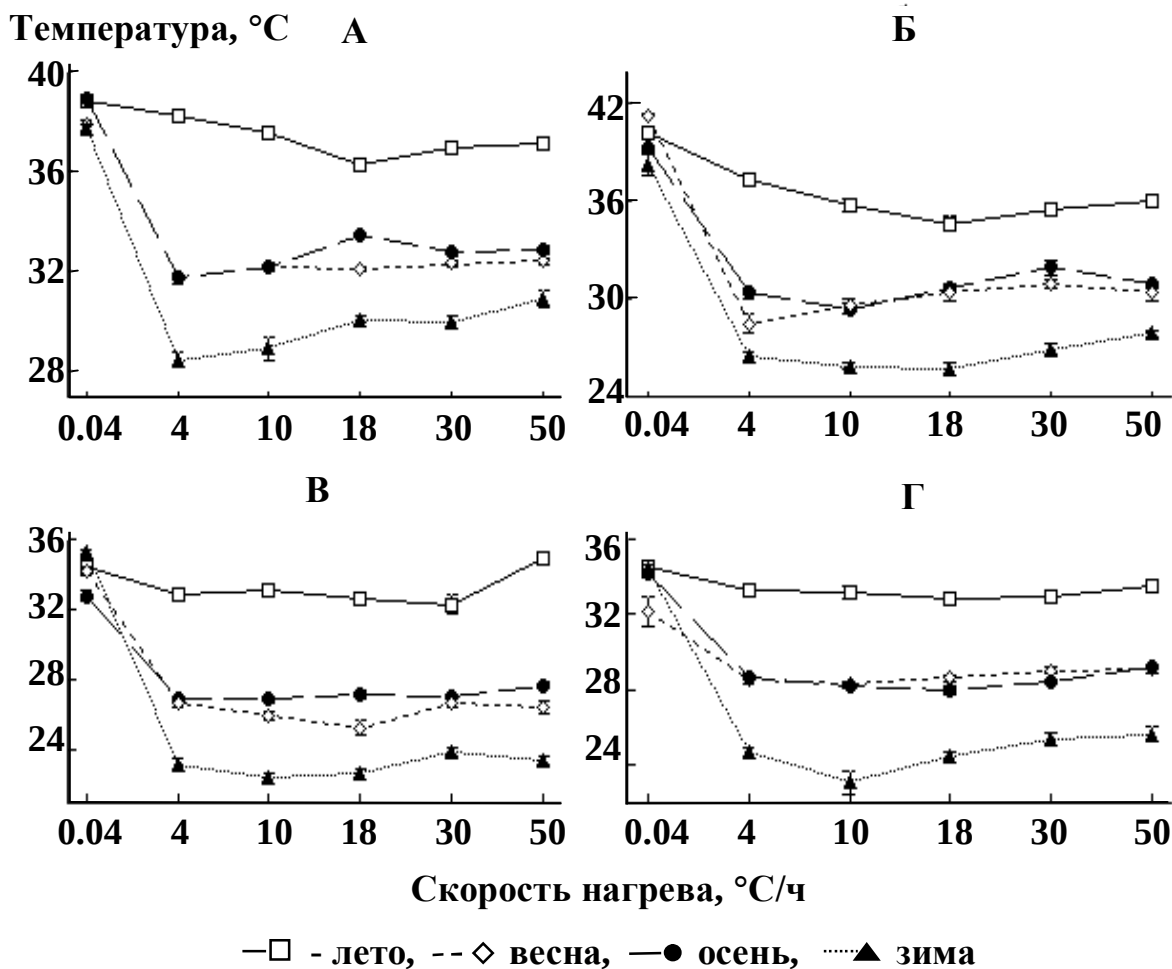


Рис. 10. Сезонная зависимость верхней летальной температуры (ВЛТ) у молоди рыб от скорости нагрева воды; ХЛМ при скорости 0.04°С/ч, КТМ при скорости 4-50°С/ч; А – серебряный карась, Б – карп, В – плотва, Г – окунь.

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 исследовано 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) предпринята 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^a	41.3 ± 0.1^a	35.6 ± 0.1^a	36.5 ± 0.2^a
Плотва	24.0 ± 0.3^b	34.4 ± 0.3^b	32.0 ± 0.3^b	32.6 ± 0.3^b
Окунь	26.4 ± 0.3^b	33.5 ± 0.5^b	32.0 ± 0.1^b	33.2 ± 0.2^b
Щука	24.3 ± 0.3^b	34.0 ± 0.4^b	33.6 ± 0.1^b	35.2 ± 0.2^b

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 деления 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 деления рыб, обитающих в пресноводных водоемах северо-запада России, по отношению к температурному фактору нами предложено использование 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. Холодолобные: семга, кумжа, пелядь, сиги, корюшка, налим, голец 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 удастся 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 ($\sim 28-31^{\circ}\text{C}$) 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 $2-6^{\circ}\text{C}$, подтверждают важность аstaticности 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 долгосрочных 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., Свиричев 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, pH, 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 головешки-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, pH и тяжёлых 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 окончательно избираемой 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 // *Рибне 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. // *Рибне 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. Всесоюзн. 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 рыб. 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.