

УДК 597: 574.2.04

ОКОНЧАТЕЛЬНО ИЗБИРАЕМЫЕ И ВЕРХНИЕ ЛЕТАЛЬНЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

В. К. Голованов, А. К. Смирнов, Д. С. Капшай

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

В экспериментальных условиях установлены значения окончательно избираемой и верхней летальной температуры у молоди карпа, плотвы, окуня и щуки в летний период. Показатели хронического летального максимума и летальной температуры выше показателей критического термического максимума у всех изученных видов. Наибольшая термоустойчивость и самые высокие значения окончательно избираемой температуры выявлены у теплолюбивого карпа, наименьшие – у плотвы и окуня. Полученные данные позволяют прогнозировать поведение и распределение рыб различных экологических групп в пресноводных водоемах.

Ключевые слова: рыбы, термоустойчивость, окончательно избираемая температура, критический термический максимум, летальная температура, хронический летальный максимум.

V. K. Golovanov, A. K. Smirnov, D. S. Kapshaj. FINAL THERMOPREFERENDUM AND UPPER LETHAL TEMPERATURE IN JUVENILES OF SOME FRESHWATER FISH SPECIES

The values of final thermopreferendum and upper lethal temperature in juvenile carp, roach, perch and pike during the summer period were determined under experimental conditions. The values of chronic lethal maximum and lethal temperature are higher than the critical thermal maximum in all studied species. Maximal temperature resistance and the highest values of final thermopreferendum were found in the thermophilic carp, the lowest – in roach and perch. The results allow to predict the behaviour and distribution of fish of different ecological groups in freshwater bodies.

Key words: fish, temperature resistance, final thermopreferendum, critical thermal maximum, lethal temperature, chronic lethal maximum.

Введение

Температура окружающей среды – важный абиотический фактор, в наибольшей степени определяющий эффективность питания, роста и развития рыб, обитающих в пресных водах. Выступая в качестве лимитирующего фактора, она определяет географическое ме-

стоположение вида и его отдельных популяций [Одум, 1975]. Адаптации к температуре обеспечивают постоянное взаимодействие организма и среды. Как следствие, в процессе онтогенеза, а также при прохождении сезонных и жизненных циклов рыбы вынуждены приспосабливаться к колебаниям температуры и использовать различные формы темпе-

ратурных адаптаций: температурную акклимацию, терморегуляционное поведение, адаптацию к предельно высоким и низким температурам, а также «зимнюю спячку» [Голованов и др., 1997; Озернюк, 2000].

При оценке эффективности жизнедеятельности рыб наряду с физиологическими и биохимическими характеристиками применяют такие показатели, как температурная зона оптимального функционирования (оптимум) и предельная (верхняя и нижняя летальная) температура, ограничивающая диапазон термоустойчивости рыб. Температурный оптимум жизнедеятельности характеризуют, используя значения окончательно избираемой температуры (ОИТ), границы существования вида – значения летальной температуры (ЛТ) [Шмидт-Нильсен, 1982; Алабастер, Ллойд, 1984; Голованов и др., 1997; Озернюк, 2000]. Существуют разные методы для оценки данных показателей. Метод термопреферендума наиболее часто применяют для определения температурного оптимума. Методы критического термического максимума (КТМ) при средней и высокой скорости нагрева воды (от 4 до 60 °С/ч) и хронического летального максимума (ХЛМ) – при медленной скорости нагрева ≤ 1 °С/ч используют для выявления пессимума жизнедеятельности [Голованов, Смирнов, 2007]. Несмотря на большое количество работ по ОИТ, КТМ и ХЛМ [Hokanson, 1977; Cherry, Cairns, 1982; Beitinger et al., 2000; Golovanov, 2006], сравнительный анализ результатов затруднен, поскольку они получены в различных экспериментальных условиях. В то же время для корректного сравнения температурных реакций рыб разных экологических групп в гетеротермальных условиях необходимы данные, полученные в идентичных методических условиях с учетом возраста рыб и сезона года.

В связи с этим цель работы – сравнительный анализ и определение окончательно избираемой, а также верхней сублетальной и летальной температуры у молоди карпа *Cyprinus carpio* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.), речного окуня *Perca fluviatilis* L. и щуки *Esox lucius* L. в летний сезон при температуре акклимации 18 ± 2 °С.

Материал и методы

Работа выполнена в 2009–2010 гг. на молоди рыб разных экологических групп: карпе, плотве, окуне и щуке. Рыбы отловлены в прибрежье Рыбинского водохранилища, карп выращен в прудах стационара полевых и экспериментальных работ ИБВВ РАН. Длина и масса

карпа составляла: 63–80 мм, 8–13 г, плотвы – 65–75 мм, 4–7,5 г, окуня – 46–49 мм, 1,1–1,6 г, щуки – 110–153 мм, 10–15 г. Всего исследовано 108 особей (из них 36, 48 и 24 экз. в опытах по определению ОИТ, КТМ и ХЛМ соответственно). Температура предварительной акклимации всех рыб составляла 18 ± 2 °С, время акклимации – 7 сут при естественном фотопериоде.

Определение окончательно избираемой температуры (метод термопреферендума) проводили в экспериментальных термоградиентных условиях, в которых группе особей был предоставлен свободный выбор температуры. Экспериментальная установка по изучению избираемых температур представляет собой лоток из прозрачного стекла размерами 320×23×17 см (рис. 1). Горизонтальный градиент температуры создавался посредством нагрева и охлаждения воды на противоположных концах установки. Лоток делили на 12 камер с помощью неполных перегородок, в каждой из которых устанавливалось по 2 распылителя с подачей воздуха от компрессора для предотвращения вертикального градиента температуры. Градиент температуры создавался в диапазоне от 14 до 32 °С. Посадка рыб производилась в отсек с температурой, равной температуре акклимации. Распределение рыб, а также избираемая ими температура на начальном этапе выбора фиксировались 8–10 раз в светлое время суток. В качестве зоны окончательно избираемой температуры выбирался временной интервал, в котором в течение не менее 3 суток не было существенных колебаний в значениях избираемой температуры (среднесуточные значения статистически недостоверны). Корм (живой зоопланктон и сухой корм) вносили 1 раз в сутки в отсеки, где находились рыбы, для щук использовали также рыбный фарш и сеголетков окуня.

При определении КТМ и ЛТ группу рыб (по 6 экз. в каждой, две повторности) помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации (рис. 2, а). Температуру воды в опытном аквариуме повышали со скоростью 8–10 °С/ч до нарушения локомоторной функции рыб – переворота на бок иливерху брюшком, сублетальное значение температуры фиксировали как КТМ [Becker, Genoway, 1979]. В этом случае при прекращении нагрева и переносе рыб в воду с температурой на 3–4 °С ниже они сохраняли жизнеспособность. Продолжая нагрев до момента прекращения движения жаберных крышек, фиксировали значение ЛТ по этому показателю.

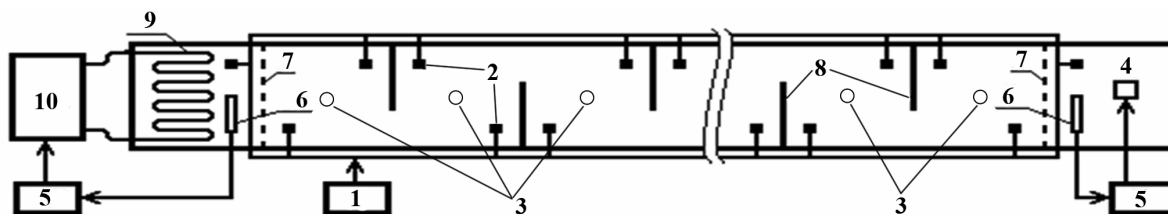


Рис. 1. Схема экспериментальной 12-камерной установки для определения избираемой и окончательно избираемой температуры у молоди рыб:

1 – воздушный компрессор, 2 – распылитель, 3 – датчик электронного термометра, 4 – нагреватель, 5 – терморегулятор, 6 – датчик электронного термометра нагрева/охлаждения, 7 – сетка-ограждение, 8 – неполные перегородки между отсеками, 9 – охлаждающий контур, 10 – компрессор холодильника

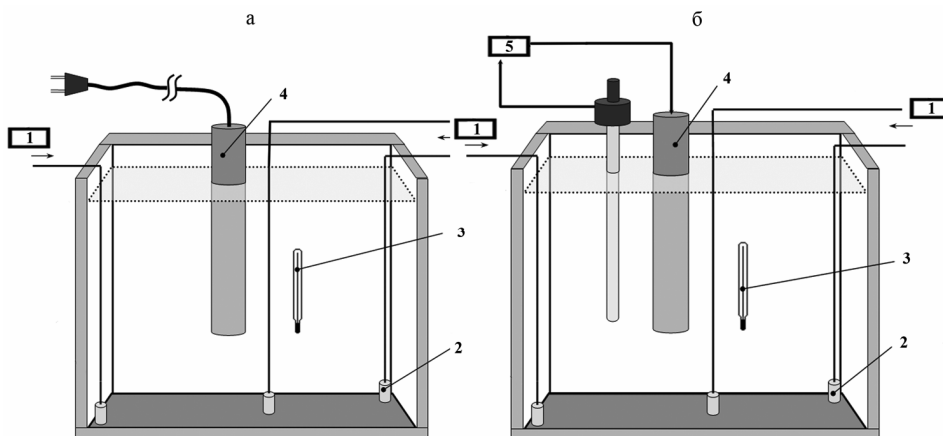


Рис. 2. Схема экспериментальных установок для определения критического термического максимума и летальной температуры (а) и хронического летального максимума (б) у молоди рыб:

1 – воздушный компрессор, 2 – распылитель, 3 – термометр, 4 – нагреватель, 5 – терморегулятор

Для определения ХЛМ группу рыб (по 6 экз. в каждой) помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации (рис. 2, б). Температуру воды в опытном аквариуме повышали со скоростью 0,04 °С/ч (1 °С/сут) до момента гибели рыб, эту температуру фиксировали как ХЛМ. На каждые 4-е сутки меняли половину объема воды в аквариуме, сохраняя при этом в аквариуме то значение температуры, которое наблюдалось к моменту добавления воды. Продолжительность эксперимента при медленной скорости нагрева воды составляла 16–23 сут, при скорости нагрева 8–10 °С – 1,5–1,8 ч. Все опыты проводили в условиях естественного фотопериода. Рыб кормили 1 раз в сутки живым зоопланктоном, рыбным фаршем, сухим комбикормом (а щук – и сеголетками окуня) в объеме 5–10 % от общей массы тела.

Данные обработаны статистически с помощью пакета прикладных программ Statgraphics Plus 5.1 и Excel 2003. Результаты представлены в виде средних и их ошибок ($M \pm m$). Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест) при $p = 0,05$ [Sokal, Rolf, 1995].

Результаты и обсуждение

При посадке группы особей в термоградиентные условия рыбы, как правило, не остаются в зоне температуры предварительной акклимации, а начинают движение в сторону более высокой или низкой температуры до тех пор, пока не сосредоточиваются в отсеках с температурой, соответствующей оптимальным значениям (зона ОИТ). Характерным моментом является высокая двигательная и поисковая активность в первые часы опыта: у плотвы и щуки в диапазоне значений температуры, различающихся на 1–2 °С, у карпа – на 8–9 °С. Значения ОИТ выявлены у карпа на 3–6-е сутки опыта, у плотвы – на 3–7-е, у окуня – на 6–10-е, у щуки – на 4–10-е. Максимальный уровень ОИТ отмечен у карпа, несколько более низкий у окуня и щуки, минимальный – у плотвы (табл.). Ранее было установлено, что значения ОИТ у молоди серебряного карася *Carassius auratus* (L.) и синца *Abramis ballerus* (L.) в летний сезон составляли 27–29 °С, у молоди леща *Abramis brama* (L.) и радужной форели *Salmo (Oncorhynchus) mykiss* Walbaum – 27 и 13–17 °С соответственно [Лапкин и др., 1990; Голова-

нов, Валтонен, 2000; Смирнов, Голованов, 2004, 2005; Голованов, 2009]. Как и ожидалось, самый высокий уровень ОИТ характерен для сеголетков карпа, наиболее теплолюбивого и термоустойчивого из исследованных видов. Минимальный уровень отмечен для молоди радужной форели, представителя холодолюбивых видов рыб [Голованов, Валтонен, 2000]. В более ранних экспериментах уровень ОИТ у сеголетков плотвы был несколько выше 26 °С [Голованов и др., 1997; Лапкин и др., 1981], что может быть обусловлено возрастными различиями или разным физиологическим состоянием рыб.

Температурные характеристики молоди некоторых видов рыб

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. Приведены средние значения показателей и их ошибки ($M \pm m$); разные надстрочные индексы указывают на статистически достоверные различия между показателями в каждом столбце (ANOVA, LSD-test), $P < 0,05$.

Необходимо отметить высокую степень корреляции уровня ОИТ и значений температуры, оптимальных для роста рыб [Hokanson, 1977; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Jobling, 1981; Голованов, 2009]. Коэффициент корреляции между этими показателями, полученный на основании данных по 49 видам рыб, составил 0,937 [Jobling, 1981]. Существование такой зависимости позволяет использовать значение ОИТ для оценки температурного оптимума жизнедеятельности рыб. Следует отметить, что наиболее высокие значения оптимальной температуры роста и питания отмечены у молоди пресноводных видов рыб, у более взрослых неполовозрелых и половозрелых особей эти значения несколько ниже [Голованов и др., 1997].

Значения летальной температуры, как правило, на 6–10 °С выше значений ОИТ (табл.). Наиболее высокие значения летальной температуры получены при медленной (менее 1 °С/ч) скорости нагрева воды: значения ХЛМ у карпа составили 41,3 °С, у других исследованных видов – 33,5–34,4 °С. При скорости нагрева воды 8–10 °С/ч уровень КТМ у исследованных видов рыб варьирует от 32,0 до 35,6 °С: максимальные значения отмечены у карпа, минимальные – у плотвы и окуня. Полученные данные хорошо согласуются с результатами более ранней работы по определению уровня КТМ у тех же видов рыб [Смирнов, Голованов, 2005].

Значения ЛТ превышают КТМ на 0,6–1,6 °С, в большей мере у щуки, чем у плотвы. Более высокие значения ЛТ, определенные методом ХЛМ, связаны с процессом постепенной температурной акклимации рыб в течение эксперимента. Повышенная скорость нагрева в течение 1,5–1,8 ч не позволяет рыбам в достаточной мере адаптироваться к меняющимся условиям среды, поэтому значения КТМ и ЛТ у одного и того же вида рыб ниже, чем ХЛМ. У серебряного карася, который наряду с карпом является представителем наиболее теплолюбивых видов, при акклимации к температуре 21 °С и скорости нагрева 10 °С/ч значение КТМ равнялось 36 °С, а ЛТ – 37 °С [Смирнов, Голованов, 2004, 2005]. Данные по молоди леща для аналогичной скорости нагрева воды в летний сезон отсутствуют, однако показатели КТМ у сеголетков леща при акклимации к температуре воды 12 °С в осенний сезон и скорости нагрева 10 °С/ч составили 27,7 °С, а у леща при скорости нагрева 5 °С/ч в летний сезон – 34,3 °С [Лапкин и др., 1990; Смирнов, Голованов, 2005]. Минимальные показатели КТМ и ЛТ – 30,5 и 31,0 °С характерны для холодолюбивой радужной форели [Голованов, Валтонен, 2000].

Адаптационные возможности рыб, обитающих в водоемах умеренных широт России, ограничены диапазоном температуры от 0 до 43,5 °С. При этом границы верхней летальной температуры расположены, как правило, выше на 5–15 °С температурной зоны эколого-физиологического оптимума. У молоди рыб (сеголетки, годовики) значения оптимальной и летальной температуры выше, чем у половозрелых особей. Таким образом, возможный диапазон обитания у молоди рыб достигает максимальной ширины, сужаясь в последующие периоды развития [Голованов и др., 1997; Голованов, 2009].

Определение оптимальных и пессимальных значений температуры у разных видов позволяет прогнозировать поведение и распределение рыб в естественных водоемах как в норме, так и в случае аномально высоких значений температуры, особенно в зонах сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий. Эти показатели могут применяться для разработки нормативов допустимого температурного воздействия на молодь рыб, при акклиматизации различных видов, а также при прогнозировании поведения и распределения молоди рыб в условиях аномально высокой температуры в летний период года.

Выводы

В экспериментальных условиях термоградиента показано, что уровень ОИТ у молоди рыб, акклиматизированных в летний период к температуре 20 °С, варьирует от 30,9 °С у карпа до 24 °С у плотвы и щуки, значения этого показателя у окуня составляют 26,4 °С. Наибольшие значения КТМ и ЛТ у исследованных видов при летней температуре акклиматизации показали особи карпа – 35,6 и 36,5 °С. Значения КТМ у плотвы и окуня оказались идентичными (32,0 °С), значения ЛТ (32,6 и 33,2 °С) также достоверно не различались. Наиболее высокие значения ЛТ у исследованных видов рыб отмечены при низкой (1 °С/ч) скорости нагрева: значения ХЛМ составили 41,3 °С у карпа и 33,5–34,4 °С у остальных видов. Выявленные видовые различия показателей ОИТ и ВЛТ обусловлены температурными предпочтениями изученных видов рыб и позволяют прогнозировать их распределение и поведение в естественных условиях и зонах термального загрязнения.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-719. 2012.4.

Литература

- Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 384 с.
- Голованов В. К. Температурные критерии для пресноводных рыб Северо-Запада России // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Материалы XXVIII Междунар. конф. (Петрозаводск, 5–8 окт. 2009 г.). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2009. С. 148–153.
- Голованов В. К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 106–115.
- Голованов В. К., Смирнов В. К. Влияние скорости нагрева на термоустойчивость карпа *Cyprinus carpio* в различные сезоны года // Вопр. ихтиол. 2007. Т. 47, № 4. С. 555–561.
- Голованов В. К., Смирский А. М., Извеков Е. И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯрГТУ, 1997. С. 92–123.
- Лапкин В. В., Смирский А. М., Голованов В. К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журн. 1981. Т. 40, № 12. С. 1792–1801.
- Лапкин В. В., Голованов В. К., Смирский А. М., Соколов В. А. Термоадаптационные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С. 37–85.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
- Озернюк Н. Д. Температурные адаптации. М.: МГУ, 2000. 205 с.
- Смирнов А. К., Голованов В. К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биология внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.
- Смирнов А. К., Голованов В. К. Сезонная динамика верхних летальных температур у молоди карповых и окуневых видов рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Материалы IV (XXVII) Междунар. конф. Ч. 2. (Вологда, 5–10 дек. 2005 г.). Вологда, 2005. С. 145–148.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. Кн. 1. М.: Мир, 1982. 416 с.
- Becker C. D., Genoway R. G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. 1979. Vol. 4, N 3. P. 245–256.
- Beitinger T. L., Fitzpatrick L. C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. Amer. Zool. 1979. Vol. 19, N 1. P. 319–329.
- Beitinger T. L., Bennet W. A., McCauley R. W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. 2000. Vol. 58, N 3. P. 237–275.
- Cherry D. S., Cairns J. Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // Water Res. 1982. Vol. 16, N 3. P. 263–301.
- Golovanov V. K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // J. Ichthyology. 2006. Vol. 46, Suppl. 2. P. S180–S187.
- Hokanson K. E. F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. Vol. 34, N 10. P. 1524–1550.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19, N 4. P. 439–455.
- Sokal R. R., Rolf F. J. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. N. Y.: W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Голованов Владимир Константинович

ведущий научный сотрудник
ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, 152742
эл. почта: vkgolovan@mail.ru
тел.: (8485) 4724484

Смирнов Алексей Константинович

старший научный сотрудник
ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, 152742
эл. почта: smirnov_alkonst@mail.ru
тел.: (8485) 4724893

Капшай Дмитрий Сергеевич

аспирант
ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, 152742
эл. почта: kapshay@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (8485) 4724588

Golovanov, Vladimir

Papanin Institute of Inland Waters Biology,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: vkgolovan@mail.ru
tel.: (8485) 4724484

Smirnov, Aleksey

Papanin Institute of Inland Waters Biology,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: smirnov_alkonst@mail.ru
tel.: (8485) 4724893

Kapshaj, Dmitry

Papanin Institute of Inland Waters Biology,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: kapshay@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (8485) 4724588