

УДК 591.128.4+597.017.03

## **ВЕРХНЯЯ ЛЕТАЛЬНАЯ ТЕМПЕРАТУРА У МОЛОДИ ТЕПЛОЛЮБИВЫХ ВИДОВ РЫБ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ АККЛИМАЦИИ**

**Д. С. Капшай, В. К. Голованов**

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

Экспериментально установлены значения верхней летальной температуры у молоди серебряного карася, сазана (обыкновенного карпа) и головешки-ротана – наиболее теплолюбивых видов рыб, обитающих в пресных водоемах Северо-Запада России. Диапазон исходной температуры акклимации составил от 4 до 32 °С. У всех исследованных видов с ростом температуры акклимации наблюдалось увеличение значений критического термического максимума (КТМ) и летальной температуры (ЛТ). При акклимации к температуре 4 °С максимальные значения КТМ и ЛТ отмечены у серебряного карася и головешки-ротана, при акклимации к температуре 32 °С – у серебряного карася и карпа. Увеличение значений КТМ с ростом температуры акклимации на 1 °С составило в среднем от 0,43 °С. Полученные значения КТМ и ЛТ у молоди данных видов рыб могут быть использованы при разработке критериев тепловой нагрузки на пресноводные водоемы в районах сброса подогретых вод тепловых и атомных станций, а также при действии аномально высокой температуры в естественных водоемах.

**К л ю ч е в ы е с л о в а :** рыбы, температура акклимации, термоустойчивость, верхняя летальная температура, критический термический максимум, летальная температура, хронический летальный максимум.

### **D. S. Kapshaj, V. K. Golovanov. UPPER LETHAL TEMPERATURE IN THE YOUNG OF THERMOPHILIC FISH DEPENDING ON THE ACCLIMATION TEMPERATURE**

The values of the upper lethal temperature in young Prussian carp, common carp and Amur sleeper – the most thermophilic fish species living in freshwaters of Northwest Russia, were experimentally established. The initial fish acclimation temperature ranged from 4 to 32 °C. The critical thermal maximum and the lethal temperature values in all the investigated species increased at higher acclimation temperatures. At acclimation to a minimal temperature of 4 °C the most resistant were the Prussian carp and Amur sleeper; at acclimation to an abnormally high temperature of 32 °C the highest values of the critical thermal maximum and the lethal temperature were observed in Prussian carp and common carp. The critical thermal maximum increased by an average of 0.43 °C with every °C of rising acclimation temperature. The resultant values of upper lethal temperatures in juveniles of the given fish species can be used in developing the criteria for thermal pressure on freshwater bodies in areas with hot water plumes from heat and nuclear power stations, as well as where abnormal high temperature occurs in natural waters.

**K e y w o r d s :** fish, acclimation temperature, temperature resistance, upper lethal temperature, critical thermal maximum, lethal temperature, chronic lethal maximum.

## Введение

Верхняя температурная граница жизнедеятельности рыб, обитающих в пресноводных водоемах России, находится в диапазоне от 30 до 40 °С [Голованов, 2009, 2012; Голованов и др., 1997]. В условиях «термального загрязнения» в районах сброса подогретых вод атомных и тепловых электростанций, число которых постоянно увеличивается, а также крупных промышленных предприятий верхняя летальная температура (ВЛТ) рыб может возрасти до максимально возможной [Power plants..., 1980; Шмидт-Ниельсен, 1982; Алабастер, Ллойд, 1984; Озернюк, 2000; Beitinger et al., 2000; Голованов, 2012]. В случае аномальной ситуации, которая наблюдалась на многих пресноводных водоемах Северо-Запада России в жаркое лето 2010 г., максимальный уровень ВЛТ был достигнут для окуневых и осетровых видов рыб, что приводило к их гибели как в естественных водоемах, так и в рыбоводных хозяйствах на подогретых водах. Вопрос о том, до какого предела может повышаться ВЛТ у разных видов пресноводных рыб, в том числе и у видов-вселенцев, изучен недостаточно, а такая информация представляет не только теоретический, но и практический интерес.

Цель настоящей работы – определение верхней сублетальной (по критерию критический термический максимум – КТМ) и летальной температуры (ЛТ) у молоди серебряного карася *Carassius carassius* (L.), сазана или обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* (L.) и головешки-ротана *Perccottus glenii* Dybowski при акклимации в широком диапазоне температуры от 4 до 32 °С.

## Материалы и методы

Работа выполнена в летне-осенний сезон 2010–2012 гг. на молоди наиболее теплолюбивых пресноводных видов рыб. Серебряный карась и головешка-ротан отловлены в прудах на побережье Рыбинского водохранилища. Карп выращен в прудах на стационаре полевых и экспериментальных работ «Сунога» Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Длина тела и масса сеголетков составляла  $48,6 \pm 1,4$  мм ( $37,5 - 68,9$  мм),  $3,8 \pm 0,4$  г ( $1,2 - 9,1$  г) у серебряного карася,  $61,9 \pm 1,8$  мм ( $42,4 - 68,3$  мм),  $8,2 \pm 0,8$  г ( $2,6 - 10,6$  г) у карпа и  $53,4 \pm 1,0$  мм ( $40,2 - 67,9$  мм),  $2,3 \pm 0,2$  г ( $1,2 - 3,8$  г) у головешки-ротана. Всего исследовано 180 экз.

рыб (по 60 экз. каждого вида). Температура предварительной акклимации всех рыб составляла 4, 12, 20, 28 и 32 °С, время акклимации – 10 суток [Голованов, 2012] при естественном фотопериоде. В течение акклимации всех рыб кормили 1–2 раза в сутки живым зоопланктоном и личинками хирономид в объеме 5–10 % от общей массы тела.

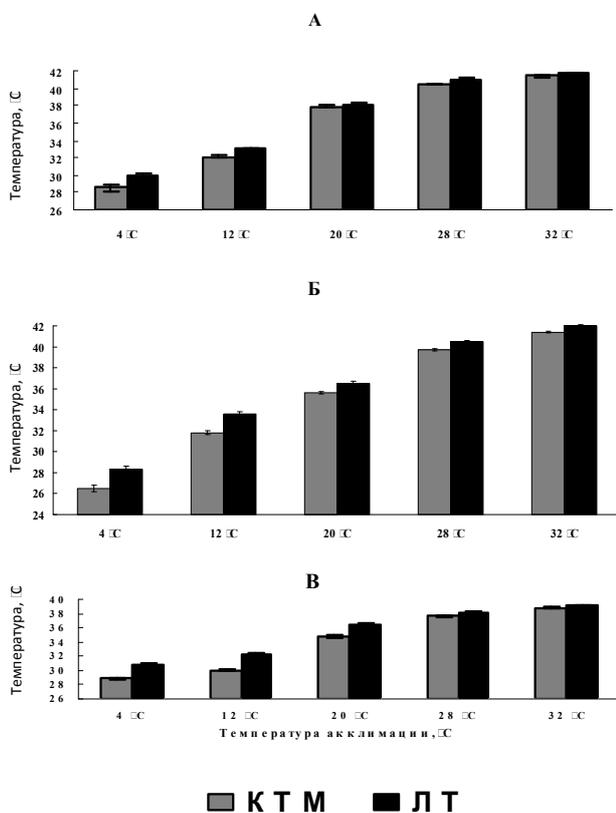
При определении КТМ и ЛТ группу рыб (по 6 экз. в каждой, две повторности) помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Температуру воды в опытном аквариуме повышали со скоростью 8–10 °С/ч до нарушения локомоторной функции рыб – переворота на бок или кверху брюшком, сублетальное значение температуры фиксировали как КТМ [Becker, Genoway, 1979]. 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, мы фиксировали значение ЛТ по этому показателю. Продолжительность эксперимента при скорости нагрева 8–10 °С/ч зависела от температуры предварительной акклимации молоди рыб. Все опыты проводились в условиях естественного фотопериода. Более подробно методика описана ранее [Голованов, 2012; Голованов и др., 2012].

Данные обработаны статистически с помощью пакета прикладных программ Statgraphics Plus 5.1 и Excel 2003. Результаты представлены в виде средних и их ошибок ( $M \pm m$ ). При парном сравнении результатов достоверность различий между ними оценивали по критерию Стьюдента (t) при уровне значимости  $p < 0,05$  [Sokal, Rolf, 1995].

## Результаты и обсуждение

У всех исследованных видов наблюдается достоверный рост значений КТМ и ЛТ с повышением температуры акклимации от 4 до 32 °С (рис.). Так, у карася значение КТМ возрастает от 28,5 до 41,4 °С, у карпа – от 26,5 до 41,4 °С, у головешки-ротана – от 28,9 до 38,8 °С. Значения ЛТ превышают КТМ на 0,2–2,2 °С и возрастают с 30,0 до 41,7 °С у серебряного карася, с 28,3 до 42,0 °С у карпа и с 30,9 до 39,1 °С у головешки-ротана в том же интервале акклимационной температуры. При одной и той же температуре акклимации значения КТМ и ЛТ статистически достоверно отличаются у каждого вида. Различия в показателях между видами при всех температурах акклимации достоверны ( $p < 0,05$ ), за некоторым исключением.

Так, близкие или равные значения КТМ получены у карася и карпа при температуре акклимации 12 °С и 32 °С (32,1 и 31,8 °С, 41,4 и 41,4 °С соответственно). При температуре акклимации 20 °С отмечены сходные значения ЛТ у карпа и головешки-ротана (36,5 и 36,4 °С), а при температуре акклимации 28 и 32 °С – у карася и карпа (41,0 и 40,5 °С, а также 41,7 и 42,0 °С соответственно). Полученные данные хорошо согласуются с результатами более ранних работ по определению уровня КТМ и ЛТ у серебряного карася и карпа в различные сезоны года [Лапкин и др., 1990; Голованов, Смирнов, 2007; Смирнов, Голованов, 2004, 2005; Голованов, 2012]. Однако в этих исследованиях диапазон температуры акклимации рыб не превышал летнего уровня в 20 °С.



Верхние летальные температуры серебряного карася (А), карпа (Б) и головешки-ротана (В). КТМ – критический термический максимум при скорости нагрева 8–10 °С/ч, ЛТ – летальная температура при аналогичной скорости нагрева

Сравнение величин КТМ и ЛТ показало, что с ростом температуры акклимации разница между значениями ЛТ и КТМ уменьшается. Так, если разница значения ЛТ и КТМ при температуре акклимации 4 °С составляла 1,5 °С у карася, 1,8 °С у карпа и 2,0 °С у головешки-

ротана, то при самой высокой температуре акклимации 32 °С она сокращалась и составляла 0,3; 0,6 и 0,3 °С соответственно.

Характерно, что максимальная термоустойчивость при минимальной температуре акклимации 4 °С наблюдается у серебряного карася и головешки-ротана (КТМ 28,5 и 28,9 °С, ЛТ 30,3 и 30,9 °С соответственно). У карпа значения КТМ и ЛТ составили лишь 26,5 и 28,3 °С. При самой высокой температуре акклимации 32 °С максимум термоустойчивости отмечен уже у карася и карпа (КТМ 41,4 °С у обоих видов, ЛТ 41,7 и 42,0 °С соответственно). Показатели термоустойчивости у головешки-ротана в данном случае существенно ниже (КТМ 38,8 °С, ЛТ 39,1 °С). Таким образом, акклимация к низким и аномально высоким температурам существенно изменяет верхнюю температурную границу жизнедеятельности самых теплолюбивых видов рыб. При этом карп, очевидно, менее устойчив в зимний, а ротан-головешка – в летний сезон года.

Существенный интерес представляет вопрос о том, насколько изменяется уровень ВЛТ при изменении температуры предварительной акклимации на каждый градус. Ранее были получены данные, характеризующие такую зависимость [Beitinger et al., 2000; Смирнов, Голованов, 2004, 2005; Голованов, Смирнов, 2007]. Обнаружено, что с повышением температуры акклимации (диапазон от 4 до 20 °С) на 1 °С у четырех видов – карпа, серебряного карася, речного окуня *Perca fluviatilis* L. и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) – КТМ в среднем увеличивался на ~0,51 °С. Диапазон увеличения КТМ колеблется в зависимости от вида рыб и степени их теплолюбивости. Так, по данным Т. Бейтингера с соавторами [Beitinger et al., 2000], наименьшее изменение КТМ при повышении температуры акклимации на 1 °С было получено у холодостойкого американского гольца *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) (0,13 °С), а наибольшее – у теплолюбивого желтого окуня *Perca flavescens* (Mitchill) (0,63 °С).

Полученные нами данные показывают, что в диапазоне температуры акклимации от 4 до 32 °С у трех изученных видов рост значений КТМ варьирует от 0,13 до 0,72 °С (в среднем 0,43 °С) при изменении температуры акклимации на 1 °С. Минимальные и максимальные значения отмечены у головешки-ротана при изменении температуры предварительной акклимации от 4 до 12 °С и у карпа в диапазоне повышения температуры акклимации от 12 до 20 °С.

Хронический летальный максимум при низкой скорости нагрева 0,04 °С/ч или 1 °С/сутки, при которой рыбы постепенно

акклимируются к постоянно возрастающему уровню температуры, составляет у серебряного карася 38–39 °С, у карпа 38–41 °С и у головешки-ротана 37–39 °С [Голованов, 2012]. Полученные при акклимации к температуре 32 °С максимальные значения КТМ и ЛТ у карася (41,4 и 41,7 °С), карпа (41,4 и 42,0 °С) и головешки-ротана (38,8 и 39,1 °С) свидетельствуют о том, что при аномально высокой температуре акклимации в наших опытах значения КТМ и ЛТ не только близки к значениям ХЛМ у данных видов, но и несколько превышают их. Это совпадает с данными авторов, работавших на пресноводных теплолюбивых видах, акклимированных к температурам выше 32 °С [Beitinger et al., 2000].

В нашей работе рассмотрены наиболее теплолюбивые виды рыб из обитающих в пресных водах Северо-Запада России. У менее теплолюбивых видов рыб – леща *Abramis brama* (L.), уклейки *Alburnus alburnus* (L.), плотвы, речного окуня, обыкновенной щуки *Esox lucius* L., типичных представителей пресных водоемов этого региона России, – показатели КТМ и ЛТ при сезонной температуре акклимации на 2–5 °С ниже [Голованов, 2009, 2012]. У холодолюбивой радужной форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* Walbaum они еще ниже, на ~10–11 °С (Голованов, Валтонен, 2000). Вероятно, акклимация этих видов рыб к температуре выше или ниже сезонной может изменять температурные границы выживаемости рыб.

Полученные результаты характеризуют термоустойчивость и возможности температурной адаптации более теплолюбивых пресноводных видов рыб при действии аномально высокой температуры как в целом по водоему, так и на конкретном биотопе, подвергающемся воздействию подогретых сбросных вод ГРЭС и АЭС. Известно, что значение температуры выше 30 °С для многих теплолюбивых видов рыб становится опасным [Мордухай-Болтовской, 1975]. Показано также, что в диапазоне температуры от 34 до 38 °С тепловой шок является генотоксичным, поскольку вызывает увеличение частоты аберраций хромосом в метафазе, а также приводит к одноцепочечным повреждениям ДНК у рыб [Anitha et al., 2000]. Аварийные ситуации на ГРЭС и АЭС часто приводят к гибели маточных стад, а также молоди разных видов рыб при воздействии на них сублетальной для конкретного вида температуры [Голованов и др., 2005].

Определение пессимальных, а также оптимальных значений температуры у разных видов необходимо для прогнозирования поведения и распределения рыб в естественных водоемах (в норме и при аномальных условиях), а также в зонах сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий [Jobling, 1981; Power plants..., 1980; Голованов и др., 2005; Голованов, 2009, 2012]. На примере изученных нами видов рыб показано, что увеличение температуры акклимации рыб существенно влияет на верхнюю летальную температуру и повышает их термоустойчивость до максимально возможной. Полученные количественные значения критического термического максимума и летальной температуры могут стать основой при разработке нормативов допустимого температурного воздействия на молодь рыб, при акклиматизации различных видов, а также для оценки температурных требований видов-вселенцев.

## Выводы

1. С повышением температуры акклимации от 4 до 32 °С термоустойчивость теплолюбивых рыб – серебряного карася, карпа и головешки-ротана – повышается. Максимальные значения КТМ и ЛТ отмечены у серебряного карася и карпа.

2. Значение ЛТ превышает значение КТМ на 0,2–2,2 °С. Бóльшая разница отмечена при самой низкой, минимальная – при самой высокой температуре акклимации молоди рыб.

3. При температуре акклимации 4 °С максимальной термоустойчивостью характеризуются серебряный карась и головешка-ротан, при температуре акклимации 32 °С – серебряный карась и карп.

4. Среднее увеличение значений КТМ при росте температуры акклимации на 1 °С составило 0,43 °С (минимум 0,13 °С отмечен у головешки-ротана в диапазоне температуры акклимации от 4 до 12 °С, максимум 0,72 °С – у карпа при увеличении температуры акклимации от 12 до 20 °С.

5. Полученные количественные характеристики выявляют особенности температурных адаптаций теплолюбивых видов рыб к аномально высокой температуре среды и необходимы для разработки критериев тепловой нагрузки на пресноводные водоемы.

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 Международной конференции (Петрозаводск, 5–8 окт. 2009 г.). Петрозаводск, 2009. С. 148–153.

Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2012. 47 с.

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., Свирский 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.

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.

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., Смирнов А. К., Капшай Д. С. Сравнительный анализ окончательной избираемой и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды КарНЦ

РАН. Сер. «Экспериментальная биология». 2012. № 2. С. 70–75.

Мордохай-Болтовской Ф. Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор) // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 7–69.

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.

Озернюк Н. Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во Московского ун-та, 2000. 205 с.

Смирнов А. К., Голованов В. К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биол. 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: матер. 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.

Anitha B., Chandra N., Gopinath P. M., Durairaj G. Genotoxicity evaluation of heat shock in gold fish (*Carassius auratus*) // Mutat. Res. Genet. Toxicol. and Environ. Mutagen. 2000. Vol. 469, N 1. P. 1–8.

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., 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.

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.

Power plants. Effects on fish and shellfish behavior. N.Y.-London-Toronto-Sydney-San Francisco: Academic Press, 1980. 346 p.

Sokal R. R., Rolf F. J. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. New York: W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Капшай Дмитрий Сергеевич

аспирант  
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
Ярославская обл., Некоузский р-н,  
п. Новый Некоуз, Россия, 152730  
эл. почта: kapshbio@rambler.ru  
тел.: (48547) 21264.

### Голованов Владимир Константинович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
а/я 9, Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,  
Россия, 152742  
эл. почта: vkgolovan@mail.ru  
тел.: (48547) 24484.

### Kapshaj, Dmitry

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Water,  
Russian Academy of Sciences  
Novyi Nekouz, 152730, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: kapshbio@rambler.ru  
tel.: (48547) 21264

### Golovanov, Vladimir

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Water,  
Russian Academy of Sciences  
POB 9, Borok, 152742, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: vkgolovan@mail.ru  
tel.: (48547) 24484