

УДК 597.594.3-15+591.538
ББК 28.903

В. К. Голованов, М. И. Базаров

**ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНЫХ ПЕРИОДОВ ГОЛОДАНИЯ
НА ТЕРМОИЗБИРАНИЕ У МОЛОДИ ЛЕЩА
В РАЗЛИЧНЫЕ СЕЗОНЫ ГОДА¹**

V. K. Golovanov, M. I. Bazarov

**INFLUENCE OF THE LONG-TERM STARVATION PERIODS
ON JUVENILE BREAM THERMOPREFERENCE
IN VARIOUS SEASONS OF YEAR**

Выявлено, что длительные периоды голодания существенно влияют на температурные реакции молоди рыб в термоградиентных условиях. При оценке влияния голодания на термоизбирание достоверны только данные экспериментов с продолжительностью не менее семи суток. Уровень окончательно избираемой температуры у молоди леща летом (26–30 °С) при голодании понижается до 13–15 °С. Внесение корма в термоградиентную установку как летом, так и весной приводит к выбору летних значений окончательно избираемой температуры, однако скорость выбора различна. Реакции термоизбирания у рыб в градиенте температуры могут быть использованы для оценки их физиологического состояния в разные сезоны года и характеризуют их термоадаптационные возможности.

Ключевые слова: лещ, молодь рыб, голодание, термоградиентные условия, избираемая температура, окончательно избираемая температура, сезон года.

It is revealed, that the long starvation periods essentially influence temperature reactions in juvenile fishes in thermogradient conditions. In the course of estimation of starvation influence on thermopreference the experiments with duration not less than seven days are only authentic. The level of final preferred temperatures of juvenile bream in summer (26–30 °C) during starvation decreases to 13–15 °C. Introduction of forage into thermogradient installation both in summer and in spring results in a choice of summer meanings of final preferred temperatures, however, the rate of the choice is various. The thermopreference reactions of fishes in a gradient of temperature can be used for an estimation of their physiological condition in different seasons and characterize their thermoadaptation opportunities.

Key words: bream, juvenile, starvation, thermogradient conditions, preferred temperature, final preferred temperature, season of year.

Введение

Трофический фактор – один из важнейших, определяющих выбор оптимальных условий у рыб в термоградиентной среде. Наличие или отсутствие корма существенно модифицирует реакцию термоизбирания молоди рыб в различные сезоны года, что приводит к изменению биотопов обитания в пределах температурного диапазона жизнедеятельности. Экологический эффект голодания до 80-и суток у молоди различных видов рыб подробно изучен В. С. Ивлевым [1]. Были показаны видовые и возрастные различия в протекании процесса голодания, а также его влияние на действие отдельных биологических факторов. В целом отмечено, что голодание в большой степени определяет характер и интенсивность экологических реакций рыб. Вместе с тем, единой точки зрения на то, как влияет непродолжительное и продолжительное голодание на термопреферендум рыб, не существует [2–8]. У некоторых видов рыб существенного изменения уровня окончательно избираемой температуры не отмечено, у других наблюдаются разнонаправленные реакции. При этом многие опыты проведены при непродолжительном пребывании молоди в термоградиентных условиях (минуты – часы), что не позволяет оценить степень влияния голодания на реакции термоизбирания животных.

Цель исследований – оценить влияние продолжительных периодов голодания на термоизбирание молоди леща *Abramis brama* L. в летний и весенний сезоны года при длительном нахождении в экспериментальных термоградиентных условиях. Подобные опыты ранее не проводились.

¹ Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-719.2012.4.

Материалы и методы исследования

Использованы стандартные методы определения избираемой (ИТ) и окончательно избираемой температуры (ОИТ) у молоди рыб в градиентных условиях [8, 9]. Двухлетки леща (летом) и годовики (весной) отловлены в прибрежье Рыбинского водохранилища. Время проведения эксперимента летом – с 3-й декады июня по 2-ю декаду августа (59 суток), с 43-х суток кормление возобновили. Средняя длина тела рыб составляла 40 мм, масса тела 0,9–1,3 г. В контрольном (кормление в течение 10 суток) и опытном вариантах исследовано по 10 экземпляров рыб. Время проведения двух экспериментов весной – с 3-й декады марта по 1 декаду мая (45 и 51 день), с 24-х и 40-х суток этих опытов кормление возобновили. Средняя длина тела рыб составляла 50 мм, масса тела 1,3–1,8 г. В этих опытах также исследовано по 10 особей. Все эксперименты проведены в условиях естественного фотопериода. Корм (рыбный фарш, личинки хирономид и зоопланктон) вносили в отсеки установки, в которых находились рыбы в момент наблюдения, два раза в сутки из расчета 10 % от массы тела. Статистическая обработка данных проведена с помощью пакета прикладной программы Excel. Результаты представлены в виде средних и их ошибок ($M \pm m$). Средняя ошибка суточных значений ОИТ не превышала 0,3 °C. При парном сравнении результатов достоверность различий между ними оценивали по критерию Стьюдента (t).

Результаты исследования и их обсуждение

Поведение как сытых (контроль), так и голодных (опыт) особей летом, размещенных одновременно в двух каналах одной и той же установки, в течение первых 8-и суток практически не отличалось (рис. 1, а, б). Все рыбы, помещенные в термоградиентные условия, на 3-и сутки ушли в более теплые отсеки градиента, и на протяжении последующих 5-и суток – в зону с температурой 28,1–30,8 °C (сытые) и 29,6–29,9 °C (голодные). Следует отметить тот факт, что реакция выбора ОИТ, т. е. зоны эколого-физиологического оптимума [8–11], проявляется в одинаковой степени и у сытых рыб, и у особей на начальной стадии голодания. Только после 8-дневного голодания (уже из области ОИТ 29,7 °C) обнаружена тенденция к уходу в более холодные участки температурного градиента. В течение 15-и суток после выбора зоны ОИТ величина ИТ у голодных особей постепенно снизилась до 15,3 °C (рис. 1, б). Следует отметить, что если в период с 8-го по 24-й дни голодания значения ИТ неуклонно понижались, то с 24-х по 31-е сутки они то снижались, то повышались (до 22,3 °C). После этого, с 32-го по 42-й дни голодания, значения ИТ снова уменьшились до 15–16 °C.

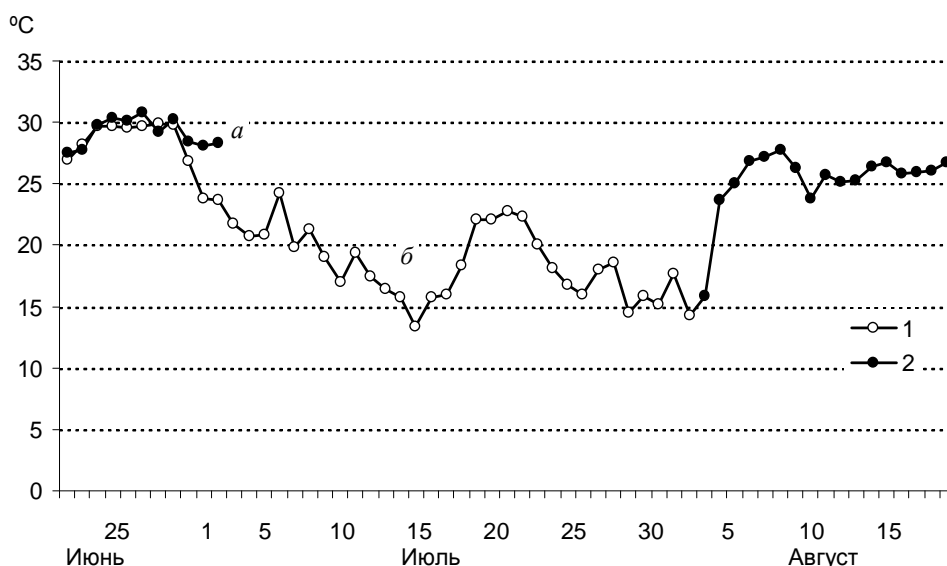


Рис. 1. Среднесуточная избираемая температура у молоди леща в летний период: а – контрольная группа; б – опытная группа; 1 – корм отсутствует; 2 – рыб кормили 2 раза в сутки

После того как на 43-и сутки эксперимента рыбам начали давать корм, они в течение первых же суток переместились в отсек с температурой 23,7 °С, а затем в течение 5-и дней кормления (на 48-е сутки эксперимента) достигли температурной зоны в 27,7 °С. На 7-е сутки кормления величина ИТ снизилась до 23,7 °С, но затем до конца эксперимента оставалась в пределах от 25 до 26,7 °С. Уровень ОИТ за весь период голодания составил 15,5 °С, за период кормления (после голодания) – 26,1 °С. Физиологическое состояние рыб (степень накормленности) существенно влияло на характер и динамику реакции. Если в начале эксперимента как сытые, так и голодные рыбы (коэффициент упитанности по Фультону 1,56) избирали зону ОИТ на уровне 29–30 °С, то после голодания в течение 43-х суток и возобновления кормления (коэффициент упитанности по Фультону 1,15) соответствующий уровень был ниже на ~4 °С. Общий интервал ИТ у сытых особей был уже, а у голодных шире, что можно трактовать как поиск пищи даже в неблагоприятных температурных условиях и расширение зоны обитания при наличии температурной неоднородности среды.

В двух весенних опытах реакции молоди леща существенно отличались по сравнению с данными, полученными летом (рис. 2, а, б). Так же, как и летом, в данных экспериментах рыбы находились в условиях голодания изначально, с 3-й декады марта. В первом опыте годовики леща вначале в течение 12-и суток устойчиво избирали температуру 6,2 °С, после чего постепенно, с 13-х по 23-е сутки, выбрали более высокую температуру – 15,8 °С. В период с начала кормления (24-е сутки) до конца опыта рыбы перешли в зону летних избираемых температур – 29,2 °С. Однако этот переход оказался достаточно длительным по времени и занял не менее 10 суток. В то же время самопроизвольное повышение зоны ОИТ в данном опыте до уровня 15,8 °С можно рассматривать как сезонный (весенний) переход с уровня осенне-весенней температуры на промежуточный уровень, после чего (при наличии корма) возможен последующий выход в диапазон летних значений избираемой температуры [5, 6, 8, 11].

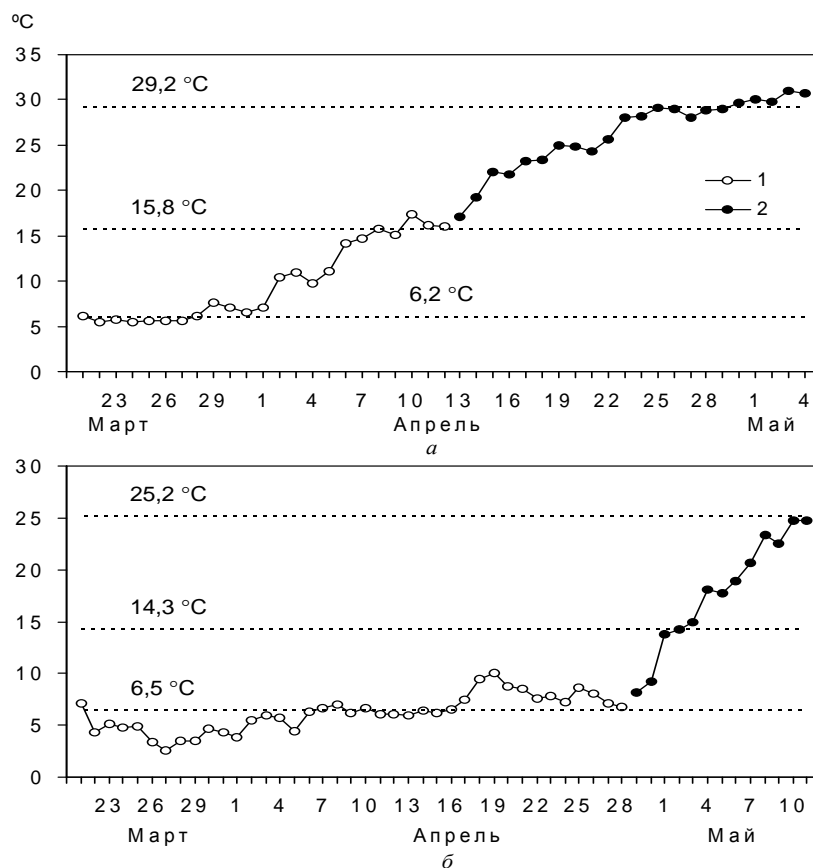


Рис. 2. Среднесуточная избираемая температура у двух групп (а, б) молоди леща при различных режимах кормления в весенний период:

1 – корм в установке отсутствует; 2 – рыб кормили 2–3 раза в сутки

Во втором опыте на протяжении всего периода голодания с конца марта по конец апреля молодь леща устойчиво избирала примерно такой же уровень ОИТ ($6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), как и в первом опыте. В первой половине 39-суточного голодания она выбирала значения температуры на $2\text{--}3\text{ }^{\circ}\text{C}$ ниже, в конце второй и начале третьей декады апреля – на $2\text{--}4\text{ }^{\circ}\text{C}$ выше. После начала кормления переход в зону предположительно летних значений температуры (ОИТ, равное $25,2\text{ }^{\circ}\text{C}$) также был достаточно длительным – в течение 11 суток. Однако выбранная зона оказалась несколько ниже той, которую выбрали годовики леща в первом опыте, что, возможно, связано с различным физиологическим состоянием рыб (большой период голодания во втором эксперименте). Нахождение на промежуточном уровне ($14,3\text{ }^{\circ}\text{C}$) было в этом опыте кратковременным, всего 3-е суток.

Как было показано нами ранее, в условиях переменного режима кормления 14-суточное голодание модифицирует поведение и распределение молоди карповых и окуневых видов рыб в термоградиенте [2, 8]. В летний сезон отсутствие корма вызывало расширение диапазона ИТ на $10\text{--}13\text{ }^{\circ}\text{C}$ у сеголетков леща и плотвы (с 26 до $14\text{ }^{\circ}\text{C}$). При этом средние значения ИТ у голодных рыб были на $4,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ниже, чем у сытых. Сеголетки окуня более устойчивы к голоданию, уровень ИТ у них снижался лишь на $1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$. Возобновление кормления практически сразу приводило к повышению уровня ИТ, при этом у окуня и плотвы он достигал исходного уровня.

Полученные данные свидетельствуют о том, что и более продолжительные периоды голодания (по крайней мере, до 42-х суток) в летний сезон вызывают снижение уровня ИТ и ОИТ, однако этот уровень всегда оказывается в диапазоне значений температуры $13\text{--}16\text{ }^{\circ}\text{C}$. Ранее было показано, что в диапазоне значений температуры жизнедеятельности у молоди леща существуют четыре устойчивых уровня термоизбирания: летний $-27\text{ }^{\circ}\text{C}$, промежуточный – $14\text{ }^{\circ}\text{C}$, весенне-осенний $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ и зимний – $1\text{--}2\text{ }^{\circ}\text{C}$ [5, 6, 8, 11]. Выбор того или иного уровня температуры в термоградиентных условиях обусловлен прежде всего температурой акклимации рыб, их физиологическим состоянием, а также наличием корма в среде. Впервые проведенные длительные опыты по влиянию голодания на термоизбирание молоди леща и полученные результаты вписываются в общую схему сезонного выбора температуры у молоди рыб.

Особенно важно, что отсутствие корма в термоградиентной среде приводит к резкому расширению диапазона значений избираемой температуры (в область более низких ее значений) в летний период нагула. Весной, напротив, наличие корма приводит к тому, что появляется дополнительный стимул более быстрой миграции рыб в область летних значений температуры, где возможен более быстрый рост. Высокая пищевая мотивация и поисковая активность побуждают рыб выходить за пределы их постоянного местообитания [12]. Рыбы вынуждены проявлять не только терморегуляционное, но и ряд других форм поведения – исследовательское и пищевое. А сочетание разных форм поведения в термоградиентных условиях позволяет рыбам более эффективно и разнообразно осваивать температурную неоднородность среды.

Заключение

Таким образом, длительные периоды голодания существенно влияют на температурные реакции рыб, однако при оценке влияния голодания на термоизбирание достоверными могут быть только данные экспериментов продолжительностью не менее 7–14 суток. Уровень окончательно избираемой температуры у молоди леща летом при голодании снижается на $13\text{--}16\text{ }^{\circ}\text{C}$ в сравнении с нормой реакции (сытые особи) и равняется $13\text{--}15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Внесение корма в термоградиентную установку весной при любом уровне ОИТ к началу кормления приводит к выбору летних значений ОИТ ($25,2\text{--}29,2\text{ }^{\circ}\text{C}$). Внесение корма в летний сезон года приводит к выбору голодающей молодь леща летней зоны температуры ($26\text{ }^{\circ}\text{C}$ и выше), которая является, очевидно, оптимальной для жизнедеятельности и соответствует её эколого-физиологическому статусу. Реакции термоизбирания у рыб в градиенте температуры могут быть использованы для оценки их физиологического состояния в разные сезоны года и характеризуют их термоадаптационные возможности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ивлев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб. – Киев: Наук. думка, 1977. – 272 с.

2. 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.
3. Mac M. J. Effects of ration size on preferred temperature of lake charr *Salvelinus namaycush* // Env. Biol. Fish. – 1985. – Vol. 14, N 2/3. – P. 227–231.
4. Boltz J. M., Siemen N. J., Stauffer J. R. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis mossambicus* (Peters) // Arch. Hydrobiol. – 1987. – Vol. 110, N 1. – P. 143–146.
5. Свирский А. М., Голованов В. К. Влияние температуры акклимации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama* (L.) в различные сезоны года // Вопросы ихтиологии. – 1991. – Т. 31, вып. 6. – С. 974–980.
6. Свирский А. М., Голованов В. К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее возможные причины // Успехи совр. биологии. – 1999. – Т. 119, № 3. – С. 259–264.
7. Голованов В. К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб: докл. 2-го Всерос. совещ. «Поведение рыб» / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова. – Борок, 1996. – С. 16–40.
8. Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2012. – 47 с.
9. Голованов В. К., Смирнов А. К., Капшаев Д. С. Сравнительный анализ окончательно избираемой и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Тр. Карел. НЦ РАН. Сер.: Эксперим. биология. – 2012. – № 2. – С. 70–75.
10. 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.
11. Golovanov V. K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // J. Ichthyology. – 2006. – Vol. 46, Suppl. 2. – P. 180–187.
12. Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. – М.: Наука, 2007. – 213 с.

Статья поступила в редакцию 24.07.2012

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Голованов Владимир Константинович – Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова Российской академии наук (поселок Борок, Ярославская область); канд. биол. наук, старший научный сотрудник; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии рыб; golovan@ibiw.yaroslavl.ru.

Golovanov Vladimir Konstantinovich – I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences (Village Borok, the Yaroslavl Region); Candidate of Biological Sciences, Senior Research Worker; Leading Research Worker of the Laboratory of Fish Ecology; golovan@ibiw.yaroslavl.ru.

Базаров Михаил Иванович – Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова Российской академии наук (поселок Борок, Ярославская область); канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; bazarov2009@gmail.com.

Bazarov Michail Ivanovich – I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences (Village Borok, the Yaroslavl Region); Candidate of Biological Sciences; Senior Research Worker of the Laboratory of Fish Ecology; bazarov2009@gmail.com.