

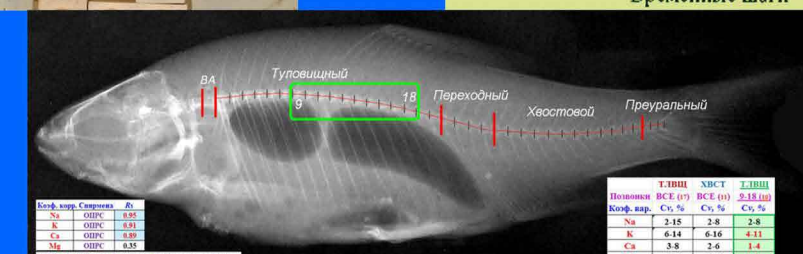
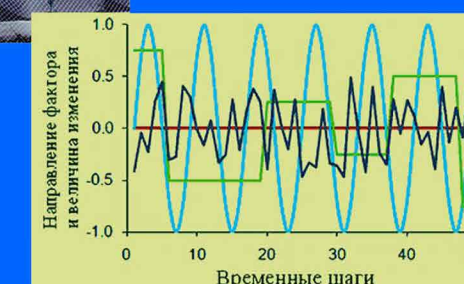
ISSN 0320-3557
Российская академия наук

Труды Института биологии
внутренних вод имени И.Д. Папанина
Российской академии наук
Выпуск 78 (81), 2017



<http://www.ibiw.ru>

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ



Вещ. / элемент	Содержимое	В%
Na	0.000	0.00
K	0.000	0.00
Ca	0.000	0.00
Mg	0.000	0.00

Вещ. / элемент	Содержимое	В%
Na	0.000	0.00
K	0.000	0.00
Ca	0.000	0.00
Mg	0.000	0.00

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМЕНИ И.Д. ПАПАНИНА РАН



ТРУДЫ ИБВВ РАН

ВЫПУСК 78(81)

2017

АПРЕЛЬ – ИЮНЬ

Выходят 4 раза в год

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.5.084
ББК 28.68
Э412

Экспериментальная экология гидробионтов / [отв. ред. В. Б. Вербицкий, В. К. Голованов]. – Борок: Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Труды; вып. 78(81). – 2017 – 218 с.

В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая, О. Г. Виноградова, Р. А. Запруднова, В. К. Голованов, Е. И. Извеков, Е. А. Коренева, В. В. Крылов, С. А. Курбатова, А. С. Маврин, О. А. Малышева, В. И. Мартемьянов, Н. С. Некрутов, В. А. Непомнящих, Е. А. Осипова, В. В. Павлова, Н. А. Панкова, А. К. Смирнов, Е. С. Смирнова, И. А. Столбун

В выпуск вошли статьи, посвящённые экспериментальному изучению различных аспектов экологии, физиологии и поведения гидробионтов. Рассмотрены вопросы температурной биологии беспозвоночных и рыб, влияние макрофитов на трофические связи организмов, роль отдельных ионов и ионной регуляции в жизнедеятельности, при стрессе и болезнях рыб, особенности организации поведения, а также возрастные, пищевые и оборонительные особенности поведения рыб. Издание предназначено для гидробиологов, экологов, микробиологов и специалистов в области охраны и использования водных ресурсов, а также студентов биологических и экологических факультетов.

Ответственные редакторы тома

д.б.н **В. Б. Вербицкий**, д.б.н **В. К. Голованов**

Рецензенты:

д.б.н., проф. Г. В. Шурганова – Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского, Россия
д.б.н., проф. А. О. Касумян – Московский госуниверситет им. М.В. Ломоносова, Россия
д.б.н. Г. М. Чуико – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Россия

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН:

*С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения
В. К. Голованов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина
К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария
В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НАНБ, ИПЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь*

Печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

Experimental ecology of aquatic organisms / [Editors-in-chief Vladimir Verbitsky and Vladimir Golovanov]. – BoroK: Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, issue 78(81). – 2017. – 218 p.

V. B. Verbitsky, T. I. Verbitskaya, O. G. Vinogradova, R. A. Zaprudnova, V. K. Golovanov, E. I. Izvekov, E. A. Koreneva, V. V. Krylov, S. A. Kurbatova, A. S. Mavrin, O. A. Malysheva, V. I. Martem'ianov, N. S. Nekrutov, V. A. Nepomnyashchih, E. A. Osipova, V. V. Pavlova, N. A. Pankova, A. K. Smirnov, E. S. Smirnova, I. A. Stolbunov

The issue includes articles devoted to the experimental study of various aspects of ecology, physiology and behavior of aquatic organisms. The problems of thermal biology of invertebrates and fish are considered, the effect of macrophytes on the trophic relations of organisms, the role of particular ions and ion regulation in vital activity, stress and diseases of fish, the behavioral organization, and the age, feeding and defense-related features of fish behavior. The issue is intended for hydrobiologists, ecologists, microbiologists and specialists in protection and use of water resources, as well as for students of biological and environmental faculties.

Editors-in-chief of the volume

Dr. biol. V. B. Verbitsky, Dr. biol. V. K. Golovanov

Reviewers:

*Shurganova G. V., Dr. biol., prof., Lobachevsky State University, Nizhny Novgorod, Russia
Kasumyan A. O., Dr. biol., prof., Lomonosov State University, Moscow, Russia
Chuiko G. M., Dr. biol., Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Russia*

Editorial board of IBIW RAS Transactions:

*S. A. Poddubnyi (editor), Dr. geogr., IBIW RAS, BoroK, Russia
A. V. Krylov (deputy editor), Dr. biol., prof., IBIW RAS, BoroK, Russia
A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, BoroK, Russia
Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. N. Dzuban, Dr. biol., IBIW RAS, BoroK, Russia
B. K. Gabrielyan, Dr. biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia
V. K. Golovanov, Dr. biol., IBIW RAS, BoroK, Russia
V. T. Komov, Dr. biol., prof., IBIW RAS, BoroK, Russia*

*V. I. Lazareva, Dr. biol., IBIW RAS, BoroK, Russia
N. M. Mineeva, Dr. biol., IBIW RAS, BoroK, Russia
Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. A. Protasov, Dr. biol., prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine
C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland
V. P. Semchenko, Dr. biol., corr. member NASB, Minsk, Belarus*

Published by the decision of IBIW RAS Academic council

*Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

СОДЕРЖАНИЕ

<i>В. Б. Вербицкий, В. К. Голованов</i> ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ (ВВЕДЕНИЕ)	5–6
<i>В. Б. Вербицкий, А. С. Маврин</i> ЛАБОРАТОРИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ ИБВВ РАН. ИСТОРИЯ СОЗДАНИЯ И СТАНОВЛЕНИЯ (1989–2003гг.)	7–13
<i>В. Б. Вербицкий, С. А. Курбатова, Т. И. Вербицкая</i> РЕАКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА НА ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ. I. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ CLADOCERA ПРИ НЕПЕРИОДИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЯХ ТЕМПЕРАТУРЫ	14–36
<i>В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая, О. А. Малышева, О. Г. Виноградова</i> РЕАКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА НА ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ. II. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ДОЗИРОВАННЫХ СТУПЕНЧАТЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ ДЛЯ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ	37–48
<i>С. А. Курбатова</i> ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ <i>SCAPHOLEBERIS</i> <i>MUCRONATA</i> (O.F. MÜLLER)	49–54
<i>А. С. Маврин, Е. А. Коренева</i> ПЛОТНОСТЬ ПОСАДКИ МОЛОДИ ЛЕЩА <i>ABRAMIS BRAMA</i> (CYPRINIDAE) В МЕЗОКОСМЫ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ЗООПЛАНКТОН	55–61
<i>В. К. Голованов, Н. С. Некрутов</i> ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ЛИХОРАДКА РЫБ. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ	62–76
<i>Р. А. Запруднова</i> НЕПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ ДЕЙСТВИЕ НЕСИЛЬНЫХ СТРЕССОРОВ НА КОНЦЕНТРАЦИЮ КАТИОНОВ В ПЛАЗМЕ КРОВИ ЛЕЩА	77–89
<i>Р. А. Запруднова</i> ИОННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ ПРИ СТРЕССЕ И БОЛЕЗНЯХ	90–101
<i>В. И. Мартемьянов</i> РОЛЬ ИОНОВ НАТРИЯ В ОБЕСПЕЧЕНИИ ПРОЦЕССОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОБИОНТОВ	102–117
<i>Н. С. Некрутов, В. К. Голованов</i> ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ КАРПОВЫХ ВИДОВ РЫБ ПРИ ПОВЫШЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ	118–128
<i>В. А. Непомнящих, Н. А. Панкова, Е. А. Осипова, Е. И. Извеков, В. В. Павлова, В. В. Крылов</i> СПОНТАННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ В НЕЗНАКОМОЙ ОБСТАНОВКЕ	129–138
<i>В. А. Непомнящих, В. В. Крылов, Е. А. Осипова, В. В. Павлова, Е. И. Извеков</i> ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ МАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ НА ПОВЕ- ДЕНИЕ РЫБ	139–158
<i>А. К. Смирнов</i> ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ НА ИЗБИРАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ МОЛОДИ РЕЧНОГО ОКУНЯ	159–180
<i>Е. С. Смирнова</i> ФОРМИРОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОВЕДЕНИЯ У МОЛОДИ ПЛОТВЫ <i>RUTILUS</i> <i>RUTILUS</i> (LINNAEUS, 1758) (CYPRINIDAE) В ПЕРИОД РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА	181–197
<i>I. A. Stolbunov</i> DEFENSIVE REACTIONS AND SWIMMING ABILITY OF NILE TILAPIA <i>OREOCHROMIS NILOTICUS</i> (L.) (CICHLIDAE) FROM DIFFERENT HABITATS	198–206
ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ	
<i>Герман Александрович Виноградов</i>	207–210
<i>Валерий Вячеславович Лапкин</i>	211–216

CONTENTS

<i>V. B. Verbitsky, V. K. Golovanov</i> EXPERIMENTAL ECOLOGY OF AQUATIC ORGANISMS (INTRODUCTION)	5–6
<i>V. B. Verbitsky, A. S. Mavrin</i> LABORATORY OF EXPERIMENTAL ECOLOGY IBIW RAS. THE HISTORY OF CREATION AND DEVELOPMENT (1989–2000)	7–13
<i>V. B. Verbitsky, S. A. Kurbatova, T. I. Verbitskaya</i> REACTIONS OF ZOOPLANKTON ON TEMPERATURE EFFECTS. I. INFLUENCE OF THE NONPERIODIC TEMPERATURE CHANGES ON THE POPULATION DYNAMICS OF CLADOCERA	14–36
<i>V. B. Verbitsky, T. I. Verbitskaya, O. A. Malisheva, O. G. Vinogradova</i> REACTIONS OF ZOOPLANKTON ON TEMPERATURE EFFECTS. II. THE USE OF METERED-DOSE STEP-IMPACT ANALYSIS OF THE DYNAMICS OF COMMUNITY STRUCTURE	37–48
<i>S. A. Kurbatova</i> EFFECTS OF SOME ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE NUMBER OF <i>SCAPHOLEBERIS MUCRONATA</i> (O. F. MÜLLER)	49–54
<i>A. S. Mavrin, E. A. Koreneva</i> STOCKING DENSITY OF JUVENILE BREAM <i>ABRAMIS BRAMA</i> (CYPRINIDAE) IN MESOCOSMS AND ITS EFFECT ON ZOOPLANKTON	55–61
<i>V. K. Golovanov, N. S. Nekrutov</i> BEHAVIORAL FISH FEVER. ECOLOGICAL, PHYSIOLOGICAL AND IMMUNOLOGICAL ASPECTS	62–76
<i>R. A. Zaprudnova</i> SHORT-TERM EFFECT OF WEAK STRESSORS ON THE CONCENTRATION OF CATIONS IN PLASMA OF BLOOD OF THE BREAM	77–89
<i>R. A. Zaprudnova</i> IONIC REGULATION IN FRESHWATER FISH AT STRESS AND DISEASES	90–101
<i>V. I. Martemyanov</i> ROLE OF SODIUM IONS AS A SECURITY VITAL PROCESS HYDROBIONTS	102–117
<i>N. S. Nekrutov, V. K. Golovanov</i> PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INDICATORS OF JUVENILE CYPRINIDS FISH DURING AMBIENT TEMPERATURE RISE	118–128
<i>V. A. Nepomnyashchikh, N. A. Pankova, E. A. Osipova, E. I. Izvekov, V. V. Pavlova, V. V. Krylov</i> SPONTANEOUS ORGANIZATION OF AQUATIC ANIMALS' BEHAVIOR IN ANUNFAMILIAR ENVIRONMENT	129–138
<i>V. A. Nepomnyashchikh, V. V. Krylov, E. A. Osipova, V. V. Pavlova, E. I. Izvekov</i> THE IMPACT OF ANTHROPOGENIC AND NATURAL MAGNETIC FIELDS ON FISH BEHAVIOR	139–158
<i>A. K. Smirnov</i> INFLUENCE OF FEEDING AND DEFENSIVE BEHAVIOR ON THE SELECTED TEMPERATURE OF JUVENILE PERCH	159–180
<i>E. S. Smirnova</i> FORMING OF BEHAVIOR FEATURES IN ROACH FRY <i>RUTILUS RUTILUS</i> (LINNAEUS, 1758) (CYPRINIDAE) IN EARLY ONTOGENESIS	181–197
<i>I. A. Stolbunov</i> DEFENSIVE REACTIONS AND SWIMMING ABILITY OF NILE TILAPIA <i>OREOCHROMIS NILOTICUS</i> (L.) (CICHLIDAE) FROM DIFFERENT HABITATS	198–206
THE MEMORY OF OUR COLLEAGUES	
<i>German Alexandrovich Vinogradov</i>	207–210
<i>Valeriy V'acheslavovich Lapkin</i>	211–216

ВВЕДЕНИЕ

Теория — это хорошая вещь, но правильный эксперимент остается навсегда.

(П.Л. Капица)

Экспериментальный подход в экологических исследованиях играет очень важную роль. Полевые исследования позволяют нарисовать общую картину жизни популяции, биоценоза или экосистемы, но не позволяют понять связи, закономерности и механизмы, благодаря которым эти сложные биологические системы функционируют. Эксперимент даёт возможность выявить такие, как правило, скрытые и очень не простые закономерности и механизмы их жизнедеятельности. Кроме того, если проследить историю применения экспериментального подхода в экологии, то можно видеть, что так же, как и в других науках, он успешно использовался исследователями для проверки теоретических гипотез. Достаточно вспомнить работы нашего соотечественника Георгия Францевича Гаузе по экспериментальной проверке математических моделей А. Лотки и В. Вольтерры, описывающих конкурентные отношения. В результате экспериментов по содержанию популяций двух видов инфузорий на одном и том же ограниченном питании, Г.Ф. Гаузе был сформулирован так называемый “закон конкурентного исключения”, а его книга “Борьба за существование” (*The Struggle for Existence*), опубликованная на английском языке в 1934 г., на протяжении нескольких десятилетий была одной из самых цитируемых книг по экологии. Большой вклад в развитие экспериментальной экологии внёс известный американский зоолог, один из основателей современной экологии животных, Виктор Шелфорд (1877–1968), начавший, помимо полевых наблюдений, активно внедрять в экологию экспериментальные методы.

Нельзя не отметить и научное творчество выдающегося российского гидробиолога и экспериментатора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964), который вместе с Г.Г. Винбергом разработал балансовые подходы для изучения природных биологических систем. Монография В.С. Ивлева “Экспериментальная экология питания рыб” (1955, переиздание – 1977), переведенная за рубежом на английский язык, одна из наиболее цитируемых книг отечественной гидробиологии. Детально рассмотренные им в последние годы жизни элементы физиологической гидробиологии представляют собой важный вклад в разработку закономер-

ностей функционирования организмов, видов и популяций.

Еще одним основополагающим трудом является монография российского гидробиолога и физиолога Николая Сергеевича Строганова (1902–1982) “Экологическая физиология рыб” (1962), в которой немало страниц посвящено вопросам экспериментальной экологии и физиологии животных. Не менее значимы и работы известного российского гидробиолога Бориса Петровича Мантейфеля (1907–1989) в области изучения поведения рыб “Экология поведения животных” (1980) и “Экологические и эволюционные аспекты поведения животных” (1987).

Круг отечественных и зарубежных исследователей в области экспериментальной экологии гидробионтов, в частности рыб и беспозвоночных, весьма широк, и достоин отдельного рассмотрения в будущем.

Экспериментальная экология гидробионтов затрагивает широкий круг вопросов, которые изучают также представители самых разных направлений биологии, таких как экология, гидробиология, ихтиология, экологическая физиология и сравнительная экология животных, факториальная экология, поведение гидробионтов, физиология рыб и беспозвоночных и др. Следует отметить и то, что эксперимент подразумевает его проведение не только в лабораторных или приближенных к естественным условиям, но также и в природе, непосредственно в полевых условиях. Современные технические средства вполне позволяют и обеспечивают такого рода исследования.

В настоящее время экспериментальные методы нашли широкое применение во всех разделах гидроэкологии. Так, в экологии сообществ при моделировании различных ситуаций в пресноводных и морских экосистемах давно и широко применяется метод микрокосмов и мезокосмов. В аутэкологических и демэкологических исследованиях для определения избираемых, оптимальных, пессимальных и летальных значений факторов среды для отдельных организмов, популяций и видов используются градиентные установки различных конструкций и устройства для определения границ жизнедеятельности, в том числе крити-

ческого термического максимума и минимума. Все эти методы активно используются в работе сотрудниками ИБВВ РАН, чьи публикации представлены в настоящем сборнике. Их исследования посвящены экспериментальному исследованию разных сторон жизнедеятельности водных беспозвоночных и рыб.

Сборник включает статьи по трем основным разделам: экологии, физиологии и поведению гидробионтов. В первый раздел входят статьи, посвященные исследованиям в мезокосмах. Это изучение реакций популяций и сообществ зоопланктона на температурные воздействия, изучение влияния высших водных растений на трофические связи в сообществах гидробионтов, а также изучение роли плотности посадки молоди рыб на зоопланктон. Второй раздел включает статьи по экологической физиологии рыб и освещает проблемы поведенческой лихорадки рыб, ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе и

болезнях, связанных со стрессом, действия несильных стрессоров на концентрацию катионов в плазме крови, роли ионов натрия в обеспечении процессов жизнедеятельности гидробионтов, а также проблему оценки физиолого-биохимических особенностей адаптаций к оптимальным и сублетальным температурам у молоди некоторых видов рыб. Третий раздел посвящен поведению гидробионтов и включает статьи по спонтанной организации поведения водных животных в незнакомой обстановке, влиянию антропогенных и естественных магнитных полей на поведение рыб, влиянию пищевого и оборонительного поведения на избираемые температуры молоди речного окуня, а также формирования особенностей поведения у молоди плотвы в период раннего онтогенеза и оборонительной реакции и плавательной способности нильской тилапии из разных мест обитания.

В.Б. Вербицкий, В.К. Голованов

ИСТОРИЯ ПЕРИОДА СОЗДАНИЯ И СТАНОВЛЕНИЯ ЛАБОРАТОРИИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ ИБВВ РАН (1989–2003 гг.)

Идея создания новой лаборатории обсуждалась Германом Александровичем Виноградовым с кандидатами в сотрудники будущей лаборатории за несколько лет до присвоения ей официального статуса. Являясь крупным специалистом в области изучения среды обитания водных организмов и блестящим физиологом, работая с разными гидробионтами, он понимал необходимость нового подхода в экспериментальной экологии. На формирование идеи о создании нового направления в исследованиях Г.А. Виноградова большое влияние оказали труды М.М. Камшилова. В основе этого направления был системный подход, который базировался на физическом моделировании экосистем. Главная задача вновь создаваемого им коллектива сотрудников заключалась в разработке новых методологических подходов в изучении функционирования гидробиоценозов с использованием микро- и мезокосмов и их использовании для оценки влияния различных факторов на водные экосистемы. Приступить к реализации нового направления стало возможно после успешной защиты Г.А. Виноградовым докторской диссертации в 1987 году.

Лаборатория экспериментальной экологии была создана Приказом директора ИБВВ РАН №56 от 8.02.1989 г. Первый состав лаборатории включал 15 сотрудников из нескольких лабораторий института, которые и раньше занимались экспериментальными исследованиями, но решили объединить свои усилия для достижения большей эффективности в работе. Это была группа физиологов под руководством д.б.н. Г.А. Виноградова, в которую входили А.К. Клерман, В.Б. Тагунов, Т.А. Васильева и ихтиолог А.С. Маврин. Вторую группу возглавлял к.б.н. П.П. Уморин и в неё входили Н.П. Клайн и Л.С. Тагунова. Эта группа специализировалась на изучении взаимоотношений между простейшими и водорослями. К моменту создания лаборатории к ним присоединились к.б.н. И.О. Солнцева, Г.И. Виноградова и Л.И. Гусева. Третья группа, состоявшая из к.б.н. В.Б. Вербицкого, к.б.н. Е.А. Кореновой и Т.И. Вербицкой, занималась изучением температурной биологии зоопланктонных организмов. Кроме того, в состав лаборатории в качестве научного консультанта-ихтиолога вошёл д.б.н. Ю.Е. Лапин. Приказом от 02.06.1989 г. заведующим лабораторией был утверждён д.б.н. Г.А. Виноградов.

В начале 90-х гг. состав значительно расширился. В лабораторию пришли малоколог к.б.н. Н.Ф. Смирнова, И.Ю. Ершов и молодые специалисты – гидрохимик Н.Б. Щеглова, зоопланктолог С.А. Курбатова, физиологи С.В. Колотилова, Е.В. Борисовская, аспирант С.Б. Жабрева, ст. лаборант О.Г. Виноградова, лаборант В.Д. Смирнов, инженер М.А. Ручин. Кроме того, перешли из других лабораторий д.б.н. А.В. Макрушин, физиологи к.б.н. Р.А. Запруднова, к.б.н. В.И. Мартемьянов, к.б.н. Н.Н. Ружинская, В.А. Соколов, бентолог Н.А. Березина, специалист по математическому моделированию К.А. Подгорный. В конце 90-х в лабораторию перешли этолог к.б.н. В.А. Непомнящих и физиологи к.б.н. С.А. Мензиков и О.В. Мензикова, зоопланктолог Е.Н. Медянцева, специалист по микроперифитону С.Н. Быкова, а также ст. лаборант Л.Ф. Генкал и лаборант О.А. Малышева (Михайлова).

Так формировался коллектив, способный ставить и комплексно решать экологические задачи. При этом основным методологическим подходом в первые годы существования лаборатории стало использование модельных микро- и мезокосмов для моделирования природных ситуаций. Следует сказать, что группы П.П. Уморина и В.Б. Вербицкого уже имели опыт работы с экспериментальными системами, но это были преимущественно небольшие микрокосмы, объём которых не превышал 50 л. Теперь же Г.А. Виноградов поставил перед коллективом задачу моделирования ситуаций, возникающих на водоёмах при антропогенных вмешательствах, с учетом естественного (природного) фона факторов внешней среды, а также в присутствии молоди рыб. Для этого требовалось создание и поддержание проточных экспериментальных систем, объём которых измерялся бы уже не литрами, а кубометрами. Поэтому за первые же договорные средства были приобретены десятки пластиковых экспериментальных лотков и бассейнов разной формы и объёма, аналитические приборы и оборудование, первые компьютеры. Г. А. Виноградов сконструировал и запатентовал специальные делютерные устройства для поддержания стабильных физико-химических параметров воды в проточных условиях. Была построена и хорошо оснащена большая аквариальная (100 м²).



А.С. Маврин с американскими коллегами в аквариальной лаборатории. Фото А.С. Маврина.

Г.А. Виноградов имел большой опыт экспериментальных исследований с водными организмами разных трофических уровней. Начиная новый этап в своих исследованиях, базирующийся на экосистемном подходе, ему удалось объединить одной научной идеей разных специалистов. Разносторонние знания, фундаментальный подход, правильная постановка экспериментов и оригинальность их исполнения позволили Г.А. Виноградову успешно руководить новым кол-

лективом специалистов и выполнять сложные экспериментальные исследования в микро- и мезокосмах. При их проведении исследовались воздействия различных природных и антропогенных факторов (закисление воды, температурные флуктуации, внесение тяжелых металлов и пестицидов, вселение моллюска *Dreissena polymorpha* и др.) на все звенья водных сообществ (от бактерий и грибов до рыб).



С.А. Курбатова отбирает пробы зоопланктона в ходе эксперимента по изучению влияния закисления воды, солей тяжёлых металлов и хлорпирифоса на сообщества гидробионтов. Экспериментальная прудовая база Сунога, 1991 г. Фото А.С. Маврин.

Полученный в ходе проведённых масштабных экспериментов огромный массив данных требовали длительного периода обработки и осмысления, итогом которых стал большой цикл статей,

опубликованных сотрудниками лаборатории в течение 1990–2003 гг. в центральных изданиях, а также защита двух кандидатских диссертаций.



Г.А. Виноградов и К.А. Подгорный налаживают дилутерную систему перед началом эксперимента. Экспериментальная прудовая база Сунога, 1991 г. *Фото А.С. Маврин.*

Об основных направлениях работы лаборатории в 90-е гг. можно судить по тематике исследований, проводимых в рамках выполнения бюджетных тем, заданий Минприроды и различных проектов. Так, в 1989–1994 гг. выполнялась бюджетная тема № 4 “Границы толерантности и адаптивной изменчивости массовых видов беспозвоночных и ценных рыб. Изучение в мезокосмах устойчивости сообществ гидробионтов к

антропогенным и природным воздействиям при различном химическом составе среды”, тема № 11 “Разработка пространственно-временных моделей динамики компонентов среды и экосистем под влиянием водного фактора” и тема № 16 “Определение оптимальных условий существования, критических уровней рН и антропогенного загрязнения для лососевых рыб и массовых видов беспозвоночных в водоемах”.



Эксперименты на осетрах. Экспериментальная прудовая база «Сунога». *Фото А.С. Маврин.*

В 1995–1997 гг. работали по теме “Механизм устойчивости сообществ водных организмов и

водных экосистем к антропогенным воздействиям, интродукции новых видов в водоёмы”, в

1999–2000 гг. – по теме “Реакция гидробионтов, сообществ и модельных экосистем на изменение природных и антропогенных факторов среды”.

В 1990–1991 гг. выполнялся Российский проект № 38 “Влияние длительного комплексного

воздействия сублетальных концентраций тяжелых металлов, пестицидов, нефтепродуктов и нитратов на молодь осетра” по программе: “Влияние антропогенного загрязнения на осетровых рыб” (Руководитель А.С. Маврин).



Сотрудники лаборатории, 1999 г. На фото стоят слева на право: А.К. Клерман, Л.Ф. Генкал, С.А. Курбатова, Т.А. Васильева, В.Б. Вербицкий, В.И. Мартемьянов, Н.А. Березина, Р.А. Запруднова, Н.П. Клайн, Е.В. Борисовская, С.Н. Быкова, О.А. Малышева, Т.И. Вербицкая, Н.А. Лаптева. В центре сидит В.Д. Смирнов.

По заданию Минприроды России в 1993–1994 гг. Г.А. Виноградов руководил Программой: “Разработка экспресс-метода для автоматизированного контроля качества природных и сточных вод с использованием перифитонных сообществ”, “Подготовка руководства по использованию дилутерных устройств для полевого моделирования и прогнозирования ситуаций, связанных с загрязнением водных экосистем”. В 1993–1995 гг. по программе Минприроды РФ “Экологическая безопасность России” Г.А. Виноградов руководил проектом 11.1.8 “Разработать методы экспресс-оценки реакции водных экосистем на антропогенные нагрузки при помощи микрокосмов”, а В.Б. Вербицкий – проектами “Изучение механизмов реагирования зоопланктонных сообществ микрокосмов на антропогенные воздействия” и “Изучение механизмов гомеостаза и регулирования динамики экологических систем на примере зоопланктонных сообществ”.

В 1990–1991 гг. выполнялся Международный советско-американский проект № 11 “Влияние тяжелых металлов и хлорпирифоса по отдельно-

сти и в комбинации на экосистемы проточных водных мезокосмов” (Руководитель с Российской стороны Г.А. Виноградов, с американской – Фрэнк Стэй).

В 1992–1995 гг. под руководством Г.А. Виноградова выполнялся проект в рамках межправительственного соглашения (Россия – США) в области охраны окружающей среды 02.02.40. “Биология и экология водных видов вселенцев. Изучение биологии и экологии массового вида моллюска *Dreissena polymorpha*”, а в 1995 г. – проект по гранту N JIW100 Международного научного Фонда Министерства науки и технической политики Российской Федерации и Российского Фонда фундаментальных исследований “Реакция водных организмов и их сообществ на лазерное излучение”.

В 2002 г. по контракту с ВНИИ АЭС в лаборатории выполнялась хозяйственная тема “Разработка экологически безопасных методов борьбы с обрастаниями дрейссеной в трубопроводах и теплообменном оборудовании АЭС”. Кроме того, ряд сотрудников лаборатории в эти же годы работали по различным грантам.

Гранты

1. РФФИ 95-040-11694а. Экспериментальное исследование структурных перестроек зоопланктонных сообществ микрокосмов при ступенчатых нарушающих воздействиях температуры и эвтрофирования. Рук. Вербицкий В.Б. 1995–1997 гг.
2. РФФИ 98-04-03208. Разработка и апробация экосистемных методов биомониторинга поверхностных вод. Рук. Виноградов Г.А. 1998–2000 гг.
3. РФФИ 98-04-48391 Идентификация клеточных структур пикротоксин-ингибируемой хлорактивируемой магниевой АТФзы в мозге рыб. Рук. Мензиков С.А. 1998–1999 гг.
4. РФФИ 98-04-48576. Экспериментальное исследование механизмов реагирования зоопланктонных организмов, популяций и сообществ на дозированные нарушающие воздействия температуры. Рук. Вербицкий В.Б. 1998–2000 гг.
5. Грант РФФИ 98-04-48043 “Роль редукции в становлении системы физиологической регуляции многоклеточных”. Рук.: Макрушин А.В.
6. Грант РФФИ (региональный) № 98-011 “Биомониторинг и прогнозирование состояния экосистем Верхней Волги с использованием новых экспресс-методов структурного и функционального анализа сообществ гидробионтов”. 1998–1999 гг. Рук.: Виноградов Г.А.
7. Грант Миннауки РФ. Создание новых лекарственных средств методами биологического и химического синтеза. Рук. Непомнящих В.А. 1998.
8. Грант НАТО “Физиологическое и поведенческое изучение нейротоксичности у водных животных”. Рук. Эдвард Литтл (США). Исполнитель. Непомнящих В.А.
9. Грант 5.4.23 “Создание хранилища генетического материала первичноводных беспозвоночных в сухом виде”. Рук.: Макрушин А.В.
10. Грант ФЦП “Интеграция” – “Ярославский распределительный учебно-научный центр информационных систем и телекоммуникаций на базе консорциума вузов и институтов РАН”, контракт № 0702(K0704), приказ от 19.08.98 г. 1998–2000 гг. Исполнитель: Вербицкий В.Б.



Дик Шоттер, Г.А. Виноградов и Розмари Руссо. Фото А.С. Маврин.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ СОТРУДНИКОВ ЛАБОРАТОРИИ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗА 1989-2003 ГГ.

- Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И. Эффективность использования *Bosmina longirostris* O.F. Müller в качестве стартового живого корма для личинок рыб // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1989. № 86. С. 41–44.
- Виноградов Г.А., Тагунов В.Б. Устройство для изучения влияния различных веществ на рыб и беспозвоночных в проточных условиях // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. С. 345.
- Клерман А.К. Ионный обмен у *Conchostraca* (Crustacea; Branchiopoda) в связи с особенностями экологии и происхождения // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 6. С. 43–49.
- Виноградов Г.А., Шобанов Н.А. Особенности обмена натрия личинок рода *Chironomus* при различной солёности рН среды // Журн. эвол. биох. физиол. 1990. Т. 26, № 3. С. 308–314.

- Уморин П.П. Взаимодействие микроорганизмов сообщества в процессах формирования качества воды // Водные ресурсы. 1991. № 5. С. 114.
- Уморин П.П., Клайн Н.П. Влияние хлорат-иона на деструкцию органического вещества // Микробиология. 1991. Т. 60, № 1. С. 166–171.
- Виноградов Г.А. Обмен кальция и натрия у рыб при вариации концентраций ионов алюминия, меди, кадмия, магния и водорода // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 60–68.
- Виноградов Г.А., Маврин А.С., Тагунов В.Б., Ершов И.Ю. Влияние кальция, магния и тяжелых металлов на молодь леща. Условия проведения эксперимента // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 9–15.
- Вербицкий В.Б., Клерман А.К., Клайн Н.П. Эксперимент в проточных мезокосмах. Методика и схема опытов // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 3–9.
- Вербицкий В.Б., Клерман А.К., Коренева Е.А. Воздействие тяжелых металлов и закисления на сообщества зоопланктона в проточных мезокосмах // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 21–28.
- Клайн Н.П. Влияние хлорат-иона на водоросли в зависимости от величины pH // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 57–60.
- Клайн Н.П., Уморин П.П., Зависимость токсичности хлоратов для водорослей от форм минерального азота // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 51–57.
- Маврин А.С., Виноградов Г.А., Тагунов В.Б., Лапирова Т.Б., Ершов И.Ю., Микрякова Т.Ф. Влияние кальция, магния и тяжелых металлов на молодь леща *Abramis brama* L. Результаты исследований // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 45–50.
- Маврин А.С., Цельмович В.А. К вопросу о микроскопических исследованиях чешуи с использованием растрового электронного микроскопа и рентгеновского микроанализатора. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 91. С. 69–78.
- Vinogradov G.A., Smirnova N.F., Sokolov B.A. and Bruznitsky A.A. Influence of chemical composition of the water on the mollusc *Dreissena polymorpha* // Zebra Mussel, Biology, Impacts and Control/ Lewis Publishers. Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, 1993, p. 282–293.
- Smirnova N.F., Biochino G.I. and Vinogradov G.A. Some Aspects of the Zebra Mussel, (*Dreissena polymorpha*) in the Former European USSR with Morphological Comparisons to Lake Erie // Zebra Mussel, Biology, Impacts and Control. Lewis Publishers. Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, 1993. P. 218–225.
- Мартемьянов В.И. Показатели водно-солевого обмена у двустворчатых моллюсков Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Журн. эволюц. биохимии физиол. 1996. Т. 32, № 2. С. 151–155.
- Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G. Using dynamics of diversity of fish and zooplankton communities to assess freshwater ecosystem conditions // Hydrobiologia. 1996. V. 322. P. 277–282.
- Vinogradov G.A., Stey F., Umorin P.P., Mavrin A.S., Klerman A.K., Koreneva E.A., Kurbatova S.A., Solntseva I.O. and Vinogradova G.I. The effect of Heavy Metals and Chlorpyrifos, Separately and in Combination, on a Continuous Flow Mesocosm Aquatic System. Proc. of an International Symposium (Boroc, Jaroslavl Oblast, July 21–23, 1992) // In: Problems of Aquatic Toxicology, Biotesting and Water Quality Management Research Division, 1996. P. 148–161.
- Мартемьянов В.И., Шобанов Н.А. Содержание натрия, калия, магния и кальция в гемолимфе личинок рода *Chironomus* // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1997. Т. 33, № 4-5. С. 443–448.
- Терещенко В. Г., Вербицкий В. Б. Метод фазовых портретов для анализа динамики биологического разнообразия сообществ гидробионтов // Биология внутр. вод. 1997 г. № 1. С. 23–31.
- Виноградов Г.А. Дилуэтная система для проведения биотестов на отдельных гидробионтах и микрокосмах в проточных условиях // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 86–91.
- Виноградов Г.А., Колотилова Е.В. Экспресс-метод интегральной оценки качества среды обитания гидробионтов. Часть I. Теоретические и экспериментальные основы // Биология внутр. вод. 1998. № 3. С. 83–89.
- Виноградов Г.А., Колотилова Е.В. Экспресс-метод интегральной оценки качества среды обитания гидробионтов. Часть 2. Конструкция устройства для проведения pH-теста. Результаты испытаний экспресс-метода // Биология внутр. вод. 1999. № 1–3. С. 161–166.
- Клерман А.К., Колотилова Е.В. Влияние минерального состава среды и синезеленых водорослей на велигеров *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Экология. 1998. № 6. С. 476–478.
- Курбатова С.А. Роль моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество // Биология внутр. вод. 1998. № 1. С. 39–46.
- Menzikov S.A., Menzikova O.V. Effect of MgATP on Cl⁻-activated Mg-ATPase from the animal nervous tissue // J. Evol. Biochem. Physiol. 1998. V. 34, № 5. P. 455–457.
- Nepomnyashchikh V.A. Selection behaviour in caddis fly larvae // From animals to animats 5: Proceedings of International conference on simulation of adaptive behavior. Cambridge, USA: MIT Press, 1998. P. 155–160.
- Непомнящих В.А. Фрактальная структура поведения золотых рыбок *C. auratus* (Cyprinidae: pisces) // Журн. общей биологии. 1998. Т. 59, № 5. С. 528–530.
- Березина Н.А. Толерантность *Omisus caledonicus* (Diptera: Chironomidae) к изменению солености, pH и ионного состава воды // Экология. 1999. Т. 30, № 1. С. 58–61.
- Виноградов Г.А., Уморин П.П., Клерман А.К. Экспериментальная оценка экологического риска при загрязнении водной среды токсическими веществами. 1. Преимущества и основные методологические подходы при использовании микро- и мезокосмов для решения экологических задач (Обзор проблемы) // Водные ресурсы. 1999. Т. 26, № 3. С. 240–247.
- Запруднова Р.А. Влияние температуры акклимации на содержание ионов в плазме крови, эритроцитах и мышцах у леща *Abramis brama* // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 3. С. 410–415.
- Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119, № 3. С. 265–270.

- Запруднова Р.А., Прозоровская М.П. Изменение содержания катехоламинов и ионов в тканях у леща *Abramis brama* при стрессе // *Вопр. ихтиологии*. 1999. Т. 39. № 2. С. 247–252.
- Подгорный К.А. Автомодельное представление вертикального профиля температуры в деятельном слое донных отложений // *Тр. VI Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование»*, Пушкино, 24–31 января 1999 г. Вып. 6, часть 2 / Под ред. Г.Ю. Ризниченко. М.: Изд-во Прогресс-Традиция, 1999. С. 324–333.
- Подгорный К.А., Непомнящих В.А. Влияние изменчивости поведения на его оптимизацию у личинок ручейника *Chaetopteryx villosa* // *Усп. совр. биол.* 1999. Т. 119, № 3. С. 218–222.
- Уморин П.П., Клайн Н.П. Влияние простейших на окисление водорода бактериями в экспериментальном термостате // *Биология внутр. вод.* 1999. № 1–3. С. 50–57.
- Уморин П.П., Клайн Н.П. Влияние инфузорий на окисление метана в термостате // *Водные ресурсы*. 1999. Т. 26. № 3. С. 361–366.
- Berezina N.A. Peculiarities of development of macrozoobenthos communities under influence of *Dreissena polymorpha* Pall. in experimental mezosystems // *Журн. общей биологии*. 1999. Т. 60, № 2. С. 197–198.
- Klerman A. K., Vinogradov G. A. Experimental Assessment of the Environmental Hazard Associated with the Exposure of the Aquatic Environment to Toxicants. 2. Investigations Based on Experimental Lentic Ecosystems // *Water Resour.* 1999. V. 26, № 3. P. 327–331.
- Martemyanov V.I. Содержание катионов в плазме, эритроцитах, мышцах и гонадах плотвы *Rutilus rutilus* из природной среды и акклиматизированной к лабораторным условиям // *Вопр. ихтиологии*. 1999. Т. 39, № 2. С. 278–281.
- Menzikova S.A., Menzikova O.V. Effect of GABA on the microsomal anion-sensitive Mg^{2+} -ATPase of fish brains // *Biol. Bulletin*. 1999. V. 26, № 5. P. 515–517.
- Umorin P.P., Klain N.P. Effect of infusoria on methane oxidation in thermocline // *Water Resources*. 1999. V. 26, № 3. P. 321–326.
- Vinogradov G.A., Berezina N.A., Klain N.P. The influence of algae *Monoraphidium*, *Chlamydomonas* and *Diatoma* on mussels *Dreissena polymorpha* // *J. of Great Lakes Res.* 1999.
- Vinogradov G. A., Klerman A. K. Experimental Assessment of the Environmental Hazard Associated with the Exposure of the Aquatic Environment to Toxicants. 3. Investigations Based on Experimental Lentic Ecosystems // *Water Resour.* 1999. V. 26, № 3. P. 332–335.
- Березина Н.А. Структура сообществ макробеспозвоночных в экспериментальных мезокосмах с различными гидрохимическими условиями // *Сибирск. экол. журнал*. 2000. № 6. С. 717–722.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т.И. Теплоустойчивость *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (Crustacea: Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания // *Биология внутр. вод.* 2000. № 3. С. 62–67.
- Vinogradov G.A., Borisovskaya E.V., Lapirov A.G. The calcium and magnesium ion metabolic characteristics of water plants in different taxonomic groups // *Журн. общ. биологии*. 2000. Т. 61, № 2. С. 163–172.
- Запруднова Р.А. Влияние адреналина на содержание калия в плазме крови леща при стрессе и нересте // *Биология внутр. вод.* 2000. № 4. С. 133–140.
- Лапирова Т.Б., Микряков В.Р., Маврин А.С., Виноградов Г.А. Влияние сублетальных концентраций солей ртути, кадмия и меди на содержание лизоцима в тканях молоди ленского осетра (*Acipenser baeri* Brandt). // *Журн. эволюц. биохим. и физиол.* 2000. Т. 36, № 1. С. 37–41.
- Мартемьянов В.И. Динамика содержания натрия, калия, кальция, магния у пресноводного моллюска дрейссены *Dreissena polymorpha* при стрессе // *Журн. эволюц. биохим. физиол.* 2000. Т. 36, № 1. С. 33–36.
- Berezina N.A. Water quality estimation in the Kotorosl' river basin based on zoobenthos composition // *Water Resources*. 2000. V. 27, № 6. P. 654–662.
- Nepomniashchikh V.A. The variability of the reaction to a visual stimulus in goldfish, *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) // *Журн. общей биологии*. 2000. Т. 61, № 3. С. 315–324.
- Vinogradov G.A., Borisovskaya E.V., Lapirov A.G. The calcium and magnesium ion metabolic characteristics of water plants in different taxonomic groups // *Журн. общей биологии*. 2000. Т. 61, № 2. С. 163–172.
- Маврин А.С., Быкова С.Н., Виноградов Г.А., Жуков Б.Ф. Структурно-функциональные преобразования микрофитонных сообществ под влиянием биотических факторов // *Биология внутр. вод.* 2001. № 4. С. 58–65.
- Клайн Н.П., Виноградов Г.А. Оценка качества воды малых рек по содержанию хлорофилла // *Биология внутр. вод.* 2002. № 1. С. 56–61.
- Виноградов Г.А., Березина Н.А., Лаптева Н.А., Жариков Г.П. Использование структурных показателей бактерио- и зообентоса для оценки качества донных отложений (на примере водоемов Верхневолжского бассейна) // *Водные ресурсы*. 2002. Т. 29, № 3. С. 329–335.
- Mikryakov V.R., Lapirova T.B., Soltani, M., Mavrin A.S. and Vinogradov G.A. Influence of sublethal concentrations of some heavy metal salts (Hg, Cd and Cu) on the contents of lysozyme in tissues of sturgeon fingerlings (*Acipenser baeri*). // *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*. 2002. V. 22, № 1. p. 15–21.

Вербицкий В.Б., Маврин А.С.

РЕАКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА НА ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ. I. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ CLADOCERA ПРИ НЕПЕРИОДИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЯХ ТЕМПЕРАТУРЫ

В. Б. Вербицкий, С. А. Курбатова, Т. И. Вербицкая

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

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru

В хронических (30 и 63 сут) экспериментах в микрокосмах исследовали динамику численности шести видов пресноводных Cladocera, обитающих в литорали Рыбинского водохранилища и в устье малой реки Шумаровки, при различных нециклических изменениях температуры с учетом особенностей их характеристик (направление, величина, и продолжительность изменений). Реакции эвритермных видов *Daphnia longispina* O.F. Müller, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller) и *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller) зависели как от силы воздействия температурного фактора, так и от его направленности. Непериодические ступенчатые перепады температур в диапазонах 15–20, 20–25 и 15–25°C оказывали при равенстве других условий, прямое и пролонгированное стимулирующее и прямое ингибирующее воздействие на популяции этих видов. На рост и поддержание высокой численности теплолюбивого вида *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller) влияли не только абсолютные значения температуры среды обитания, но и ее ступенчатые изменения. У двух других термофильных видов – *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin) и *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) прослеживалась связь численности с температурой среды: минимальная численность наблюдалась в вариантах с пониженной температурой, а максимальное нарастание численности – в вариантах с высокой температурой. На основании проведенных исследований у изученных 6 видов Cladocera выявлены два типа зависимости динамики численности от суммы температур. У первой группы (*Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*) развитие популяций может как стимулироваться, так и ингибироваться переменными температурами. Графики зависимости численности от суммы температур у этих видов близки к логистическим кривым: до определенного уровня прогрева воды численность популяций растет, а дальнейшее увеличение тепловой нагрузки оказывает угнетающее воздействие. У второй группы видов (*Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula* и *Chydorus sphaericus*), которые можно характеризовать как более термофильные, определяющей для развития популяций является степень прогрева водоёма. График зависимости численности от суммы температур у них идёт по экспоненте. Любые перепады температур в изученных диапазонах (15–20°C, 20–25°C, 15–25°C) или не оказывают влияния на динамику численности, или ингибируют развитие популяции в сравнении с верхним значением исследуемого температурного диапазона.

Ключевые слова: динамика численности, сумма температур, Cladocera.

ВВЕДЕНИЕ

Температура для пойкилотермных гидробионтов – основной регулирующий фактор, от которого зависят как скорости протекания всех жизненных процессов, так и характер воздействия других факторов среды. Изучение влияния на зоопланктонные сообщества пресных водоёмов комплекса абиотических и биотических факторов привело ряд исследователей к убеждению, что именно температура является основным структурирующим фактором для этих сообществ, а также что распределение и сезонная последовательность смены видов Cladocera может быть во многих случаях объяснена различием или изменением температуры воды [Тарпа, 1965; Geraldес, Boavida, 2004].

Роль температуры, как фактора, регулирующего все стороны биологии и экологии гидробионтов была показана для пресноводного [Kishi et al., 2005; Havens et al., 2014] и морского зоопланктона [McLaren, 1963; Колосова, 1975 (Kolossova, 1975)], для коловраток [Edmondson, 1965; Halbach, 1973], копепод [Ed-

mondson, 1964; Khan, 1965; Sarvala, 1979; Gophen, 2013, 2015; Boersma et al., 2015], морских калянид [McLaren, 1974; Beaugrand, Ibanez, 2002], дафний [Orcutt, Porter, 1983; Сарви́ро, 1985 (Sarviro, 1985); Manca et al., 1986], хидорид [Keen, 1979; Meyers, 1984], диафанозом [Herzig, 1984], босмин [Korineck, 1960; Kerfoot, 1974] и многих других организмов. Эффекты влияния температуры воды на разные стороны биологии кладоцер изучались многими исследователями для понимания сезонных циклов, вертикальных миграций, роста и развития, биоэнергетики организмов [Brown, 1929; MacArtur, Baille, 1929; Korineck, 1960; Goss, Bunting 1963; McLaren, 1963; Keen, 1973; Bottrell, 1975; Kerfoot, 1975; Kwik, Carter, 1975; Gophen, 1976; Keen, 1979; Vijverberg, 1980; Orcutt, Porter, 1983; Herzig, 1984; Meyers, 1984; Сарви́ро, 1985 (Sarviro, 1985); Manca et al., 1986; Moore et al., 1996; Doorslaer et al., 2010 и др.]. В естественных биотопах нормой существования подавляющего большинства

организмов является колеблющаяся температура. Поэтому не случайно было отмечено, что “стимулирующее действие изменений температуры, по крайней мере, в умеренных областях, можно считать фундаментальной экологической закономерностью” [Дажо, 1975 (Dazho, 1975)].

Вопрос о влиянии непериодических изменений температуры по-прежнему остается малоизученным, хотя известно, что организмы как в нетронутых, так в термально измененных водных системах могут подвергаться быстрым и иногда непредсказуемым, колебаниям температуры.

Особенно это относится к зоопланктонным организмам, совершающим в водоемах ежедневные суточные вертикальные миграции из поверхностных прогретых в придонные, более холодные, слои воды и обратно. Литоральные виды также подвержены большим суточным колебаниям температуры. Очевидно, что на такие виды стимулирующее или ингибирующее влияние могут оказывать не только циклические колебания, но и разовые, ступенчатые изменения температуры: резкий прогрев или охлаждение воды в пределах толерантного диапазона. Однако, для большинства доминирующих видов пресноводных Cladocera реакции на резкие, не циклические воздействия температуры не изучены.

Большое число работ демонстрирует преимущества циклических колебательных температурных режимов по сравнению с постоянными [Shelford, 1927; Park, 1934; Fry et al., 1946; Messenger, 1964; Somero, Hochachka, 1971; Precht et al., 1973; Halbach, 1973; Сарви́ро, 1977; 1983 (Sarviro, 1977, 1983); Галковская, Сущеня, 1978 (Galkovskaya, Suschenja, 1978); Keen, 1979; Orcutt, Porter, 1983; Joshi, 1996; Pilditch, Grant, 1999; Grant, Janzen, 2003; Renault et al., 2004; Dong et al., 2006; 2008; Du et al., 2009; Cavieres et al., 2016 и др.], но эффект аритмического (случайного) температурного изменения исследовался редко [Khan, 1965; Barnes, Barnes 1969; Sharitz, Luvall, 1978; Nelson, Prosser, 1979; Thorp, Wineriter, 1981; Nelson, Hooper, 1982; Minois, 2001; Hartly et al., 2008].

К примеру, изучены [Thorp, Wineriter, 1981] эффекты периодических (циклических) режимов на рост креветки, которые статистически не отличались от наблюдаемых при постоянной температуре, равной средней температуре переменных режимов. Рост молоди креветки при циклических и нециклических режимах были подобен росту в постоянной температуре, приблизительно равной средней

переменных режимов. Кроме того, смертность в обоих переменных режимах была такая же, как при самой высокой температуре в колеблющихся режимах. В то же время, в непредсказуемом, нециклическом режиме, рост был на 59% больше и смертность на 28% меньше, чем зарегистрированная в периодическом режиме. Аналогичные результаты были получены и при изучении стимулирующего влияния нециклических температур на рост рясок [Sharitz, Luvall, 1978].

На примере трансгенных дрозофил (*Drosophila melanogaster*) было показано [Minois, 2001], что у мух, подвергнутых умеренному шоку высокой температуры, не увеличивается устойчивость к голоданию, немного увеличивается устойчивость к гербициду и достоверно увеличивается устойчивость к воздействию холода. Этот факт представляет большой интерес, особенно если учесть, что в ряде работ у насекомых было обнаружено частичное отсутствие сцепленности между устойчивостью к низкой (холодовой) и верхней (тепловой) летальным температурам [Chown, 2001; Anderson et al., 2005; Kristensen et al., 2008].

Особую актуальность проблема резких нециклических изменений температуры приобрела в последние годы в связи с изменениями климата и установлением длительных периодов аномально высоких температур (например, летом 2009 и 2010 гг. на территории Российской Федерации). Предсказание возможных реакций отдельных видов и целостных сообществ на такие чрезвычайные погодные условия становится одной из важных задач современной экологии. Возникает необходимость исследовать влияние на жизнедеятельность экотермных организмов не только циклических температурных режимов, но также ступенчатых, в том числе разовых, изменений температуры, с учетом особенностей их характеристик (направление, величина, частота, продолжительность, синхронность и скорость изменения) (рис. 1). Использование метода экспериментального моделирования в микрокосмах дает возможность проверять последствия температурных изменений для развития популяций, сообществ и экосистем.

В этом отношении большой интерес представляет работа [Hartly et al., 2008], в которой был использован аналогичный нашему методический подход ступенчатых изменений температуры для моделирования последствий влияния глобального потепления на скорость выделения CO₂ из арктической почвы. В работе исследовали бактериальное дыхание арктической почвы после ступенчатого перемеще-

ния ее на длительные сроки из одной температуры в другую без акклимации. Часть проб была перемещена из 10 в 2°C на 90 сут, другая часть проб после 60 сут пребывания при 2°C была вновь возвращена в 10°C. Контрольная группа была оставлена при исходной темпера-

туре 10°C на 200 сут. Авторы сделали выводы, что вызванные нагревом арктических почв изменения в микробных сообществах не позволят им снизить интенсивность дыхания, а наоборот, усилят продукцию CO₂, что приведет к ускорению изменения климата.

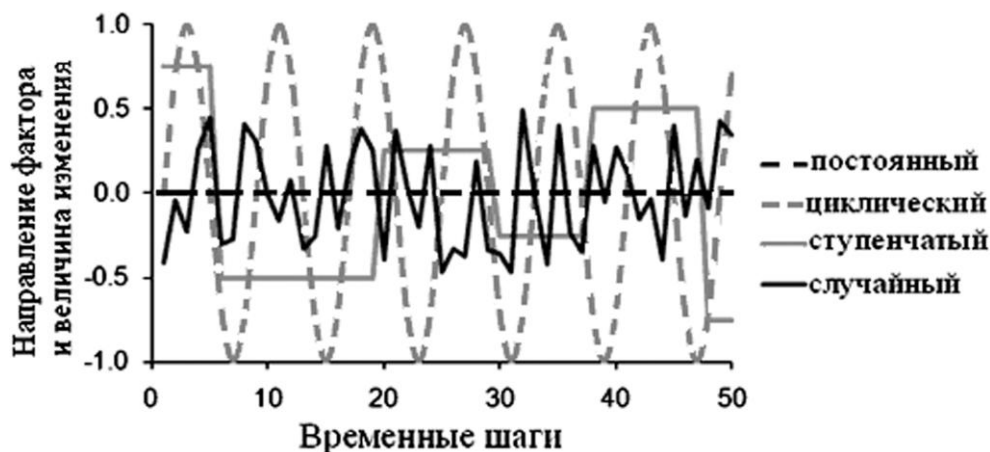


Рис. 1. Типы температурных режимов.

Fig. 1. The types of temperature regimes.

Цель работы – в ходе хронических экспериментов исследовать влияние различных температурных режимов на динамику числен-

ности массовых в литорали Рыбинского водохранилища видов Cladocera.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При выполнении работы использовали метод экспериментального моделирования сукцессии зоопланктонных сообществ в микрокосмах, позволяющий создавать условия, приближенные к реальным на водоемах. Для выявления закономерностей регулирования динамики популяций использовали метод ступенчатых, или дозированных, воздействий, благодаря которому ранее были обнаружены количественные зависимости между характером, силой и продолжительностью температурного воздействия и глубиной структурных перестроек в экспериментальных сообществах микрокосмов [Вербицкий и др., 1995 (Verbitsky et al., 1995); Вербицкий и др., 2001 (Verbitsky et al., 2001); Verbitsky et al., 1996].

Эксперимент № 1. Для анализа использовали результаты хронического (продолжительностью 63 сут) эксперимента в микрокосмах, в ходе которого исследовали реакции популяций зоопланктона на дозированные температурные воздействия. В качестве микрокосмов использовали аквариумы объемом 45 л (58x30x26 см), с периодической (1 раз в 3 сут) сменой 2/3 объема воды. Аквариумы были установлены в помещении при рассеянном солнечном освещении с дополнительной подсветкой лампами дневного света (W = 40 Вт) в течение 15 часов (с 7 до 22 ч). Освещенность

водной поверхности составляла ~700 лк. Отловленный в пруду зоопланктон, очищенный от крупных и хищных форм (насекомых и их личинок, водных клещей и др.) помещали в аквариумы в количестве, сопоставимом с его плотностью в водоеме. Все микрокосмы для обеспечения термостатирования находились в залитых водой пластиковых лотках, в которых поддерживался определенный температурный режим. Регулирование температурных режимов в микрокосмах согласно схеме эксперимента проводили путем перестановок аквариумов из лотка с одной температурой в лоток с другой температурой. Время прогрева аквариума в зависимости от разницы начальной и конечной температур составляло от 3 до 6 часов. Отклонения температуры от заданных значений достигали ±0.5–1.0°C.

В качестве корма для зоопланктона использовали водоросль *Chlorella vulgaris*, которую культивировали в питательной среде MC (среда для *Chlorella ellipsoidea*) [Watanabe, 1960] при 23°C в условиях непрерывного люминесцентного освещения 4000 лк. Водорослевые клетки перед внесением в микрокосмы заливали дистиллированной водой и центрифугировали. Питательную среду с хлореллой вносили ежедневно. Плотность водорослевого корма в аквариумах поддерживали на уровне

$1.2 \pm 0.3 \times 10^6$ кл./мл, оптимальной для исследованных видов [Nandini, Sarma, 2000; 2003]. За период между сменами воды количество водорослей снижалось в разные периоды в 2.5–3 раза. Однако такая плотность водорослей все еще оставалась выше “начального лимитирующего уровня” [Hanazato, Yasuno, 1985]. Содержание водорослей в воде измеряли по оптической плотности на фотоэлектрическом концентрационном калориметре КФК-2МП (длина волны 655 нм), для чего предварительно была построена калибровочная кривая соответствия между числом клеток хлореллы и величиной оптической плотности. Эксперимент проводили при фотоцикле 15/9 ч (свет/темнота). Содержание кислорода в экспериментальных микрокосмах на протяжении всего времени исследований находилось в пределах нормального насыщения.

Эксперимент был поставлен таким образом, чтобы исследовать эффект силы, продолжительности и направленности воздействия температурного фактора на популяции организмов зоопланктона. Под силой воздействия в данном случае понимали разность между на-

чальной и конечной температурами при ее изменении, под направленностью — нагрев или охлаждение воды в микрокосмах. Контрольными считали варианты с постоянной температурой воды, равной 16.3 ± 0.8 (вариант 1), 20.3 ± 0.8 (вариант 4) и $24.6 \pm 0.7^\circ\text{C}$ (вариант 7). В качестве воздействующего фактора применяли нагрев воды относительно температуры в варианте 1 и охлаждение относительно температуры в варианте 7 на 4.4 и 8.8°C , а также нагрев и охлаждение воды относительно температуры в варианте 4 на 4.4°C с 22-х по 42-е сут. После этого температуру возвращали к исходным значениям и поддерживали её ещё в течение 21 сут. Каждую серию опытов ставили в 3 повторях. Схема эксперимента отражена в табл. 1.

Поскольку известно, что при пересадке зоопланктонных организмов из природных биотопов в микрокосмы идет процесс акклимации сообщества к новым условиям обитания, сопровождающийся структурными перестройками, в течение первых 21 сут никаких манипуляций с ними не производили.

Таблица 1. Схема эксперимента № 1

Table 1. The scheme of experiment № 1

Вариант Variant	Время, сут Time, day		
	1–21	22–41	42–63
	Температура, $^\circ\text{C}$ Temperature, $^\circ\text{C}$		
1	16.3 ± 0.8	15.5 ± 0.4	16.5 ± 0.8
2	16.3 ± 0.8	20.4 ± 0.5	16.5 ± 0.8
3	16.3 ± 0.8	25.1 ± 0.3	16.5 ± 0.8
4	19.9 ± 0.8	20.4 ± 0.5	20.6 ± 0.8
5	19.9 ± 0.8	15.5 ± 0.4	20.6 ± 0.8
6	19.9 ± 0.8	25.1 ± 0.3	20.6 ± 0.8
7	24.3 ± 0.7	25.1 ± 0.3	24.8 ± 0.5
8	24.3 ± 0.7	15.5 ± 0.4	24.8 ± 0.5
9	24.3 ± 0.7	20.4 ± 0.5	24.8 ± 0.5

Так как скорости всех биохимических и физиологических реакций в организмах экотермов напрямую зависят от температуры, мы посчитали, что более информативным в нашем исследовании будет провести анализ динамики численности зоопланктона не относительно календарных дней, а относительно градусодней, представленных в виде суммы температур. Для этого предварительно провели расчет относительных значений накопленных сумм температур для каждой даты. По каждому варианту значения суммы температур в каждый конкретный день получали суммированием

ежесуточных средних значений температуры за все предыдущие дни с момента начала опыта. Полученные таким образом относительные значения сумм температур были использованы для построения графиков по динамике численности видов.

Зоопланктон отбирали через 3–4 сут пробоотборником на 0.5 л. Пробу, объемом 1 л, концентрировали до 10 мл и фиксировали 4% раствором формалина. Последующую обработку вели по стандартным методикам [Киселев, 1969 (Kiselev, 1969); Методика изучения..., 1975 (Methodic of study..., 1975); Мето-

дические рекомендации..., 1982 (Methodic recommendations..., 1982)]. Определяли видовую принадлежность организмов и их численность. Всего было собрано 514 проб.

Так как некоторые виды отсутствовали в зоопланктоне эксперимента № 1, для анализа были привлечены данные дополнительного эксперимента № 2. Для тех видов, которые присутствовали в обоих экспериментах, провели сравнение характера зависимости динамики численности от суммы температур.

Таблица 2. Схема эксперимента № 2

Table 2. The scheme of experiment № 2

Вариант Variant	Количество повторностей Number of replicates	Время, сут Time, day			
		1–7	8–14	15–21	22–30
		Температура, °C Temperature, °C			
1	5	15	15	15	15
2	4	15	20	15	15
3	4	15	20	20	15
4	5	15	25	15	15
5	5	15	20	20	20
6	5	15	25	20	20
7	5	15	25	25	15
8	5	15	20	25	25

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Daphnia longispina O.F. Müller

В эксперименте № 1 исходная средняя численность *D. longispina* составляла 43.5 ± 6.0 экз./л. В течение первых 18–22 сут во всех вариантах происходило снижение численности дафний на 63–74% от исходной, после чего начался ее рост.

При постоянных режимах в более высоких температурах воды наблюдались и большие значения численности популяций (рис. 2а). Динамика численности при $16.2 \pm 1.1^\circ\text{C}$ (вариант 1) и $24.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$ (вариант 7) имела вид бимодальной кривой. При $20.2 \pm 1.1^\circ\text{C}$ (вариант 4) наблюдались три пика численности – на 32, 42 и 63-и сут.

Прогрев воды в течение 20 сут с 16.3 до 20.4°C (вариант 2) приводил к стимулированию численности дафний с 10-х сут после его начала (рис. 2б). Характер динамики численности не менялся, а отмечался только достоверный рост показателей по сравнению со стабильным режимом (вариант 1) как после первого, так и после второго (обратного) изменения температур. В целом, в результате прогрева воды с 16.3 до 20.4°C (вариант 2) динамика численности дафний приобретала вид, подобный динамике в варианте 4 с постоянной тем-

В эксперименте № 2 использовали аквариумы, объемом 20 л ($44 \times 21 \times 22$ см), его продолжительность составляла 30 сут, схема отражена в табл. 2. Остальные условия и манипуляции были аналогичны эксперименту № 1. Суммарное количество проб зоопланктона составило 271.

Все статистические анализы были выполнены с использованием статистического пакета R, версия 2.0.0 [R Development Core Team, 2004].

пературой, равной 20.4°C и, наоборот, снижение температуры с 19.9 до 15.5°C в варианте 5 приводило к снижению численности до уровня варианта 1 со стабильной температурой, равной 15.5°C .

Повышение температуры воды с 19.9 до 25.1°C (вариант 6) оказало на дафний достоверное стимулирующее действие, что привело с 28-х по 49-е сут к значительному росту численности (в 1.5–4 раза) по сравнению с вариантом 4, и с 28-х по 42-е сут – к менее выраженному, но заметному превышению численности (на 14–58%) дафний из варианта 7 (рис. 2в). После возвращения к пониженным температурам (с 25.1 до 20.6°C) численность еще на протяжении 10 сут держалась на высоком уровне и только затем снижалась до уровня варианта 4, т.е. отмечался пролонгированный стимулирующий эффект.

Снижение температуры с 24.3 до 20.4°C (вариант 9) простимулировало рост численности популяций в первые 14 сут воздействия, причем максимальная численность (57.7 ± 16.9 экз./л) достигалась на 6-е сут после изменения режима и регистрировалась в течение последующих 7 сут, после чего наблюдалось резкое падение с 62 ± 10.0 до 10 ± 1.7 экз./л (рис. 2в).

Возвращение в режим нагрева на 42-е сут хотя и простимулировало рост численности, но уже не столь значительный и к 60-м сут она дос-

тигла уровня варианта 4 (32.7 ± 4.7 экз./л), т.е. наблюдалось ингибирование развития популяций.

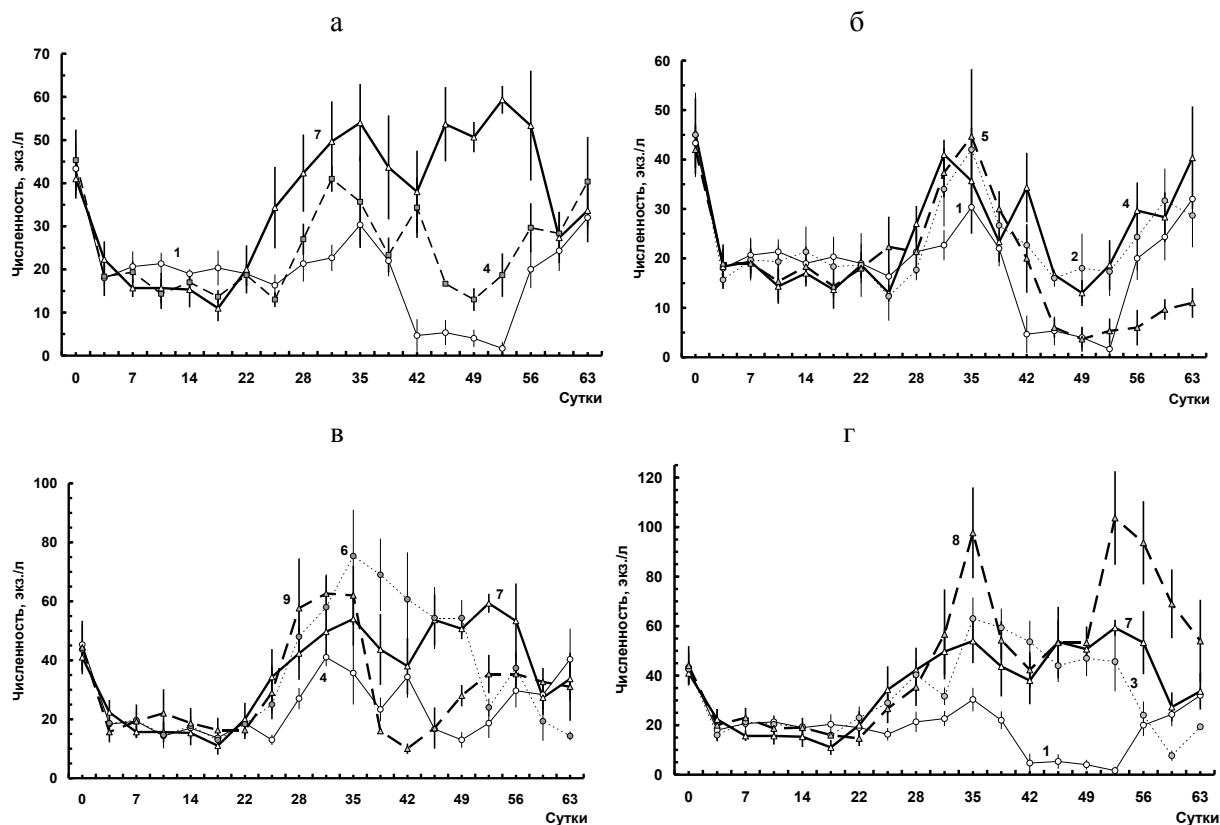


Рис. 2. Динамики численности *D. longispina* в эксперименте № 1. а – при стабильных температурных режимах, б – при изменении режимов в диапазоне 15.5–20.4°C, в – при изменении режимов в диапазоне 19.9–25.1°C, г – при изменении режимов в диапазоне 15.5–25.1. Цифры у линий – варианты.

Fig. 2. The dynamics of abundance *D. longispina* in experiment № 1. а – at stable temperature regimes, б – at modify regimes in diapason of 15.5–20.4°C, в – at modify regimes in diapason of 19.9–25.1°C, г – at modify regimes in diapason of 15.5–25.1°C. Figures about lines are variants.

В варианте 3 бимодальность отсутствовала. Прогрев воды на 8.6°C, как и в случае прогрева на 4.3°C (вариант 6), вызвал ускорение роста численности в 2.7–3 раза по сравнению с вариантом 1. Максимум численности приходился на 13-е сут после начала нагрева и был меньше, чем в варианте 8 (63.0 ± 8.5 экз./л), но превосходил численность варианта 7 со стабильной повышенной температурой, а в последующие 18 сут значения между ними достоверно не различались (рис. 2г).

Охлаждение воды с 24.3 до 15.5°C (вариант 8) и последующий прогрев с 15.5 до 24.8°C привели к значительному увеличению амплитуды колебаний численности с двумя пиками: на 13-е сут после первого изменения режима (97.7 ± 18.3 экз./л) и на 12-е сут после второго (103.7 ± 18.9 экз./л) (рис. 2г). Только на 35-е и 53–60-е сут от начала эксперимента отмечалось достоверное превышение контроля (вари-

анта 7). Весь остальной период различия между этими вариантами были недостоверны.

Таким образом, как охлаждение, так и нагрев воды на 8.8°C оказывали сильный стимулирующий эффект на популяции дафний (средняя численность была в 2 раза выше, чем при стабильной повышенной температуре), но после нагрева эффект был более длительным (11 сут). В то же время следует отметить, что график динамики численности в целом сохранил бимодальный характер, присущий и варианту 7 со стабильной повышенной температурой. Но в этом варианте пики численности были менее выражены.

В эксперименте № 2 графики динамики численности также имели преимущественно бимодальный вид. Рачки *D. longispina* доминировали в экспериментальных сообществах при 15 и 20°C, а при высокой температуре оставались среди субдоминантов только при по-

следовательном ступенчатом повышении температуры от 15 до 20 и затем до 25°C (вариант 8). В этом же варианте дафнии достигли наиболее высокой численности (рис. 3). В остальных вариантах численность дафний достоверно не различалась.

Экспериментальные данные хорошо согласуются с полученными нами в литорали

Рыбинского водохранилища. Первые единичные экземпляры ювенильных *D. longispina* появляются в апреле при температуре 8.6°C. При 14°C и выше дафнии встречаются в массовом количестве.

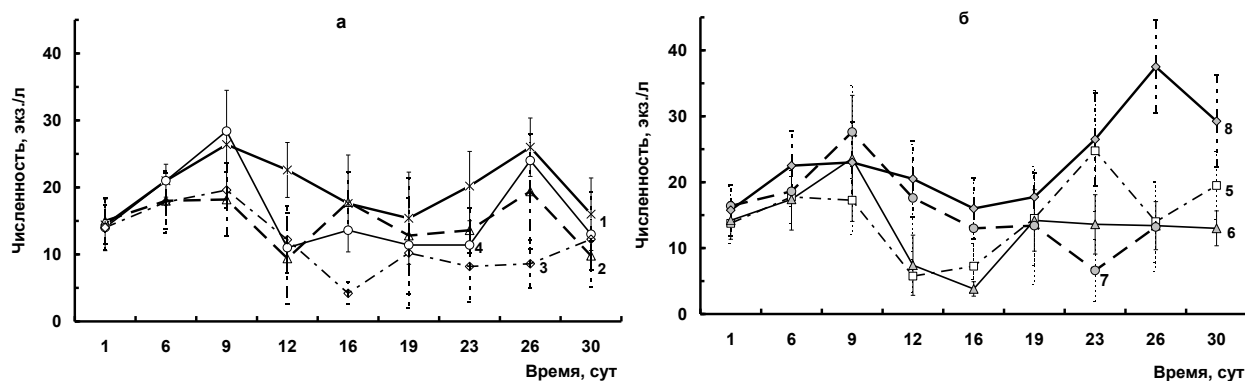


Рис. 3. Динамики численности *D. longispina* в эксперименте № 2. Цифры у линий – варианты.

Fig. 3. The dynamic of abundance *D. longispina* in experiment № 2. Figures about lines are variants.

После прогрева воды до 25.8°C дафнии исчезают из планктона [Вербицкий и др., 2002 (Verbitsky et al., 2002)]. М.Л. Пидгайко (1984) [Pidgayko, 1984] указывала, что в водоемах *D. longispina* входит в число доминирующих видов при температурах 19.5–25.2°C. Отмечено [Сарвио, 1985 (Sarviro, 1985)], что интервал наиболее благоприятных температур для *D. longispina* равен 15–21°C и в этом диапазоне удельная скорость роста рачков при одинаковой плотности не зависит от температуры. При прогреве выше 26°C (в зоне подогретых вод ТЭЦ) вид исчезает из планктона [Елагина, 1974 (Elagina, 1974)].

Полученные нами результаты не во всем согласуются с приведенными выше сведениями. В проведенных экспериментах при постоянных температурных режимах в диапазоне 16.1–24.6°C более высоким температурам соответствовали и большие значения численности популяций *D. longispina*.

Ceriodaphnia quadrangula (O.F. Müller)

В эксперименте № 1 максимального развития (148.3 экз./л) *C. quadrangula* достигала только при стабильной температуре 24.3±0.7°C (вариант 7) (рис. 4а). Охлаждение воды с 24.3 до 20.4°C (вариант 9) и с 24.3 до 15.5°C (вариант 8) также оказывало стимулирующее влияние на рост численности раков, но оно было значительно слабее (32 экз./л в обоих вариантах) (рис. 4б, в). При всех остальных примененных температурных режимах численность цериодафний держалась весь пе-

риод на минимальном уровне (0–9 экз./л) (рис. 4г).

В эксперименте № 2 в контроле (при 15°C) и во всех вариантах с повышением температуры до 20°C (варианты 2, 3, 5 и 8) в течение 12–16 сут наблюдалось снижение численности *C. quadrangula* (рис. 5). В вариантах с повышением температуры воды до 25°C (варианты 4, 6 и 7) сразу же после начала воздействия происходило быстрое нарастание численности рачков (в 2.5–3 раза за трое сут). Однако более длительное содержание при 25°C (вариант 7), как и последующее снижение температуры до 15°C (вариант 4), приводило к угнетению популяций и резкому снижению численности. Относительно высокая численность сохранялась только при снижении температуры до 20°C после недельного пребывания при 25°C (вариант 6).

Полученные результаты не противоречат результатам полевых наблюдений других исследователей. Как пишет М.Л. Пидгайко [Пидгайко, 1984 (Pidgayko, 1984)], *C. quadrangula* хотя и теплолюбивый вид, но адаптированный к значительным суточным перепадам температур. Согласно [Gulyas, 1980; Kwik, Carter, 1975 и др.] для *C. quadrangula* оптимальными являются температуры от 17 до 23°C. В то же время, ряд авторов отмечал, что на рост и воспроизводство *C. quadrangula* положительное влияние оказывают температуры 15–25°C [Anderson, Benke, 1994; Burgis, 1967; Cowgill et al., 1985; Novakova, 1976].

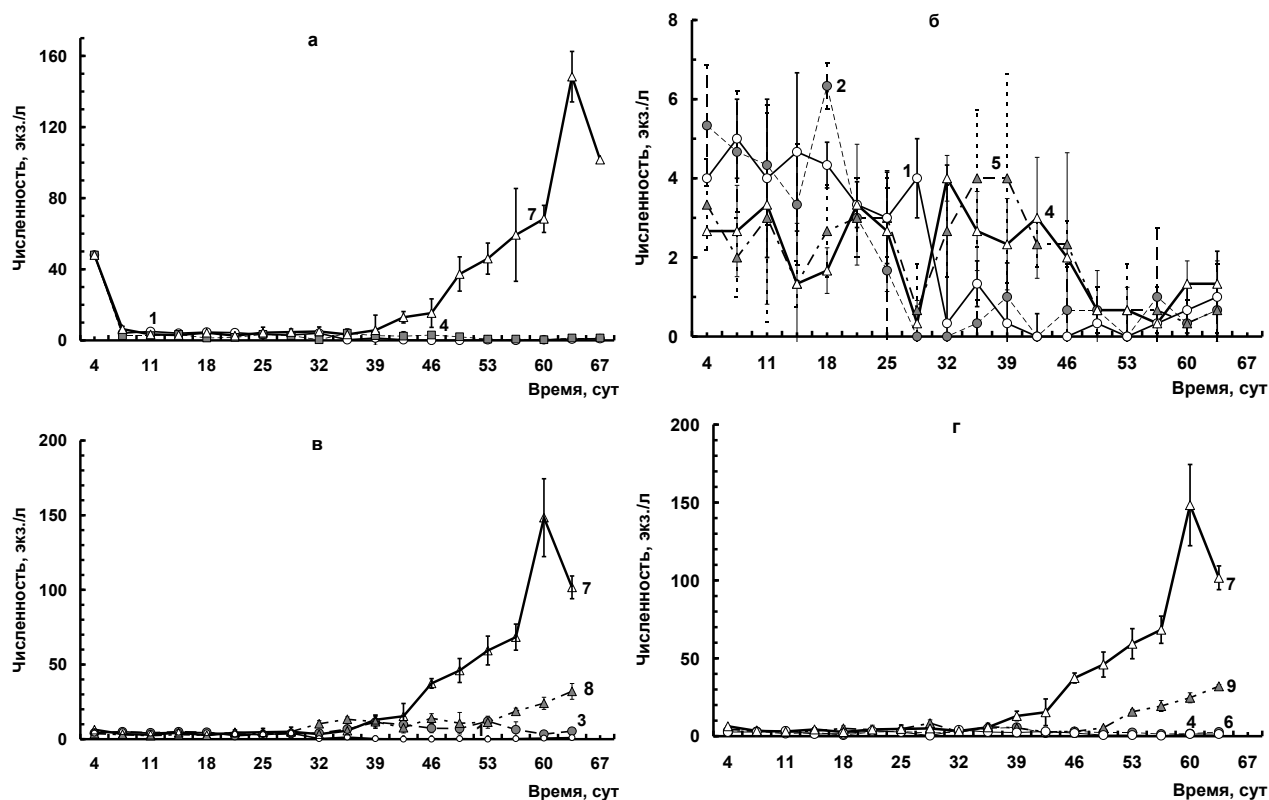


Рис. 4. Динамики численности *C. quadrangula* в эксперименте № 1. а – при стабильных температурных режимах, б – при изменении режимов в диапазоне 15.5–20.4°C, в – при изменении режимов в диапазоне 19.9–25.1°C, г – при изменении режимов в диапазоне 15.5–25.1°C. Обозначения как на рис. 2.

Fig. 4. The dynamic of abundance *C. quadrangula* in experiment № 1. а – at stable temperature regimes, б – at modify regimes in diapason of 15.5–20.4°C, в – at modify regimes in diapason of 19.9–25.1°C, г – at modify regimes in diapason of 15.5–25.1°C. Designations as in figure 2.

По одним данным оптимальные температуры находятся в пределах 16–20°C [Gulyas, 1980], по другим – 17–23°C [Kwik, Carter, 1975]. При значениях 19–25°C эти рачки достигают максимального развития в водоемах

[Козлова, 1975 (Kozlova, 1975); Любимова, 1979 (Lyubimova, 1979); Мануйлова, 1958 (Manuylova, 1958) и др.], а при температуре < 10°C церидафии не продуцируют яйца в выводковую камеру [Gulyas, 1980].

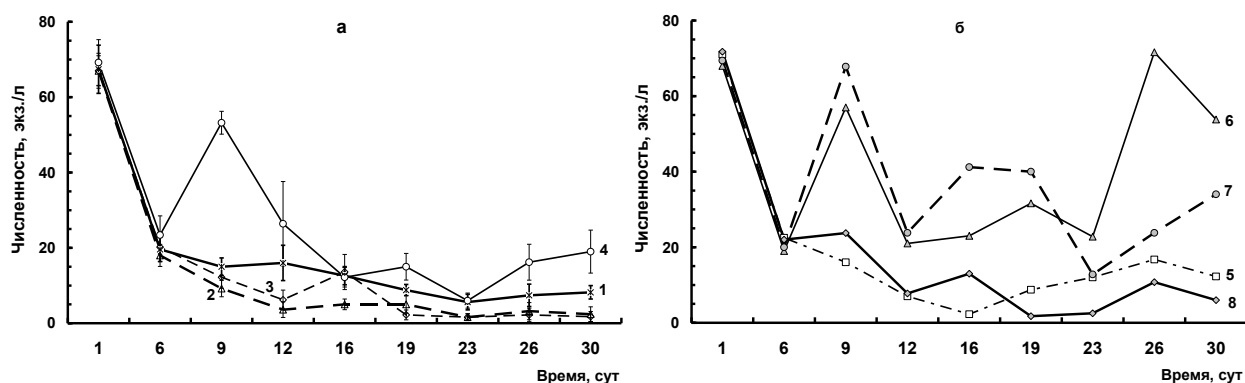


Рис. 5. Динамика численности *C. quadrangula* в эксперименте № 2. Обозначения как на рис. 3.

Fig. 5. The dynamic of abundance *C. quadrangula* in experiment № 2. Designations as in figure 3.

Chydorus sphaericus (O.F. Müller)

В эксперименте № 1 численность *Ch. sphaericus* при стабильных температурных

режимах росла с увеличением температуры. Максимального развития этот вид достигал при 25°C (рис. 6а).

При переменных режимах численность хидорусов следовала за температурой. Во всех изученных диапазонах после снижения темпе-

ратуры численность уменьшалась, после повышения – возрастала (рис. 6б, в, г).

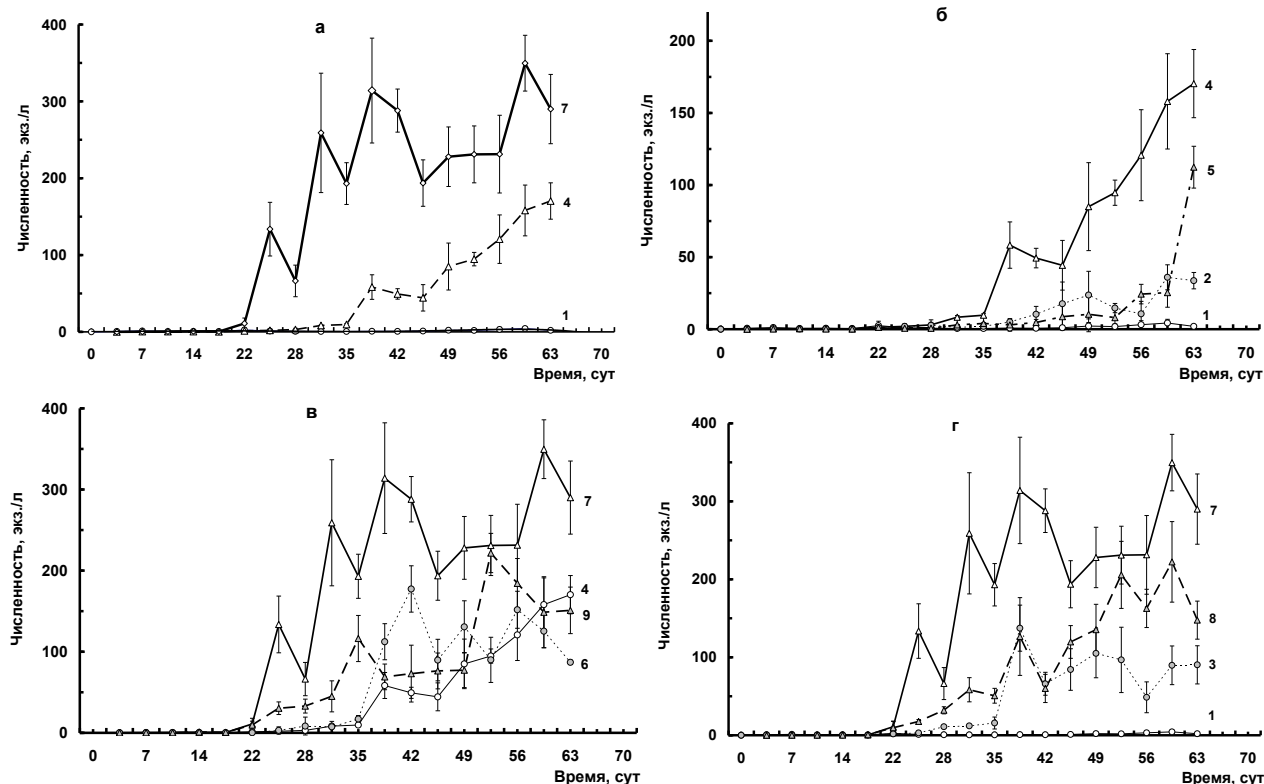


Рис. 6. Динамики численности *Ch. sphaericus* в эксперименте № 1. а – при стабильных температурных режимах, б – при изменении режимов в диапазоне 15.5–20.4°C, в – при изменении режимов в диапазоне 19.9–25.1°C, г – при изменении режимов в диапазоне 15.5–25.1°C. Все обозначения как на рис. 2.

Fig. 6. The dynamic of abundance *Ch. sphaericus* in experiment № 1. а – at stable temperature regimes, б – at modify regimes in diapason of 15.5–20.4°C, в – at modify regimes in diapason of 19.9–25.1°C, г – at modify regimes in diapason of 15.5–25.1°C. All designations as in figure 2.

В эксперименте № 2 *Ch. sphaericus* при всех температурных режимах к 30-м сут входил в доминирующий комплекс. В качестве одной из причин этого мы считаем накопление на дне аквариумов в ходе эксперимента органических остатков – детрита, который является полноценным кормом для хидорусов [Богатова, 1980 (Bogatova, 1980); Есипова, 1971 (Esipova, 1971)]. У этого вида прослеживается достаточно четкая связь численности с температурой среды: минимальное увеличение числа хидорусов наблюдалось при пониженной температуре (варианты 1–3), а максимальное нарастание численности – в вариантах с высокой температурой (5, 6 и 8) (рис. 7).

Ch. sphaericus известен как особенно эврибионтный вид, способный развиваться в широком диапазоне условий [Fryer, 1993]. Так, в природных водоемах *Ch. sphaericus* встречается и в подлédный период при температурах 2–4°C, когда он только питается, но не размножается [Ривьер, 1986, 1992 (Rivier, 1986,

1992)], и в летний период при прогреве воды до 36°C [Горобий, 1974 (Gorobiy, 1974)]. Массовое развитие этого вида отмечено во время максимальных летних температур в подогреваемой зоне водоемов-охладителей ГРЭС [Величко, 1982 (Velichko, 1982)]. В качестве оптимальной для хидоруса указывается температура 18–22°C [Богатова, 1980 (Bogatova, 1980)]. Для одного и того же водоема наблюдали полное отсутствие этого вида в холодные годы и массовое развитие в теплые [Луферова, Мошков, 1966 (Luferova, Monakov, 1966)].

Diaphanosoma brachyurum (Liévin)

Эксперимент № 2. Исходное количество диафаносом в аквариумах составляло 8.0 ± 2.1 экз./л. В течение первых 11–14 сут во всех вариантах отмечали снижение численности, после чего начался ее рост. В варианте 1 численность диафаносом в течение всего периода наблюдений колебалась на низком уровне (рис. 8а). В варианте 4 наблюдался постоянный небольшой рост численности в тече-

ние первых 35–39 сут (с 0.8 ± 0.3 до 18.3 ± 3.1 экз./л) с последующей стабилизацией. В варианте 7 рост численности происходил с более высокой скоростью. На 53-и сут был от-

мечен пик численности (81 ± 20.5 экз./л). Таким образом, при постоянных температурных режимах для диафаносом наиболее оптимальной была температура $24.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$.

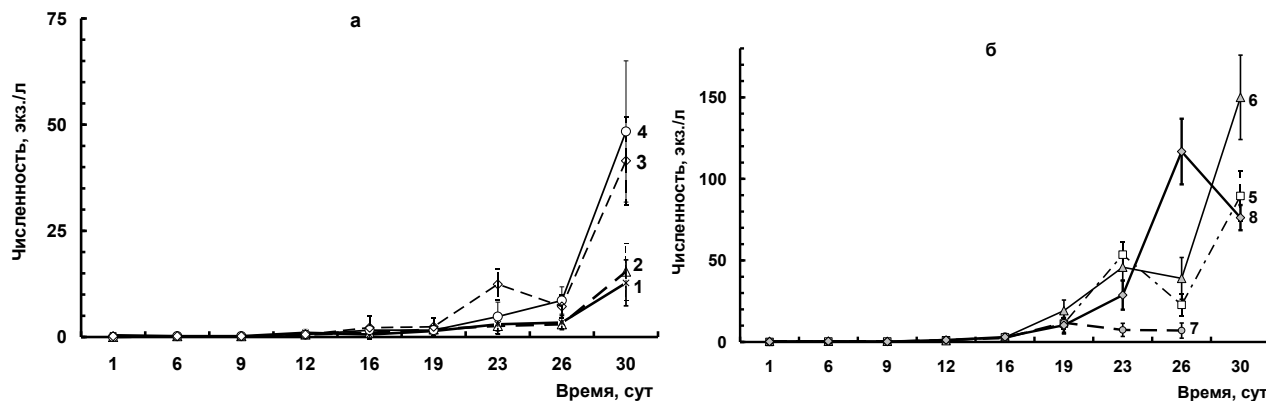


Рис. 7. Динамика численности *Chydorus sphaericus* в эксперименте № 2. Обозначения как на рис. 3.

Fig. 7. The dynamic of abundance *Chydorus sphaericus* in experiment № 2. Designations as in figure 3.

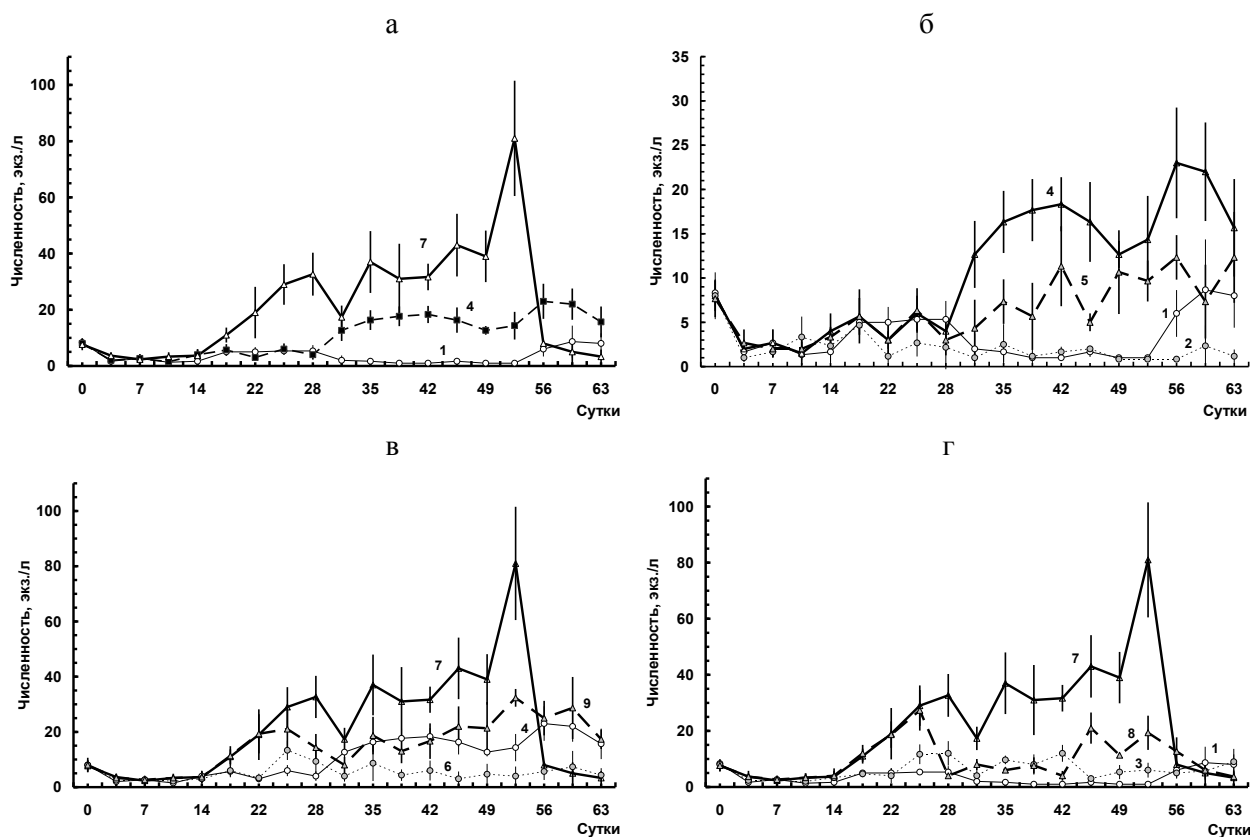


Рис. 8. Динамики численности *D. brachyurum* в эксперименте № 1. а – при стабильных температурных режимах, б – при изменении режимов в диапазоне $15.5\text{--}20.4^\circ\text{C}$, в – при изменении режимов в диапазоне $19.9\text{--}25.1^\circ\text{C}$, г – при изменении режимов в диапазоне $15.5\text{--}25.1^\circ\text{C}$. Остальные обозначения как на рис. 2.

Fig. 8. The dynamic of abundance *D. brachyurum* in experiment № 1. а – at stable temperature regimes, б – at modify regimes in diapason of $15.5\text{--}20.4^\circ\text{C}$, в – at modify regimes in diapason of $19.9\text{--}25.1^\circ\text{C}$, г – at modify regimes in diapason of $15.5\text{--}25.1^\circ\text{C}$. Other designations as in figure 2.

Прогрев воды с 16.3 до 20.4°C (вариант 2) вызвал угнетение развития популяций (рис. 8б). Понижение температуры воды с 19.9 до 15.5°C (вариант 5) также привело к досто-

верному снижению численности по сравнению с постоянной температурой (рис. 8б).

Прогрев воды с 19.9 до 25.1°C (вариант 6) затормозил рост экспериментальных попу-

ляций, начиная с 28-х сут (рис. 8в). Аналогичный эффект произвело понижение температуры с 25 до 20°C (вариант 9).

Прогрев воды на 8.8°C (вариант 3) оказал незначительное стимулирующее воздействие на развитие популяций *D. brachyurum* в период с 25-х до 53-х сут (рис. 8г). Снижение температуры воды на 8.8°C (вариант 8) затормозило рост популяций в 2–8 раз.

Таким образом, максимальное развитие *D. brachyurum* получила только при повышенной стабильной температуре (вариант 7). Во всех остальных вариантах ее численность была достоверно ниже. Причем незначительный стимулирующий эффект отмечался только в варианте 3 во время прогрева воды от 16.3 до 25.1°C. При других переменных режимах наблюдалось ингибирование популяций по сравнению со стабильными режимами, как во время, так и после прекращения воздействия.

Полученные нами результаты максимального развития экспериментальных популяций *D. brachyurum* при повышенных температурах хорошо согласуются с многочисленными литературными данными, характеризующими этот вид как stenotherмный и термофильный [Herzig, 1984; Bertilsson et al., 1995 и др.]. Согласно [Eie, 1974], *D. brachyurum* был найден только в озерах, расположенных в климатических зонах с относительно длительным и теплым летом. В водохранилище Азибо (Azibo), Португалия, диафаносомы также развивались только в летний период [Geraldес, Boavida, 2004]. По данным [Gulyas, 1980] для развития вида оптимальной является температура от 19 до 22°C. Установлено [Hanazato, Yasuno, 1985], что скорость роста *D. brachyurum* ингибируется пониженной температурой 15–20°C, а в интервале 20–30°C скорость роста рачков одинакова. В связи с этим, авторы отнесли диафаносому к числу видов, адаптированных к более высоким температурам. Отмечено [Елагина, 1974 (Elagina, 1974)], что в зоне сброса подогретых вод Костромской ГРЭС массовое развитие *D. brachyurum* началось только после того, как температура воды прогревалась до 30°C, а временами достигала 34.8°C.

Simocephalus vetulus (O.F. Müller)

Эксперимент 1. При стабильной температуре 16.3±0.8°C (вариант 1) на протяжении всего опыта симоцефалы не развивались (рис. 9а). При стабильных температурах 19.9±0.8 и 24.3±0.7°C численность рачков колебалась от 0.8–1.0 до 5.3–8.0 экз./л (варианты 4 и 7).

После повышения температуры с 16.3±0.8

до 20.4±0.5°C (вариант 2) численность *S. vetulus* стала незначительно увеличиваться, и ее динамика приобрела вид, сходный с динамикой численности в варианте 4 (рис. 9б).

Снижение температуры с 19.9±0.8 до 15.5±0.4°C (вариант 5) также стимулировало рост численности, продолжающийся и после обратного повышения температуры на 42-е сут, в результате чего в период с 46-х по 56-е сут она достигла величин от 15.3±2.1 до 19.0±4.0 экз./л (рис. 9в), превысив в 4–8 раз численность рачков в варианте 4.

Прогрев воды с 19.9±0.8 до 25.1±0.3°C (вариант 6) ингибировал рост популяций настолько, что на протяжении всего эксперимента численность держалась на уровне 0.3–1.0 экз./л (рис. 9б). В то же время охлаждение на 4°C (вариант 9) вызвало стимулирующий эффект, аналогичный варианту 5, т.е. быстрый рост численности до 16.7±8.6 экз./л с последующими колебаниями в диапазоне от 9.0±3.6 до 24.3±6.1 экз./л (рис. 9в).

Прогрев воды на 8.8°C (вариант 3) стимулировал незначительный рост популяций с 0.2±0.3 до 3.7±2.1°C (рис. 9б). Охлаждение воды на 8.8°C (вариант 8) незначительно ингибировало развитие рачков (рис. 9в).

Таким образом, развитие *S. vetulus* в той или иной мере стимулировалось во всех вариантах кроме варианта 6, где прогрев воды с 19.9±0.8 до 25.1±0.3°C необратимо затормозил рост популяций, и варианта 8, где охлаждение воды с 24.3±0.7 до 15.5±0.4°C не оказало воздействия. Максимальное развитие популяции симоцефалов получали после снижения температуры воды с 24.3±0.7 до 20.4±0.5°C (вариант 9) и с 19.9±0.8 до 15.5±0.4°C (вариант 5).

Simocephalus vetulus – типично литоральный, мелководный, фитофильный вид, обитатель заросших прибрежий озер и водохранилищ, а также временных водоемов, которым присущи значительные перепады температур даже в течение суток [Bertilsson et al., 1995; Hann, Zrum, 1997; Stansfield et al., 1997]. По нашим данным, в литорали Рыбинского водохранилища весной, *S. vetulus* получает развитие при температурах выше 14–16°C, а пик численности приходится на летние месяцы с температурами 20–25°C. Это постоянный субдоминантный вид водоемов. Приведенный в [Hann, Zrum, 1997] анализ динамики численности *S. vetulus* также демонстрирует наличие у этого вида периода высокой численности с начала июня до середины июля. Аналогичные данные приводят и другие авторы [Balayla, Moss, 2003; Perrow et al., 1999].

Scapholeberis mucronata (O.F. Müller)

В эксперименте №2 у *S. mucronata* наблюдался сходный с *Simocephalus vetulus* тип зависимости численности от температурного режима. Однако максимальных значений численность этого вида достигала в вариантах с

наибольшей амплитудой колебаний температуры (15→25 и 25→15°C) (рис. 10). Это хорошо согласуется с экологией *S. mucronata*, обитающего в литорали под поверхностной пленкой воды, где регистрируются максимальные суточные колебания температуры.

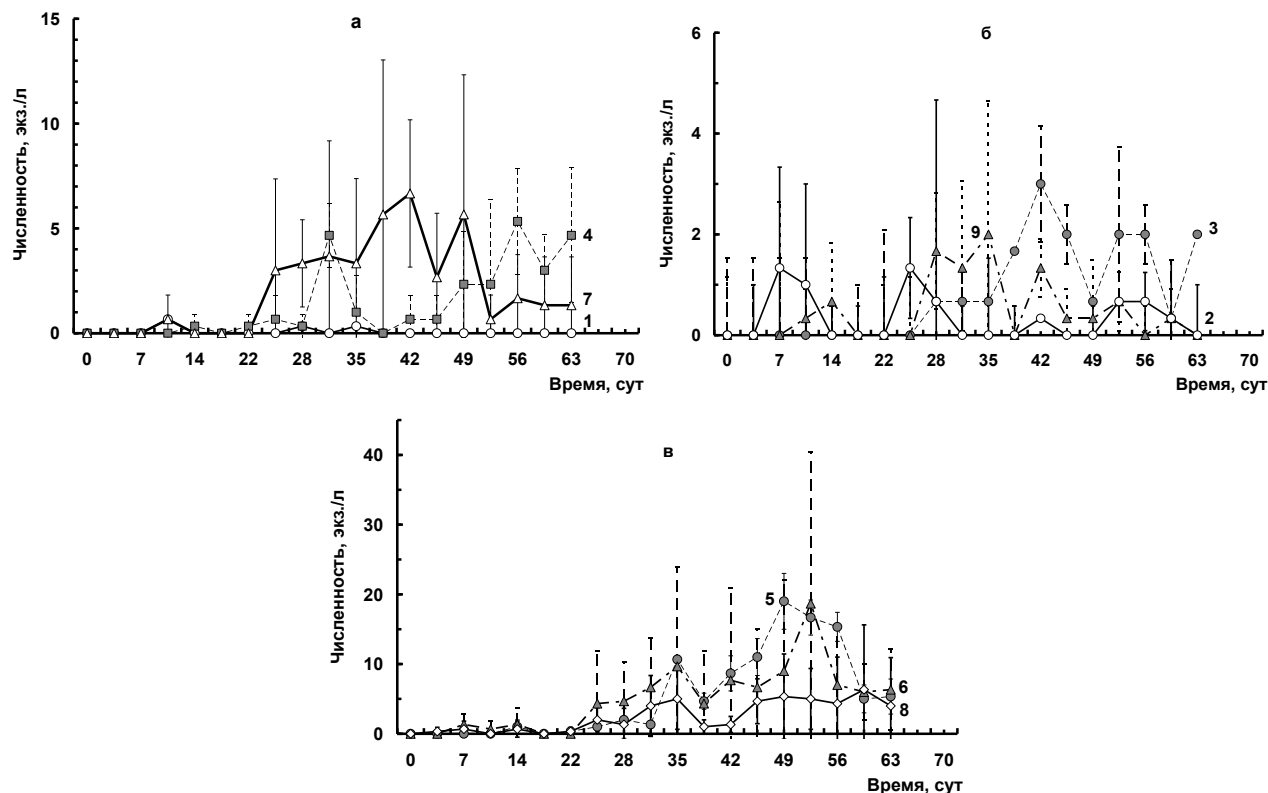


Рис. 9. Динамики численности *S. vetulus* в эксперименте № 1. а – при стабильных температурных режимах, б – при режимах с повышением температуры, в – при режимах с понижением температуры. Остальные обозначения как на рис. 2.

Fig. 9. The dynamic of abundance *S. vetulus* in experiment № 1. а – at stable temperature regimes, б – at regimes with rise of temperature, в – at regimes with downturn of temperature, other designations as in figure 2.

Связь динамики численности видов с суммой температур

Так как скорости всех биохимических и физиологических реакций в организмах экто-термов напрямую зависят от температуры, наиболее информативным будет анализ динамики численности зоопланктона не относительно календарных дней, а относительно градусо-дней, представленных в виде суммы температур. В исследовании был проведен расчет относительных значений накопленных сумм температур для каждой даты. По всем вариантам значения суммы температур в каждый конкретный день получали суммированием средних значений температуры за предыдущий день с момента начала опыта. Полученные таким образом относительные значения сумм температур были использованы для построения графиков зависимости динамики численности видов от суммы температур. У *Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus* и *Scapholeberis*

mucronata, которые характеризуются как относительно термолабильные виды, развитие популяций может, как стимулироваться, так и ингибироваться переменными терморегимами по сравнению с константными температурами.

Так, у *Daphnia longispina* рост численности стимулировался как повышением температуры на 10°C, так и снижением на 5 и 10°C (рис. 11а). Для *Simocephalus vetulus* рост численности наблюдали только в вариантах с понижением температуры на 5°C от исходной, равной 20 и 25°C. Во всех остальных вариантах численность оставалась низкой (рис. 11б). У *Scapholeberis mucronata* наблюдали сходный тип зависимости, но максимальных значений численность этого вида достигала в вариантах с наибольшей амплитудой колебаний температуры (15→25 и 25→15°C) (рис. 11в). Зависимость между численностью более stenothermного термофильного вида *Diaphanosoma brachyurum* и суммой температур по вариантам

опыта имела принципиально иной характер. Определяющей для развития популяций была именно степень прогрева воды. Причём график

зависимости численности популяций от суммы температур шел по экспоненте. В эксперименте № 2 в вариантах с изменениями

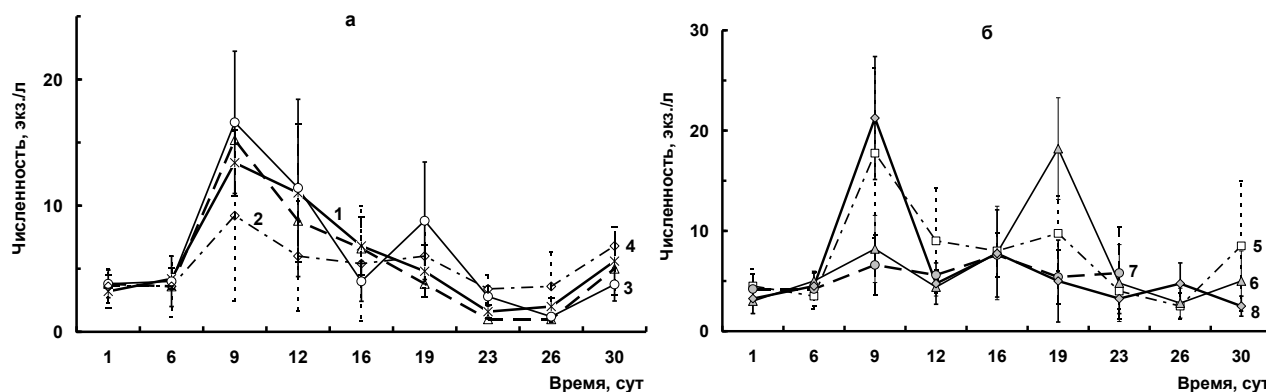


Рис. 10. Динамика численности *Scapholeberis mucronata* в эксперименте № 2. Цифры у линий – варианты опытов.

Fig. 10. The dynamic of abundance *Scapholeberis mucronata* in experiment № 2. Figures about lines are variants.

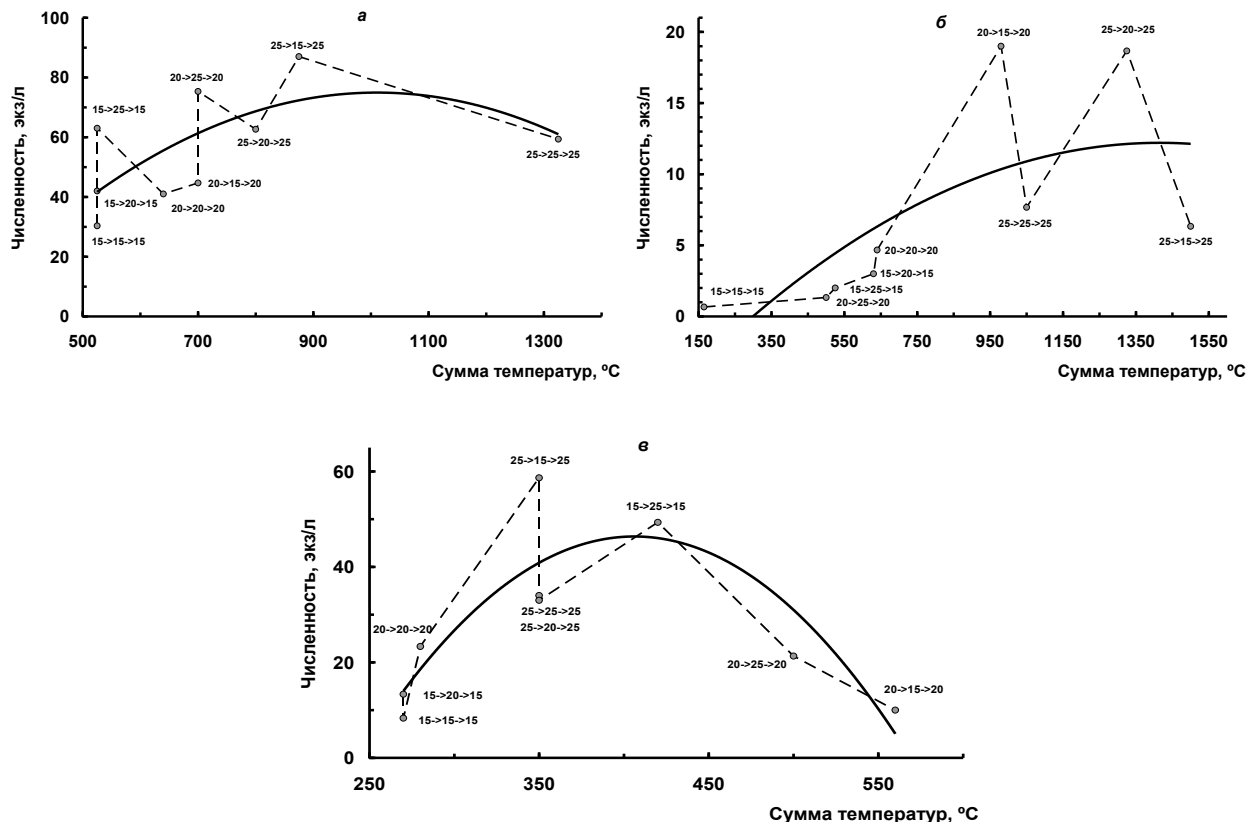


Рис. 11. Зависимость между максимальной численностью популяции (N_{\max}) и суммой температур до даты достижения N_{\max} у эвритермных видов по вариантам эксперимента № 1: а – *D. longispina*, б – *S. vetulus*; и эксперимента №2: в – *Sc. mucronata*. Цифры у графиков обозначают схему изменения температурного режима.

Fig. 11. Dependence between the maximal abundance of a population (N_{\max}) and the sum of temperatures before date of achievement N_{\max} at eurythermal species by variants of experiment № 1: а – *D. longispina*, б – *S. vetulus*; and experiment №2: в – *Sc. mucronata*. Figures at schedules designate the scheme of change of a temperature regime.

температуры в диапазоне 15–20 и 15–25°C численность колебалась в пределах 4.7–27.3 экз./л, в вариантах с изменениями температуры в диапазоне 20–25°C – от 13.3 до

32.3 экз./л (рис. 12а). И только при стабильно высокой температуре численность достигла максимальных значений (80.7 экз./л).

Сходный экспоненциальный характер зависимости характерен и для другого относительно термофильного вида *Ceriodaphnia quadrangula*. Хотя *C. quadrangula* относят к группе теплолюбивых, но адаптированных к значительным суточным перепадам температур Cladocera [Пидгайко, 1984 (Pidgayko,

1984)], максимальную численность этого вида в эксперименте отмечали при стабильной высокой температуре (рис. 12б и 13а). Наиболее выраженный экспоненциальный характер имела связь численности с суммой температур у *Chydorus sphaericus* (рис. 12в и 13б).

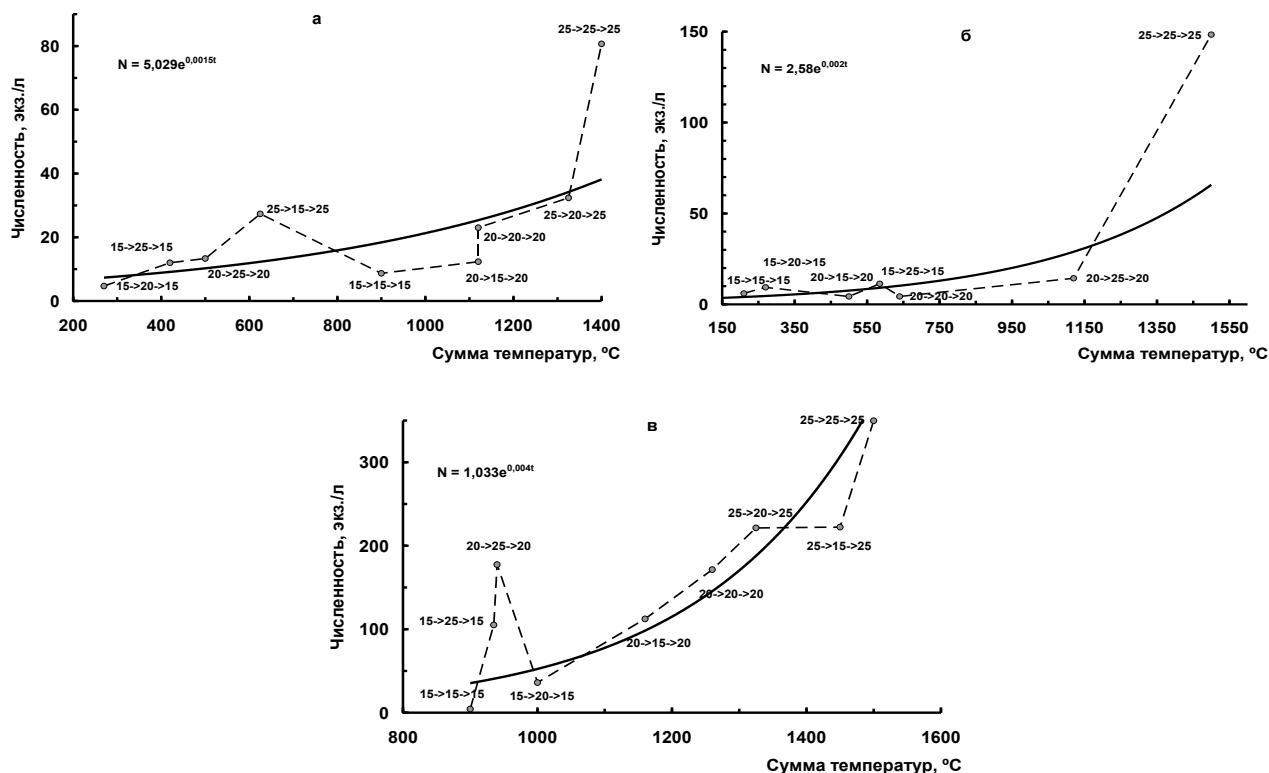


Рис. 12. Зависимость между средней численностью вида и суммой температур по вариантам эксперимента № 1 у термофильных видов. а – *D. brachyurum*, б – *C. quadrangula*, в – *Ch. sphaericus*. Цифры у линии обозначают схему изменения температурного режима.

Fig. 12. Dependence between average abundance of a species and the sum of temperatures by variants of experiment № 1 at thermofillum species. а – *D. brachyurum*, б – *C. quadrangula*, в – *Ch. sphaericus*. Figures at a line designate the scheme of change of a temperature regime.

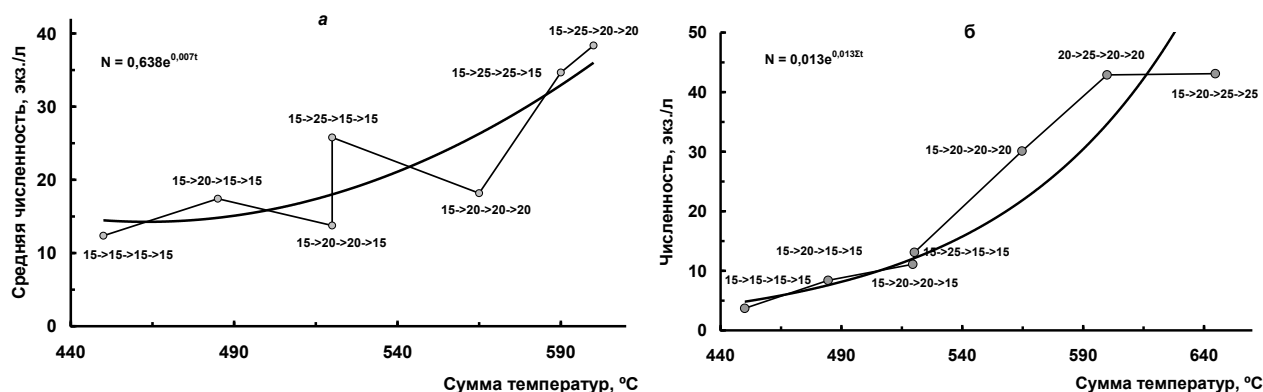


Рис. 13. Зависимость между средней численностью вида и суммой температур по вариантам эксперимента № 2 у термофильных видов. а – *C. quadrangula*, б – *Ch. sphaericus*. Цифры у линии обозначают схему изменения температурного режима.

Fig. 13. Dependence between average abundance of a species and the sum of temperatures by variants of experiment № 2 at thermofillum species. а – *C. quadrangula*, б – *Ch. sphaericus*. Figures at a line designate the scheme of change of a temperature regimes.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование температурных реакций планктонных видов *Cladocera* из литорали одного водохранилища – *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus* и *Scapholeberis mucronata* наглядно иллюстрирует различия в их экологических стратегиях.

Реакции эвритермных видов *Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus* и *Scapholeberis mucronata* более лабильны и зависят как от силы воздействия температурного фактора, так и от его направленности. Непериодические ступенчатые перепады температур в диапазонах 15–20, 20–25 и 15–25°C, которые могут происходить в водоемах умеренного климата в весенне-летний и летне-осенний периоды, способны оказывать, при равенстве других условий, прямое и пролонгированное стимулирующее и прямое ингибирующее воздействие на природные популяции этих видов.

На рост и поддержание на высоком уровне численности теплолюбивого, но адаптированного к существенным суточным перепадам температур вида *Ceriodaphnia quadrangula* влияют не только абсолютные показатели температуры среды обитания, но и ее ступенчатые изменения. Важны длительность нахождения при том или ином значении, размах и направленность изменений, порядок чередования повышенных и пониженных температур. Кроме того, наблюдается эффект последствия повышенной температуры – продолжение роста численности популяции после изменения температурного режима.

Для *Chydorus sphaericus* прослеживается связь численности с температурой среды: минимальное количество наблюдается в вариан-

тах с пониженной температурой, а максимальный рост – в вариантах с высокой температурой.

Развитие stenothermного термофильного вида *Diaphanosoma brachyurum* стимулируется только высокими температурами. Любые перепады температур в диапазоне 15–25°C ингибируют развитие популяций или не оказывают на них значимого воздействия.

На основании проведенных исследований, у изученных 6 видов *Cladocera* выявлены два типа зависимости динамики численности от суммы температур. У первой группы (*Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*) развитие популяций может, как стимулироваться, так и ингибироваться переменными терморегимами по сравнению с константными температурами. Графики зависимости численности популяций от суммы температур у этих видов близки к логистическим кривым, до определенного уровня прогрева воды численность популяций растет, а дальнейшее увеличение тепловой нагрузки начинает оказывать угнетающее воздействие на популяции. У второй группы видов (*Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula* и *Chydorus sphaericus*), которых можно характеризовать как более термофильные, определяющим для развития популяций является степень прогрева воды. График зависимости численности популяций от суммы температур у них идет по экспоненте. Любые перепады температур в изученных диапазонах (15–20, 20–25, 15–25°C) не оказывают влияния на динамику численности или ингибируют развитие популяции по сравнению с верхним значением исследуемого температурного диапазона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатова И.Б. Рыбоводная гидробиология. М.: Пищевая промышленность, 1980. 168 с.
- Величко А.Н. Влияние подогрева на продукцию массовых видов ветвистоусых рачков Иваньковского водохранилища // Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 123–143.
- Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Голованова Е.В. Критический тепловой максимум *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (*Crustacea: Cladocera*) в природе и эксперименте // Биол. внутр. вод. 2002. № 4. С. 45–50.
- Вербицкий В.Б., Коренева Е.А., Курбатова С.А., Вербицкая Т.И. Реакция зоопланктона на температурные воздействия: динамика численности и реакции доминирующих видов // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 85–92.
- Вербицкий В.Б., Терещенко В.Г., Коренева Е.А., Курбатова С.А. Использование метода ступенчатых нарушающих воздействий для оценки возможных перестроек в структуре зоопланктона при термальном загрязнении водоемов // В Сб. Проблемы рационального использования биоресурсов водохранилищ. Материалы международной научной конференции 6–8 сентября 1995 г., Киев. С. 94–95.
- Галковская Г.А., Сущенко Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника. 1978. 141 с.
- Горобий А.Н. Трансформация зоопланктона Иваньковского водохранилища при циркуляции его через охлаждающую систему Конаковской ГРЭС. Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Материалы Второго Симпозиума. Борок, 26–28 августа 1974. Борок, 1974. С. 31–34.
- Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.

- Елагина Т.С. Влияние сброса подогретых вод Костромской ГРЭС на зоопланктон Горьковского водохранилища // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Материалы второго симпозиума. Борок, 26–28 августа 1974. Борок, 1974. С. 49–50.
- Есипова М.А. Рост и развитие популяций *Daphnia magna*, *Daphnia pulex* и *Daphnia longispina* при питании детритом // Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. 20. С. 125–130.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. 658 с.
- Козлова И.В. К биологии массовых видов ракообразных из разнотипных озер Среднего Урала // Тр. Уральского отд. Сиб. НИИ рыбн. хоз-ва. 1975. Т. 9. С. 65–74.
- Колосова Е.Г. Температурный фактор и распределение массовых видов Беломорского зоопланктона // Океанология. Т. 15, вып. 1. С. 129–133.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 1975. 240 с.
- Луферова Л.А., Монаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966. С. 40–55.
- Любимова Т.С. К биологии массовых видов планктонных ракообразных горного озера Аракуль (Южный Урал) // Сб. науч. тр. Уральского отд. ГосНИОРХ: Вопросы рыбного хозяйства на Урале. 1979. Вып. 10. С. 125–137.
- Мануйлова К.Ф. К вопросу о значении численности бактерий в развитии ветвистоусых рачков в естественных условиях // ДАН СССР. 1958. Т. 120, № 5. С. 1129–1132.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция // Под ред. Г. Г. Винберга, Г. М. Лаврентьевой, Л., 1982. 33 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.
- Ривьер И.К. Экология ветвистоусых ракообразных в зимних водоемах // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1992. С. 65–80.
- Сарвио В.С. Об определении температурного оптимума пойкилотермных животных // Экология. 1977. Т. 18, № 1. С. 14–18.
- Сарвио В.С. Температурная зависимость продолжительности развития и удельной скорости роста неполовозрелых самок *Daphnia longispina* O.F.Müller (Crustacea, Cladocera) в садковых экспериментах // Гидробиол. журн. 1985. Т.21, вып. 3. С. 28–33.
- Сарвио В.С. Экологическая оценка влияния термических колебаний на параметры роста бокоплава *Gammarus lacustris* Sars. // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19, вып. 4. С. 71–73.
- Anderson, D.H., Benke A.C. Growth and reproduction of the cladoceran *Ceriodaphnia dubia* from a forested floodplain swamp // Limnol. Oceanogr. 1994. Vol. 39. P. 1517–1527.
- Anderson A.A., Hoffmann A.A., McKechnie S.W. Response to selection for rapid chill-coma recovery in *Drosophila melanogaster*: physiology and life history traits // Genetical Research. 2005. Vol. 85. P. 15–22.
- Balayla D.J., Moss B. Spatial patterns and population dynamics of plant-associated microcrustacea (Cladocera) in an English shallow lake (Little Mere, Cheshire) // Aquatic Ecol. 2003. Vol. 37. P. 417–435.
- Barnes H., Barnes M. Seasonal changes in the acutely determined oxygen consumption and effect of temperature for three common cirripedes, and *Balanus balanoides* (L.), *B. Balanus* (L.) and *Chthamalus stellatus* (Poli) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1969. Vol. 4. P. 36–50.
- Beaugrand, G., Ibanez, F. Spatial dependence of calanoid copepod diversity in the North Atlantic Ocean // Mar. Ecol. Prog. 2002. Ser. 232. P. 197–211.
- Bertilsson J., Berzing B., Pejler B. Occurrence of limnic micro-crustaceans in relation to temperature and oxygen // Hydrobiologia. 1995. Vol. 299. P. 163–167.
- Boersma M., Wiltshire K.H., Kong S.-M., Greve W., Renz J. Long-term change in the copepod community in the southern German Bight // J. Sea Research. 2015. Vol. 101. P. 41–50.
- Bottrell H.H. The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a discussion of temperature functions // Oecologia. 1975. Vol. 18. P. 63–84.
- Brown Z.A. The natural history of Cladocerans in relation to temperature // Amer. Natur. 1929. Vol. 63. P. 346–352.
- Burgis, M. J. A quantitative study of reproduction in some species of *Ceriodaphnia* (Crustacea: Cladocera) // J. Anim. Ecol. 1967. Vol. 36. P. 61–75.
- Cavieres G., Bogdanovich J. M., Bozinovic F. Ontogenetic thermal tolerance and performance of ectotherms at variable temperatures // J. Evol. Biol. 2016. Vol. 29, № 7. P. 1462–1468. DOI: 10.1111/jeb.1 2886
- Chown S.L. Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications // J. Ins. Physiol. 2001. Vol. 47. P. 649–660.
- Cowgill U.M., Takahashi I.T., Applegath S.L. A comparison of the effect of four benchmark chemicals on *Daphnia magna* and *Ceriodaphnia dubia-affinis* tested at two different temperatures // Environ. Toxicol. Chem. 1985. Vol. 4, № 3. P. 415–422.

- Dong Y., Dong S., Jia T. Effect of different thermal regimes on growth and physiological performance of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka // *Aquaculture*. 2008. Vol. 275, № 1–4. P. 329–334.
- Dong Y., Dong S., Tiana X., Wanga F., Zhanga M. Effects of diel temperature fluctuations on growth, oxygen consumption and proximate body composition in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka // *Aquaculture*. 2006. Vol. 255, № 1–4. P. 514–521.
- Doorslaer W. Van, Stoks R., Swillen I., Feuchtmayr H., Atkinson D., Moss B., De Meester L. Experimental thermal microevolution in community-embedded *Daphnia* populations // *Clim. Res.* 2010. Vol. 43. P. 81–89. DOI: 10.3354/cr00894
- Du W.-G., Shena J.-W. and Wanga L. Embryonic development rate and hatchling phenotypes in the Chinese three-keeled pond turtle (*Chinemys reevesii*): The influence of fluctuating temperature versus constant temperature // *J. Therm. Biol.* 2009. Vol. 34. P. 250–255.
- Edmondson W.T. Reproductive rate of planctonic Rotifers as related to food and temperature in nature // *Ecol. Monogr.* 1965. Vol. 35, № 1. P. 61–111.
- Edmondson W.T. The rate of egg production by rotifers and copepods in natural populations as controlled by food and temperature // *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1964. Vol. 15. P. 673–675.
- Eie J.A. A comparative study of the Crustacean communities in forest and mountain localities in the Vassfaret area (Southern Norway) // *Norw. J. Zool.* 1974. Vol. 22. P. 177–205.
- Fry, F.E.J., Brett J.R., Walker K.F. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) // *Univ. Toronto Studies Biol. Series No. 55, Pub. Ont. Fish. Res. Lab.* 1946. Vol. 66. P. 9–35.
- Fryer G. The Freshwater Crustacea of Yorkshire; a faunistic and ecological survey // *Yorkshire Naturalists' Union & Leeds Philosophical and Literary Society*. 1993. 312 pp.
- Geraldes A.M., Boavida M.J. What factors affect the pelagic Cladocerans of the mesoeutrophic Azibo reservoir? // *Ann. Limnol.* 2004. Vol. 40, № 2. P. 101–111.
- Gophen M. The Impact of temperature elevation on the decline of cyclopoid populations in lake Kinneret (Israel) // *The Journal of Ecology*. Photon. 2013. Vol. 107. P. 233–239.
- Gophen M. Temperature effect on lifespan, metabolism, and development time of *Mesocyclops leuckarti* (Claus) // *Oecologia*. 1976. Vol. 25. P. 271–277.
- Gophen M. Thermal preference by *Mesocyclops ogunnus* (Onabamiro, 1957) // *Open Journal of Ecology*. 2015. Vol. 5. P. 15–21. <http://dx.doi.org/10.4236/oie.2015.S2002>
- Goss L.B., Bunting D.L. *Daphnia* development and reproduction: responses to temperature // *J. Therm. Biol.* 1963. Vol. 8. P. 375–380.
- Grant M.A., Janzen F.J. Phenotypic variation in smooth softshell turtles (*Apalone mutica*) from eggs incubated in constant versus fluctuating temperatures // *Oecologia*. 2003. Vol. 134, № 2. P. 182–188.
- Gulyas Pal. The effect of temperature on the most frequent Cladocera and Copepoda species in lake Velence // *Aquacultura Hungarica*. 1980. Vol. 2. P. 55–70.
- Halbach U. Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas as influenced by periodically oscillating temperature // *Effects of temperature on the ectothermic organisms* / Ed. Wieder W. Heidelberg; Berlin: Springer, 1973. P. 217–228.
- Hanazato T., Yasuno M. Effect of temperature in the laboratory studies on growth, egg development and first parturition of five species of Cladocera // *Jpn. J. Limnol.* 1985. Vol. 46, № 3. P. 185–191.
- Hann B.J., Zrum L. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure // *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 357. P. 37–52.
- Hartly I. P., Hopkins D.W., Garnett M.H., Sommerkorn M., Wooley P. Soil microbial respiration in arctic soil does not acclimate to temperature // *Ecol. Letters*. 2008. Vol. 11. P. 1092–1100.
- Havens K.E., Pinto-Coelho R.M., Beklioglu M., Christoffersen K.S., Jeppesen E., Lauridsen T.L., Mazumder A., Méthot G., Alloul B.P., Tavşanoğlu U.N., Erdoğan Ş., Vijverberg J. Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics // *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 743. P. 27–35. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-014-2000-8>
- Herzig A. Temperature and life strategies of *Diaphanosoma brachyurum*: an experimental study on development, growth and survival // *Arch. Hydrobiol.* 1984. Vol. 101. P. 143–178.
- Joshi D.S. Effect of fluctuating and constant temperatures on development, adult longevity and fecundity in the mosquito *Aedes krombeini* // *J. Thermal Biol.* 1996. Vol. 21, № 3. P. 151–154.
- Keen R. A probabilistic approach to the dynamics of natural populations of Chydoridae (Cladocera, Crustacea) // *Ecology*. 1973. Vol. 54. P. 524–534.
- Keen R. Effects of fluctuating temperature on duration of egg development of *Chydorus sphaericus* (Cladocera, Crustacea) // *J. Therm. Biol.* 1979. Vol. 4. P. 5–8.
- Kerfoot W.C. Net accumulation rates and the history of cladoceran communities // *Ecology*. 1974. Vol. 55. P. 51–61.
- Kerfoot W.C. Seasonal changes of Bosmina (Crustacea, Cladocera) in Frains Lake, Michigan: Laboratory observations of phenotypic changes induced by inorganic factors // *Freshwater Biol.* 1975. Vol. 5. P. 227–253.
- Khan P.M. The effect of constant and varying temperatures on the development of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) // *Proc. Roy. Irish. Acad. Ser. B*. 1965. № 64. P. 117–130.

- Kishi D., Murakami M., Nakano S., Maekawa K. Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web // *Freshwater Biology*. 2005. Vol. 50. P. 1315–1322.
- Korineck V. Poznamky k cyclomorphose *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1776) (Cladocera) // *Acta Soc. Bohemoslov.* 1960. Vol. 24. P. 234–245.
- Kristensen T.N., Hoffmann A.A., Overgaard J., Sørensen J.G., Hallas R., Loeschcke V. Costs and benefits of cold acclimation in field-released *Drosophila* // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 2008. Vol. 105. P. 216–221.
- Kwik J.K., Carter J.C.H. Population dynamics of limnetic Cladocera in a beaver pond // *J. Fish. Res. Board Can.* 1975. Vol. 32. P. 341–346.
- MacArthur J.W., Baille W.H. Metabolic activity and duration of life. I. Influence of temperature on longevity in *Daphnia magna* // *J. Experim. Zool.* 1929. Vol. 53. P. 221–242.
- McLaren I.A. Demographic study of vertical migration by a marine copepod // *Am. Nat.* 1974. Vol. 108. P. 91–102.
- McLaren J.A. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1963. Vol. 20, № 3. P. 685–727.
- Manca M., Bernardi R., de Savia A. Effects of fluctuating temperature and light conditions on the population dynamics and the life strategies of migrating and non migrating *Daphnia* species // *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia "Dott. Marco De Marchi"* - Pallanza. 1986. Vol. 244. P. 177–202.
- Messenger P.S. The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid. *Teoraphis maculate* // *J. Econ. Entomol.* 1964. Vol. 57, № 1. P. 141–153.
- Meyers D.G. Egg development of a Chydorid Cladoceran, *Chydorus sphaericus*, exposed to constant and alternating temperatures: significance to secondary productivity in fresh waters // *Ecology*. 1984. Vol. 65, № 1. P. 309–320.
- Minois N. Resistance to stress as a function of age in transgenic *Drosophila melanogaster* overexpressing Hsp70 // *J. Ins. Physiol.* 2001. Vol. 47, № 9. P. 1007–1012.
- Moore M., Folt C.L., Stemberger R.S. Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes // *Archiv für Hydrobiologie*. 1996. Vol. 135. P. 289–319.
- Nandini S, Sarma S.S.S. Lifetable demography of four cladoceran species in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) density // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 435. P. 117–126.
- Nandini S, Sarma S.S.S. Population growth of some genera of Cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 491. P. 211–219.
- Nelson D.H., Hooper D.K. Thermal tolerance and preference of the freshwater shrimp *Palaemonetes kadiakensis* // *J. Therm. Biol.* 1982. Vol. 7. P. 183–187.
- Nelson D.O., Prosser C.L. Effect of preoptic lesions on behavioural thermoregulation of green sunfish, *Lepomis cyanellus*, and of goldfish, *Carassius auratus* // *J. Comp. Physiol.* 1979. Vol. 129. P. 193–197.
- Novakova J. Development and growth of three species of the genus *Ceriodaphnia* // *Rigor*. Thesis. Faculty of Science, Charles University, Prague, 1976. 46 pp. [in Czech].
- Orcutt J.D., Porter K.G. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia* // *Limnol. Oceanogr.* 1983. Vol. 28, № 4. P. 720–730.
- Park T. Studies in population physiology: effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum* // *J. Exp. Zool.* 1934. Vol. 68. P. 167–182.
- Perrow M.R., Jowitt A.J.D., Stansfield J.H., Phillips G.L. The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow restoration // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 395/396. P. 199–210.
- Pilditch C.A., Grant J. Effect of temperature fluctuations and food supply on the growth and metabolism of juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*) // *Mar. Biol.* 1999. Vol. 134, № 2. P. 235–248.
- Precht H. Limiting temperatures of life function. In: Precht H., Christophersen J., Hensel H. & Larcher W. (eds.), *Temperature and life*. Berlin: Springer Verlag, 1973. P. 400–440.
- Renault A.D., Sigal Y.J., Morris A.J., Lehmann R. Soma-germ line competition for lipid phosphate uptake regulates germ cell migration and survival // *Science*. 2004. Vol. 305. P. 1963–1966. DOI:10.1126/science.1102421
- Sarvala J. Effect of temperature on the duration of egg, nauplius and copepodite development of some freshwater benthic Copepoda // *Freshwater Biol.* 1979. Vol. 9. P. 515–534.
- Sharitz R.R., Luvall J.C. Growth of duckweed under constant and variable temperatures // *Energy and environmental stress in aquatic systems*. DOE Symp. Ser. (CONF-771114). Springfield: Nat. tech. inf. serv., 1978. 410 p.
- Shelford V.E. An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate // *Bull. Illinois Nat. Hist. Survey*. 1927. Vol. 16. P. 307–440.
- Somero G.N., Hochachka P.W. Biochemical adaptation to the environment // *Amer. Zool.* 1971. V. 11. P. 159–172.
- Stansfield J.H., Perrow M.R., Tench L.D., Jowitt A.J.D., Taylor A.A.L. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure // *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 342/343. P. 229–240.
- Tappa D.W. The dynamics and the association of six limnetic species of *Daphnia* in Aziscoos Lake, Maine // *Ecol. Monogr.* 1965. Vol. 35. P. 395–423.
- Thorp J.H., Wineriter S.A. Stress and growth response of juvenile crayfish to rhythmic and arrhythmic temperature fluctuations // *Arch. Environm. Contam. Toxicol.* 1981. Vol. 10. P. 69–77.
- Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Koreneva E.A., Kurbatova S.A. Mechanisms of homeostasis and regulation of the dynamics of ecological systems studies using zooplankton communities of microcosms // *Sustainable development*:

System analysis in ecology. 2nd Practical Conference (Sevastopol, Ukraine, September 9–12, 1996). Conference Abstracts. Sevastopol. 1996. P. 92–93.

Vijverberg J. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands // *Freshwater Biol.* 1980. Vol. 10. P. 317–340.

Watanabe A. List of algal strains in collection at the institute of applied microbiology, University of Tokyo // *Gen. Appl. Microbiol.* 1960. Vol. 6. P. 238–292.

REFERENCES

- Anderson A.A., Hoffmann A.A., McKechnie S.W. 2005. Response to selection for rapid chill-coma recovery in *Drosophila melanogaster*: physiology and lifehistory traits // *Genetical Research*. Vol. 85. P. 15–22.
- Anderson D.H., Benke A.C. 1994. Growth and reproduction of the cladoceran *Ceriodaphnia dubia* from a forested floodplain swamp // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 39. P. 1517–1527.
- Balayla D.J., Moss B. 2003. Spatial patterns and population dynamics of plant-associated microcrustacea (Cladocera) in an English shallow lake (Little Mere, Cheshire) // *Aquatic Ecol.* Vol. 37. P. 417–435.
- Barnes H., Barnes M. 1969. Seasonal changes in the acutely determined oxygen consumption and effect of temperature for three common cirripedes, and *Balanus balanoides* (L.), *B. balanus* (L.) and *Chthamalus stellatus* (Poli) // *J. Experim. Marine Biol. Ecol.* Vol. 4. P. 36–50.
- Beaugrand G., Ibanez F. 2002. Spatial dependence of calanoid copepod diversity in the North Atlantic Ocean // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232. P. 197–211.
- Bertilsson J., Berzing B., Pejler B. 1995. Occurrence of limnic micro-crustaceans in relation to temperature and oxygen // *Hydrobiologia*. Vol. 299. P. 163–167.
- Boersma M., Wiltshire K.H., Kong S.-M., Greve W., Renz J. 2015. Long-term change in the copepod community in the southern German Bight // *J. Sea Research*. Vol. 101. P. 41–50.
- Bogatova I.B. 1980. Ribovodnaya gidrobiologiya [Fish breeding hydrobiology]. M.: Pischevaya promishlennost'. 168 s. [In Russian]
- Bottrell H.H. 1975. The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a discussion of temperature functions // *Oecologia*. Vol. 18. P. 63–84.
- Brown Z.A. 1929. The natural history of Cladocerans in relation to temperature // *Amer. Natur.* Vol. 63. P. 346–352.
- Burgis M.J. 1967. A quantitative study of reproduction in some species of *Ceriodaphnia* (Crustacea: Cladocera) // *J. Anim. Ecol.* Vol. 36. P. 61–75.
- Cavieres G., Bogdanovich J.M., Bozinovic F. 2016. Ontogenetic thermal tolerance and performance of ectotherms at variable temperatures // *J. Evol. Biol.* Vol. 29, № 7. P. 1462–1468. DOI: 10.1111/jeb. 1 2886
- Chown S.L. 2001. Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications // *J. Ins. Physiol.* Vol. 47. P. 649–660.
- Cowgill U.M., Takahashi I.T., Applegath S.L. 1985. A comparison of the effect of four benchmark chemicals on *Daphnia magna* and *Ceriodaphnia dubia-affinis* tested at two different temperatures // *Environ. Toxicol. Chem.* Vol. 4, № 3. P. 415–422.
- Dazho R. 1975. Osnovi ekologii [Fundamentals of Ecology]. M.: Progress. 415 s. [In Russian]
- Dong Y., Dong S., Jia T. 2008. Effect of different thermal regimes on growth and physiological performance of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka // *Aquaculture*. Vol. 275, № 1–4. P. 329–334.
- Dong Y., Dong S., Tiana X., Wanga F., Zhanga M. 2006. Effects of diel temperature fluctuations on growth, oxygen consumption and proximate body composition in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka // *Aquaculture*. Vol. 255, № 1–4. P. 514–521.
- Doorslaer W. Van, Stoks R., Swillen I., Feuchtmayr H., Atkinson D., Moss B., De Meester L. 2010. Experimental thermal microevolution in community-embedded *Daphnia* populations // *Clim. Res.* Vol. 43. P. 81–89. DOI: 10.3354/cr00894
- Du W.-G., Shena J.-W., Wanga L. 2009. Embryonic development rate and hatchling phenotypes in the Chinese three-keeled pond turtle (*Chinemys reevesii*): The influence of fluctuating temperature versus constant temperature // *J. Therm. Biol.* Vol. 34. P. 250–255.
- Edmondson W.T. 1964. The rate of egg production by rotifers and copepods in natural populations as controlled by food and temperature // *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. Vol. 15. P. 673–675.
- Edmondson W.T. 1965. Reproductive rate of planctonic Rotifers as related to food and temperature in nature // *Ecol. Monogr.* Vol. 35, № 1. P. 61–111.
- Eie J.A. 1974. A comparative study of the Crustacean communities in forest and mountain localities in the Vassfaret area (Southern Norway) // *Norw. J. Zool.* Vol. 22. P. 177–205.
- Elagina T.S. 1974. Vliyanie sbrosa podogretykh vod Kostromskoy GRES na zooplankton Gor'kovskogo vodohranilisha [Influence of discharge of heated water Kostroma GRES on zooplankton of Gorky Reservoir] // Vliyanie teplovykh elektrostanciy na gidrologiyu i biologiyu vodoyomov. Materialy Vtorogo Simpoziuma. Borok, 26–28 avgusta 1974. S. 49–50. [In Russian]

- Esipova M.A. 1971. Rost i razvitie populjacyi *Daphnia magna*, *Daphnia pulex* i *Daphnia longispina* pri pitanii detritom [Growth and development of populations of *Daphnia magna*, *Daphnia pulex* and *Daphnia longispina* when feeding on detritus] // Tr. VNIIPRH. T. 20. S. 125–130. [In Russian]
- Fry F.E.J., Brett J.R., Walker K.F. 1946. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) // Univ. Toronto Studies Biol. Series No. 55, Pub. Ont. Fish. Res. Lab. Vol. 66. P. 9–35.
- Fryer G. 1993. The Freshwater Crustacea of Yorkshire; a faunistic and ecological survey // Yorkshire Naturalists' Union & Leeds Philosophical and Literary Society. 312 pp.
- Galkovskaya G.A., Suschenya L.M. 1978. Rost vodnih zhivotnih pri peremennih temperaturah [The growth of aquatic animals at varying temperatures]. Minsk: Nauka i tehnika. 141 s. [In Russian]
- Geraldes A.M., Boavida M.J. 2004. What factors affect the pelagic Cladocerans of the mesoeutrophic Azibo reservoir? // Ann. Limnol. Vol. 40, № 2. P. 101–111.
- Gophen M. 1976. Temperature effect on lifespan, metabolism, and development time of *Mesocyclops leuckarti* (Claus) // Oecologia. Vol. 25. P. 271–277.
- Gophen M. 2013. The Impact of temperature elevation on the decline of cyclopoid populations in lake Kinneret (Israel) // The Journal of Ecology. Photon. Vol. 107. P. 233–239.
- Gophen M. 2015. Thermal preference by *Mesocyclops oregonus* (Onabamiro, 1957) // Open Journal of Ecology. Vol. 5. P. 15–21. <http://dx.doi.org/10.4236/oie.2015.S2002>
- Gorobiy A.N. 1974. Transformaciya zooplanktona Ivan'kovskogo vodohranilischa pri circuliacii ego cherez ohladitel'nyuyu sistemu Konakovskoy GRES. Vliyanie teplovih elektrostanciy na gidrologiyu i biologiyu vodoyomov [Influence of thermal power plants on hydrology and biology of waterbodies]. Materiali Vtorogo Simpoziuma. Borok, 26–28 avgusta 1974. Borok. S. 31–34. [In Russian]
- Goss L.B., Bunting D.L. 1963. *Daphnia* development and reproduction: responses to temperature // J. Therm. Biol. Vol. 8. P. 375–380.
- Grant M.A., Janzen F.J. 2003. Phenotypic variation in smooth softshell turtles (*Apalone mutica*) from eggs incubated in constant versus fluctuating temperatures // Oecologia. Vol. 134, № 2. P. 182–188.
- Gulyas P. 1980. The effect of temperature on the most frequent Cladocera and Copepoda species in lake Velenge // Aquacultura Hungarica. Vol. 2. P. 55–70.
- Halbach U. 1973. Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas as influenced by periodically oscillating temperature // Effects of temperature on the ectothermic organisms / Ed. Wieder W. Heidelberg; Berlin: Springer. P. 217–228.
- Hanazato T., Yasuno M. 1985. Effect of temperature in the laboratory studies on growth, egg development and first parturition of five species of Cladocera // Jpn. J. Limnol. Vol. 46, № 3. P. 185–191.
- Hann B.J., Zrum L. 1997. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure // Hydrobiologia. Vol. 357. P. 37–52.
- Hartly I.P., Hopkins D.W., Garnett M.H., Sommerkorn M., Wookey P. 2008. Soil microbial respiration in arctic soil does not acclimate to temperature // Ecol. Letters. Vol. 11. P. 1092–1100.
- Havens K.E., Pinto-Coelho R.M., Beklioglu M., Christoffersen K.S., Jeppesen E., Lauridsen T.L., Mazumder A., Méthot G., Alloul B.P., Tavşanoğlu U.N., Erdoğan Ş., Vijverberg J. 2014. Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics // Hydrobiologia. Vol. 743. P. 27–35. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-014-2000-8>
- Herzig A. 1984. Temperature and life strategies of *Diaphanosoma brachyurum*: an experimental study on development, growth and survival // Arch. Hydrobiol. Vol. 101. P. 143–178.
- Joshi D.S. Effect of fluctuating and constant temperatures on development, adult longevity and fecundity in the mosquito *Aedes krombeini* // J. Thermal Biol. 1996. Vol. 21, № 3. P. 151–154.
- Keen R. 1979. Effects of fluctuating temperature on duration of egg development of *Chydorus sphaericus* (Cladocera, Crustacea) // J. Therm. Biol. Vol. 4. P. 5–8.
- Keen R. 1973. A probabilistic approach to the dynamics of natural populations of Chydoridae (Cladocera, Crustacea) // Ecology. Vol. 54. P. 524–534.
- Kerfoot W.C. 1974. Net accumulation rates and the history of cladoceran communities // Ecology. Vol. 55. P. 51–61.
- Kerfoot W.C. 1975. Seasonal changes of Bosmina (Crustacea, Cladocera) in Frains Lake, Michigan: Laboratory observations of phenotypic changes induced by inorganic factors // Freshwater Biol. Vol. 5. P. 227–253.
- Khan P.M. 1965. The effect of constant and varying temperatures on the development of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) // Proc. Roy. Trish. Acad. Ser. B. № 64. P. 117–130.
- Kishi D., Murakami M., Nakano S., Maekawa K. 2005. Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web // Freshwater Biology. Vol. 50. P. 1315–1322.
- Kisiljov I.A. 1969. Plankton morey i kontinental'nih vodojomov [Plankton of seas and inland waters]. T. 1. L.: Nauka, 658 s. [In Russian]
- Kolosova E.G. 1975. Temperaturnyi factor i raspredelenie massovyh vidov Belomorskogo zooplanktona [The temperature factor and distribution of mass species of White Sea zooplankton] // Okeanologija. T. 15. Vip. 1. S. 129–133. [In Russian]
- Korineck V. 1960. Poznamky k cyclomorphose Bosmina longirostris (O.F.Müller, 1776) (Cladocera) // Acta Soc. Bohemoslov. Vol. 24. P. 234–245.

- Kozlova I.V. 1975. K biologii massovih vidov rakoobraznih iz raznotipnih ozor Srednego Urala [On the biology of common species of crustaceans of polytypic lakes of the Middle Urals] // Tr. ural'skogo otd. sib. NII ribn. hoz.-va. 1975. T. 9. S. 65–74. [In Russian]
- Kristensen T.N., Hoffmann A.A., Overgaard J., Sørensen J.G., Hallas R., Loeschcke V. 2008. Costs and benefits of cold acclimation in field-released *Drosophila* // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. Vol. 105. P. 216–221.
- Kwik J.K., Carter J.C.H. 1975. Population dynamics of limnetic Cladocera in a beaver pond // J. Fish. Res. Board Can. Vol. 32. P. 341–346.
- Lubimova T.S. 1979. K biologii massovih vidov planktonnih rakoobraznih gornogo ozera Arakul' (Juzhniy Ural) [On the biology of mass species of plankton crustaceans of mountain lake Arakul' (South Urals)] // Sb. nauch. tr. Ural'skogo otd. GosNIORH: Voprosy ribnogo hozjajstva na Urale. Vip. 10. S. 125–137. [In Russian]
- Luferova L.A., Monakov A.V. 1966. Zooplankton Ribinskogo vodohranilisha v 1956-1963 gg. [Zooplankton in the Rybinsk Reservoir in 1956-1963 years] // V kn.: Plankton i bentos vnutrennih vodojomov. L. S. 40–55. [In Russian]
- MacArthur J.W., Baille W.H. 1929. Metabolic activity and duration of life. I. Influence of temperature on longevity in *Daphnia magna* // J. Experim. Zool. Vol. 53. P. 221–242.
- Manujlova K.A. 1958. K voprosu o znachenii chislennosti bakteriy v razvitii vetvistousih rachkov v estestvennih usloviyah [To a question about the significance of the number of bacteria in the development of cladocerans in vivo] // DAN SSSR. T. 120, № 5. S. 1129–1132. [In Russian]
- McLaren I.A. 1974. Demographic study of vertical migration by a marine copepod // Am. Nat. Vol. 108. P. 91–102.
- McLaren J.A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration // J. Fish. Res. Board Canada. Vol. 20, № 3. P. 685–727.
- Manca M., Bernardi R., de Savia A. 1986. Effects of fluctuating temperature and light conditions on the population dynamics and the life strategies of migrating and non migrating *Daphnia species* // Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia "Dott. Marco De Marchi" - Pallanza. Vol. 244. P. 177–202.
- Metodicheskiye rekomendacii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyah na presnovodnih vodojomah. Zooplankton i ego produkcija [Guidelines for the collection and processing of materials in hydrobiological research on freshwater reservoirs. Zooplankton and its products]. 1982. / Pod red. G.G. Vinberga, G.M. Lavrent'evoy, L. 33 s. [In Russian]
- Metodika izuchenija biogeocenoza vnutrennih vidojomov [Methods of study of inland waters ecosystems] 1975. / Pod red. F.D. Morduhay-Boltovskogo. M.: Nauka, 240 s. [In Russian]
- Messenger P.S. 1964. The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid. *Teorioaphis maculate* // J. Econ. Entomol. Vol. 57, № 1. P. 141–153.
- Meyers D.G. 1984. Egg development of a Chydorid Cladoceran, *Chydorus sphaericus*, exposed to constant and alternating temperatures: significance to secondary productivity in fresh waters // Ecology. Vol. 65, № 1. P. 309–320.
- Minois N. 2001. Resistance to stress as a function of age in transgenic *Drosophila melanogaster* overexpressing Hsp70 // J. Ins. Physiol. Vol. 47, № 9. P. 1007–1012.
- Moore M., Folt C.L., Stemberger R.S. 1996. Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes // Archiv für Hydrobiologie. Vol. 135. P. 289–319.
- Nandini S., Sarma S.S.S. 2000. Lifetable demography of four cladoceran species in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) density // Hydrobiologia. Vol. 435. P. 117–126.
- Nandini S., Sarma S.S.S. 2003. Population growth of some genera of Cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels // Hydrobiologia. Vol. 491. P. 211–219.
- Nelson D.H., Hooper D.K. 1982. Thermal tolerance and preference of the freshwater shrimp *Palaemonetes kadiakensis* // J. Therm. Biol. Vol. 7. P. 183–187.
- Nelson D.O., Prosser C.L. 1979. Effect of preoptic lesions on behavioural thermoregulation of green sunfish, *Lepomis cyanellus*, and of goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Physiol. Vol. 129. P. 193–197.
- Novakova J. 1976. Development and growth of three species of the genus *Ceriodaphnia* // Rigor. Thesis. Faculty of Science, Charles University, Prague, 46 pp. [in Czech].
- Orcutt J.D., Porter K.G. 1983. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. Vol. 28, № 4. P. 720–730.
- Park T. 1934. Studies in population physiology: effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum* // J. Exp. Zool. Vol. 68. P. 167–182.
- Perrow M.R., Jowitt A.J.D., Stansfield J.H., Phillips G.L. 1999. The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow restoration // Hydrobiologia. Vol. 395/396. P. 199–210.
- Pilditch C.A., Grant J. 1999. Effect of temperature fluctuations and food supply on the growth and metabolism of juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*) // Mar. Biol. Vol. 134, № 2. P. 235–248.
- Precht H. 1973. Limiting temperatures of life function. In: Precht H., Christophersen J., Hensel H. & Larcher W. (eds.), Temperature and life. Berlin: Springer Verlag. P. 400–440.
- Renault A.D., Sigal Y.J., Morris A.J., Lehmann R. 2004. Soma-germ line competition for lipid phosphate uptake regulates germ cell migration and survival // Science. Vol. 305. P. 1963–1966. DOI:10.1126/science.1102421
- Rivjer I.K. 1992. Ekologija vetvistousih rakoobraznih v zimnih vodojomah [Ecology of Cladocera in winter waterbodies] // Sovremennye problemy izuchenija vetvistouchih rakoobraznyh. Sankt-Peterburg: Gidrometeoizdat, S. 65–80. [In Russian]

- Rivjer I.K. 1986. Sostav i ekologija zimnih zooplaktonnih soobschestv [The composition and ecology of winter zooplankton communities]. L.: Nauka. 160 s. [In Russian]
- Sarvala J. 1979. Effect of temperature on the duration of egg, nauplius and copepodite development of some freshwater benthic Copepoda // *Freshwater Biol.* Vol. 9. P. 515–534.
- Sarviro V.S. 1983. Ekologicheskaja ocenka vlijanija termicheskikh kolebaniy na parametry rosta bikoplava *Gammarus lacustris* Sars. [Environmental impact assessment of thermal vibrations on the growth parameters of amphipod *Gammarus lacustris* Sars.] // *Gidrobiol. Zhurn.* T. 19. Vyp. 4. S. 71–73. [In Russian]
- Sarviro V.S. 1977. Ob opredelenii temperaturnogo optimuma poikilothermnykh zhivotnykh [On the determination of the temperature optimum of poikilotherms] // *Ekologija.* T. 18. № 1. S. 14–18. [In Russian]
- Sarviro V.S. 1985. Temperaturnaja zavisimost' prodolzhitel'nosti razvitiya i udel'noy skorosti rosta nepolovozrelih samok *Daphnia longispina* O.F.Müller (Crustacea, Cladocera) v sadkovykh eksperimentakh [Temperature dependence of the development duration and specific growth rate of immature female *Daphnia longispina* O.F.Müller (Crustacea, Cladocera) in cage experiments] // *Gidrobiol. Zhurn.* T. 21. Vip. 3. S. 28–33. [In Russian]
- Sharitz R.R., Luvall J.C. 1978. Growth of duckweed under constant and variable temperatures // *Energy and environmental stress in aquatic systems. DOE Symp. Ser. (CONF-771114).* Springfield: Nat. tech. inf. serv. 410 p.
- Shelford V.E. 1927. An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate // *Bull. Illinois Nat. Hist. Survey.* Vol. 16. P. 307–440.
- Somero G.N., Hochachka P.W. 1971. Biochemical adaptation to the environment // *Amer. Zool.* V. 11. P. 159–172.
- Stansfield J.H., Perrow M.R., Tench L.D., Jowitt A.J.D., Taylor A.A.L. 1997. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure // *Hydrobiologia.* Vol. 342/343. P. 229–240.
- Tappa D.W. 1965. The dynamics and the association of six limnetic species of *Daphnia* in Aziscoos Lake, Maine // *Ecol. Monogr.* Vol. 35. P. 395–423.
- Thorp J.H., Wineriter S.A. 1981. Stress and growth response of juvenile crayfish to rhythmic and arrhythmic temperature fluctuations // *Arch. Environm. Contam. Toxicol.* Vol. 10. P. 69–77.
- Velichko A.N. 1982. Vliyanie podograva na produkciju massovykh vidov vetvistousih rachkov Ivan'kovskogo vodohranilisha [Effect of heating on the products of mass species of cladocerans of Ivan'kovskogo water reservoir // *Ecology of aquatic organisms Upper Volga reservoirs*] // *Ekologija vodnykh organizmov Verhnevolzhskikh vodohranilish.* L.: Nauka. S. 123–143. [In Russian]
- Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Golovanova E.V. 2002. Kriticheskiy teplovoy maksimum *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (Crustacea: Cladocera) v prirode i eksperimente [Critical thermal maximum of *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (Crustacea: Cladocera) in nature and experiment] // *Biol. vnutr. vod.* № 4. S. 45–50. [In Russian]
- Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Koreneva E.A., Kurbatova S.A. 1996. Mechanisms of homeostasis and regulation of the dynamics of ecological systems studies using zooplankton communities of microcosms // *Sustainable development: System analysis in ecology. 2nd Practical Conference (Sevastopol, Ukraine, September 9–12, 1996). Conference Abstracts.* Sevastopol. P. 92–93.
- Verbitsky V.B., Koreneva E.A., Kurbatova S.A., Verbitskaya T.I. 2001. Reakciya zooplanktona na temperaturnye vozdeystviya: dinamika chislennosti i reakcii dominiruyuschiykh vidov [The response of zooplankton to temperature effects: population dynamics and the reaction of the dominant species] // *Biol. vnutr. vod.* № 2. S. 85–92. [In Russian]
- Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G., Koreneva E.A., Kurbatova S.A. 1995. Ispol'zovanie metoda stupenchatih narushajuschiykh vozdeystvij dlia ocenki vozmozhnykh perestroek v structure zooplanktona pri termal'nom zagryazneniji vodojmov [The use of step-violating actions to assess the possible rearrangements in the structure of zooplankton at the thermal pollution of water bodies] // *V sb. Problemi racional'nogo ispol'zovaniya bioresursov vodohranilish. Materiali mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii 6–8 sentiabria 1995 g., Kiev.* S. 94–95. [In Russian]
- Vijverberg J. 1980. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands // *Freshwater Biol.* Vol. 10. P. 317–340.
- Watanabe A. 1960. List of algal strains in collection at the institute of applied microbiology, University of Tokyo // *Gen. Appl. Microbiol.* Vol. 6. P. 238–292.

REACTIONS OF ZOOPLANKTON ON TEMPERATURE EFFECTS.

I. INFLUENCE OF THE NONPERIODIC TEMPERATURE CHANGES ON THE POPULATION DYNAMICS OF CLADOCERA

V. B. Verbitsky, S. A. Kurbatova, T. I. Verbitskaya

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru*

Population dynamics in chronic experiments in microcosms for 63 days were researched at six dominant species of freshwater Cladocera, living in similar environmental conditions in the littoral of the Rybinsk reservoir. We tested various non-cyclic temperature changes, taking into account the peculiarities of their characteristics

(direction, magnitude and duration of changes). Reactions *Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus* and *Scapholeberis mucronata* depended both on temperature impact strength factor and by its orientation (heating or cooling). On the growth and maintenance of high-level abundance of heat-loving species *Ceriodaphnia quadrangula* also influenced not only the absolute value of the environment temperature, but its step changes. The two other thermophilic species – *Diaphanosoma brachyurum* and *Chydorus sphaericus* traced quite clear link the abundance with the environmental temperature: minimum abundance observed in a low temperature options, and the maximum increase in the abundance of - in the high temperature variants. The six studied species Cladocera identified two types depending of the population dynamics from the temperature sum. Development of the population in the first group of species (*Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*) can both stimulated and inhibited by variables temperatures compared with constant temperatures. As a result, graphs showing the relationship between the population abundance and the sum of temperatures in these species are similar to the logistic curve. For the second group of species (*Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula* and *Chydorus sphaericus*), which can be characterized as a thermophilic, crucial for the development of the population is the degree of heating the water. Their graph showing the relationship between the population abundance and the sum of temperatures has an exponential form. Any temperature changes in specified ranges (15–20°C, 20–25°C, 15–25°C), or have no effect on population dynamics, or inhibit development of the population as compared with the upper value of the investigated temperature range.

Keywords: abundance dynamics, sum of temperatures, Cladocera

РЕАКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА НА ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ. II. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ДОЗИРОВАННЫХ СТУПЕНЧАТЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ ДЛЯ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ

В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая, О. А. Малышева, О. Г. Виноградова

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

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru

Проведено исследование реакций зоопланктона микрокосмов на ступенчатые изменения температуры с шагом в 5 и 10°C. Получены количественные данные по динамике численности и динамике состава доминирующего комплекса видов в зависимости от силы, продолжительности и направленности воздействия температурного фактора. Показано, что в период адаптации к условиям микрокосмов, в вариантах с температурой воды 15°C и при повышении на 5°C с последующим поддержанием ее на этом уровне, из состава зоопланктоценозов выпал ряд видов, после чего произошла стабилизация видовой структуры. При повышении температуры на 10°C, независимо от времени воздействия, стабилизация видового состава сообщества микрокосмов не наступала. Выявлена высокая лабильность некоторых видов на изменения условий среды, что наглядно проявилось в быстрой перегруппировке вариантов в кластеры после каждого воздействия. Анализ структурных перестроек в зависимости от силы воздействия показал, что даже недельное пребывание при температуре 25°C (при переводе из 15°C) приводит к необратимым изменениям в зоопланктонных сообществах. Показано, что метод дозированных ступенчатых воздействий позволяет экспериментально и количественно исследовать динамику структуры зоопланктонных сообществ, и может использоваться при исследовании проблем устойчивости, гомеостаза и нормы реакции популяций и сообществ гидробионтов.

Ключевые слова: ступенчатые изменения температуры, популяционная динамика, микрокосм, видовая структура, видовое разнообразие.

ВВЕДЕНИЕ

Структура любого сообщества в значительной мере формируется воздействующим на него комплексом абиотических и биотических факторов среды. Так, было показано, что влияние на зоопланктонные сообщества оказывают такие абиотические факторы, как мутность [Zettler, Carter, 1986; Hart, 1988; 1990; Kimmel et al., 1990; Kirk, 1991; Loughheed, Chow-Fraser, 1998], жесткость [Carter et al., 1980] и pH воды [Yan et al., 1996], площадь обитания [Browne, 1981] и температура [Hecky et al., 1984; Galkovskaja, 1987; Hart, 1988; Gulati et al., 1992; Betsill, van den Avyle, 1994]. Из биотических факторов на структуру зоопланктонных сообществ существенно влияют пресс хищных рыб [Brooks, Dodson, 1965; Cristoffersen et al., 1993; Ronneberger et al., 1993; Loughheed, Chow-Fraser, 1998] и доступность кормовых объектов [Starkweather, Bogdan, 1980; McCauley, Kalff, 1981; Stemberger, 1981; Chow-Fraser, Knoechel, 1985; Chow-Fraser, 1986; Zurek, Bucka, 1994].

Таким образом, даже неполный обзор исследований позволяет сделать достаточно обоснованный вывод, что в структурных перестройках сообществ заключен интегральный ответ на весь комплекс воздействий среды [Алимов, 1986, 1989 (Alimov, 1986, 1989)]. Следовательно, анализ этих перестроек может дать довольно полную информацию о последствиях любого нарушающего воздействия на экосистему. При этом, если исходить из из-

вестного постулата, что в стрессовых ситуациях экологические системы прежде всего меняют свою структуру, обеспечивая сохранение внешних функций [Одум, 1975 (Odum, 1975)], то вполне допустимо и логично в качестве критерия для оценки их состояния использовать информационные показатели [Михайловский, 1988 (Mihaylovsky, 1988)], в том числе показатели видового разнообразия [Arnott et al., 1998]. Исходя из этого, на примере температурного фактора мы исследовали реакции модельных зоопланктонных сообществ на нарушающие воздействия различной силы и продолжительности.

В нашей предшествующей работе (см. Вербицкий и др., наст. сб.) были проанализированы количественные данные по динамике численности и динамике состава доминирующего комплекса видов в зависимости от силы, продолжительности и направленности воздействия температурного фактора. Определены оптимальные и критические значения температуры, а также выявлены температурные режимы, которые способствуют быстрому росту численности доминирующих видов.

Цель данной работы заключалась в выявлении наличия связей между величиной, продолжительностью и направленностью действия температурного фактора, и значениями показателей, характеризующих состояние и динамику видовой структуры зоопланктонных сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При выполнении работы использовали метод экспериментального моделирования сукцессии зоопланктонных сообществ в микрокосмах, позволяющий создавать условия, приближенные к реальным на водоемах и метод ступенчатых нарушающих воздействий. Для анализа использовали результаты хронических (продолжительностью 30 суток) экспериментов в микрокосмах, в ходе которых исследовались реакции популяций зоопланктона на дозированные температурные воздействия.

В качестве микрокосмов служили аквариумы, объемом 20 л (44×21×22 см), с периодической (1 раз в трое суток) сменой 2/3 объема воды. Аквариумы были установлены в помещении при рассеянном солнечном освещении с дополнительной подсветкой лампами дневного света в течение 15 часов (с 7 до 22 час). Отловленный в пруду зоопланктон, очищенный от крупных и хищных форм (насекомых и их личинок, водных клещей и др.) помещали в аквариумы в количестве, сопоставимом с его плотностью в водоеме. Все микрокосмы для обеспечения термостатирования находились в залитых водой пластиковых лотках, в которых поддерживался определенный температурный режим. Регулирование температурных режимов в микрокосмах согласно схеме эксперимента проводили путем перестановок аквариумов из лотка с одной температурой в лоток с другой температурой. Время прогрева аквариума в зависимости от разницы начальной и конечной температур составляло от 3 до 6 час. Отклонения температуры от заданных значений достигали ±0.5–1.0°C.

Кормление зоопланктона осуществлялось аналогично описанному выше (см. Вербицкий и др., наст. сб.)

Эксперимент был поставлен таким образом, чтобы исследовать эффект силы, продолжительности и направленности воздействия температурного фактора на популяции организмов зоопланктона. Под силой воздействия в данном случае авторы понимали разность между начальной и конечной температурами при ее изменении, под направленностью – нагрев или охлаждение воды в микрокосмах.

За контрольный принимали вариант с температурой 15°C (вариант I), которая соответствовала исходной при начале эксперимента. В качестве воздействующего фактора применяли нагрев воды на 5 и 10°C.

Так как известно, что при пересадке зоопланктонных организмов из природных биотопов в микрокосмы первые 7–10 суток идет процесс акклимации сообщества к новым условиям обитания, сопровождающийся структурными перестройками, в течение первой недели никаких манипуляций с ними не производили. Схему эксперимента и порядок отбора и обработки проб см. выше в (см. Вербицкий и др., наст. сборник). Для выяснения эффекта силы воздействия (величины нагрева воды) на структуру экспериментальных сообществ проводили попарное сравнение вариантов II и IV, III и VII. Для определения эффекта времени воздействия (периода нагрева воды) сравнивали вариант II с III, варианты V и IV с VII. Кроме того, были поставлены варианты с комбинированным воздействием (VI и VIII) для оценки влияния переходного (акклимационного) периода на процесс структурных перестроек (в сравнении с вариантом VII). Для оценки величины реакции (отклика) анализируемых сообществ на примененные воздействия использовали кластерный анализ, индекс видового разнообразия, а также индекс близости видовой структуры.

В качестве индекса видового разнообразия использовали показатель (H), основанный на функции Шеннона [Шеннон, 1963 (Shannon, 1963); Левич, 1977 (Levich, 1977)]:

$$H = - \sum 2p(i) * \log p(i),$$

где H – разнообразие структуры сообщества, бит; p(i) – доля i-го вида по численности или по биомассе.

Индекс Шеннона нами выбран как один из наиболее простых и в то же время информационно насыщенных параметров, позволяющих охарактеризовать сообщество [Бигон и др., 1989 (Bigon et al., 1989); Сметанин и др., 1983 (Smetanin et al., 1983); Терещенко и др., 1993 (Tereshchenko et al., 1993); Verbitsky, Tereshchenko, 1996]. Индекс Шеннона, концентрируя информацию о структуре сообщества, позволяет выявить общую тенденцию развития системы. Динамика этого показателя описывает динамику структурных изменений в системе. Из большого числа индексов разнообразия этот индекс наиболее оптимален, поскольку он отвечает условию аддитивности информации о разнообразии различных иерархических уровней сообщества [Pielou, 1966; 1977; Терещенко и др., 1994 (Tereshchenko et al., 1994)]. При формальном использовании количественных методов может показаться, что этот индекс плохо отражает структурные перестройки в сообществах. Например, при

смене ролей доминанта и субдоминанта, он может не измениться. Однако процесс перестройки в сообществе происходит не одномоментно, а имеет некоторую протяженность во времени и сопровождается изменениями численности обоих видов. Все это сказывается на динамике индекса разнообразия, что хорошо выявляется при достаточно частом отборе проб.

Поскольку для определения биомассы различных видов зоопланктона применяются пересчетные коэффициенты, имеющие порой большие погрешности, нами в расчетах использованы исходные данные по численности видов. К тому же в данной работе нас интересовали не абсолютные значения, а разница между индексами разнообразия контрольных и экспериментальных сообществ. Поэтому данные по численности мы посчитали более приемлемыми, чем рассчитанные по ним данные по биомассе.

Для анализа сходства видовых структур сообществ использовали метод кластеризации

[Лакин, 1990 (Lakin, 1990)], позволяющий вести пошаговое выделение кластеров (агломеративный иерархический анализ), а также индекс близости видовой структуры Чекановского-Сьеренсена (I_{cs}) в количественной форме [Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]:

$$I_{cs} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^s (Dp_i),$$

где Dp_i – разность долей i -го вида в сравниваемых выборках, S – общее число видов в сравниваемых выборках.

Значение показателя I_{cs} лежит в пределах от 0 до 1. При одинаковом качественном составе и количественных соотношениях видов в двух сообществах этот показатель равен 1. По мере нарастания различий между сообществами его значение уменьшается и достигает 0 при полном различии видового состава сравниваемой пары выборок.

Все расчеты вели с использованием R-статистического пакета, версии 3.2.2 (R Development Core Team 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав исходного зоопланктона

Исходный зоопланктон, помещенный в экспериментальные лотки, содержал 54 вида зоопланктонных организмов. В том числе 7 видов циклопов, 6 видов диаптомид, 20 видов ветвистоусых ракообразных и 21 вид коловраток. Суммарная исходная численность зоопланктона во всех повторях колебалась в пределах 130–180 экз./л. В зоопланктонном комплексе доминировала *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785) (по вариантам от 44 до 56% суммарной численности), субдоминантами были *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) (14–28%) и *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (6–12%). На долю остальных видов приходилось от 0.1 до 5% суммарной численности зоопланктона.

Помимо названных выше доминантных и субдоминантных, обычными видами в большинстве вариантов были веслоногие ракообразные *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Heterocope* sp. и *Eudiaptomus denticornis* Nierreiski, 1887, ветвистоусые ракообразные *Diaphanosoma brachyurum* (Levin, 1848), *Alona rectangula* Sars, 1862 и *Alonella exisa* (Fischer, 1854), коловратки *Keratella quadrata* (Müller, 1786), *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Lecana lunaris* (Ehrenberg, 1832), *Lepadella* sp., *Polyarthra dolychoptera* (Idelson, 1952), *Trichocerca* sp. Остальные виды встречались в единичных экземплярах.

Численность экспериментальных сообществ зоопланктона

Известно, что при любых слабых нарушающих воздействиях на сообщество, его первой реакцией является изменение численности организмов. При последующем усилении или увеличении времени воздействия происходит выпадение наиболее чувствительных видов. На рис. 1а представлены графики усредненных по вариантам данных по динамике общей численности зоопланктона экспериментальных микрокосмов. Видно, что максимальный рост численности наблюдался в варианте VIII при недельной акклимации в 20°C с последующим прогревом воды до 25°C (прямой ступенчатый режим) и при обратном ступенчатом режиме изменения температуры – в течение одной недели прогрев с 15 до 25°C с последующим охлаждением до 20°C (вариант VI). В варианте V со стабильной оптимальной температурой 20°C численность зоопланктона к концу эксперимента снизилась в два раза по сравнению с названными выше вариантами. При всех остальных температурных режимах численность была еще ниже. Длительное пребывание при 25°C (вариант VII) приводило к наибольшему угнетению развития зоопланктона. Анализ достоверности различий между вариантами, проведенный по всем повторам по критерию Колмогорова-Смирнова, выявил наличие достоверных различий ($P < 0.05$) между вариантами

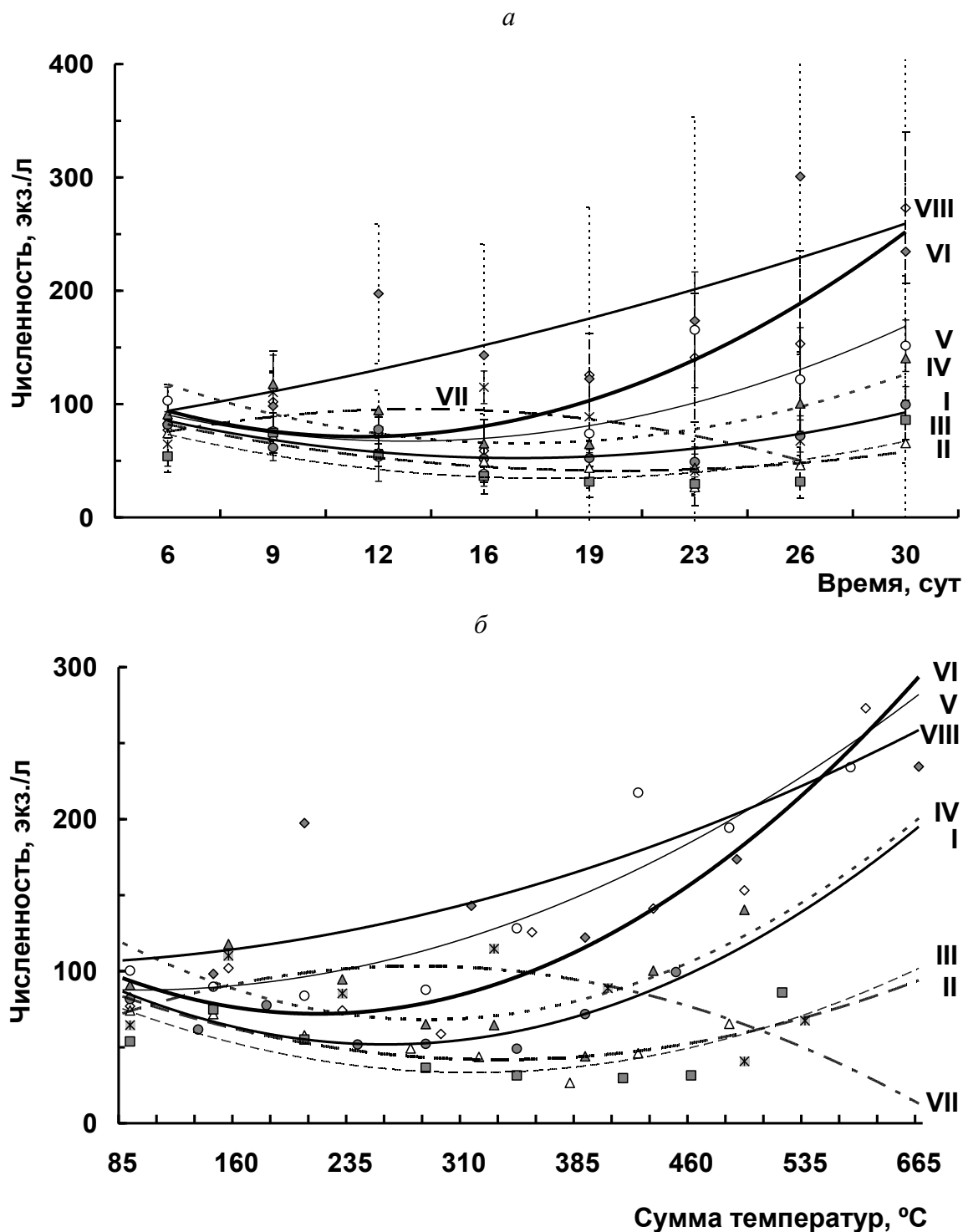


Рис. 1. Динамика численности зоопланктона в микрокосмах в течение эксперимента (*a*) и в зависимости от суммы температур (*б*). I–VIII – варианты опытов; вариант I – 15→15→15→15°C, вариант II – 15→20→15→15°C, вариант III – 15→20→20→15°C, вариант IV – 15→25→15→15°C, вариант V – 15→20→20→20°C, вариант VI – 15→25→20→20°C, вариант VII – 15→25→25→15°C, вариант VIII – 15→20→25→25°C.

Fig. 1. Dynamics of zooplankton abundance in microcosms during experiment (*a*) and depending on the sum of temperatures (*б*). I–VIII – variants of experiences; variant I – 15→15→15→15°C, variant II – 15→20→15→15°C, variant III – 15→20→20→15°C, variant IV – 15→25→15→15°C, variant V – 15→20→20→20°C, variant VI – 15→25→20→20°C, variant VII – 15→25→25→15°C, variant VIII – 15→20→25→25°C.

ми I и III, вариантами II и V, III и V, а также отличие варианта VIII от всех вариантов, кроме варианта VI. Анализ динамики численности

зоопланктона был проведен и относительно календарных дней, и относительно градусо-дней, представленных в виде суммы темпера-

тур (см. Вербицкий и др., наст. сб.). На рис. 1б представлены те же графики динамики численности, что и на рис. 1а, но не относительно времени, а относительно рассчитанных сумм температур. На этом графике видно, что максимальный рост численности наблюдался не только в вариантах VI и VIII, но и в варианте V при температуре воды 20°C. Постоянное пребывание при 15°C (вариант I), так же, как и резкий прогрев воды на 10°C в течение недели с последующим возвращением температуры к исходной, равной 15°C (вариант IV), тормозили на 20–33% рост численности зоопланктона по сравнению с вариантами V, VI и VIII. Недельное (вариант II) и двухнедельное (вариант III) пребывание зоопланктона при 20°C с последующим снижением температуры воды до 15°C, как и прогрев воды до 25°C в течение 2-х недель (вариант VII), приводили к еще более сильному снижению численности (в 5–6 раз).

Таким образом, высокой численности зоопланктон достигал как при постоянной оптимальной температуре воды, так и при ступенчатых режимах изменения температуры.

Видовая структура экспериментальных сообществ и ее динамика

Структурные перестройки экспериментальных сообществ. Известно, что любое сообщество в ходе длительного исследования претерпевает определенные серийные изменения. Поэтому мы оценивали структурные перестройки в сообществах микрокосмов по сравнению их с контрольным вариантом и между собой в каждую дату наблюдений. Материалом для построения кластеров служили коэффициенты сходства между матрицами численности всех видов зоопланктона за каждую дату отбора проб.

Проведенный анализ различий между повторами внутри вариантов и между вариантами в начальный период исследования, когда все экспериментальные сообщества в ходе адаптации к эксперименту находились в сходных условиях, подтвердил правомочность такого подхода, показав высокое сходство структуры сообществ.

На рис. 2 представлены результаты обработки для дат, сразу следующих за изменением температурного режима. Видно, что на 2-е сутки после начала воздействия в отдельный кластер выделяются варианты I–III, V и VIII, т.е. все варианты с температурами 15–20°C. Варианты с повышенной температурой (IV, VI и VII) далеко отстоят от первой группы. На 16-е сутки, т.е. на вторые сутки после

Рис. 2. Дендрограммы сходства видового состава экспериментальных сообществ зоопланктона при различных температурных воздействиях на вторые сутки после начала воздействия (9-е сут от начала эксперимента). По оси абсцисс – варианты, по оси ординат – Эвклидовы расстояния.

Fig. 2. Schedules of similarities of specific structure of experimental zooplankton communities at various temperature influences for the second day after the beginning of influence (9-th day from the beginning of experiment). On an axis X – variants, on an axis of ordinates – Euclid distances.

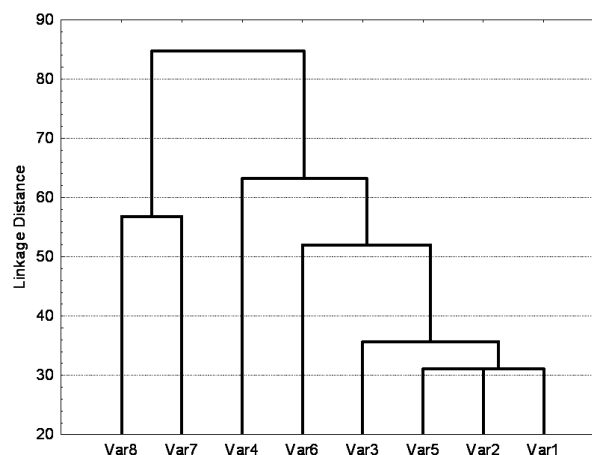
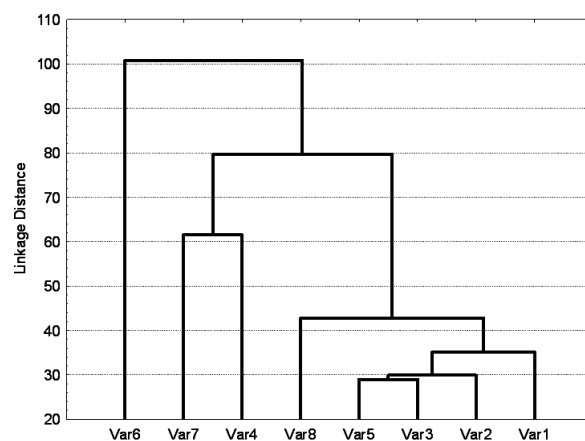


Рис. 3. Дендрограммы сходства видового состава экспериментальных сообществ зоопланктона при различных температурных воздействиях на вторые сутки после окончания недельного воздействия (на 16-е сут). Обозначения как на рис. 2.

Fig. 3. Schedules similarities of specific structure of experimental zooplankton communities at various temperature influences for the second day after the termination of week influence (on 16-th day). Designations as on fig. 2.



прекращения недельного воздействия, в один кластер группируются все варианты, кроме VII и VIII, в которых сохраняется температура 25°C (рис. 3).

Внутри большого кластера можно выделить еще одну группу наиболее тесно связанных вариантов, в которых температура поддерживалась равной 15°C (I) или 20°C (III и V), или была за 2 дня до того снижена с 20 до 15°C (II).

На 26-е сутки, в конце эксперимента, в один кластер группируются варианты кон-

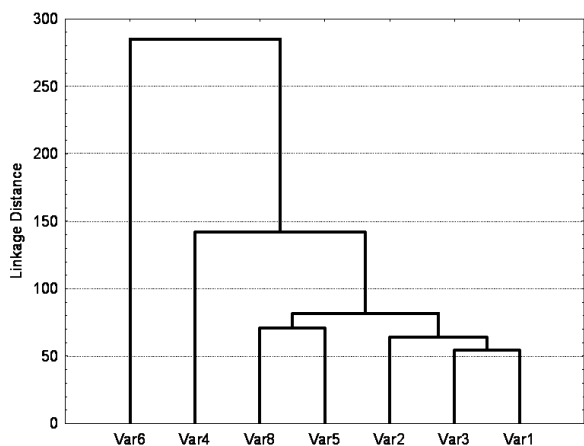


Рис. 4. Дендрограммы сходства видового состава экспериментальных сообществ зоопланктона при различных температурных воздействиях в конце эксперимента. Обозначения как на рис. 2.

Fig. 4. Schedules similarities of specific structure of experimental zooplankton communities at various temperature influences in the end of experiment. Designations as on fig. 2.

трольный (I), с недельным (II) и двухнедельным (III) нагревом воды до 20°C а во второй – варианты с двухнедельным нагревом воды до 25°C (VII) и со ступенчатым нагревом воды до 25°C (VIII). Остальные варианты отстоят отдельно (рис. 4).

Анализ видовой структуры экспериментальных сообществ. Проведенный нами расчет индекса близости видовой структуры зоопланктонных сообществ микроекосмов в начале и в конце эксперимента в целом не противоречит результатам, полученным при кластерном анализе, хотя некоторые отличия все же наблюдались. Исходный зоопланктон в микроекосмах был достаточно близок по соотношению видов (табл. 1).

Наибольшие отличия от остальных вариантов были отмечены только в варианте VIII, но и они не превышали 19%. Остальные варианты различались на 5–10%. В конце эксперимента различия между вариантами были существенны и достигали 72% (табл. 2).

Из таблицы видно, что варианты с недельным воздействием (II и IV) к концу эксперимента мало отличаются от контроля, что говорит об определенной обратимости подобных кратковременных воздействий.

Таблица 1. Показатель сходства видового спектра зоопланктонных сообществ в начале эксперимента

Table 1. A parameter of similarity of a specific spectrum of zooplankton communities at the beginning of experiment

II	0.93						
III	0.91	0.90					
IV	0.91	0.90	0.91				
V	0.93	0.92	0.94	0.91			
VI	0.93	0.92	0.92	0.95	0.91		
VII	0.93	0.91	0.90	0.93	0.92	0.93	
VIII	0.84	0.83	0.81	0.83	0.84	0.82	0.86
	I	II	III	IV	V	VI	VII

Таблица 2. Показатель сходства видового спектра зоопланктонных сообществ в конце эксперимента

Table 2. A parameter of similarity of a specific spectrum of zooplankton communities at the end of experiment

II	0.78						
III	0.60	0.65					
IV	0.81	0.70	0.68				
V	0.49	0.41	0.68	0.64			
VI	0.26	0.28	0.51	0.51	0.69		
VII	0.56	0.49	0.58	0.72	0.67	0.74	
VIII	0.37	0.38	0.60	0.42	0.71	0.47	0.43
	I	II	III	IV	V	VI	VII

Но в то же время, сильное сублетальное воздействие (прогрев до 25°C), как мы уже указывали выше, независимо от его продолжительности, вносит в структуру сообществ такие изменения, последствия которых сохраняются до конца эксперимента. В результате показатель сходства видового спектра между этими вариантами оказывается достаточно высоким (0.72 между IV и VII, 0.74 между VI и VII вариантами).

Несомненный интерес представляет вариант VIII, в котором перевод сообщества из исходной температуры 15°C к температуре 25°C проводился не скачкообразно (на 10°C), как в вариантах IV, VI и VII, а ступенчато, с промежуточной акклимацией при 20°C. Структура этого сообщества отличалась от всех проанализированных вариантов, кроме варианта V, в котором поддерживалась постоянная, оптимальная для данного набора видов, температура 20°C.

Видовое разнообразие экспериментальных сообществ. Известно, что при со-

держании зоопланктона в микрокосмах происходит определенное обеднение видового состава. Из сообщества выпадают виды, которым экспериментальные условия не подходят по той или иной причине. Поэтому, для выявления реакции сообществ на примененные внешние воздействия (нагрев или охлаждение воды) и исключения из анализа эффекта влияния других условий эксперимента, мы провели сравнение значений индекса видового разнообразия между экспериментальными сообществами и контрольным, в качестве которого приняли вариант с пониженной температурой, равной температуре воды в водоеме (вариант I). Таким образом, мы, по сути, анализировали изменения, появляющиеся в видовом разнообразии сообществ в ответ на воздействия.

Нагрев воды во всех анализируемых вариантах приводил к отклонению разнообразия от контрольного варианта. При этом большей силе воздействия, т.е. более сильному нагреву, соответствовали наибольшие отклонения разнообразия (рис. 5).

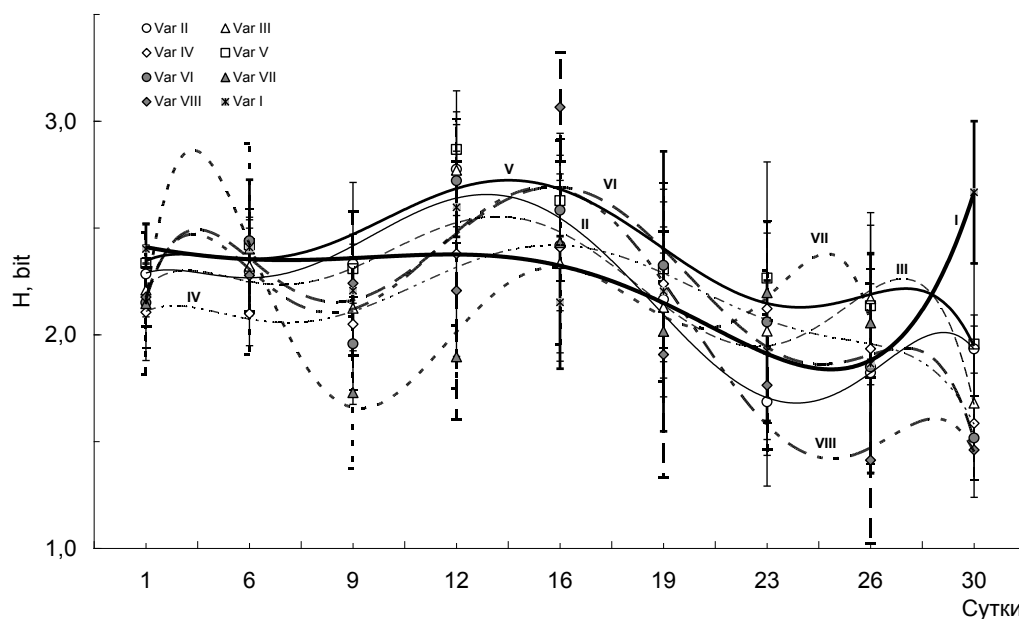


Рис. 5. Динамика индекса видового разнообразия зоопланктона в микрокосмах. Средние и их стандартные среднеквадратичные отклонения. Обозначения как на рис. 1.

Fig. 5. Dynamics of an index of a zooplankton specific variety in microcosms. Averages and their standard root-mean-square deviations. Designations as on fig. 1.

Во всех вариантах в первые 9–11 суток наблюдались небольшие колебания индекса разнообразия на уровне, близком к исходному. Начиная с 16-х суток во всех вариантах, кроме контрольного, шло снижение показателя разнообразия, связанное с увеличением в сообществах степени доминирования отдельных видов. Следует отметить, что при анализе динамики индекса разнообразия среди всех вариан-

тов вновь выделяется вариант VIII, со ступенчатым прогревом воды, где отмечены не только максимальные значения индекса, но и максимальные отклонения индекса от контрольного варианта. По остальным вариантам по мере нарастания силы воздействия увеличивалась и величина отклонения значений индекса Шеннона от контрольного варианта (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что структурные перестройки в сообществе зависят от силы и времени (экспозиции) действия примененного фактора. Это в полной мере относится и к температурному фактору, поскольку среди факторов среды, непосредственно влияющих на формирование структуры сообщества зоопланктона, температура является, безусловно, одним из важнейших [Betsill, van den Avyle, 1994; Hart, 1988; Hecky et al., 1984; Galkovskaja, 1987; Gulati et al., 1992]. Например, ряд исследователей именно различиями в температуре воды на разных участках водоема, а также изменениями температурного режима, объясняет пространственное распределение и сезонную последовательность развития видов кладоцер [Тарра, 1965; Allan, 1977].

Полученные нами экспериментальные

данные вполне подтверждают данный вывод. Так, результаты кластерного анализа свидетельствуют, что нагрев воды с 15 до 25°C оказывает настолько сильное воздействие на зоопланктон, что уже на третьи сутки оно проявляется на уровне структуры сообщества. Последствия недельного пребывания при 25°C прослеживаются на протяжении всего последующего периода наблюдений. В то же время последствия пребывания в течение недели при 20°C после 15°C начинают проявляться на уровне структуры сообщества только через две недели после начала воздействия, т.е. через неделю после его прекращения. Такие отсроченные эффекты мы предложили называть “эффектами отсроченного действия фактора” [Вербицкий, 2008 (Verbitsky, 2008)].

Таблица 3. Значения отклонений индекса Шеннона в опытных вариантах от контрольного варианта I

Table 3. Values of deviations of Shannon's index in experience variants from control variant I

Вариант Variant	Разница, бит/экз. Distinction, bit/ind.	Разница, % Distinction, %
II (15→20→15→15)	1.8	48.4
III (15→20→20→15)	2.2	56.8
V (15→20→20→20)	2.4	61.8
VI (15→25→20→20)	2.5	65.8
IV (15→25→15→15)	2.6	69.2
VII (15→25→25→15)	2.7	70
VIII (15→20→25→25)	3.8	100

Быстрая перегруппировка вариантов в кластеры после примененных воздействий свидетельствует о достаточно высокой пластичности зоопланктонных сообществ и их быстрой реакции на изменение температурных условий, что соответствует данным полевых наблюдений за природными сообществами. Так, было показано, что снижение температуры воды оказывает не только отрицательное влияние на биомассу зоопланктона, но и вызывает изменения в структуре зоопланктонных сообществ [Hecky et al., 1984; Patalas, Salki, 1984; Marzolf, 1990; Campbell et al., 1998].

Суммируя результаты анализа индекса видового сходства, можно сказать, что они в целом согласуются с результатами кластерного анализа, хотя наблюдаются и отдельные несовпадения. В то же время наши выводы не противоречат известным данным по температурным условиям развития зоопланктонных организмов водоемов умеренной зоны [см. Вербицкий и др., 2001 (Verbitsky et al., 2001)].

Анализ динамики разнообразия экспериментальных сообществ зоопланктона показал, что при оптимальных температурных режимах (температура, близкая к 20°C и перепады в 5°C, сопоставимые с природными суточными перепадами в водоемах умеренной зоны), начиная с 12–16 суток, наблюдалось снижение величины индекса разнообразия. Причиной этого мы считаем увеличение степени доминирования отдельных видов, развитию которых благоприятствовали создаваемые температурные режимы. В то же время, пессимальные условия (пониженная температура или резкие перепады температур в сочетании с длительным сроком сильного прогрева) вызывали стабилизацию динамики разнообразия на одном уровне. В этих же вариантах была отмечена и минимальная общая численность зоопланктона, что подтверждает нашу оценку условий в этих вариантах как неблагоприятную.

Наоборот, при ступенчатом повышении температуры (вариант VIII) максимальные значения разнообразия сопровождались сравнительно высокими численностями зоопланктона. Этот пример демонстрирует, что на рост

и поддержание на высоком уровне численности разных видов зоопланктона влияют не только абсолютные значения температуры среды обитания, но и ее ступенчатые изменения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Метод дозированных ступенчатых воздействий позволил выявить общие закономерности сукцессии зоопланктонных сообществ микрокосмов. Так, максимальный рост численности наблюдался при постоянной температуре воды 20°C (V), в варианте с недельным прогревом воды при 25°C и последующим содержанием на протяжении 2-х недель при температуре 20°C (VI), и в варианте с обратным режимом – недельный прогрев при 20°C и последующее содержание в течение двух недель при 25°C (VIII).

Динамика видового состава зоопланктоценозов микрокосмов при температуре воды 15°C и при повышении на 5°C с последующим поддержанием ее на этом уровне, характеризовалась выпадением ряда видов в период адаптации к условиям микрокосмов и последующей стабилизацией видовой структуры. При повышении температуры на 10°C, независимо от времени воздействия, в сообществах зоопланктона проходили необратимые изменения,

в результате которых они не достигали равновесного состояния на протяжении всего периода эксперимента. Стабилизация видового состава не наступала. Наблюдаемая быстрая перегруппировка вариантов в кластеры после каждого воздействия свидетельствует о высокой лабильности некоторых видов на изменения температурных условий среды.

Анализ динамики видового разнообразия позволил определить интервал нахождения критической точки, после прохождения которой структура зоопланктоценозов претерпевает необратимые изменения по сравнению с контрольным вариантом (повышение температуры на 5°C на срок > 7 и < 14 суток).

Таким образом, примененный методический подход дозированных ступенчатых воздействий на сообщества микрокосмов позволяет экспериментально и количественно исследовать проблемы устойчивости, гомеостаза и нормы реакции популяций и сообществ гидробионтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
- Алимов А.Ф. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных // V съезд ВГБО. Тезисы докладов. Ч.1. Куйбышев. 1986. С. 132–133.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. М., 1989. 477 с.
- Вербицкий В.Б. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69, № 1. С. 44–156.
- Вербицкий В. Б., Коренева Е.А., Курбатова С.А., Вербицкая Т.И. Реакция зоопланктона на температурные воздействия: динамика численности и реакции доминирующих видов // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С. 85–92.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Левич А.П. Структура экологических сообществ // Биол. науки. 1977. Вып. 10. С. 63–74.
- Михайловский Г.Е. Описание и оценка состояний планктонных сообществ. М.: Наука, 1988. 214 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 650 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 531–537.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Об оптимальности информационной меры оценки биологического разнообразия сообществ // Биология и экология. Вып. 1. Днепропетровск. ДГУ. 1993. С. 40.
- Терещенко В. Г., Терещенко Л. И., Сметанин М. М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества. Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 86–97.
- Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: Иностранная литература, 1963. 830 с.
- Allan J.D. An analysis of seasonal dynamics of a mixed population of *Daphnia* and the associated cladoceran community // Freshwater Biol. 1977. Vol. 7, № 6. P. 505–512.
- Arnott Sh.E., Magnuson J.J., Yan N.D. Crustacean zooplankton species richness: single- and multiple-year estimates // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. Vol. 55. P. 1573–1582.
- Betsill R.K., van den Avyle M. Spatial heterogeneity of reservoir zooplankton: a matter of timing // Hydrobiologia. 1994. Vol. 277, № 1. P. 63–70.

- Brooks J.L., Dodson S.T. Predation, body size, and composition of the plankton // *Science* (Washington, D.C.). 1965. Vol. 150. P. 29–35.
- Browne R.A. Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central New York // *J. Biogeogr.* 1981. Vol. 8. P. 75–83.
- Campbell C.E., Knoechel R., Copeman D. Evaluation of factors related to increased zooplankton biomass and altered species composition following impoundment of a Newfoundland reservoir // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998. Vol. 55. P. 230–238.
- Carter J.C.H., Dadswell M.J., Roff J.C., Sprules W.G. Distribution and zoogeography of planktonic crustaceans and dipterans in glaciated eastern North America // *Can. J. Zool.* 1980. Vol. 58. P. 1355–1387.
- Chow-Fraser P. An empirical model to predict in situ grazing rates of *Diaptomus minutus* Lilleborg on small algal particles // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43. P. 1065–1070.
- Chow-Fraser P., Knoechel R. Factors regulating in situ filtering rates of Cladocera // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. Vol. 42. P. 567–576.
- Cristoffersen K., Riemann B., Klysner A., Sindergaard M. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water // *Limnol. Oceanogr.* 1993. Vol. 38. P. 561–573.
- Hart R.C. Zooplankton distribution in relation to turbidity and related environmental gradients in a large subtropical reservoir: patterns and implications // *Freshwater Biol.* 1990. Vol. 24, № 2. P. 241–263.
- Hart R.C. Zooplankton feeding rates in relation to suspended solids content: potential influences on community structure in a turbid reservoir // *Freshwater Biol.* 1988. Vol. 19, № 1. P. 123–129.
- Hecky R.E., Newbury R.W., Bodaly R.A., Patalas K., Rosenberg D.M. Environmental impact prediction and assessment: the Southern Indian Lake experience // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. Vol. 41. P. 720–732.
- Galkovskaja G.A. Planktonic rotifers and temperature // *Hydrobiologia* 1987. Vol. 147, № 1. P. 307–317.
- Gulati R.D., Ooms-Wilms A.L., Van Tongeren O.F.R., Postema G., Siewertsen K. The dynamics and role of limnetic zooplankton in Loosdrecht lakes (The Netherlands) // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 233, № 1. P. 69–86.
- Kimmel B.L., Lind O.L., Paulson L.J. Reservoir primary production. In *Reservoir limnology: ecological perspectives*. Edited by K.W. Thornton, B.L. Kimmel, and F.E. Payne. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1990. pp. 133–208.
- Kirk K.L. Inorganic particles alter competition in grazing plankton: the role of selective feeding // *Ecology*. 1991. Vol. 72. P. 915–923.
- Lougheed V. L., Chow-Fraser P. Factors that regulate the zooplankton community structure of a turbid, hypereutrophic Great Lakes wetland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998. Vol. 55. P. 152–161.
- Marzolf G.R. Reservoirs as environments for zooplankton. In *Reservoir limnology: ecological perspectives*. Edited by K.W. Thornton, B.L. Kimmel, and F.E. Payne. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1990. P. 195–208.
- McCauley E., Kalff J. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38. P. 458–463.
- Patalas K., Salki A. Effects of impoundment and diversion on the crustacean plankton of Southern Indian Lake // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. Vol. 41. P. 613–627.
- Pielou E.C. Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse // *The American Naturalist*. 1966. Vol. 100, № 914. P. 463–465.
- Pielou E.C. *Mathematical Ecology*. 1977. New York. 385 p.
- Ronneberger D., Kasprzak P., Krienitz L. Long-term changes in the rotifer fauna after biomanipulation in Hausee and its relationship to the crustacean and phytoplankton community // *Hydrobiologia*. 1993. Vol. 255/256, № 1. P. 297–340.
- Starkweather P.L., Bogdan K.G. Detrital feeding in natural zooplankton communities: discrimination between live and dead algal foods // *Hydrobiologia*. 1980. Vol. 73, № 1–3. P. 83–85.
- Stemberger R.S. A general approach to the culture of planktonic rotifers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38. P. 721–724.
- Tappa D.W. The dynamics and the association of six limnetic species of *Daphnia* in Aziscoos Lake, Maine // *Ecol. Monogr.* 1965. Vol. 35. P. 395–423.
- Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G. Using dynamics of diversity of fish and zooplankton communities to assess freshwater ecosystem conditions // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 322, № 1–3. P. 277–282.
- Zettler E.R., Carter J.C.H. Zooplankton community and species responses to a natural turbidity gradient in Lake Temiskaming, Ontario–Quebec // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43. P. 665–673.
- Zurek R., Bucka H. Algal size classes and phytoplankton–zooplankton interacting effects // *J. Plankton Res.* 1994. Vol. 10. P. 583–601.
- Yan N.D., Keller W., Somers K.M., Pawson T.W., Girard R.E. Recovery of crustacean zooplankton communities from acid and metal contamination: comparing manipulated and reference lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. Vol. 53. P. 1301–1327.

REFERENCES

- Alimov A.F. 1986. Strukturno-funkcional'nuy podhod k izucheniju soobshchestv vodnih zchivotnih [Structural and functional approach to the study of aquatic animal communities] // V s'ezd VGBO. Tezisy dokladov. Ch. I. Kujbushev. S. 132–133. [In Russian]
- Alimov A.F. 1989. Vvedenie v produkcionnuju gidrobiologiju [Introduction in Production Hydrobiology]. L.: Gidrometeoizdat, 1989. 152 s. [In Russian]
- Allan J.D. 1977. An analysis of seasonal dynamics of a mixed population of *Daphnia* and the associated cladoceran community // Freshwater Biol. Vol. 7, № 6. P. 505–512.
- Arnott Sh.E., Magnuson J.J., Yan N.D. 1998. Crustacean zooplankton species richness: single- and multiple-year estimates // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 55. P. 1573–1582.
- Betsill R.K., van den Avyle M. 1994. Spatial heterogeneity of reservoir zooplankton: a matter of timing // Hydrobiologia. Vol. 277, № 1. P. 63–70.
- Bigon M., Harper Dzh., Tausend K. 1989. Ekologija [Ecology]. M. 477 s.
- Brooks J.L., Dodson S.T. 1965. Predation, body size, and com-position of the plankton // Science (Washington, D.C.). Vol. 150. P. 29–35.
- Browne R.A. 1981. Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central New York // J. Biogeogr. Vol. 8. P. 75–83.
- Campbell C.E., Knoechel R., Copeman D. 1998. Evaluation of factors related to increased zooplankton biomass and altered species composition following impoundment of a Newfoundland reservoir // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 55. P. 230–238.
- Carter J.C.H., Dadswell M.J., Roff J.C., Sprules W.G. 1980. Distribution and zoogeography of planktonic crustaceans and dipterans in glaciated eastern North America // Can. J. Zool. Vol. 58. P. 1355–1387.
- Chow-Fraser P. 1986. An empirical model to predict in situ grazing rates of *Diaptomus minutus* Lilleborg on small algal particles // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 43. P. 1065–1070.
- Chow-Fraser P., Knoechel R. 1985. Factors regulating in situ filtering rates of Cladocera // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 42. P. 567–576.
- Cristoffersen K., Riemann B., Klysner A., Sindergaard M. 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water // Limnol. Oceanogr. Vol. 38. P. 561–573.
- Hart R.C. 1990. Zooplankton distribution in relation to turbidity and related environmental gradients in a large subtropical reservoir: patterns and implications // Freshwater Biol. Vol. 24, № 2. P. 241–263.
- Hart R.C. 1988. Zooplankton feeding rates in relation to suspended solids content: potential influences on community structure in a turbid reservoir // Freshwater Biol. Vol. 19, № 1. P. 123–129.
- Hecky R.E., Newbury R.W., Bodaly R.A., Patalas K., Rosenberg D.M. 1984. Environmental impact prediction and assessment: the Southern Indian Lake experience // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 41. P. 720–732.
- Galkovskaja G.A. 1987. Planktonic rotifers and temperature // Hydrobiologia Vol. 147, № 1. P. 307–317.
- Gulati R.D., Ooms-Wilms A.L., Van Tongeren O.F.R., Postema G., Siewertsen K. 1992. The dynamics and role of limnetic zooplankton in Loosdrecht lakes (The Netherlands) // Hydrobiologia. Vol. 233, № 1. P. 69–86.
- Kimmel B.L., Lind O.L., Paulson L.J. 1990. Reservoir primary production // Reservoir limnology: ecological perspectives. (Ed. K.W. Thornton, B.L. Kimmel, and F.E. Payne.) New York: John Wiley & Sons, Inc. P. 133–208.
- Kirk K.L. 1991. Inorganic particles alter competition in grazing plankton: the role of selective feeding // Ecology. Vol. 72. P. 915–923.
- Lakin G.F. 1990. Biometrija [Biometrics]. M: Visshaja shkola, 352 s. [In Russian]
- Levich A.P. 1977. Struktura ekologicheskikh soobshchestv [The structure of ecological communities] // Biol. Nauki. Vip. 10. S. 63–74. [In Russian]
- Lougheed V.L., Chow-Fraser P. 1998. Factors that regulate the zooplankton community structure of a turbid, hypereutrophic Great Lakes wetland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 55. P. 152–161.
- Marzolf G.R. 1990. Reservoirs as environments for zooplankton. // Reservoir limnology: ecological perspectives. (Ed. K.W. Thornton, B.L. Kimmel, and F.E. Payne.) New York: John Wiley & Sons, Inc. P. 195–208.
- McCauley E., Kalff J. 1981. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 38. P. 458–463.
- Mihajlovskiy G.E. 1988. Opisanie i ocenka sostojaniy planktonnih soobshchestv [Description and assessment of plankton communities]. M.: Nauka. 214 s. [In Russian]
- Odum Ju. 1975. Osnovy ekologii [Ecology Basics]. M.: Mir. 650 s. [In Russian]
- Patalas K., Salki A. 1984. Effects of impoundment and diversion on the crustacean plankton of Southern Indian Lake // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 41. P. 613–627.
- Pesenko Ju.A. 1982. Principy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovanijah [Principles and methods for the quantitative analysis of faunal studies]. M.: Nauka, 1982. 288 s. [In Russian]
- Pielou E.C. 1966. Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse // The American Naturalist. Vol. 100, № 914. P. 463–465.
- Pielou E.C. 1977. Mathematical Ecology. New York. 385 p.

- Ronneberger D., Kasprzak P., Krienitz L. 1993. Long-term changes in the rotifer fauna after biomanipulation in Haussee and its relationship to the crustacean and phytoplankton community // *Hydrobiologia*. Vol. 255/256, № 1. P. 297–340.
- Shannon K. 1963. Raboty po teorii informacii i kibernetike [Works on information theory and cybernetics]. M.: Inostrannaia literatura. 830 s. [In Russian]
- Smetanin M.M., Strel'nikov A.C., Tereshchenko V.G. 1983. O primeneni teorii byformacii dlja analiza dinamiki ulovov rib v formirujushchihsja ekosistemah [On the application of information theory to analyze the dynamics of fish catches in the emerging ecosystems] // *Vopr. Ihtiologii*. T. 23, Vip. 4. S. 531–537. [In Russian]
- Starkweather P.L., Bogdan K.G. 1980. Detrital feeding in natural zooplankton communities: discrimination between live and dead algal foods // *Hydrobiologia*. Vol. 73, № 1–3. P. 83–85.
- Stemberger R.S. 1981. A general approach to the culture of planktonic rotifers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 38. P. 721–724.
- Tappa D.W. 1965. The dynamics and the association of six limnetic species of *Daphnia* in Aziscoos Lake, Maine // *Ecol. Monogr.* Vol. 35. P. 395–423.
- Tereshchenko V.G., Tereshchenko L.I., Smetanin M.M. 1993. Ob optimal'nosti informacionnoy mery ocenki biologicheskogo raznoobrazija soobshchestv [On the optimality of the information measures for assessment of biological diversity of communities] // *Biologija i ekologija*. Vip. 1. Dnepropetrovsk: DGU. S. 40. [In Russian]
- Tereshchenko V.G., Tereshchenko L.I., Smetanin M.M. 1994. Ocenka razlichnyh indeksov dlja vyrazhenija biologicheskogo raznoobrazija soobshchestva. Bioraznoobrazije: Stepen' taksonomicheskoy izuchennosti [Evaluation of various indices for the expression of the biological diversity of the community. Biodiversity: The degree of taxonomic study]. M.: Nauka. S. 86–97. [In Russian]
- Verbitskiy V.B. 2008. Ponjatie ekologicheskogo optimuma i ego opredelenie u presnovodnyh poikilothermnykh zhivotnykh [The concept of ecological optimum and its definition in freshwater poikilothermic animals] // *Zhurnal Obshchey biologii*. T. 69, № 1. S. 44–156. [In Russian]
- Verbitskiy V.B., Koreneva E.A., Kurbatova S.A., Verbitskaja T.I. 2001. Reakcija zooplanktona na temperaturnije vozdeystvija: dinamika chislennosti i reakcii dominirujushchih vidov [Zooplankton reaction to temperature effects: population dynamics and the reaction of the dominant species] // *Biologija vnutrennykh vod*. № 2. S. 85–92. [In Russian]
- Verbitskiy V.B., Tereshchenko V.G. 1996. Using dynamics of diversity of fish and zooplankton communities to assess freshwater ecosystem conditions // *Hydrobiologia*. Vol. 322, № 1–3. P. 277–282.
- Zettler E.R., Carter J.C.H. 1986. Zooplankton community and species responses to a natural turbidity gradient in Lake Temiskaming, Ontario–Quebec // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 43. P. 665–673.
- Zurek R., Bucka H. 1994. Algal size classes and phytoplankton–zooplankton interacting effects // *J. Plankton Res.* Vol. 10. P. 583–601.
- Yan N.D., Keller W., Somers K.M., Pawson T.W., Girard R.E. 1996. Recovery of crustacean zooplankton communities from acid and metal contamination: comparing manipulated and reference lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 53. P. 1301–1327.

REACTIONS OF ZOOPLANKTON ON TEMPERATURE EFFECTS. II. THE USE OF METERED-DOSE STEP-IMPACT ANALYSIS OF THE DYNAMICS OF COMMUNITY STRUCTURE

V. B. Verbitskiy, T. I. Verbitskaya, O. A. Malisheva, O. G. Vinogradova

*I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru*

The study of zooplankton reactions in microcosms on the temperature step changes in increments of 5°C and 10 was implemented. Quantitative data on population dynamics and the dynamics of the composition of the complex dominant species depending on the strength, duration and direction of the impact of the temperature factor were obtained. It is shown that during the adaptation to the environmental conditions in the microcosms, was lost a several of species in variants with a water temperature of 15°C and when the temperature was raised to 5°C, followed by keeping it at this level, after which the species structure was stabilized. When the temperature rises to 10°C, regardless of the time of exposure, community of microcosms did not reach equilibrium during the entire experimental period. Stabilization of the species composition does not occurred. It was found the high lability of some species to changes of environmental conditions, that manifested itself clearly in the rapid rearrangement of variants in clusters after each exposure. Analysis of structural rearrangements, depending on the impact force has shown that even a week's stay at a temperature of 25°C (for a transfer from 15°C) leads to irreversible changes in the zooplankton community. Thus, it is shown that the method of the dosage step effects allows experimentally and quantitatively investigate the dynamics of the structure of zooplankton communities and can be used in the investigation of the stability problems, homeostasis and norms reaction of the populations and aquatic communities.

Keywords: microcosm, population dynamics, species diversity, temperature step changes

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ *SCAPHOLEBERIS MUCRONATA* (O. F. MÜLLER)

С. А. Курбатова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: kurb@ibiw.yaroslavl.ru

На основе экспериментальных и полевых данных проведен анализ изменений динамики численности популяций *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller) в ответ на действие факторов различной природы и силы. Установлено, что *S. mucronata* получает преимущество в развитии и плотность его популяций увеличивается при снижении минерализации воды и ее закислении до pH 4–5, а также в условиях высокой концентрации биогенов в воде. Этот рачок не испытывает, как другие Cladocera, острой конкуренции с дрейссеной. Поэтому при ее вселении в экосистему, численность *Scapholeberis* не изменяется или увеличивается. Тяжелые металлы в сублетальных концентрациях и инсектицид хлорпирифос подавляют развитие *S. mucronata*.

Ключевые слова: *Scapholeberis mucronata*, тяжелые металлы, хлорпирифос, закисление, дрейссена, молодь рыб.

ВВЕДЕНИЕ

Сведения об отношении рачков рода *Scapholeberis* к факторам среды немногочисленны. Известно, что микроцистин не угнетает развитие *Scapholeberis kingi* Sars [Nandini, 2000], молодь *Scapholeberis* менее других Cladocera уязвима для хищных циклопов [Chang, Hanazato, 2005], эти рачки более устойчивы к увеличению скорости потока воды [Richardson, 1992]. *S. mucronata* (O.F. Müller) обычен для кислых озер [Sandøy, Nilssen, 1986], что говорит о его толерантности к закислению.

Рачки *Scapholeberis* значительную часть времени проводят у поверхности воды, где, как известно, физико-химические характеристики среды (уровень УФ излучения, содержание кислорода, органических и минеральных веществ) и некоторые биологические условия,

например: высокая плотность бактерий, развитие в массе определенных видов водорослей, отличаются от тех, что регистрируют в толще воды. Приспособленные к жизни в таких условиях, виды рода *Scapholeberis* оказываются менее других ветвистоусых рачков уязвимы в меняющейся среде обитания. Этот вид, как фильтратор, при массовом развитии может вносить существенный вклад в процессы самоочищения водоемов и пополнять кормовую базу рыб в случае недостаточного развития других зоопланктеров.

Цель работы – исследовать действие факторов различной природы на развитие *Scapholeberis mucronata* и выявить условия, при которых этот вид получает преимущество, в сравнении с некоторыми другими видами Cladocera, развитие.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Динамику численности *Scapholeberis* отслеживали по пробам зоопланктона из экспериментальных экосистем. Последние создавали в полевых условиях в пластиковых лотках объемом 1.5 м³ (микрокосмы) и в бетонных бассейнах 16 м³ (мезокосмы). Подробно организация экспериментальных экосистем и условия проведения опытов описаны в работах [Лаптева и др., 2004 (Lapteva et al., 2004); Kurbatova, 2005; Курбатова, 2006 (Kurbatova, 2006); Курбатова и др., 2007 (Kurbatova et al., 2007)]. Исследования проводили в период 1990–1996 гг. Изучали раздельное и совместное действие на зоопланктон смеси тяжелых металлов (ТМ) (в мкг/л: 100 Zn, 10 Cd, 5 Cu, 1 Hg) и инсектицида хлорпирифоса (ХП) (0.1 мкг/л), снижение минерализации воды (вдвое по Ca²⁺) и ее закисление (до pH 5–6, 4–5, 3–4). Постоянную концентрацию ТМ под-

держивали с помощью дилутерной установки [Виноградов, Тагунов, 1989 (Vinogradov, Tagunov, 1989)]. Инсектицид вносили вручную 1 раз в неделю. Поступление токсикантов происходило в течение 1 мес., затем ТМ и ХП добавляли прекращали и еще 1 мес. наблюдали способность сообществ к восстановлению. Нужный уровень pH воды поддерживали с помощью ионообменных смол. Снижение минерализации достигали разведением речной воды талой снеговой. В качестве биотических факторов изучали влияние личинок леща *Abramis brama* (L.) (10 экз./м³) и окуня *Perca fluviatilis* L. (1100 экз. на 16 м³), годовиков окуня (10 экз. на 16 м³) и дрейссены *Dreissena polymorpha* (Pall.) разной плотности (0.5, 1 и 1.5 кг/м²). Эксперименты длились от 58 до 111 сут. Варианты выполняли в 3–4-х повторностях. Кроме экспериментальных данных в работе проана-

лизированы результаты полевых исследований зоопланктона притоков р. Которосль (Яро-

славская область) [Виноградов и др., 2001 (Vinogradov et al., 2001)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вследствие хронического действия ТМ и ХП в сублетальных концентрациях численность всех Cladocera, включая *S. mucronata*, достоверно уменьшалась по сравнению с контролем. Угнетение *S. mucronata*, как и других ветвистоусых, усиливалось в ряду ТМ→ХП→ХП+ТМ. Снижение средней за опыт численности *Scapholeberis* происходило соответственно в 3.3, 3.6 и 5.5 раз (табл. 1). В экосистемах с ХП и ХП+ТМ этот вид был

элиминирован в течение двух недель, что говорит о его чувствительности к пестициду. В варианте с ТМ *S. mucronata* начал вновь обнаруживаться в пробах спустя 3 недели от начала эксперимента и его численность составляла 223–1667 экз./м³. Но восстановления до исходных величин, как у доминирующей в контроле *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller) [Курбатова и др., 2007 (Kurbatova et al., 2007)], не произошло.

Таблица 1. Средняя численность (минимальная – максимальная) *Scapholeberis mucronata* и всех Cladocera при действии абиотических факторов

Table 1. Average number (min – max) of *Scapholeberis mucronata* and all Cladocera under the influence of abiotic factors

Вариант Variant		Численность, тыс. экз./м ³ Number, x10 ³ ind./m ³	
		<i>S. mucronata</i>	Cladocera
Эксперимент I Experiment I	Контроль Control	2.3 (0–25.2)	163.2 (51.5–307.1)
	Тяжелые металлы Heavy metals	0.7 (0–5.1)	111.0 (32.0–265.8)
	Хлорпирифос Chlorpyrifos	0.7 (0–8.7)	69.2 (31.8–117.9)
	Тяжелые металлы + хлорпирифос Heavy metals + chlorpyrifos	0.4 (0–3.4)	29.5 (3.1–164.9)
Эксперимент II Experiment II	Речная вода River water	1.2 (0–4.8)	48.5 (6.5–91.8)
	Снижение минерализации Decreased mineralization	2.1 (0.2–4.2)	33.5 (5.7–84.3)
	pH 5–6	1.1 (0–3)	43.2 (3.2–152.7)
	pH 4–5	22.4 (0–106.5)	35.1 (1.3–114.8)
Эксперимент III Experiment III	Речная вода River water	0.8 (0–6.0)	105.2 (9–699.2)
	Снижение минерализации Decreased mineralization	1.8 (0–4.0)	76.8 (30.3–158.0)
	pH 5–6	4.7 (0–15.2)	34.7 (8.3–90.3)
	pH 4–5	7.4 (0–33.3)	72.1 (0.7–381.2)

В результате снижения минерализации воды и при ее закислении отмечали увеличение численности рачка *S. mucronata* (табл. 1). При уменьшении минерализации воды вдвое (по концентрации Ca²⁺ с 40 мкг/л до 20–25 мкг/л) среднее за сезон количество *Scapholeberis* увеличилось в одном опыте в 1.8 раз, в другом в 2.3 раза. Опыты различались начальным составом зоопланктонного сообщества и уровнем развития фитопланктона. Поэтому численные величины отличались, но тенденции изменений совпадали. В то время,

как в речной воде *Scapholeberis* регистрировался спорадически, в более мягкой воде при pH 8–9 он присутствовал постоянно, с более равномерной динамикой без резких подъемов и спадов численности.

Снижение величины pH до значений 5–6 вызвало увеличение численности только в одном из экспериментов, в котором отмечали более высокие показатели хлорофилла *a* (среднесезонное значение составляло 13.5 мкг/л, в то время как в другом только 2.1 мкг/л [Лаптева и др., 2005 (Lapteva et al., 2005)]).

Наиболее массовое развитие *S. mucronata* наблюдали в обоих экспериментах при закислении до pH 4–5. В одном случае численность *Scapholeberis* увеличивалась в 11 раз относительно воды со сниженной минерализацией, но без закисления и в 19 раз относительно речной воды, в другом – в 4 и 9 раз, соответственно. Максимальных значений численность *S. mucronata* достигала в третьей декаде июля и составляла 50–107 тыс. экз./м³ – 85–93% всех Cladocera и 22–23 тыс. экз./м³ – 38–69% всех Cladocera.

Закисление до pH 3–4 оказалось губительно для всех ветвистоусых рачков, включая *Scapholeberis*.

Снижение численности *Scapholeberis* одновременно с количеством всех Cladocera

происходило в результате выедания молодью рыб. Присутствие в экспериментальных экосистемах личинок леща приводило к уменьшению среднего за сезон количества *S. mucronata* в 2.5 раза, в присутствии личинок окуня – в 4–5 раз (табл. 2).

В бассейнах с молодью окуня более старшего возраста – годовиками *S. mucronata* отсутствовал в течение первого месяца наблюдений – в период недостаточного развития бентосных организмов. Затем, после вселения в экосистемы хирономид и перехода рыб на этот вид корма [Mavrin, Strelnikova, 2011], *Scapholeberis* начал обильно развиваться. Пики численности совпадали с наблюдаемыми в контроле и приходились на середину июля – начало августа.

Таблица 2. Средняя численность (минимальная – максимальная) *S. mucronata* и всех Cladocera при действии биотических факторов

Table 2. Average number (min – max) of *S. mucronata* and all Cladocera under the influence of biotic factors

Вариант Variant		Численность, тыс. экз./м ³ Number, x10 ³ ind./m ³	
		<i>S. mucronata</i>	Cladocera
Эксперимент IV Experiment IV	Контроль Control	2.4 (0.1–13.2)	137.7 (63.7–261.0)
	Личинки леща Larvae of bream	1.0 (0–7.1)	11.8 (0.66–61.22)
	0.5 кг/м ² дрейссены 0.5 кг/м ² zebra mussel	2.6 (0–12.2)	46.2 (14.3–112.0)
	1.5 кг/м ² дрейссены 1.5 кг/м ² zebra mussel	2.9 (0–11.4)	43.0 (8.8–97.5)
Эксперимент V Experiment V	Контроль Control	3.2 (0.2–14.8)	55.1 (16.9–130.0)
	0.5 кг/м ² дрейссены 0.5 кг/м ² zebra mussel	3.7 (0–11.1)	48.6 (8–170.2)
	1.5 кг/м ² дрейссены 1.5 кг/м ² zebra mussel	2.8 (0.2–5.9)	21.8 (8.1–34.3)
Эксперимент VI Experiment VI	Контроль Control	1.0 (0–4.7)	48.8 (19.4–75.2)
	Окунь 0+ Perch 0+	0.2 (0–1.3)	53.1 (3.9–157.1)
	Окунь 1+ Perch 1+	0.7 (0–4.96)	178.4 (40.4–734.1)
Эксперимент VII Experiment VII	Контроль Control	0.5 (0–1.8)	21.1 (6.9–47.1)
	Окунь 0+ Perch 0+	0.1 (0–0.5)	8.2 (2.8–20.4)
	1 кг/м ² дрейссены 1 кг/м ² zebra mussel	0.4 (0–1.2)	27.7 (9.6–73.2)

Мало изменялась относительно контроля (+ 10–20%) величина средней за эксперимент численности *S. mucronata* при вселении мол-

люска *Dreissena polymorpha* и размещении его на грунте (табл. 2: эксперименты IV и V). Как показал анализ динамики фитопланктона и

бактерий в воде экспериментальных экосистем [Курбатова и др., 2003 (Kurbatova et al., 2003)], дрейссена существенно конкурировала за эти виды корма (можно предположить и за взвешенные частицы детрита) с фильтраторами зоопланктона. Как следствие – снижалась в 3–4 раза общая численность Cladocera. В ряду вариантов опытов: контроль – 0.5 кг/м² дрейссены – 1.5 кг/м² дрейссены происходило увеличение периодов массового развития *Scapholeberis*. В пробах из экосистем с меньшей плотностью дрейссены численность *Scapholeberis* в течение 20 сут составляла 10–40% всех ветвистоусых ракообразных, с большей плотностью моллюска – в течение 30 сут 21–27%, в то время как в контроле этот рачок был многочисленным только в течение первых 12 сут эксперимента (13%). Возможно *S. mucronata* получил преимущество в экосистемах с дрейссеной из-за отличающегося от других ветвистоусых рачков способа добывания пищи – у поверхностной пленки. Тем самым он использовал ресурсы недоступные для моллюска. Кроме того, описывается его способность ползать по субстрату и употреблять детритные частицы в качестве корма [Мануйлова, 1964 (Manuylova, 1964)].

Как показали проведенные эксперименты, конкурируя с планктонными фильтраторами, дрейссена обогащает кормовую базу детритофагам собирателям. Увеличение численности ряда таких видов отмечали в опытах [Лаптева и др., 2004 (Lapteva et al., 2004)]. Это обстоятельство также могло служить причиной небольшого увеличения численности *S. mucronata*.

В случае расположения дрейссены на сетке (эксперимент VII) в толще воды общая численность Cladocera не уменьшалась. В присутствии моллюска наблюдали снижение плотности только водорослей, вследствие чего конкурентные отношения с зоопланктоном были не столь острыми. В таких условиях динамика численности *S. mucronata* была аналогична контрольной (табл. 2: эксперимент VII).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных данных показал, что *S. mucronata* получает преимущество в развитии и плотность его популяций увеличивается при снижении минерализации воды и ее закислении до pH 4–5. Этот рачок не испытывает, как другие Cladocera, острой конкуренции с

В полевых исследованиях наблюдали массовое развитие *Scapholeberis* в условиях неблагоприятных для других рачков. В воде р. Пахма (приток р. Которосль), на берегу которой располагается большая агрофирма, отмечали высокое содержание аммонийного азота (0.337–0.836 мг/л) и общего фосфора (0.201–0.3 мг/л). В лабораторных опытах в воде из этой реки регистрировали снижение выживаемости лабораторного тест-объекта *Ceriodaphnia affinis* [Виноградов и др., 2001 (Vinogradov et al., 2001)]. Однако численность *S. mucronata* в реке достигала летом 41 тыс. экз./м³, что составляло 64% всех Cladocera, а биомасса 1025 мг/м³ (37%).

Таким образом, экспериментальные данные и полевые наблюдения позволили отметить, что в ряде случаев *Scapholeberis mucronata* выделяется своей реакцией на фоне других ветвистоусых рачков, обычно чувствительных к различным нарушающим воздействиям. Реакции *S. mucronata* на изменение факторов среды можно условно разделить на 3 типа: 1) снижение численности одновременно с уменьшением количества и других Cladocera; 2) количество *S. mucronata* остается относительно неизменным, в то время как численность других ветвистоусых рачков снижается и 3) увеличение численности *Scapholeberis* вследствие изменения условий среды обитания. Первый тип реагирования отмечен под влиянием тяжелых металлов и инсектицида, экстремального закисления (pH 3–4), а также в результате активного выедания зоопланктона молодью рыб. Вторая ситуация обнаружена при вселении в экспериментальные экосистемы конкурирующего с зоопланктоном за трофические ресурсы фильтратора моллюска *Dreissena polymorpha*. Третий тип ответа *S. mucronata* наблюдали в случае снижения минерализации воды и при ее закислении (не ниже pH 4), а также в условиях высокой концентрации биогенов в воде.

дрейссеной. Поэтому при ее вселении в экосистему, численность *Scapholeberis* не изменяется или может немного увеличиться. Согласно полевым данным, увеличению численности *Scapholeberis* способствует также повышенная трофность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов Г.А., Жариков Г.П., Березина Н.А., Лаптева Н.А., Клайн Н.П., Курбатова С.А., Маврин А.С. Разработка региональной классификации качества вод на основе мониторинга р. Которосль и ее притоков // Экологические проблемы Верхней Волги / Отв. ред. Копылов А.И. Ярославль: Ярославский государственный технический университет, 2001. С. 210–221.

- Виноградов Г.А., Тагунов В.Б. Установка для изучения влияния различных веществ на рыб и беспозвоночных в проточных условиях // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 3. С. 74–77.
- Курбатова С.А. Реакция зоопланктонных сообществ микро- и мезокосмов на действие природных и антропогенных факторов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2006. 24 с.
- Курбатова С.А., Коренева Е.А., Виноградов Г.А. Реакция зоопланктона микрокосмов на раздельное и совместное поступление хлорпирифоса и смеси тяжелых металлов // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 87–94.
- Курбатова С.А., Лаптева Н.А., Клайн Н.П., Солнцева И.О. Изменения структурно-функциональных характеристик сообществ бактерий, фито- и зоопланктона в экспериментальных экосистемах, включающих дрейссену и молодь леща // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Матер. докл. междунар. конф. Борок, 2003. С. 70.
- Лаптева Н.А., Курбатова С.А., Клайн Н.П. Реакция планктона на экспериментальную ацидификацию // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера: Матер. докл. IV (XXVII) междунар. конф. Вологда, 2005. Ч. 1. С. 252–254.
- Лаптева Н.А., Курбатова С.А., Солнцева И.О., Коренева Е.А. Влияние дрейссены *Dreissena polymorpha* (Pall.) на формирование сообществ микроорганизмов и зоопланктона в экспериментальных экосистемах // Биология внутр. вод. 2004. № 1. С. 52–61.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 328 с.
- Chang K.-H., Hanazato T. Prey handling time and ingestion probability for *Mesocyclops* sp. predation on small cladoceran species *Bosmina longirostris*, *Bosminopsis deitersi*, and *Scapholeberis mucronata* // Limnology. 2005. Vol. 6, № 1. P. 39–44.
- Kurbatova S.A. Response of microcosm zooplankton to acidification // Biology Bulletin. 2005. Vol. 32, № 1. P. 85–92.
- Mavrin A.S., Strelnikova A.P. Feeding, development, and growth of juvenile perch *Perca fluviatilis* in mesocosms in the presence of filter-feeding zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas // Inland Water Biol. 2011. T. 4, № 2. P. 232–241.
- Nandini S. Responses of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae): a demographic study // Aquatic Ecol. 2000. Vol. 34, № 3. P. 227–242.
- Richardson W.B. Microcrustacea in flowing water: experimental analysis of washout times and field test // Freshwater Biol. 1992. Vol. 28, № 2. P. 217–230.
- Sandøy S., Nilssen J.P. A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use for paleolimnology // Hydrobiologia. 1986. Vol. 143, № 1. P. 247–286.

REFERENCES

- Chang K.-H., Hanazato T. 2005. Prey handling time and ingestion probability for *Mesocyclops* sp. predation on small cladoceran species *Bosmina longirostris*, *Bosminopsis deitersi*, and *Scapholeberis mucronata* // Limnology. Vol. 6, № 1. P. 39–44.
- Kurbatova S.A. 2006. Reaktsiya zooplanktonnykh soobshchestv mikro- i mezokosmov na deystviye prirodnikh i antropo-gennykh faktorov [The reaction of zooplankton communities of micro- and mesocosms to the action of natural and anthropogenic factors]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Borok. 24 s. [In Russian]
- Kurbatova S.A. 2005. Response of microcosm zooplankton to acidification // Biology Bulletin. Vol. 32, № 1. P. 85–92.
- Kurbatova S.A., Koreneva Ye.A., Vinogradov G.A. 2007. Reaktsiya zooplanktona mikrokosmov na razdel'noye i sovmest'noye postupleniye khlorpirifosa i smesi tyazhelykh metallov [Response of microcosm zooplankton to separate and joint action of chlorpyrifos and heavy metals mixture] // Biologiya vnutr. vod. № 3. С. 87–94. [In Russian]
- Kurbatova S.A., Lapteva N.A., Klayn N.P., Solntseva I.O. 2003. Izmeneniya strukturno-funktsional'nykh kharakteristik soobshchestv bakteriy, fito- i zooplanktona v eksperimental'nykh ekosistemakh, vkluchayushchikh dreysenu i molod' leshcha [Changes in the structural and functional characteristics of bacterial communities, phytoplankton and zooplankton in experimental ecosystems, including dreissena and juvenile bream] // Troficheskiye svyazi v vodnykh soobshchestvakh i ekosistemakh. Mater. dokl. mezhdun. konf. Borok. S. 70. [In Russian]
- Lapteva N.A., Kurbatova S.A., Klayn N.P. 2005. Reaktsiya planktona na eksperimental'nyu atsidifikatsiyu [Reaction of plankton to experimental acidification] // Biologicheskiye resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoyemov Yevropeyskogo severa: Mater. dokl. IV (XXVII) mezhdun. konf. Vologda. CH. 1. S. 252–254. [In Russian]
- Lapteva N.A., Kurbatova S.A., Solntseva I.O., Koreneva Ye.A. 2004. Vliyaniye dreyseny *Dreissena polymorpha* (Pall.) na formirovaniye soobshchestv mikroorganizmov i zooplanktona v eksperimental'nykh ekosistemakh [Effect of *Dreissena polymorpha* (Pall.) On the formation of communities of microorganisms and zooplankton in experimental ecosystems] // Biologiya vnutr. vod. № 1. S. 52–61. [In Russian]
- Manuylova Ye.F. 1964. Vetvistousyye rachki (Cladocera) fauny SSSR [Cladocera of the fauna of the USSR]. M.-L.: Nauka. 328 s. [In Russian]
- Mavrin A.S., Strelnikova A.P. 2011. Feeding, development, and growth of juvenile perch *Perca fluviatilis* in mesocosms in the presence of filter-feeding zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas // Inland Water Biol. T. 4, № 2. P. 232–241.
- Nandini S. 2000. Responses of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae): a demographic study // Aquatic Ecol. Vol. 34, № 3. P. 227–242.
- Richardson W.B. 1992. Microcrustacea in flowing water: experimental analysis of washout times and field test // Freshwater Biology. Vol. 28, № 2. P. 217–230.

- Sandøy S., Nilssen J.P. 1986. A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use for paleolimnology // *Hydrobiologia*. Vol. 143, № 1. P. 247–286.
- Vinogradov G.A., Tagunov V.B. 1989. Ustanovka dlya izucheniya vliyaniya razlichnykh veshchestv na ryb i bespozvonochnykh v protochnykh usloviyakh [A setup for studying the effect of various substances on fish and invertebrates under flow conditions] // *Gidrobiol. zhurn.* T. 25, № 3. S. 74–77. [In Russian]
- Vinogradov G.A., Zharikov G.P., Berezina N.A., Lapteva N.A., Klayn N.P., Kurbatova S.A., Mavrin A.S. 2001. Razrabotka regional'noy klassifikatsii kachestva vod na osnove monitoringa r. Kotorosl' i yeye pritokov [Development of a regional water quality classification based on the monitoring of the river. Kotorosl and its tributaries] // *Ekologicheskiye problemy Verkhney Volgi* / *Otv. red. Kopylov A.I.* Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy tekhnicheskii universitet, S. 210–221. [In Russian]

EFFECTS OF SOME ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE NUMBER OF *SCAPHOLEBERIS MUCRONATA* (O. F. MÜLLER)

S. A. Kurbatova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: kurb@ibiw.yaroslavl.ru*

An analysis of changes in population dynamics of *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller) in response to the action of factors of different nature and strength was carried out based on the experimental and field data. It has been established that *S. mucronata* has an advantage in development and the density of its populations increases with a decrease in mineralization of water and its acidification to pH 4–5, as well as in conditions of a high concentration of nutrients in water. This crustacean does not experience, like the other Cladocera, sharp competition with *Dreissena*. Therefore, when mollusks are introduced into the ecosystem, the number of *Scapholeberis* does not change or increase. Heavy metals in sublethal concentrations and insecticide chlorpyrifos suppress the development of *S. mucronata*.

Keywords: *Scapholeberis mucronata*, heavy metals, chlorpyrifos, acidification, dreissena, juvenile fish

ПЛОТНОСТЬ ПОСАДКИ МОЛОДИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (CYPRINIDAE) В МЕЗОКОСМЫ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ЗООПЛАНКТОН

А. С. Маврин, Е. А. Коренева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: mavr_as@mail.ru

Молодь леща *Abramis brama* (L.), помещенная в модельные экосистемы – мезокосмы при большой плотности посадки активно выедает зоопланктон, что приводит к быстрому снижению численности зоопланктонных организмов и изменению трофических связей. Ростовой ответ молоди рыб на воздействие испытуемого фактора может быть установлен в результате правильного выбора плотности посадки. В работе показано влияние разных плотностей посадки молоди леща в мезокосмы объемом 1.5 м³ с грунтом и без него на зоопланктон. При проведении хронических токсикологических экспериментов по оценке ростового ответа молоди леща рекомендуемая плотность посадки рыб в мезокосмы с грунтом площадью 2.94 м² и глубиной водной толщи 0.51 м составляет 3.4–5 экз./м².

Ключевые слова: лещ, *Abramis brama*, молодь, плотность посадки, выедание, избирательность, зоопланктон, мезокосм.

ВВЕДЕНИЕ

В экспериментальных работах по изучению закономерностей взаимодействия видов в экосистемах при оценке влияния природных и антропогенных факторов, на гидробионты используются искусственные экосистемы (мезокосмы) [Vinogradov et al., 1996; Курбатова, 1998 (Kurbatova, 1998); Vinogradov et al., 1999; Vinogradov, Klerman, 1999; Lapteva, Solnceva, 2000; Berezina, Strel'nikova, 2001; Щербина, 2001 (Shcherbina, 2001); Лаптева и др. 2004 (Lapteva et al., 2004); Коренева и др., 2005 (Koreneva et al., 2005); Mavrin, Strel'nikova, 2011]. Исследования с помощью мезокосмов дают более реалистические результаты, по сравнению с лабораторными опытами. Одним из компонентов, который может быть включен в искусственные экосистемы, являются рыбы. Скорость роста рыб и их физиологическое состояние на ранних жизненных стадиях являются важными критериями оценки действия различных антропогенных факторов [Macek, Sleight, 1977; McKim, 1977; Spehar et al., 1982; U.S. EPA, 1982; Little, Finger, 1990]. Ранее показано, что темп роста молоди рыб в проточных природных водоемах зависит от их численности [Quinn et al., 1994; Imre et al., 2005; Rosenfeld et al., 2005; Bal et al., 2011], а в экспериментальных проточных емкостях от плотности посадки [Olivier, Kaiser, 1997; Jodun et al., 2002]. Замедление скорости роста молоди рыб связано с лимитирующими рост факторами. В искусственно созданных экспериментальных экосистемах изначально, до посадки рыб, условия сходны. После посадки рыб условия меняются, и лимитирующим рост рыб фактором может быть обеспеченность пищей. Поскольку питание рыб в мезокосмах происходит только тем зоопланктоном и зообентосом, который развивается в нем, необходимо,

чтобы кормовые организмы всегда здесь присутствовали в достаточном количестве и максимальном видовом разнообразии. Личинки рыб при больших плотностях посадки в мезокосмы питаются в основном зоопланктоном и меняют его размерную структуру, видовое разнообразие и численность отдельных видов [Коренева и др., 2005 (Koreneva et al., 2005)]. При снижении численности зоопланктона до критических значений и достижении определенных размеров, молодь рыб переходит на питание бентосом, а численность зоопланктона постепенно восстанавливается [Mavrin, Strel'nikova, 2011]. В модельных исследованиях, было показано, что изменчивость роста рыб в значительной степени определяется пищевыми ограничениями и возникает при “критической массе” рыб в конце их личиночных стадий или молоди, когда плотность рыб остается относительно высокой, а потребление является самым высоким по отношению к плотности добычи и скорости ее пополнения. [Cowan et al., 2000]. Для того чтобы не возник эффект “критической массы” необходимо перед созданием мезокосмов, включающих молодь рыб, определить плотность ее посадки. Использование в экспериментальных экосистемах грунта с одной стороны повышает воспроизводственный потенциал зоопланктона за счет находящихся в нем покоящихся стадий планктонных организмов, а с другой – увеличивает кормность мезокосмов для молоди рыб за счет организмов зообентоса. Численность отдельных видов и соотношение основных групп зоопланктона быстро изменяются в присутствии личинок рыб и являются хорошими индикаторами пресса хищников [Коренева и др., 2005 (Koreneva et al., 2005)]. Эти показатели могут быть использованы для оценки влия

ния рыб и выбора плотности их посадки в экспериментальные экосистемы.

Цель работы – изучить влияние двух плотностей посадки (3.4 и 6.8 экз./м²) молоди

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эксперименты проводили на экспериментальной базе “Сунога” ИБВВ РАН с 4 по 9 июля 1990 г. Использовали проточные емкости – пластиковые бассейны (ПБ) размером 4.2×0.7×0.6 м с площадью открытой поверхности 2.94 м² и максимальным объемом 1.764 м³. Наблюдения вели в полевых условиях при естественной освещенности и натуральном электромагнитном фоне. Для предотвращения перегрева и стабилизации температуры воды в ПБ от солнечного излучения их помещали в заполненные речной водой проточные пруды. Два ПБ были без грунта. В два ПБ вносили грунт толщиной слоя 5 см, взятый из выростного пруда. ПБ заполняли водой через мельничный газ № 76 до объема воды ~ 1.5 м³ (глубина ~ 0.56 м). Зоопланктон, отловленный в разных прудах и помещенный в одну 10 л емкость, после перемешивания добавляли в ПБ в равных по объему количествах. Через два дня в ПБ сажали молодь леща *Abramis brama* (L.). Личинок рыб получили в результате естественного нереста в выростном пруду (15×30 м, глубина 1 м) экспериментальной базы от пары производителей леща, выловленных в Рыбинском водохранилище, и подращивали в том же пруду при естественном питании прудовым зоопланктоном. Возраст рыб к началу эксперимента был 35 суток и соответствовал этапу развития *E – F* [Васнецов, 1953 (Vasnesov, 1953)]. В настоящее время нет обоснованных норм посадки молоди леща в мезокосмы. Поэтому молодь леща помещали в количестве 10 и 20 экземпляров в каждый экспериментальный ПБ с грунтом и такое же количество в ПБ без грунта (всего: 60 экз.). Плотность посадки

леща в экспериментальные бассейны объемом 1.5 м³ с грунтом и без грунта на численность, соотношение основных групп и видовое разнообразие вселенного зоопланктона.

с 10 и 20 рыбами была 3.4 и 6.8 экз./м² или 0.007 и 0.013 экз./л соответственно. Глубина водной толщи 0.51 м. Средняя длина (*SL*) и масса рыб была 28.8±0.1 мм и 0.43±0.01 г соответственно. Проточность в бассейнах поддерживали речной водой со скоростью 1 объем экспериментальной емкости в сутки. Для того чтобы исключить попадание с речной водой и вынос зоопланктона, на входе и на сливе установили фильтр из мельничного газа № 76. Наблюдения длились 5 суток. В начале эксперимента перед посадкой рыбы и конце отбирали пробы зоопланктона для определения видового состава и численности. Пробы отбирали в 6 точках ПБ по 0.5 л, помещали в 3 л емкость. Затем процеживали через мельничный газ № 76 с планктонным стаканчиком. Зоопланктон фиксировали 4%-ным формалином и обрабатывали по общепринятой методике [Киселев, 1969 (Kiselev, 1969)]. Для определения видового состава и подсчета численности использовали стереомикроскоп Technival фирмы Carl Zeiss, Iena, Германия. Концентрацию кислорода в воде и температуру измеряли ежедневно с помощью прибора Oxygen meter YSI model 57 (YSI Incorporated, USA). Ежедневно брали пробы воды. Концентрации натрия и калия определяли в воздушно-пропановом пламени на спектрофотометре Flapho-4 фирмы Carl Zeiss, Iena, Германия, кальция и магния – в воздушно-ацетиленовом пламени на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS-1 фирмы Carl Zeiss, Iena, Германия. Измерения pH проводили на Ф 21 pH Meter фирмы Beckman Instruments, Inc. Fullerton.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В период эксперимента температура воды изменялась от 17 до 20°C, концентрация кислорода растворенного в воде (15 ч) была в пределах 7.3–9.4 мг/л, pH – 7.3–9.4. Содержание натрия, калия, кальция и магния было 10.1, 3.1, 24.8, 25.8 мг/л соответственно. Величины основных экологических факторов находились в пределах значений, соответствующих сезонным изменениям, не изменяли циркадные ритмы, и не лимитировали жизненные функции рыб и зоопланктона. Видовой состав зоопланктона и численность каждого вида в экспериментальных емкостях представлены в табл. 1. Присутствие 10 экз. молоди леща на

этапе развития *E – F* в экспериментальных емкостях без грунта привело на 5 сутки к исчезновению некоторых видов Cladocera: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia* sp., *Polyphemus pediculus*, из Rotifera – *Keratella quadrata*. Численность мелких зоопланктеров – науплиусов Copepoda увеличилась более чем в 30 раз. Аналогичные закономерности установлены ранее в полевых исследованиях с сеголетками плотвы *Rutilus rutilus* (L.) [Perrow, Irvine, 1992] и в экспериментальных исследованиях с личинками окуня *Perca fluviatilis* (L.) [Коренева и др., 2005 (Koreneva et al., 2005); Mavrin, Strel'nikova, 2011].

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона и численность (экз./л) при различной плотности посадки рыб без грунта и с грунтом

Table 1. The species composition of zooplankton and abundance (ind./l) at different stocking density of fish without soil and presence of soil

Вариант Variant	10 рыб 10 fish		20 рыб 20 fish		10 рыб + грунт 10 fish + soil		20 рыб + грунт 20 fish + soil	
Время, сут. Time, day	0	5	0	5	0	5	0	5
Nauplii Copepoda	1	34	3	16	1	38	2	49
Cyclopoida copepodit	3	3	18	3	13	4	16	5
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	–	<1	1	1	–	1	–	<1
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	–	1	3	2	3	9	4	14
<i>Th. oithonoides</i> (Sars)	–	<1	–	1	5	2	5	1
<i>Acanthocyclops</i> sp.	1	–	<1	<1	–	<1	–	<1
Всего Cyclopoida экз./число видов Total Cyclopoida ind./number of species	4/2	4/3	22/3	7/4	21/2	16/4	25/2	20/4
Calanoida copepodit	–	–	<1	–	–	–	<1	–
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	<1	–	<1	–	–	–	1	<1
<i>Heterocope appendiculata</i> (Sars)	–	–	1	–	–	<1	1	<1
<i>Eurytemora velox</i> (Lillijeborg)	–	–	–	–	1	–	<1	–
Всего Calanoida экз./число видов Total Calanoida ind./number of species	–/1	0/0	1/2	0/0	1/1	0/1	2/4	0/2
Всего Copepoda экз./число видов Total Copepoda ind./number of species	5/3	38/3	26/5	23/4	23/3	54/5	29/6	69/6
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin)	–	–	<1	–	<1	–	4	–
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller	24	–	37	<1	7	<1	102	<1
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	2	–	1	–	–	1	4	1
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	<1	–	1	<1	1	4	–	–
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	–	–	–	<1	–	–	–	–
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	<1	–	5	1	3	1	1	–
<i>B. coregoni</i> (Baird)	–	–	–	–	<1	–	–	–
<i>Polyphemus pediculus</i> O.F. Müller	1	–	1	–	1	–	1	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	–	–	–	–	–	<1	1	–
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	–	–	–	–	–	7	–	–
Всего Cladocera экз./число видов Total Cladocera ind./number of species	27/5	0/0	45/6	1/4	13/6	12/6	113/7	1/2
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)	2	–	20	–	–	1	1	–
<i>K. cochlearis</i> (Gosse)	–	<1	–	1	–	<1	–	–
<i>Lecane luna</i> (Müller)	<1	<1	8	<1	<1	3	–	1
<i>Lepadella</i> sp.	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	–	1	–	6	–	6	<1	1
<i>E. incisa</i> Carlin	–	–	–	1	–	<1	–	<1
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	–	–	–	–	–	<1	–	–

Bdelloidae	–	<1	–	–	–	–	–	–
Всего Rotatoria экз./число видов Total Rotatoria ind./number of species	2/2	1/4	29/3	8/4	0/1	10/6	1/2	2/3
Общая численность, экз./л Total number, ind./l	34	39	100	32	36	76	143	72
Всего, % от начальной Total, % of initial	100	145	100	32	100	211	100	50
Количество видов Number of species	10	7	14	12	10	17	15	11
Всего видов, % от начальной Number of species, % of initial	100	70	100	86	100	170	100	73

Примечание: – отсутствие вида в пробах.

Снижение численности крупных и увеличение численности мелких видов зоопланктона вероятно, обусловлено выеданием рыбами крупных ракообразных, снижением пресса хищных ракообразных, и усилением конкуренции за пищу с другими ракообразными. Таким образом, 10 ранних мальков леща уменьшали число видов зоопланктона, при этом общая численность организмов относительно исходной увеличилась ~ в 1.5 раза в основном за счет мелких Nauplii Copepoda. 20 рыб в экспериментальных бассейнах без грунта выедали Cladocera, снижая видовое разнообразие, а также общую численность зоопланктона относительно исходной в 3 раза. Присутствие грунта в экспериментальных емкостях способствовало некоторому увеличению исходной численности зоопланктона, вероятно, это было связано с выклевом из покоящихся яиц или частичным переходом молоди рыб на питание бентосными организмами. Эффект от присутствия 20 экземпляров леща был сходен с таковым в опыте без грунта. На 5-е сутки умень-

шилось число видов ~ в 1.5 раза, общая численность организмов снизилась в 2 раза. Во всех вариантах опыта молодь леща длиной 28.8 ± 0.1 мм снижала численность Cladocera и, прежде всего *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia* sp., *Bosmina longirostris*, уменьшала число видов и общую численность относительно исходной, за исключением варианта “10 рыб + грунт”. В этом варианте число видов зоопланктона увеличилось с 10 до 17, и возросла общая его численность относительно исходной более чем в 2 раза. Пополнение количества видов происходило в основном за счет коловраток *Euchlanis dilatata* и др., а численность зоопланктона возросла благодаря появлению крупного фильтратора *Sida crystallina* и меньшего по размерам *Scapholeberis mucronata*. Появление этих видов и присутствие *Bosmina longirostris* свидетельствуют о меньшем прессе молоди леща в этом варианте. В конце эксперимента отмечали разное соотношение между основными систематическими группами организмов во всех вариантах (табл. 2).

Таблица 2. Процентное соотношение численностей основных групп зоопланктона (Copepoda, Cladocera и Rotifera) при различной плотности посадки рыб без грунта и с грунтом в начале и конце эксперимента

Table 2. The percentage of numbers of major groups of zooplankton (Copepoda, Cladocera and Rotifera) at different stocking density of fish without soil and with soil at the beginning and at the finish of the experiment

Вариант Variant	10 рыб 10 fish		20 рыб 20 fish		10 рыб + грунт 10 fish + soil		20 рыб + грунт 20 fish + soil	
Время, сут. Time, day	0	5	0	5	0	5	0	5
Copepoda, %	15.4	97.4	26	71.9	64	71	20	95.8
Cladocera, %	79	0	45	3.1	36	15.8	79	1.4
Rotifera, %	5.6	2.6	29	25	0	13.2	1	2.8

В начале эксперимента без грунта в зоопланктонном сообществе по численности преобладали Cladocera за исключением варианта “10 рыб + грунт”, где изначально числен-

ность Copepoda была больше в 1.8 раза. На 5-е сутки соотношение между основными группами зоопланктона изменилось, и везде стали доминировать Copepoda. В варианте “10 рыб”

соотношение *Scolecoperca* : *Cladocera* было 1 : 5, стало 97.4 : 0; в варианте “20 рыб” – было 1 : 1.7, стало 23.2 : 1; в варианте “20 рыб + грунт” – было 1 : 4.0, стало 68.4 : 1.

В меньшей степени изменилось это соотношение в варианте “10 рыб + грунт” – было

1.8 : 1 стало 4.5 : 1. В результате избирательности потребления молодью леща некоторых видов зоопланктона произошли перестройки в зоопланктонном сообществе, изменилась видовая структура, произошла смена доминирующих видов и групп.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, разные плотности посадки молоди леща в экспериментальных емкостях с грунтом и без него по-разному влияют на видовое разнообразие сообщества зоопланктона, соотношение между основными группами и численность видов. Отношение численности основных кормовых организмов молоди леща *Scolecoperca* к *Cladocera* в вариантах “10 рыб”, “20 рыб” и “20 рыб + грунт”, увеличилось в 97.4, 23.2 и 68.4 раза соответственно, а видовое разнообразие уменьшилось. В варианте “10 рыб + грунт”, это соотношение увеличилось всего в 2.5 раза, возросло видовое разнообразие, общая численность зоопланктона выросла относительно исходной в 2.1 раза.

Исходя из установленных фактических данных рекомендуемая численность для посадки в экспериментальные емкости без грунта площадью 2.94 м² и глубиной 0.56 м должна быть менее 10-ти экз. молоди леща (3.4 экз./м²) в возрасте 35–40 суток при длине и массе 28.8±0.1 мм и 0.43±0.01 г соответственно. При проведении хронических токсикологических экспериментов по оценке ротового ответа рыб в мезокосмах с грунтом, такой же площадью и глубиной численность рыб может быть несколько увеличена, но не должна превышать 15-ти рыб (5 экз./м²) с указанными возрастными и размерно-массовыми характеристиками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: АН СССР. 1953. С. 207–217.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. 1. Введение и общие проблемы планктонологии. Л.: Наука. 1969. 523 с.
- Коренева Е.А., Стрельникова А.П., Уморин П.П. Влияние молоди рыб и дрейссены на структуру зоопланктона в экспериментальных мезокосмах // Биология внутр. вод. 2005. № 3. С. 67–73.
- Курбатова С.А. Роль моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество // Биология внутр. вод. 1998. № 1. С. 39–46.
- Лаптева Н.А., Курбатова С.А., Солнцева И.О., Коренева Е.А. Влияние дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) на формирование сообществ микроорганизмов и зоопланктона в экспериментальных экосистемах // Биология внутр. вод. 2004. № 1. С. 52–62.
- Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 63–70.
- Bal G., Rivot E., Prévest E., Piou C., Bagliniere J.L. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* // J. Fish Biol. 2011. Vol. 78, № 4. P. 1002–1022.
- Berezina N.A., Strel'nikova A.P. Relationship between the food spectrum of perch fry (*Perca fluviatilis* L.) and the structure of zoobenthos in experimental mesocosms // Biology Bulletin. 2001. Vol. 28, № 3. P. 311–318. DOI: 10.1023/A:1016652923231.
- Cowan J.H., Rose K.A., DeVries D.R. Is density-dependent growth in young-of-the-year fishes a question of critical weight? // Rev. Fish Biol. and Fish. 2000. Vol. 10, № 1. P. 61–89.
- Imre I., Grant J.W.A., Cunjak R.A. Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick // J. Anim. Ecol. 2005. Vol. 74, № 3. P. 508–516.
- Jodun W.A., Millard M.J., Mohler J. The effect of rearing density on growth, survival, and feed conversion of juvenile Atlantic sturgeon // N. Amer. J. Aquacult. 2002. Vol. 64, № 1. P. 10–15.
- Lapteva N.A., Solnceva I.O. Influence of the zebra mussel and fish fry on structural and functional characteristics of microorganisms in experimental ecosystems // Russian Journal of Ecology. 2000. Vol. 31, № 4. P. 269–273.
- Little E.E., Finger S.E. Swimming behavior as an indicator of sublethal toxicity in fish // Environ. Toxicol. Chem. 1990. Vol. 9, № 1. P. 13–19.
- Macek K.J., Sleight B.H. Utility of toxicity tests with embryos and fry of fish evaluating hazards associated with the chronic toxicity of chemicals to fishes. In: Aquatic Toxicology and Hazard Assessment. Mayer F.L., Hamelink J.L., eds. Philadelphia PA: American Society for Testing and Materials. ASTM STP 634. 1977. P. 137–146.
- Mavrin A.S., Strel'nikova A.P. Feeding, development, and growth of juvenile perch *Perca fluviatilis* in mesocosms in the presence of filter-feeding zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4, № 2. P. 232–241. DOI: 10.1134/S1995082911020143
- McKim J.M. Evaluation of tests with early life stage of fish for predicting long-term toxicity // J. Fish. Res. Board Can. 1977. № 34. P. 1148–1154.

- Olivier A., Kaiser H. A comparison of growth, survival rate, and number of marketable fish produced of swordtails, *Xiphophorus helleri* Heckel (Family Poeciliidae), between two types of culture systems // Aquacult. Res. 1997. Vol. 28, № 3. P. 215–221.
- Perrow M.R., Irvine K. The relationship between cladoceran body size and the growth of underyearling roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in two shallow lowland lakes: a mechanism for density-dependent reduction in growth // Hydrobiologia. 1992. Vol. 241. P. 155–161.
- Quinn T.P., Dittman A.H., Peterson N.P., Volk E. Spatial distribution, survival, and growth of sibling groups of juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in an experimental stream channel // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72, № 12. P. 2119–2123.
- Rosenfeld J.S., Leiter T., Lindner G., Rothman L. Food abundance and fish density alters habitat selection, growth, and habitat suitability curves for juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 2005. Vol. 62, № 8. P. 1691–1701.
- Spehar R.L., Tanner D.K., Gibson J.H. Effects of kelthane and pydrin on early life stage of fathead minnows (*Pimephales promelas*) and amphipods (*Hyatella azteca*). In: Aquatic Toxicology and Hazard Assessment: Fifth Conference. Pearson R.B., Foster R.B., Bishop W.E., eds. West Conshohocken: American Society for Testing and Materials. ASTM STP 766. 1982. P. 234–244.
- Vinogradov G.A., Klerman A.K. Experimental assessment of the environmental hazard associated with the exposure of the aquatic environment to toxicants. 3. Investigations based on experimental lotic ecosystems // Water Resour. 1999. Vol. 26, № 3. P. 332–335.
- Vinogradov G.A., Stey F., Umorin P.P., Mavrin A.S., Klerman A.K., Koreneva E.A., Kurbatova S.A., Solntseva I.O., Vinogradova G.I. The effect of heavy metals and chlorpyrifos, separately and in combination, on a continuous flow mesocosm aquatic system // Problems of aquatic toxicology, biotesting and water quality management: Proc. Int. Symp. Borok, 1996. P. 148–161.
- Vinogradov G.A., Umorin P.P., Klerman A.K. Experimental assessment of the environmental risk associated with water environment pollution by toxic substances: 1. Benefits and principal methodological approaches to the use of micro- and mesocosms to solving environmental problems (A review of the problem) // Water Resour. 1999. Vol. 26, № 2. P. 213–219.
- U.S. EPA. Fish early life stage toxicity test. Guidelines EG-11 – ES-8. In: Environmental effects test guidelines. Part two. U.S. Environmental Protection Agency. Office of toxic substances. Washington. 1982. D.C., EPA 560/6–82–002. P. 1–62.

REFERENCES

- Bal G., Rivot E., Prevost E., Piou C., Bagliniere J.L. 2011. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* // J. Fish Biol. Vol. 78, № 4. P. 1002–1022.
- Berezina N.A., Strel'nikova A.P. 2001. Relationship between the food spectrum of perch fry (*Perca fluviatilis* L.) and the structure of zoobenthos in experimental mesocosms // Biology Bulletin. Vol. 28, № 3. P. 311–318. DOI: 10.1023/A:1016652923231.
- Cowan J.H., Rose K.A., DeVries D.R. 2000. Is density-dependent growth in young-of-the-year fishes a question of critical weight? // Rev. Fish Biol. and Fish. Vol. 10, № 1. P. 61–89.
- Imre I., Grant J.W.A., Cunjak R.A. 2005. Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick // J. Anim. Ecol. Vol. 74, № 3. P. 508–516.
- Jodun W.A., Millard M.J., Mohler J. 2002. The effect of rearing density on growth, survival, and feed conversion of juvenile Atlantic sturgeon // N. Amer. J. Aquacult. Vol. 64, № 1. P. 10–15.
- Kiselev I.A. 1969. Plankton morej i kontinental'nyh vodoemov. 1. Vvedenie i obshchie problemy planktonologii [Plankton of seas and continental water bodies. 1. Introduction and general problems of planktonology]. Leningrad: Nauka. 523 s. [In Russian]
- Koreneva E.A., Strel'nikova A.P., Umorin P.P. 2005. Vliyanie molodi ryb i drejsseny na strukturu zooplanktona v ehksperimental'nyh mezokosmah [The effect of juvenile fish and zebra mussel on zooplankton structure in experimental mesocosms] // Biologiya vnutr. vod. № 3. S. 67–73. [In Russian]
- Kurbatova S.A. 1998. Rol' mollyuska *Dreissena polymorpha* (Pall.) v vodoeme i ego vliyanie na zooplanktonnoe soobshchestvo [The role of the mollusc *Dreissena polymorpha* (Pall.) in the reservoir and its impact on the zooplankton community] // Biologiya vnutr. vod. № 1. S. 39–46. [In Russian]
- Lapteva N.A., Kurbatova S.A., Solnceva I.O., Koreneva E.A. 2004. Vliyanie drejsseny (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) na formirovanie soobshchestv mikroorganizmov i zooplanktona v ehksperimental'nyh ehkosistemah [The effect of zebra mussel (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) on formation of communities of microorganisms and zooplankton in experimental ecosystems] // Biologiya vnutr. vod. № 1. S. 52–62. [In Russian]
- Lapteva N.A., Solnceva I.O. 2000. Influence of the zebra mussel and fish fry on structural and functional characteristics of microorganisms in experimental ecosystems // Russian Journal of Ecology. Vol. 31, № 4. P. 269–273.
- Little E.E., Finger S.E. 1990. Swimming behavior as an indicator of sublethal toxicity in fish // Environ. Toxicol. Chem. Vol. 9, № 1. P. 13–19.
- Macek K.J., Sleight B.H. 1977. Utility of toxicity tests with embryos and fry of fish evaluating hazards associated with the chronic toxicity of chemicals to fishes. In: Aquatic Toxicology and Hazard Assessment. Mayer F.L., Hamelink J.L., eds. Philadelphia PA: American Society for Testing and Materials. ASTM STP 634. P. 137–146.

- Mavrin A.S., Strel'nikova A.P. 2011. Feeding, development, and growth of juvenile perch *Perca fluviatilis* in mesocosms in the presence of filter-feeding zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas // Inland Water Biology. Vol. 4, № 2. P. 232–241. DOI: 10.1134/S1995082911020143
- McKim J.M. 1977. Evaluation of tests with early life stage of fish for predicting long-term toxicity // J. Fish. Res. Board Can. № 34. P. 1148–1154.
- Olivier A., Kaiser H. 1997. A comparison of growth, survival rate, and number of marketable fish produced of sword-tails, *Xiphophorus helleri* Heckel (Family Poeciliidae), between two types of culture systems // Aquacult. Res. Vol. 28, № 3. P. 215–221.
- Perrow M.R., Irvine K. 1992. The relationship between cladoceran body size and the growth of underyearling roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in two shallow lowland lakes: a mechanism for density-dependent reduction in growth // Hydrobiologia. Vol. 241. P. 155–161.
- Quinn T.P., Dittman A.H., Peterson N.P., Volk E. 1994. Spatial distribution, survival, and growth of sibling groups of juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in an experimental stream channel // Can. J. Zool. Vol. 72, № 12. P. 2119–2123.
- Rosenfeld J.S., Leiter T., Lindner G., Rothman L. 2005. Food abundance and fish density alters habitat selection, growth, and habitat suitability curves for juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. Vol. 62, № 8. P. 1691–1701.
- Shcherbina G.Kh. 2001. Vliyanie mollyuska *Dreissena polymorpha* (Pall.) na strukturu makrozoobentosa ehksperimental'nyh mezokosmov [The effect of the mollusk *Dreissena polymorpha* (Pall.) on the structure of macrozoobenthos in experimental mesocosms] // Biologiya vnutr. vod. № 1. S. 63–70. [In Russian]
- Spehar R.L., Tanner D.K., Gibson J.H. 1982. Effects of kelthane and pydrin on early life stage of fathead minnows (*Pimephales promelas*) and amphipods (*Hyatella azteca*). In: Aquatic Toxicology and Hazard Assessment: Fifth Conference. Pearson R.B., Foster R.B., Bishop W.E., eds. West Conshohocken: American Society for Testing and Materials. ASTM STP 766. P. 234–244.
- Vasnekov V.V. 1953. EHtapy razvitiya kostistyh ryb [Stages of development of bony fishes] // Ocherki po obshchim voprosam ihtologii. M.: AN SSSR. S. 207–217. [In Russian]
- Vinogradov G.A., Klerman A.K. 1999. Experimental assessment of the environmental hazard associated with the exposure of the aquatic environment to toxicants. 3. Investigations based on experimental lotic ecosystems // Water Resour. Vol. 26, № 3. P. 332–335.
- Vinogradov G.A., Stey F., Umorin P.P., Mavrin A.S., Klerman A.K., Koreneva E.A., Kurbatova S.A., Solntseva I.O., Vinogradova G.I. 1996. The effect of heavy metals and chlorpyrifos, separately and in combination, on a continuous flow mesocosm aquatic system // Problems of aquatic toxicology, biotesting and water quality management: Proc. Int. Symp. Borok, P. 148–161.
- Vinogradov G.A., Umorin P.P., Klerman A.K. 1999. Experimental assessment of the environmental risk associated with water environment pollution by toxic substances: 1. Benefits and principal methodological approaches to the use of micro- and mesocosms to solving environmental problems (A review of the problem) // Water Resour. Vol. 26, № 2. P. 213–219.
- U.S. EPA. 1982. Fish early life stage toxicity test. Guidelines EG-11 – ES-8. In: Environmental effects test guidelines. Part two. U.S. Environmental Protection Agency. Office of toxic substances. Washington. D.C., EPA 560/6–82–002. P. 1–62.

STOCKING DENSITY OF JUVENILE BREAM *ABRAMIS BRAMA* (CYPRINIDAE) IN MESOCOSMS AND ITS EFFECT ON ZOOPLANKTON

A. S. Mavrin, E. A. Koreneva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: mavr_as@mail.ru

Juvenile bream *Abramis brama* (L.) which are placed into model ecosystems (mesocosms) intensively graze on zooplankton at their high densities that causes a rapid decline in the abundance of zooplankton organisms and changes in trophic relations. The growth response of juvenile fish to the effect of the studied factor can be determined as a result of the correct selection of the stocking density. The effect of different stocking densities of juvenile bream on zooplankton in mesocosms of 1.5 m³ with sediments and without them is demonstrated. In chronic toxicological experiments which are aimed to assess the growth response of juvenile bream, the recommended stocking density of fish in mesocosms with the sediment area of 2.94 m² and the depth of the water column of 0.51 m is 3.4–5 ind./m².

Keywords: bream, *Abramis brama*, fry fish, stocking density, grazing, selectivity, zooplankton, mesocosm

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ЛИХОРАДКА РЫБ. И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

В. К. Голованов, Н. С. Некрутов

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: vkgolovan@mail.ru*

Обсуждаются экологические, физиологические и иммунологические аспекты поведенческой лихорадки у рыб. Затронуты вопросы здоровья рыб, иммунологии и температуры как важного экологического фактора. Приведены данные об эколого-физиологическом температурном оптимуме и верхней температурной границе жизнедеятельности рыб, температурном диапазоне жизнедеятельности рыб. Рассмотрены соотношения “оптимума” и “пессимума” у рыб и возбудителей заболеваний, влияние сезона года и воздействие температурных стрессов, разница реакций у теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб. Анализируется “поведенческая лихорадка” рыб, а также механизм терморегуляционного поведения рыб и поведенческой лихорадки. Температура как экологический фактор существенно изменяет проявление иммунитета рыб в диапазоне их жизнедеятельности. Используя влияние температуры на иммунитет рыб, можно эффективно противостоять их инфекционным заболеваниям.

Ключевые слова: рыбы, поведенческая лихорадка, оптимум, пессимум, окончательно избираемая температура, верхняя летальная температура, инфекции, болезни рыб.

ВВЕДЕНИЕ

Лихорадка или повышение температуры тела в ответ на заболевание и проникновение инфекции в организм – предмет исследования у животных многих систематических групп. Она проявляется на всех ступенках эволюционного древа, от беспозвоночных до позвоночных и человека, от пойкилотермных до гомойотермных животных. Причины возникновения лихорадки, процесс ее протекания, а также возможное выздоровление организма животных сложны и неоднозначны. Исследование эколого-физиологических механизмов лихорадки требует участия не только медиков (в случае человека и животных), экологов, физиологов, биохимиков, этологов, но и иммунологов, в первую очередь как специалистов, у которых больше всего методов изучения этого уникального явления в мире животных и влияния на него. В качестве объекта исследования лихорадки нередко используют и рыб, у которых температура тела традиционно считается равной температуре окружающей среды. Следует признать, что в последние десятилетия получены новые данные о терморегуляции у рыб, активно работающей в случае инфицирования организма. Речь идет не столько о механизмах температурной акклимации или физиологических особенностях акул и тунцов, обладающих особыми приспособлениями.

Рыбам и рыбообразным при наличии гетеротермальных условий в природе и эксперименте присущ механизм поведенческой терморегуляции – способность самопроизвольно выбирать температуру среды, совпадающую, как правило, с зоной эколого-физиологического оптимума. В случае инфицирования организма возникает ситуация, при которой рыбы показывают эффект поведенческой лихорадки – выбор температуры среды, которая на несколько градусов выше оптимальной и более близка к зоне сублетальных значений температуры в верхней части диапазона жизнедеятельности рыб.

В течение двух последних десятилетий, на фоне новых разработок в термэкологии и иммунологии, а также интенсивных усилий по сохранению здоровья рыб, обитающих в естественных условиях и аквакультуре, выполнен ряд оригинальных исследований поведенческой лихорадки. Цель настоящего сообщения – кратко охарактеризовать новые сведения в области иммунологии рыб, проанализировать современные данные о температурных адаптациях рыб, выявить соотношение между температурным фактором и болезнями рыб и сравнить полученные к настоящему времени результаты экспериментальных исследований поведенческой лихорадки рыб.

ЗДОРОВЬЕ РЫБ И ИММУНОЛОГИЯ

Здоровье рыб, обитающих в естественных и искусственных температурных условиях, представляет собой область исследований, которая включает многие научные дисциплины и представляет большой интерес для широкого круга исследователей и специалистов в

области экологии, физиологии, биохимии, иммунологии, поведения, ихтиологии рыб, а также рыбного хозяйства. Как теоретические вопросы, так и практические задачи возможно решать только с учетом физиолого-биохимического и иммунологического статуса

рыб. Инфекция любой интенсивности существенно отражается на здоровье, росте, питании, воспроизводстве, выживаемости и благополучии рыб [Микряков, 1978, 1991 (Mikrjakov, 1978, 1991); Лукьяненко, 1989 (Luk'janenko, 1989); Avtalion, 1981; Van Muiswinkel, 1985, 2008; Van Muiswinkel, Nakao, 2014].

Иммунология рыб представляет собой динамично развивающуюся область биологической науки. Систематически проводятся российские и зарубежные конференции, издаются современные журналы – *Fish Shellfish Immunology*, *Journal of Fish Diseases*, *Developmental Comparative Immunology* и др. Развиваются новые направления, проводятся перспективные исследования. Например, проанализированы гуморальные факторы неспецифической защиты рыб [Козиненко и др., 1999 (Kozinenko et al., 1999)], проиллюстрирована роль естественных антител в адаптивной иммунной реакции рыб [Sinyakov et al., 2006], посредством поведенческой лихорадки выявлена роль медиаторов в иммунной защите у рыб [Gräns et al., 2012], выполнена оценка роли видов-вселенцев в распространении инфекционных болезней у разных видов животных [Conn, 2014 и др.]. Рассмотрены функциональные аспекты лимфоцитов рыб [Scapigliati,

2013], определена роль пребиотиков в иммунной реакции рыб [Hoseinifar et al., 2015], проанализировано значение моноклональных антител в иммунологии рыб [Scapigliati et al., 1999], выполнена оценка действия вакцин и пищевых добавок в аквакультуре [Ringø et al., 2014], выявлены механизмы иммунных реакций в слизи кожи, жабр, кишечника и мочеполовой системы рыб [Rombout et al., 2014]. Обобщена имеющаяся к настоящему времени информация о функциональных основах иммунитета некоторых видов костистых рыб, а полученные данные оценены в эволюционном контексте и прикладных аспектах [Randelli et al., 2008]. Обсужден вопрос клеточных маркеров и детерминант в иммунологии рыб. Существенный интерес представляют исследования иммунных реакций не только на примере отдельных видов рыб, но и некоторых семейств в целом [Rijkers et al., 1980, Marnila, Lilius, 2015]. Подведены итоги развития иммунологии рыб, описана в деталях история иммунологии и вакцинации рыб [Van Muiswinkel, 2008; Van Muiswinkel, Nakao, 2014 и др.]. Следует отметить, что, к сожалению, далеко не всегда при рассмотрении частных и общих вопросов иммунологии рыб в публикациях рассматривается роль и значение температуры среды.

ТЕМПЕРАТУРА И ИММУНОЛОГИЯ

К настоящему времени подробно изучены закономерности формирования иммунитета у различных видов рыб [Микряков, 1978, 1991 (Mikrjakov, 1978, 1991); Лукьяненко, 1989 (Luk'janenko, 1989); Avtalion, 1981; Van Muiswinkel, 1985, 2008; Van Muiswinkel, Nakao, 2014). Исследованы механизмы, а также межвидовая, внутривидовая и возрастная изменчивость иммунитета рыб. Проанализировано влияние различных абиотических и биотических факторов водной среды, а также антропогенных воздействий на устойчивость рыб к инфекционным болезням. Тем не менее, некоторые аспекты непосредственного влияния температуры как важнейшего абиотического фактора среды на способность рыб противостоять инфекции изучены явно недостаточно, что оставляет широкое поле для дальнейших исследований с использованием новейших методов и подходов. В настоящей работе рассмотрены эколого-физиологические и иммунологические аспекты проблемы здоровья рыб и температуры среды, а также выполнена оценка влияния температуры на восприимчивость рыб к инфекционным болезням. Предпринята попытка охарактеризовать модифицирующее влияние температуры на иммунитет рыб к инфекционным болезням. Выделено не-

сколько аспектов проблемы, приведен ряд примеров, характеризующих взаимоотношения “температура водной среды – инфекции рыб”.

Среди абиотических факторов водной среды, влияющих на жизнедеятельность гидробионтов, особую роль играет температура. Собран огромный массив данных, характеризующих различные стороны влияния температуры на жизнедеятельность гидробионтов [Бретт, 1983 (Brett, 1983); Голованов и др., 1997 (Golovanov et al., 1997); Озернюк, 2000 (Ozernjuk, 2000); Вербицкий, 2008 (Verbitsky, 2008); Голованов, 2013b (Golovanov, 2013b); Голованов, 2015 (Golovanov, 2015); Fry, 1971; Hokanson, 1977; Magnuson et al., 1979; Reynolds, Casterlin, 1979; Schmidt-Nielsen, 1979; Alabaster, Lloyd, 1980; Jobling, 1981; Cherry, Cairns, 1982; Beitinger et al., 2000; Hochachka, Somero, 1973, 2002; Golovanov, 2013a]. Именно температура определяет ход и интенсивность процессов питания, роста, развития и выживаемости водных организмов. Распределение и поведение рыб в естественных условиях также напрямую зависит от температуры окружающей среды. Эффективность выращивания рыб в прудах и в условиях аквакультуры, кроме современных кормов и содержания кислорода

в воде (при прочих удовлетворительных параметрах), зависит от оптимальности температуры. Именно поэтому важно знание того, где располагается зона эколого-физиологического оптимума, в которой и рост, и питание рыб наиболее успешны [Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b); Golovanov, 2013a], а также область сублетальной и летальной температуры, где жизненные процессы рыб затруднены или практически невозможны [Beitinger et al., 2000]. При оценке физиолого-биохимического

и иммунологического статуса отдельных особей или группы рыб необходима оценка того, на каком отрезке температурного диапазона жизнедеятельности, в какой сезон года и при какой температуре акклимации (содержания) происходит усиление или ослабление иммунной защиты рыб. С изменением реакции и чувствительности рыб к температуре соответственно изменяется также их непосредственная реакция на различные инфекционные заболевания.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ОПТИМУМ И ВЕРХНЯЯ ТЕМПЕРАТУРНАЯ ГРАНИЦА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЫБ

Определение зоны эколого-физиологического оптимума и температурных границ в процессе сезонных жизненных циклов у водных животных – актуальная область исследования, которая всегда интересовала экологов, гидробиологов, ихтиологов и физиологов. Каково соотношение экологического и эволюционного оптимумов роста, развития и питания гидробионтов? Где располагаются границы существования и как соотносятся зоны оптимума и пессимума в общем диапазоне жизнедеятельности рыб и беспозвоночных? Насколько физиологически, биохимически и иммунологически предопределены механизмы, позволяющие рыбам эффективно существовать, а также противостоять условиям предельно высоких и низких температур? Эти теоретические вопросы, имеют и важное практическое значение, определяя стратегию и тактику современной аквакультуры и рыболовства в водоемах, а также их перспективу.

Перечень методов, посредством которых определяют оптимальные и граничные условия существования рыб, чрезвычайно велик, однако все чаще предпочтение отдается сравнительно простым методам оценки окончательно избираемой температуры, а также верхней и нижней сублетальной и летальной температуры рыб. Метод «конечного термопреферендума» заключается в том, что единичную особь или группу рыб помещают в условия температурного градиента, после чего в течение нескольких часов, суток или 1–2 недель регистрируют самопроизвольный выбор животными зоны окончательно избираемой температуры (ОИТ), совпадающей по значениям с областью эколого-физиологического оптимума [Голованов, 1996 (Golovanov, 1996); Голованов и др., 2012 (Golovanov et al., 2012); Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b); Jobling, 1981; Golovanov, 2006, 2013a]. Для оценки границ жизнедеятельности температуру воды в аквариуме с единичной особью или группой рыб нагревают (или охлаждают) с определенной скоростью,

регистрируя поворот кверху брюшком или на бок [Голованов и др., 2012 (Golovanov et al., 2012); Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b); Beitinger et al., 2000; Golovanov, Smirnov, 2007; Golovanov, 2013a]. Потеря локомоторной способности характеризует сублетальную температуру – критический термический максимум (КТМ) – в случае верхней границы жизнедеятельности. При возврате к исходной температуре среды или понижении температуры воды рыбы остаются живы, при продолжении нагрева они погибают. Приведенное выше верно для скоростей нагрева от 1 до 60°C/ч. При очень медленной скорости нагрева, 0.04–0.08°C/ч или 1–2°C/сут получают значение хронического летального максимума (ХЛМ) или, соответственно, минимума. Значение ХЛМ характеризует максимально возможную верхнюю (или в области вблизи нулевых значений температур – нижнюю) границу жизнедеятельности рыб. Величины КТМ и ХЛМ для верхней и нижней температурной границы жизнедеятельности, как правило, имеют общее название верхней и нижней летальной температуры (ВЛТ и НЛТ).

Для классификации рыб, обитающих в основном в пресноводных водоёмах России, по отношению к температурному фактору нами было предложено использовать три показателя – ОИТ, ХЛМ и температурный диапазон жизнедеятельности [Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b); Golovanov, 2013a]. Некоторое представление о том, каковы температурные критерии жизнедеятельности рыб из различных семейств (оптимум роста, ОИТ и ХЛМ), как теплолюбивых, так и холодолюбивых, дает табл. 1.

В целом вышеприведенные температурные критерии отражают степень теплолюбивости и холодолюбивости рыб, особенности их эвритермности и stenотермности, а также указывают на примерное расположение термальных ниш у различных видов рыб на температурной шкале их жизнедеятельности. Величины ВЛТ (КТМ и ХЛМ) и ОИТ, кроме того, по-

зволяют судить о температурных возможностях рыб отдельных семейств. Так, температурные показатели жизнедеятельности осетровых видов несколько ниже, чем у видов из семейств карповых и окуневых. В то же время, у холодолюбивых видов (лососевые, сиговые, налимовые, корюшковые) температурные оптимумы и границы жизнедеятельности существенно ниже по сравнению с теплолюбивыми

видами (карповые, окуневые, щуковые и осетровые).

Как правило, температурные критерии жизнедеятельности определяются физиолого-биохимическим и иммунологическим статусом рыб. Количество данных, характеризующих оптимум и пессимум у инфицированных рыб, в отличие от здоровых, сравнительно невелико.

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ДИАПАЗОН ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЫБ

Температурный диапазон жизнедеятельности морских и пресноводных видов рыб расположен в диапазоне от -1.5 до $+44.5^{\circ}\text{C}$. Верхняя граница существования ограничена температурой $40-42^{\circ}\text{C}$ у карповых видов рыб. При этом для некоторых видов – сазана (карпа), серебряного и золотого карасей она равна этой величине или несколько ниже. В то же

время для ряда других видов семейства карповых – леща и плотвы, например, а также окуневых, щуковых и осетровых видов рыб она располагается на уровне $33-37^{\circ}\text{C}$. В отличие от теплолюбивых рыб, у холодолюбивых лососевых и сиговых верхняя температурная граница жизнедеятельности несколько ниже – от $23-25$ до $28-30^{\circ}\text{C}$.

Таблица 1. Температурные характеристики молоди некоторых теплолюбивых и холодолюбивых рыб

Table 1. Temperature characteristics of juvenile some warm-loving and cold-loving fish

Вид Species	Оптимум роста, $^{\circ}\text{C}$ Optimum growth, $^{\circ}\text{C}$	Окончательно избираемая температура, ОИТ, $^{\circ}\text{C}$ Final selected temperature, FST, $^{\circ}\text{C}$	Верхняя летальная температура, (ХЛМ), $^{\circ}\text{C}$ Upper lethal temperature (ChrLM), $^{\circ}\text{C}$
Теплолюбивые Warm-loving			
Сазан (обыкновенный карп) <i>Cyprinus carpio</i>	26–32	29–31	38–41
Серебряный карась <i>Carassius auratus gibelio</i>	28–30	28–29	38–39
Лещ <i>Abramis brama</i>	24–28	26–27	36–38
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	24–28	24–26	35.5–37
Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i>	26	25–26.5	35–36
Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i>	19–26	24–24.5	35–36
Сибирский осетр <i>Acipenser baerii</i>	22–25	22.5	32
Холодолюбивые Cold-loving			
Песядь <i>Coregonus peled</i>	5–18	17	31
Корюшка <i>Osmerus eperlanus</i>	~8–13	12–13	26–27
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	12–18	14–18	28–30
Радужная форель <i>Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss</i>	16–17	14–17	29–30
Налим <i>Lota lota</i>	~10–16	~12–16	28–30

Вся область температур, в которой обычно обитают рыбы, разделяется на ряд зон. Нижняя – от нижних летальных и сублетальных температур на $5-10^{\circ}\text{C}$ вверх по направлению к оптимуму. Зона эколого-физиологического и иммуно-биохимического оптимума – в центре диапазона жизнедеятельности у лососевых и сиговых. Она несколько сдвинута вверх по диапазону у карповых, окуневых, щуковых, осетровых и некоторых дру-

гих видов рыб. Наконец, зона, расположенная выше оптимальной, вплоть до верхних сублетальных и летальных температур.

В процессе прохождения сезонных жизненных циклов рыбы периодически обитают в разных температурных зонах, а в условиях аквакультуры их выращивают при определенных режимах. В связи с этим они сталкиваются с набором температур среды, неодинаково влияющих на эффективность их роста, разви-

тия и питания. Кроме того, они по-разному реагируют и на инфицирование. В этой связи важно отметить, что температурный предел активности комплемента у рыб колеблется от 0–4 до 40–56°C [Грищенко и др., 1999 (Grishhenko et al., 1999); Грищенко, 2013

СООТНОШЕНИЕ “ОПТИМУМА” И “ПЕССИМУМА” У РЫБ И ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЗАБОЛЕВАНИЙ

Изучение такой взаимосвязи, возможно, позволит использовать температуру среды в целях предотвращения и лечения многих заболеваний рыб. Известно, что температурный оптимум большинства лососевых, осетровых, окуневых и карповых видов рыб расположены в диапазонах от 13 до 18°C, 20–24°C, 22–28°C и 24–30°C соответственно, а верхние границы жизнедеятельности для тех же видов равны ~23–28°C, 31–35°C, 32–37°C и 34–41°C (Голованов, 2013а, б). В то же время, оптимальные условия для развития вирусов, которые часто вызывают заболевания у холодолюбивых лососевых рыб, отмечены при 10–12°C, а у теплолюбивых карповых – при 20–25°C [Ведемейер и др. 1981 (Vedemeyer et al., 1981)]. Анализ существующих данных показывает, что оптимальная зона действия и развития возбудителя у лососевых, осетровых, окуневых и карповых видов рыб варьирует достаточно широко – от 5–10°C при хиллдонеллезе, до 5–40°C при сапролегниозе и 18–25°C при аэромонозе и вибриозе. Следует отметить, однако, что вспышки заболевания могут быть и не связаны с оптимальными температурными условиями размножения возбудителя [Ведемейер и др. 1981 (Vedemeyer et al., 1981)].

ВЛИЯНИЕ СЕЗОНА ГОДА

Массовость вспышек инфекционных заболеваний рыб (краснуха карпа, фурункулез лососевых и др.) в определенные сезоны года, очевидно, определяется как особенностями эколого-физиологического состояния рыб, так и напряженностью их врожденного иммунитета, которые в свою очередь зависят от температуры окружающей среды [Кеннеди, 1978 (Kennedi, 1978); Микряков, 1978, 1991 (Mikrjakov, 1978, 1991); Лукьяненко, 1989 (Luk'janenko, 1989); Avtalion, 1981; Van Muiswinkel, 1985, 2008].

Приуроченность наиболее эффективного действия различных видов возбудителей к температурам от 10–15 до 30°C приводит к ярко выраженному сезонному характеру заболевания, когда инфекция максимально проявляется весной и летом и ослабевает, как правило, в осенне-зимний сезон [Щербина, 1973 (Shcherbina, 1973); Кеннеди, 1978 (Kennedi,

Grishhenko, 2013)]. В свою очередь хорошо известно, что инфекции, вызываемые различными видами возбудителей, проявляются у рыб как в узком, так и в широком интервале температур среды обитания (Бауер, 1959 (Bauer, 1959); Schäperclaus, 1979).

В то же время для многих возбудителей инфекций (весенняя виремия карпа, ихтиофтириоз, хиллдонеллез, триходиноз, дактилогироз) температура воды на уровне 32–34°C в течение нескольких суток приводят к подавлению заболевания у рыб [Грищенко, 2013 (Grishhenko, 2013)]. Использование для аналогичных целей температур ниже 4°C (в случае вирусной геморрагической септицемии и дактилогироза) иногда тоже успешно, но чаще просто замедляет проявление заболевания. Таким образом, температурные оптимумы у рыб и возбудителей их инфекций не всегда совпадают, что дает возможность использовать этот момент для лечения и профилактики заболеваний. Перспективным в данном случае представляется использование участка диапазона температуры между зоной температурного оптимума и верхней летальной температуры [Голованов, Микряков, 2011а (Golovanov, Mikrjakov, 2011a)]. Такие соотношения, важные для предотвращения и лечения заболеваний у теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб, изучено крайне слабо [Голованов, Микряков, 2011а (Golovanov, Mikrjakov, 2011a)] и требуют дальнейших исследований.

1978)]. Отметим, что в данном случае, очевидно, подразумевается воздействие в основном на карповых и сходных с ними по температурным требованиям рыб. Известно, что эпизоотии краснухи карпов в прудовых хозяйствах чаще возникают весной, после повышения температуры воды выше 10°C. Летом заболевания краснухой реже, еще реже они осенью. Возможны также обострения таких эпизоотий зимой. Вспышки фурункулеза лососевых в рыбоводстве, которые приводят к гибели рыб, происходят чаще осенью и весной, а летом – лишь изредка. Массовость вспышек инфекционных заболеваний рыб (краснуха карпа, фурункулез лососевых и др.) в определенные сезоны года, очевидно, определяется как особенностями эколого-физиологического состояния рыб, так и напряженностью их врожденного иммунитета, которые в свою очередь зависят от температуры окружающей среды [Микря-

ков, 1978, 1991 (Mikrjakov, 1978, 1991); Лукьяненко, 1989 (Luk'janenko, 1989)]. Сезонное изменение температуры в естественных водоемах и в условиях прудовых хозяйств существенно влияет на численность паразитов, сдвигает сроки прохождения ими жизненных циклов, в результате чего соответственно увеличивается или уменьшается количество инфи-

ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ СТРЕССОВ

Известно, что резкие перепады температуры величиной более 6°C негативно влияют на физиолого-биохимический и иммунологический статус рыб, вызывая не только температурный стресс, но, в результате, и температурный шок. Именно такие перепады характерны для переходных периодов года: конец зимы – начало весны, конец весны – начало лета и конец осени – начало зимы. Особенно опасен для карповых как объектов рыбоводства переход из зимы в весну, когда сказывается

цированных рыб. Существуют и другие многочисленные примеры сезонного проявления заболеваний рыб, что указывает на их связь с температурой окружающей среды. По-видимому, только лабораторный эксперимент в полной мере способен оценить роль температуры в возникновении той или иной инфекции и выходе из нее.

длительная зимовка, в результате которой рыбы обычно ослаблены. Резкие нагрев или охлаждение опасны сами по себе, но они, кроме того, еще и способствуют развитию инфекционных заболеваний. Показано также, что при воздействии стресс-факторов, таких как перепады температуры и содержания кислорода, а также загрязнения воды и корма в условиях аквакультуры бактериозы рыб возникают более часто [Исаева, Козиненко, 1999 (Isaeva, Kozinenko, 1999)].

РАЗНИЦА РЕАКЦИЙ У ТЕПЛОЛЮБИВЫХ И ХОЛОДОЛЮБИВЫХ ВИДОВ РЫБ

Для карпа и серебряного карася установлено, что повышение температуры содержания (или самопроизвольный выбор температуры в гетеротермальных условиях) на 2–4°C выше оптимальной, в диапазоне температур от 28 до 33°C, прекращает инфекцию. Такая же реакция показана и у канального сомика при заражении бактерией *Edwardsiella ictaluri* [Francis-Floyd, 1987]. Рыб инфицировали в диапазоне температур от 17 до 32°C. Сомики чувствительны к заражению при любой температуре, но наибольшая опасность заражения популяций рыб кишечной септициемией находится в пределах температур 22–28°C, выше она минимизирована. Таким образом, для теплолюбивых видов для борьбы с инфекцией необходима температура среды, которая несколько выше оптимальной. Соблюдается ли аналогичная закономерность в случае лососевых видов рыб в другом диапазоне температур? Оказалось, что развитие инфекционного некроза гемопоэтической ткани у молоди нерки можно предупредить путем повышения температуры воды до 18°C (от исходных 12°C) сразу же после

заражения и содержания рыбы в такой воде в течение 4–6 суток [Amend, 1970]. После этого заболевание не рецидивирует, но рыба остается восприимчивой к вирусу при повторном инфицировании. Предполагают, что положительное действие повышения температуры воды обусловлено образованием интерферона клетками организма рыб. Однако с этим же возбудителем, но для другого вида рыб, молоди радужной форели в диапазоне температур от 3 до 21°C этого явления не выявлено [Hetrick et al., 1979]. Напротив, было продемонстрировано, что заражение радужной форели возможно как при температуре 3–12°C, так и при более высоких значениях температуры 15–21°C. Полученные в последнее время экспериментальные данные показывают, что заражение вирусной инфекцией у радужной форели происходит и в диапазоне температур 12–15°C [Gräns et al., 2012]. Повышение температуры воды до уровня 18°C, как метод борьбы со вспышками инфекционного некроза гемопоэтической ткани, нуждается в экспериментальной проверке.

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ЛИХОРАДКА РЫБ

После инъекции возбудителя инфекции многие виды – сазан (каarp), лещ, плотва, серебряный карась, большеротый окунь, обыкновенный и длинноперый солнечники – проявляют реакцию поведенческой лихорадки, т.е. избирают в термоградиентных условиях температуру, на 2–6°C большую по сравнению с контролем [Голованов, Микряков, 1985, 2000 (Golovanov, Mikrjakov, 1985, 2000); Reynolds et

al., 1976; Kluger, 1979]. Экспериментально показано, что отдельные представители карповых и ушастых окуней, искусственно задержанные в зоне оптимальной температуры после инъекции аналогичных доз возбудителей инфекции, погибают [Голованов, Микряков, 2000 (Golovanov, Mikrjakov, 2000); Kluger, 1979]. Данная реакция проявляется в широком диапазоне температуры и не зависит от метода

исследования окончательно избираемой температуры (конечного термопреферендума), а также вида возбудителя инфекции (*Aeromonas hydrophila*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Saprolegnia*) [Голованов, Микряков, 2000 (Golovanov, Mikrjakov, 2000)]. Для карпа и серебряного карася нами установлено, что повышение температуры содержания (или самопроизвольный выбор температуры в гетеротермальных условиях) на 2–4°C выше оптимальной в диапазоне от 28 до 33°C, прекращает развитие инфекции. Такая же реакция показана и у канального сомика при заражении бактерией *Edwardsiella ictaluri* [Francis-Floyd, 1987]. Для лососевых, по крайней мере, у молоди нерки и радужной форели, это не столь однозначно, как в случае карповых видов [Amend, 1970; Hetrick et al., 1979]. Достоверная информация о том, каким образом инъекция возбудителя инфекционного заболевания повлияет на реакцию холодолюбивых видов рыб, например, лососевых и сиговых, в градиенте температуры, единична. Возможно, у более холодолюбивых видов реакция поведенческой лихорадки менее выражена. В данном аспекте интересны данные по термоизбиранию взрослых особей обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus* (L.), которые, избрав зону ОИТ ~ 16–17°C, в конце опыта заболели ихтиофтириусом и сдвинулись в более холодные отсеки с температурой на 4–5°C ниже [Маврин и др., 2010 (Mavrin et al., 2010)]. Существенный интерес представляет и то, будет ли проявляться феномен поведенческой лихорадки у молоди рыб в случае не инфекционного, а инвазионного заболевания.

Для молоди леща и плотвы показаны зависимые от дозы эффекты реакции поведенческой лихорадки, ее ослабление со временем после инокуляции возбудителя, а также более слабое проявление при повторной инъекции [Голованов, Микряков, 1985, 2000 (Golovanov, Mikrjakov, 1985, 2000)]. В целом получается, что у теплолюбивых рыб в температуре, которая выше окончательно избираемой, механизмы иммунной защиты животных действуют более эффективно (Голованов, Микряков, 1985, 2000 (Golovanov, Mikrjakov, 1985, 2000) Kluger, 1979)].

Поведенческая лихорадка имеет защитный характер, усиливает сопротивляемость организма рыб и способствует их большей выживаемости в процессе протекания болезни. Однако, практической разработки использования эффекта поведенческой лихорадки в целях лечения рыб и отработки соответствующей методики пока не существует.

Общее количество опытов, позволяющих оценить разницу в реакциях больных и инфицированных рыб в условиях температурного градиента, где рыбы самопроизвольно выбирают зоны ОИТ, сравнительно невелико. Для теплолюбивых рыб, у которых зона температурного эколого-физиологического оптимума довольно высока, от 28 до 30°C, показано, что больные особи проявляют в градиенте температуры реакцию поведенческой лихорадки (табл. 2).

Данные о том, каким образом происходит выбор значений ОИТ в экспериментальном градиенте температуры у здоровых (контроль) и инфицированных рыб, представлены в табл. 3.

Общий характер выбора оптимальных значений температуры в градиенте у здоровых и больных рыб существенно не различался. В то же время есть и ряд особенностей. В контроле выбор зоны оптимума был замедлен, только на 8–9 сутки установилось значение ОИТ молоди карпа. Напротив, при любом варианте инъекции возбудителя переход в область эколого-физиологического оптимума существенно ускорялся и равнялся всего пяти, а при сапролегниозе – даже четырем суткам. Очевидно, инфекция ускоряет реакцию поведенческой терморегуляции. Характерно, что особой разницы в динамике выбора зоны ОИТ у сеголетков, инфицированных возбудителем *A. punctata* до опыта и на 5-ые сутки эксперимента, не отмечено. Однако значения ОИТ на 8–9 и 10–11 сутки во втором случае были несколько ниже. Разница значений ОИТ у здоровых и инфицированных особей в целом составила 1.0–3.1°C. Данных о верхней летальной температуре, полученных с помощью методов КТМ и ХЛМ у здоровых и инфицированных видах рыб, немного. Тем не менее, исходя из многолетних опытов по изучению сезонной зависимости КТМ и ХЛМ у молоди и взрослых рыб, можно заключить, что любая инфекция ослабляет организм рыб и приводит к понижению значения ВЛТ, иногда весьма существенному – на 2–6°C.

В последние годы опубликованы результаты детальных исследований, в которых рассмотрены некоторые новые аспекты поведенческой лихорадки у рыб и вопросы, связанные с ними [Gräns et al., 2012; Boltaña et al., 2013; Rey et al., 2015, 2016; Mohammed et al., 2016)].

Так, на примере молоди радужной форели при исследовании особенностей поведенческой лихорадки проведена оценка роли медиаторов в иммунной защите у рыб [Gräns et al., 2012].

Таблица 2. Окончательно избираемая температура у здоровых и больных рыб

Table 2. Final selected temperature in healthy and diseased fish

Вид Species	Возбудитель инфекции Exciter of infection	ОИТ у рыб, °C FST of fish, °C	
		Интактные Intact	Инфицированные Infected
<i>Carassius auratus</i> ^{3,4}	<i>Aeromonas hydrophila</i>	27.9	32.7
<i>Carassius auratus</i> ³	<i>Escherichia coli</i>	27.9	33.8
<i>Cyprinus carpio</i> ^{5, 6, 7}	<i>Aeromonas punctata</i>	29.5	31.5–33.0
<i>Micropterus salmoides</i> ¹	<i>Aeromonas hydrophila</i>	30.1	32.2
<i>Lepomis macrochirus</i> ¹	<i>Aeromonas hydrophila</i>	30.5	33.2
<i>Lepomis macrochirus</i> ²	<i>Escherichia coli</i>	30.5	33.0
<i>Lepomis macrochirus</i> ²	<i>Staphylococcus</i>	30.5	33.1

Примечание. ¹ – Reynolds, Casterlin, Covert, 1976; ² – Reynolds, Casterlin, Covert, 1978; ³ – Reynolds, Covert, Casterlin, 1978; ⁴ – Kluger, 1979; ⁵ – Голованов, Микряков, 1985 (Golovanov, Mikrjakov, 1985); ⁶ – Голованов, 2004 (Golovanov, 2004); ⁷ – Голованов, Микряков, 2011b (Golovanov, Mikrjakov, 2011b).

Таблица 3. Динамика выбора зоны окончательно избираемых температур у здоровых и инфицированных сеголетков карпа (температура акклимации 10°C, февраль-март)

Table 3. Dynamics of the selection area final selected temperatures in healthy and infected yearlings of carp (acclimation temperature of 10°C, February and March)

Опыт Experience	Инъекция возбудителя Injection exciter	ОИТ за дни опыта, °C FST for experience days, °C			Соотношение ОИТ (8–9-ые сутки) у инфицированных и контрольных рыб, °C Ratio FST (8-9 days) in infected and control fishes, °C
		5–6-ой	8–9-ый	10–11-ый	
1	– (контроль)	25.5–27.5	29.5	29.5–29.5	–
2	<i>A. punctata</i> , До опыта	29.0–31.5	32.3–32.8	32.8–32.4	+2.8–3.1
3	<i>A. punctata</i> , 5-е сутки опыта	29.8–30.3	30.5–32.1	32.1–31.8	+1.0–2.6
4	<i>Saprolegnia</i> , 5-е сутки опыта	30.0–31.0	32.4–32.0	33.0–32.3	+2.9–2.5

В этой же работе авторами впервые показано, что реакция поведенческой лихорадки возможна и у холодолюбивых видов рыб. Инфицированные особи радужной форели выбирали в градиенте температуру на 2.5°C большую (16.0°C), чем у здоровых рыб (13.5°C). В экспериментах на данио-рерио *Danio rerio* показано, что взрослые особи проявляют реакцию поведенческой лихорадки в ответ на вирусную инфекцию, в результате чего происходят специфические изменения в транскриптом мозга рыб [Boltaña et al., 2013]. Связь иммунного ответа на лихорадку у рыб, очевидно, действует на генном уровне и сопровождается выбором условий окружающей среды для надежного противовирусного ответа, повышающего выживаемость.

У тринидатской гуппи *Poecilia reticulata* продемонстрирована реакция поведенческой лихорадки в ответ на заражение обычным эктопаразитом гельминтом *Gyrodactylus turnbulli* [Mohammed et al., 2016]. Очевидно, не только вирусные, но и паразитарные инфекции могут вызывать такую реакцию. В работе Сони Реу с

соавторами [Rey et al., 2016] сделан акцент на возможном времени проявления реакции лихорадки в раннем онтогенезе рыб. На примере личинок данио-рерио показано, что в условиях вертикального градиента температуры личинки в ответ на экзогенные пирогены выбирают более высокие значения температуры в сравнении с контрольными особями. Парадигма поведенческой лихорадки, возможно, более широка и емка, как это показано в исследовании Сони Реу с соавторами [Rey et al., 2015], в результате которого стало ясно, что гипертермия может быть получена не только в процессе поведенческой лихорадки, но и после кратковременного стресса. После стресса особи данио-рерио проявляют так называемую “эмоциональную лихорадку” – непродолжительный выбор более высокой температуры в градиенте среды.

Изучение терморегуляционного поведения и температурных границ жизнедеятельности у инфицированных рыб актуально по ряду причин. Во-первых, это может способствовать разработке методов лечения, профилактики и

оздоровления рыб в аквакультуре, а также при содержании в аквариумах. Во-вторых, могут быть выявлены отдельные физиолого-биохимические механизмы адаптации рыб к температуре. В-третьих, получаемая информа-

МЕХАНИЗМ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ РЫБ И ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ ЛИХОРАДКИ

Поведенческая лихорадка, выявленная у различных видов животных на всех ступенях эволюционного древа, непосредственно связана с терморегуляцией рыб. Экологический и физиолого-биохимический механизм выбора оптимальных температурных зон в градиенте действия фактора сложен и малоизучен [Neill, 1979]. Как было показано ранее С. Салливэн [Sullivan, 1954], проявление терморегуляционного поведения у рыб возможно только при нормальном функционировании анализаторов и нервного аппарата в целом (терморорецепторы, головной мозг, двигательные мышцы). То есть, непосредственно механизм выбора зоны ОИТ осуществляется при помощи центральной нервной системы животных. Анализ собственных и литературных данных позволил Л. Кроушоу построить гипотетическую схему, демонстрирующую роль ЦНС в процессе температурного избирания у различных видов рыб [Crawshaw, 1977]. Предполагается, что именно в отделах переднего мозга холоднокровных животных происходит анализ постоянно получаемой термальной информации об окружающей среде, ее оценка и сравнение с так называемыми “эталонными температурами” или “set-point” [Kluger, 1978; Heller et al., 1978]. Эти эталоны могут различаться в зависимости от времени года и суток, возраста животных, а также их физиологического и иммунного статуса. В результате в каждый реальный момент времени в пределах температурной шкалы жизнедеятельности рыб достигается определенная установочная точка (set-point). В результате происходит активация поведенческих, дыхательных и других реакций, а также включение компенсаторных процессов аккли-

мации. Не исключен, однако, и вариант нейрогуморального воздействия на механизмы температурного выбора. В последнее время получены новые данные, характеризующие кратковременные и долговременные эффекты воздействия нейропептидов (бомбезин и др.), а также гормонов (дофамин, серотонин и др.) на терморегуляционное поведение рыб [Golovanov et al., 2014]. Интеграция сигналов происходит в преоптической области гипоталамуса, при этом эффекторный ответ, включающий автономный и поведенческий механизмы, приводит к снижению либо повышению температуры тела животного. Физиологический механизм регуляции температуры тела рыб и, следовательно, выбора зоны ОИТ осуществляется центральной нервной системой на основе сигналов внешней и внутренней среды, идущих от терморорецепторов кожи и гипоталамуса соответственно. Важнейшими участниками центральной регуляции температуры тела являются системы нейротрансмиттеров, изменения центрального баланса которых запускают каскад биохимических реакций в мозгу, приводящих к изменению терморегуляционного поведения и, в конечном итоге, к изменению температуры тела [Vicego et al., 2007].

В силу сравнительно малой изученности терморорецепторных систем и особенностей терморегуляционного поведения у рыб как отдельные элементы эколого-физиолого-биохимического механизма температурного выбора у здоровых и больных организмов, так и вся схема в целом остаются в настоящее время слабо изученными, несмотря на значительную актуальность данного вопроса (Vicego et al., 2007).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Таким образом, дана предварительная оценка инфицированности рыб из водоемов и условий аквакультуры, видоспецифичности возбудителей, определено значение температурного порога начала инфекций, а также возможных механизмов температурного контроля иммунитета. Обсуждены вопросы присутствия возбудителей инфекций в организме рыб и проявления заболевания, комплексного влияния различных факторов, включая температуру, на устойчивость рыб к разным инфекциям,

а также соотношения эврибионтности рыб и возбудителей их инфекций. Особое внимание уделено соотношению температурных оптимумов рыб и возбудителей их инфекций. Показано, что температура среды существенно изменяет проявление иммунитета рыб в диапазоне их жизнедеятельности как в естественных условиях, так и в условиях аквакультуры. Несмотря на противоречивость некоторых результатов и недостаток экспериментальных данных, приведенные примеры свидетельст-

вуют о том, что с использованием особенностей влияния температуры на иммунитет рыб

можно эффективно противостоять их инфекционным заболеваниям.

Исследование выполнено при поддержке Программы Президиума РАН: 1.21П Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга. 2.5. Влияние антропогенного регулирования уровня режима водохранилищ и температуры на динамику численности рыб различной экологии, а также Программ Президента РФ “Ведущие научные школы” НШ-2666.2014.4 и НШ-7894.2016.4 “Экологические аспекты адаптации и популяционная организация у рыб”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауэр О.Н. Экология паразитов пресноводных рыб (взаимоотношения паразита со средой обитания) // Изв. ГосНИОРХ. 1959. Т. 49. С. 5–206.
- Бретт Дж. Р. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. С. 275–345.
- Ведемейер Г.А., Мейер Ф.П., Смит Л. Стресс и болезни рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. 128 с.
- Вербицкий В.Б. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. 2008. № 1. С. 44–56.
- Голованов В.К. Методологические аспекты лечения и профилактики болезней рыб с использованием температурного фактора // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб. Расширенные материалы докл. Всерос. науч.-практ. конф. М., 2004. С. 456–463.
- Голованов В.К. Температура и здоровье рыб. Экологические, физиолого-биохимические и иммунологические аспекты // Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов : расширенные материалы IV Международной конференции Борок, 24–27 сентября 2015 г. / РАН, Федер. Агенство науч. орг. России, ФГБУН Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН ; [под ред. В.Р. Микрякова, Е.А. Криксунова, Д.В. Микрякова] ; отв. за вып. Д.С. Павлов [и др.] – Ярославль : Филигрань, 2015. С. 11–19.
- Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс, 2013б. 300 с.
- Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 16–40.
- Голованов В.К., Микряков В.Р. Модифицирующее влияние температуры на иммунитет рыб к инфекционным болезням // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб. Расширенные материалы III Международной конференции, Борок, 18–22 июля 2011 года М.: Изд-во РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева, 2011а. С. 95–99.
- Голованов В.К., Микряков В.Р. Реакция карпа в градиенте температур после инокуляции возбудителей бактериальной инфекции // Экол. физиология и биохимия рыб. Вильнюс. 1985. С. 50–51.
- Голованов В.К., Микряков В.Р. Эволюционные и эколого-физиологические аспекты поведенческой лихорадки рыб // Сб. тез. докл. научно-практ. конф. «Проблемы охраны здоровья рыб в аквакультуре», М., 2000. С. 47–48.
- Голованов В.К., Микряков Д.В. Терморегуляционное поведение и температурные границы жизнедеятельности у инфицированной молодежи некоторых видов пресноводных рыб // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб. Расширенные материалы III Международной конференции, Борок, 18–22 июля 2011 года М.: Изд-во РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева, 2011б. С. 201–204.
- 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. ЯрГТУ, 1997. С. 92–123.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры у молодежи некоторых видов пресноводных рыб // Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2012. № 2. С. 70–75.
- Грищенко Л.И. Болезни рыб с основами рыбоводства / Л.И. Грищенко, М.Ш. Акбаев; под ред. Л.И. Грищенко. М.: Колос, 2013. 479 с.
- Грищенко Л.И., Акбаев М.Ш., Васильков Г.В. Болезни рыб и основы рыбоводства М.: Колос, 1999. 456 с.
- Исаева Н.М., Козиненко И.И. Иммуномодулирующее действие бактерий (их продуктов) на рыб // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 39, № 4. С. 527–534.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.
- Козиненко И. И., Исаева Н. М., Балахнин И. А. Гуморальные факторы неспецифической защиты рыб // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 3. С. 394–400.
- Лукьяненко В.И. Иммунобиология рыб: врожденный иммунитет. Москва; ВО «Агропромиздат», 1989. 271 с.
- Маврин А.С., Голованов В.К., Капшай Д.С. Поведение и распределение обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* L. в условиях градиента температур // Поведение рыб. Материалы докладов IV Всероссийской конференции с международным участием. 19–21 октября 2010 г. Борок, Россия. М: АКВАРОС, 2010. С. 209–213.

- Микряков В.Р. Актуальные вопросы иммунологии рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. С. 116–133.
- Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск, 1991. 154 с.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во Московского ун-та, 2000. 205 с.
- Щербина А.К. Болезни рыб. Киев: Урожай, 1973. 404 с.
- Alabaster J.S., Lloyd R. Water quality criteria for freshwater fish. L.: FAO and Butterworth Scientific., 1980. 344 p.
- Amend D. F. Control of infectious hematopoietic necrosis virus disease by elevating the water temperature // J. Fish. Res. Board Can. 1970. Vol. 27, № 2. P. 265–270.
- Anitha B., Chandra N., Gopinath P.M., Durairaj G. Genotoxicity evaluation of heat shock in gold fish (*Carassius auratus*) // 2000. Mutat. Res. Genet. Toxicol. and Environ. Mutagen. Vol. 469, № 1. P. 1–8.
- Avatlon R.R. Environmental control of the immune response in fish // CRC Crit. Rev. Environm. Contr. 1981. Vol. 11, № 2. P. 163–188.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Env. Biol. Fishes. 2000. Vol. 58, № 3. P. 237–275.
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // Comp. Biochem. Physiol. Part A. Molecular & Integrative Physiology. 2007. Vol. 147. P. 616–639.
- Boltaña S., Rey S., Roher N., Vargas R., Huerta M., Huntingford F.A., Goetz F.W., Moore J., Garcia-Valtanen P., Estepa A., MacKenzie S. Behavioural fever is a synergic signal amplifying the innate immune response // Proc. R. Soc. B. 2013. Vol. 280. 20131381.
- Cherry D.S., Cairns J.Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // Water Res. 1982. Vol. 16, № 3. P. 263–301.
- Conn D.B. Aquatic invasive species and emerging infectious disease threats: a one health perspective // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9, № 3. P. 383–390.
- Crawshaw L.J. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change // Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations. Proceed. Symp. and Panel Discuss.. Northeast Fish and Wildlife Conf. (Northeast Division, Amer. Fish. Soc.). Hershey. Pa. April 27. 1976 / J. Fish. Res. Board Can. 1977. Vol. 34, № 5. P. 730–734.
- Francis-Floyd Ruth, Bealeu Marshall H., Waterstrat Paul R., Bowser Paul R. Effect of water temperature on the clinical outcome of infection with *Edwardsiella ictaluri* in channel catfish // J. Amer. Vet. Med. Assoc. 1987. Vol. 191, № 11. P. 1413–1416.
- Fry F.E.J. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish physiol. Vol. 6. N.Y. 1971. P. 1–98.
- Golovanov V.K. 2013a. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // J. of Ichthyology. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V.K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // J. Ichthyology. 2006. Vol. 46. Suppl. 2. P. S180–S187. DOI: 10.1134/S0032945206110075
- Golovanov V.K., Smirnov V.K. Influence of the water heating rate upon thermal tolerance in common carp (*Cyprinus carpio* L.) during different seasons // J. of Ichthyology. 2007. Vol. 47, № 7. P. 538–543. DOI: 10.1134/S0032945207070089
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Garina D.V. Thermoregulatory behavior as a form of the temperature adaptation in freshwater teleosts of boreal climatic zone // Teleosts: Evolutionary Development, Diversity and Behavioral Ecology. Chapter 6 // Nova Science Publishers. 2014. P. 153–198.
- Gräns A., Rosengren M., Niklasson L., Axelsson M. Behavioural fever boosts the inflammator response in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // J. Fish Biol. 2012. Vol. 81, № 3. P. 1111–1117.
- Heller H.C., Crawshaw L.J., Hammel H.T. The thermostat of vertebrate animals // Sci. Amer. 1978. Vol. 239, № 2. P. 88–96.
- Hetrick F. M., Fryer J. L., Knittel M. D. Effect of water temperature on the infection of rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson with infections haematopoietic necrosis virus // J. Fish. Dis. 1979. Vol. 2, № 3. P. 253–257.
- Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological volution // Oxford-New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.
- Hochachka P.W., Somero G.N. Strategies of biochemical adaptation. Philadelphia: Saunders College Publishing. 1973. 358 p.
- Hokanson K. E. F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. Vol. 34, № 10. P. 1524–1550.
- Hoseinifar S.H., Esteban M.A., Cuesta A., Yun-Zhang Sun. Prebiotics and fish immune response: a review of current knowledge and future perspectives // Rev. Fish. Science Aquaculture. 2015. Vol. 23, № 4. P. 315–328.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final referendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Kluger M.J. Fever in ectotherms: evolutionary implications // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. / Amer. Zool. 1979. Vol. 19, № 1. 295–304.
- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. Temperature as an ecological resource // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. Amer. Zool. 1979. Vol. 19, № 1. P. 331–343.
- Marnila P., Lilius E-M. Thermal acclimation in the perch (*Perca fluviatilis* L.) immunity // J. Therm. Biology. 2015. Vol. 54, № 2. P. 47–55.

- Mohammed R.S., Reynolds M., James J., Williams C., Mohammed A., Ramsubhag A. Cock van Oosterhout, Cable Jo. Getting into hot water: sick guppies frequent warmer thermal conditions // *Oecologia*. 2016. Vol. 181, № 3. P. 911–917.
- Neill W.H. Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments // *Thermoregulation in ectotherms*. Symp. Richmond. 1978 / *Amer. Zool.* 1979. Vol. 19, № 1. P. 305–317.
- Randelli E., Buonocore F., Scapigliati G. Cell markers and determinants in fish immunology. Review Article // *Fish Shellfish Immunol.*, 2008. Vol. 25, № 4. P. 326–340.
- Rey S., Huntingford F.A., Boltaña S., Vargas R., Knowles T.G., Mackenzie S. Fish can show emotional fever: stress-induced hyperthermia in zebrafish // *Proc. R. Soc. B*. 2015. Vol. 282. DOI: 10.1098/rspb.2015.2266.
- Rey S., Moiche V., Boltaña S., Teles M., MacKenzie S., Behavioural fever in zebrafish larvae // *Developm. Comp. Immunology*. 2016. Vol. 67. P. 287–292.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and the “final preferendum” paradigm // *Thermoregulation in ectotherms*. Symp. Richmond. 1978. *Amer. Zool.* 1979. Vol. 19, № 1. P. 211–224.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. Behavioral fever in teleost fishes // *Nature*. 1976. Vol. 259, № 5538. P. 41–42.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. Febrile responses of bluegill (*Lepomis macrochirus*) to bacterial pyrogens // *J. Therm. Biol.* 1978. Vol. 3, № 1. P. 129–130.
- Reynolds W.W., Covert J.B., Casterlin M. E. Febrile responses of goldfish *Carassius auratus* (L.) to *Aeromonas hydrophila* and to *Escherichia coli* endotoxin // 1978. *J. Fish. Diseases*. Vol. 1, № 3. P. 271–273.
- Rijkers G. T., Frederix-Wolters E.M.H., Van Muiswinkel W.B. The immune system of cyprinid fish. Kinetics and temperature dependence of antibody-producing cells in carp (*Cyprinus carpio*) // *Immunology*. 1980. Vol. 41. P. 91–97.
- Ringø E., Olsen R.E., Jensen I., Romero J., Lauzon H. Application of vaccines and dietary supplements in aquaculture: possibilities and challenges // *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. 2014. Vol. 24, № 4. P. 1005–1032.
- Rombout J.H.W.M., Yang G., Kiron V. Adaptive immune responses at mucosal surfaces of teleost fish // *Fish Shellfish Immunol.* 2014. Vol. 40, № 2. P. 634–643.
- Scapigliati G. Functional aspects of fish lymphocytes // *Developm. Comp. Immunology*. 2013. Vol. 41. P. 200–208.
- Scapigliati G., Romano N., Abelli L. Monoclonal antibodies in fish immunology: identification, ontogeny and activity of T- and B-lymphocytes // *Aquaculture*. 1999. Vol. 172, № 1–2. P. 3–28.
- Schäperclaus W. Fisch-krankheiten. Teil 1 and 2. Berlin: Akademik-Verlag, 1979. 1089 s.
- Schmidt-Nielsen K. *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. Cambridge (U.K.): Cambridge University, 1979. 416 p.
- Sinyakov M.S., Dror M., Lublin-Tennenbaum T., Salzberg S., Margel S., Avtalion R.R. Nano- and microparticles as adjuvants in vaccine design: Success and failure is related to host natural antibodies // *Vaccine*, 2006. Vol. 24, № 42–43. P. 6534–6541.
- Sullivan C.M. Temperature reception and responses in fish // *J. Fish. Res. Board Can.* 1954. Vol. 11, № 2. P. 153–170.
- Van Muiswinkel W.B. A history of fish immunology and vaccination I. The early days // *Fish Shellfish immunol.* 2008. Vol. 25, № 4. P. 397–408.
- Van Muiswinkel W.B., Anderson D.P., Lamers C.H.J., Egberts E., Van Loon, J.J.A., Ijssel J.P. Fish immunology and fish health. In: Manning, M.J., Tatner, M.F. (Eds.), *Fish Immunology*. Academic Press, London, 1985. P. 1–8.
- Van Muiswinkel W.B., Nakao M. A short history of research on immunity to infectious diseases in fish // *Developm. Comp. Immunology*. 2014. Vol. 43, № 2. P. 130–150.

REFERENCE

- Alabaster J.S., Lloyd R. 1980. Water quality criteria for freshwater fish. L.: FAO and Butterworth Scientific. 344 p.
- Amend D. F. 1970. Control of infectious hematopoietic necrosis virus disease by elevating the water temperature // *J. Fish. Res. Board Can.* Vol. 27, № 2. P. 265–270.
- Anitha B., Chandra N., Gopinath P.M., Durairaj G. 2000. Genotoxicity evaluation of heat shock in gold fish (*Carassius auratus*) // *Mutat. Res. Genet. Toxicol. and Environ. Mutagen.* Vol. 469, № 1. P. 1–8.
- Avtalion R.R. 1981. Environmental control of the immune response in fish // *CRC Crit. Rev. Environm. Contr.* Vol. 11, № 2. P. 163–188.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // *Env. Biol. Fishes*. Vol. 58, № 3. P. 237–275.
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. 2007. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // *Comp. Biochem. Physiol. Part A. Molecular & Integrative Physiology*. Vol. 147. P. 616–639.
- Boltaña S., Rey S., Roher N., Vargas R., Huerta M., Huntingford F.A., Goetz F.W., Moore J., Garcia-Valtanen P., Estepa A., MacKenzie S. 2013. Behavioural fever is a synergic signal amplifying the innate immune response // *Proc. R. Soc. B*. Vol. 280. 20131381.
- Bauer O.N. 1959. Jekologija parazitov presnovodnyh ryb (vzaimootnosheniya parazita so sredoj obitanija) [Bauer O.N. Ecology of freshwater fish parasites (parasite relationship with the environment)] // *Izv. GosNIORKh*. T. 49. S. 5–206. [In Russian]
- Brett J.R. 1983. Faktory sredy i rost // *Bioenergetika i rost ryb* [Brett J. R. Environmental factors and growth // *Bioenergetics and growth of fish*] M.: Legkaja i pishhevaja promyshlennost', S. 275–345. [In Russian]
- Cherry D.S., Cairns J.Jr. 1982. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // *Water Res.* Vol. 16, № 3. P. 263–301.

- Conn D.B. 2014. Aquatic invasive species and emerging infectious disease threats: a one health perspective // *Aquatic Invasions*. Vol. 9, № 3. P. 383–390.
- Crawshaw L.J. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change // *Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations*. Proceed. Symp. and Panel Discuss.. Northeast Fish and Wildlife Conf. (Northeast Division, Amer. Fish. Soc.). Hershey. Pa. April 27. 1976 / *J. Fish. Res. Board Can.* Vol. 34, № 5. P. 730–734.
- Francis-Floyd Ruth, Beleau Marshall H., Waterstrat Paul R., Bowser Paul R. 1987. Effect of water temperature on the clinical outcome of infection with *Edwardsiella ictaluri* in channel catfish // *J. Amer. Vet. Med. Assoc.* Vol. 191, № 11. P. 1413–1416.
- Fry F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish // *Fish physiol.* Vol. 6. N.Y. P. 1–98.
- Golovanov V.K. 2013a. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // *J. of Ichthyology*. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V.K. 2013b. Temperaturnye kriterii zhiznedejatel'nosti presnovodnyh ryb [Temperature criteria of the life activity of freshwater fish] Moskva: Poligraf-Pljus. 300 s. [In Russian]
- Golovanov V.K. 1996. Jekologo-fiziologicheskie aspekty termoreguljacionnogo povedenija presnovodnyh ryb [Ecological and physiological aspects of thermoregulation behavior of freshwater fish] // *Povedenie i raspredelenie ryb. Dokl. 2-go Vserossijsk. soveshh. "Povedenie ryb"*. Borok. S. 16–40. [In Russian]
- Golovanov V.K. 2004. Metodologicheskie aspekty lechenija i profilaktiki boleznej ryb s ispol'zovaniem temperaturnogo faktora [Methodological aspects of the treatment and prevention of fish diseases using the temperature factor] // *Problemy immunologii, patologii i ohrany zdorov'ja ryb. Rasshirennye materialy dokl. Vseros. nauch.-prakt. konf.* M. S. 456–463. [In Russian]
- Golovanov V.K. 2015. Temperatura i zdorov'e ryb. Jekologicheskie, fiziologo-biohimicheskie i immunologicheskie aspekty [Golovanov V.K. Temperature and fish health. Environmental, physiological, biochemical and immunological aspects] // *Problemy patologii, immunologii i ohrany zdorov'ja ryb i drugih gidrobiontov : rasshirennye materialy IV Mezhdunarodnoj konferencii Borok, 24–27 sentjabrja 2015 g. / RAN, Feder. Agenstvo nauch. org. Rossii, FGBUN In-t biologii vnutrennih vod im. I.D. Papanina Ran ; [pod red. V.R. Mikrjakova, E.A. Kriksunova, D.V. Mikrjakova] ; otv. za vyp. D.S. Pavlov [i dr.] – Jaroslavl' : Filigran'. S. 11–19. [In Russian]*.
- Golovanov V.K. 2006. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // *J. Ichthyology*. Vol. 46. Suppl. 2. P. S180–S187. DOI: 10.1134/S0032945206110075
- Golovanov V.K., Mikrjakov V.R. 2000. Evoljucionnye i ekologo-fiziologicheskie aspekty povedencheskoj lihoradki ryb [Evolutionary and ecological-physiological aspects of behavioral fish fevers] // *Sb. tez. dokl. nauchno-prakt. konf. "Problemy ohrany zdorov'ja ryb v akvakulture"*, M. S. 47–48. [In Russian]
- Golovanov V.K., Mikrjakov V.R. 2011a. Modificirujushhee vlijanie temperatury na immunitet ryb k infekcionnym boleznam [Modifying effect of temperature on fish immunity to infectious diseases] // *Problemy immunologii, patologii i ohrany zdorov'ja ryb. Rasshirennye materialy III Mezhdunarodnoj konferencii, Borok, 18–22 ijulja 2011 goda M.: Izd-vo RGAU–MSHA imeni K.A. Timirjazeva. S. 95–99. [In Russian]*
- Golovanov V.K., Mikrjakov V.R. 1985. Reakcija karpa v gradiente temperatur posle inokuljacii vzbuditelej bakterial'noj infekcii [Golovanov V.K., Mikrjakov V.R. Carp reaction in a gradient of temperature after inoculation with pathogens of bacterial infection] // *Jekol. fiziologija i biohimija ryb. Vil'njus. S. 50–51. [In Russian]*
- Golovanov V.K., Mikrjakov D.V. 2011b. Termoreguljacionnoe povedenie i temperaturnye granicy zhiznedejatel'nosti u inficirovannoj molodi nekotoryh vidov prsenovodnyh ryb [Thermoregulatory behavior and temperature limit of life in the infected fry of some species of freshwater fish] // *Problemy immunologii, patologii i ohrany zdorov'ja ryb. Rasshirennye materialy III Mezhdunarodnoj konferencii, Borok, 18–22 ijulja 2011 goda M.: Izd-vo RGAU–MSHA imeni K.A. Timirjazeva. S. 201–204. [In Russian]*
- Golovanov V.K., Svirskij A.M., Izvekov E.I. 1997. Temperaturnye trebovanija ryb Rybinskogo vodohranilishha i ih realizacija v estestvennyh uslovijah [Temperature requirements of the Rybinsk reservoir fish and their implementation natural conditions] // *Sovremennoe sostojanie rybnih zapasov Rybinskogo vodohranilishha. Jaroslavl': Izd. JarGTU. S. 92–123. [In Russian]*
- Golovanov V.K., Smirnov V.K. 2007. Influence of the water heating rate upon thermal tolerance in common carp (*Cyprinus carpio* L.) during different seasons // *J. of Ichthyology*. Vol. 47, № 7. P. 538–543. DOI: 10.1134/S0032945207070089
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Garina D.V. 2014. Thermoregulatory behavior as a form of the temperature adaptation in freshwater teleosts of boreal climatic zone // *Teleosts: Evolutionary Development, Diversity and Behavioral Ecology. Chapter 6 // Nova Science Publishers. P. 153–198.*
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Kapshaj D.S. 2012. Okonchatel'no izbiraemye i verhnje letal'nye temperatury u molodi nekotoryh vidov presnovodnyh ryb [Comparative analysis of the final selected and the upper lethal temperature in the young of some species of freshwater fish] // *Trudy Karel. NC RAN. Ser. Eksperimental'naja biologija. № 2. S. 70–75. [In Russian]*
- Gräns A., Rosengren M., Niklasson L. Axelsson M. 2012. Behavioural fever boosts the inflammator response in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // *J. Fish Biol.* Vol. 81, № 3. P. 1111–1117.
- Grishhenko L.I. 2013. Bolezni ryb s osnovami rybovodstva [Diseases of fish with the basics of fisheries] / L.I. Grishhenko, M.Sh. Akbaev; pod red. L.I. Grishhenko. M.: Kolos. 479 s. [In Russian]

- Grishhenko L.I., Akbaev M.Sh., Vasil'kov G.V. 1999. Bolezni ryb i osnovy rybovodstva [Diseases of fish and fishery bases]. M.: Kolos. 456 s. [In Russian]
- Heller H.C., Crawshaw L.J., Hammel H.T. 1978. The thermostat of vertebrate animals // Sci. Amer. Vol. 239, № 2. P. 88–96.
- Hetrick F. M., Fryer J. L., Knittel M. D. 1979. Effect of water temperature on the infection of rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson with infections haematopoietic necrosis virus // J. Fish. Dis. Vol. 2, № 3. P. 253–257.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution // Oxford-New York: Oxford University Press. 466 p.
- Hochachka P.W., Somero G.N.. 1973. Strategies of biochemical adaptation. Philadelphia: Saunders College Publishing. 358 p.
- Hokanson K. E. F. 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 34, № 10. P. 1524–1550.
- Hoseinifar S.H., Esteban M.A., Cuesta A., Yun-Zhang Sun. 2015. Prebiotics and fish immune response: a review of current knowledge and future perspectives // Rev. Fish. Science Aquaculture. Vol. 23, № 4. P. 315–328.
- Isaeva N.M., Kozinenko I.I. 1992. Immunomodulirujushhee dejstvie bakterij (ih produktov) na ryb [Immunomodulatory effect of bacteria (their products) on fish // Vopr. ihtiologii. T. 39, № 4. S. 527–534. [In Russian]
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Kennedi K. 1978. Jekologicheskaja parazitologija [Ecological parasitology] M.: Mir. 230 s. [In Russian]
- Kluger M.J. 1979. Fever in ectotherms: evolutionary implications // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. / Amer. Zool. Vol. 19, № 1. 295–304.
- Kozinenko I. I., Isaeva N. M., Balahnin I. A. 1999. Gumoral'nye faktory nespecificheskoy zashhity ryb [Humoral factors of nonspecific protection of fish] // Vopr. ihtiologii. T. 39, № 3. S. 394–400. // [In Russian]
- Luk'janenko V.I. 1989. Immunobiologija ryb: vrozhdennyj immunitet [Immunobiology of fish: innate immunity]. Moskva: VO "Agropromizdat". 271 s. [In Russian]
- Mavrin A.S., Golovanov V.K., Kapshaj D.S. 2010. Povedenie i raspredelenie obyknovennogo gol'jana *Phoxinus phoxinus* L. v usloviyah gradienta temperatur [Behavior and distribution of common minnow *Phoxinus phoxinus* L. in the conditions of a temperature gradient] // Povedenie ryb. Materialy dokladov IV Vserossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem. 19–21 oktjabrja 2010 g. Borok, Rossiya. M: AKVAROS. S. 209–213. [In Russian]
- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. 1979. Temperature as an ecological resource // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. Amer. Zool. Vol. 19, № 1. P. 331–343.
- Marnila P., Lilius E-M. 2015. Thermal acclimation in the perch (*Perca fluviatilis* L.) immunity // J. Therm. Biology. Vol. 54, № 2. P. 47–55.
- Mikrjakov V.R. 1978. Aktual'nye voprosy immunologii ryb [Topical issues of fish immunology] // Teoreticheskie aspekty rybohozhajstvennyh issledovanij vodohranilishh. L.: Nauka. S. 116–133. [In Russian]
- Mikrjakov V.R. 1991. Zakonomernosti formirovaniya priobretnennogo immuniteta u ryb [Regularities of formation of adaptive immunity in fish]. Rybinsk. 154 s. [In Russian]
- Mohammed R.S., Reynolds M., James J., Williams C., Mohammed A., Ramsubhag A. Cock van Oosterhout, Cable Jo. 2016. Getting into hot water: sick guppies frequent warmer thermal conditions // Oecologia. Vol. 181, № 3. P. 911–917.
- Neill W.H. 1979. Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 / Amer. Zool. Vol. 19, № 1. P. 305–317.
- Ozernjuk N.D. 2000. Temperaturnye adaptacii [The temperature adaptation]. M.: Izd-vo Moskovskogo un-ta. 205 s. [In Russian]
- Randelli E., Buonocore F., Scapigliati G. 2008. Cell markers and determinants in fish immunology. Review Article // Fish Shellfish Immunol., Vol. 25, № 4. P. 326–340.
- Rey S., Huntingford F.A., Boltaña S., Vargas R., Knowles T.G., Mackenzie S. 2015. Fish can show emotional fever: stress-induced hyperthermia in zebrafish // Proc. R. Soc. B. Vol. 282. DOI: 10.1098/rspb.2015.2266.
- Rey S., Moiche V., Boltaña S., Teles M., MacKenzie S. 2016. Behavioural fever in zebrafish larvae // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 67. P. 287–292.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. 1978. Behavioral thermoregulation and the "final preferendum" paradigm // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. Amer. Zool. 1979. Vol. 19, № 1. P. 211–224.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. 1976. Behavioral fever in teleost fishes // Nature. Vol. 259, № 5538. P. 41–42.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. 1978. Febrile responses of bluegill (*Lepomis macrochirus*) to bacterial pyrogens // J. Therm. Biol. Vol. 3, № 1. P. 129–130.
- Reynolds W.W., Covert J.B., Casterlin M. E. 1978. Febrile responses of goldfish *Carassius auratus* (L.) to *Aeromonas hydrophila* and to *Escherichia coli* endotoxin // J. Fish. Diseases. Vol. 1, № 3. P. 271–273.
- Rijkers G. T., Frederix-Wolters E.M.H., Van Muiswinkel W.B. 1980. The immune system of cyprinid fish. Kinetics and temperature dependence of antibody-producing cells in carp (*Cyprinus carpio*) // Immunology. Vol. 41. P. 91–97.
- Ringø E., Olsen R.E., Jensen I., Romero J., Lauzon H. 2014. Application of vaccines and dietary supplements in aquaculture: possibilities and challenges // Rev. Fish. Biol. Fisheries. Vol. 24, № 4. P. 1005–1032.

- Rombout J.H.W.M., Yang G., Kiron V. 2014. Adaptive immune responses at mucosal surfaces of teleost fish // *Fish Shellfish Immunol.* Vol. 40, № 2. P. 634–643.
- Scapigliati G. 2013. Functional aspects of fish lymphocytes // *Developm. Comp. Immunology.* Vol. 41. P. 200–208.
- Scapigliati G., Romano N., Abelli L. 1999. Monoclonal antibodies in fish immunology: identification, ontogeny and activity of T- and B-lymphocytes // *Aquaculture.* Vol. 172, № 1–2. P. 3–28.
- Schäperclaus W. 1979. *Fisch-krankheiten. Teil 1 and 2.* Berlin: Akademik-Verlag. 1089 s.
- Schmidt-Nielsen K. 1979. *Animal Physiology. Adaptation and Environment.* Cambridge (U.K.): Cambridge University. 416 p.
- Shcherbina A.K. 1973. *Bolezni ryb [Fish diseases].* Kiev: Urozhaj. 404 s. [In Russian]
- Sinyakov M.S., Dror M., Lublin-Tennenbaum T., Salzberg S., Margel S., Avtalion R.R. 2006. Nano- and microparticles as adjuvants in vaccine design: Success and failure is related to host natural antibodies // *Vaccine.* Vol. 24, № 42–43. P. 6534–6541.
- Sullivan C.M. 1954. Temperature reception and responses in fish // *J. Fish. Res. Board Can.* Vol. 11, № 2. P. 153–170.
- Van Muiswinkel W.B. 2008. A history of fish immunology and vaccination I. The early days // *Fish Shellfish immunol.* Vol. 25, № 4. P. 397–408.
- Van Muiswinkel W.B., Anderson D.P., Lamers C.H.J., Egberts E., Van Loon, J.J.A., Ijssel J.P. 1985. Fish immunology and fish health. In: Manning, M.J., Tatner, M.F. (Eds.), *Fish Immunology.* Academic Press, London. P. 1–8.
- Van Muiswinkel W.B., Nakao M. 2014. A short history of research on immunity to infectious diseases in fish // *Developm. Comp. Immunology.* Vol. 43, № 2. P. 130–150.
- Vedemeyer G.A., Meyer F.P., Smith L. 1981. Stress i bolezni ryb. [Stress and fish disease] M.: Legkaja i pishhevaja prom-st'. 128 s. 128 p. [In Russian]
- Verbitsky V.B. 2008. Ponjatie jekologicheskogo optimuma i ego opredelenie u presnovodnyh pojkilothermnyh zhivotnyh [The concept of ecological optimum and its definition in freshwater poikilothermic animals] // *Zhurn. obshh. biologii.* № 1. S. 44–56. [In Russian]

BEHAVIORAL FISH FEVER. ECOLOGICAL, PHYSIOLOGICAL AND IMMUNOLOGICAL ASPECTS

V. K. Golovanov, N. S. Nekrutov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: vkgolovan@mail.ru*

The ecological, physiological and immunological aspects of behavioral fever in fish were discussed. The issues of fish health, immunology and temperature as an important environmental factor were affected. The data on the ecological and physiological optimum temperature and the upper temperature boundary of fish, the temperature range of fish life were listed. The ratio of “optimum” and “pessimum” fish and pathogens, the effect of the season of the year and the effects of temperature stress, the difference in the reactions of heat-loving and cold-loving species were considered. The “behavioral fever” of fish, as well as the mechanism of thermoregulation behavior of fish and behavioral fever were analyzed. The temperature as an environmental factor significantly changes the expression of fish immunity in the range of their life. It is possible to effectively counter fish infectious diseases using the temperature effect on the immune system of fish.

Keywords: fish, behavioral fever, optimum, pessimum, final selected temperature, upper lethal temperature, infections, fish diseases

НЕПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ ДЕЙСТВИЕ НЕСИЛЬНЫХ СТРЕССОРОВ НА КОНЦЕНТРАЦИЮ КАТИОНОВ В ПЛАЗМЕ КРОВИ ЛЕЩА

Р. А. Запруднова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: rimma@ibiw.yaroslavl.ru

Установлено, что под действием несильных непродолжительных стрессоров разной природы (введение небольших доз катехоламинов, инъекция физраствора, укол, легкий хэндлинг, небольшое изменение температуры воды, быстрый отлов из водоема при невысоких температурах воды и др.) изменения ионного состава внутренней среды леща *Abramis brama* L. направлены в сторону повышения концентрационных градиентов на мембране клеток и тканей: гипернатриемия, гипокалиемия, гиперкальциемия и нередко гипомagneмизм. Динамика концентрации ионов в плазме крови имела фазный характер, наиболее характерный для ионов калия. Продолжительность фаз, их диапазон зависели от силы стрессора, температуры воды, исходного состояния организма. Отсутствие фазности (колебательности), т.е. устойчивые изменения во внутренней среде по типу гиперкомпенсации обычно наблюдались у сильных здоровых рыб в начальный период действия средне-сильных стрессоров. У рыб ослабленных (истощенных) и больных несильные непродолжительные стрессоры вызывали изменения ионного состава внутренней среды по типу редукции т.е. в сторону понижения концентрационных градиентов на мембране клеток и тканей. Реакция на слабые стрессоры обычно отсутствовала у рыб, содержащихся в неблагоприятных условиях.

Ключевые слова: лещ, натрий, калий, кальций, магний, стресс.

ВВЕДЕНИЕ

При изучении состояния стресса как у высших позвоночных животных, так и у рыб первоначально применяли сильные и очень сильные непродолжительные воздействия, несколько позднее стали изучать влияние слабых длительных стрессоров. Такая же последовательность имела место в исследованиях ионного состава внутренней среды у рыб при стрессе: сначала сильный острый стресс [Флерова и др., 1980 (Flerova et al., 1980); Мартемьянов, Запруднова, 1982 (Martem'yanov, Zaprudnova, 1982)], затем – хронический [Запруднова, 1991 (Zaprudnova, 1991); Мартемьянов, 2014 (Martem'yanov, 2014)]. Установлено, что при ухудшении состояния рыб происходили изменения в ионном составе внутренней среды в сторону уменьшения концентрационных градиентов на мембране клеток и тканей, т.е. по типу редукции. Например, гипонатриемия при остром летальном стрессе (продолжительность жизни рыб несколько часов) составляла 50%, при подостром – до 20% (продолжительность жизни 5–20 дней), при хроническом – не более 10%, продолжительность жизни рыб – 1–4 мес [Запруднова, 2003 (Zaprudnova, 2003)].

Однако заслуживает не меньшего внимания изучение действия непродолжительных раздражителей слабой и средней силы, относящихся к обычным в нормальной жизни рыб. Этими раздражителями могут быть биотические и абиотические факторы. В связи с тем, что взаимные отношения между организмами имеют ведущее значение в биологической продуктивности [Камшилов, 1961 (Kamshilov, 1961)], то их роль в качестве стрессоров осо-

бенно велика. В качестве конкретных факторов можно рассматривать составляющие аллелопатических связей: продукты метаболизма, феромоны, кайромоны, гормоны и другие.

В водоемах, особенно глубоководных, существует вертикальная стратификация различных абиотических факторов: температуры, освещенности, содержания различных растворенных газов, величины pH [Константинов, 1986 (Konstantinov, 1986); Кузнецов, Ручин, 2001 (Kuznetsov, Ruchin, 2001)]. Например, изменения температуры воды между придонными, более холодными участками и прогреваемой солнцем поверхностью в Рыбинском водохранилище летом обычно составляет 3–5°C. В озерах и водохранилищах с прозрачностью 1–2 м на глубину 1 м проникает не более 5–10% поступившей солнечной радиации. Такого рода примеры могут быть продолжены. Обычно водные животные совершают вертикальные суточные миграции, и таким образом создается изменение различных абиотических факторов в небольшом диапазоне колебаний. Кроме того, и в одном месте водоема отмечаются разной интенсивности суточные колебания различных абиотических факторов. Например, изменение величины pH в зарослях макрофитов в стоячем водоеме достигает 3 единиц: 6.76–9.76 [Кузнецов, Ручин, 2001 (Kuznetsov, Ruchin, 2001)]. Искусственные, не слишком токсические соединения в микродозах также могут быть отнесены к несильным стрессорам.

Таким образом, в жизни рыб практически постоянно присутствуют непродолжительные несильные раздражители естественной и искусственной природы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Большую часть исследований по влиянию слабых и средних (несильных) непродолжительных стрессоров на содержание ионов в плазме крови у рыб проводили на леще *Abramis brama* L Рыбинского водохранилища в возрасте 6–8 и 7–14 лет, адаптированном после отлова из водоема не менее 10–14 дней в 4000 л затененных бассейнах с артезианской водой при 100% насыщении воды кислородом с плотностью посадки 1 особь на 200–1500 л воды. Применялись: введение физиологического раствора (0.7% раствор NaCl в количестве 1–1.5 мл на особь), укол шприцем, внутрибрюшинная инъекция адреналина и норадреналина (в дозах 0.2–0.5 мг/л, 0.5–1.5 мг/кг, 2–3 мг/кг веса тела), изменение температуры воды на небольшое количество градусов (3–5°C), помещение рыб в меньший объем воды и др. Изучали также влияние кратковременного отлова, транспортировки в лабораторию и адаптации к лабораторным условиям. Иногда в ра-

Цель настоящей работы – изучение влияния на концентрацию ионов натрия, калия, кальция и магния в плазме крови леща несильных непродолжительных стрессоров.

боте представлены результаты действия стрессоров по силе, превышающих средние или находящиеся на границе средних и сильных (рис. 1, 2, табл. 3, 4 и др.). Это позволяет показать сложность процессов, происходящих в организме и еще сильнее подчеркнуть зависимость ответной реакции от дозы стрессового воздействия.

Методы взятия и обработки проб крови, а также анализа плазмы на ионный состав описаны ранее [Мартемьянов, Запруднова, 1982 (Martem'yanov, Zaprudnova, 1982)]. Концентрацию ионов натрия и калия в плазме крови измеряли на приборе Flapho-4, в воздушно-пропановом пламени, а кальция и магния на приборе AAS-1 – в воздушно-ацетиленовом. Числовые данные представлены в виде средних и ошибок средних. Достоверность полученных результатов оценивали по критерию Стьюдента при 3-х уровнях значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние температуры и хэндлинга.

В опытах с температурой для оценки величины стрессового влияния помимо скорости изменения и разницы температур учитывалась область температурной толерантности, в которой проводились исследования, и степень ее удаленности (или приближенности) к границам толерантности и к избираемой температуре. Все опыты с влиянием температуры проведены на половозрелом леще, акклиматизированном к соответствующим температурам в течение 2–3 недель. Основная часть исследований, представленных на рис. 1, выполнена в зимний период года, когда рыбы менее чувствительны к стрессорным воздействиям. После изменения температуры воды у леща обычно наблюдалось некоторое торможение двигательных реакций. Перед опытом у рыб в плазме крови содержание ионов натрия, калия и кальция составляло, соответственно, 129–132, 2.7–3.3 и 2.9–3.4 ммоль/л. При колебании температуры на 3°C в течение 4-х ч около температур 5°C (зимой: 5→8→5°C) и 14°C (летом: 14→17→14°C) со скоростью 1.5°C/ч, а также при резком изменении температуры воды на 5°C (из 10 в 5°C – зимой) у рыб через 0.5–1.5 ч отмечена гипернатриемия, гипокалиемия и гиперкальциемия (рис. 1, 1–3). Гиперкальциемия в сочетании с гиперкалиемией при неиз-

менном уровне натрия в плазме крови наблюдалась летом у леща при переносе его из 18 в 8°C, т.е. близкой к летней предпочитаемой (рис. 1, 4). Необходимо также заметить, что перед опытом в течение 2-х сут исследуемых рыб подвергали резкой смене температуры воды от 18 до 8°C и через 12 ч – обратной.

Опыты, представленные на рис. 1, 5–6 и отчасти на рис. 1, 4 являются результатами действия достаточно сильных стрессоров, которые вызывали изменения в ионном составе внутренней среды по типу редукции: гипонатриемия, гиперкалиемия, гипокальциемия.

Следующие исследования проводили зимой на половозрелом леще, адаптированном к 5°C (избираемой температуре для половозрелого леща в зимний период года) не менее 2-х недель. Исследование выполнено в 2 зимних сезона. Рыб в течение 15 мин 3–4 раза на 10 с извлекали из воды. В первую зиму через 0.5 ч после проведения опыта у лещей (n = 4/5) отмечены легкая гипернатриемия и гипокалиемия: содержание ионов натрия и калия до и после нагрузки составляли соответственно, 129±2, 3.2±0.7 и 135±3, 2.1±0.6 ммоль/л. Во второй зимний сезон гипернатриемия у лещей составляла 7%, гипокалиемия – 20 %.

Летом здоровых сильных лещей, 5 дней адаптируемых после отлова из водоема в бас-

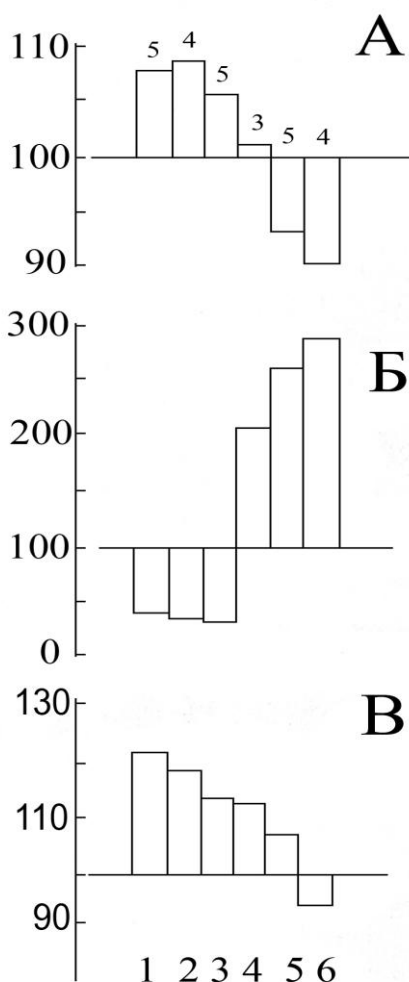


Рис. 1. Концентрация ионов в плазме крови леща через 0.5–1.5ч после изменения температуры воды. А – натрий, Б – калий, В – кальций; по оси ординат – концентрация ионов в плазме в % по отношению к исходному уровню, принятому за 100%; по оси абсцисс – изменение температуры воды: 1 – 10→5°C, 2 – 5→8→5°C, 3 – 14→17→14°C, 4 – 18→8°C, 5 – 18→28°C, 6 – 5→25°C; 3, 5 – лето, остальное – зима; цифры над столбиками – число исследуемых рыб.

Fig. 1. The ion concentration in blood plasma of bream in 0.5–1.5 h after change of water temperature. А – sodium, Б – potassium, В – calcium, on the axis of ordinates is the concentration of ions in the plasma in % relative to the initial level taken as 100%; the abscissa shows the temperature change of water: 1 – 10→5°C, 2 – 5→8→5°C, 3 – 14→17→14°C, 4 – 18→8°C, 5 – 18→28°C, 6 – 5→25°C; 3, 5 – summer, the rest – the winter; numbers above the bars show the number of the studied fish.

сейне при температуре практически не отличающейся от температуры в естественной среде обитания (16–17°C), 30 мин непрерывно гоняли по аквариуму сачком. Хотя в данном случае создавали нагрузку, превосходящую по интенсивности ту, что получали лещи во время отлова из естественной среды, уровень ионов и

катехоламинов в плазме крови не изменялся. Полученные результаты указывают на состояние ареактивности у лещей.

Таким образом, проведенные исследования влияния температурного фактора на содержание ионов в тканях у леща позволяют заключить, что несильное непродолжительное воздействие (изменение температуры на небольшое число градусов в диапазоне толерантности, главным образом в области, близкой к избираемой) вызывает сдвиги во внутренней среде по типу гиперкомпенсации: гипернатриемия, гипокалиемия, гиперкальциемия. Усиление стрессовой нагрузки (увеличение диапазона и скорости изменения температуры) приводит к отклонениям по типу редукции: гипонатриемия, гиперкалиемия и гипокальциемия. Имеющаяся литературная информация по этому вопросу согласуется с нашими данными. Изменение температуры на несколько градусов у других видов рыб вызывали отклонения в содержании ионов в тканях, направленные как в сторону снижения концентрационных градиентов на мембране клеток и тканей, так и повышения. Все зависело от силы воздействия и исходного состояния рыб [Мартемьянов, 1983а,б (Martem'yanov, 1983a, б); Grigo, 1975; Heinicke, Houston, 1965; Hickman et al., 1964]. Укажем на 3 интересных факта. Гипернатриемия у карпа наблюдалась при переносе его в избираемую температуру, а наибольшая гиперкалиемия, напротив, при перемещении из избираемой в любую другую по обе стороны от избираемой [Мартемьянов, 1983а,б (Martem'yanov, 1983a,б)]. Ежесуточное колебание температуры на 10° пусть даже и в районе избираемой у карася приводило к стойким изменениям во внутренней среде по типу редукции: гипонатриемия, гипохлоремия, гипокальциемия [Houston, Koss, 1982].

Влияние катехоламинов и хэндлинга.

Исследовали влияние на содержание ионов в плазме крови у леща введения гормонов (адреналина, норадреналина), физраствора и просто укола шприцем в брюшную полость или мышцу сбоку туловища (укол и введение физраствора рассматривали как хэндлинг). Концентрация катехоламинов 0.2–0.5 мг на кг веса тела, т.е. соответствующая физиологической в крови у рыб или превышающая ее не более чем в 10–50 раз отнесена к слабым стрессорам [Запруднова, Прозоровская, 1999 (Zaprudnova, Prozorovskaya, 1999); Mazeaud et al., 1977]. Дозы гормона в 0.5–1.5 мг/кг отнесены к средним по силе, а в 2–3 мг/кг считались пограничными между средними и сильными воздействиями. На рис. 2 приведены ре-

зультаты летних опытов при температуре воды 17–19°C. После внутривенной инъекции гормона наблюдалось значительное посветление окраски тела лещей, наиболее выраженное через 1–2 ч после инъекции. Изменялась ориентировочно-двигательная реакция: рыбы вначале были почти не подвижны и не реагировали на внешние раздражители, например, отлов сачком. После укола и введения физраствора также отмечена первоначальная реакция торможения.

Концентрация натрия в плазме крови под действием физраствора увеличивалась в первые 0.5–1.5 ч опыта на 10%, в дальнейшем возвращалась к первоначальному уровню. Под влиянием адреналина (в дозе 2–3 мг/кг) повышение содержания натрия в плазме крови на 7% наблюдалось в период с 2 до 3.5 ч опыта, а через 5 ч устанавливалась гипонатриемия (до 14%), сохраняющаяся на этом уровне и через сутки. Восстановление концентрации натрия в плазме крови до исходных значений обычно происходило на 3 сутки (рис. 2А).

Под действием введенных адреналина и физраствора концентрация калия в плазме крови уменьшалась. Обычно регистрировали двухфазную гипокалиемию (доходящую до 88–94%) с периодом в 5–8 ч при температуре воды 17–20°C.

Наши исследования показали, что с уменьшением температуры процесс растягивался во времени, с повышением – укорачивался. Например, при 25°C концентрация калия в плазме крови возвращалась к исходной уже через 5–8 ч после введения гормона.

Первая фаза гипокалиемии сменялась непродолжительным повышением концентрации калия до исходного (доопытного) или более высокого уровня, как это имело место в случае инъекции физраствора. Под действием гормона не только сильнее была выражена гипокалиемия (различия достоверны, $p < 0.001$), но и уменьшалась вариабельность концентрации калия (в присутствии гормонов CV равен 5–13, в остальных случаях 24–61) (рис. 2Б).

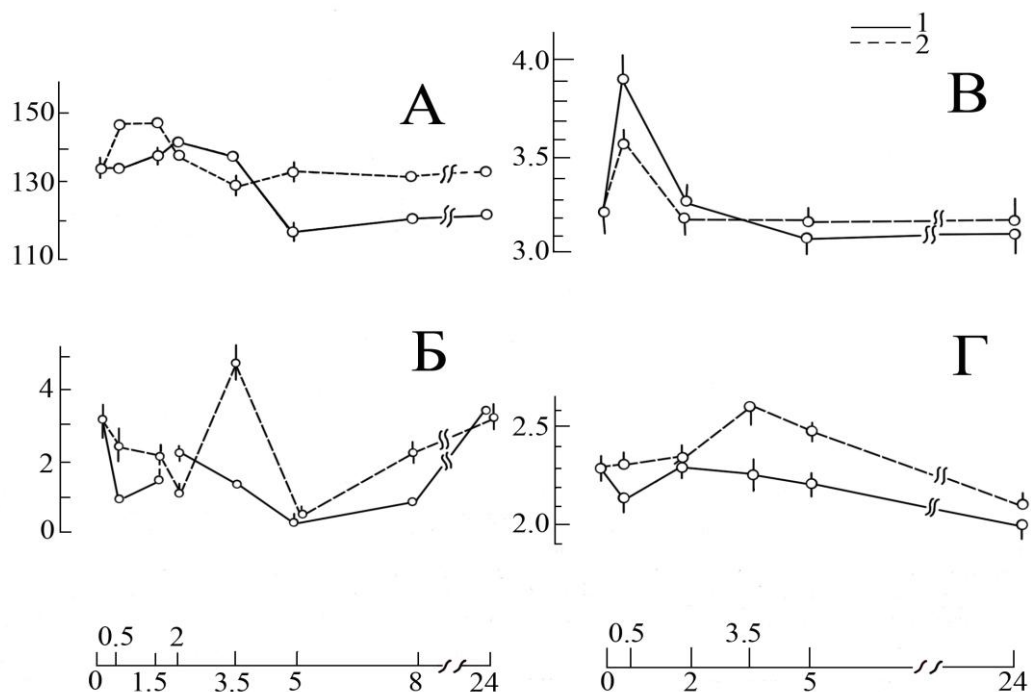


Рис. 2. Влияние адреналина в дозе 2–3 мг/кг (1) и физраствора (2) на концентрацию ионов в плазме крови леща А – натрий, Б – калий, В – кальций, Г – магний; по оси ординат – концентрация ионов, ммоль/л; по оси абсцисс – время с начала опыта, ч; каждая точка представлена данными от 6–12 рыб.

Fig. 2. The effect of adrenaline at a dose of 2–3 mg/kg (1) saline (2) to the ion concentration in the blood plasma of bream А – sodium, Б – potassium, В – calcium, Г – magnesium; the ordinate is the ion concentration, mmol/l; the abscissa shows the time from the start of the experiment, h; each point represents data from 6 to 12 fish.

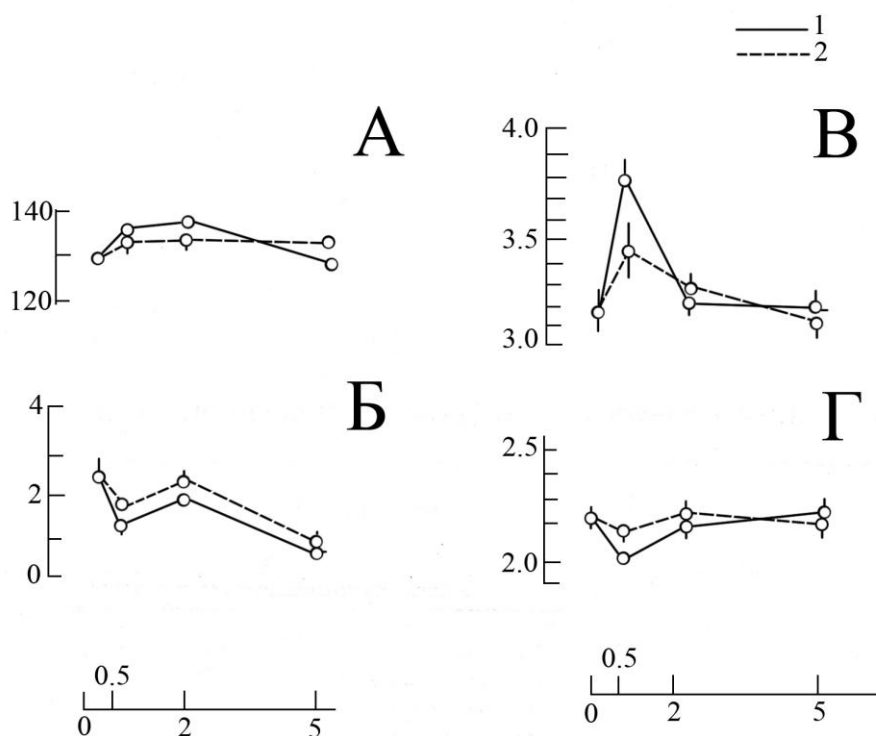


Рис. 3. Влияние норадреналина в дозе 0.2–0.5 мг/кг (1) и укола (2) на концентрацию ионов в плазме крови леща. Обозначения как на рис. 2. Количество используемых рыб в каждой точке 5–8.

Fig. 3. The effect of norepinephrine at a dose of 0.2–0.5 mg/kg (1) and shot (2) on the concentration of ions in the blood plasma of bream. Symbols as in Fig. 2. The number of fish used at each point 5–8.

Концентрация кальция в плазме крови повышалась под действием гормона на 21.5%, а физраствора – на 12.5% в первые 0.5 ч опыта и возвращалась к исходному уровню через 2 ч и в дальнейшем уже не менялась (рис. 2В).

Отмечено снижение содержания магния в плазме крови через 0.5 ч (на 8%), с последующим повышением и новое уменьшение (на 13%) через 24 ч под действием гормона. Через 3.5–5 ч после введения физраствора концентрация магния в плазме крови повышалась на 13–10%, а через 24 ч содержание магния было ниже исходного уровня на 4% (рис. 2Г).

Гипонатриемия в период с 3.5 до 24 ч после введения гормона, несомненно, связана с применением достаточно высоких доз адреналина.

В августе–сентябре проведены опыты по изучению влияния укола в мышцу и введенного внутривенно норадреналина в дозе 0.2–0.5 мг/кг на концентрацию ионов у леща в возрасте 6–8 лет (рис. 3). Отклонения в содержании ионов под действием обоих факторов были однонаправленными и нередко близкими по величине. Как правило, основные изменения в

концентрации ионов происходили в первые 0.5–2 ч после воздействия стрессоров. Под действием гормона и укола концентрация натрия в плазме крови увеличивалась, соответственно, на 7 и 3% (рис. 3А). Концентрация калия в плазме крови изменялось двухфазно: снижалась через 0.5 и 5 ч под действием норадреналина, соответственно, на 47 и 65%, а после укола – на 20 и 56% (рис. 3Б). Содержание кальция в плазме крови увеличивалось в первые 0.5 ч опыта на 22.5% под действием гормона и на 9.5% – укола (рис. 3В). Концентрация магния в плазме крови уменьшалась в первые 0.5 ч опыта под влиянием гормона на 11%, укола – на 4.4% (рис. 3Г).

Опыты с изучением влияния укола в брюшную полость и введенного адреналина (в дозе 0.5–1.5 мг/кг) на содержание ионов в тканях у леща проводили по сокращенной схеме в зимний период года (рис. 4). Использовали рыб, адаптированных в течение трех недель к двум диапазонам температур: 12–14°C и 0.2–1°C. После введения адреналина освещение окраски тела при температуре воды 10–11°C наблюдали через 2 ч, а при 0.2–1°C – примерно

через 10–12 ч и продолжалось в последнем случае несколько часов. У рыб во всех температурных условиях под действием, как введенного гормона, так и просто укола в брюшную полость, через сутки отмечена небольшая (недостаточно выраженная) гипернатриемия. Характер изменения содержания ионов калия, кальция и магния в плазме крови зависел от температуры воды. В температурах 0.2–1°C

отмечена сниженная концентрация этих ионов (по магнию различия с исходной точкой достоверны, $p < 0.05$). При температурах 10–12°C достоверно выражена гиперкальциемия и не достоверно повышен уровень калия в плазме крови. Концентрация магния почти не изменилась. Полученные данные наглядно продемонстрировали зависимость фазности ответной реакции от температуры.

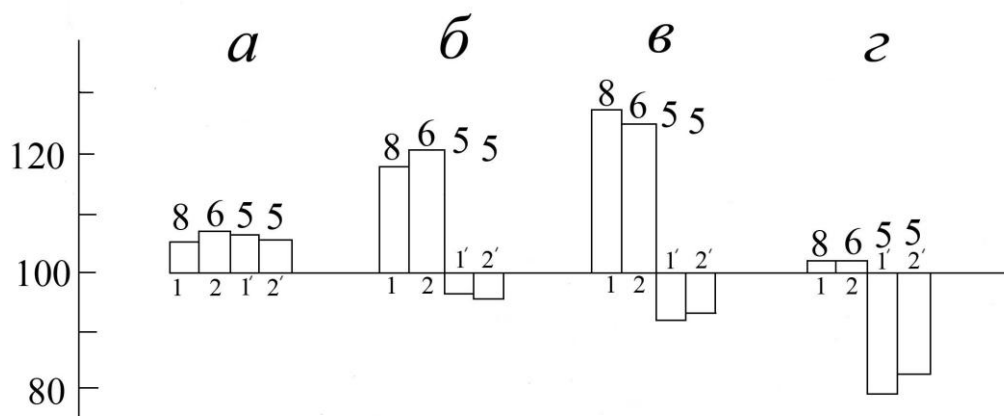


Рис. 4. Содержание ионов в плазме крови леща через сутки после стрессорных воздействий зимой. а – натрий, б – калий, в – кальций, г – магний; по оси ординат – концентрация ионов в плазме в % к дострессовому уровню, принятому за 100%; по оси абсцисс: 1, 1' – укол шприцем, соответственно при температуре 12–14°C и 0.2°C, 2, 2' – введение адреналина (0.5–1.5 мг/кг) при тех же температурах; цифры над столбиками – число исследуемых рыб.

Fig. 4. The content of ions in blood plasma of bream a day after stress effects in winter. а – sodium, б – potassium, в – calcium, г – magnesium; the ordinate is the concentration of ions in the plasma in % to level before stress, taken as 100%; abscissa : 1, 1' – an injection syringe, respectively, at a temperature of 12–14°C and 0.2°C, 2, 2' – epinephrine (0.5–1.5 mg/kg) at the same temperatures; the numbers above the bars show the number of the studied fish.

У рыб, больных ихтиофтириозом и адаптируемых в 300 л аквариумах при повышенном фоне световых и шумовых раздражителей, несильные стрессоры типа укола шприцем и введения норадреналина (в дозе 0.5–1.5 мг/кг) вызывали гипонатриемию, под действием гормона выраженную сильнее, чем только от одного укола. Содержание калия в плазме крови увеличивалось после укола шприцем, однако после введения норадреналина отмечено его уменьшение (рис. 5). Кроме того, на рыбах еще не истощенных, но уже закаленных содержанием в неблагоприятных условиях (2 нед в 300 л аквариумах с повышенным фоном световых и шумовых раздражителей при температуре 16–17°C) (табл. 3) не удалось выявить влияния на ионный состав плазмы крови укола и введения адреналина в дозе 0.2–0.5 мг/кг через 0.5 и 2 ч после воздействия: за исключением 30% гипокалиемии под действием гормона, т.е. в данном случае, вероятно, можно говорить о состоянии ареактивности. Гипокалиемия под

действием норадреналина и адреналина связана со специфическим действием катехоламинов на концентрацию калия в плазме крови животных и рыб в том числе [Запруднова, 2000 (Zaprudnova, 2000)].

Влияние отлова, транспортировки, адаптации.

Ранее [Мартемьянов, Запруднова, 1982 Martem'yanov, Zaprudnova, 1982)] показано, что отлов рыб летом при достаточно высоких температурах воды и 1.5–2 ч транспортировка в лабораторию в маленьких объемах воды при недостатке кислорода являются очень сильными стрессорами для рыб, нередко приводящими их к гибели. Гипонатриемия в этих условиях достигала 30–50%, а гиперкалиемия могла превышать 400%. В настоящей работе рассматривали влияние на рыб отлова и транспортировки, проводимых при низких температурах воды и в относительно комфортных условиях. У леща, отловленного осенью (температура воды 11–12°C) через 1–3 ч транспор-

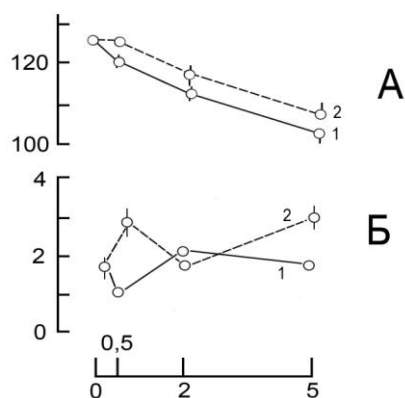


Рис 5. Влияние норадреналина в дозе 0.5–1.5 мг/кг (1) и укола шприцем (2) на концентрацию ионов в плазме крови леща, больного иктиофтириозом. По оси ординат – концентрация ионов натрия (А) и калия (Б) в плазме крови, ммоль/л; по оси абсцисс – время от начала опыты, ч; количество используемых рыб в каждой точке 4–6.

Fig. 5. The effect of norepinephrine at a dose of 0.5–1.5 mg/kg (1) and the injection syringe (2) to the ion concentration in the blood plasma of sick bream. The ordinate is the concentration of sodium ions (А) potassium (Б) in blood plasma, mmol/l; on the abscissa: time from the beginning of the experiments, h; the number of fish at each point 4–6.

тировки в ограниченном объеме воды (в щадящих условиях: минимум механических раздражителей, соотношение массы тела и воды 1:15) регистрировали гипокалиемию (42–54%), гиперкальциемию (13%) и гипернатриемию (4–8%) (табл. 1). Через сутки содержания в лабораторных условиях при той же температуре, что в водоеме, отмечены противоположно направленные изменения в концентрации ионов в плазме крови: гипонатриемия (4.5%) и

Таблица 1. Динамика содержания ионов (ммоль/л) в плазме крови леща после отлова, транспортировки и адаптации к лабораторным условиям

Table 1. Dynamics of the content of ions (mmol/l) in blood plasma of fish after capture, transport and adaptation to laboratory conditions

Время после отлова, ч Time after capture, h	Натрий Sodium	Калий Potassium	Кальций Calcium	Количество рыб Number of fish
0	134±2.2	2.4±0.2	4.4±0.3	6
1	144±1.7**	1.1±0.1***	5.0±0.6	6
3	138±1.6	1.4±0.2*	3.9±0.2	5
24	127±2.9	2.7±0.3	3.5±0.3	5

Примечание. Здесь и далее: *, **, *** – различия достоверны, соответственно, при $p \geq 0.05$, 0.01, 0.001

Note. Hereinafter: *, **, *** – the difference is significant respectively at $p \geq 0.05$, 0.01, 0.001

После пересадки леща, адаптированного в условиях глубокого бассейна, в ограниченный объем артезианской воды (соотношение массы тела и воды 1:20; содержание кислорода

гипокальциемия (20.5%). В летних опытах с влиянием на концентрацию ионов в тканях леща 30 мин поимки (практически без транспортировки в лабораторию) и 3 сут адаптации в глубоком бассейне выявлены гипернатриемия (141 ± 1.3 ммоль/л) и гипокалиемия (1.2 ± 0.2 ммоль/л). В конце октября (при температуре воды 6°C) гипернатриемия отмечена у лещей сразу после отлова тралом (концентрация натрия в плазме крови составляла 141 ± 2 ммоль/л).

У леща, адаптируемого к лабораторным условиям в преднерестовый период, гипернатриемия (до 12–15%) и гипокалиемия (до 87%), характерные для этого периода года, сохранялись и даже усиливались в течение 1 недели содержания рыб в лабораторных бассейнах (табл. 2).

Леща, адаптированного к лабораторным условиям 2 недели в глубоких затененных бассейнах, помещали в 300 л аквариумы также с артезианской водой и 100% насыщением воды кислородом и такой же плотностью посадки (1 особь на 150–300 л), но с повышенным фоном световых и шумовых раздражителей. В этих условиях через 3–4 нед наблюдали изменения в концентрации ионов в тканях по типу редукции, а через 2–3 мес рыбы погибали, т.е. мы имели дело с хроническим стрессом с летальным исходом (табл. 3). Однако в первые 2–3, 24 и 48 ч опыта отмечены отклонения в системе водно-солевого равновесия по типу гиперкомпенсации: гипернатриемия (от 6 до 11.9%), а также гипокалиемия и гиперкальциемия через 24 и 48 ч, соответственно на 18 и 14% и на 52 и 60%.

в воде 6 мг/л при температуре воды 17–19°C) через 4, 8, 24 и 48 ч наблюдали гипернатриемию (соответственно 16, 15.3, 12.3 и 9%), гипокалиемию (86.8, 84.2, 57.9 и 50%) и гипер-

кальциемию (50, 30, 100 и 189%). Рыбы в указанных условиях жили не более 3 нед. Уже через 5–6 сут концентрация натрия и кальция в плазме крови снижалась, а калия повышалась (табл. 4). В данном случае, вероятно, следует говорить о подостром стрессе с летальным исходом. Примечательно, что характер изменений в концентрации ионов в тканях у леща был такой же, что и в предыдущем опыте (т.е. гиперкомпенсации к редукции). У щуки летом сразу после отлова неводом фиксировали столь высокие уровни концентрации натрия (на 9.7%) и кальция (на 50%) и низкий калия (на 65%) в плазме крови, к которым не наблюдалось возвращения в процессе адаптации в

лабораторных условиях [Мартемьянов, Запруднова Запруднова, 1982 (Martem'yanov, Zaprudnova, 1982)]. У леща и плотвы сразу после отлова также отмечена повышенная (на 21.7–26%) концентрация кальция в плазме крови. У плотвы увеличенная примерно на 10% концентрация натрия в плазме крови наблюдалась через 2 недели адаптации в глубоких затененных бассейнах.

Таким образом, проведенные исследования показали, что под действием несильных непродолжительных стрессоров разной природы (введение небольших доз катехоламинов, инъекция физраствора, укол, легкий хэндлинг,

Таблица 2. Динамика концентрации ионов (ммоль/л) в плазме крови леща в период размножения в ходе адаптации к лабораторным условиям

Table 2. Dynamics of ion concentrations (mmol/l) in blood plasma of bream during spawning in the adaptation to laboratory conditions

Время после отлова Time after catching	Натрий Sodium	Калий Potassium	Стадия зрелости гонад Stage of gonad maturity	Количество рыб Number of fish
0	142±1.5	0.6±0.0	IV	8
3 ч (h)	147±1.3*	0.5±0.0***	IV	6
20 ч (h)	150±0.4***	0.4±0.0***	IV	5
1 неделя (week)	146±0.2*	0.8±0.0***	IV	6

Таблица 3. Концентрация ионов (ммоль/л) в плазме крови леща, содержащегося в 300 литровых аквариумах

Table 3. Ion concentration (mmol/l) in blood plasma of bream contained in 300 litre aquariums

Время, ч Time, h	Натрий Sodium	Калий Potassium	Кальций Calcium	Количество рыб Number of fish
0	134±1	2.2±0.1	2.3±0.3	6
2–3	149±3**	4.6±0.2***	–	5
24	146±3**	1.8±0.2*	3.5±0.1**	6
48	142±4	1.9±0.1	3.7±0.2**	6
336	129±2	2.8±0.2*	–	5
720–960	127±3*	3.0±0.1***	–	18
1440–2298	122±3**	3.6±0.2***	2.6±0.3	7
	118±4**	4.2±0.5**	2.3±0.1	5

Примечание. Над чертой – здоровые рыбы, под чертой – больные.

Note. Above the line – healthy fish, below the line – sick.

Таблица 4. Концентрация ионов (ммоль/л) в плазме крови леща, содержащегося в ограниченном объеме воды

Table 4. Concentration of ions (mmol / l) in blood plasma bream contained in a limited volume of water

Время, ч Time, h	Натрий Sodium	Калий Potassium	Кальций Calcium	Количество рыб Number of fish
0	130±2	3.8±0.1	1.8±0.4	6
4	151±1***	0.5±0.0***	2.7±0.1	4
8	150±2***	0.6±0.0***	2.4±0.3	5
24	146±1***	1.6±0.1***	3.6±0.3*	5
48	142±1***	1.9±0.2***	5.2±0.2***	3
156	125±1	3.9±0.5	2.5±0.1	4

небольшое изменение температуры воды, быстрый отлов из водоема при невысоких температурах воды и др.) изменения ионного состава внутренней среды организма направлены в сторону повышения концентрационных градиентов на мембране клеток и тканей: гипернатриемия, гипокалиемия, гиперкальциемия и нередко гипомagneмизм (иногда уровень (иногда уровень магния не менялся совсем, и были случаи его повышения). Динамика концентрации ионов в плазме крови имела фазный характер, наиболее выраженный для ионов калия: гипокалиемия сменялась возвращением уровня калия к нормальным значениям или даже гиперкалиемией, вслед за которой вновь наступала гипокалиемия, иногда сильнее выраженная, чем первоначальная. Продолжительность фаз, их диапазон зависели от целого ряда факторов, в том числе от силы стрессора, от температуры адаптации, от исходного состояния организма. Отсутствие фазности (колебательности), т.е. устойчивые гипернатриемия, гиперкальциемия и гипокалиемия обычно наблюдались у сильных здоровых рыб в начальный период действия достаточно сильного стрессора (средне-сильного) (табл. 3, 4). Проведенные исследования позволяют заключить, что устойчивые отклонения во внутренней среде по типу гиперкомпенсации свидетельствуют о напряженном состоянии в системе водно-солевого равновесия и, как правило, обязательно сменяются отклонениями по типу редуции. У рыб, ослабленных (истощенных) содержанием в неблагоприятных условиях и/или больных, несильные стрессоры типа укола шприцем и введения гормона вызывали изменения ионного состава внутренней среды по типу редуции. Реакция на стрессор обычно отсутствовала (стадия ареактивности) у внешне здоровых рыб, содержащихся в неблагоприятных условиях, например, при повышенном фоне световых и шумовых раздражителей. Наиболее характерной для несильных непродолжительных стрессоров поведенческой реакцией является небольшое торможение двигательной активности. Результаты проведенных исследований также позволяют предположить кратковременное повышение концентрации адреналина в крови в самом начале действия стрессора. В частности, при отлове из бассейна у леща концентрация адреналина в плазме крови увеличивалась в 100 раз, а уровень норадреналина в крови не изменялся. Содержание катехоламинов в хромаффинной ткани также практически не изменялось [За-

пруднова, Прозоровская, 1999 (Zaprudnova, Prozorovskaya, 1999)].

Работы по изучению влияния несильных непродолжительных раздражителей на содержание ионов в тканях рыб немногочисленны и, можно сказать, случайны, т.к. авторы не задавались вопросом о силе используемых стрессоров и, соответственно, нигде не проводился сравнительный анализ характера ответной реакции в зависимости от интенсивности воздействия. В литературе содержатся сведения об изменениях содержания ионов в плазме крови пресноводных рыб по типу гиперкомпенсации, которые касались как одного, так и сразу трех ионов, вызывались небольшими кратковременными нагрузками и наблюдались у рыб и в эксперименте, и в естественной среде обитания. Коротко рассмотрим практически все известные нам работы по этому вопросу. Хаустон с соавторами [Houston et al., 1971a,b] наблюдали гипернатриемию, гипокалиемию и гиперкальциемию, а также некоторое увеличение концентрации калия в мышцах у ручьевой форели как в ответ на легкий хэндлинг, так и в результате анестезии tricaine methanesulphonate. Смит с соавторами [Smit et al., 1981] у карпа, сутки находящегося в ограниченном объеме воды, регистрировал повышенный уровень натрия в плазме крови (примерно на 40 ммоль/л выше нормы) и заниженный – калия (примерно на 1.5–2 ммоль/л). Гипернатриемию, гиперкальциемию и гиперхлоремию (но гиперкалиемию) фиксировали у угря и лобана, 4 дня содержащихся в пресной воде с сублетальными дозами пестицидов: ДДТ и эндрина [Hilmy et al., 1983]. В растворах с низкой концентрацией тяжелых металлов (медь, ртуть, кадмий, свинец) отмечено повышение содержания хлорида натрия в плазме крови у пресноводных рыб [Christensen et al., 1977; Sing, Reddy, 1990]. Гипернатриемию обнаружена у рыб в растворе фенолалерата [Наточин, 1987 (Natochin, 1987)], а также у леща, отловленного в местах повышенного загрязнения [Мартемьянов, 1994 (Martemyanov, 1994)].

В работе литовских исследователей (Бараускене и др., 1975 (Barauskene et al., 1975)] показано, что 30 с воздействие электрическим током на карпа вызывало гипокалиемию и гиперкальциемию при неизменном уровне натрия в плазме крови, которые сопровождались увеличением концентрации адреналина и норадреналина в мозге и сердечной мышце. Уровни катехоламинов возвращались к первоначальным через 2 ч. Изменения содержания натрия, калия, кальция и магния в плазме кро-

ви по типу гиперкомпенсации наблюдались у зимнего карпа при температурах, близких к 5°C [Мартемьянов, 1995 (Martem'yanov, 1995)]. Известно, что карп, в отличие от леща, хорошо переносит условия искусственного содержания и продолжает питаться при низких температурах. Отмечалась также колебательность (фазность) в ответной реакции на несильный стрессор. В частности, в работе Хаустона с соавторами [Houston et al., 1971b] паттерн в отношении уровня натрия в плазме крови представляется в виде затухающей синусоиды:

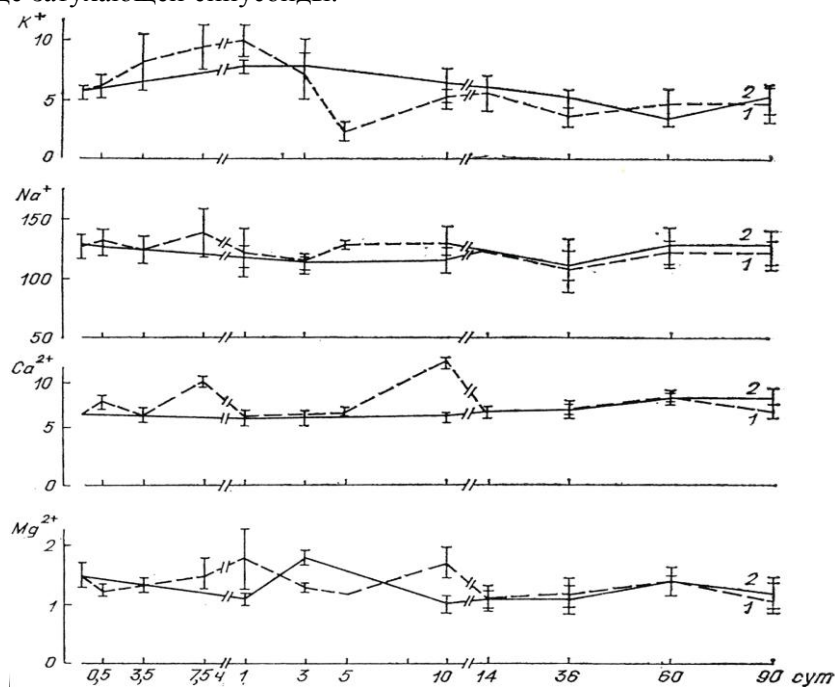


Рис. 6. Содержание ионов калия, натрия, кальция и магния в плазме крови карпа при хронической интоксикации фенолом (5 мг/л) [по: Козловская, Мартемьянов, 1991 (Kozlovskaya, Martem'yanov, 1991)]. 1 – опыт, 2 – контроль. По оси ординат – концентрация ионов, мэкв/л.

Fig. 6. The content of potassium, sodium, calcium and magnesium in blood plasma of carp with chronic intoxication of phenol (5 mg/l) [at: Kozlovskaya, Martem'yanov, 1991]. 1 – experience, 2 – control. On the ordinate is the concentration of ions, meq/l.

В работе Козловской и Мартемьянова [1991 (Kozlovskaya, Martem'yanov, 1991)] посвященной изучению хронической интоксикации фенолом карпа, отмечаются достоверно различные отклонения содержания ионов калия, кальция и магния в плазме крови от исходных уровней и фазность изменений ионного состава в первые 14 дней опыта (рис. 6). При этом в первые часы и сутки эксперимента гипернатриемия, гиперкальциемия и отчасти гипомagneмия имели фазный характер и сочетались с гиперкалиемией, а в период с 3 по 10 сут исследования отмечена и гипокалиемия. В период 14–90 сут различия между контролем и опытом отсутствовали. Вероятно, это указывает на состояние ареактивности. Первоначальная гиперкалиемия у карпа [Козловская, Мартемьянов, 1991 (Kozlovskaya, Martem'yanov, 1991)], а также гиперкалиемия у угря и

сначала (в течение 3 ч после действия стрессора) увеличение, затем (после 6 ч) уменьшение и, наконец, (между 48 и 192 ч) стабилизация. На первоначальных стадиях различных заболеваний у рыб отмечается гипернатриемия, которая в ходе развития болезни сменяется возвращением уровня натрия во внутренней среде к норме (состояние ареактивности), а затем – гипонатриемией (на поздних стадиях болезни) [Запруднова, 2017, рис 1 (Zaprudnova, 2017)].

лобана [Hilmy et al., 1983], на наш взгляд, свидетельствует о некоторой напряженности системы водно-солевого равновесия, вызываемой действием токсических веществ. Отсутствие гипернатриемии у карпа после действия электрическим током [Бараускене и др., 1975 (Barauskene et al., 1975)], вероятно, связано с фазностью изменения уровня натрия, не совпадающей с таковой у калия и/или с большой дозой стрессора.

Таким образом, проведенные исследования показали, что под действием несильных непродолжительных стрессоров изменения во внутренней среде у пресноводных рыб происходят по типу гиперкомпенсации (гипернатриемия, гипокалиемия, гиперкальциемия и, нередко, гипомagneмия) и имеют фазный (колебательный) характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бараускене В., Восилене М., Данюлите Т. и др. Влияние электрического тока на физиологическое состояние рыб // Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975. С. 351.
- Запруднова Р.А. Влияние адреналина на содержание калия в плазме крови леща при стрессе и нересте // Биол. внутр. вод. 2000. № 4. С. 133–139.
- Запруднова Р.А. Ионная регуляция у пресноводных рыб при стрессе и болезнях // Экспериментальная экология гидробионтов / [отв. ред. В. Б. Вербицкий, В. К. Голованов]. Борок: Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Труды; вып. 78(81). 2017 С. 90–101.
- Запруднова Р.А. Концентрация ионов в плазме крови и мышцах у пресноводных рыб перед гибелью // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, № 3. С. 520–524.
- Запруднова Р.А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб при стрессе. Автореф. дис. к.б.н. Борок: ИБВВ, 2003. 24 с
- Запруднова Р.А., Прозоровская М.П. Изменение содержания катехоламинов и ионов в тканях у леща *Abramis brama* при стрессе // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 2. С. 247–252.
- Камшилов М.М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М–Л: Наука, 1961. 136 с.
- Козловская В.И., Мартемьянов В.И. Активность ацетилхолинэстеразы мозга карпа (*Cyprinus carpio* L.) при острой и хронической интоксикации фенолом // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 4. С. 75–81.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М: Высшая школа, 1986. 472 с.
- Кузнецов В.А., Ручин А.Б. Влияние колебаний pH и освещенности на рост и развитие личинок озерной лягушки, *Rana ridibunda* // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 10. С. 1246–1251.
- Мартемьянов В.И. Динамика концентрации электролитов у пресноводных рыб при стрессе // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983а. С. 237–248
- Мартемьянов В.И. Динамика содержания электролитов у пресноводных рыб при стрессе Автореф. дис. к.б.н. М.: МГУ, 1983б. 24 с.
- Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышцах леща *Abramis brama*, отловленного в различных участках Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 5. С. 727–731.
- Мартемьянов В.И. Содержание натрия, калия, кальция и магния в плазме, эритроцитах и мышцах сеголеток и годовиков карпа *Cyprinus carpio* в зависимости от температуры адаптации // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 2. С. 258–265.
- Мартемьянов В.И. Оценка острого и хронического стресса у пресноводных рыб по показателям водно-солевого обмена // Успехи совр. биологии. 2014. Т. 134, № 6. С. 265–273.
- Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Динамика концентрации электролитов в плазме крови, эритроцитах и мышечной ткани пресноводных рыб при стрессе // Биол. науки. 1982. № 10. С. 44–49.
- Наточин Ю.В. Изменение концентрации электролитов в сыворотке крови рыб как показатель ихтиотоксичности // Тезис. докл. I-го всес. симп. Методы ихтиотоксикологич. исследований. Л., 1987. С. 105–106.
- Флерова Г.И., Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Содержание электролитов в сыворотке крови пресноводных рыб // Биол. науки. 1980. № 3. С. 46–51.
- Christensen G., Hunt E., Fiandt J The effect of methylmercuric chloride and lead nitrate on six biochemical factors of the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Toxicol. Appl. Pharmacol. 1977. Vol. 42. P. 523.
- Grigo F. Inwiewet wirkt die Temperatur als Stressor bei Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) I. Stoffliche Zusammensetzung des Rlutes unter besonderer Berticksichtigung der Serumelektrolyte // Zool. Anz. Jena. 1975. Bd. 194, №. 3/4. S. 215–235.
- Heinicke E.A., Houston A.H. Effect of thermal acclimation and sublethal heat shock upon ionic regulation in the goldfish, *Carassius auratus* L. // J. Fish. Res. Bd. Can. 1965. Vol. 22, № .6. P. 1455–1476.
- Hickman C.P., McNabb R.A., Nelson J.S., Vanbremen E.D., Comfort D. Effect of cold acclimation on electrolyte distribution in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Canad. J. Zool. 1964. Vol. 42, № 4. P. 577–597.
- Hilmy A.M., Badawi H., Shabana N. Physiological mechanism of toxic action DDT and endrin in two euryhaline freshwater fishes *Anguilla vulgaris* and *Mugil cephalus* // Comp. Biochem. Physiol. 1983. Vol. 76C. P. 173.
- Houston A.H., Koss T.F. Water-electrolyte balance in goldfish *Carassius auratus*, under constant and diurnally cycling temperature conditions // J. Exp. Biol. 1982. Vol. 97. P. 427–440.
- Houston A.H., Madden J.A., Woods R.J., Miles H.M. Some physiological effects of handling and tricaine metanesulphonate anaesthetization upon the brook trout // J. Fish. Res. Bd. Can. 1971a. Vol. 28, №. 5. P. 625–633.
- Houston A.H., Madden J.A., Woods R.J., Miles H.M. Variations in the blood and tissue chemistry of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, subsequent to handling, anesthesia, and surgery // J. Fish. Res. Bd. Can. 1971b. Vol. 28, № 5. P. 635–642.
- Mazeaud M.M., Mazeaud F., Donaldson E.M. Primary and secondary effect of stress in fish: some new data with a general review // Trans. Amer. Fish. Soc. 1977. Vol. 106, № 3. P. 201–212.
- Smit G.L., Hatting J., Ferreira J.T. The physiological responses of blood during thermal adaptation in three freshwater fish species // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19, № 2. P. 147–160.
- Singh H.S., Reddy T.V. Effect of copper sulfate on hematology, blood chemistry and hepatosomatic index of an Indian catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch) and its recovery // Ecotoxicol. Environ. Safety. 1990. Vol. 20. P. 30.

REFERENCES

- Barauskene V., Vosilene M., Danyulite T. i dr. 1975. Vliyanie elektricheskogo toka na fiziologicheskoe sostoyanie ryb [The effect of electric current on the physiological states of fish] // Osnovy bioproduktivnosti vnutrennikh vodoemov Pribaltiki. Vil'nyusio S. 351. [In Russian]
- Christensen G., Hunt E., Fiandt J. 1977. The effect of methylmercuric chloride and lead nitrate on six biochemical factors of the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Toxicol. Appl. Pharmacol.. Vol. 42. P. 523.
- Flerova G.I., Martem'yanov V.I., Zaprudnova R.A. 1980 Soderzhanie elektrolitov v syvorotke krovi presnovodnykh ryb. [Content of electrolytes in blood serum of freshwater fishes]. // Biol. nauki. № 3. S. 46–51 [In Russian]
- Grigo F. 1975. Inwiewet wirkt die Temperatur als Stressor bei Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) I. Stoffliche Zusammensetzung des Blutes unter besonderer Berticksichtigung der Serumelektrolyte // Zool. Anz. Jena. Bd. 194, № 3/4. S. 215–235.
- Heinicke E.A., Houston A.H. 1965. Effect of thermal acclimation and sublethal heat shock upon ionic regulation in the goldfish, *Carassius auratus* L. // J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 22, № 6. P. 1455–1476.
- Hickman C.P., McNabb R.A., Nelson J.S., Vanbremen E.D., Comfort D. 1964. Effect of cold acclimation on electrolyte distribution in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Canad. J. Zool. Vol. 42, № 4. P. 577–597.
- Hilmy A.M., Badawi H., Shabana N. 1983. Physiological mechanism of toxic action DDT and endrin in two euryhaline freshwater fishes *Anguilla vulgaris* and *Mugil cephalus* // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 76. P. 173.
- Houston A.H., Koss T.F. 1982. Water-electrolyte balance in goldfish *Carassius auratus*, under constant and diurnally cycling temperature conditions // J. Exp. Biol. Vol. 97. P. 427–440.
- Houston A.H., Madden J.A., Woods R.J., Miles H.M. 1971a. Some physiological effects of handling and tricaine metanesulphonate anaesthetization upon the brook trout // J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 28, № 5. P. 625–633.
- Houston A.H., Madden J.A., Woods R.J., Miles H.M. 1971b. Variations in the blood and tissue chemistry of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, subsequent to handling, anesthesia, and surgery // J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 28, № 5. P. 635–642.
- Kamshilov M.M. 1961. Znachenie vzaimnykh otnoshenii mezhdru organizmami v evolyutsii. [The significance of the mutual relations between organisms in evolution]. M–L: Nauka. 136 s. [In Russian]
- Kozlovskaya V.I., Martem'yanov V.I. 1991. Aktivnost' acetilholinesterazy mozga karpa (*Cyprinus carpio* L.) pri ostroi i hronicheskoi intoksikatsii fenolom [Activity of acetylcholinesterase of the brain of carp (*Cyprinus carpio* L.) at sharp and chronic intoxication with phenol] // Gidrobiol. zhurn. T. 27, № 4. C. 75–81. [In Russian]
- Konstantinov A.S. 1986. Obshchaya gidrobiologiya. [General Hydrobiology]. M: Vysshaya shkola. 472 s. [In Russian]
- Kuznetsov V.A., Ruchin A.B. 2001. Vliyanie kolebanii pH i osveshchennosti na rost i razvitie lichinok ozernoi lyagushki, *Rana ridibunda* [Effect of pH fluctuations and light on the growth and development of larvae of the lake frog, *Rana ridibunda*] // Zool. zhurn. T. 80, № 10. S. 1246–1251. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 1983a. Dinamika kontsentratsii elektrolitov u presnovodnykh ryb pri stresse [The dynamics of the concentration of electrolytes in freshwater fish under stress] // Presnovodnye gidrobionty i ih biologiya. L.: Nauka. S. 237–248. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 1983b. Dinamika soderzhaniya elektrolitov u presnovodnykh ryb pri stresse [Dynamics of electrolytes in freshwater fish under stress] Avtoref. dis. k.b.n. M.: MGU. 24 s. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 2014. Otsenka ostrogo i hronicheskogo stressa u presnovodnykh ryb po pokazatelyam vodno-solevogo obmena [Assesment of acute and chronic stress in freshwater fish based on parameters of water-salt exchange] // Uspekhi sovr. biologii. T. 134, № 6. S. 265–273. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 1994. Soderzhanie kationov v plazme, eritrotsitakh i myshtsakh leshcha *Abramis brama*, otlovlennogo v razlichnykh uchastkakh Rybinskogo vodokhranilishcha [The Content of cations in plasma, red blood cells and muscles of the bream *Abramis brama*, captured in different areas of the Rybinsk Reservoir] // Vopr. ihtologii. T. 34, № 5. S. 727–731. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 1995. Soderzhanie natriya, kaliya, kal'tsiya i magniya v plazme, eritrotsitakh i myshtsakh segoletok i godovikov karpa *Cyprinus carpio* v zavisimosti ot temperatury akklimatsii [The content of sodium, potassium, calcium and magnesium in plasma, red blood cells and muscles of fingerlings and yearlings of the carp *Cyprinus carpio*, depending on the temperature acclimation] // Vopr. ihtologii. T. 35, № 2. S. 258–265. [In Russian]
- Martem'yanov V.I., Zaprudnova R.A. 1982. Dinamika kontsentratsii elektrolitov v plazme krovi, eritrotsitakh i myshechnoy tkani presnovodnykh ryb pri stresse [Dynamics of the concentration of electrolytes in blood plasma, erythrocytes and muscle tissue of freshwater fish under stress] // Biol. nauki. № 10. S. 44–49. [In Russian]
- Mazeaud M.M., Mazeaud F., Donaldson E.M. 1977. Primary and secondary effect of stress in fish: some new data with a general review // Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 106, № 3. P. 201–212.
- Natochin Yu.V. 1987. Izmenenie kontsentratsii elektrolitov v syvorotke krovi ryb kak pokazatel' ikhtiotoksichnosti [Changes in the concentration of electrolytes in the blood serum of fish as an indicator of ichthyotoxicity] // Tezis. dokl. I-go vses. simp. Metody ikhtiotoksikologich. issledovaniy. L. S. 105–106. [In Russian]
- Smit G.L., Hatting J., Ferreira J.T. 1981. The physiological responses of blood during thermal adaptation in three freshwater fish species // J. Fish. Biol. Vol. 19. № 2. P. 147–160.
- Singh H.S., Reddy T.V. 1990. Effect of copper sulfate on hematology, blood chemistry and hepatosomatic index of an Indian catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch) and its recovery // Ecotoxicol. Environ. Safety. Vol. 20. P. 30.

- Singh H.S., Reddy T.V. 1990. Effect of copper sulfate on hematology, blood chemistry and hepatosomatic index of an Indian catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch) and its recovery // *Ecotoxicol. Environ. Safety*. Vol. 20. P. 30.
- Zaprudnova R.A. 2017. Ionnyaya regulatsiya u presnovodnykh ryb pri stresse i boleznyakh [Ionic regulation in freshwater fish at stress and diseases] // *Experimental ecology of aquatic organisms* / [Editor-in-chief Vladimir B. Verbitsky and Vladimir Golovanov]. Borok: Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, issue 78(81). 2017. P. 90–101. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 1991. Koncentratsiya ionov v plazme krovi i myshchah u presnovodnykh ryb pered gibel'yu. [The concentration of ions in plasma of blood and muscles of freshwater fish before death] // *Vopr. ihtiologii*. T. 31, № 3. S. 520–524. [In Russian]
- Zaprudnova R.A. 2003. Obmen i regulatsiya kationov u presnovodnykh ryb pri stresse. [Exchange and regulation of cations in freshwater fishes at stress]. Avtoref. dis. k.b.n. Borok: IBWW. 24 s In Russian
- Zaprudnova R.A. 2000. Vliyanie adrenalina na sodержanie kaliya v plazme krovi leshcha pri stresse i nereste [The effect of adrenaline on the content of potassium in the blood plasma of bream under stress and spawning]. // *Biol. Vnutr. Vod*. № 4. S. 133–139. [In Russian]
- Zaprudnova R.A., Prozorovskaya M.P. 1999. Izmenenie sodержaniya katekholaminov i ionov v tkanyah u leshcha *Abramis brama* pri stresse. [Changes in the concentration of catecholamines and ions in tissues of the bream *Abramis brama* at stress] // *Vopr. Ihtiologii*. T. 39, № 2. S. 247–252 [In Russian]

SHORT-TERM EFFECT OF WEAK STRESSORS ON THE CONCENTRATION OF CATIONS IN PLASMA OF BLOOD OF THE BREAM

R. A. Zaprudnova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: rimma@ibiw.yaroslavl.ru*

It is established that under the influence of weak short-term stressors of the different nature (introduction of small doses of catecholamines, a physical solution injection, a short, an easy handling, slight changes in water temperature, quick catching from a reservoir at low water temperatures, etc.) changes in ionic composition of the internal medium of the bream of *Abramis brama* L are directed towards an increase in concentration gradients on the membrane of cells and tissues: hypernatraemia, hypokalaemia, hypercalcaemia, and quite often hypomagnesaemia. Dynamics of concentrations of ions in plasma of blood had a phase character, and was the most characteristic of potassium ions. Duration of phases, their range depended, mostly, on the strength of a stressor, water temperature, and an initial condition of an organism. The lack of staging (variability), i.e. steady changes in the internal environment as hypercompensation were usually observed in strong healthy fishes during an initial stage of the effect of medium and strong stressors. Weak short-term stressors caused changes in ionic structure of the internal environment as a reduction in weak (exhausted) and sick fishes i.e. towards a decrease in concentration gradients on the membrane of cells and tissues. The reaction to weak stressors was usually absent in the fishes which were kept under unfavorable conditions.

Keywords: bream, sodium, potassium, calcium, magnesium, stress

ИОННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ ПРИ СТРЕССЕ И БОЛЕЗНЯХ**Р. А. Запруднова***Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 п. Борок Ярославской обл. Некоузский р-н
rimma@ibiw.yaroslavl.ru*

По собственным и литературным данным исследованы общие закономерности динамики концентрации ионов натрия в плазме крови и калия в мышцах у разных видов рыб при патогенезе различных заболеваний и выявлена зависимость ответной реакции от степени развития болезни (или количества неблагоприятного воздействия). По динамике концентрации ионов натрия, калия и кальция в плазме крови и мышцах, а также обмену ионов между организмом и водой изучено состояние системы водно-солевого равновесия у рыб при стрессе с летальным исходом (остром, подостром и хроническом), проанализированы возможные причины гибели рыб, связанные с изменением ионных показателей. Обсуждается роль ионов в механизмах фенотоза, предложен гипотетический механизм развития склероза с участием ионов натрия. Описаны способы сохранения жизни рыб в различных стрессовых условиях с использованием ионных препаратов.

Ключевые слова: рыбы, стресс, ионы, болезни адаптации, фенотоз.

ВВЕДЕНИЕ

При любой болезни помимо специфических изменений, характерных для каждого конкретного заболевания, в организме наблюдаются общие, неспецифические. Известны также болезни адаптации или плуорокаузальные (многопричинные), где стресс выступает в качестве главного этиологического фактора [Селье, 1970, 1972, 1979 (Sel'e, 1970, 1972, 1979); Меерсон, 1986 (Meerson, 1986)]. Болезни адаптации, в свою очередь, составляют значительную часть незаразных болезней рыб. Однако на настоящий момент разрозненная и немногочисленная литературная информация не позволяет составить представление об общих механизмах адаптации в системе водно-

солевого равновесия у рыб при заболеваниях разной природы и интенсивности, а публикации по стрессу касаются в основном острых, обратимых его форм, практически не изучены предгибельные фазы стресса. Поэтому задачами настоящей работы стали: 1) исследование общих закономерностей динамики концентрации катионов в тканях пресноводных рыб при различных болезнях в ходе нарастания патологии; 2) изучение состояния системы водно-солевого равновесия (по изменению содержания ионов в тканях и ионному обмену между организмом и водой) у рыб при различных формах патологического стресса: остром, подостром, хроническом с летальным исходом.

ДИНАМИКА КОНЦЕНТРАЦИИ ИОНОВ В ТКАНЯХ БОЛЬНЫХ РЫБ

На рис. 1 показаны изменения концентрации ионов натрия в плазме крови и калия в мышечной ткани у разных видов пресноводных рыб в ходе патогенеза миопатии, а также некоторых заразных болезней (аэромоноза, ихтиофтириоза, лигуллоидоза, сапролегниоза). В работе использовались собственные и литературные данные. Собственные исследования проводили на половозрелом и близком к половозрелости леще (*Abramis brama*) Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ и половозрелой плотвы (*Rutilus rutilus*) Рыбинского водохранилища. Методы взятия, обработки и анализа проб тканей на ионный состав описаны ранее [Мартемьянов, Запруднова, 1982 (Martem'yanov, Zaprudnova, 1982)]. В состоянии предболезни, или в самую начальную фазу заболеваний разной этиологии концентрация натрия в плазме крови и калия в мышцах повышалась. Примерно в середине патогенеза содержание ионов в тканях больных рыб практически не отличалось от такового у здоровых,

за исключением ряда случаев, когда наблюдался более низкий уровень калия в мышцах. На последних стадиях заболеваний регистрировали устойчивую гипонатриемию и снижение содержания калия в мышцах.

В клетке доминирующим ионом является калий, а снаружи клетки – натрий. Поэтому можно заключить, что в начальный период болезни (независимо от ее этиологии) изменения ионных показателей направлены в сторону повышения концентрационных градиентов на мембране клеток (гиперкомпенсация), а на поздних стадиях заболевания – в сторону снижения (редукция).

Такие же закономерности в отклонении ионных параметров наблюдали при нарастании силы и/или продолжительности стрессоров различной природы [Запруднова, 2003, 2012, 2017 (Zaprudnova 2003, 2012, 2017)], т.е. характер ответной реакции на болезнь в системе водно-солевого равновесия определялся

количеством (силой, продолжительностью) действия ее как неблагоприятного фактора. Содержание натрия во внутренней среде организма является показателем уровня энергетики организма, т.к. натриевый потенциал является основной энергетической валютой на наружной мембране животных клеток (Скулачев, 1989 (Skulachev, 1989); Наточин, 2002 (Natochin, 2002)), а по содержанию калия в мышцах можно судить об уровне анаболических и катаболических процессов в клетках [Мелехов, Анев, 1992 (Melekhov, Anev, 1992)]. Таким образом, в начальный период болезни (т.е. в ответ на несильный непродолжительный стрессор) включается активная защитная реакция организма: происходит повышение энергетики организма, усиливаются анаболические процессы и увеличивается общая, неспецифическая устойчивость организма, а в конце болезни (т.е. под действием сильного и/или продолжительного стрессора) преобладает пассивная защитная реакция, которая сопровождается снижением энергетики, усилением катаболических процессов и уменьше-

нием устойчивости организма. Переход от активной защитной реакции к пассивной (от гиперкомпенсации к редукции) осуществляется через промежуточную фазу – ареактивности. Активная защитная реакция обеспечивает прогрессивное развитие организма, а пассивная – сохранение жизни в экстремальных условиях [Запруднова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)]. Эти две реакции (или стратегии адаптации) могут быть обозначены также, соответственно, как физиологический и патологический стресс [Аршавский, 1982 (Arshavskii, 1982)] или эустресс и дистресс [Селье, 1979 (Sel'e, 1979)]. Состояние организма высших позвоночных (главным образом, человека), возникающие под влиянием несильных непродолжительных раздражителей наиболее подробно изучено ростовскими физиологами [Гаркави и др., 1998 (Garkavi et al., 1998)]. Ими выделены реакции тренировки (в ответ на слабые воздействия), а также спокойной и повышенной активации (на раздражители средней силы). Однако авторы не исследовали динамику ионных показателей.

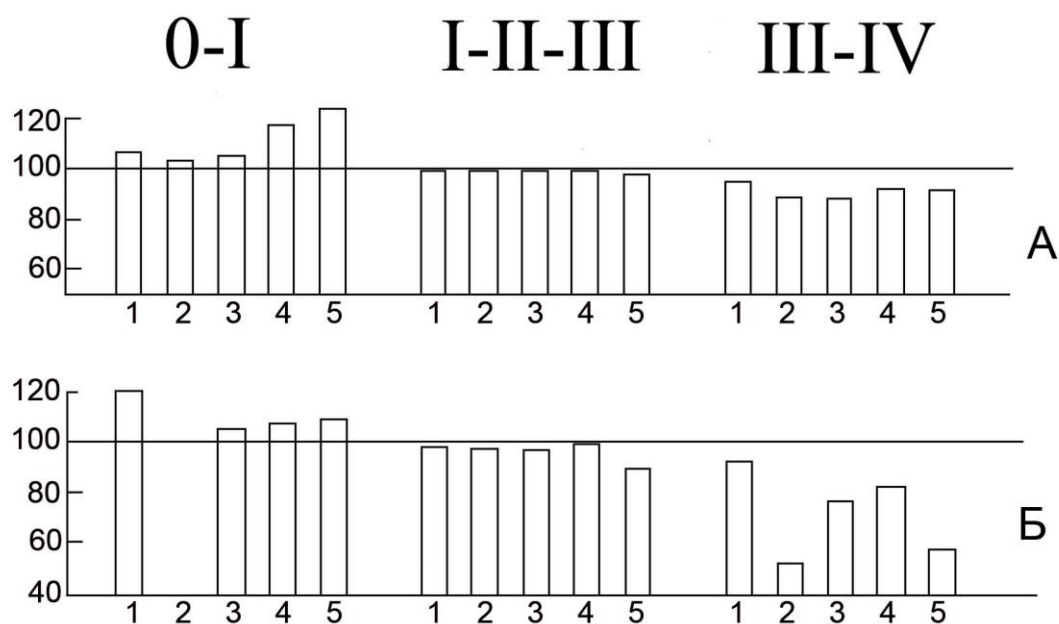


Рис. 1. Концентрация натрия в плазме крови (А) и калия в мышцах (Б) у больных рыб в % к норме. 0-IV – стадии развития болезней. 1 – ихтиофтириоз (лещ [собственные данные]); карп, [Hines, Spira, 1974; Лиманский и др., 1984]), 2 – аэромоназ (карп [Яржомбек и др., 1984]), 3 – сапролегниоз (лещ, плотва [собственные данные]; карп, [Грищенко, 1985]), 4 – лигуллоидоз (лещ [собственные данные]), 5 – миопатия (русский осетр [Кузьмина, 1990, 1997а, б; Наточин и др., 1995]). Горизонтальная линия – норма (здоровые рыбы).

Fig. 1. The sodium concentration in blood plasma (А) and potassium in the muscles (Б) in sick fish in % to the norm. 0-IV stages of disease development. 1 – ichthyophthiriosis (bream [own data]; carp [Hines, Spira, 1974; Limanskii et al., 1984]), 2. aeromonas (carp [Jarzombek et al., 1984]), 3 – saprolegniosis (bream, roach [own data]; carp, [Grishenko, 1985]), 4 – liguloidosis (bream [own data]), 5 – myopathy (Russian sturgeon [Kuzmina, 1990, 1997a, b; Natochin et al., 1995]). The horizontal line is the norm (healthy fish)

ИЗМЕНЕНИЯ В СИСТЕМЕ ВОДНО-СОЛЕВОГО РАВНОВЕСИЯ У РЫБ ПРИ СТРЕССЕ С ЛЕТАЛЬНЫМ ИСХОДОМ

В работе представлен новый оригинальный материал в сочетании с анализом и обобщением результатов прежних исследований. В качестве основного объекта для опытов выбран взрослый лещ (*Abramis brama*) Рыбинского водохранилища, изучали также щуку (*Esox lucius*), плотву (*Rutilus rutilus*) Рыбинского водохранилища и искусственно разводимого на экспериментальной прудовой базе карася серебряного (*Carassius auratus*). Острый стресс с летальным исходом (продолжительностью 5–96 ч) вызывали стрессорами чрезмерной силы (абиотическими факторами в летальных дозах): содержанием рыб в ограниченном объеме грунтовой (крановой) воды со снижающимся содержанием кислорода до 2.5–3 мг/л (рис. 2, столбики 1), переносом рыб за пределы температурной толерантности, комплексным действием нескольких факторов в предлетальных дозах: температуры, кислорода, адреналина, солености, ограниченного объема воды, приводящего к иммобилизации, а также механических раздражителей [Запруд-

нова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)]. Подострый стресс с летальным исходом продолжительностью от 5 до 20 дней (главным образом, до 2 недель) вызывали достаточно сильными стрессорами, к которым рыба не могла приспособиться: содержанием рыб в маленьких аквариумах (соотношение массы тела и воды 1:10, грунтовая вода), с концентрацией кислорода в воде 5 мг/л и повышающимся содержанием ионов аммония до 80 мг/л (рис. 2, столбики 2), содержанием рыб в садках, посттравматическими эффектами продолжительного траления и длительного пребывания в сетях, а также жестких условий транспортировки в лабораторию [Запруднова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)]. Хронический стресс с летальным исходом (продолжительностью 1–4 месяца) вызывался содержанием рыб в лабораторных аквариумах, бассейнах и прудах экспериментальной базы в условиях значительного варьирования температурного, кислородного, солевого, светового режимов [Запруднова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)],

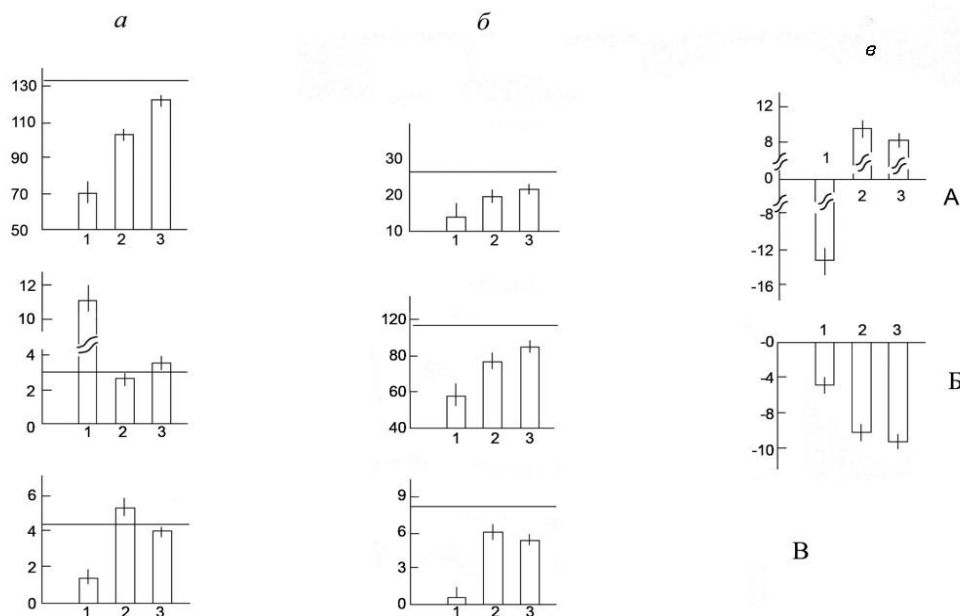


Рис. 2. Концентрация ионов в тканях (а-б) и обмен ионов (в) между организмом и водой у леща при стрессе с летальным исходом. 1 – острый стресс, продолжительность жизни 5–8 ч, 2 – подострый, 10–15 дн., 3 – хронический, 3 мес., А – натрий, Б – калий, В – кальций; а – концентрация ионов перед гибелью в плазме крови, ммоль/л, б – в скелетных мышцах, ммоль/кг, в – общее количество потерянных (под чертой) или поглощенных (над чертой) ионов из воды до момента гибели, ммоль/кг; горизонтальные прямые – концентрация ионов в тканях до стресса.

Fig. 2. The concentration of ions in tissues (a-b) and ion exchange (v) between the organism and water at bream under stress with fatal outcome. 1 – acute stress, the life expectancy of 5–8 h, 2 – subacute, 10–15 days, 3 – chronic 3 months. А – sodium, Б – potassium, В – calcium; а – concentration of ions before death in the blood plasma, mmol/l, б – in skeletal muscle, mmol/kg, в – total lost (below the line) or absorbed (above the line) ions from the water before death, mmol/kg; horizontal lines – ion concentration in the tissues before the stress.

в частности, в аквариумах с повышенным фоновым световым и шумовым раздражителями (соотношение массы тела и воды 1:150, 100% насыщение воды кислородом, вода грунтовая) (рис. 2, столбики 3). В работе анализировали концентрацию ионов натрия, калия и кальция в плазме крови, скелетных мышцах и величину поглощения и потерь ионов в воду.

Максимальный ионный дисбаланс по натрию, калию и кальцию наблюдался при остром стрессе с летальным исходом. Отмечены наибольшая гипонатриемия (до 50%) и наибольшая диффузия этих ионов в воду. Потери ионов натрия, калия и кальция из клеток мышечной ткани тела также достигали самых высоких значений. Гиперкалиемия была максимальной в первые часы опыта, однако диффузия калия в воду через сутки возрастала в 2–3 раза. Из результатов проведенных исследований очевидно, что гибель рыб при остром стрессе происходит из-за нарушения осмолярности, т.е. при осморегуляторном коллапсе и, как следствие, гибели клеток в жизненно важных органах. В диагностике состояния острого стресса по ионному обмену основное внимание необходимо уделять величине потерь ионов натрия.

При летальных формах подострого и хронического стресса можно выделить 4 наиболее значимых отклонения в системе водно-солевого равновесия:

1. Гипонатриемия до 20% при подостром стрессе и до 10% при хроническом;
2. Снижение содержания калия в мышцах на 30–40% и более;
3. Усиление абсорбции ионов натрия из воды;
4. Общее количество потерянных организмом ионов калия у рыб перед гибелью практически одинаково при подостром и хроническом стрессе в воде различной минерализации. Однако при хроническом стрессе основные потери ионов происходили непосредственно перед гибелью рыб, а при подостром – на протяжении всего опыта. При разделении подострого и хронического стресса основное внимание необходимо обращать на скорость диффузии ионов калия.

На настоящий момент вопрос о причинах гибели рыб при подостром и хроническом стрессе остается открытым. В литературе [Hand, Hardewig, 1996] встречается мнение, что продолжительность жизни организмов (предел выживания) при хроническом стрессе определяется скоростью деградации белковых макромолекул. Подострый стресс в отечест-

венной литературе в основном представлен токсикологическими опытами, а в иностранной не выделяется совсем. На наш взгляд, причины гибели рыб при подостром и хроническом стрессе столь же многообразны, что и болезни адаптации, быстро или длительно протекающие (или позже возникающие) и приводящие к необратимым повреждениям жизненно важных органов и тканей. Анализ представленного в работе материала позволяет выделить следующие неблагоприятные изменения в системе водно-солевого равновесия при подостром и хроническом стрессе, лежащие в основе развития болезней адаптации и, в конечном итоге, гибели рыб: 1) удерживание избыточных количеств ионов натрия в организме (вероятно, главным образом, в депо, т.к. усиление абсорбции натрия из воды сопровождается гипонатриемией); 2) выход ионов калия из клеток (и затем из организма). Однако граница между благоприятным и повреждающим действием ионных реакций на организм тонка до чрезвычайности. Проследим переход стресс-синдрома из общего неспецифического звена адаптации в общее неспецифическое звено патогенеза.

Известно [Запруднова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)], что наиболее характерным признаком активной защитной реакции (возникающей на несильные непродолжительные стрессоры, в том числе и в начальную фазу болезни) является гипернатриемия и сопровождающее ее усиление абсорбции натрия из воды. При подостром и хроническом стрессе с летальным исходом усиление абсорбции натрия из воды сопровождается не гипернатриемией, как это следовало ожидать, а гипонатриемией. Небольшие потери ионов в воду низкой минерализации также не могут быть причиной столь значительной гипонатриемии. Вероятно, ионы натрия переходят в депо, в качестве которого у высших позвоночных служат печень, селезенка, подкожная клетчатка. У представителей осетровых, обитающих в загрязненных районах, содержание натрия в жабрах, печени и почках выше, чем у рыб из более чистых районов [Кузьмина, 1990, 1997а, б (Kuz'mina, 1990, 1997a,b)]. Хотя в опыте, представленном на рис. 2 не выявлено повышение концентрации натрия в мышцах у рыб при подостром и хроническом стрессе, однако таковое показано в других наших исследованиях у истощенных особей, обитающих в естественных и искусственных условиях, а также у рыб, больных миопатией и аэромономозом (Яржомбек и др., 1984 (Yarzhombek et

al.,1984); Кузьмина, 1990 (Kuz'mina,1990); Мартемьянов, 1994 (Martem'yanov, 1994); Головина, 1996 (Golovina,1996); Запруднова, 1999, 2003 (Zaprudnova 1999, 2003)]. Известно также, что в качестве натриевого депо служит соединительная ткань в различных органах [Иванова и др., 1978 (Ivanova et al., 1978)]. В связи с этим можно предположить возможный механизм развития склерозов. Натрий, задерживаясь во внеклеточной жидкости соединительной ткани, повышает концентрационные градиенты на мембране ее клеток и поэтому создает условия для избыточно анаболических процессов и, следовательно, ее разрастания в ущерб специализированной ткани. Таким образом, положительная адаптивная реакция при стрессе – удержание натрия во внутренней среде организма с целью сохранения или повышения его энергетики – превращается в негативную: повышение энергетики соединительной ткани и, следовательно, болезни адаптации и возможную гибель рыб (организма), если склерозы поражают жизненно важные органы.

В нормальных условиях и при действии несильных непродолжительных стрессоров и даже при длительном хроническом стрессе у рыб существуют механизмы пополнения калием организма: за счет активного транспорта этих ионов из воды жабрами [Запруднова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)]. Усиление абсорбции калия из воды сопровождается увеличением его концентрации в клетках организма. Однако в условиях сильных стрессовых нагрузок происходит выход ионов калия из клеток организма, который может выполнять защитную функцию, способствуя защитному торможению [Мелехов, Анев, 1992 (Melekhov, Anev)]. Этот процесс осуществляется по специальным калиевым каналам и происходит до определенного (критического) уровня, в мышцах – это составляет примерно половину от нормальной концентрации калия. В противном случае наступает гибель клеток и, как следствие, организма, если потери ионов происходят из жизненно важных органов (тканей). Регистрируемая нами диффузия ионов калия в воду у рыб, главным образом, определяется выходом их из скелетных мышц – основных депо этих ионов – и, вероятно, обусловлена катаболизмом мышечных белков и высвобождением связанных с ними ионов. Если мышцы дополнительно поражены каким-либо заболеванием (при миопатии и аэромоно-

зе, рис. 1, столбики 2, 5), то содержание калия в них еще ниже. На фоне больших потерь ионов из скелетных мышц небольшая их добавка, например, из некротизированного участка сердечной мышцы при инфаркте миокарда будет незаметна. Однако величина диффузии ионов калия в воду является важным прижизненным диагностическим показателем состояния рыб. Так общее количество потерянных в воду ионов калия до момента гибели при температуре 17–19°C составляет 7–10 ммоль/кг и уменьшается в более низких температурах до 6 ммоль/л (рис. 2; [Запруднова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)]).

По динамике общей концентрации ионов кальция в тканях рыб практически невозможно определить благоприятное или повреждающее действие оказывают они на организм. Вероятно, для этих целей необходимо измерять содержание свободных ионов. Например, непродолжительная гиперкальциемия наблюдалась в ответ на несильные непродолжительные стрессоры [Запруднова, 2003, 2012, 2017 (Zaprudnova 2003, 2017)], а устойчивая – при подостром стрессе (рис. 2), в высоких температурах при хроническом [Запруднова, 2003, 2012 (Zaprudnova 2003, 2012)] и у больных миопатией [Кузьмина, 1990, 1997а, б; Кузьмина и др., 1992 (Kuz'mina, 1990, 1997а,б; Kuz'mina et al.,1992); Наточин и др., 1995 (Natochin et al., 1995)], но чаще при подостром и хроническом стрессе и при целом ряде различных заболеваний (рис. 2), [Лиманский и др., 1984 (Limanskii et al., 1984); Яржомбек и др., 1984 (Yarzhombek et al.,1984); Грищенко, 1985 (Grishchenko, 1985)] содержание кальция в плазме крови и некоторых других тканях было несколько ниже нормы. Гипокальциемия и потери ионов кальция из многих тканей при остром стрессе [Запруднова, 1999, 2003, 2012 (Zaprudnova,1999, 2003, 2012)], могут сопровождаться переходом их в некоторые другие, например, ткани желудка (Мартемьянов, личное сообщение). У условно здоровых представителей осетровых, обитающих в более загрязненных участках реки, повышено содержание кальция в печени и жабрах по сравнению с рыбами из относительно чистых участков, однако концентрация этого иона в мышцах рыб, больных миопатией, несколько ниже, чем у условно здоровых [Кузьмина и др., 1992 (Kuz'mina et al., 1992); Кузьмина, 1997а (Kuz'mina, 1997а)].

ИОНЫ, БОЛЕЗНИ АДАПТАЦИИ, ФЕНОПТОЗ

Все болезни адаптации можно разделить на 3 группы (возникновение того или иного заболевания определяется внешними и внутренними обуславливающими факторами, т.е. специфической компонентой стрессора и наследственной предрасположенностью):

1. Болезни, связанные со склеротическими изменениями в тканях (т.е. с разрастанием соединительной ткани и гибелью специализированной). К ним относятся атеросклероз и вызываемые им стенокардия, инфаркты (и другие заболевания сердца), инсульты, а также нефросклероз, цирроз печени и другие. Склерозы встречаются и у рыб, обитающих в загрязненных водах и выращиваемых в неблагоприятных искусственных условиях. В основе старческой инволюции также лежат склеротические изменения в тканях.

2. Воспалительные процессы. Помимо воспалительных реакций, возникающих на грубое повреждение и вторжение конкретных патогенных факторов существуют так называемые аутоиммунные заболевания, обусловленные реакциями иммунитета, направленными против собственных тканей. К ним относятся ревматизм, ревматоидный артрит, артерииты, нефриты и другие, а у рыб – миопатия [Микряков, 1997 (Mikryakov, 1997)]. К воспалительным заболеваниям следует отнести также язву желудка и кишечника.

3. Онкологические заболевания (неоплазия). В настоящее время онкозаболевания весьма распространены у рыб, обитающих в экологически неблагоприятных районах. Они рассматриваются в качестве показателя канцерогенности среды.

Все три группы болезней адаптации фактически точно соответствуют трем группам общепатологических процессов – воспалению, неоплазии (онкогенезу), старческой инволюции (в основе которой лежат склеротические изменения в тканях) – на которые указывает А.В. Макрушин [1996, 1997, 2003 (Makrushin, 1996, 1997, 2003)]. Автор приходит к выводу, что в основе общепатологических процессов лежат механизмы адаптации примитивных многоклеточных животных к ухудшению условий среды. Как и древние механизмы адаптации, болезни адаптации (т.е. общепатологические процессы у высших животных) являются плюрокаузальными (вызываются самыми разными факторами), возникают, когда повреждающий агент превышает адаптивные возможности организма (другими словами, в условиях энергетической недоста-

точности – всегда при гипонатриемии). Все они связаны с пролиферацией неспециализированных или малоспециализированных тканей (соединительной и малигнезированной) и разрушением специализированной. Болезни адаптации, направленные на саморазрушение организма, в той или иной степени являются аутоиммунными.

Не является случайным и столь значительное участие в этих болезнях (или в общепатологических процессах) ионов. В организме выделяется 4 способа регуляции функций: нервный, эндокринный, аутокринный и физико-химические факторы околоклеточной среды, главным образом, ионы натрия (Наточин, 2002). Механизмы адаптации примитивных многоклеточных возникли на доэндокринном и доэндокринном уровне регуляции, где в межклеточных и в межтканевых взаимоотношениях ионному и аутокринному, как более древним механизмам регуляции, отводится ведущая роль. Ионы выполняют множество функций в живых системах. Известно, например, что посредством изменений в ионном гомеостазе клетки внешние (неспецифические) стимулы вызывают генетически детерминированные фенотипические перестройки в клетке [Маленков, 1976 (Malenkov, 1976); Хлебович, 1981 (Khlebovich, 1981)]. Можно предположить, что отклонение ионного состава клетки по типу редукции (происходящее до определенного уровня и в определенных тканях) запускает в геноме программу саморазрушения организма через развитие той или иной болезни адаптации. Непосредственное саморазрушение организма, реализуемое через болезни адаптации, также осуществляется с участием ионов. Неблагоприятное действие на специализированные ткани натрия, как основного иона, определяющего энергетику наружной мембраны животных клеток, заключается в стимуляции пролиферации неспециализированных и малоспециализированных тканей. Гипотетический механизм развития склерозов с участием ионов натрия описан выше. Общеизвестна роль натрия в регенерации различных тканей, включая и соединительную [Маленков, 1976 (Malenkov, 1976)]. У преждевременного стареющих крыс в различных тканях (печень, почка, сердце, мозг) повышено содержание натрия, но особенно оно велико (в 2 раза в сравнении с нормальными животными) в соединительной ткани [Штеклина и др., 2005 (Shteklina et al., 2005)]. При воспалении пролиферирует, главным образом, соединительная

ткань. Повышено содержание натрия в мышцах, больных миопатией и аэромонозом [Яржомбек и др., 1984 (Yarzhombek et al., 1984); Кузьмина, 1990 (Kuz'mina, 1990)], а также в сердечной мышце при инфаркте миокарда [Селье, 1970, 1972 (Sel'e, 1970, 1972)]. Несомненно участие ионов натрия и в онкогенезе. Так в клетках малигнизированных тканей выше, чем в здоровых, концентрация этого иона, увеличена проницаемость клеточной мембраны, снижен мембранный потенциал и усилены активные ионо-транспортные процессы. Все эти признаки и обеспечивают нечувствительность (устойчивость) клеток опухоли к внешним воздействиям [Маленков, 1976 (Malenkov, 1976)].

При пролиферации клеток в ткани повышается содержание калия – основного внутриклеточного катиона. Однако гибель самых различных организмов, начиная от бактерий и растений и кончая высшими позвоночными животными [Селье, 1970, 1972 (Sel'e, 1970, 1972); Мелехов, Анев, 1992 (Melekhov, Anev, 1992); Виего-Диаз и др., 2003 (Viego-Diaz et al., 2003)], сопровождается выходом этих ионов из клеток. В последнем случае это относится к тканям, пораженным болезнями адаптации, например, при инфаркте миокарда ионы калия покидают сердечную мышцу.

Действие кальция в организме разнообразно и неоднозначно, т.е. от протекторного до цитотоксического. Описана роль кальция в патогенезе инфаркта миокарда, язвы желудка, гипертонии, а также в онкогенезе у высших позвоночных [Маленков, 1976 (Malenkov, 1976); Меерсон, 1986 (Meerson, 1986); Постнов, Орлов, 1987 (Postnov, Orlov, 1987)]. Известно также [Крутецкая, Лебедев, 2001 (Krutetskaya, Lebedev, 2001); Еропкин и др., 2000 (Eropkin et al., 2000)] что при повреждении клеточной мембраны ксенобиотиками ионы кальция устремляются в клетку по неспецифическим каналам и разрушают ее. На явление кальцифилаксии и кальцергии впервые указал еще Г. Селье [1970, 1972 (Sel'e, 1970, 1972)]. Участие кальция в развитии апоптоза и некроза связано с повреждением биологических мембран и нарушением биоэнергетики клетки, приводящим к истощению запасов макроэргов, а также с изменением функционального состояния белковых комплексов.

На основании выше изложенного после

довательность участия ионов в деструктивных процессах может быть представлена следующим образом. Первоочередная (инициирующая) роль в саморазрушении организма, вероятно, принадлежит внеклеточным катионам натрия, которые стимулируют развитие неспециализированных или мало специализированных тканей и тем самым вытесняют (опосредованно разрушают) ткани специализированные. Можно предположить, что ионы кальция проникают в клетки специализированных тканей, запрограммированных на гибель, и разрушают их. Внутриклеточным катионам – калию и магнию – в деструктивных явлениях, по-видимому, принадлежит вторичная (пассивная) роль. Покидая клетки специализированных тканей, они завершают процесс их разрушения. Остается лишь удивляться простоте и гениальности Природы, которая для поддержания жизни (энергизации наружной мембраны клеток специализированных тканей) и для саморазрушения организма (путем стимуляции разрастания неспециализированных или малоспециализированных тканей) использовала один и тот же “подручный” материал – ионы натрия, которые примитивные многоклеточные получают непосредственно из морской воды, а рыбы – тоже из воды, но опосредованно через внутреннюю среду организма. Поступление натрия в организм наземных позвоночных животных происходит через пищеварительный тракт.

Болезни адаптации в настоящее время рассматриваются как механизмы реализации фенотоза – запрограммированной смерти [Скулачев, 1999, (Skulachev, 1999)]. Смерть обусловлена не случайными нарушениями сложных систем жизнедеятельности, а включением особого биологического механизма (программы). Природа консервативна и использует для разрушения организма высших животных древнейшие механизмы регрессивного развития, возникшие у примитивных многоклеточных животных в ответ на ухудшение среды обитания. Ионам, как древнейшим механизмам регуляции, в фенотозе, вероятно, принадлежит ведущая роль. Биологический смысл фенотоза заключается в сохранении вида путем устранения ослабленных, истощенных особей, в защите от последствий резких мутаций и, в конечном итоге, в ускорении эволюции.

СПОСОБЫ СОХРАНЕНИЯ ЖИЗНИ РЫБ ПРИ СТРЕССЕ

Из результатов проведенных исследований следует, что необходимо использовать разные способы для поддержания жизнеспособности рыб при остром стрессе, с одной стороны, и подостром и хроническом, с другой. При остром стрессе сохранение жизни рыб, главным образом, заключается в сохранении натрия в организме. У рыб это достигается добавлением ионов натрия и кальция (последних с целью уменьшения проницаемости клеточных мембран и, следовательно, ионных потерь) в воду. Эти процедуры широко используются в рыбоводных хозяйствах и при транспортировке рыб. Космонавты при полетах получают пищу, обогащенную хлоридом натрия [Григорьев и др., 1996 (Grigor'ev et al., 1996)]. При разработке способов сохранения жизни рыб при сильном остром стрессе необходимо обратить внимание на предупреждение развития высокой гиперкалиемии, из-за которой возможна остановка сердца в диастоле.

При хроническом и подостром стрессе, напротив, требуется выводить натрий из организма. Для этого можно рекомендовать использование различных диуретиков и антиоксидантов, обладающих натрий-уретическим действием. Кроме того, из-за возникающего в организме дефицита калия требуется введение этих ионов и/или препаратов, удерживающих калий в организме. К числу наиболее распространенных относятся впервые предложенные еще Г. Селье [1970 (Sel'e, 1970)], амилорид и спиронолактон. Изменение концентрации магния в тканях при стрессе, как внутриклеточного катиона, в значительной степени аналогично таковому калия и поэтому в отношении этого иона можно рекомендовать аналогичные процедуры, т.е. при подостром и хроническом стрессе – вводящие и/или сберегающие магний в организме. Для предупреждения повреждений специализированных клеток от перегрузки кальцием и коррекции нарушений обмена кальция при подостром и хроническом стрессе не лишним будет применение веществ, блокирующих проникновение ионов кальция в клетку (антагонистов). К наиболее распространенному антагонисту кальция относится верапамил. Таким образом, основные способы борьбы с болезнями адаптации в общих чертах могут быть сведены к защите от повреждающего действия внеклеточных катионов (натрия

и кальция) и сохранению в организме внутриклеточных катионов (калия и магния). При подостром стрессе указанные мероприятия по сохранению жизни рыб необходимо проводить на 4–5 сутки после начала стрессового воздействия, при хроническом – ближе к концу жизни рыб, т.е. не ранее чем через месяц с начала опыта. Кроме того, в связи со сходством изменений в системе водно-солевого равновесия у рыб в начале острого и подострого стресса [Запрудникова, 2003, 2012 (Zaprudnova, 2003, 2012)], рекомендуется в первые сутки подострого стресса применять такие же процедуры по поддержанию жизни рыб, что и при остром.

Препараты, выводящие натрий, удерживающие калий и магний и блокирующие проникновение ионов кальция в клетки (антагонисты кальция) применяются в медицине при лечении заболеваний сердечно-сосудистой системы, вызываемых склеротическими изменениями в тканях, а также аутоиммунных болезней и некоторых других, которые мы отнесли к болезням адаптации. Однако до сих пор в медицине основное внимание уделяется изучению специфических изменений, а не общих механизмов адаптации в системе водно-солевого равновесия.

Несомненно, приоритет всегда остается за профилактикой заболеваний. С целью повышения стрессоустойчивости рыб (чтобы вызвать активную защитную реакцию организма) можно рекомендовать применение не сильных непродолжительных нагрузок. Например, в рыбоводных хозяйствах можно проводить с рыбами небольшие тренировочные упражнения. Кроме того, в последнее время в рыбоводных хозяйствах для повышения стрессоустойчивости рыб успешно применяется вещество piscin [Головин, 2003 (Golovin, 2003)], представляющее ультрамалые концентрации феромона тревоги, который, в свою очередь, вызывает изменения в системе водно-солевого равновесия по типу редукции [Малюкина и др., 1982 (Malyukina, et al., 1982)]. Коллективом ростовских физиологов [Гаркави и др., 1998 (Garkavi et al., 1998)] разработана система активационной терапии для целенаправленного повышения здоровья населения путем использования непродолжительных раздражителей слабой и, главным образом, средней силы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По собственным и литературным данным исследованы общие закономерности динамики концентрации ионов натрия в плазме крови и калия в мышцах у различных видов рыб при патогенезе заболеваний разной этиологии и выявлена зависимость ответной реакции от степени развития болезни (или количества неблагоприятного воздействия): в начальный период болезни изменения концентрации ионов в тканях рыб направлены в сторону повышения концентрационных градиентов на мембране клеток (гиперкомпенсация), а на поздних стадиях заболевания – в сторону снижения (редукция). По динамике концентрации ионов натрия, калия и кальция в плазме крови и мышцах, а также обмену ионов между организмом и водой изучено состояние системы водно-солевого равновесия у рыб при стрессе с летальным исходом: острым, подострым и хроническим. К наиболее значимым при

подостром и хроническом стрессе относятся усиление абсорбции натрия из воды на фоне устойчивой гипонатриемии и потери калия.

Предполагается, что эти явления лежат в основе патогенеза болезней адаптации, и как следствие, гибели рыб. В работе обсуждается возможная роль ионов в механизмах фенотипа и предлагается гипотетический механизм развития склерозов с участием ионов натрия. Причина гибели рыб при остром стрессе, когда наблюдается максимальный ионный дисбаланс, связывается с осморегуляторным коллапсом.

Основные действия по сохранению жизни рыб при остром стрессе должны быть направлены на удержание ионов натрия в организме (уменьшение потерь), а при подостром и хроническом – на сохранение ионов калия и выведение натрия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М: Наука, 1982. 270 с.
- Виго-Диаз М., Андрес М.Т., Перез-Гил Дж. и др. Индукция выхода ионов калия из цитоплазмы бактерий под действием нового лактоферрин-подобного пептида, стимулирующего эффект нативного лактоферрина человека на бактериальную цитоплазматическую мембрану // Биохимия. 2003 Т. 68, Вып. 2. С. 260–273.
- Гаркави Л.Х., Квакина Е.В., Кузьменко Т.С. Антистрессорные реакции и активационная терапия. Реакция активации как путь к здоровью через процессы самоорганизации. М.: ИМЕДИС, 1998. 656 с.
- Головин П.П. Стресс и незаразные болезни рыб, разработка способов их диагностики // Тез. докл. Всер. н-пр. конф. "Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов". М. 2003. С. 29–30.
- Головина Н.А. Морфофункциональная характеристика крови рыб – объектов аквакультуры. Автор. дис. д.б.н. М. ВНИИПРХ. 1996. 53 с.
- Григорьев А.И., Ларина И.М. и др., Влияние непродолжительных и длительных космических полетов на некоторые биохимические и физико-химические параметры крови космонавтов // Авиакосмич. и экологич. медицина. 1996. № 1. С. 4–10.
- Грищенко Л.И. Микозы, микотоксикозы и альгивные болезни рыб // Итоги науки и техники. Сер. ихтиология. 1985. Т. 1. С. 161–189.
- Еропкин М.Ю., Смирнова Т.Д. и др. Исследование участия ионов кальция в токсическом действии ксенобиотиков на клетки человека в культуре // Цитология. 2000. Т. 42, № 2. С. 154–159.
- Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе // Успехи совр. Биологии. 1999. Т. 119, № 3. С. 265–270.
- Запруднова Р.А. Непродолжительное действие несильных стрессоров на концентрацию катионов в плазме крови леща // Настоящий сборник, 2017.
- Запруднова Р.А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб при стрессе. Автореф. дис. к.б.н. Борок: ИБВВ, 2003. 24 с.
- Запруднова Р.А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб в нормальных и экстремальных условиях // Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов. Материалы Всероссийской конф. с междунар. участием. Борок, 2012. С. 147–150.
- Иванова Л.Н., Аргибасова В.К., Штеренталь И.Ш. Натрий-депонирующая функция кожи у белых крыс // Физиол. журн. СССР. 1978. Т. 56, № 3. С. 358–363.
- Крутецкая З.И., Лебедев О.Е. Механизмы Ca^{2+} -сигналикации в клетках // Цитология. 2001. Т. 43, № 1. С. 5–32.
- Кузьмина О.Ю. Водно-солевой обмен стерляди из разных районов Волжского бассейна // Материалы междунар. симп. "Экологической физиологии и биохимии осетровых" Ярославль. 1997б. С. 55–57.
- Кузьмина О.Ю. Содержание электролитов в сыворотке крови и тканях русского осетра с различной степенью расслоения мышц // В кн: Физиолого-биохимический статус Волго-Каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск. 1990. С. 240–246.

- Кузьмина О.Ю. Состояние водно-солевого гомеостаза у русского осетра *Acipenser guldenstenstadti* из Волги и Днепра // Материалы междунар. симп. "Экологич. физиолог. и биохим. осетровых" Ярославль. 1997а. С. 53–55.
- Кузьмина О.Ю., Лукьяненко В.И. и др. Особенности водно-солевого гомеостаза у осетровых при расслоении мышечной ткани // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32, Вып. 4. С. 138–143.
- Лиманский В.В., Мартемьянов В.И., Бекина Е.Н., Головина Н.А. Изменение электролитного состава крови и мышц при заражении карпа *Ichthyophthirius multifiliis* (Ciliata ophryogenidae) // Паразитология. 1984. Т. 18, № 6. С. 478–481.
- Макрушин А.В. Диапауза и опухоли // Журн. эвол. биох. и физиол. 1996. Т. 32, № 5. С. 650–655.
- Макрушин А.В. Обратное развитие и старческая инволюция // Успехи геронтол. 2003. Вып. 11. С. 47–48.
- Макрушин А.В. Рассмотрение некоторых адаптаций беспозвоночных в связи со сравнительной патологией воспаления // Журн. эвол. биох. и физиол. 1997. Т. 33, № 4, 5. С. 570–574.
- Маленков А.Г. Ионный гомеостаз и автономное поведение опухоли. М.: Наука, 1976. 171 с.
- Малюкина Г.А., Мартемьянов В.И., Флерова Г.И. Феромон тревоги как стрессорный фактор для рыб // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 2. С. 338–341.
- Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышцах леща *Abramis brama*, отловленного в различных участках Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 5. С. 727–731.
- Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Динамика концентрации электролитов в плазме крови, эритроцитах и мышечной ткани пресноводных рыб при стрессе // Биол. науки. 1982. № 10. С. 44–49.
- Микряков В.Р. Аутоиммунная гипотеза разрушения мышечной ткани осетровых. // Тез. докл. 1-го конгресса ихтиологов. Астрахань, 1997. М.: ВНИРО. 1997 С. 231.
- Мелехов Е.И., Анев В.Н. О механизмах защитной реакции клетки, сопряженной с выходом из нее K^+ // Успехи совр. биологии. 1992. Т. 112. С. 18–28.
- Меерсон Ф.З. Адаптация к стрессорным ситуациям и стресс-лимитирующие системы организма // Физиология адаптационных процессов. М.: Наука, 1986. С.531–630.
- Наточин Ю.В., Архитектура физиологических функций: тот же фундамент, новые грани // Российский физиол. журн. 2002. Т.88, № 2. С. 129–143.
- Наточин Ю.В., Лукьяненко В.И. и др. Двадцатилетний мониторинг (70–90-е годы) физико-химических параметров сыворотки крови у русского осетра *Acipenser guelden staedti* // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 2. С. 253–257.
- Постнов Ю.В., Орлов С.Н. Первичная гипертензия как патология клеточных мембран. М.: Медицина, 1987. 190 с.
- Селье Г. На уровне целого организма. М.: Наука, 1972. 123 с.
- Селье Г. Некоторые аспекты учения о стрессе // Природа. 1970. № 1. С. 34–45.
- Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1979. 125 с.
- Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. М.: Наука, 1989. 564 с.
- Скулачев В.П. Феноптоз: запрограммированная смерть организма // Биохимия. 1999. Т. 64, № 12. С. 1679–1688.
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 136 с.
- Штеклина Т.А., Колосова Н.Г., Тернер А.Я. Гипертензивный синдром и изменения водно-солевого обмена у преждевременно стареющих крыс линии OXYS // Росс. Физиол. журн. 2005. Т. 91, № 10. С. 1213–1220.
- Яржомбек А.А., Лиманский В.В. и др. Электролитный состав карпа при аэромонозе // В кн: Сборник научных трудов. Болезни рыб и водная токсикология. 1984. № 40. С. 74–80.
- Hand S.C., Hardewig J. Downregulation of cellular metabolism during environmental stress: mechanism and implications // Annu. Rev. Physiol. 1996. Vol. 58. P. 539–563.
- Hines R.S., Spira D.T. Ichthyophthiriasis in the mirror carp *Cyprinus carpio* L. 4. Physiological disfunction / / J. Fish. Biol. 1974. Vol. 6, № 4. P. 365–371.

REFERENCES

- Arshavskii I.A. 1982. Fiziologicheskie mekhanizmy i zakonomernosti individual'nogo razvitiya. [Physiological mechanisms and patterns of individual development]. M: Nauka. 270 s. [In Russian]
- Eropkin M.Yu., Smirnova T.D. i dr. 2000. Issledovanie uchastiya ionov kal'tsiya v toksicheskom deystvii kseno-biotikov na kletki cheloveka v kul'ture [Study of the participation of calcium ions in toxic effect of xenobiotics on human cells in culture] // Tsitologiya. T. 42, № 2. S. 154–159. [In Russian]
- Garkavi L.Kh., Kvakina E.V., Kuz'menko T.S. 1998 Antistressornye reaktsii i aktivatsionnaya terapiya. Reaktsiya aktivatsii kak put' k zdorov'yu cherez protsessy samoorganizatsii. [Garkavy L.Kh, Kvakina E.V., Kuzmenko, T.S. Antistress reactions and activation therapy. The activation reaction as a way to health through self-organization processes]. M: IMEDIS. 656 s. [In Russian]
- Golovin P.P. 2003. Stress i nezaraznye bolezni ryb, razrabotka sposobov ikh diagnostiki [Stress and non-communicable diseases of fish, development of methods for their diagnostics] // Tez. dokl. Vser. n-pr. konf. "Problemy patologii, immunologii i okhrany zdorov'ya ryb i drugikh gidrobiontov". M. S. 29–30. [In Russian]
- Golovina N.A. 1996. Morfofunktsional'naya kharakteristika krovi ryb – ob"ektov akvakul'tury. [Morphofunctional characteristics of fish blood aquaculture facilities]. Avtor. dis. d.b.n. M. VNIIPRKH. 53 s. [In Russian]

- Grigor'ev A.I., Larina I.M. i dr. 1996. Vliyanie neprodolzhitel'nykh i dlitel'nykh kosmicheskikh poletov na nekotorye biokhimicheskie i fiziko-khimicheskie parametry krovi kosmonavtov [Effect of short and long-term space flights on some biochemical and physicochemical parameters of the blood of astronauts] // *Aviakosmich. i ekologich. meditsina*. № 1. S. 4–10. [In Russian]
- Grishchenko L.I. 1985 Mikozy, mikotoksikozy i al'govye bolezni ryb [Mycoses, mycotoxicoses and algal diseases of fish] // *Itogi nauki i tekhniki. Ser. ikhtiologiya*. T. 1. S. 161–189. [In Russian]
- Hand S.C., Hardewig J. 1996. Downregulation of cellular metabolism during environmental stress: mechanism and implications // *Annu. Rev. Physiol.* Vol. 58. P. 539–563.
- Hines R.S., Spira D.T. 1974. Ichthyophthiriasis in the mirror carp *Cyprinus carpio* L. 4. Physiological disfunction // *J. Fish. Biol.* Vol. 6, № 4. P. 365–371.
- Ivanova L.N., Argibasova V.K., Shterental' I.Sh. 1978. Natriy-deponiruyushchaya funktsiya kozhi u belykh kryss [Sodium-depositing function of the skin of white rats] // *Fiziolog. zhurn. SSSR*. T. 56, № 3. S. 358–363. [In Russian]
- Khlebovich V.V. 1981. Akklimatsiya zhivotnykh organizmov [Acclimation of animal organisms]. L.: Nauka. 136 s. [In Russian]
- Krutetskaya Z.I., Lebedev O.E. 2001. Mekhanizmy Ca^{2+} -signalizatsii v kletkakh [Mechanisms of Ca^{2+} -signaling in cells] // *Tsitologiya*. T. 43, № 1. S. 5–32. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu. 1990. Soderzhanie elektrolitov v syvorotke krovi i tkanyakh russkogo osetra s razlichnoy stepenyu rassloeniya myshts [The content of electrolytes in serum and tissues of the Russian sturgeon with varying degrees of muscle bundles] // *V kn: Fiziologo-biokhimicheskiy status Volgo-Kaspiyskikh osetrovyykh v norme i pri rassloenii myshechnoy tkani (kumulyativnyi politoksikoz)*. Rybinsk. S. 240–246. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu. 1997a Sostoyanie vodno-solevogo gomeostaza u russkogo osetra *Acipenser guldenstenstadti* iz Volgi i Dnepra [State of water and salt homeostasis in the Russian sturgeon *Acipenser guldenstenstadti* from the Volga and Dnieper Rivers] // *Materialy mezhdunar. simp. "Ekologich. fiziolog. i biokhim. osetrovyykh"* Yaroslavl'. S. 53–55. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu. 1997b. Vodno-solevoy obmen sterlyadi iz raznykh rayonov Volzhskogo basseina [Water-salt metabolism of sterlet from different regions of the Volga River Basin] // *Materialy mezhdunar. simp. "Ekologich. fiziolog. i biokhim. osetrovyykh"* Yaroslavl'. S. 55–57. [In Russian]
- Kuz'mina O.Yu., Luk'yanenko V.I. i dr. 1992. Osobennosti vodno-solevogo gomeostaza u osetrovyykh pri rassloenii myshechnoy tkani [Features of water-salt homeostasis in sturgeon with a bundle of muscle tissue] // *Vopr. ikhtiologii..* T. 32, № 4. S. 138–143. [In Russian]
- Limanskii V.V., Martem'yanov V.I., Bekina E.N., Golovina N.A. 1984. Izmenenie elektrolitnogo sostava krovi i myshts pri zarazhenii karpa *Ichthyophthirius multifiliis* (Ciliata ophryogenidae) [Changes in the electrolyte composition of blood and muscle during the infection of carp *Ichthyophthirius multifiliis* (Ciliata ophryogenidae)] // *Parazitologiya*. T. 18, № 6. S. 478–481. [In Russian]
- Makrushin A.V. 1996. Diapauza i opukholi [Diapause and tumor] // *Zhurn. evol. biokh. i fiziol.* T. 32, № 5. S. 650–655. [In Russian]
- Makrushin A.V. 2003. Obratnoe razvitie i starcheskaya involyutsiya [Reverse development and old age involution] // *Uspekhi gerontol.* № 11. S. 47–48 [In Russian]
- Makrushin A.V. 1997. Rassmotrenie nekotorykh adaptatsii bespozvonochnykh v svyazi so sravnitel'noy patologiyey vospaleniya [Consideration of some adaptations of invertebrates in relation to the comparative pathology of inflammation] // *Zhurn. evol. biokh. i fiziol.* T. 33, № 4, 5. S. 570–574. [In Russian]
- Malenkov A.G. 1976. Ionnyi gomeostaz i avtonomnoe povedenie opukholi [Ion homeostasis and autonomous behavior of tumor]. M.: Nauka. 171 s. [In Russian]
- Malyukina G.A., Martem'yanov V.I., Flerova G.I. 1982. Ferromon trevogi kak stressorniy faktor dlya ryb [Alarm pheromone as a stress factor for fish] // *Vopr. ikhtiologii.* T. 22, № 2. S. 338–341. [In Russian]
- Martem'yanov V.I. 1994. Soderzhanie kationov v plazme, eritrotsitakh i myshtsakh leshcha *Abramis brama*, otlovlennogo v razlichnykh uchastkakh Rybinskogo vodokhranilishcha The Content of cations in plasma, red blood cells and muscles of the bream *Abramis brama*, captured in different areas of the Rybinsk Reservoir] // *Vopr. ikhtiologii.* T. 34, № 5. S. 727–731. [In Russian]
- Martem'yanov V.I., Zaprudnova R.A. 1982. Dinamika kontsentratsii elektrolitov v plazme krovi, eritrotsitakh i myshechnoy tkani presnovodnykh ryb pri stresse [Dynamics of the concentration of electrolytes in blood plasma, erythrocytes and muscle tissue of freshwater fish under stress] // *Biol. nauki.* № 10. S. 44–49. [In Russian]
- Meerson F.Z. 1986. Adaptatsiya k stressornym situatsiyam i stress-limitiruyushchie sistemy organizma [Adaptation to stressful situations and stress-limiting body systems] // *Fiziologiya adaptatsionnykh protsessov*. M.: Nauka. S. 531–630. [In Russian]
- Melekhov E.I., Anev V.N. 1992. O mekhanizмах zashchitnoi reaktsii kletki, sopryazhennoi s vykhodom iz nee K^{+} [On mechanisms of the protective cell reaction, conjugated with the release of its K^{+}] // *Uspekhi sovr. biologii.* T. 112. S. 18–28. [In Russian]
- Mikryakov V.R. 1997. Autoimmunnaya gipoteza razrusheniya myshechnoy tkani osetrovyykh. [Autoimmune hypothesis of the destruction of muscle tissue of sturgeon.] // *Tezis. dokl. 1-go kongressa ikhtologov*. Astrakhan'. M.: VNIRO. S. 231. [In Russian]

- Natochin Yu.V. 2002. Arkhitektura fiziologicheskikh funktsiy: tot zhe fundament, novye grani [Architecture of physiological functions: the same foundation, the new face] // Ross. Fiziolog. zhurn. T. 88, № 2. S. 129–143. [In Russian]
- Natochin Yr.V., Luk'yanenko V.I. i dr. 1995. Dvadsatiletnii monitoring (70–90-e gody) fiziko-khimicheskikh parametrov syvorotki krovi u russkogo osetra *Acipenser guelden staedti* [Twenty years of monitoring (70–90- years) of physico-chemical parameters of blood serum in the Russian sturgeon *Acipenser guelden staedti*] // Vopr. ikhtiologii. T. 35, № 2. S. 253–257. [In Russian]
- Postnov Yu.V., Orlov S.N. 1987. Pervichnaya gipertenziya kak patologiya kletochnykh membran. [Primary hypertension is a pathology of the cell membrane]. M.: Meditsina, 190 s. [In Russian]
- Sel'e G. 1972. Na urovne tselogo organizma. [At the level of the whole organism]. M.: Nauka, 123 s. [In Russian]
- Sel'e G. 1970. Nekotorye aspekty ucheniya o stresse [Some aspects of the doctrine of stress] // Priroda. № 1. S. 34–45. [In Russian]
- Sel'e G. 1979. Stress bez distressa. [Stress without distress]. M.: Progress. 125 s. [In Russian]
- Skulachev V.P. 1989. Energetika biologicheskikh membran. [Energetics of biological membranes]. M.: Nauka. 564 s. [In Russian]
- Skulachev V.P. 1999. Fenoptoz: zaprogramirovannaya smert' organizma [Phenoptosis: the programmed death of the organism] // Biokhimiya. T. 64, № 12. S. 1679–1688. [In Russian]
- Shteklina T.A., Kolosova N.G., Terner A.Ya. 2005. Gipertenzivnyj sindrom i izmeneniya vodno-solevogo obmena u prezhevremennno stareyushchikh krysi linii OXYS [Hypertensive syndrome and changes in water-salt metabolism in the OXYS rats with early aging] // Ross. Fiziolog. zhurn. T. 91, № 10. S. 1213–1220 [In Russian]
- Viego-Diaz M., Andres M.T., Perez-Gil Dzh. i dr. 2003. Induktsiya vykhoda ionov kaliya iz tsitoplazmy bakterii pod deistviem novogo laktoferrin-podobnogo peptida, stimuliruyushchego effekt nativnogo laktoferrina cheloveka na bakterial'nyu tsitoplazmaticheskuyu membranu. [Potassium Efflux Induced by a New Lactoferrin-Derived Peptide Mimicking the Effect of Native Human Lactoferrin on the Bacterial Cytoplasmic Membrane]. // Biokhimiya. V. 68, № 2. S. 260–273. [In Russian]
- Yarzhombek A.A., Limanskii V.V. i dr., 1984. Elektrolitnyi sostav karpa pri aeromonoze // V kn: Sbornik nauchnykh trudov. Bolezni ryb i vodnaya toksikologiya. [Electrolyte composition of carp at aeromonosis]. № 40. S. 74–80 [In Russian]
- Zapрудnova R.A. 1999. Izmeneniya povedeniya i ionnoy regulatsii u presnovodnykh ryb pri stresse [Changes in behavior and ionic regulation in freshwater fish under stress] Uspekhi sovr. biologii. T. 119. № 3. S. 265–270. // [In Russian]
- Zapрудnova R.A. 2017. Neprodolzhitel'noe deistvie nesil'nykh stressorov na kontsentratsiyu kationov v plazme krovi leshcha [Short-term effect of weak stressors on the concentration of cations in plasma of blood of the bream] // Nastoyashhiy sbornik, // Present collection. [In Russian]
- Zapрудnova R.A. 2003. Obmen i regulatsiya kationov u presnovodnykh ryb pri stresse. [Exchange and regulation of cations of freshwater fishes under stress] Avtoref. dis. k.b.n. Borok: IBVV, 24 s. [In Russian]
- Zapрудnova R.A. 2012. Obmen i regulatsiya kationov u presnovodnykh ryb v normal'nykh i ekstremal'nykh usloviyakh. [The exchange and regulation of cations of freshwater fish in normal and extreme conditions] // Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarno-geneticheskie mekhanizmy adaptatsiy gidrobiontov. Mater. Vser. konf. s mezhd. uch. Borok, S. 147–150. [In Russian]

IONIC REGULATION IN FRESHWATER FISH AT STRESS AND DISEASES

R. A. Zapрудnova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: rimma@ibiw.yaroslavl.ru*

On the dynamics of the concentration of ions of sodium, potassium and calcium in the blood plasma, erythrocytes, muscle, brain, and also to the exchange of ions between the organism and water it is studied the condition of system water-salt balance at fishes at stress with a lethal outcome (acute, subacute and chronic), the possible reason of destruction the fishes connected to change of ionic parameters are analyzed. On the own and literary data the general laws of dynamics of the concentration of ions sodium in blood plasma and potassium in the muscles at different kinds of fishes are investigated in the pathogenesis of various diseases and dependence of response on degree development of disease (or quantities of adverse influence) is revealed. The role of ions in the mechanisms phenoptosis is discussed, the hypothetical mechanism for the development of sclerosis with participation of sodium ions is offered. Ways of preservation of life of fishes in various stressful conditions with use ionic preparation are described.

Keywords: fish, stress, ions, adaptation disease, phenoptosis

РОЛЬ ИОНОВ НАТРИЯ В ОБЕСПЕЧЕНИИ ПРОЦЕССОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГИДРОБИОНТОВ

В. И. Мартемьянов

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

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: martem@ibiw.yaroslavl.ru

Обобщены данные о роли ионов натрия в обеспечении процессов жизнедеятельности у различных видов организмов. Показано, что ионы натрия участвуют в поддержании водного гомеостаза у пресноводных гидробионтов в зоне критической солености, регуляции кислород-несущей емкости эритроцитов, мембранного потенциала и возбудимости клеток, транспорта неорганических и органических молекул, роста, деления и дифференциации клеток, созревания ооцитов, скорости реакций биохимических процессов.

Ключевые слова: гидробионты, регуляция, натрий, натрий-зависимые переносчики аминокислот, желчных кислот, сахаров, неорганических ионов.

ВВЕДЕНИЕ

Наличие определенного количества ионов натрия во внутренней среде и тканях организма животных и растений является необходимым условием для осуществления различ-

ных сторон жизнедеятельности любого вида. Цель настоящего обзора обобщить данные о роли ионов натрия в обеспечении процессов жизнедеятельности организма.

РОЛЬ ИОНОВ НАТРИЯ В ПОДДЕРЖАНИИ ВОДНОГО ГОМЕОСТАЗА У ПРЕСНОВОДНЫХ ГИДРОБИОНТОВ ПРИ АДАПТАЦИИ К СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ

Общая концентрация осмотических веществ в плазме крови пресноводных организмов существенно выше, чем в наружной среде. Вследствие этого между внутренней и наружной средой создается осмотический градиент, способствующий диффузии воды внутрь организма. Проницаемость покровов тела пресноводных животных к воде является незначительной. Проникновение воды происходит главным образом через жаберный эпителий в кровь. Небольшая часть воды поступает в организм пресноводных рыб за счет заглатывания воды [Lahlou et al., 1969; Motais et al., 1969; Isaia, 1972]. Мерой, поступающей в организм пресноводных рыб воды, служит количество мочи, продуцируемой почками. Показано, что у рыб находящихся в пресной воде, почки с определенной скоростью продуцируют гипотоничную мочу [Пора, Прекуп, 1960 (Pora, Prekup, 1960); Лаврова, Наточин, 1977 (Lavrova, Natochin, 1977); Bentley, Follett, 1963; Fromm, 1963; Sherratt et al., 1964; Mackay, Beatty, 1968; Lahlou et al., 1969; Motais et al., 1969; Isaia, 1972; Motais, Isaia, 1972; Prosser, 1973; Mackay, 1974; Norton, Davis, 1977; Bradbury et al., 1987; Janech, Piermarini, 2002], выводя излишки воды, проникающей за счет осмоса и питья. В результате у пресноводных гидробионтов акклиматизированных в толерантном диапазоне того или иного фактора среды содержание воды в организме поддерживается на стабильном уровне [Мартемьянов, 2015 (Martemyanov, 2015); Martemyanov, Borisovskaya, 2012; Martemyanov, 2013a,b].

Повышение солености воды вызывает снижение разности концентрации ионов натрия между плазмой крови рыб и средой (рис. 1а,б). В соответствующей пропорции падает осмотический градиент. Это ведет к уменьшению тока воды из внешней среды через жаберный эпителий в кровь. При падении осмотического градиента между организмом рыб и средой до минимального уровня, скорость диуреза многократно снижается, в среднем в 4.2–5.4 раза, не достигая нулевых значений [Bentley, Follett, 1963; Lahlou et al., 1969; Norton, Davis, 1977; Furspan et al., 1984].

Поддержание минимального осмотического градиента в зоне повышенной солености свидетельствует, что организм нуждается в поступлении определенного количества воды для формирования мочи, с которой выводятся продукты обмена. Чтобы обеспечить необходимый осмотический градиент для притока воды в организм, пресноводные гидробионты начинают увеличивать концентрацию натрия во внутренней среде при повышении солености выше определенного значения (рис. 1в, г).

При достижении концентрации натрия во внутренней среде гидробионтов токсичной для жизнедеятельности клеток органов и тканей, поступление натрия в организм прекращается.

Это ведет к снижению осмотического градиента между организмом и средой ниже необходимого минимального значения. Приток воды в организм становится

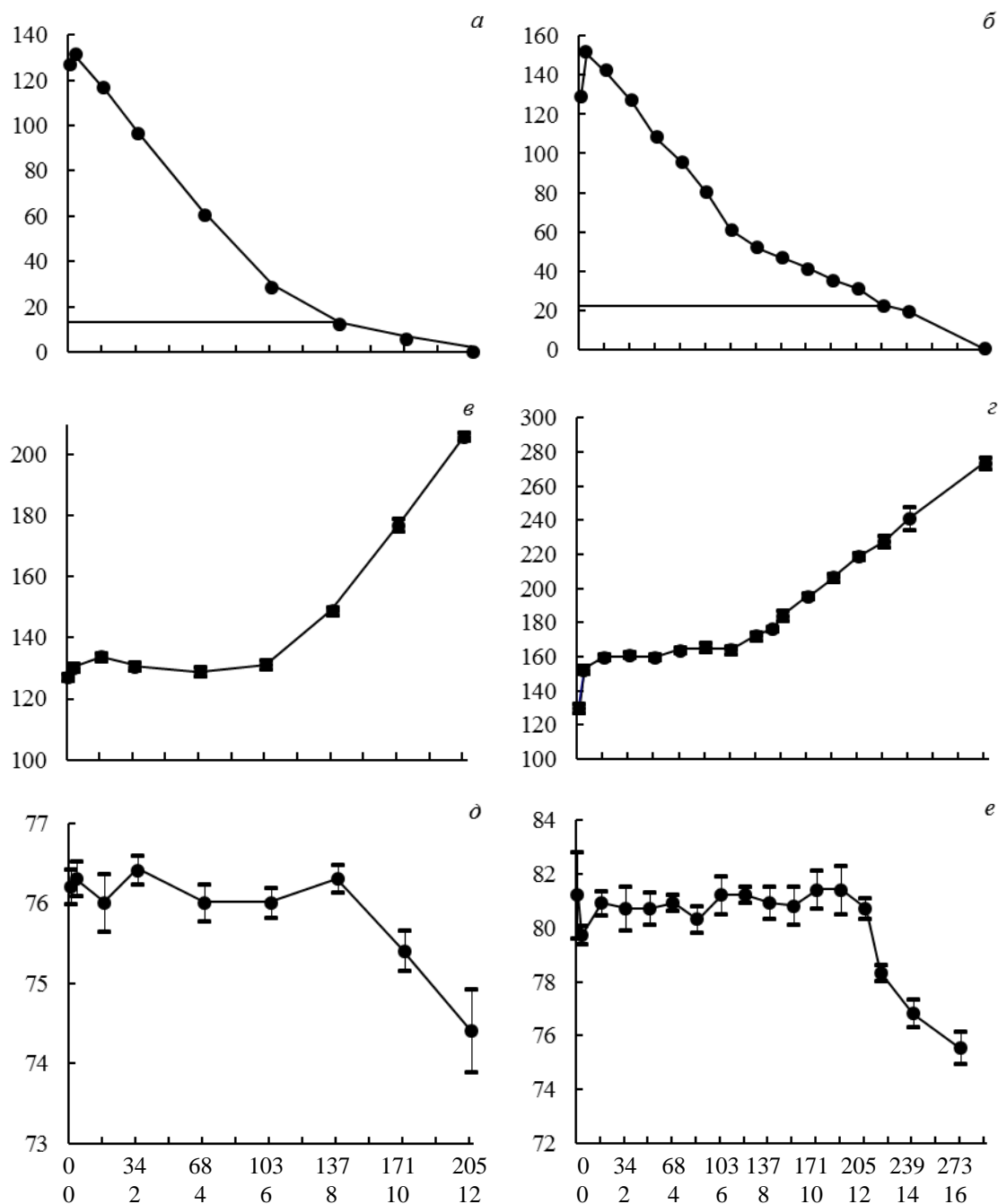


Рис. 1. Показатели водно-солевого обмена карпа и бычка-цуцика в зависимости от солености среды [Мартемыанов, 2015 (Martemyanov, 2015)]: *a* – разность концентрации натрия между плазмой крови карпа и средой, *б* – разность концентрации натрия между плазмой крови бычка-цуцика и средой, *в* – содержание натрия (ммоль/л) в плазме крови карпа, *г* – содержание натрия (ммоль/л) в плазме крови бычка-цуцика, *д* – содержание воды (%) в организме карпа, *е* – содержание воды (%) в организме бычка цуцика. По оси абсцисс – соленость среды, Na ммоль/л (1 строка), NaCl г/л (2 строка).

Fig. 1. The indices of water-salt metabolism of carp and tube-nosed goby depending on the environmental salinity [Martemyanov, 2015]: *a* – difference in sodium concentration between blood plasma of the carp and the environment, *б* – difference in sodium concentration between blood plasma of the tube-nosed goby and the environment, *в* – sodium content (mmol/L) in blood plasma of carp, *г* – sodium content (mmol/L) in blood plasma of tube-nosed goby, *д* – water content (%) in the body of a carp, *е* – water content (%) in the body of tube-nosed goby. On the horizontal axis: environmental salinity, Na mmol/L (1 line), NaCl g/L (2 line).

недостаточным для формирования требуемого количества мочи. В результате на эти нужды расходуется вода организма, приводя к его

обезвоживанию (рис. 1д,е). Минимальный осмотический градиент концентрации натрия между пресноводными гидробионтами и сре-

дой необходимый для поддержания уровня воды в организме составляет у дрейссены *Dreissena polymorpha* 6 ммоль/л при солёности среды 1.3 г/л NaCl [Martemyanov, 2011], 12 ммоль/л у карпа при солёности 8 г/л и 23 ммоль/л у бычка-пучика при 12 г/л NaCl (рис.1 а, б).

РОЛЬ ИОНОВ НАТРИЯ В РЕГУЛЯЦИИ КИСЛОРОД-НЕСУЩЕЙ ЕМКОСТИ ЭРИТРОЦИТОВ ГИДРОБИОНТОВ

В опытах *in vitro* показано, что гипоксия стимулирует вход натрия в эритроциты рыб [Cossins, Richardson, 1985; Motais et al., 1987; 1992; Cossins, Kilbey, 1990; Nielsen, 1997; Virkki et al., 1998] и пресноводной черепахи [Klahr et al., 1969] за счет усиления активности Na^+/H^+ антипортера. Повышение внутриклеточного уровня натрия усиливало в 2.5 раза поглощение кислорода и увеличивало на 22–45.6% кислород-несущую емкость эритроцитов [Nikinmaa, Weber, 1984; Cossins, Richardson, 1985; Borgese et al., 1986; 1987; Nikinmaa et al., 1987; Fuchs, Albers, 1988; Wang et al., 1999]. Полагают [Motais et al., 1987; 1992], что функция Na^+/H^+ антипортера направлена на увеличение кислород-несущей емкости эритроцитов.

При повышении температуры растворимость кислорода в воде существенно снижается, а скорость потребления его пойкилотермными гидробионтами, наоборот, увеличивается в виде экспоненциальной зависимости [Винберг, 1956 (Vinberg, 1956); Зотин, 1988 (Zotin, 1988); Krogh, 1916], которую в научной литературе обычно называют нормальной кривой Крома. Приток кислорода в организм рыб

Таким образом, повышение концентрации натрия во внутренней среде пресноводных гидробионтов в зоне критической солёности способствует поддержанию водного гомеостаза.

частично осуществляется за счет усиления скорости дыхания и кровообращения [Sebert et al., 1995; Van Rooij, Videler, 1996].

Нами показано, что адаптация к дефициту кислорода, возникающая при повышении температуры в ходе годового цикла и в экспериментальных условиях, осуществляется у рыб также за счет увеличения ионами натрия кислород-несущей емкости эритроцитов [Martemyanov, 2009]. Возможный механизм регуляции ионами натрия кислород-несущей емкости эритроцитов рыб можно представить следующим образом. Снижение поступления кислорода в кровь при повышении температуры воды стимулирует Na^+/H^+ антипортер, приводя к повышению содержания натрия в эритроцитах (рис. 2). Вслед за натрием устремляется вода [Nikinmaa et al., 1987; Cala, Maldonado, 1994], вызывая увеличение объема эритроцита [Borgese et al., 1987; Fuchs, Albers, 1988]. Такая ситуация позволяет молекуле гемоглобина распаковаться, способствуя дополнительному связыванию кислорода. В результате кислород-несущая емкость крови увеличивается без дополнительного количества эритроцитов.

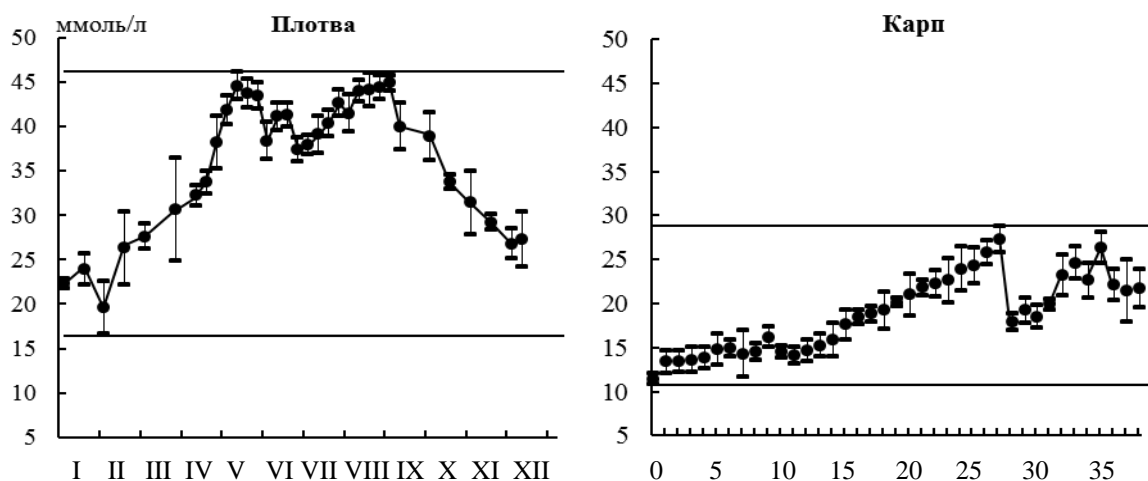


Рис. 2. Динамика содержания ионов натрия в эритроцитах плотвы в ходе годового цикла и карпа в зависимости от температуры акклимации [Martemyanov, 2009]. По оси абсцисс – месяцы года (плотва), температура акклимации (карп).

Fig. 2. Dynamics of the content of sodium ions in the erythrocytes roach during the annual cycle, and carp, depending on the temperature acclimation [Martemyanov, 2009]. On the horizontal axis: the months of the year (roach), acclimation temperature (carp).

РОЛЬ Na^+ В ТРАНСПОРТЕ РАЗЛИЧНЫХ ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ КЛЕТОЧНЫЕ МЕМБРАНЫ

По отношению к межклеточной жидкости, концентрация Na^+ внутри клеток различных органов и тканей организма поддерживается за счет работы Na^+-K^+ -насоса на более низком, а K^+ более высоком уровне, обеспечивая мембранный потенциал [Wright, 2004]. Натрий является основным ионом обуславливающим генерацию потенциала действия (импульса) в нервных клетках [Hodgkin, Katz, 1949; Huxley, Stämpfli, 1951; Bezanilla, 2006; Bean, 2007]. Амплитуда потенциала действия зависит от концентрации Na^+ в окружающем клетку растворе.

Выявлено, что ионы натрия, спаренные с каким-либо органическим веществом, перемещаются в клетки различных органов и тканей за счет трансмембранного электрохимического градиента. Поглощение органических веществ из внешней среды в организм обнаружено у гидробионтов через эпителиальные клетки кожи и жабр.

Натрий-зависимый транспорт органических веществ, осуществляемый гидробионтами из внешней среды.

Наиболее высокая скорость поступления органических соединений из воды в организм наблюдается у морских гидробионтов. Концентрация Na^+ в морской воде выше, чем в эпителиальных клетках кожи и жабр. Полагают, что ионы натрия, спаренные с каким-либо органическим веществом, перемещаются в эпителиальные клетки за счет трансмембранного электрохимического градиента [Wright, Stephens, 1977; Wright, 1987; Wright, Pajor, 1989; Preston, 1993].

Транспорт аминокислот из внешней среды в организм через эпителиальные клетки жаберного эпителия выявлен у полихеты *Doruillea articulata* [Stephens, 1968], двусторчатых моллюсков *Mytilus edulis* [Bamford, Campbell, 1976; Manahan et al., 1982; Siebers, Winkler, 1984], *Crassostrea gigas* [Manahan, 1989], *Rangia cuneata* [Anderson, Bedford, 1973], *Cerastoderma edule* [Bamford, McCrea, 1975]. Личинки 2х дневного возраста тигрового гупера *Epinephelus fuscoguttatus* извлекали различные аминокислоты из воды через эпителиальные клетки поверхности кожи [Ambariyanto et al., 2013]. На мембранах эпителия жабр и коже тихоокеанского пиявкорота *Eptatretus stoutii* обнаружены Na^+ -зависимые переносчики аминокислот аланина и глицина [Glover et al., 2011].

При снижении солёности скорость поглощения организмом органических веществ

из воды существенно уменьшается. Скорость транспорта аланина из воды была значительно выше у двусторчатых моллюсков *Corbicula japonica* акклиматизированных к солоноватой воде (250 мосм/л), по сравнению с таковыми из пресной воды (2 мосм/л) [Matsushima, Hayashi, 1988; Matsushima, Yamada, 1992]. Уменьшение концентрации Na^+ в воде от 510 до 0 ммоль/л снижало скорость поглощения аланина и таурина в жабрах *Mytilus californianus* в виде сигмоидальной кривой [Wright, 1987].

Такая зависимость обуславливается тем, что при снижении солёности градиент концентрации Na^+ между эпителиальными клетками организма и водой уменьшается, вызывая падение движущей силы для транспорта. При снижении уровня Na^+ в воде ниже, чем в эпителиальных клетках кожи и жабр, градиент по натрию меняется на обратный (зона пресных вод), обуславливая диффузию Na^+ из эпителиальных клеток во внешнюю среду. В этом случае поглощение органических веществ из воды пресноводные организмы могут осуществлять за счет механизмов не связанных с ионами натрия. Показано, что *Dreissena polymorpha* поглощает из воды ацетат, моносахариды, аминокислоты и жирные кислоты, используя эти вещества в метаболизме [Baines et al., 2005]. О важности Na^+ для пресноводных организмов свидетельствуют данные о наличии на поверхности кожи и жаберного эпителия различных типов переносчиков, осуществляющих транспорт Na^+ из воды [Martemyanov, 2017].

Натрий-зависимый транспорт аминокислот, осуществляемый эпителиальными клетками различных органов и тканей

Поглощение органических веществ из просвета пищеварительной системы обеспечивается Na^+ -зависимыми котранспортными белками, локализованными на апикальных мембранах эпителиальных клеток кишечника [Böhmer et al., 2005; Camargo et al., 2008]. На мембранах кишечника европейского угря *Anguilla anguilla* обнаружены транспортеры, осуществляющие котранспортный перенос Na^+ -L-аланина [Storelli et al., 1986], Na^+ -L-пролина [Vilella et al., 1988], Na^+ -лизина [Vilella et al., 1990] и витамина С 2 Na^+ -аскорбата [Maffia et al., 1993]. Транспорт глицина, аланина, метионина и альфа-аминоизомасляной кислоты через мембраны везикул кисточковой каймы кишечника морского бычка *Boops salpa* [Bogé et al., 2002] и морского окуня *Dicentrarchus labrax* [Balocco et al., 1993] связан с Na^+ -зависимыми переносчиками. Дру-

гие исследователи [Margheritis et al., 2013] в клонируемых клетках кишечника морского окуня наблюдали Na^+ -зависимый транспорт лейцина, глицина, серина и валина.

Клетки эндотелия капилляров мозга соединены между собой плотными (непроницаемыми) контактами. Мембраны внутренней (люминальной) стороны клеток соприкасаются с кровью, а наружной (аблюминальной) с мозгом. Мембраны люминальной и аблюминальной сторон имеют разные характеристики. Na^+ -зависимые транспортеры обнаружены только на мембранах аблюминального слоя [Hawkins et al., 2013]. На аблюминальных мембранах присутствует также Na^+ - K^+ -АТФаза, поддерживающая градиент ионов натрия [Vorbodt, 1988]. Переносчики аблюминальной стороны осуществляют Na^+ -зависимый котранспорт фактически всех аминокислот, включая кислые, из внеклеточной жидкости мозга в клетки эндотелия за счет электрохимического градиента натрия. Присутствие Na^+ -зависимых транспортеров на аблюминальных мембранах позволяет регулировать концентрацию аминокислот, глюкозы и таурина во внеклеточной жидкости мозга на оптимальных уровнях.

В опытах *in vitro* в клетках эндотелия капилляров мозга млекопитающих выявлено пять систем (А, Bo^+ , ASC, β , X^-) осуществляющих Na^+ -зависимый транспорт аминокислот [Betz, Goldstein 1978; Tayarani et al. 1987, 1989; Sánchez del Pino et al. 1995; Lee et al. 1998]. Системы А и ASC осуществляют транспорт мелких нейтральных аминокислот (l-аланин, l-серин, l-цистеин), а Bo^+ связана с нейтральными и щелочными аминокислотами [Guidotti, Gazzola, 1992]. Система β является Na - Cl -зависимым переносчиком β -аминокислот (Tayarani et al. 1989; Tamai et al. 1995). Система X^- осуществляет Na^+ -зависимый транспорт анионоактивных аминокислот, таких как l-глутамат и l-аспартат. На мембранах культивируемых фибробластах человека выявлен Na^+ -зависимый переносчик 2-метиламиноизомасляной кислоты [Dall'Asta et al., 1991, 1996].

Натрий-зависимый котранспортный переносчик глюкозы

Абсорбция глюкозы из воды клетками жаберного эпителия *in vitro* выявлена у японской устрицы *Crassostrea gigas* [Bamford, Gingles, 1974]. Скорость поглощения глюкозы зависела от концентрации Na^+ в среде.

Натрий-котранспортный переносчик глюкозы обнаружен на мембранах эпители-

альных клеток кишечника кролика [Kramer et al., 1993], антарктической рыбы *Trematomus bernacchii* [Maffia et al., 1996], угря *Anguilla anguilla* [Storelli et al., 1986]. Такой переносчик выявлен в почке ската *Leucoraja erinacea*, [Althoff et al., 2007], *Raja erinacea*, акулы *Squalus acanthias* [Kipp et al., 1997] и радужной форели *Oncorhynchus mykiss* [Freire et al., 1995] осуществляющего реабсорбцию глюкозы из фильтруемой мочи. Натрий-котранспортный переносчик глюкозы показан на поверхности ооцитов шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* [Wright et al., 1994]. Структура и механизмы работы натрий-котранспортных переносчиков глюкозы изложены в ряде обзоров [Wright et al., 1994; 1997; 1998; Wright, Turk, 2004; Wright, 2013].

Натрий-зависимый транспорт фруктозы зарегистрирован в гепатопанкреасе атлантического омара *Homarus americanus* [Sterling et al., 2009]. У костистой рыбы оризии *Oryzias latipes* транспорт катехоламинов через мембраны нервных окончаний мозга осуществляется за счет Na^+ - Cl^- -зависимого переносчика [Roubert et al., 2001].

Роль Na^+ в осуществлении процессов роста, деления и дифференциации клеток

В состоянии покоя основания молекул ДНК в различных типах клеток стабилизированы водородными связями с молекулами воды [Габуда, 1982]. На поверхности нуклеиновых кислот обнаружено два слоя связанной воды [Chalikian et al., 1994]. Степень гидратации поверхности нуклеиновых кислот остается идентичной независимо от влажности [Tao et al., 1987; Lavalle et al., 1990]. Участки, где происходит образование водородных связей между молекулами воды и генетическим материалом, представлены в ряде работ [Saenger et al., 1986; Langan et al., 1992; Sponer et al., 2001-2002; Schneider, Berman, 1995; Bonvin et al., 1998; Schneider et al., 1998; Auffingera, Westhof, 2000].

Прежде чем приступить к делению, клетке необходимо накопить определенную массу белка. Условием для протекания белкового синтеза является наличие высокого уровня Na^+ в клетке. При стимуляции роста покоящихся клеток наблюдается усиление входа Na^+ во внутриклеточную жидкость [Mendoza et al., 1980; Reznik et al., 1983; Kennedy, Lever, 1984]. Эти ионы разрывают водородные связи между нуклеотидами, способствуя разворачиванию двойной спирали ДНК и увеличению доступности генетической информации в клетке [Hobza, Sandorfy, 1984].

Для перехода клетки от стадии роста к делению необходимо затормозить процессы белкового синтеза. Показано, что при уменьшении синтеза белка происходит понижение концентрации Na^+ и аминокислот в клетке вследствие уменьшения скорости Na^+ -зависимого транспорта [Lannigan, Knauf, 1985; Lannigan et al., 1986].

Роль Na^+ в регуляции биохимических реакций

Показано, что изменение концентрации Na^+ в растворе влияет на работу пировиноградной фосфофототрансферазы [Kachmar, Boyer, 1953] и бета-галактозидазы, выделенную из дрожжей

Kluyveromyces lactis [Dickson et al., 1977] и бактерии *Escherichia coli* [Cohn, Monod, 1951; Juers et al., 2000; 2001]. У *Salmonella typhimurium* Na^+ выполняют важную роль в катализе и связи субъединиц триптофан синтетазы биэнзимного комплекса [Peracchi et al., 1995; Woehl, Dunn, 1995; Rhee et al., 1996]. Полагают, что ионы влияют на конформацию и активность различных ферментов [Di Cera, 2006; Page, Di Cera, 2006; Guengerich, 2016; Gohara, Di Cera, 2016]. Молекулярные механизмы влияния одновалентных катионов на структуру ферментов изложены в ряде обзоров [Gohara, Di Cera, 2016; Guengerich, 2016].

РОЛЬ НАТРИЯ В СОЗРЕВАНИИ ООЦИТОВ

В период созревания ооцитов от IV до V стадии зрелости содержание воды в половых продуктах увеличивается как у пресноводных, так и морских видов гидробионтов [Morrill, 1965; Greeley et al., 1991; Selman et al., 2001; Finn et al., 2002; Martemyanov, 2014; 2016]. Вход воды в ооциты обуславливается за счет повышения концентрации Na^+ в яйцеклетках. При переходе ооцитов от IV до V стадии зрелости внутриклеточный уровень Na^+ возрос в среднем на 45.1% у плотвы *Rutilus rutilus* [Martemyanov, 2014] и в 3.8 раза у морской звезды *Astropecten aurantiacus* [Santis et al., 1987]. Результаты свидетельствуют, что для

успешного нереста и последующего эмбрионального развития необходимо наличие повышенных концентраций натрия в ооцитах на завершающей стадии созревания.

Таким образом, ионы натрия участвуют в поддержании водного гомеостаза у пресноводных гидробионтов в зоне критической солености, регуляции кислород-несущей емкости эритроцитов, мембранного потенциала и возбудимости клеток, транспорта неорганических и органических молекул, роста, деления и дифференциации клеток, созревании ооцитов, скорости реакций биохимических процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. 253 с.
- Габуда С.П. Связанная вода. Факты и гипотезы. Новосибирск: Наука, 1982. 160 с.
- Зотин А.И. Термодинамическая основа реакции организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Лаврова Е.А., Наточин Ю.В. Почки в ионной регуляции у рыб солоноватых вод оз. Балхаш // Вопр. ихтиол. 1977. Т. 17, № 3. С. 563–566.
- Мартемьянов В.И. Физиологические механизмы регуляции водного гомеостаза у пресноводных гидробионтов при адаптации к факторам среды // Физиология и биохимия водных животных. Ярославль: Канцлер, 2015. ИБВВ. Вып. 72(75). С. 99–110.
- Пора А.Е., Прекуп О. Об изучении экскреторных процессов у пресноводных рыб. II. Влияние температуры среды на выделительные процессы у карпа и карася // Вопр. ихтиол. 1960. № 15. С. 138–147.
- Althoff T., Hentschel H., Luig J., Schütz H., Kasch M., Kinne R.K.-H. Na^+ -d-glucose cotransporter in the kidney of *Leucoraja erinacea*: molecular identification and intrarenal distribution // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2007. Vol. 292, № 6. R2391–R2399. DOI: 10.1152/ajpregu.00454.2006.
- Ambariyanto, Djunaedi A., Nur Taufiq S.P.J., Pribadi R., Pringgenies D. Amino acid absorption by tiger grouper fish (*Epinephelus fuscoguttatus*) larvae // ILMU KELAUTAN. Indonesian J. Mar. Sci. 2013. Vol. 18, № 4. P. 186–192. DOI: 10.14710/ik.ijms.18.4.186-192.
- Anderson J.W., Bedford W.B. The physiological response of the estuarine clam, *Rangia cuneata* (Gray), to salinity. II. Uptake of glycine // Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole. 1973. Vol. 144, № 2. P. 229–242. DOI: 10.2307/1540005.
- Auffinger P., Westhof E. Water and ion binding around RNA and DNA (C,G) oligomers // J. Mol. Biol. 2000. Vol. 300, № 5. P. 1113–1131. DOI.org/10.1006/jmbi.2000.3894.
- Baines S.B., Fisher N.S., Cole J.J. Uptake of dissolved organic matter (DOM) and its importance to metabolic requirements of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Limnol. Oceanogr. 2005. Vol. 50, № 1. P. 36–47. DOI: 10.4319/lo.2005.50.1.0036.
- Balocco C., Bogé G., Roche H. Neutral amino acid transport by marine fish intestine: role of the side chain // J. Comp. Physiol. B. 1993. Vol. 163, № 4. P. 340–347. DOI: 10.1007/BF00347786.

- Bamford D.R., Campbell, E. The effect of environmental factors on the absorption of L-phenylalanine by the gill of *Mytilus edulis* // Comp. Biochem. Physiol. 1976. Vol. 53A. P. 295–299. DOI:10.1016/S0300-9629(76)80039-4.
- Bamford D.R., Gingles R. Absorption of sugars in the gill of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* // Comp. Biochem. Physiol. 1974. Vol. 49A, № 4. P. 637–646. DOI:10.1016/0300-9629(74)90891-3.
- Bamford D.R., McCrea R. Active absorption of neutral and basic amino acids by the gill of the common cockle, *Cerastoderma edule* // Comp. Biochem. Physiol. 1975. Vol. 50A. P. 811–817. DOI:10.1016/0300-9629(75)90149-8.
- Bean B.P. The action potential in mammalian central neurons // Nature Reviews Neuroscience. 2007. Vol. 8. P.451–465. DOI:10.1038/nrn2148.
- Bentley P.J., Follett B.K. Kidney function in a primitive vertebrate, the cyclostome *Lampetra fluviatilis* // J. Physiol. 1963. Vol. 169, № 4. P. 902–918. DOI: 10.1113/jphysiol.1963.sp007303.
- Betz A.L., Goldstein G.W. Polarity of the blood-brain barrier: neutral amino acid transport into isolated brain capillaries // Science. 1978. Vol. 202, № 4364. P. 225–227. DOI: 10.1126/science.211586.
- Bezanilla F. The action potential: From voltage-gated conductances to molecular structures // Biol. Res. 2006. Vol. 39, № 3. P. 425–435. DOI: /S0716-97602006000300005.
- Bogé G., Roche H., Balocco C. Amino acid transport by intestinal brush border vesicles of a marine fish, *Boops salpa* // Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol. 2002. Vol. 131, № 1. P. 19–26. [http://dx.doi.org/10.1016/S1096-4959\(01\)00474-2](http://dx.doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00474-2).
- Böhmer C., Bröer A., Munzinger M., Kowalczyk S., Rasko J.E.J., Lang F., Bröer S. Characterization of mouse amino acid transporter B0AT1 (slc6a19) // Biochem. J. 2005. Vol. 389, № 3. P. 745–751. DOI: 10.1042/BJ20050083.
- Bonvin A.M.J.J., Sunnerhagen M., Otting G., van Gunsteren W.F. Water molecules in DNA recognition II: a molecular dynamics view of the structure and hydration of the trp operator // J. Mol. Biol. 1998. Vol. 282, № 4. P. 859–873. DOI:10.1006/jmbi.1998.2034.
- Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. Catecholamine-induced transport systems in trout erythrocyte. Na^+/H^+ counter transport or NaCl ? // J. Gen. Physiol. 1986. Vol. 87, № 4. P. 551–566.
- Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. Ion movements and volume changes induced by catecholamines in erythrocytes of rainbow trout: effect of pH // J. Physiol. 1987. Vol. 382, № 1. P. 145–157.
- Bradbury S.P., McKim J.M., Coats J.R. Physiological response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to acute fenvalerate intoxication // Pest. Biochem. Physiol. 1987. Vol. 27, № 3. P. 275–288. DOI:10.1016/0048-3575(87)90057-5.
- Cala P.M., Maldonado H.M. pH regulatory Na/H exchange by Amphiuma red blood cells // J. Gen. Physiol. 1994. Vol. 103, № 6. P. 1035–1053.
- Camargo S.M., Singer D., Makrides V., Huggel K., Pos K.M., Wagner C.A., Kuba K., Danilczyk U., Skovby F., Kleta R., Penninger J.M., Verrey F. Tissue-specific amino acid transporter partners ACE2 and collectrin differentially interact with Hartnup mutations // Gastroenterology. 2008. Vol. 136, № 3. P. 872–882. DOI: 10.1053/j.gastro.2008.10.055.
- Chalikian T.V., Sarvazyan A.P., Breslauer K.J. Hydration and partial compressibility of biological compounds // Biophys Chem. 1994. Vol. 51, № 2–3. P. 89–109. DOI:10.1016/0301-4622(94)85007-0.
- Cohn M., Monod J. Purification and properties of the beta-galactosidase (lactase) of Escherichia coli // Biochim. Biophys. Acta. 1951. Vol. 7, № 1. P. 153–174.
- Cossins A.R., Kilbey R.V. The temperature dependence of the adrenergic Na^+/H^+ exchanger of trout erythrocytes // J. Exp. Biol. 1990. Vol. 148, № 1. P. 303–312.
- Cossins A.R., Richardson P.A. Adrenaline-induced Na^+/H^+ exchange in trout erythrocytes and its effects upon oxygen carrying capacity // J. Exp. Biol. 1985. Vol. 118, № 1. P. 229–246.
- Dall'Asta V., Bussolati O., Guidotti G.G., Gazzola G.C. Energization of amino acid uptake by system A in cultured human fibroblasts // J. Biol. Chem. 1991. Vol. 266, № 3. P. 1591–1596.
- Dall'Asta V., Franchi-Gazzola R., Bussolati O., Sala R., Rotoli B.M., Rossi P.A., Uggeri J., Belletti S., Visigalli R., Gazzola G.C. Emerging roles for sodium dependent amino acid transport in mesenchymal cells // Amino Acids. 1996. Vol. 11, № 2. P. 117–133. DOI:10.1007/BF00813856.
- Dickson R.C., Dickson L.R., Markin J.S. Purification and properties of an inducible, β -galactosidase isolated from the yeast *Kluyveromyces lactis* // J. Bacteriol. 1979. Vol. 137, № 1. P. 51–61.
- Di Cera E. A structural perspective on enzymes activated by monovalent cations // J. Biol. Chem. 2006. Vol. 281, № 3. P. 1305–1308. DOI: 10.1074/jbc.R500023200.
- Finn R.N., Østby G.C., Norberg B., Fyhn H.J. In vivo oocyte hydration in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*); proteolytic liberation of free amino acids, and ion transport, are driving forces for osmotic water influx // J. Exp. Biol. 2002. Vol. 205, № 2. P. 211–224.
- Freire C.A., Kinne-Saffran E., Beyenbach K.W., Kinne R.K. Na-D-glucose cotransport in renal brush-border membrane vesicles of an early teleost (*Oncorhynchus mykiss*) // Am. J. Physiol. 1995. Vol. 269, № 3. R592–R602.
- Fromm P.O. Studies on renal and extra-renal excretion in a fresh water teleost, *Salmo gairdneri* // Comp. Biochem. Physiol. 1963. Vol. 10. P. 121–128.
- Fuchs D.A., Albers C. Effect of adrenaline and blood gas conditions on red cell volume and intra-erythrocytic electrolytes in the carp, *Cyprinus carpio* // J. Exp. Biol. 1988. Vol. 137. P. 457–476.
- Furspan P., Prange H.D., Greenwald L. Energetics and osmoregulation in the catfish *Ictalurus nebulosus* and *I. punctatus* // Comp. Biochem. Physiol. 1984. Vol. 77A, № 4. P. 773–778. DOI:10.1016/0300-9629(84)90200-7.

- Glover Ch.N., Bucking C., Wood Ch.M. Adaptations to *in situ* feeding: novel nutrient acquisition pathways in an ancient vertebrate // Proc. R. Soc. B. 2011. Vol. 278, № 1721. P. 3096–3101. DOI:10.1098/rspb.2010.2784.
- Gohara D.W., Di Cera E. Molecular mechanisms of enzyme activation by monovalent cations // J. Biol. Chem. 2016. Vol. 291. P. 20840–20848. DOI: 10.1074/jbc.R116.737833.
- Greeley M.S., Hols H., Wallace R.A. Changes in size, hydration and low molecular weight osmotic effectors during meiotic maturation of *Fundulus oocytes* *in vivo* // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiol. 1991. Vol. 100, № 3. P. 639–647. DOI:10.1016/0300-9629(91)90383-N.
- Guengerich F.P. Metals in biology 2016: Molecular basis of selection of metals by enzymes // J. Biol. Chem. 2016. Vol. 291. P. 20838–20839. DOI: 10.1074/jbc.R116.749259.
- Guidotti G.G., Gazzola G.C. Amino acid transporters: systematic approach and principles of control. In: Mammalian amino acid transport. New York: Plenum Press, 1992. P. 3–29.
- Hawkins R.A., Vina J.R., Mokashi A., Peterson D.R., O’Kane R., Simpson I.A., DeJoseph M.R., Rasgado-Flores H. Synergism between the two membranes of the blood-brain barrier: glucose and amino acid transport // Amer. J. Neuroscience Res. 2013. Vol. 1, № 2. Article ID 201300168, 25 p. <http://ivyunion.org/index.php/ajnr/index>.
- Hobza P., Sandorfy C. A quantum chemical study of the effect of Na⁺ on the hydrogen bonds in the adenine-thymine base-pair // Biophys. Chem. 1984. Vol. 19, № 3. P. 201–209. DOI: 10.1016/0301-4622(84)87002-7.
- Hodgkin A.L., Katz B. The effect of sodium ions on the electrical activity of the giant axon of the squid // J. Physiol. 1949. Vol. 108, № 1. P. 37–77.
- Huxley A.F., Stämpfli R. Effect of potassium and sodium on resting and action potentials of single myelinated nerve fibres // J. Physiol. 1951. Vol. 112, № 3–4. P. 496–508.
- Isaia J. Comparative effects of temperature on the sodium and water permeabilities of the gills of a stenohaline freshwater fish (*Carassius auratus*) and a stenohaline marine fish (*Serranus scriba*, *Serranus cabrilla*) // J. Exp. Biol. 1972. Vol. 57, № 2. P. 359–366.
- Janech M.G., Piermarini P.M. Renal water and solute excretion in the Atlantic stingray in fresh water // J. Fish Biology. 2002. Vol. 61, № 4. P. 1053–1057. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb01863.x.
- Juers D.H., Jacobson R.H., Wigley D., Zhang X.J., Huber R.E., Tronrud D.E., Matthews B.W. High resolution refinement of beta-galactosidase in a new crystal form reveals multiple metal-binding sites and provides a structural basis for alpha-complementation // Protein Sci. 2000. Vol. 9, № 9. P. 1685–1699. DOI: 10.1110/ps.9.9.1685.
- Juers DH1, Heightman TD, Vasella A, McCarter JD, Mackenzie L, Withers SG, Matthews BW. A structural view of the action of *Escherichia coli* (lacZ) beta-galactosidase // Biochemistry. 2001. Vol. 40, № 49. P. 14781–14794.
- Kachmar J.F., Boyer P.D. Kinetic analysis of enzyme reactions II. The potassium activation and calcium inhibition of pyruvic phosphoferase // J. Biol. Chem. 1953. Vol. 200, № 2. P.669–682. DOI: 10.1021/bi011727i.
- Kennedy B.G., Lever J.E. Regulation of Na⁺, K⁺-ATPase activity in MDCK kidney epithelial cell cultures: Role of growth state, cyclic AMP, and chemical inducers of dome formation and differentiation // J. Cell. Physiol. 1984. Vol. 121, № 1. P. 51–63. DOI: 10.1002/jcp.1041210108.
- Kipp H., Kinne-Saffran E., Bevan C., Kinne R.K. Characteristics of renal Na(+)-D-glucose cotransport in the skate (*Raja erinacea*) and shark (*Squalus acanthias*) // Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 1997. Vol. 273, № 1. P. 134–142.
- Klahr S., Shaw A.B.S., Hwang K.H., Miller C.L. Sodium transport in turtle erythrocytes. Apparent stimulation of exchange diffusion by anaerobiosis // J. Gen. Physiol. 1969. Vol. 54, № 4. P. 479–493.
- Kramer W., Girbig F., Gutjahr U., Kowalewski S., Jouvenal K., Muller G., Tripier D., Wess G. Na⁺-dependent bile acid transport activity in rabbit small intestine correlates with the coexpression of an integral 93-kDa and a peripheral 14-kDa bile acid-binding membrane protein along the duodenum-ileum axis // J. Biol. Chem. 1993. Vol. 268, № 24. P. 18035–18046.
- Krogh A. The respiratory exchange of animals and man. L.: Longmani; Green, 1916. 173 p.
- Lahlou B., Henderson I.W., Sawyer W.H. Sodium exchanges in goldfish (*Carassius auratus* L.) adapted to a hypertonic saline solution // Comp. Biochem. Physiol. 1969. Vol. 28, № 3. P. 1427–1433. DOI:10.1016/0010-406X(69)90580-5.
- Langan P., Forsyth V.T., Mahendrasingam A., Pigram W.J., Mason S.A., Fuller W. A high angle neutron fibre diffraction study of the hydration of the A conformation of the DNA double helix // J. Biomol. Struct. Dyn. 1992. Vol. 10, № 3. P. 489–503. DOI: 10.1080/07391102.1992.10508664.
- Lannigan D.A., Knauf P.A. Decreased intracellular Na⁺ concentration is an early event in murine erythroleukemic cell differentiation // J. Biol. Chem. 1985. Vol. 260, № 12. P. 7322–7324.
- Lannigan D.A., Knauf P.A., Macara I.G. Relationship of the decreases in protein synthesis and intracellular Na⁺ during Friend murine erythroleukemic cell differentiation // J. Biol. Chem. 1986. Vol. 261, № 31 P. 14430–14436.
- Lavalle N., Lee S.A., Rupprecht A. Counterion effects on the physical properties and the A to B transition of calf-thymus DNA films // Biopolymers. 1990. Vol. 30, № 9–10. P. 877–887. DOI: 10.1002/bip.360300903.
- Lee W.J., Hawkins R.A., Vina J.R., Peterson D.R. Glutamine transport by the blood-brain barrier: a possible mechanism for nitrogen removal // Am. J. Physiol. 1998. Vol. 274. C1101–C1107.
- Mackay W.C. Effect of temperature on osmotic and ionic regulation in goldfish, *Carassius auratus* L. // J. Comp. Physiol. 1974. Vol. 88, № 1. P. 1–9. DOI: 10.1007/BF00695919.

- Mackay W.C., Beatty D.D. The effect of temperature on renal function in the white sucker fish, *Catostomus commersonii* // Comp. Biochem. Physiol. 1968. Vol. 26, № 1. P. 235–245. DOI:10.1016/0010-406X(68)90328-9.
- Maffia M., Acierno R., Cillo E., Storelli C. Na⁺-D-glucose cotransport by intestinal BBMVs of the Antarctic fish *Trematomus bernacchii* // Am. J. Physiol. 1996. Vol. 271. P. 1576–1583.
- Maffia M., Ahearn G.A., Vilella S., Zonno V., Storelli C. Ascorbic acid transport by intestinal brush-border membrane vesicles of the teleost *Anguilla anguilla* // Am. J. Physiol. 1993. Vol. 264. P. 1248–1253.
- Manahan D.T. Amino acid fluxes to and from seawater in axenic veliger larvae of a bivalve (*Crassostrea gigas*) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1989. Vol. 53. P. 247–255.
- Manahan D.T., Wright S.H., Stephens G.C., Rice M. A. Transport of dissolved amino acids by the mussel *Mytilus edulis*: demonstration of net uptake from natural seawater // Science. 1982. Vol. 215. P. 1253–1255. DOI: 10.1126/science.215.4537.1253.
- Margheritis E., Terova G., Cinquetti R., Peres A., Bossi E. Functional properties of a newly cloned fish ortholog of the neutral amino acid transporter B⁰AT1 (SLC6A19) // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. 2013 Vol. 166, № 2. P. 285–292. DOI: 10.1016/j.cbpa.2013.06.027.
- Martemyanov V.I. Assessment of the physiological state of the common carp *Cyprinus carpio* L. by the water content in the organism // Inland Water Biology. 2013a. Vol. 6, № 1. P. 80–84. DOI: 10.1134/S1995082912030091.
- Martemyanov V.I. Dynamics of the water content and the concentrations of the ions of sodium, potassium, calcium, and magnesium in the gonads of mature roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) during the reproduction cycle // J. Ichthyology. 2014. Vol. 54, № 9. P. 715–722. DOI: 10.1134/S0032945214060113.
- Martemyanov V.I. Dynamics of the content of H₂O, Na, K, Ca and Mg in the eggs of bream, *Abramis brama* L. in natural conditions and under stress // J. Coastal Life Medicine. 2016. Vol. 4, № 4. P. 263–267. DOI: 10.12980/jclm.4.2016J5-244.
- Martemyanov V.I. Influence of environmental mineral composition on the indices of water – salt metabolism in *Dreissena polymorpha* Pallas introduced in the Rybinsk reservoir // Russian J. Biol. Invasions. 2011. Vol. 2, № 2–3. P. 213–222. DOI: 10.1134/S207511171103009X.
- Martemyanov V.I. Modern view on the mechanism of sodium ion transport freshwater hydrobionts from the external environment // Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology. 2017. Vol. 34. № 2. P. 1–12.
- Martemyanov V.I. The regularities of changes in the sodium ion levels in fish erythrocytes during adaptation to a temperature // Biol. Bull. 2009. Vol. 36, № 4. P. 412–416. DOI:10.1134/S1062359009040153.
- Martemyanov V.I. Use of body water content to assess the physiological state of roach *Rutilus rutilus* L. in natural conditions // Inland Water Biology. 2013b. Vol. 6, № 3. P. 246–248. DOI: 10.1134/S1995082913030103.
- Martemyanov V.I., Borisovskaya E.V. Indices of salt and water metabolism in tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* Pallas, introduced into Rybinsk reservoir, and in indigenous carp *Cyprinus carpio* L. depending on environmental salinity // Russian J. Biol. Invasions. 2012. Vol. 3, № 2. P. 110–117. DOI: 10.1134/S2075111712020075.
- Matsushima O., Hayashi Y.S. Uptake and accumulation of amino acids in the brackish-water bivalve *Corbicula japonica* prime during high salinity acclimation // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1988. Vol. 123, № 3. P. 201–210. DOI:10.1016/0022-0981(88)90042-1.
- Matsushima O., A. Yamada. 1992. Uptake of L-alanine and D-alanine by a brackish-water bivalve, *Corbicula japonica*, with special reference to their transport pathways and the salinity effect // J. Exp. Zool. Vol. 263, № 1. P. 8–17. DOI: 10.1002/jez.1402630103.
- Mendoza S.A., Wigglesworth N.M., Pohjanpelto P., Rozengurt E. Na entry and Na-K pump activity in murine, hamster, and human cells - effect of monensin, serum, platelet extract, and viral transformation // J. Cell. Physiol. 1980. Vol. 103, № 1. P. 17–27. DOI: 10.1002/jcp.1041030104.
- Morrill G.A. Water and electrolyte changes in amphibian eggs at ovulation // Exp. Cell Res. 1965. Vol. 40, № 3. P. 664–667. DOI: 10.1016/0014-4827(65)90245-4.
- Motais R., Borgese F., Fievet B., Garcia-Romeu F. Regulation of Na⁺/H⁺ exchange and pH in erythrocytes of fish // Comp. Biochem. Physiol. Comp. Physiol. 1992. Vol. 102, № 4. P. 597–602. DOI:10.1016/0300-9629(92)90710-8.
- Motais R., Garcia-Romeu F., Borgese F. The control of Na⁺/H⁺ exchange by molecular oxygen in trout erythrocytes. A possible role of hemoglobin as a transducer // J. Gen. Physiol. 1987. Vol. 90, № 2. P. 197–207.
- Motais B.R., Isaia J. Temperature-dependence of permeability to water and to sodium of the gill epithelium of the eel *Anguilla anguilla* // J. Exp. Biol. 1972. Vol. 56, № 3. P. 587–600.
- Motais B.R., Isaia J., Rankin J.C., Maetz J. Adaptive changes of the water permeability of the teleostean gill epithelium in relation to external salinity // J. Exp. Biol. 1969. Vol. 51, № 2. P. 529–546.
- Nielsen O.B. Effects of haemoglobin O₂ saturation on volume regulation in adrenergically stimulated red blood cells from the trout, *Oncorhynchus mykiss* // J. Comp. Physiol. (B). 1997. Vol. 167, № 3. P. 159–168. DOI: 10.1007/s003600050060.
- Nikinmaa M., Cech J.J., Ryhanen E.L., Salama A. Red cell function of carp (*Cyprinus carpio*) in acute hypoxia // Exp. Biol. 1987. Vol. 47, № 1. P. 53–58.
- Nikinmaa M., Weber R.E. Hypoxic acclimation in the lamprey, *Lampetra fluviatilis*: organismic and erythrocytic responses // J. Exp. Biol. 1984. Vol. 109. P. 109–119.

- Norton V.M., Davis K.B. Effect of abrupt change in the salinity of the environment on plasma electrolytes, urine volume, and electrolyte excretion in channel catfish, *Ictalurus punctatus* // Comp. Biochem. Physiol. 1977. Vol. 56A, № 3. P. 425–431. DOI:10.1016/0300-9629(77)90261-4.
- Page M.J., Di Cera E. Role of Na⁺ and K⁺ in enzyme function // Physiol Rev. 2006. Vol. 86, № 4. P. 1049–1092. DOI: 10.1152/physrev.00008.2006.
- Peracchi A., Mozzarelli A., Rossi G.L. Monovalent cations affect dynamic and functional properties of the tryptophan synthase .alpha.2.beta.2 complex // Biochemistry. 1995. V. 34, № 29. P. 9459–9465. DOI: 10.1021/bi00029a022.
- Preston R.L. Transport of amino acids by marine invertebrates // J. Exp. Zool. 1993. Vol. 265, № 4. P. 410–421. DOI: 10.1002/jez.1402650410.
- Prosser C.L. Comparative animal physiology. Third edition, Philadelphia London Toronto: W.B. Saunders, 1973. 966 p.
- Reznik V.M., Vilella J., Mendoza S.A. Serum stimulates Na entry and the Na-K pump in quiescent cultures of epithelial cells (MDCK) // J. Cell. Physiol. 1983. Vol. 117, № 2. P. 211–214. DOI: 10.1002/jcp.1041170212.
- Rhee S., Parris K.D., Ahmed S.A., Miles E.W., Davies D.R. Exchange of K⁺ or Cs⁺ for Na⁺ induces local and long-range changes in the three-dimensional structure of the tryptophan synthase alpha2beta2 complex // Biochemistry. 1996. Vol. 35, № 13. P. 4211–4221. DOI: 10.1021/bi952506d.
- Roubert Ch., Sagne C., Kapsimali M., Vernier Ph., Bourrat F., Giros B.A. Na⁺/Cl⁻ -dependent transporter for catecholamines, identified as a norepinephrine transporter, is expressed in the brain of the teleost fish medaka (*Oryzias latipes*) // Mol. Pharmacol. 2001. Vol. 60, № 3. P. 462–473.
- Saenger W., Hunter W.N., Kennard O. DNA conformation is determined by economics in the hydration of phosphate groups // Nature. 1986. Vol. 324, № 6095. P. 385–388. DOI: 10.1038/324385a0.
- Sánchez del Pino M.M., Hawkins R.A., Peterson D.R. Neutral amino acid transport characterization of isolated luminal and abluminal membranes of the blood-brain barrier // J. Biol. Chem. 1995. Vol. 270, № 25. P. 14913–14918. DOI: 10.1074/jbc.270.25.14913.
- Santis A., Ciccarelli C., Dale B. Free intracellular cations in echinoderm oocytes and eggs // Eur. Biophys. J. 1987. Vol. 14, № 8. P. 471–476. DOI: 10.1007/BF00293256.
- Schneider B., Berman H.M. Hydration of the DNA bases is local // Biophys. J. 1995. Vol. 69, № 6. P. 2661–2669. DOI: 10.1016/S0006-3495(95)80136-0.
- Schneider B., Patel K., Berman H.M. Hydration of the phosphate group in double-helical DNA // Biophys. J. 1998. Vol. 75, № 5. P. 2422–2434. DOI: 10.1016/S0006-3495(98)77686-6.
- Sebert P., Simon B., Barthelemy L. Effect of temperature increase on oxygen consumption of yellow freshwater eels exposed to high hydrostatic pressure // Exp. Physiol. 1995. Vol. 80, № 6. P. 1039–1046. DOI:10.1113/expphysiol.1995.sp003901.
- Selman K., Wallace R.A., Cerdà J. Bafilomycin A1 inhibits proteolytic cleavage and hydration but not yolk crystal disassembly or meiosis during maturation of sea bass oocytes // J. Exp. Zool. 2001. Vol. 290, № 3. P. 265–278. DOI: 10.1002/jez.1057.
- Sherratt B.M., Chester Jones I., Bellamy D. Water and electrolyte composition of the body and renal function of the eel (*Anguilla anguilla* L.) // Comp. Biochem. Physiol. 1964. Vol. 11, № 1. P. 9–18. DOI.org/10.1016/0010-406X(64)90091-X.
- Siebers D., Winkler A. 1984. Amino-acid uptake by mussels, *Mytilus edulis*, from natural sea water in a flow-through system // Helgoländer Meeresuntersuchungen. Vol. 38, № 1. P. 189–199. Doi: 10.1007/BF01999966.
- Sponer J., Leszczynski J., Hobza P. Electronic properties, hydrogen bonding, stacking, and cation binding of DNA and RNA bases // Biopolymers. 2001–2002. Vol. 61, № 1. P. 3–31. DOI: 10.1002/1097-0282(2001)61:1<3::AID-BIP10048>3.0.CO;2-4.
- Stephens G. C. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms // Am. Zoologist. 1968. Vol. 8, № 1. P. 95–105.
- Sterling K.M., Cheeseman Ch.I., Ahearn G.A. Identification of a novel sodium-dependent fructose transport activity in the hepatopancreas of the Atlantic lobster *Homarus americanus* // J. Exp. Biol. 2009. Vol. 212. P. 1912–1920. DOI: 10.1242/jeb.026831.
- Storelli C., Vilella S., Cassano G. Na-dependent D-glucose and L-alanine transport in eel intestinal brush border membrane vesicles // Am. J. Physiol. 1986. Vol. 251. P. 463–469.
- Tamai I., Senmaru M., Terasaki T., Tsuji A. Na⁺ and Cl⁻ dependent transport of taurine at the blood-brain barrier // Biochem. Pharmacol. 1995. Vol. 50, № 11. P. 1783–1793. DOI:10.1016/0006-2952(95)02046-2.
- Tao N.J., Lindsay S.M., Rupprecht A. The dynamics of the DNA hydration shell at gigahertz frequencies // Biopolymers. 1987. Vol. 26, № 2. P. 171–188. DOI: 10.1002/bip.360260202.
- Tayarani I., Cloez I., Lefauconnier J.M., Bourre J.M. Sodium-dependent high affinity uptake of taurine by isolated rat brain capillaries // Bioch. Biophys. Acta. 1989. Vol. 985, № 2. P. 168–172. DOI:10.1016/0005-2736(89)90362-3.
- Tayarani I., Lefauconnier J.M., Roux F., Bourre J.M. Evidence for an alanine, serine, and cysteine system of transport in isolated brain capillaries // J. Cereb. Blood Flow Metab. 1987. Vol. 7, № 5. P. 585–591. DOI: 10.1038/jcbfm.1987.109.
- Van Rooij J.M., Videler J.J. Estimating oxygen uptake rate from ventilation frequency in the reef fish *Sporisoma viride* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. Vol. 132, № 1-3. P. 31–41.

- Vilella S., Ahearn G.A., Cassano G., Maffia M., Storelli C. Lysine transport by brush-border membrane vesicles of eel intestine: interaction with neutral amino acids // *Amer. J. Physiol.* 1990. Vol. 259. P. 1181–1188.
- Vilella S., Ahearn G.A., Cassano G., Storelli C. Na-dependent L-proline transport by eel intestinal brush-border membrane vesicles // *Amer J Physiol.* 1988. Vol. 255. P. 648–653.
- Virkki L.V., Salama A., Nikinmaa M. Regulation of ion transport across lamprey (*Lampetra fluviatilis*) erythrocyte membrane by oxygen tension // *J. Exp. Biol.* 1998. Vol. 201. P. 1927–1937.
- Vorbrodt A.W. Ultrastructural cytochemistry of blood-brain barrier endothelia // *Prog. Histochem. Cytochem.* 1988. Vol. 18, № 3. P. 1–99. DOI:10.1016/S0079-6336(88)80001-9.
- Wang T., Cossins A.R., Nielsen O.B. Metabolism of trout red blood cells: correlation between cation transport and oxygen uptake following adrenergic stimulation // *Aquaculture.* 1999. Vol. 177, № 1–4. P. 267–275. [http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00090-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00090-3).
- Woehl E.U., Dunn M.F. Monovalent metal ions play an essential role in catalysis and intersubunit communication in the tryptophan synthase bienzyme complex // *Biochemistry.* 1995. Vol. 34, № 29. P. 9466–9476. DOI: 10.1021/bi00029a023.
- Wright S.H. Alanine and taurine transport by the gill epithelium of a marine bivalve: Effect of sodium on influx // *J. Mem. Biol.* 1987. Vol. 95, № 1. P. 37–45. DOI: 10.1007/BF01869628.
- Wright S.H. Generation of resting membrane potential // *Adv. Physiol. Educ.* 2004. Vol. 28, № 1–4. P. 139–142. DOI:10.1152/advan.00029.2004.
- Wright E.M. Glucose transport families SLC5 and SLC50 // *Mol. Aspects Med.* 2013. Vol. 34, № 2–3. P. 183–196. DOI: 10.1016/j.mam.2012.11.002.
- Wright E.M., Hirsch J.R., Loo D.D., Zampighi G.A. Regulation of Na⁺/glucose cotransporters // *J. Exp. Biol.* 1997. Vol. 200. P. 287–293.
- Wright E.M., Loo D.D., Panayotova-Heiermann M., Hirayama B.A., Turk E., Eskandari S., Lam J.T. Structure and function of the Na⁺/glucose cotransporter // *Acta Physiol. Scand. Suppl.* 1998. Vol. 643. P. 257–264.
- Wright E.M., Loo D.D., Panayotova-Heiermann M., Lostao M.P., Hirayama B.H., Mackenzie B., Boorer K., Zampighi G. 'Active' sugar transport in eukaryotes // *J. Exp. Biol.* 1994. Vol. 196. P.197–212.
- Wright S.H., Pajor A.M. Mechanisms of integumental amino acid transport in marine bivalves // *Amer. J. Physiol.* 1989. Vol. 257. P. 473–483.
- Wright S.H., Stephens G.C. Characteristics of influx and net flux of amino acids in *Mytilus californianus* // *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole.* 1977. Vol. 152, № 2. P. 295–310. DOI: 10.2307/1540566.
- Wright E.M., Turk E. The sodium/glucose cotransport family SLC5 // *Pflugers Arch.* 2004. Vol. 447, № 5. P. 510–518. DOI: 10.1007/s00424-003-1063-6.

REFERENCES

- Althoff T., Hentschel H., Luig J., Schütz H., Kasch M., Kinne R.K.-H. 2007. Na⁺-d-glucose cotransporter in the kidney of *Leucoraja erinacea*: molecular identification and intrarenal distribution // *Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* Vol. 292, № 6. P. 2391–2399. DOI: 10.1152/ajpregu.00454.2006.
- Ambariyanto, Djunaedi A., Nur Taufiq S.P.J., Pribadi R., Pringgenies D. 2013. Amino acid absorption by tiger grouper fish (*Epinephelus fuscoguttatus*) larvae // *ILMU KELAUTAN. Indonesian J. Mar. Sci.* Vol. 18, № 4. P. 186–192. DOI: 10.14710/ik.ijms.18.4.186-192.
- Anderson J.W., Bedford W.B. 1973. The physiological response of the estuarine clam, *Rangia cuneata* (Gray), to salinity. II. Uptake of glycine // *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole.* Vol. 144, № 2. P. 229–242. DOI: 10.2307/1540005.
- Auffinger P., Westhof E. 2000. Water and ion binding around RNA and DNA (C,G) oligomers // *J. Mol. Biol.* Vol. 300, № 5. P. 1113–1131. DOI.org/10.1006/jmbi.2000.3894.
- Baines S.B., Fisher N.S., Cole J.J. 2005. Uptake of dissolved organic matter (DOM) and its importance to metabolic requirements of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 50, № 1. P. 36–47. DOI: 10.4319/lo.2005.50.1.0036.
- Balocco C., Bogé G., Roche H. 1993. Neutral amino acid transport by marine fish intestine: role of the side chain // *J. Comp. Physiol. B.* Vol. 163, № 4. P. 340–347. DOI: 10.1007/BF00347786.
- Bamford, D. R., Campbell, E. 1976. The effect of environmental factors on the absorption of L-phenylalanine by the gill of *Mytilus edulis* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 53A, № 3. P. 295–299. DOI:10.1016/S0300-9629(76)80039-4.
- Bamford D.R., Gingles R. 1974. Absorption of sugars in the gill of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 49A, № 4. P. 637–646. DOI:10.1016/0300-9629(74)90891-3.
- Bamford, D.R., McCrea, R. 1975. Active absorption of neutral and basic amino acids by the gill of the common cockle, *Cerastoderma edule* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 50A, № 4. P. 811–817. DOI:10.1016/0300-9629(75)90149-8.
- Bean B.P. 2007. The action potential in mammalian central neurons // *Nature Reviews Neuroscience.* Vol. 8, № 6. P. 451–465. DOI:10.1038/nrn2148.
- Bentley P.J., Follett B.K. 1963. Kidney function in a primitive vertebrate, the cyclostome *Lampetra fluviatilis* // *J. Physiol.* Vol. 169, № 4. P. 902–918. DOI: 10.1113/jphysiol.1963.sp007303.
- Betz A.L., Goldstein G.W. 1978. Polarity of the blood-brain barrier: neutral amino acid transport into isolated brain capillaries // *Science.* Vol. 202, № 4364. P. 225–227. DOI: 10.1126/science.211586.

- Bezanilla F. 2006. The action potential: From voltage-gated conductances to molecular structures // *Biol. Res.* Vol. 39, № 3. P. 425–435. DOI: /S0716-97602006000300005.
- Bogé G., Roche H., Balocco C. 2002. Amino acid transport by intestinal brush border vesicles of a marine fish, *Boops salpa* // *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* Vol. 131, № 1. P. 19–26. [http://dx.doi.org/10.1016/S1096-4959\(01\)00474-2](http://dx.doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00474-2).
- Böhmer C., Bröer A., Munzinger M., Kowalczyk S., Rasko J.E.J., Lang F., Bröer S. 2005. Characterization of mouse amino acid transporter B0AT1 (slc6a19) // *Biochem. J.* Vol. 389, № 3. P. 745–751. DOI: 10.1042/BJ20050083.
- Bonvin A.M.J.J., Sunnerhagen M., Otting G., van Gunsteren W.F. 1998. Water molecules in DNA recognition II: a molecular dynamics view of the structure and hydration of the trp operator // *J. Mol. Biol.* Vol. 282, № 4. P. 859–873. DOI:10.1006/jmbi.1998.2034.
- Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. 1986. Catecholamine-induced transport systems in trout erythrocyte. Na^+/H^+ counter transport or NaCl ? // *J. Gen. Physiol.* Vol. 87, № 4. P. 551–566.
- Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. 1987. Ion movements and volume changes induced by catecholamines in erythrocytes of rainbow trout: effect of pH // *J. Physiol.* Vol. 382, № 1. P. 145–157.
- Bradbury S.P., McKim J.M., Coats J.R. 1987. Physiological response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to acute fenvalerate intoxication // *Pest. Biochem. Physiol.* Vol. 27, № 3. P. 275–288. DOI:10.1016/0048-3575(87)90057-5.
- Cala P.M., Maldonado H.M. 1994. pH regulatory Na/H exchange by *Amphiuma* red blood cells // *J. Gen. Physiol.* Vol. 103, № 6. P. 1035–1053.
- Camargo S.M., Singer D., Makrides V., Huggel K., Pos K.M., Wagner C.A., Kuba K., Danilczyk U., Skovby F., Kleta R., Penninger J.M., Verrey F. 2008. Tissue-specific amino acid transporter partners ACE2 and collectrin differentially interact with Hartnup mutations // *Gastroenterology.* Vol. 136, № 3. P. 872–882. DOI: 10.1053/j.gastro.2008.10.055.
- Chalikian T.V., Sarvazyan A.P., Breslauer K.J. 1994. Hydration and partial compressibility of biological compounds // *Biophys. Chem.* Vol. 51, № 2–3. P. 89–109. DOI:10.1016/0301-4622(94)85007-0.
- Cohn M., Monod J. 1951. Purification and properties of the beta-galactosidase (lactase) of *Escherichia coli* // *Biochim. Biophys. Acta.* Vol. 7, № 1. P. 153–174.
- Cossins A.R., Kilbey R.V. 1990. The temperature dependence of the adrenergic Na^+/H^+ exchanger of trout erythrocytes // *J. Exp. Biol.* Vol. 148, № 1. P. 303–312.
- Cossins A.R., Richardson P.A. 1985. Adrenaline-induced Na^+/H^+ exchange in trout erythrocytes and its effects upon oxygen carrying capacity // *J. Exp. Biol.* Vol. 118, № 1. P. 229–246.
- Dall'Asta V., Bussolati O., Guidotti G.G., Gazzola G.C. 1991. Energization of amino acid uptake by system A in cultured human fibroblasts // *J. Biol. Chem.* Vol. 266, № 3. P. 1591–1596.
- Dall'Asta V., Franchi-Gazzola R., Bussolati O., Sala R., Rotoli B.M., Rossi P.A., Uggeri J., Belletti S., Visigalli R., Gazzola G.C. 1996. Emerging roles for sodium dependent amino acid transport in mesenchymal cells // *Amino Acids.* Vol. 11, № 2. P. 117–133. DOI:10.1007/BF00813856.
- Dickson R.C., Dickson L.R., Markin J.S. 1979. Purification and properties of an inducible, β -galactosidase isolated from the yeast *Kluyveromyces lactis* // *J. Bacteriol.* Vol. 137, № 1. P. 51–61.
- Di Cera E. 2006. A structural perspective on enzymes activated by monovalent cations // *J. Biol. Chem.* Vol. 281, № 3. P. 1305–1308. DOI: 10.1074/jbc.R500023200.
- Finn R.N., Østby G.C., Norberg B., Fyhn H.J. 2002. *In vivo* oocyte hydration in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*); proteolytic liberation of free amino acids, and ion transport, are driving forces for osmotic water influx // *J. Exp. Biol.* Vol. 205, № 2. P. 211–224.
- Freire C.A., Kinne-Saffran E., Beyenbach K.W., Kinne R.K. 1995. Na-D-glucose cotransport in renal brush-border membrane vesicles of an early teleost (*Oncorhynchus mykiss*) // *Amer. J. Physiol.* Vol. 269, № 3. P. 592–602.
- Fromm P.O. 1963. Studies on renal and extra-renal excretion in a fresh water teleost, *Salmo gairdneri* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 10. P. 121–128.
- Fuchs D.A., Albers C. 1988. Effect of adrenaline and blood gas conditions on red cell volume and intra-erythrocytic electrolytes in the carp, *Cyprinus carpio* // *J. Exp. Biol.* Vol. 137. P. 457–476.
- Furspan P., Prange H.D., Greenwald L. 1984. Energetics and osmoregulation in the catfish *Ictalurus nebulosus* and *I. punctatus* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 77A, № 4. P. 773–778. DOI:10.1016/0300-9629(84)90200-7.
- Gabuda S.P. 1982. Svyazannaya voda. Fakty i gipotezy [Bound Water: Facts and Hypotheses]. Novosibirsk: Nauka. 160 s. [In Russian]
- Glover Ch.N., Bucking C., Wood Ch.M. 2011. Adaptations to in situ feeding: novel nutrient acquisition pathways in an ancient vertebrate // *Proc. R. Soc. B.* Vol. 278, № 1721. P. 3096–3101. DOI:10.1098/rspb.2010.2784.
- Gohara D.W., Di Cera E. 2016. Molecular mechanisms of enzyme activation by monovalent cations // *J. Biol. Chem.* Vol. 291. P. 20840–20848. DOI: 10.1074/jbc.R116.737833.
- Greeley M.S., Hols H., Wallace R.A. 1991. Changes in size, hydration and low molecular weight osmotic effectors during meiotic maturation of *Fundulus* oocytes *in vivo* // *Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiol.* Vol. 100, № 3. P. 639–647. DOI:10.1016/0300-9629(91)90383-N.
- Guengerich F.P. 2016. Metals in biology 2016: Molecular basis of selection of metals by enzymes // *J. Biol. Chem.* Vol. 291. P. 20838–20839. DOI: 10.1074/jbc.R116.749259.

- Guidotti G.G., Gazzola G.C. 1992. Amino acid transporters: systematic approach and principles of control // Mammalian amino acid transport. New York: Plenum Press, P. 3–29.
- Hawkins R.A., Vina J.R., Mokashi A., Peterson D.R., O’Kane R., Simpson I.A., DeJoseph M.R., Rasgado-Flores H. 2013. Synergism between the two membranes of the blood-brain barrier: glucose and amino acid transport // Amer. J. Neuroscience Res. Vol. 1, № 2. Article ID 201300168, 25 p. <http://ivyunion.org/index.php/ajnr/index>.
- Hobza P., Sandorfy C. 1984. A quantum chemical study of the effect of Na⁺ on the hydrogen bonds in the adenine-thymine base-pair // Biophys. Chem. Vol. 19, № 3. P. 201–209. DOI: 10.1016/0301-622(84)87002-7.
- Hodgkin A.L., Katz B. 1949. The effect of sodium ions on the electrical activity of the giant axon of the squid // J. Physiol. Vol. 108, № 1. P. 37–77.
- Huxley A.F., Stämpfli R. 1951. Effect of potassium and sodium on resting and action potentials of single myelinated nerve fibres // J. Physiol. V. 112, № 3-4. P. 496–508.
- Isaia J. 1972. Comparative effects of temperature on the sodium and water permeabilities of the gills of a stenohaline freshwater fish (*Carassius auratus*) and a stenohaline marine fish (*Serranus scriba*, *Serranus cabrilla*) // J. Exp. Biol. Vol. 57, № 2. P. 359–366.
- Janech M.G., Piermarini P.M. 2002. Renal water and solute excretion in the Atlantic stingray in fresh water // J. Fish Biology. Vol. 61, № 4. P. 1053–1057. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb01863.x.
- Juers D.H., Heightman T.D., Vasella A., McCarter J.D., Mackenzie L., Withers S.G., Matthews B.W. 2001. A structural view of the action of *Escherichia coli* (lacZ) beta-galactosidase // Biochemistry. Vol. 40, № 49. P. 14781–14794.
- Juers D.H., Jacobson R.H., Wigley D., Zhang X.J., Huber R.E., Tronrud D.E., Matthews B.W. 2000. High resolution refinement of beta-galactosidase in a new crystal form reveals multiple metal-binding sites and provides a structural basis for alpha-complementation // Protein Sci. Vol. 9, № 9. P. 1685–1699. DOI: 10.1110/ps.9.9.1685.
- Kachmar J.F., Boyer P.D. 1953. Kinetic analysis of enzyme reactions II. The potassium activation and calcium inhibition of pyruvic phosphoferase // J. Biol. Chem. Vol. 200, № 2. P. 669–682. DOI: 10.1021/bi011727i.
- Kennedy B.G., Lever J.E. 1984. Regulation of Na⁺, K⁺-ATPase activity in MDCK kidney epithelial cell cultures: Role of growth state, cyclic AMP, and chemical inducers of dome formation and differentiation // J. Cell. Physiol. Vol. 121, № 1. P. 51–63. DOI: 10.1002/jcp.1041210108.
- Kipp H., Kinne-Saffran E., Bevan C., Kinne R.K. 1997. Characteristics of renal Na⁽⁺⁾-D-glucose cotransport in the skate (*Raja erinacea*) and shark (*Squalus acanthias*) // Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. Vol. 273, № 1. P. 134–142.
- Klahr S., Shaw A.B.S., Hwang K.H., Miller C.L. 1969. Sodium transport in turtle erythrocytes. Apparent stimulation of exchange diffusion by anaerobiosis // J. Gen. Physiol. Vol. 54, № 4. P. 479–493.
- Kramer W., Girbig F., Gutjahr U., Kowalewski S., Jouvenal K., Muller G., Tripier D., Wess G. 1993. Na⁺-dependent bile acid transport activity in rabbit small intestine correlates with the coexpression of an integral 93-kDa and a peripheral 14-kDa bile acid-binding membrane protein along the duodenum-ileum axis // J. Biol. Chem. Vol. 268, № 24. P. 18035–18046.
- Krogh A. 1916. The respiratory exchange of animals and man. L.: Longman; Green. 173 p.
- Lahlou B., Henderson I.W., Sawyer W.H. 1969. Sodium exchanges in goldfish (*Carassius auratus* L.) adapted to a hypertonic saline solution // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 28, № 3. P. 1427–1433. DOI:10.1016/0010-406X(69)90580-5.
- Langan P., Forsyth V.T., Mahendrasingam A., Pigram W.J., Mason S.A., Fuller W. 1992. A high angle neutron fibre diffraction study of the hydration of the A conformation of the DNA double helix // J. Biomol. Struct. Dyn. Vol. 10, № 3. P. 489–503. DOI: 10.1080/07391102.1992.10508664.
- Lannigan D.A., Knauf P.A. 1985. Decreased intracellular Na⁺ concentration is an early event in murine erythroleukemic cell differentiation // J. Biol. Chem. Vol. 260, № 12. P. 7322–7324.
- Lannigan D.A., Knauf P.A., Macara I.G. 1986. Relationship of the decreases in protein synthesis and intracellular Na⁺ during Friend murine erythroleukemic cell differentiation // J. Biol. Chem. Vol. 261, № 31. P. 14430–14436.
- Lavalle N., Lee S.A., Rupprecht A. 1990. Counterion effects on the physical properties and the A to B transition of calf-thymus DNA films // Biopolymers. Vol. 30, № 9–10. P. 877–887. DOI: 10.1002/bip.360300903.
- Lavrova E.A., Natochin Ju.V. 1977. Pochki v ionnoi regulatsii u ryb solonovatykh vod oz. Balkhash [Kidneys in ionic regulation in fish of brackish water of Lake Balkhash] // Vopr. ichtiol. T. 17, № 3. S. 563–566. [In Russian]
- Lee W.J., Hawkins R.A., Vina J.R., Peterson D.R. 1998. Glutamine transport by the blood-brain barrier: a possible mechanism for nitrogen removal // Amer. J. Physiol. Vol. 274. P. 1101–1107.
- Mackay W.C. 1974. Effect of temperature on osmotic and ionic regulation in goldfish, *Carassius auratus* L. // J. Comp. Physiol. Vol. 88, № 1. P. 1–9. DOI: 10.1007/BF00695919.
- Mackay W.C., Beatty D.D. 1968. The effect of temperature on renal function in the white sucker fish, *Catostomus commersonii* // Comp. Biochem. Physiol. Vol. 26, № 1. P. 235–245. DOI:10.1016/0010-406X(68)90328-9.
- Maffia M., Acierno R., Cillo E., Storelli C. 1996. Na⁽⁺⁾-D-glucose cotransport by intestinal BBMVs of the Antarctic fish *Trematomus bernacchii* // Amer. J. Physiol. Vol. 271. P. 1576–1583.
- Maffia M., Ahearn G.A., Vilella S., Zonno V., Storelli C. 1993. Ascorbic acid transport by intestinal brush-border membrane vesicles of the teleost *Anguilla Anguilla* // Amer. J. Physiol. Vol. 264. P. 1248–1253.
- Manahan D.T. 1989. Amino acid fluxes to and from seawater in axenic veliger larvae of a bivalve (*Crassostrea gigas*) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 53. P. 247–255.

- Manahan D.T., Wright S.H., Stephens G.C., Rice M.A. 1982. Transport of dissolved amino acids by the mussel *Mytilus edulis*: demonstration of net uptake from natural seawater // *Science*. Vol. 215. P. 1253–1255. DOI: 10.1126/science.215.4537.1253.
- Margheritis E., Terova G., Cinquetti R., Peres A., Bossi E. 2013. Functional properties of a newly cloned fish ortholog of the neutral amino acid transporter B0AT1 (SLC6A19) // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* Vol. 166, № 2. P. 285–292. DOI: 10.1016/j.cbpa.2013.06.027.
- Martemyanov V.I. 2013a. Assessment of the physiological state of the common carp *Cyprinus carpio* L. by the water content in the organism // *Inland Water Biology*. Vol. 6, № 1. P. 80–84. DOI: 10.1134/S1995082912030091.
- Martemyanov V.I. 2014. Dynamics of the water content and the concentrations of the ions of sodium, potassium, calcium, and magnesium in the gonads of mature roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) during the reproduction cycle // *J. Ichthyology*. Vol. 54, № 9. P. 715–722. DOI: 10.1134/S0032945214060113.
- Martemyanov V.I. 2016. Dynamics of the content of H₂O, Na, K, Ca and Mg in the eggs of bream, *Abramis brama* L. in natural conditions and under stress // *J. Coastal Life Medicine*. Vol. 4, № 4. P. 263–267. DOI: 10.12980/jclm.4.2016J5-244.
- Martemyanov V.I. 2011. Influence of environmental mineral composition on the indices of water – salt metabolism in *Dreissena polymorpha* Pallas introduced in the Rybinsk reservoir // *Russian J. Biol. Invasions*. Vol. 2, № 2–3. P. 213–222. DOI: 10.1134/S207511171103009X.
- Martemyanov V.I. 2017. Modern view on the mechanism of sodium ion transport freshwater hydrobionts from the external environment // *Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology*. Vol. 34, № 2. P. 1–12.
- Martemyanov V.I. 2015. Fiziologicheskie mekhanizmy regulatsii vodnogo gomeostaza u presnovodnykh gidrobiontov pri adaptatsii k faktoram sredy [Physiological mechanisms of regulation of water homeostasis at freshwater organisms at adaptation to ecological factors] // *Fiziologiya i biohimiya vodnykh zhivotnykh*. Yaroslavl: Kantsler, IBWW. Vyp. 72(75). S. 99–110. [In Russian]
- Martemyanov V.I. 2009. The regularities of changes in the sodium ion levels in fish erythrocytes during adaptation to a temperature // *Biol. Bull.* Vol. 36, № 4. P. 412–416. DOI:10.1134/S1062359009040153.
- Martemyanov V.I. 2013b. Use of body water content to assess the physiological state of roach *Rutilus rutilus* L. in natural conditions // *Inland Water Biology*. Vol. 6, № 3. P. 246–248. DOI: 10.1134/S1995082913030103.
- Martemyanov V.I., Borisovskaya E.V. 2012. Indices of salt and water metabolism in tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* Pallas, introduced into Rybinsk reservoir, and in indigenous carp *Cyprinus carpio* L. depending on environmental salinity // *Russian J. Biol. Invasions*. Vol. 3, № 2. P. 110–117. DOI: 10.1134/S2075111712020075.
- Matsushima O., Hayashi Y.S. 1988. Uptake and accumulation of amino acids in the brackish-water bivalve *Corbicula japonica* prime during high salinity acclimation // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 123, № 3. P. 201–210. DOI:10.1016/0022-0981(88)90042-1.
- Matsushima O., A. Yamada. 1992. Uptake of L-alanine and D-alanine by a brackish-water bivalve, *Corbicula japonica*, with special reference to their transport pathways and the salinity effect // *J. Exp. Zool.* Vol. 263, № 1. P. 8–17. DOI: 10.1002/jez.1402630103.
- Mendoza S.A., Wigglesworth N.M., Pohjanpelto P., Rozengurt E. 1980. Na entry and Na-K pump activity in murine, hamster, and human cells - effect of monensin, serum, platelet extract, and viral transformation // *J. Cell. Physiol.* Vol. 103, № 1. P. 17–27. DOI: 10.1002/jcp.1041030104.
- Morrill G.A. 1965. Water and electrolyte changes in amphibian eggs at ovulation // *Exp. Cell Res.* Vol. 40, № 3. P. 664–667. DOI: 10.1016/0014-4827(65)90245-4.
- Motais R., Borgese F., Fievet B., Garcia-Romeu F. 1992. Regulation of Na⁺/H⁺ exchange and pH in erythrocytes of fish // *Comp. Biochem. Physiol. Comp. Physiol.* Vol. 102, № 4. P. 597–602. DOI:10.1016/0300-9629(92)90710-8.
- Motais R., Garcia-Romeu F., Borgese F. 1987. The control of Na⁺/H⁺ exchange by molecular oxygen in trout erythrocytes. A possible role of hemoglobin as a transducer // *J. Gen. Physiol.* Vol. 90, № 2. P. 197–207.
- Motais B.R., Isaia J. 1972. Temperature-dependence of permeability to water and to sodium of the gill epithelium of the eel *Anguilla anguilla* // *J. Exp. Biol.* Vol. 56, № 3. P. 587–600.
- Motais B.R., Isaia J., Rankin J.C., Maetz J. 1969. Adaptive changes of the water permeability of the teleostean gill epithelium in relation to external salinity // *J. Exp. Biol.* Vol. 51, № 2. P. 529–546.
- Nielsen O.B. 1997. Effects of haemoglobin O₂ saturation on volume regulation in adrenergically stimulated red blood cells from the trout, *Oncorhynchus mykiss* // *J. Comp. Physiol. (B)*. Vol. 167, № 3. P. 159–168. DOI: 10.1007/s003600050060.
- Nikinmaa M., Cech J.J., Ryhanen E.L., Salama A. 1987. Red cell function of carp (*Cyprinus carpio*) in acute hypoxia // *Exp. Biol.* Vol. 47, № 1. P. 53–58.
- Nikinmaa M., Weber R.E. 1984. Hypoxic acclimation in the lamprey, *Lampetra fluviatilis*: organismic and erythrocytic responses // *J. Exp. Biol.* Vol. 109. P. 109–119.
- Norton V.M., Davis K.B. 1977. Effect of abrupt change in the salinity of the environment on plasma electrolytes, urine volume, and electrolyte excretion in channel catfish, *Ictalurus punctatus* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 56A, № 3. P. 425–431. DOI:10.1016/0300-9629(77)90261-4.
- Page M.J., Di Cera E. 2006. Role of Na⁺ and K⁺ in enzyme function // *Physiol Rev.* Vol. 86, № 4. P. 1049–1092. DOI: 10.1152/physrev.00008.2006.

- Peracchi A., Mozzarelli A., Rossi G.L. 1995. Monovalent cations affect dynamic and functional properties of the tryptophan synthase $\alpha_2\beta_2$ complex // *Biochemistry*. Vol. 34, № 29. P. 9459–9465. DOI: 10.1021/bi00029a022.
- Pora A.E., Prekup O. 1960. Ob izuchenii ekskretornikh protsessov u presnovodnykh ryb. II. Vliyanie temperatury sredy na vydelitel'nye protsessy u karpa i karasya [On the study of the excretory processes in freshwater fish. II. Influence of ambient temperature on secretory processes in common carp and goldfish] // *Vopr. ikhtiol.* № 15. S. 138–147. [In Russian]
- Preston R.L. 1993. Transport of amino acids by marine invertebrates // *J. Exp. Zool.* Vol. 265, № 4. P. 410–421. DOI: 10.1002/jez.1402650410.
- Prosser C.L. 1973. Comparative animal physiology. Third edition, Philadelphia London Toronto: W.B. Saunders, 966 p.
- Reznik V.M., Villela J., Mendoza S.A. 1983. Serum stimulates Na entry and the Na-K pump in quiescent cultures of epithelial cells (MDCK) // *J. Cell. Physiol.* Vol. 117, № 2. P. 211–214. DOI: 10.1002/jcp.1041170212.
- Rhee S., Parris K.D., Ahmed S.A., Miles E.W., Davies D.R. 1996. Exchange of K^+ or Cs^+ for Na^+ induces local and long-range changes in the three-dimensional structure of the tryptophan synthase $\alpha_2\beta_2$ complex // *Biochemistry*. Vol. 35, № 13. P. 4211–4221. DOI: 10.1021/bi952506d.
- Roubert Ch., Sagne C., Kapsimali M., Vernier Ph., Bourrat F., Giros B.A. 2001. Na^+/Cl^- -dependent transporter for catecholamines, identified as a norepinephrine transporter, is expressed in the brain of the teleost fish medaka (*Oryzias latipes*) // *Mol. Pharmacol.* Vol. 60, № 3. P. 462–473.
- Saenger W., Hunter W.N., Kennard O. 1986. DNA conformation is determined by economics in the hydration of phosphate groups // *Nature*. Vol. 324, № 6095. P. 385–388. DOI: 10.1038/324385a0.
- Sánchez del Pino M.M., Hawkins R.A., Peterson D.R. 1995. Neutral amino acid transport characterization of isolated luminal and abluminal membranes of the blood-brain barrier // *J. Biol. Chem.* Vol. 270, № 25. P. 14913–14918. DOI: 10.1074/jbc.270.25.14913.
- Santis A., Ciccarelli C., Dale B. 1987. Free intracellular cations in echinoderm oocytes and eggs // *Eur. Biophys. J.* Vol. 14, № 8. P. 471–476. DOI: 10.1007/BF00293256.
- Schneider B., Berman H.M. 1995. Hydration of the DNA bases is local // *Biophys. J.* Vol. 69, № 6. P. 2661–2669. DOI: 10.1016/S0006-3495(95)80136-0.
- Schneider B., Patel K., Berman H.M. 1998. Hydration of the phosphate group in double-helical DNA // *Biophys. J.* Vol. 75, № 5. P. 2422–2434. DOI: 10.1016/S0006-3495(98)77686-6.
- Sebert P., Simon B., Barthelemy L. 1995. Effect of temperature increase on oxygen consumption of yellow freshwater eels exposed to high hydrostatic pressure // *Exp. Physiol.* Vol. 80, № 6. P. 1039–1046. DOI:10.1113/expphysiol.1995.sp003901.
- Selman K., Wallace R.A., Cerdà J. 2001. Bafilomycin A1 inhibits proteolytic cleavage and hydration but not yolk crystal disassembly or meiosis during maturation of sea bass oocytes // *J. Exp. Zool.* Vol. 290, № 3. P. 265–278. DOI: 10.1002/jez.1057.
- Sherratt B.M., Chester Jones I., Bellamy D. 1964. Water and electrolyte composition of the body and renal function of the eel (*Anguilla anguilla* L.) // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 11, № 1. P. 9–18. DOI.org/10.1016/0010-406X(64)90091-X.
- Siebers D., Winkler A. 1984. Amino-acid uptake by mussels, *Mytilus edulis*, from natural sea water in a flow-through system // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. Vol. 38, № 1. P. 189–199. Doi: 10.1007/BF01999966.
- Sponer J., Leszczynski J., Hobza P. 2001–2002. Electronic properties, hydrogen bonding, stacking, and cation binding of DNA and RNA bases // *Biopolymers*. Vol. 61, № 1. P. 3–31. DOI: 10.1002/1097-0282(2001)61:1<3::AID-BIP10048>3.0.CO;2-4.
- Stephens G.C. 1968. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms // *Am. Zoologist*. Vol. 8, № 1. P. 95–105.
- Sterling K.M., Cheeseman Ch.I., Ahearn G.A. 2009. Identification of a novel sodium-dependent fructose transport activity in the hepatopancreas of the Atlantic lobster *Homarus americanus* // *J. Exp. Biol.* Vol. 212. P. 1912–1920. DOI: 10.1242/jeb.026831.
- Storelli C., Vilella S., Cassano G. 1986. Na-dependent D-glucose and L-alanine transport in eel intestinal brush border membrane vesicles // *Am. J. Physiol.* Vol. 251. R463–R469.
- Tamai I., Senmaru M., Terasaki T., Tsuji A. 1995. Na^+ and Cl^- dependent transport of taurine at the blood-brain barrier // *Biochem. Pharmacol.* Vol. 50, № 11. P. 1783–1793. DOI:10.1016/0006-2952(95)02046-2.
- Tao N.J., Lindsay S.M., Rupprecht A. 1987. The dynamics of the DNA hydration shell at gigahertz frequencies // *Biopolymers*. Vol. 26, № 2. P. 171–188. DOI: 10.1002/bip.360260202.
- Tayarani I., Cloez I., Lefauconnier J.M., Bourre J.M. 1989. Sodium-dependent high affinity uptake of taurine by isolated rat brain capillaries // *Biochim. Biophys. Acta*. Vol. 985, № 2. P. 168–172. DOI:10.1016/0005-2736(89)90362-3.
- Tayarani I., Lefauconnier J.M., Roux F., Bourre J.M. 1987. Evidence for an alanine, serine, and cysteine system of transport in isolated brain capillaries // *J. Cereb. Blood Flow Metab.* Vol. 7, № 5. P. 585–591. DOI: 10.1038/jcbfm.1987.109.
- Van Rooij J.M., Videler J.J. 1996. Estimating oxygen uptake rate from ventilation frequency in the reef fish *Sporisoma viride* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 132. № 1–3. P. 31–41.
- Vilella S., Ahearn G.A., Cassano G., Maffia M., Storelli C. 1990. Lysine transport by brush-border membrane vesicles of eel intestine: interaction with neutral amino acids // *Amer. J. Physiol.* Vol. 259. P. 1181–1188.

- Vilella S., Ahearn G.A., Cassano G., Storelli C. 1988. Na-dependent L-proline transport by eel intestinal brush-border membrane vesicles // *Amer J Physiol.* Vol. 255. P. 648–653.
- Vinberg G.G. 1956. Intensivnost obmena i pichevye potrebnosti ryb [The intensity of metabolism and nutritional needs of fish]. Minsk: Izdat-vo Belorus. un-ta. 253 s. [In Russian]
- Virkki L.V., Salama A., Nikinmaa M. 1998. Regulation of ion transport across lamprey (*Lampetra fluviatilis*) erythrocyte membrane by oxygen tension // *J. Exp. Biol.* Vol. 201. P. 1927–1937.
- Vorbrodt A.W. 1988. Ultrastructural cytochemistry of blood-brain barrier endothelia // *Prog. Histochem. Cytochem.* Vol. 18, № 3. P. 1–99. DOI:10.1016/S0079-6336(88)80001-9.
- Wang T., Cossins A.R., Nielsen O.B. 1999. Metabolism of trout red blood cells: correlation between cation transport and oxygen uptake following adrenergic stimulation // *Aquaculture.* Vol. 177, № 1–4. P. 267–275. [http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00090-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00090-3).
- Woehl E.U., Dunn M.F. 1995. Monovalent metal ions play an essential role in catalysis and intersubunit communication in the tryptophan synthase bienzyme complex // *Biochemistry.* Vol. 34, № 29. P. 9466–9476. DOI: 10.1021/bi00029a023.
- Wright S.H. 1987. Alanine and taurine transport by the gill epithelium of a marine bivalve: Effect of sodium on influx // *J. Mem. Biol.* Vol. 95, № 1. P. 37–45. DOI: 10.1007/BF01869628.
- Wright S.H. 2004. Generation of resting membrane potential // *Adv. Physiol. Educ.* Vol. 28, № 1–4. P. 139–142. DOI:10.1152/advan.00029.2004.
- Wright E.M. 2013. Glucose transport families SLC5 and SLC50 // *Mol. Aspects Med.* Vol. 34, № 2–3. P. 183–196. DOI: 10.1016/j.mam.2012.11.002.
- Wright E.M., Hirsch J.R., Loo D.D., Zampighi G.A. 1997. Regulation of Na⁺/glucose cotransporters // *J. Exp. Biol.* Vol. 200. P. 287–293.
- Wright E.M., Loo D.D., Panayotova-Heiermann M., Hirayama B.A., Turk E., Eskandari S., Lam J.T. 1998. Structure and function of the Na⁺/glucose cotransporter // *Acta Physiol. Scand. Suppl.* Vol. 643. P. 257–264.
- Wright E.M., Loo D.D., Panayotova-Heiermann M., Lostao M.P., Hirayama B.H., Mackenzie B., Boorer K., Zampighi G. 1994. 'Active' sugar transport in eukaryotes // *J. Exp. Biol.* Vol. 196. P.197–212.
- Wright S.H., Pajor A.M. 1989. Mechanisms of integumental amino acid transport in marine bivalves // *Amer. J. Physiol.* Vol. 257. P. 473–483.
- Wright S.H., Stephens G.C. 1977. Characteristics of influx and net flux of amino acids in *Mytilus californianus* // *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole.* Vol. 152, № 2. P. 295–310. DOI: 10.2307/1540566.
- Wright E.M., Turk E. 2004. The sodium/glucose cotransport family SLC5 // *Pflugers Arch.* Vol. 447, № 5. P. 510–518. DOI: 10.1007/s00424-003-1063-6.
- Zotin A.I. 1988. Termodinamicheskaya osnova reaktsii organizmov na vneshnie i vnutrennie faktory [Thermodynamic basis for reaction to external and internal factors]. M.: Nauka. 272 s. [In Russian]

ROLE OF SODIUM IONS AS A SECURITY VITAL PROCESS HYDROBIONTS

V. I. Martemyanov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: martem@ibiw.yaroslavl.ru*

Data on the role of sodium ions in ensuring vital processes in aquatic organisms generalized. It was shown that sodium ions are involved in maintaining the homeostasis of water in freshwater aquatic organisms in the critical zone salinity, regulating oxygen-carrying capacity of erythrocytes, membrane potential and excitability of cells, transport of organic and inorganic molecules, growth, cell division and differentiation, reaction rates of biochemical processes.

Keywords: hydrobionts, regulation, sodium, sodium-dependent transporters of amino acids, bile acids, sugar, inorganic ions

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЛОДИ КАРПОВЫХ ВИДОВ РЫБ ПРИ ПОВЫШЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ

Н. С. Некрутов, В. К. Голованов

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

152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: nikita.nekrutov@mail.ru

На примере молоди 3-х видов рыб сем. Cyprinidae: плотвы *Rutilus rutilus* (L.), карпа *Cyprinus carpio* L. и серебряного караса *Carassius auratus* (L.), акклиматизированных к температуре 20–22°C, проанализированы физиолого-биохимические (активность ацетилхолинэстеразы (АХЭ) и содержание водорастворимого белка (ВРБ) в мозге, а также активность гликозидаз (мальтаза и амилолитическая активность) в слизистой оболочке кишечника) и гематологические показатели в норме и при повышении температуры среды с разной скоростью (0.08, 4.0, 8.0, 14.0, 25.0 и 40.0°C/ч). Активность АХЭ и содержание ВРБ у молоди плотвы при скорости нагрева воды 0.08°C/ч не отличается от контроля, свидетельствуя об адаптации к повышению температуры. Однако дальнейшее увеличение скорости нагрева от 4 до 25°C/ч приводит к росту активности АХЭ и содержания ВРБ, отражая стрессорную реакцию рыб на резкое повышение температуры воды. Установлено, что кратковременное голодание не влияет на термоустойчивость молоди карпа. При скорости нагрева воды 8°C/ч активность мальтазы повышается только у голодных рыб, амилолитическая активность только у сытых. Выявлено, что изменения в белой крови серебряного караса (уменьшение относительного количества лимфоцитов и увеличение доли незрелых нейтрофилов) соответствуют неспецифической реакции на стрессовые воздействия, а изменения красной крови (увеличение количества амитозов среди эритроцитов) являются компенсаторной реакцией на возникшую гипоксию. Полученные данные могут быть использованы для оценки реакций рыб на различные уровни тепловой нагрузки в водоемах.

Ключевые слова: рыбы, температура акклиматизации, нагрев воды, критический термический максимум, ферменты, ацетилхолинэстераза, содержание водорастворимого белка, гликозидазы, амилолитическая активность, активность мальтазы, гематология, белая кровь, красная кровь.

ВВЕДЕНИЕ

Глобальное потепление, реально существующее и признанное в последнее время, приводит к постоянному повышению температуры среды в водоемах, отражаясь на структуре популяций и видовом разнообразии рыб [Клиге и др., 1998 (Klige et al., 1998); Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b); Klyashtorin, Lyubushin, 2007]. Кроме того, повышение температуры воды влияет на гидрохимические показатели в водоеме, снижая уровень кислорода, а также провоцируя развитие возбудителей различных болезней [Головина, 1997 (Golovina, 1997); Иванов, 2003 (Ivanov, 2003)]. Рыбы, как эктотермные животные, зависят от температуры окружающей среды. Любое незначительное изменение температуры непосредственно влияет как на поведенческую реакцию, так и на физиолого-биохимические процессы рыб. В последние десятилетия ввод в эксплуатацию крупных промышленных и энергетических объектов в России и за рубежом спровоцировал рост термального загрязнения в пресноводных водоемах [Мордухай-Болтовской, 1975 (Morduhay-Boltovskoy, 1975); Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b); Alabaster, Llojd, 1984]. Именно поэтому изучение устойчивости рыб к меняющемуся температурному режиму водоемов в последнее время становится все более актуальным и своевременным.

Ранее были описаны поведенческие особенности различных видов рыб к изменениям температурного режима водоемов [Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b)]. Проведена оценка распределения и поведения рыб в длительных опытах в термоградиентных условиях, а также выявлены значения верхней летальной температуры воды с помощью методов хронического летального максимума (ХЛМ) и критического термического максимума (КТМ).

Температура влияет на все биологические процессы, происходящие в организме у рыб. При понижении температуры, снижается интенсивность антителогенеза, а также уменьшается эффект проявления иммунологической памяти [Житенева, 1997 (Zhiteneva, 1997)]. При повышении температуры наблюдается изменение структуры мембран, денатурация белков, инактивация ферментов, недостаток кислорода, нарушение водно-солевого баланса и др. [Капшай, Голованов, 2012 (Kapshaj, Golovanov, 2012); Shmidt-Nielsen, 1979]. В то же время, механизм приспособления рыб к повышению или понижению температуры остается малоизученным.

Известно несколько работ по определению физиолого-биохимических маркеров, позволяющих оценить влияние повышения температуры воды на адаптационные возможности различных видов пресноводных рыб

[Голованова и др., 2002 (Golovanov et al., 2002); Голованов и др., 2011 (Golovanov et al., 2011); Чуйко, 2014 (Chuiko, 2014); Голованов и др., 2015 (Golovanov et al., 2015); Заботкина и др., 2015 (Zabotkina et al., 2015); Голованов и др., 2016 (Golovanov et al., 2016); Golovanova et al., 2013].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для оценки критического термического максимума (КТМ) использованы стандартные методы, применявшиеся ранее [Голованов и др., 2012 (Golovanov et al., 2012); Голованов, 2013б (Golovanov, 2013b); Голованов и др., 2015 (Golovanov et al., 2015); Beitinger et al., 2000; Golovanov, Smirnov, 2007; Golovanov, 2013a]. В качестве объектов исследования выбраны 42 особи двухлетков плотвы (длина тела 5.4 см, масса 2.0 г), отловленной мальковой 30-м волокушей в канале у ихтиологического корпуса ИБВВ РАН (прибрежье Рыбинского водохранилища); 36 особей сеголетков (0+) карпа (средняя длина тела 4.0 см, средняя масса 1.6 г), выращенных в прудах стационара полевых и экспериментальных работ “Сунога” ИБВВ РАН; 30 особей трехлетков серебряного карася (средняя длина тела 6.5 см, средняя масса 6.3 г), отловленных в прудах вблизи пос. Борок, Ярославской области.

Двухлетков плотвы акклиматизировали в течение 10 суток в аквариумах с постоянной аэрацией при температуре ~20°C. Рыб кормили комбикормом и рыбным фаршем. После периода акклиматизации рыб с нормальной двигательной активностью (‘реакция избегания сачка’) отбирали для опытов по КТМ, их количество в каждом опыте составляло 6 экз. Повышение температуры воды производили в экспериментальном аквариуме (объемом 60 л) при скоростях 0.08°C/ч, 4.0°C/ч, 8.0°C/ч, 14.0°C/ч, 25.0°C/ч и 40.0°C/ч. За критерий КТМ принимали значение температуры, при которой происходил переворот каждой особи на бок или вверх брюшком. В целях качественного проведения физиологических опытов по определению АХЭ и идентификации данных по каждой особи (КТМ и АХЭ соответственно) использована модифицированная методика определения КТМ. При перевороте 1-ой, 2-ой и последующих рыб, они сразу же осторожно изымались из аквариума и переносились в морозильную камеру холодильника.

Отдельная группа рыб в количестве 6 экз. использована в качестве физиолого-биохимического контроля.

Для определения активности АХЭ и содержания ВРБ использованы стандартные ме-

Цель настоящей работы – определить критический термический максимум и оценить некоторые физиолого-биохимические особенности у молоди трех видов карповых рыб при повышении температуры воды с разной скоростью в диапазоне от 0.08 до 40°C/ч.

тоды и процедуры, описанные ранее [Чуйко, 2004 (Chuiko, 2004); Чуйко, Подгорная, 2007 (Chuiko, Podgornaya, 2007); Chuiko et al., 2003]. Рыб обезглавливали, вскрывали черепную коробку, перерезали черепно-мозговые нервы и спинной мозг в области перехода его в продолговатый. Затем извлекали целый головной мозг и отмывали в 0.1 М фосфатном буфере pH 7.5. Лишнюю влагу удаляли фильтровальной бумагой. Мозг гомогенизировали при помощи диспергатора ИКА T10 basic в течение 3 мин. Затем гомогенаты центрифугировали в рефрижераторной центрифуге Mikro 22 R при 10000 g и температуре (t) – 0°C в течение 15 мин. Для дальнейшего анализа использовали супернатант.

Активность АХЭ определяли колориметрическим методом Дж. Л. Элмана [Ellmann et al., 1961] в модификации М.Н. Масловой и Н. Резника [Maslova, Reznik, 1976]. Для этого в 3 пробирки вносили по 3 мл 0.1 М фосфатного буфера pH 7.5, по 0.02 мл пробы, содержащей фермент, 0.5 мл смеси 0.001 М раствора 5.5-дифенил-2-нитробензойной кислоты (ДТНБ) и 0.006 М раствора субстрата ацетилтиохолина иодида в соотношении 1:1. При этом конечное разведение проб (г ткани/мл раствора) равнялось 1:3000, а конечные концентрации субстратов и ДТНБ – 4.3×10^{-4} и 7.1×10^{-5} М. Содержимое пробирок быстро перемешивали и пробы инкубировали в водяном термостате TWA-2 (ELMI Ltd., Riga, Latvia) при 30°C в течение 10–30 мин. Гидролиз субстрата останавливали добавлением 2–3 капель 0.01% раствора ингибитора АХЭ прозерина. В контрольную пробирку ингибитор вносили перед добавлением смеси ДТНБ и субстрата. После инкубации пробы фотометрировали при длине волны 412 нм в кюветах с длиной оптического пути 1 см. Из двух значений экстинкции находили среднее. Активность АХЭ выражали соответственно в мкмоль или нмоль гидролизованного субстрата на г ткани или мг белка за мин.

Содержание белка в пробах определяли методом М.М. Брэдфорда [Bradford, 1976]. Для этого в две пробирки помещали по 0.1 мл исследуемого раствора в контрольную пробирку

– 0.1 мл дистиллированной воды. Во все пробирки прибавляли по 2.5 мл откалиброванного раствора Кумасси бриллиантового голубого G-250 (Serva, USA), приготовленного на этаноле и орто-фосфорной кислоте (конечная концентрация реагентов (вес/объем) в смеси составляет соответственно 0.01%, 4.7% и 8.5%). Избегая вспенивания, осторожно перемешивали содержимое пробирок и оставляли при комнатной температуре. Через 10 мин пробы фотометрировали относительно контроля при длине волны 595 нм. Фотометрирование проводили на спектрофотометре СФ-26 (Ломо, Санкт-Петербург) в кюветах с толщиной слоя 1 см. Из двух значений экстинкции находили среднее. Данные представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Результаты обрабатывали статистически, используя метод Краскела–Уоллиса с оценкой достоверности различий при помощи LSD-теста при $p < 0.05$.

Сеголетки карпа были разделены на две группы по 18 особей и помещены в два аквариума с постоянной аэрацией воды при температуре 22°C. Рыб в первом аквариуме кормили личинками хирономид в течение трех суток. Сеголетки карпа во втором аквариуме находились такой же период времени без корма. Далее проводился эксперимент по определению КТМ при скорости 8.0°C/ч на 12 особях из каждого аквариума. Отдельная группа рыб в количестве 6 экз. из каждого аквариума использована в качестве физиолого-биохимического контроля.

Для определения активности гликозидаз (мальтаза, амилалитическая активность) готовили ферментативно-активные препараты: рыб обездвигивали ударом по голове, вскрывали брюшную полость, извлекали кишечника, помещали их на стекло водяной бани и освобождали их от химуса. Специальным пластмассовым шпателем снимали слизистую оболочку медиального отдела кишечника и готовили из нее гомогенаты при помощи стеклянного гомогенизатора, добавляя охлажденный до 2–4°C раствор Рингера для холоднокровных животных (110 mM NaCl, 1.9 mM KCl, 1.3 mM CaCl₂, pH 7.4) в соотношении 1 : 9. Растворы субстратов (растворимый картофельный крахмал в концентрации 18 г/л., а также мальтоза в концентрации 50 ммоль/л) готовили на таком же растворе Рингера. Инкубацию гомогената и субстрата проводили в течение 20–30 мин при температуре 20°C, pH 7.4 при непрерывном перемешивании.

Амилалитическую активность, отражающую суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал – α -амилазы КФ

3.2.1.1, глюкоамилазы КФ 3.2.1.3 и мальтазы КФ 3.2.1.20, оценивали по приросту гексоз модифицированным методом Нельсона [Уголев и др., 1969 (Ugolev, 1969)]. Для определения активности мальтазы глюкозооксидазным методом применяли набор для клинической биохимии “Фотоглюкоза” (ООО “Импакт”, Россия). Оптическую плотность определяли на спектрофотометре Lambda 25 (Perkin&Elmer, США) при длине волны 670 нм (амилолитическая активность) и 505 нм (активность мальтазы). Активность ферментов определяли в пяти повторностях с учётом фона (количества конечных продуктов реакции в исходном гомогенате) и выражали в микромолях продуктов реакции, образующихся за 1 мин инкубации в расчёте на 1 г влажной массы ткани (мкмоль/(г·мин)). Эксперименты проведены в двух повторностях. Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Нормальность распределения исследуемых показателей проверяли с помощью теста Шапиро-Уилка. Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного анализа (ANOVA, Dunnet-test) при $p \leq 0.05$.

Трехлетков серебряного караса акклиматизировали в течение 10 суток в аквариумах с постоянной аэрацией при температуре 20°C. Рыб кормили комбикормом и рыбным фаршем. Условия отбора рыб и проведение эксперимента по КТМ были идентичны опыту с двухлетками плотвы, за исключением самой низкой скорости нагрева 0.08°C/ч. Мазки крови готовили из венозной крови путем каудэктомии после оглушения рыб. Высушенный на воздухе мазок фиксировали в 96° спирте и окрашивали краской Романовского-Гимза по стандартной методике [Житенева, 2004 (Zhiteneva, 2004)] при pH 7.0. На мазках оценивали эритро- и лейкопоз. Помимо этого подсчитывали количество поврежденных клеток (эритроцитов), как показатель устойчивости клеток, а также количество амитозов.

При оценке эритропоза определяли относительное количество эритроцитов разной степени зрелости: эритробластов, незрелых и зрелых эритроцитов.

Подсчитывали не менее 500 клеток, результаты выражали в процентах (%). Одновременно вели учет амитотически делящихся эритроцитов, которые определяли по наличию гантелевидных ядер в клетках, и микроцитов, а также безъядерных клеток (как результат завершённого амитоза), результат также выражали в процентах. Долю разрушенных клеток на мазке рассчитывали по отношению к общему количеству клеток красной крови.

При идентификации лейкоцитов использовали классификацию Н.Т. Ивановой [Иванова, 1983 (Ivanova, 1983)].

Процентное соотношение лейкоцитов, или лейкоцитарную формулу, определяли, подсчитывая на мазках 200 клеток белой крови. Количество тромбоцитов подсчитывали

параллельно с подсчетом лейкоцитов и их долю рассчитывали по формуле:

$\% \text{ Трц} = \text{Трц} / (\text{Лк} + \text{Трц}) \cdot 100$, где Лк – лейкоциты, Трц – тромбоциты.

Результаты выражали в виде средних значений и их ошибок, достоверность оценивали по критерию Стьюдента при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Активность ацетилхолинэстеразы и содержание водорастворимого белка в мозге молоди плотвы при разной скорости повышения температуры. Значения КТМ у двухлетков плотвы при повышении температуры с разной скоростью (0.08, 4.0, 8.0, 14.0, 25.0 и 40.0°C/ч) составили в среднем 37.4, 35.6, 34.2, 33.7, 33.5, 34.1°C соответственно. Максимальное значение КТМ отмечено при самой медленной скорости нагрева. С увеличением скорости нагрева в диапазоне от 4 до 25°C/ч значения КТМ, а значит, и термоустойчивость рыб, постепенно снижаются. Однако при скорости нагрева 40°C/ч значения КТМ были выше, чем при скорости 14 и 25°C/ч.

При нагреве воды с медленной скоростью 0.08°C/ч активность АХЭ практически не меняется по сравнению с контролем (табл. 1). При скоростях нагрева 4–25°C/ч активность АХЭ увеличивается в 1.5–2 раза по сравнению с контролем, при скорости 40°C/ч она на 20% ниже контрольных значений. Максимальные значения активности АХЭ отмечены при скорости нагрева воды 8°C/ч. Содержание ВРБ на 9% ниже контроля при скорости нагрева воды 0.08°C/ч. Более высокие скорости нагрева вызывают увеличение этого показателя в 2–3 раза по сравнению с контролем. Максимальное содержание ВРБ отмечено при самой высокой скорости нагрева воды 40°C/ч.

Таблица 1. Активность АХЭ и содержание ВРБ в мозге молоди плотвы при разной скорости повышения температуры воды

Table 1. The activity of AChE and the content of VSP in the brain of juvenile roach at a different rate of water temperature rise

Скорость нагрева воды, °C/ч Water heating rate, °C/h	Активность АХЭ Activity of AChE		Содержание ВРБ, мг/г ткани Content VSP, mg/g tissue
	мкмоль/г ткани/мин μmol/g tissue/min	нмоль/мг белка/мин nmol/mg protein/min	
0 (контроль) Control	2.05±0.05 ^б	92.6±2.6 ^г	22.1±0.2 ^б
0.08	1.83±0.02 ^б	90.4±0.9 ^г	20.2±0.1 ^а
4.0	3.70±0.06 ^д	90.5±1.6 ^г	40.9±0.2 ^б
8.0	4.46±0.04 ^ж	101.4±1.3 ^д	44.0±0.2 ^г
14.0	3.93±0.05 ^е	66.4±1.0 ^б	59.2±0.2 ^д
25.0	2.57±0.07 ^г	41.9±1.4 ^б	61.4±0.5 ^е
40.0	1.65±0.04 ^а	25.9±0.6 ^а	63.6±0.1 ^ж

Примечание. Разные индексы указывают на статистические достоверности показателей в столбцах, $p < 0.05$. Достоверность различий между средними значениями оценивали методом Краскела–Уоллиса.

Note. Different codes indicate statistically significant indicators in columns, $p < 0.05$. The significance of differences between mean values was evaluated by Kruskal-Wallis test.

Известно, что активность АХЭ мозга рыб возрастает при повышении температуры как окружающей воды [Чуйко, Козловская, 1989 (Chuiko, Kozlovskaya, 1989)], так и температуры инкубации фермента в условиях *in vitro* [Михкиева, Богдан, 1978 (Mihkieva, Bogdan, 1978); Чуйко, Козловская, 1989 (Chuiko, Kozlovskaya, 1989)]. Из полученных данных по активности АХЭ и содержанию

ВРБ можно заключить, что при скорости нагрева 0.08°C/ч организм рыб достаточно легко адаптируется к повышению температуры воды. Высокая активность фермента и увеличение содержания белка при повышении температуры воды от 4 до 8°C/ч в мозге плотвы, говорит об увеличении скорости химической реакции у рыб в ответ на действие температурного стресса, что возможно приводит к

уменьшению сродства фермента с субстратом. Последующее снижение активности АХЭ и повышение содержания ВРБ, возможно, связаны с начальным этапом термоиндуцированных деструктивных процессов в мозге плотвы, в результате которых происходит разрушение клеточных мембран и самих клеток, выход белков в межклеточное пространство и нарушение функционирования ферментных комплексов [Голованов и др., 2015 (Golovanov et al., 2015)]. В то же время, по данным М.С. Ахтара [Achta et al., 2013], у молоди индийского солнечного махсира *Tor putitoria* (Hamilton, 1822) при содержании рыб в течение 30 дней в диапазоне температуры от 20 до 32°C, с повышением температуры акклимации активность АХЭ постепенно снижалась.

Активность гликозидаз (мальтаза и амилолитическая активность) в кишечнике молоди карпа при скорости нагрева воды 8.0°C/ч. Значения КТМ при скорости нагрева 8°C/ч у голодных особей составили $37.3 \pm 0.3^\circ\text{C}$, у сытых – $37.8 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Очевидно, трехдневное голодание не отражается на уровне КТМ и термоустойчивости рыб.

Таблица 2. Активность гликозидаз в кишечнике молоди карпа, содержащихся при температуре акклимации 22°C и скорости нагрева воды 8.0°C/ч

Table 2. Glycosidases activity in the intestine of juvenile carp, kept at a temperature acclimation 22°C and water heating rates 8.0°C/h

Активность гликозидаз, мкмоль/(г·мин) Glycosidases activity, μmol/(g·min)	Голодные Hungry		Сытые Fed	
	Скорость нагрева воды, °C/ч Water heating rate, °C/h		Скорость нагрева воды, °C/ч Water heating rate, °C/h	
	0 (контроль)	8.0	0 (контроль)	8.0
Амилолитическая активность Amylolytic activity	44.67 ± 0.96^a	45.83 ± 2.40^a	53.67 ± 0.54^a	84.50 ± 7.95^b
Активность мальтазы The activity of maltase	18.24 ± 0.35^a	20.82 ± 0.57^b	25.80 ± 0.40^a	26.62 ± 0.59^a

Примечание. Приведены средние значения показателей и их ошибка; разные индексы указывают на статистически значимые различия показателей при нагреве воды по сравнению с контролем, $p < 0.05$ (ANOVA, Dunnet-test).

Note. Shows the average rates and the error; different indexes indicate significant statistical differences ski at water heating rates compared with the control, $p < 0.05$ (ANOVA, Dunnet-test)

В то же время, повышение активности мальтазы у голодных рыб может быть связано со стрессовой реакцией на голодание, что в свою очередь повлияло на мембранные компоненты клеток кишечника. Известно, что скорость нагрева воды в большей степени изменяет амилолитическую активность, чем активность мальтазы. Эти различия могут быть связаны с разной термостабильностью α-амилазы (температурный оптимум у карпа 40°C), вхо-

Результаты, полученные при исследовании активности гликозидаз в кишечнике голодных и сытых карпов, приведены в табл. 2. При нагреве воды со скоростью 8°C/ч достоверное повышение амилолитической активности на 57% отмечено у сытых рыб, активности мальтазы на 14% – у голодных по сравнению с активностью ферментов у карпов, содержащихся при температуре акклимации 22°C.

Известно, что медленное повышение температуры окружающей среды увеличивает активность пищеварительных гликозидаз рыб во все сезоны, в то время как резкие изменения температуры, не позволяющие организму адаптироваться, снижают активность ферментов и термоустойчивость рыб [Golovanova et al., 2013]. Повышение амилолитической активности при нагреве воды у сытых рыб хорошо согласуется с результатами вышеуказанной работы и может быть обусловлено более высокой функциональной активностью пищеварительной системы у сытых рыб по сравнению с голодными.

дающей в состав ферментов, гидролизующих крахмал, по сравнению с мальтазой (температурный оптимум у карпа 60°C) [Уголев, Кузьмина, 1993 (Ugolev, Kuz'mina, 1993)], а также разным влиянием скорости нагрева воды на свойства существующих изоформ указанных ферментов.

Показатели крови у молоди серебряного караса при разной скорости повышения температуры. Значения КТМ у трехлет-

ков серебряного карася при повышении температуры с разной скоростью (4.0, 8.0, 14.0, 25.0 и 40.0°C/ч) составили в среднем 37.6, 36.2, 36.5, 35.8 и 36.5°C соответственно. Максимальное значение КТМ у трехлетков серебряного карася отмечено при самой медленной скорости нагрева. У серебряного карася оно было выше в сравнении с ранее изученным

видом – плотвой. Динамика показателей КТМ у двух изученных видов рыб (плотва и серебряный карась) при различных скоростях нагрева сходна. У трехлетков серебряного карася наблюдается постепенное снижение КТМ, после чего следует стабилизация показателей на уровне 36–37°C.

Таблица 3. Соотношение красных и белых клеток в периферической крови у трехлетков серебряного карася при разной скорости нагрева рыб (%)

Table 3. The ratio of red and white cells in peripheral blood in its third year of life goldfish at different heating rates (%)

Показатели Indicators	Скорость нагрева воды, °C/ч Water heating rate, °C/h					
	0 (контроль)	4.0	8.0	14.0	25.0	40.0
Лейкоциты White blood cells						
Лимфоциты Lymphocytes	73.7±12.2	73.7±6.1	48.6±4.4*	43.8±4.6*	44.0±4.7*	42.7±4.5*
Моноциты Monocytes	1.7±1.1	2.1±1.8	2.1±1.1	2.1±1.0	2.0±0.7	1.9±0.6
Бластные клетки Blast cells	4.3±1.6	6.4±3.8	5.7±2.5	2.5±1.2	2.3±0.9	2.0±0.6
Миелоциты Myelocytes	10.3±5.1	14.6±2.2	27.3±5.8*	28.3±4.6*	27.1±3.3*	26.6±1.6*
Метамиелоциты Metamyelocytes	8.1±5.7	5.0±3.1	14.1±0.5	17.3±0.8*	21.0±2.8*	21.5±4.0*
Палочкоядерные нейтрофилы Stab neutrophils	2.3±3.3	1.2±2.0	2.1±1.5	2.3±1.1	4.1±1.3	4.6±1.8
Сегментоядерные нейтрофилы Segmented neutrophils	2.4±3.6	3.4±4.4	3.2±0.5	5.1±2.9	2.6±0.8	3.2±0.5
Эритроциты Red blood cells						
Эритробласты Erythroblasts	0.6±0.6	0.1±0.3	0.2±0.4	0.9±1.2	0.2±0.5	0.1±0.3
Незрелые эритроциты Immature red blood cells	1.8±1.7	0.4±0.7	2.7±3.6	2.4±4.4	0.7±1.1	0.3±0.7
Зрелые эритроциты Mature red blood cells	97.6±1.5	99.5±0.7	97.0±3.8	96.7±4.6	99.1±1.5	99.6±0.7
Амитозы Amitosis	2.6±2.3	8.2±3.4	6.1±7.2	14.9±0.8*	12.7±1.8*	12.5±0.4*
Микроциты Microcytes	1.2±1.5	15.7±6.6*	7.5±5.9	14.4±5.8*	12.6±2.7*	12.7±3.6*
Поврежденные клетки Damaged cells	0	2.7±3.8	21.4±7.9*	27.8±5.0*	28.0±4.8	33.6±7.8*

Примечание. * – значения показателей статистически достоверно отличаются от контроля, $p < 0.05$.

Note. * – values of indicators are statistically significantly different from control, $p < 0.05$.

Известно, что максимальное значение КТМ у молоди серебряного карася отмечено в различных опытах при скорости 1–2°C/сут летом, минимальное при скорости нагрева 3.0°C/час, это несколько отличается от данных, полученных в наших опытах [Смирнов, Голованов, 2004 (Smirnov, Golovanov, 2004)]. Результаты, полученные при исследовании клеток белой и красной крови серебряного карася, приведены в табл. 3. Достоверные изменения показателей крови отмечены у серебряного карася по лейкоцитам – при скоростях нагрева более 8.0°C/час, по эритроцитам – при скорости более 4.0°C/час.

Обнаружены достоверно отличающиеся от контроля лимфопения (уменьшение относительного количества лимфоцитов) и нейтрофилия (увеличение долей незрелых нейтрофилов – миелоцитов и метамиелоцитов, тогда как изменения зрелых форм нейтрофилов – палочко- и сегментоядерных нейтрофилов не наблюдали). Выявленные изменения свидетельствуют о том, что клетки белой крови реагируют на резкое повышение температуры реакцией неспецифического стресса, как на действие любых неблагоприятных абиотических и биотических, в том числе антропогенных, факторов [Микряков, 2001 (Mikrjakov, 2001)]. Следует отметить, что доли бластных форм клеток при наименьшей скорости нагрева незначительно повышаются относительно контроля, а потом резко падают. Это может быть

связано с дозреванием клеток и выбросом их в кровяное русло при повышении температуры воды.

Среди показателей красной крови следует отметить исчезновение из периферического русла незрелых форм клеток. Данное явление также может быть связано с дозреванием эритроцитов или ускоренным выбросом зрелых клеток из “депо” в селезенке. Достоверное увеличение количества амитозов среди эритроцитов можно считать компенсаторной реакцией красной крови на дефицит кислорода при увеличении температуры воды. Подобное явление описано у карасей, обитающих в дефицитных по содержанию кислорода водоемах [Иванова, 1983 (Ivanova, 1983)]. Амитоз, как тип деления, не связанный со сложной перестройкой хроматинового аппарата, является быстрым способом увеличения количества переносчиков кислорода.

До сих пор продолжается дискуссия о том, является ли амитоз компенсаторной реакцией на дефицит кислорода, или признаком патологического состояния эритроцитов, так как при этом повреждается генетический аппарат клетки, и она становится неспособной к дальнейшему делению [Житенева, 2004 (Zhiteneva, 2004)]. Увеличение количества поврежденных клеток на мазках крови указывает на уменьшение резистентности мембран клеток при резком повышении температуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Верхняя сублетальная температура, определенная методом критического термического максимума (КТМ) на молоди трех видов рыб семейства карповых (плотвы, карпа и серебряного карася) служит показателем верхней температурной границы жизнедеятельности. Изменения активности АХЭ и содержания ВРБ в мозге молоди плотвы при повышении температуры среды со скоростью выше 4°C/ч указывают на стрессорную реакцию рыб, приводящую к термоиндуцированным деструктивным процессам. При скорости нагрева воды 8°C/ч значения КТМ у голодных и сытых особей карпа равны, однако изменения активности кишечных гликозидаз зависят от физиологического состояния – у сытых рыб повышается

амилолитическая активность, у голодных – активность мальтазы. Изменения показателей белой и красной крови у серебряного карася свидетельствуют о том, что некоторые гематологические показатели, так же как значения АХЭ, ВРБ и гликозидаз, могут служить своеобразными маркерами температурного воздействия в зоне высоких температур водной среды. С учетом возможного потепления климата, возникновения аномальных температурных ситуаций в водоемах и увеличения сбросов теплых вод ГРЭС и АЭС, полученные результаты могут быть использованы для разработки уровней допустимой тепловой нагрузки на естественные водоемы и зоны термального загрязнения.

Исследование выполнено при поддержке Программы Президиума РАН: 1.21П Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга. 2.5. Влияние антропогенного регулирования уровня режима водохранилищ и температуры на динамику численности рыб различной экологии и Программ Президента РФ “Ведущие научные школы” НШ-2666.2014.4 и НШ-7894.2016.4 “Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность зав. лабораторией физиологии и токсикологии, д.б.н. Г.М. Чуйко, научному сотруднику В.А. Подгорной, к.б.н., ведущему научному сотруднику Е.А. Заботкиной, д.б.н., главному научному сотруднику И.Л. Головановой и к.б.н., старшему научному сотруднику А.А. Филиппову за помощь в освоении методик, за консультации, обсуждение полученных данных и поддержку при проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс, 2013б. 300 с.
- Голованов В.К., Заботкина Е.А., Некрутов Н.С., Грачева Е.Л. Влияние высокой температуры на показатели крови у молоди серебряного карася *Carassius auratus* и головешки-ротана *Perccottus glenii* // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2016. № 1. С. 99–106.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Голованова И.Л. Влияние скорости нагрева воды на термоустойчивость и пищеварительные карбогидразы карпа *Cyprinus carpio* (L.) в различные сезоны года // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2011. № 1. С. 82–86.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2012. № 2. С. 70–75.
- Голованов В.К. Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Головкина Е.И., Некрутов Н.С. Динамика активности ацетилхолинэстеразы и водорастворимых белков в головном мозге рыб при разных скоростях нагрева в летний сезон года // Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Эксперим. биология. 2015. № 12. С. 116–123.
- Головина Н.А. Кровь как диагностическая система физиологического состояния организма / Н.А. Головина // Первый конгресс ихтиологов России: сб. тез. докл. / АЗНИИРХ. Астрахань, 1997. С. 215–216.
- Житенева Л.Д., Рудницкая О.А., Калюжная Т.И. Ихтиогематология. Ростов-на-Дону, 2004. 256 с.
- Житенева Л.Д., О.А. Рудницкая, Т.И. Калюжная Эколого-гематологические характеристики некоторых видов рыб. Справочник Ростов-на-Дону, 1997. 149 с.
- Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Середняков В.Е., Нестерова Т.А. Экологическая пластичность гематологических показателей пресноводных костистых рыб // Физиология и биохимия водных животных / [отв. ред. Г. М. Чуйко]. Ярославль : Канцлер, 2015. (РАН, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. Труды ; вып. 72(75), 2015). С. 16–29.
- Иванов А.А. Физиология рыб / А.А. Иванов. М.: Мир, 2003. 284с.
- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. Сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб М., 1983. 110 с.
- Капшай Д.С., Голованов В.К. Эколого-физиологические и биохимические механизмы адаптаций рыб в сублетально высоких температурах // Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов. Материалы Всероссийской конференции с международным участием (Борок, 22–27 сентября 2012 г.) Кострома: “Костромской печатный дом”, 2012. С. 170–172.
- Клиге Р.К., Данилов И.Д., Конищев В.Н. История гидросферы. М.: Научный мир, 1998. 368 с.
- Маслова М.Н., Резник Н. Угнетение холинэстеразной активности в мозге крыс фосфорорганическими ингибиторами с различной степенью гидрофобности // Укр. биохим. журнал. 1976. Т. 48, № 4. С. 450–454.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. и др. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды М.: Наука, 2001. 126 с.
- Михкиева В.С., Богдан В.В. К вопросу об определении активности холинэстеразы в мышечной и нервной ткани пресноводных рыб // Экологическая биохимия животных. Петрозаводск. Наука. 1978. С. 97–103.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор) // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 7–69.
- Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биол. внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.
- Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека. Л.: Наука, 1969. С. 192–196.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 238 с.
- Чуйко Г.М. Биомаркеры в гидроэкотоксикологии: принципы, методы и методология, практика использования. Гл XV. // Экологический мониторинг. Часть VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем: Учебное пособие / Под ред. проф. Д.Б. Гелашвили, проф. Г.В. Шургановой. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2014. С. 310–326.
- Чуйко Г.М. Сравнительно-биохимическое исследование холинэстераз пресноводных костистых рыб бассейна Рыбинского водохранилища: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2004. 40 с.
- Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Холинэстеразы пресноводных костистых рыб // Физиология и токсикология пресноводных животных. Сборн. статей. Рыбинск: Издательство ОАО “Рыбинский дом печати”, 2007. С. 100–139.

- Чуйко Г.М., Козловская В.И. Сезонные изменения активности ацетилхолинэстеразы мозга окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Физиология и токсикология гидробионтов. Ярославль: ЯрГУ, 1989. С. 27–38.
- Achta M.S., Pal A.K., Sahu N.P., Ciji A., Mahanta P.C. Thermal tolerance, oxygen consumption and haemato-biochemical variables of *Tor putitora* juveniles acclimated to five temperatures // Fish Physiol. Biochem. 2013. Vol. 39, № 6. P. 1387–1398.
- Alabaster J.S., Lloyd R. Water quality criteria for freshwater fish. L.: FAO and Butterworth Scientific., 1980. 344 p.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Env. Biol. Fishes. 2000. Vol. 58, № 3. P. 237–275.
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein-dye binding // Analytic. Biochem. 1976. Vol. 72, № P. 248–254.
- Chuiko G.M., Podgornaya V.A., Zhelnin Y.Y. Acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase activities in brain and plasma of freshwater teleosts: cross-species and cross-family differences // Comp. Biochem. Physiol. 2003. Part B. Vol. 135B, № 1. P. 55–61.
- Ellmann G.L., Courtney K.D., Andres V. et al. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholine-esterase activity // Biochem. Pharmacol. 1961. Vol. 7, № 2. P. 91–95.
- Golovanov V.K. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // J. Ichthyology. 2013. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V.K., Smirnov V.K. Influence of the water heating rate upon thermal tolerance in common carp (*Cyprinus carpio* L.) during different seasons // J. of Ichthyology. 2007. Vol. 47, № 7. P. 538–543. DOI: 10.1134/S0032945207070089
- Golovanova I. L., Golovanov V. K., Smirnov A. K., Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater fish // Fish Physiol. Biochem.. 2013. Vol. 39, № 6. P. 1497–1504.
- Golovanova I.L., Kuzmina V.V. Golovanov V.K. Exposure to high temperatures on the digestive hydrolases goldfish *Carassius auratus* L. // J. of Ichthyology. 2002. Vol. 42, №. 1. P. 115–123.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Klyashtorin L.B., Lyubushin A.A. Cyclic climate changes and fish productivity. M.: VNIRO Publishing, 2007. 224 p.
- Schmidt-Nielsen K. Animal Physiology. Adaptation and Environment. Cambridge (U.K.): Cambridge University. 1979. 416 p.

REFERENCES

- Achta M.S., Pal A.K., Sahu N.P., Ciji A., Mahanta P.C. 2013. Thermal tolerance, oxygen consumption and haemato-biochemical variables of *Tor putitora* juveniles acclimated to five temperatures // Fish Physiol. Biochem. Vol. 39, № 6. P. 1387–1398.
- Alabaster J.S., Lloyd R. 1980. Water quality criteria for freshwater fish. L.: FAO and Butterworth Scientific. 344 p.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Env. Biol. Fishes. Vol. 58, № 3. P. 237–275.
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein-dye binding // Analytic. Biochem. Vol. 72, № P. 248–254.
- Chuiko G.M. 2014. Biomarkery v gidrojekotoksikologii: principy, metody i metodologiya, praktika ispol'zovaniya. [Biomarkers in hydroecotoxicology: principles, methods and methodology, practice use.] Gl XV. // V kn. Jekologicheskij monitoring. Chast' VIII. Sovremennye problemy monitoringa presnovodnyh jekosistem: Uchebnoe posobie / Pod red. prof. D.B. Gelashvili, prof. G.V. Shurganovoj. Nizhnij Novgorod: Izd-vo Nizhegorodskogo gosuniversiteta. S. 310–326. [In Russian]
- Chuiko G. M. 2004. Sravnitel'no-biohimicheskoe issledovanie holinjesteraz presnovodnyh kostistyh ryb bassejna Rybinskogo vodohranilishha [Comparative biochemical cholinesterase freshwater bony fishes of the Rybinsk Reservoir Basin]: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. SPb. 40 s. [In Russian]
- Chuiko G.M., Kozlovskaya V.I. 1989. Sezonnye izmeneniya aktivnosti acetilholinjesterazy mozga okunja (*Perca fluviatilis* L.) [Seasonal changes in brain acetylcholinesterase activity perch (*Perca fluviatilis* L.)] // Fiziologiya i toksikologiya gidrobiontov. Jaroslavl': JarGU. S. 27–38. [In Russian]
- Chuiko G.M., Podgornaya V.A. 2007. Holinjesterazy presnovodnyh kostistyh ryb [Cholinesterase freshwater bony fishes] // Fiziologiya i toksikologiya pre-snovodnyh zhivotnyh. Sborn. statej. Rybinsk: Izdatel'stvo OAO "Rybinskij dom pečati". S. 100–139. [In Russian]
- Chuiko G.M., Podgornaya V.A., Zhelnin Y.Y. 2003. Acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase activities in brain and plasma of freshwater teleosts: cross-species and cross-family differences // Comp. Biochem. Physiol. Part B. Vol. 135B, № 1. P. 55–61.
- Ellmann G.L., Courtney K.D., Andres V. et al. 1961. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholine-esterase activity // Biochem. Pharmacol. Vol. 7, № 2. P. 91–95.
- Golovanov V.K. 2013a. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // J. of Ichthyology. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V. K. 2013b. Temperaturnye kriterii zhiznedeiatel'nosti presnovodnykh ryb. [Temperature criteria of the life activity of freshwater fish]. M: POLIGRAF-PLUS. 300 s. [In Russian]

- Golovanov V.K., Chujko G.M., Podgornaja V.A., Golovkina E.I., Nekrutov N.S. 2015. Dinamika aktivnosti acetilholinesterazy i vodorastvorimyh belkov v golovnom mozge ryb pri raznyh skorostyah nagreva v letnij sezon goda [Dynamics of activity of acetylcholinesterase and water-soluble proteins in the brain of the fish at different heating rates during the summer season of the year] // Trudy Karel. NC RAN. Ser. Jeksperiment. biologija. № 12. S. 116–123. [In Russian]
- Golovanov V.K., Smirnov V.K. 2007. Influence of the water heating rate upon thermal tolerance in common carp (*Cyprinus carpio* L.) during different seasons // J. of Ichthyology. Vol. 47, № 7. P. 538–543. DOI: 10.1134/S0032945207070089
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Golovanova I.L. 2011. Vlijanie skorosti nagreva vody na termoustojchivost' i pishhevaritel'nye karbogidrazy karpa *Cyprinus carpio* (L.) v razlichnye sezony goda [Effect of water heating rate on the thermal stability and food-preliminary carbohydrases carp *Cyprinus carpio* (L.) in different seasons] // Vestnik AGTU. Serija: Rybnoe hozjajstvo. № 1. S. 82–86. [In Russian]
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Kapshaj D.S. 2012. Okonchatel'no izbiraemye i verhnije letal'nye temperatury u molodi nekotoryh vidov presnovodnyh ryb [Comparative analysis of the final selected and the upper lethal temperature in the young of some species of freshwater fish] // Trudy Karel. NC RAN. Ser. Jeksperimental'naja biologija. № 2. S. 70–75. [In Russian]
- Golovanov V.K., Zabolotkina E.A., Nekrutov N.S., Gracheva E.L. 2016. Vlijanie vysokoj temperatury na pokazateli krovi u molodi serebrjanogo karasja *Carassius auratus* i goloveshki-rotana *Perccottus glenii* [Effect of high temperature on blood parameters in juvenile goldfish *Carassius auratus* and Amur sleeper *Perccottus glenii*] // Vestnik AGTU. Serija: Rybnoe hozjajstvo. № 1. S. 99–106. [In Russian]
- Golovanova I.L., Golovanov V.K., Smirnov A.K., Pavlov D. D. 2013. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater fish // Fish Physiol. Biochem. V. 39. № 6. P. 1497–1504.
- Golovanova I.L., Kuzmina V.V., Golovanov V.K. 2002. Exposure to high temperatures on the digestive hydrolases goldfish *Carassius auratus* L. // J. of Ichthyology. Vol. 42, № 1. P. 115–123.
- Golovina N.A. 1997. Krov' kak diagnosticheskaja sistema fiziologicheskogo sostojanija organizma [The blood as a diagnostic system of the physiological state of an organism] // Pervyj kongress ihtiologov Rossii: sb. tez. dokl. / AzNIIRH. Astrahan', S. 215–216. [In Russian]
- Ivanov A.A. 2003. Fiziologija ryb [Fish Physiology] / M.: Mir. 284s. [In Russian]
- Ivanova N.T. 1983. Atlas kletok krovi ryb. Sravnitel'naja morfologija i klassifikacija formennyh jelementov krovi ryb [Atlas fish blood cells. Comparative morphology and classification of blood cells of fish] M. 110 s. [In Russian]
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Kapshaj D.S., Golovanov V.K. 2012. Jekologo-fiziologicheskie i biohimicheskie mehanizmy adaptacij ryb v subletal'no vysokih temperaturah [Ecological and physiological and biochemical mechanisms of adaptation in fish sublethal high temperatures] // Fiziologicheskie, biohimicheskie i molekularno-geneticheskie mehanizmy adaptacij gidrobiontov. Materialy Vserossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem (Borok, 22–27 sentjabrja 2012 g.) Kostroma: "Kostromskoj pechatnyj dom", S. 170–172. [In Russian]
- Klige R.K., Danilov I.D., Konishhev V.N. 1998. Istoriya gidrosfery. [The history of the hydrosphere.] M.: Nauchnyj mir. 368 s. [In Russian]
- Klyashtorin L.B., Lyubushin A.A. Cyclic climate changes and fish productivity. M.: VNIRO Publishing, 2007. 224 p.
- Maslova M.N., Reznik N. 1976. Ugnetenie holinjesteraznoj aktivnosti v mozge krys fosfororganicheskimi ingibitorami s razlichnoj stepen'ju gidrofobnosti [Inhibition of cholinesterase activity in the brains of rats organophosphorus inhibitors with varying degrees of hydrophobicity] // Ukr. biohim. zhurnal. T. 48, № 4. S. 450–454. [In Russian]
- Mihkijeva V.S., Bogdan V.V. 1978. K voprosu ob opredelenii aktivnosti holinjesterazy v myshechnoj i nervnoj tkanjah presnovodnyh ryb [On the determination of cholinesterase activity in muscle and nerve tissue freshwater fish] // Jekologicheskaja biohimija zhivotnyh. Petrozavodsk. Nauka. S. 97–103. [In Russian]
- Mikrjakov V.R., Balabanova L.V., Zabolotkina E.A. i dr 2001. Reakcija immunoj sistemy ryb na zagryaznenie vody toksikantami i zakislenie sredy [The reaction of the immune system of fish toxicants to water pollution and acidification] / M.: Nauka. 126 s. [In Russian]
- Morduhaj-Boltovskoj F.D. 1975. Problema vlijanija teplovyh i atomnyh jelektrostantsij na gidrobiologicheskij rezhim vodoemov (obzor) [The problem of the effect of thermal and nuclear power plants in the hydrobiological regime of reservoirs (review)] // Jekologija organizmov vodohranilishh-ohladiatelej. L.: Nauka. S. 7–69. [In Russian]
- Schmidt-Nielsen K. 1979. Animal Physiology. Adaptation and Environment. Cambridge (U.K.): Cambridge University. 416 p.
- Smirnov A.K., Golovanov V.K. 2004. Vlijanie razlichnyh faktorov na termoustojchivost' serebrjanogo karasja *Carassius auratus* L. [Influence of various factors on the thermal stability of the goldfish *Carassius auratus* L.] // Biol. vnutr. vod. № 3. S. 103–109. [In Russian]
- Ugolev A.M., Iezuitova N.N. 1969. Opredelenie aktivnosti invertazy i drugih disaharidaz [Determination of invertase and other disaccharidases] // Issledovanie pishhevaritel'nogo apparata u cheloveka. L.: Nauka. S. 192–196. [In Russian]
- Ugolev A.M., Kuz'mina V.V. 1993. Pishhevaritel'nye processy i adaptacii u ryb. [Digestive processes and the adaptation of fish.] SPb.: Gidrometeoizdat. 238 s. [In Russian]

- Zabotkina E.A., Lapirova T.B., Serednjakov V.E., Nesterova T.A. 2015. Jekologicheskaja plastichnost' gematologicheskikh pokazatelej presnovodnyh kostistyh ryb [Ecological plasticity of hematological parameters of freshwater bony fishes] // Fiziologija i biohimija vodnyh zhivotnyh / [otv. red. G. M. Chujko]. Jaroslavl' : Kancler. (RAN, Institut biologii vnutrennih vod im. I. D. Papanina. Trudy ; vyp. 72(75). S. 16–29. [In Russian]
- Zhiteneva L.D. Rudnickaja O.A., Kaljuzhnaja T.I. 1997. Jekologo-gematologicheskie harakteristiki nekotoryh vidov ryb. Spravochnik [Ecological and hematologic characteristics of some species of fish. Directory] / Rostov-na-Donu. 149 s. [In Russian]
- Zhiteneva L.D. Rudnickaja O.A., Kaljuzhnaja T.I. 2004. Ihtiogematologija. [Ichtiogematology.] Rostov-na-Donu. 256 s. [In Russian]

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INDICATORS OF JUVENILE CYPRINIDS FISH DURING AMBIENT TEMPERATURE RISE

N. S. Nekrutov, V. K. Golovanov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742, Borok, Russia,
e-mail: nikita.nekrutov@mail.ru*

Physiological and biochemical (the activity of acetylcholinesterase (AChE) and water-soluble protein (VSP) of the brain, and the activity of glycosidases (maltase and amylolytic activity) in the intestinal membrane) and haematological parameters in normal and increasing the ambient temperature at different rates (0.08, 4.0, 8.0, 14.0, 25.0 and 40.0°C/h) were analyzed for example juveniles of 3 species of fish family Cyprinidae: roach *Rutilus rutilus* (L.), carp *Cyprinus carpio* L. and goldfish *Carassius auratus* (L.), acclimated to a temperature of 20–22°C. AChE activity and the content VSP of juvenile roach when water heating rate of 0.08°C/h is not different from the control, indicating that adaptation to the rise in temperature. However, further increase in the heating rate of 4 to 25°C/h results in growth and AChE activity content VRB reflecting stress reaction on fish-sharp increase the water temperature. It was found that short-term fasting does not affect the thermal stability of carp fingerlings. When the rate of heating water 8°C/h maltase activity increased only in the hungry fish, amilolytic activity only in well-feed. It was found that changes in white blood of goldfish (decrease in the relative number of lymphocytes and increase of immature neutrophils) correspondspond nonspecific response to stress factors and changes in red blood cells (increasing the number of amitosis among red blood cells) are a compensatory response to the evolving hypoxia. The obtained data can be used for estimating fish reactions to different levels of the heat load in the waterbodies.

Keywords: fish, acclimation temperature, water heating, critical thermal maximum, enzyme, acetylcholinesterase, the content of water-soluble protein, glycosidase, amylolytic activity, activity of maltase, hematology, red blood, white blood

СПОНТАННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ В НЕЗНАКОМОЙ ОБСТАНОВКЕ

В. А. Непомнящих, Н. А. Панкова, Е. А. Осипова, Е. И. Извеков, В. В. Павлова, В. В. Крылов

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

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,

e-mail: nepom@ibiw.yaroslavl.ru

У водных беспозвоночных и рыб, оказавшихся в незнакомой обстановке, наблюдается спонтанное поведение. Оно проявляется независимо от внешних сигналов, которые лишь модифицируют его. Спонтанное поведение организовано: оно состоит из набора стратегий, которые сменяют одна другую в ходе поведения. Каждая стратегия представляет собой серию повторяющихся однотипных действий. Нами показано, что рыбы, относящиеся к разным отрядам и занимающие разные экологические ниши, используют в незнакомой обстановке одинаковые стратегии. Еще одно свойство поведения, общее для рыб разных видов – то, что они чередуют несколько стратегий вместо того, чтобы придерживаться какой-либо одной стратегии. Это чередование происходит спонтанно, даже в отсутствие внешних пусковых стимулов. Возможно, такая спонтанная организация поведения помогает исследовать незнакомую среду.

Ключевые слова: водные животные, спонтанное поведение, незнакомая обстановка.

ВВЕДЕНИЕ

Большинство водных животных, от простейших до рыб и амфибий, обычно относят к категории «низших», в противоположность высшим животным, млекопитающим. Согласно традиционным и до сих пор широко распространенным взглядам, поведение низших животных определяется в основном генетически детерминированными программами, которые диктуют животному, как и когда реагировать на внешние стимулы – релизеры [Tinbergen, 1951]. Даже если поведение формируется в результате обучения, оно все равно представляет собой детерминированную реакцию на условный стимул.

Однако в поведении любой особи всегда присутствует внешне бессмысленная изменчивость, которую нельзя объяснить изменениями мотивации или внешних стимулов, утомлением, привыканием или обучением. Несмотря на это, её изучение долгое время оставалось за рамками этологических исследований. Причина состоит в том, что эта изменчивость обычно рассматривалась как следствие “помех”, “шума” – случайных внешних воздействий и случайных же вариаций активности нервной системы, не существенных для понимания механизмов поведения.

Однако исследования последних десятилетий показали, что спонтанная изменчивость поведения, в том числе водных животных, не только не может быть сведена к действию случайных помех, но и важна для поведенческой адаптации.

Напротив, как наличие, так и диапазон изменчивости определяются нервной системой. Эти спонтанные вариации поведения помогают животному приспосабливаться к меняющейся и часто непредсказуемой водной

среде. Примером может служить поведение брюхоногих моллюсков аплизий *Aplysia californica* Cooper (Aplysiidae, Opisthobranchia), которых в эксперименте кормили полосками водной растительности стандартной длины и ширины. Аплизии поглощают пищу в ходе циклических движений радулы (элемента ротового аппарата моллюска). В течение каждого цикла моллюск поглощает часть полоски. Несмотря на стандартные размеры полоски, длительности последовательных циклов различаются более чем на порядок. В результате и длина части полоски поглощенной за один цикл, варьирует в такой же степени [Lum et al., 2005].

Изменчивость циклов определяется не случайными неконтролируемыми изменениями внешней стимуляции (или не только ими), а спонтанной активностью центрального водителя ритма в нервной системе, управляющего движениями радулы [Proekt et al., 2008]. Эта спонтанная изменчивость обеспечивает эффективное поглощение съедобных растений при минимальной сенсорной информации о них – что и требуется в естественной среде обитания аплизии. Математическое моделирование показало, что расширение диапазона изменчивости длительности циклов приводит к расширению диапазона длины, ширины и плотности полосок еды, с которыми может справиться моллюск [Proekt et al., 2008]. Кроме того, эта изменчивость может быть полезна для аплизии не только сама по себе: она, возможно, служит и для обучения. Было показано, что при поедании полоски продолжительность циклов постепенно стабилизируется. Это может означать, что моллюск находит оптимальную продолжительность цикла методом

проб и ошибок, а затем поддерживает эту продолжительность [Brezina et al., 2006].

Помимо адаптации к конкретной задаче, изменчивость поведения позволяет животному исследовать общие свойства окружающего мира и свою способность влиять на него. Организму надо “знать”, насколько внешняя стимуляция зависит от его действий. Вариации поведения позволяют животному найти те действия, которые изменяют внешнюю стимуляцию, и, таким образом, оценить возможности своего влияния на внешнюю среду [Brembs, 2009].

Изменчивость характерна и для поведения животного, впервые оказавшегося в совершенно незнакомой среде (например, если его впервые помещают в экспериментальную установку), даже если в этой среде отсутствуют какие-либо стимулы, действием которых можно было бы объяснить вариации поведения.

В данной работе мы покажем, что спонтанность поведения в незнакомой обстановке не означает, что последнее совершенно случайно и непредсказуемо. Напротив, оно организовано определенным образом: в нем мож-

но выделить “стратегии” – последовательности действий, порождаемые тем или иным алгоритмом. В незнакомой обстановке у одной и той же особи могут чередоваться несколько стратегий.

Мы рассмотрим также возможные поведенческие механизмы, которыми может объясняться это чередование, а также его значение для освоения водным животным новой среды. В поведении животных могут наблюдаться стратегии разной степени сложности. Мы рассмотрим только самые простые из них, заключающиеся в том, что животное в течение некоторого времени повторяет однотипные действия. Эти стратегии легче выявить в эксперименте и, кроме того, они свойственны организмам самого разного эволюционного уровня. Стратегия, состоящая в повторении каких-либо действий, может чередоваться с другой столь же простой стратегией, в соответствии с которой повторяются уже другие действия. При описании стратегий мы используем как литературные данные, так и собственные результаты, в том числе ранее не публиковавшиеся.

СПОНТАННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Хорошо изученным примером спонтанной организации поведения в незнакомой обстановке могут служить передвижения личинок данио рерио *Danio rerio* Hamilton (Cyprinidae). Личинок в возрасте 5 дней помещали в чашку Петри. Чашка была равномерно освещена, а в экспериментальной установке отсутствовали какие-либо ориентиры, которые могли бы указывать личинкам направление движения. Личинки передвигаются дискретными бросками с частотой примерно один раз в секунду. Между бросками личинка поворачивает на некоторый угол, причем направление последовательных поворотов выбирается личинкой случайно. Повороты влево следуют серией, после которой начинается серия поворотов вправо, сменяющаяся в свою очередь серией поворотов влево и т.д. Типичная серия состоит из 5–10 поворотов в одну сторону и продолжается 5–10 с. В результате траектория движения личинок представляет собой чередование дуг, изогнутых вправо и влево [Dunn, 2015].

Можно было бы предположить, что такая организация передвижений вызвана реакциями личинок на стенки чашки Петри, однако оказалось, что это не так. На препаратах личинок с парализованной мускулатурой, но intactной нервной системой регистрировали электрическую активность мотонейронов, ин-

нервирующих плавательную мускулатуру. Расшифровка этой активности показала, что мотонейроны запускают серии правых и левых “поворотов” и у неподвижной личинки, без изменений внешней стимуляции от стенок чашки. При этом число направленных в одну сторону “поворотов” в сериях, а также продолжительность самих серий соответствовала тому, что наблюдалось у свободно плавающих личинок.

Кроме того, у личинок были обнаружены две группы нейронов, симметрично расположенных в правой и левой половинах заднего мозга. Эти группы проявляют спонтанную активность, причем каждая из них оказывает тормозное воздействие на активность противоположной группы. Увеличение спонтанной активности нейронов правой группы совпадало во времени с сигналом мотонейронов, вызывающим “поворот” неподвижной личинки вправо, и наоборот. Если нейроны правой или левой группы искусственно раздражали электродами, то это вызывало “поворот” в соответствующую сторону.

Наконец, в отдельной серии экспериментов часть нейронов в правой или левой группе инактивировали с помощью лазера, а затем наблюдали свободное плавание прооперированных личинок. У них преобладали повороты

в сторону, противоположную инактивированной группе нейронов [Dunn, 2015].

Все эти данные показывают, что формирование серий поворотов, направленных в одну сторону, и чередование этих серий у личинок данио рерио действительно происходит спонтанно, под влиянием центрального осциллятора, а не в ответ на внешнюю стимуляцию.

Чередование серий поворотов вправо и влево обнаружено и у окунеобразной рыбы кулии *Kuhlia mugil* Forster (Kuhliidae). Из-за этой зависимости рыбы двигались петлями, направление которых со временем менялось, т.е. серии поворотов вправо сменялись сериями поворотов влево [Gautrais et al., 2009].

Помимо связи между последовательными поворотами, спонтанная организация поведения в однородной среде проявляется и в виде так называемого прерывистого поиска, состоящего из чередования двух фаз. В течение одной из фаз (перемещение) животное передвигается быстро и относительно прямо, а другая фаза (обследование) заключается в медленном движении с частыми сменами направления. Такая организация поведения известна у многих организмов, включая рыб [Непомнящих, 2000 (Nepomnyashchikh, 2000)]. Нейрофизиологический механизм чередования фаз прерывистого поиска не изучен. Однако чередование фаз реалистически воспроизводится математическими моделями, которые

объясняют чередование спонтанной активностью центрального осциллятора в нервной системе [Nepomnyashchikh, Podgornyj, 2003; Nepomnyashchikh et al., 2008].

Для разных форм поведения, рассмотренных в этом разделе, характерны общие черты:

1. Переключения между разными действиями (между поворотами в разные стороны, между перемещением и поиском) происходят спонтанно, так как во внешней среде отсутствуют факторы, которые могли бы стимулировать переключение.

2. Последовательность действий не является абсолютно случайной. Однотипные действия повторяются сериями. Это очевидно в случае правых и левых поворотов у личинок данио рерио. Однако и фазы прерывистого поиска можно рассматривать с такой же точки зрения: перемещение – как серию движений в одном и том же направлении, а поиск – как серию поворотов безотносительно от их направления.

3. Серии однотипных действий означают, что поведение животных в однородной среде не только спонтанно, но и организовано. Эта организация заключается в том, что на протяжении некоторого отрезка времени животное придерживается определенной стратегии, которая затем сменяется другой стратегией.

СПОНТАННАЯ СМЕНА РЕАКЦИИ НА ВНЕШНИЙ СТИМУЛ

В предыдущем разделе рассматривалось спонтанное поведение в однородной среде, где отсутствовали объекты, которые могли бы повлиять на изменения этого поведения. Однако если в среде присутствуют постоянные, не меняющиеся ориентиры, поведение животного по отношению к ним не обязательно постоянное. Примером могут служить золотые рыбки *Carassius auratus* L. (Cyprinidae). Рыб помещали в кольцевой коридор, на белой стенке которого имелся единственный ориентир – вертикальная черная полоса. Двигаясь по периметру коридора, рыбы постоянно проплывали мимо ориентира. При этом они с большей вероятностью разворачивались около ориентира на 180° при встрече с ним, если при предыдущей

встрече уже происходил разворот. Если же при очередной встрече рыба проплывала мимо, не обращая внимания на ориентир, то и при следующей встрече вероятность разворота снижалась. В результате развороты у ориентира, как и проходы мимо него, повторялись сериями [Непомнящих, 2000 (Nepomnyashchikh, 2000)].

Таким образом, в поведении животных по отношению к одинаковым объектам в среде также наблюдается спонтанная организация, заключающаяся в чередовании разных стратегий. В приведенных примерах одна из стратегий заключается в повторении определенных действий по отношению к одинаковым объектам, а другая – в игнорировании тех же самых объектов.

ЧЕРЕДОВАНИЕ НЕСКОЛЬКИХ СТРАТЕГИЙ

До сих пор мы рассматривали организацию поведения, заключающуюся в чередовании двух альтернативных стратегий. Однако у животных в одной и той же обстановке могут чередоваться и несколько стратегий, причем на протяжении нескольких минут. Идентификацию и количественный анализ стратегий

легче осуществить в таких условиях, которые позволяют разделить поведение животного на дискретные действия. В частности, для этой цели можно использовать радиальные лабиринты, состоящие из нескольких слепых коридоров, симметрично расходящихся от центральной площадки. В радиальном лабиринте

передвижения животного можно свести к последовательности дискретных действий: посещений коридоров лабиринта. Многие исследователи использовали такие лабиринты для исследования поведения водных членистоногих [Shuranova, 2008; Ramey et al., 2009; Balci et al., 2014] и рыб различных видов [Roitblat et al., 1982; Hughes, Blight, 1999; Sison, Gerlai, 2010; Grossman et al., 2011; Osipova et al., 2016a,b]. Однако в этих экспериментах учитывались обобщенные характеристики поведения, такие как двигательная активность или скорость обнаружения пищи в лабиринте, тогда как конкретные последовательности посещений коридоров лабиринта чаще всего не анализировались. Лишь в немногих публикациях можно найти описание таких последовательностей. Например, у двух видов рыб, пятнадцатиглой колюшки *Spinachia spinachia* L. (Gasterosteidae) и темнополой зеленушки *Crenilabrus melops* L. (Labridae), была обнаружена стратегия поиска пищи в радиальном лабиринте с восемью коридорами: обход лабиринта по часовой стрелке или против неё, с тенденцией посещать каждый третий коридор [Hughes, Blight, 1999]. Систематический обход всех коридоров по периметру наблюдался при поиске пищи у сиамской бойцовой рыбки *Betta splendens* Regan (Osphronemidae) [Roitblat et al., 1982]. Однако попытки проследить чередование нескольких стратегий в лабиринте, насколько нам известно, ранее не предпринимались.

Мы исследовали чередование стратегий у рыб в лабиринте с четырьмя коридорами, расходящимися от центральной площадки под прямым углом друг к другу. Лабиринт белого цвета был освещен рассеянным белым светом без теней. В лабиринте и вне его отсутствовали какие-либо ориентиры, которые позволяли бы рыбам отличать один коридор от другого. Каждую особь помещали в лабиринт по отдельности и вели видеозапись её передвижений, в разных сериях экспериментов, от 15 до 25 мин. За очень редкими исключениями, рыбы никогда не возвращались в тот же коридор, из которого только что вышли в центр лабиринта. При обработке данных коридоры были пронумерованы по часовой стрелке (1, 2, 3, 4) и описание поведения рыб сводилось к последовательности посещавшихся коридоров (детальное описание методики см.: [Osipova et al., 2016a,b]).

Мы обнаружили у взрослых особей да- нио рерио чередование нескольких стратегий: челночные переходы между смежными коридорами, челночные переходы между противо-

положными коридорами, а также обходы лабиринта по периметру, по часовой стрелке или против неё [Red'ko et al., 2015].

Челночные переходы заключались в повторяющихся посещениях каких-либо двух коридоров, смежных или противоположных. Эти переходы выявляли следующим образом. Последовательность посещения коридоров рыбой делили на перекрывающиеся тройки посещений. Например, пусть имеется последовательность:

32434312123414321212.

В этой последовательности 324 – первая тройка, 243 – вторая, 434 – третья и т.д. Если рыба, выйдя из коридора n , возвращается в коридор $n-1$ (например, 121), то эта тройка посещений обозначается единицей, а в противном случае – нулем. В итоге последовательность посещений коридоров превращается в двоичную:

**001100110001000111

(звездочками указаны два первых посещения в приведенной выше последовательности). Если челночные переходы имеют неслучайную тенденцию следовать одно за другим, то единицы должны следовать сериями, разделенными сериями нулей. Статистическую значимость наличия серий проверяли для каждой особи отдельно с помощью статистического критерия серий. При использовании этого критерия вычисляется показатель z . Отрицательные значения z указывают на тенденцию повторять однотипные действия сериями, положительные значения – на тенденцию чередовать разные действия, а его нулевое значение соответствует случайной последовательности действий. Для каждой особи вычисляли среднее значение z и проверяли статистическую значимость его отличия от нуля согласно критерию серий.

Обходы лабиринта выявлялись аналогичным образом. Последовательность посещений коридоров также делилась на перекрывающиеся тройки. В данном случае единицей обозначалась тройка, в которой рыба обходила коридоры лабиринта по часовой стрелке или против неё (например, 123 или 432). В противном случае тройка обозначалась нулем. В результате приведенная выше последовательность посещений преобразовывалась в:

**000000001110111000.

Отличие этой последовательности от случайного сочетания единиц и нулей также проверяли с помощью критерия серий. Наблюдались также посещения коридоров в случайном порядке, не относящиеся к приведен-

ным выше стратегиям (например, 2432314124...).

Не у каждой особи данио рерио обнаруживались все перечисленные выше стратегии. Однако у большинства особей наблюдалась смена стратегий в непродолжительных (15–25 мин) экспериментах. При этом обходы, челночные передвижения и случайные последовательности наблюдались в течение всего эксперимента.

Например, рыба могла обходить коридор в начале наблюдения, затем перейти к челночным перемещениям между парой коридоров, затем к таким же перемещениям между другой парой, снова начать обход и т.д.

Типичный фрагмент записи посещения коридоров выглядел следующим образом:

4343434312341234123**121212121212**143213412
1423421424312434**2424242424242424**432143214
321432.

Здесь челночные передвижения выделены жирным шрифтом, а обходы подчеркнуты.

СВЯЗЬ СТРАТЕГИЙ С АСИММЕТРИЕЙ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ

У рыб, как и у многих других организмов, известна асимметрия поведенческих реакций. Известно, что она отражает асимметрию функций нервной системы и детерминирована генетически [Nepomnyashchikh, Izvekov, 2006; Dadda et al., 2012]. В частности, у данио рерио и расборы мы обнаружили асимметрию поворотов при выходе из очередного коридора в крестообразном лабиринте. Одни особи предпочитают поворачивать в коридор, находящийся справа, а другие особи чаще поворачивают в коридор слева. Это индивидуальное предпочтение сохраняется при повторных экспериментах с одними и теми же особями. В то же время, у этих же особей наблюдаются неслучайные серии челночных пе-

Случайная последовательность показана обычным шрифтом.

Аналогичное чередование стратегий в лабиринте в течение нескольких десятков минут в неизменной внешней обстановке обнаружено нами у нескольких видов рыб помимо данио рерио: расборы звездной *Danio margaritatus* (Roberts, 2007) и плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cyprinidae: Cypriniformes), трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae: Gasterosteiformes) и панцирной щуки *Lepisosteus oculatus* (Winchell, 1864) (Lepisosteidae: Lepisosteiformes). По-видимому, чередование стратегий мало зависит и от возраста рыб: оно наблюдалось нами у плотвы в возрасте от 10 дней до нескольких месяцев, а также у молоди и взрослых особей колюшки.

Следует заметить, что исследованные виды рыб не только относятся к разным отрядам, но и различаются по образу жизни. На этом основании можно предположить, что чередование стратегий представляет собой общее свойство поведения рыб.

Переходов между смежными коридорами, во время которых повороты влево и вправо чередуются, и, соответственно, никакой асимметрии наблюдаться не может. Анализ последовательности посещений коридоров показал, что асимметрия проявляется только во время обходов и случайных перемещений.

Таким образом, несмотря на то, что асимметрия является постоянным свойством нервной системы, её проявление непостоянно и зависит от текущей стратегии.

В ходе выполнения одной стратегии асимметрия используется в поведении рыб, а при выполнении другой стратегии оказывается подавленной.

ВОЗМОЖНЫЙ МЕХАНИЗМ ЧЕРЕДОВАНИЯ СТРАТЕГИЙ

Переход рыб от одних стратегий к другим и возвращение к уже выполнявшимся стратегиям в течение короткого эксперимента трудно объяснить изменениями их физиологического состояния, например, усилением голода, утомлением или привыканием. Трудно также представить, что у рыб имеется готовая генетически детерминированная программа для стратегий поведения в среде, где рыбам ранее бывать не приходилось. Скорее можно предположить, что стратегии формируются в ходе самого поведения в новой обстановке.

Одно из возможных объяснений форми-

рования и чередования стратегий может быть основано на концепции “внутренней мотивации” (intrinsic motivation) [Oudeyer, Kaplan, 2007; Gottlieb et al., 2013]. Эта мотивация побуждает животное учиться предсказывать результаты своих действий. Она присутствует у животного постоянно и не связана с удовлетворением каких-либо частных физиологических потребностей. Под влиянием этой мотивации животное выбирает какое-либо действие и предсказывает его результат: стимуляцию, полученную при выполнении действия. Затем оценивается ошибка предсказания: разность

между предсказанным и полученным результатами. Исходя из этой ошибки, предсказание корректируется и действие повторяется. Животное запоминает динамику изменений ошибки при повторении действия. Так как при повторении любое действие животного неизбежно варьирует, то варьируют и его результаты. Поэтому ошибка предсказания уменьшается постепенно. Чем быстрее уменьшается ошибка, тем, естественно, успешнее обучение. Если обучение идет успешно, то животное повторяет это действие снова и снова.

Если скорость уменьшения ошибки становится меньше некоторой пороговой величины, это означает, что результат действия предсказуем и в дальнейшем обучении нет смысла. В этом случае животное переключается на повторение другого действия. Переключение происходит и тогда, когда ошибка выше порога, но не снижается при повторении действия: это означает, что результат этого действия в данной обстановке непредсказуем, а потому его выполнение бессмысленно.

Результаты и ошибка предсказания того или иного действия со временем забываются. Поэтому животное может возвращаться к повторению действий, выполнявшихся в про-

шлом [Oudeyer, Kaplan, 2007].

На наш взгляд, подобным процессом можно было бы объяснить и смену стратегий у рыб. Например, у рыбы может формироваться предсказание результата поворота влево при выходе из очередного коридора. Для проверки предсказания повороты повторяются. Передвижения рыбы при поворотах и посещениях очередного коридора варьируют. Соответственно варьируют и результаты поворотов (стимуляция, полученная при последовательных посещениях коридоров), несмотря на то, что все коридоры одинаковы. Поэтому для уменьшения ошибки предсказания до порогового уровня может потребоваться многократное повторение поворотов, вследствие чего и наблюдается обход лабиринта по часовой стрелке. Когда ошибка предсказания достигает порога, рыба проверяет другое предсказание – о результатах поворотов вправо или переходов между какими-либо двумя коридорами. Соответственно выполняется новая стратегия, и процесс обучения повторяется. Со временем результаты выполнения той или иной стратегии забываются, поэтому рыба может вернуться к ней снова.

ЧЕРЕДОВАНИЕ СТРАТЕГИЙ И АДАПТАЦИЯ

Если спонтанная организация поведения важна для адаптации к внешней среде, то как на эту адаптацию влияют объединение отдельных действий в стратегии и чередование последних? Такая организация поведения может быть адаптивной в конкретной среде обитания того или иного вида животных. Например, личинки данио рерио питаются микроорганизмами, отфильтровывая их из воды во время плавания. В природных условиях личинки держатся в местах с высоким содержанием микроорганизмов, защищенных от хищников. Логично предположить, что личинкам следует посещать все участки своего убежища, но при этом не покидать его. При этом сенсорные возможности личинок недостаточно развиты для того, чтобы обеспечить эффективную ориентацию в пространстве. Математическое моделирование показало, что спонтанное чередование серий поворотов вправо и влево помогает решить эту задачу. В то же время, вероятность выхода за пределы убежища возрастает, если правые и левые повороты следуют один за другим в случайном порядке [Dunn, 2015].

Чередование перемещений и обследований в ходе прерывистого поиска также адаптивно в определенных обстоятельствах. Во время быстрого перемещения многие животные не способны обнаружить добычу [Kramer,

McLaughlin, 2001]. С другой стороны, при непрерывном медленном обследовании с частыми поворотами животное остается на ограниченном участке. Если добыча встречается редко и её местонахождение заранее неизвестно, это может привести к потере времени на участке, где добыча отсутствует. Математическое моделирование показывает, что при таких условиях чередование обследований и перемещений оказывается эффективным поисковым поведением [Bénichou et al., 2006; Bénichou et al., 2011].

Одна из обнаруженных нами стратегий рыб в крестообразном лабиринте – обходы по периметру – вероятно также адаптивна. Следует заметить, что в радиальных лабиринтах у многих животных наблюдается так называемое “спонтанное чередование” [Lennarz, 2008]. Оно заключается в следующем. Внешне последовательность посещений коридоров выглядит случайной, однако на деле животное при очередном посещении чаще выбирает те коридоры, которые не посещались дольше всего. Такое чередование наблюдается и в отсутствие внешних признаков, по которым можно было бы отличить один коридор от другого. В этом случае чередование объясняется тем, что животное ориентируется в лабиринте, запоминая последовательность своих передвижений

[Lalonde, 2002]. Адаптивное значение спонтанного чередования заключается в том, что оно позволяет быстрее исследовать незнакомую среду.

Способность к спонтанному чередованию обнаружена и у некоторых водных беспозвоночных. У двух видов крабов – *Callinectes sapidus* Rathbun (Portunidae) и *Uca pugnax* S.I. Smith (Ocypodidae) – последовательность посещения коридоров была практически случайной, тогда как у *Carcinus maenas* L. (Portunidae) наблюдалось спонтанное чередование [Ramey et al., 2009; Balci et al., 2014]. Обнаруженные нами обходы по периметру также способствуют посещению тех коридо-

ров, которые рыба не посещала дольше всего, но при этом не требуют запоминания пройденного пути: достаточно при выходе из очередного коридора поворачивать всегда в одну и ту же сторону. Как уже отмечалась выше, подобные стратегии используются и рыбами других видов при поиске пищи [Roitblat et al., 1982; Hughes, Blight, 1999].

Наконец, природная среда обитания может изменяться со временем. Соответственно, стратегии, уже выполнявшиеся в прошлом, могут привести к новым результатам. Поэтому повторение уже опробованных стратегий может оказаться адаптивным [Benureau, Oudeyer, 2015].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поведению водных животных, оказавшихся в незнакомой обстановке, свойственна определенная организация. Животное чередует две или несколько стратегий, каждая из которых представляет собой последовательность однотипных действий. Эта организация спонтанна: внешние ориентиры не предписывают животному, какие именно действия оно должно выполнять в тот или иной момент времени. Очевидно, что изучение спонтанных стратегий и закономерностей их смены позволит лучше понять механизмы, управляющие поведением. В частности, требуется найти ответы на следующие вопросы:

1. Рассмотренное выше поведение личинок данио рерио порождается осциллятором в заднем мозге рыб [Dunn, 2015]. В этом смысле его можно считать запрограммированным. Однако как объяснить выбор той или иной стратегии в лабиринте? Трудно предположить, что у животного есть готовые программы для разных ситуаций, в которые их ставит экспериментатор. Требуется понять, каким образом у животного формируются разные стратегии и как на их формирование влияет геометрия пространства, в котором оказалось животное.

2. Рыбы в наших экспериментах после челночных передвижений между двумя коридорами могут начать обход, но могут и переключиться на челночные передвижения между другой парой коридоров. Как животное выбирает очередную стратегию? В некоторых моделях поведения, основанного на внутренней мотивации [Gottlieb et al., 2013], предполагает-

ся, что при переключении на новые действия обычно выбирается то из них, которое в прошлом обеспечивало наиболее быстрое снижение ошибки предсказания. Кроме того, с некоторой вероятностью новое действие может быть выбрано случайно. Предстоит проверить, насколько эти предположения соответствуют поведению животных.

3. Известно, что в результате исследования незнакомой среды у животных формируется “когнитивная карта” этой среды. Такая карта формируется и у данио рерио при исследовании лабиринтов: рыбы запоминают взаимное расположение коридоров, даже если те не различаются по цвету или другим признакам [Grossman et al., 2011]. Наличие когнитивной карты позволяет рыбам быстрее обучаться в уже знакомой среде, например, запоминать путь к источнику пищи [Sison, Gerlai, 2010]. Помогает ли чередование стратегий сформировать такую карту?

4. В радиальных лабиринтах у грызунов и рыб наблюдаются одинаковые стратегии. Однако это еще не означает, что и в другой ситуации поведение грызунов и рыб будет схожим. Насколько разнообразие стратегий у животных, оказавшихся водной и той же незнакомой обстановке, зависит от уровня их эволюционного развития?

5. Как разнообразие спонтанных стратегий животного соотносится с другими его когнитивными способностями, включая способность к обучению?

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (гранты 15-04-06379_a, 16-01- 00223_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Непомнящих В.А. Изменчивость реакции на зрительный раздражитель у золотых рыбок *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61, № 2. С. 315–324.
Balci F., Ramey-Balci P.A., Ruamps. P. Spontaneous alternation and locomotor activity in three species of marine

- crabs: green crab (*Carcinus maenas*), blue crab (*Callinectes sapidus*), and fiddler crab (*Uca pugnax*) // *Journal of Comparative Psychology*. 2014. Vol. 128, № 1. P. 65–73.
- Bénichou O., Coppey M., Moreau M., Voituriez R. Intermittent search strategies: When losing time becomes efficient // *Europhysics Letters*. 2006. Vol. 75, № 2. P. 349–354.
- Bénichou O., Loverdo C., Moreau M., Voituriez R. Intermittent search strategies // *Reviews of Modern Physics*. 2011. Vol. 83, № 1. P. 81–129.
- Benureau F., Oudeyer P.Y. Diversity-driven selection of exploration strategies in multi-armed bandits // *Joint IEEE International Conference on Development and Learning and Epigenetic Robotics (ICDL-EpiRob)*, 2015 /IEEE, Providence, USA, 2015. P. 135–142.
- Brembs B. The importance of being active // *J. Neurogenetics*. 2009. Vol. 23, № 1. P. 120–126.
- Brezina M., Proekt A., Weiss K.R. Cycle-to-cycle variability as an optimal behavioral strategy // *Neurocomputing*. 2006. Vol. 69, № 10. P. 1120–1124.
- Dadda M., Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I., Bisazza A. Individual-level consistency of different laterality measures in the goldbelly topminnow // *Behav. Neuroscience*. 2012. Vol. 126, № 6. P. 845–849.
- Dunn T.W. Brain-wide neural dynamics underlying looming-evoked escapes and spontaneous exploration // *PhD Thesis*, Harvard Univ., Cambridge, MA, USA. 2015. 135 pp.
- Gautrais J., Jost Ch., Soria M., Campo A., Motsch S., Fournier R., Blanco S., Theraulaz G. Analyzing fish movement as a persistent turning walker // *J. Math. Biol.* 2009. Vol. 58, № 3. P. 429–445.
- Gottlieb J., Oudeyer P.Y., Lopes M., Baranes A. Information-seeking, curiosity, and attention: computational and neural mechanisms // *Trends in Cognitive Sciences*. 2013. Vol. 17, № 11. P. 585–593.
- Grossman L., Stewart A., Gaikwad S., Utterback E., Wu N., DiLeo J., Frank K., Hart P., Howard H., Kalueff A.V. Effects of piracetam on behavior and memory in adult zebrafish // *Brain Res. Bull.* 2011. Vol. 85, № 1. P. 58–63.
- Hughes R.N., Blight C.M. Algorithmic behaviour and spatial memory are used by two intertidal fish species to solve the radial maze // *Anim. Behav.* 1999. Vol. 58, № 3. P. 601–613.
- Kramer D.L., McLaughlin R.L. The behavioral ecology of intermittent locomotion // *American Zoologist*. 2001. Vol. 41, № 1. P. 137–153.
- Lalonde R. The neurobiological basis of spontaneous alternation // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2002. Vol. 26, № 1. P. 91–104.
- Lennarz R.C. The role of extramaze cues in spontaneous alternation in a plus-maze // *Learning and Behavior*. 2008. Vol. 36, № 2. P. 138–144.
- Lum C.S., Zhurov Yu., Cropper E.C., Weiss K.R., Brezina V. Variability of swallowing performance in intact, freely feeding *Aplysia* // *J. Neurophysiol.* 2005. Vol. 94, № 4. P. 2427–2446.
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // *Journal of Ichthyology*. 2006. Vol. 46, Suppl. 2. P. S235–S242.
- Nepomnyashchikh V.A., Podgornyy K.A. Emergence of adaptive searching rules from the dynamics of a simple nonlinear system // *Adaptive Behavior*. 2003. Vol. 11, № 4. P. 245–265.
- Nepomnyashchikh V.A., Popov E.E., Red'ko V.G. Biologically inspired model of adaptive searching behavior // *Optical Memory and Neural Networks*. 2008. Vol. 17, № 1. P. 69–74.
- Oudeyer P.-Y., Kaplan F. What is intrinsic motivation? A typology of computational approaches // *Frontiers in Neurobotics*. 2007. Vol. 1, № 6. P. 1–14.
- Osipova E.A., Nepomnyashchikh V.A., Krylov V.V., Chebotareva Yu.V. Exploratory behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) (Teleostei: Cyprinidae) in a maze after different magnetic impacts on embryos // *Inland Water Biology*. 2016a. Vol. 9, № 3. P. 306–309. DOI: 10.1134/S1995082916030172.
- Osipova E.A., Pavlova V.V., Nepomnyashchikh V.A., Krylov V.V. Influence of magnetic field on zebrafish activity and orientation in a plus maze // *Behav. Proc.* 2016b. Vol. 122, № 1. P. 80–86.
- Proekt A., Wong J., Zhurov Yu., Kozlova N., Weiss K.R., Brezina V. Predicting adaptive behavior in the environment from central nervous system dynamics // *PLoS ONE*. 2008. Vol. 3, № 11. e3678. P. 1–15.
- Ramey P.A., Teichman E., Oleksiak J., Balci F. Spontaneous alternation in marine crabs: Invasive versus native species // *Behav. Proc.* 2009. Vol. 82, № 1. P. 51–55.
- Red'ko V.G., Nepomnyashchikh V.A., Osipova E.A. Model of fish exploratory behavior in mazes // *Biologically Inspired Cognitive Architectures*. 2015. Vol. 13, № 1. P. 9–16.
- Roitblat H.L., Tham W., Golub L. Performance of *Betta splendens* in a radial arm maze // *Animal Learning and Behavior*. 1982. Vol. 10, № 1. P. 108–114.
- Shuranova Zh. Bilateral symmetry in crayfish behavioral reactions // *Acta Biologica Hungarica*. 2008. Vol. 59 (Suppl.). P. 163–172.
- Sison M., Gerlai R. Associative learning in zebrafish (*Danio rerio*) in the plus maze // *Behav. Brain Res.* 2010. Vol. 207, № 1. P. 99–104.
- Tinbergen N. *The study of instinct*. New York: Clarendon Press/Oxford University Press, 1951. 237 pp.

REFERENCES

- Balci F., Ramey-Balci P.A., Ruamps P. 2014. Spontaneous alternation and locomotor activity in three species of marine crabs: green crab (*Carcinus maenas*), blue crab (*Callinectes sapidus*), and fiddler crab (*Uca pugnax*) // *Journal of Comparative Psychology*. Vol. 128, № 1. P. 65–73.

- Bénichou O., Coppey M., Moreau M., Voituriez R. 2006. Intermittent search strategies: When losing time becomes efficient // *Europhysics Letters*. Vol. 75, № 2. P. 349–354.
- Bénichou O., Loverdo C., Moreau M., Voituriez R. 2011. Intermittent search strategies // *Reviews of Modern Physics*. Vol. 83, № 1. P. 81–129.
- Benureau F., Oudeyer P.Y. 2015. Diversity-driven selection of exploration strategies in multi-armed bandits // *Joint IEEE International Conference on Development and Learning and Epigenetic Robotics (ICDL-EpiRob)*, 2015 / IEEE, Providence, USA, 2015. P. 135–142.
- Brembs B. 2009. The importance of being active // *J. Neurogenetics*. Vol. 23, № 1. P. 120–126.
- Brezina V., Proekt A., Weiss K.R. 2006. Cycle-to-cycle variability as an optimal behavioral strategy // *Neurocomputing*. Vol. 69, № 10. P. 1120–1124.
- Dadda M., Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I., Bisazza A. 2012. Individual-level consistency of different laterality measures in the goldbelly topminnow // *Behav. Neuroscience*. Vol. 126, № 6. P. 845–849.
- Dunn T.W. 2015. Brain-wide neural dynamics underlying looming-evoked escapes and spontaneous exploration // PhD Thesis, Harvard Univ., Cambridge, MA, USA. 135 pp.
- Gautrais J., Jost Ch., Soria M., Campo A., Motsch S., Fournier R., Blanco S., Theraulaz G. 2009. Analyzing fish movement as a persistent turning walker // *J. Math. Biol.* Vol. 58, № 3. P. 429–445.
- Gottlieb J., Oudeyer P.Y., Lopes M., Baranes A. 2013. Information-seeking, curiosity, and attention: computational and neural mechanisms // *Trends in Cognitive Sciences*. Vol. 17, № 11. P. 585–593.
- Grossman L., Stewart A., Gaikwad S., Utterback E., Wu N., DiLeo J., Frank K., Hart P., Howard H., Kalueff A.V. 2011. Effects of piracetam on behavior and memory in adult zebrafish // *Brain Res. Bull.* Vol. 85, № 1. P. 58–63.
- Hughes R.N., Blight C.M. 1999. Algorithmic behaviour and spatial memory are used by two intertidal fish species to solve the radial maze // *Anim. Behav.* Vol. 58, № 3. P. 601–613.
- Kramer D.L., McLaughlin R.L. 2001. The behavioral ecology of intermittent locomotion // *American Zoologist*. Vol. 41, № 1. P. 137–153.
- Lalonde R. 2002. The neurobiological basis of spontaneous alternation // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. Vol. 26, № 1. P. 91–104.
- Lennarz R.C. 2008. The role of extramaze cues in spontaneous alternation in a plus-maze // *Learning and Behavior*. Vol. 36, № 2. P. 138–144.
- Lum C.S., Zhurov Yu., Cropper E.C., Weiss K.R., Brezina V. 2005. Variability of swallowing performance in intact, freely feeding *Aplysia* // *J. Neurophysiol.* Vol. 94, № 4. P. 2427–2446.
- Nepomnyashchikh V.A. 2000. Izmentchivost' reaktsii na zritel'nyj razdrashitel' u zolotykh rybok *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) [The variability of response to visual stimulus in goldfish *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces)] // *Zhurn. Obshch. Biol.* Vol. 61, № 3. S. 315–324. [In Russian]
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. 2006. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // *Journal of Ichthyology*. Vol. 46, Suppl. 2. P. S235–S242.
- Nepomnyashchikh V.A., Podgornyy K.A. 2003. Emergence of adaptive searching rules from the dynamics of a simple nonlinear system // *Adaptive Behavior*. Vol. 11, № 4. P. 245–265.
- Nepomnyashchikh V.A., Popov E.E., Red'ko V.G. 2008. Biologically inspired model of adaptive searching behavior // *Optical Memory and Neural Networks*. Vol. 17, № 1. P. 69–74.
- Oudeyer P.-Y., Kaplan F. 2007. What is intrinsic motivation? A typology of computational approaches // *Frontiers in Neurobotics*. Vol. 1, № 6. P. 1–14.
- Osipova E.A., Nepomnyashchikh V.A., Krylov V.V., Chebotareva Yu.V. 2016a. Exploratory behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) (Teleostei: Cyprinidae) in a maze after different magnetic impacts on embryos // *Inland Water Biology*. Vol. 9, № 3. P. 306–309. DOI: 10.1134/S1995082916030172.
- Osipova E.A., Pavlova V.V., Nepomnyashchikh V.A., Krylov V.V. 2016b. Influence of magnetic field on zebrafish activity and orientation in a plus maze // *Behav. Proc.* Vol. 122, № 1. P. 80–86.
- Proekt A., Wong J., Zhurov Yu., Kozlova N., Weiss K.R., Brezina V. 2008. Predicting adaptive behavior in the environment from central nervous system dynamics // *PLoS ONE*. Vol. 3, № 11. e3678. P. 1–15.
- Ramey P.A., Teichman E., Oleksiak J., Balci F. 2009. Spontaneous alternation in marine crabs: Invasive versus native species // *Behav. Proc.* Vol. 82, № 1. P. 51–55.
- Red'ko V.G., Nepomnyashchikh V.A., Osipova E.A. 2015. Model of fish exploratory behavior in mazes // *Biologically Inspired Cognitive Architectures*. Vol. 13, № 1. P. 9–16.
- Roitblat H.L., Tham W., Golub L. 1982. Performance of *Betta splendens* in a radial arm maze // *Animal Learning and Behavior*. Vol. 10, № 1. P. 108–114.
- Shuranova Zh. 2008. Bilateral symmetry in crayfish behavioral reactions // *Acta Biologica Hungarica*. Vol. 59 (Suppl.). P. 163–172.
- Sison M., Gerlai R. 2010. Associative learning in zebrafish (*Danio rerio*) in the plus maze // *Behav. Brain Res.* Vol. 207, № 1. P. 99–104.
- Tinbergen N. 1951. The study of instinct. New York: Clarendon Press/Oxford University Press. 237 pp.

SPONTANEOUS ORGANIZATION OF AQUATIC ANIMALS' BEHAVIOR IN AN UNFAMILIAR ENVIRONMENT

V. A. Nepomnyashchikh, N. A. Pankova, E. A. Osipova, E. I. Izvekov, V. V. Pavlova, V. V. Krylov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia

e-mail: nepom@ibiw.yaroslavl.ru

A spontaneous behavior is observed in aquatic animals, invertebrates and fishes, when they faced an unfamiliar environment. This behavior reveals itself independently of external signals. These signals only modify the ongoing behavior. The spontaneous behavior is organized: it consists of a set of strategies, which replace one another in the course of behavior. A strategy consists of a series of repetitive one-type actions. We show that fishes of different taxonomic orders and different ecological niches employ similar strategies in an unfamiliar environment. Another behavioral property of different fishes is that they alternate among several strategies instead of employing only some particular strategy. The alternation is spontaneous, and is observed even in the absence of any changes of external stimuli, which could account for the alternation. The spontaneous organization of behavior may help animals to explore a novel environment.

Keywords: aquatic animals, spontaneous behavior, unfamiliar environment

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ МАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ НА ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

В. А. Непомнящих, В. В. Крылов, Е. А. Осипова, В. В. Павлова, Е. И. Извеков

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

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

В обзоре рассматриваются данные о влиянии искусственных и естественных магнитных полей на поведение рыб, полученные разными исследователями, включая авторов обзора. Воспринимать магнитные поля способны рыбы из таксонов разного эволюционного уровня. Пластинжаберные рыбы могут воспринимать поля с помощью ампулярных органов. У некоторых костистых для магниторецепции служат рецепторные клетки, содержащие цепочки кристаллов биогенного магнетита. Экспериментальные данные и полевые наблюдения показывают, что рыбы используют естественное магнитное поле Земли для ориентации и навигации. Флуктуации геомагнитного поля влияют на их двигательную активность и пространственное распределение. Действие искусственных магнитных полей и флуктуаций геомагнитного поля (магнитных бурь) на эмбрионы приводит к последующим изменениям в поведении рыб. В целом, искусственные и естественные магнитные поля представляют собой значимый экологический фактор, влияющий на жизнь рыб. Их реакции на естественные и искусственные магнитные поля должны учитываться при планировании поведенческих лабораторных экспериментов. Неконтролируемые искусственные поля и естественные флуктуации геомагнитного поля могут исказить результаты этих исследований.

Ключевые слова: рыбы, поведение, магнитное поле.

ВВЕДЕНИЕ

Биосфера Земли формировалась на фоне магнитных полей, существующих миллиарды лет. Естественный магнитный фон Земли можно описать общим вектором, который представляет собой сумму всех магнитных полей, создаваемых источниками внутри Земли и атмосферой [Skiles, 1985]. Основной вклад в этот фон вносит геомагнитное поле, генерируемое, как принято считать, токами в жидком металлическом ядре планеты. Величина индукции геомагнитного поля меняется приблизительно от 30 до 70 мкТл от экватора к полюсам, а его направление в южном и северном полушариях различно. Кроме того, на геомагнитное поле могут накладываться магнитные поля, порождаемые намагниченностью горных пород, создавая так называемые магнитные аномалии. Естественное магнитное поле колеблется в незначительных пределах (амплитуда флуктуаций редко превышает 1% от величины поля). Эти флуктуации, включая геомагнитные бури, в основном являются результатом взаимодействия магнитосферы Земли с веществом солнечного ветра. Они связаны с суточным обращением планеты вокруг своей оси и со вспышечной активностью Солнца [Akasofu, Chapman, 1972]. Геомагнитному полю свойственна также суточная вариация: изменение напряженности с периодом в 24 часа, вызванное изменениями освещенности планеты в течение суток [Chapman, Bartels, 1940].

В последнее столетие заметным фактором окружающей среды стали магнитные поля искусственного происхождения. Интенсивность, частота и направление магнитных полей ан-

тропогенного происхождения варьируют в очень широких пределах [Leitgeb et al., 2008]. При этом поля, соизмеримые с геомагнитным полем или с полями, создаваемыми работающим лабораторным оборудованием, могут оказывать значимое воздействие на различные биологические показатели [Lagroye et al., 2011]. В лабораторных и полевых биологических исследованиях магнитные поля различной конфигурации зачастую не учитываются, что может быть одной из причин неоднородности данных и плохой воспроизводимости опытов.

Интерес к влиянию магнитных полей на биологические объекты неуклонно растет, поскольку оно изучено в меньшей степени по сравнению с влиянием других факторов окружающей среды, таких, как температура, освещенность или химический состав среды, а воздействие антропогенных магнитных полей на экосистемы постоянно увеличивается. Сказанное в полной мере относится и к поведенческим исследованиям. Изучение изменений в поведении животных в ответ на действие магнитных полей тесно связано с исследованием магниторецепции у представителей различных таксонов [Fleissner, Fleissner, 2010]. Большинство публикаций на эту тему посвящено членистоногим, птицам и рыбам [Wiltshko, Wiltshko, 2005; Riveros, Srygley, 2010; Walker, 2011]. В данном обзоре мы попытаемся обобщить имеющиеся данные о влиянии магнитных полей на поведение рыб, включая результаты собственных исследований.

Пластиножаберные

Магнитное поле может использоваться в качестве условного сигнала при обучении рыб в лаборатории. Например, Мэйер с коллегами наблюдали за выработкой условного рефлекса у серо-голубой акулы *Carcharhinus plumbeus* (Nardo) (Carcharhinidae) и акулы-молота *Sphyrna mokarran* (Rüppel) (Sphyrnidae) в ответ на изменение магнитной обстановки. Опыты проводили в резервуаре диаметром 7 м. Резервуар помещали в кольца Гельмгольца, создающие дополнительное постоянное неоднородное вертикальное магнитное поле: 25 мкТл в центре резервуара и до 100 мкТл по краям (при этом вертикальная компонента геомагнитного поля составляла 36 мкТл). Акул кормили в отдельной зоне (участок 1.5×1.5 м) в присутствии дополнительного вертикального магнитного поля. Впоследствии предъявление акулам только дополнительного вертикального магнитного поля приводило к увеличению частоты посещений рыбами зоны кормления по сравнению с естественными магнитными условиями [Meyer et al., 2005].

В других экспериментах создавали горизонтальный градиент электрического поля в бассейне и наблюдали за способностью ската – круглого хвосткола *Urolophus halleri* (Cooper) (Urolophidae) – выбирать определённое направление в поле, подкрепляя этот выбор пищей [Kalmijn, 1982]. В случае выбора неверного направления животное получало легкий механический толчок. Полярность электрического поля при этом менялась случайным образом. Было показано, что порог электрочувствительности для данного вида равен 5 нВ/см (что соответствовало бы градиенту магнитного поля 1.2 нТл/м [Klimley, 1993]). При более низких значениях градиента электрического поля (2.5 нВ/см) достоверного влияния поля на ориентацию рыб не наблюдалось. Но особый интерес представляют данные о том, что два из трёх хвостocolов были не способны ориентироваться в градиенте электрического поля, если при этом отсутствовало геомагнитное поле. Однако они могли успешно выбирать правильное направление в присутствии геомагнитного поля либо только его вертикальной компоненты [Kalmijn, 1982]. Эта работа подчёркивает ключевую роль геомагнитного поля в ориентации пластиножаберных рыб, связанную, прежде всего, с механизмом восприятия электромагнитных стимулов.

У пластиножаберных рыб имеются высокочувствительные электрорецепторы, кото-

рые носят название ампул Лоренцини [Murray, 1960; Dijkgraaf, Kalmijn, 1962; Albert, Crampton, 2006]. Они предназначены для восприятия слабых внешних электрических полей биологического и абиотического происхождения [Hofmann, 2011]. Теория использования этих электрорецепторов для ориентации в геомагнитном поле предложена Калмийном [Kalmijn, 1974, 1984]. Согласно принципу электромагнитной индукции, при передвижении рыбы в геомагнитном поле индуцируется электрическое поле, которое регистрируется ампулами Лоренцини. Неравномерное движение приводит к индукции определённого электрического поля, и если рыба изменит направление движения относительно магнитного поля Земли, то изменятся параметры индуцируемого поля. Данная информация может быть использована для определения направления движения. Подтверждением этой теории служат опыты, проведённые со скатами *Trygon pastinaca* (L.) (Dasyatidae) из Чёрного моря. Было обнаружено, что афферентные нервы ампулярных электрорецепторов на крыльях ската и некоторые зоны мозга отвечали как на электрическое, так и на магнитное воздействие [Andrianov et al., 1974; Brown, Ilyinsky, 1978]. Возбуждение и торможение в нерве возникало тогда, когда магнитное поле изменялось во времени, если рыба не двигалась, или при движении животного в постоянном магнитном поле. Если рыба движется в градиенте магнитного поля, то электрические поля, воспринимаемые ампулярными органами в различных частях тела рыбы [Northcutt, 1978], будут различными по величине. Даже в том случае, если рыба не движется, она способна получать информацию о направлении магнитного поля посредством ампулярных органов. Это достигается за счёт так называемой пассивной рецепции – сравнения скорости потока морской воды и величины электрического поля, создаваемого этим потоком при его движении в геомагнитном поле [Kalmijn, 1984; Paulin, 1995; Tricas, 2001].

Костистые

Убедительные эксперименты [Walker, 1984] были проведены с желтопёрым тунцом *Thunnus albacares* (Bonnaterre) (Scombridae). Рыбы могли проплывать между двумя отсеками экспериментальной установки через узкий туннель. Предварительно каждую особь обучали переходить из отсека в отсек, подкрепляя её активность пищей за несколько посещений разных отсеков. Рыбы активно передвигались

между отсеками, но при искажении магнитного поля (индуцировалось неоднородное постоянное магнитное поле 10–50 мкТл на фоне геомагнитного поля 30 мкТл на широте Гавайских островов) они на некоторое время прекращали движение. В дальнейшем рыбы продолжали проплывать между отсеками, и последующие предъявления искаженного магнитного поля уже не вызывали длительной задержки в передвижении. Автор этого исследования выяснял, способны ли рыбы различать изменения в интенсивности и направлении магнитного поля, и какой будет их реакция в градиенте магнитного поля. Для этого с рыбами были проведены подготовительные опыты. На дно аквариума на 15–30 см помещали трубу и завлекали в неё рыбу искусственной приманкой. Если рыба проплывала сквозь трубу, она получала пищевое подкрепление. Затем трубу извлекали из аквариума на 3 мин. Для части рыб одновременно с погружением трубы в аквариуме создавали исследуемое изменение магнитного поля (которое позже использовали в качестве стимула). После такой подготовки рыбы начинали проплывать через трубу сразу же после её появления в аквариуме. В дальнейшем были проведены собственно опыты, показывающие способность рыб различать изменения параметров магнитного поля. На дно аквариума опускали трубу, при этом исследуемое изменение магнитного поля (изменение интенсивности, направления или градиента) либо присутствовало, либо отсутствовало. Пищевое подкрепление рыбы получали лишь после прохождения через трубу во время индукции исследуемых магнитных условий. Экспериментатор сравнивал частоту реакции (прохождение через трубу) у рыб из различных групп в разных магнитных полях и выяснил, что рыбы могут различать наличие или отсутствие изменений магнитного поля [Walker, 1984].

Показано также, что японский угорь *Anguilla japonica* (Temminck, Schlegel) (Anguillidae) способен воспринимать изменения магнитного фона. Исследования были проведены на речной и морской форме угря, а также на особях, выращенных в рыболовных хозяйствах. Угрей располагали в направлении восток-запад, в этом же направлении создавали дополнительное постоянное магнитное поле от 12.7 до 192.5 мкТл (величина индукции горизонтальной компоненты геомагнитного поля при этом была 32.5 мкТл). Такие манипуляции приводили к изменению направления и силы суммарного вектора геомагнитного поля.

Угри реагировали на включение дополнительного поля снижением частоты сокращений сердца [Nishi et al., 2004].

Удачные поведенческие эксперименты с костистыми рыбами в 80-х годах прошлого века послужили отправной точкой для поиска у них рецепторов магнитного поля [Mann et al., 1988]. Большинство костистых рыб не имеют рецепторов, аналогичных ампулам Лоренцини, и предполагаемый механизм восприятия магнитного поля мог бы обеспечиваться совокупностью магнитных моментов, способных ориентироваться в геомагнитном поле вопреки тепловой дезорганизации [Kirschvink, Gould, 1981]. Этими свойствами могут обладать кристаллы магнетита, который впервые был обнаружен у моллюсков [Lowenstam, 1962], а впоследствии был описан у бактерий [Frankel et al., 1979], насекомых [Gould et al., 1978] и птиц [Walcott et al., 1979].

Первые попытки обнаружить магнетит у рыб были безуспешными [Quinn et al., 1981; Ueda et al., 1986], но с применением усовершенствованных методов кристаллы магнетита были обнаружены в их черепе. А именно, у чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) (Salmonidae) магнетит был обнаружен [Kirschvink et al., 1985] в хряще этмоида (отдел черепа лососевых рыб, расположенный рядом с обонятельными капсулами). У желтоперого тунца [Walker et al., 1984] и европейского угря [Hanson et al., 1984a, b] магнетит был найден в супраэтноиде (покровная кость, находящаяся над этмоидом).

В 1988 г. Манн с соавторами [Mann et al., 1988] подробно описали магнетит, найденный в тканях этмоида нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) (Salmonidae). Кубические или октаэдрические кристаллы однодоменного магнетита размером 25–60 нм, собранные в небольшие цепочки до 58 элементов (в среднем 21–25), были обнаружены методами трансмиссионной электронной микроскопии. Сопряжение кристаллов в цепочки позволяет их суммарному магнитному моменту взаимодействовать с геомагнитным полем на фоне теплового шума. Количество магнетита в этмоиде напрямую зависело от возраста и размеров рыб. На основании этого авторы пришли к заключению, что магнетит вырабатывается организмом на протяжении всего онтогенеза, причём взрослые рыбы обладают более высокой магниточувствительностью по сравнению с молодыми. Одноразмерность кристаллов, сходная намагниченность и накопление в течение жизни свидетельствуют о том, что этот

минерал производится в тканях самим организмом, а не поступает извне, т. е. магнетит является биогенным [Mann et al., 1988]. Исходя из расчётов [Kirschvink, Gould, 1981], малькам, годовикам и взрослым особям лосося необходимо иметь 1×10^4 , 2×10^7 и 1×10^8 частиц магнетита соответственно — для того чтобы взаимодействие суммарного магнитного момента с геомагнитным полем могло быть воспринято организмом. Количества частиц биогенного магнетита, обнаруженные в черепе мальков нерки, достаточны для того, чтобы определять направление геомагнитного поля, а обилие этих кристаллов на более поздних стадиях жизненного цикла позволяет рыбам чувствовать изменения магнитного поля порядка сотен нанотесла, т. е. долей процента от величины индукции магнитного поля Земли [Walker et al., 1988].

Ферромагнитный материал был обнаружен также в глазах и коже взрослых лососей *O. nerka* [Walker et al., 1988]. Однако беспорядочная намагниченность этого материала показывает, что его присутствие в глазах и коже является, скорее всего, следствием ферромагнитного загрязнения [Kobayashi et al., 1995].

Позднее на примере радужной форели *O. mykiss* (Walbaum) (Salmonidae) Уокер выяснил, какие элементы нервной системы рыб, обладающих биогенным магнетитом, задействованы в восприятии магнитного поля [Walker et al., 1997]. Сначала несколько особей форели в поведенческих экспериментах были обучены различать магнитные стимулы. Распознавание рыбами наличия локальной магнитной аномалии (70 мкТл) рядом с приманкой на фоне геомагнитного поля (55 мкТл) подкреплялось пищей. Обучение происходило в ходе повторяющихся сеансов, и уже с третьего сеанса форель демонстрировала статистически значимый поведенческий ответ на присутствие дополнительного магнитного поля. Затем были записаны изменения потенциала отдельных нервных волокон глазной ветви тройничного нерва при трех режимах мгновенного изменения магнитного поля (сигнал квадратной формы) с частотами 0.5 и 1 Гц: геомагнитное поле — инвертированное геомагнитное поле, геомагнитное поле — утроенное геомагнитное поле и инвертированное геомагнитное поле — утроенное геомагнитное поле. Был зафиксирован ответ нервной системы форели на утроение интенсивности магнитного поля, однако не было обнаружено отклика на его инверсию. Ранее реакция на изменение направления при отсутствии поведенческого ответа на инвер-

сию вектора геомагнитного поля была обнаружена у мальков лосося [Quinn et al., 1981].

Следующим шагом стала идентификация магниторецепторов у форели. С использованием конфокальной лазерной сканирующей микроскопии были обнаружены цепочки магнетита в особых клетках [Walker et al., 1997]. Скопления этих клеток располагались рядом с базальным слоем обонятельного эпителия, вдали от обонятельных рецепторов. Клетки размером около 10–12 мкм имели трёхдольчатую форму и содержали кристаллы магнетита такой же формы и размеров, как обнаруженные ранее в этмоиде нерки. Позднее клетки-рецепторы магнитного поля у форели были описаны той же группой исследователей более детально [Diebel et al., 2000]. Заключительным этапом работы стало определение локализации окончаний тех нервных путей, где были зафиксированы ответы на магнитные стимулы. Глазная ветвь тройничного нерва, регистрирующая магнитные стимулы, соединяясь с другими ветвями тройничного нерва, уходит к продолговатому мозгу. Другая же часть нервных окончаний глазной ветви тройничного нерва направляется в обонятельную капсулу к местам скопления магниточувствительных клеток. Таким образом, было показано, какие структуры отвечают за функционирование магнитного чувства.

Позднее был описан последний элемент этой системы — собственно работа магниточувствительных клеток и трансформация изменений магнитного поля в нервный импульс [Walker, 2008]. Длина цепи кристаллов магнетита в каждой клетке около 1 мкм, такие цепи довольно чувствительны к магнитному полю и позволяют передавать информацию об изменении геомагнитного поля клеткам. Расположение цепочек в клетках позволяет предположить, что в основе преобразования информации о магнитных условиях в изменение мембранного потенциала клетки лежит изменение механического момента цепочки магнетита относительно мембраны в ответ на действие поля. Одним концом цепочка крепится к клеточной мембране и связана филаментами с несколькими механически открываемыми ионными каналами, сконцентрированными вокруг цепочки. Филаменты ограничивают тепловое движение цепочки: последняя может двигаться только в пределах конуса, направленного перпендикулярно мембране. Внутри конуса характер движения цепочки зависит от внешнего магнитного поля. Движение цепочки в сторону от оси конуса натягивает филаменты и откры-

вает ионные каналы на другой стороне. Когда цепочка приближается к оси конуса, натяжение филаментов ослабевает, что позволяет каналам закрыться. Состояние каналов в конкретный момент времени формирует потенциал на мембране клетки. Каждая рецепторная клетка воспринимает направление внешнего магнитного поля относительно оси движения цепочки магнетита. Соответственно информация о векторе магнитного поля формируется на основе совокупности сигналов, поступающих от каждой рецепторной клетки. В других таксономических группах позвоночных, у организмов, обладающих магниточувствительностью, обнаружены анатомически сходные и аналогично иннервируемые структуры [Beason, Semm, 1996; Kirschvink et al., 2001]. Можно сказать, что на примере рыб была описана система магниточувствительности, основанная на использовании биогенного магнетита.

В настоящее время достоверно известно о наличии магнетита у сравнительно небольшого количества видов костистых рыб (перечень видов см. в [Formicki et al., 2004]), однако не стоит полагать, что это окончательный список. Изучение восприятия магнитного поля посредством рецепторов, содержащих магнетит, — это сравнительно новое направление науки, требующее сложного технического обеспечения. Описанные здесь работы проведены немногочисленными научными коллективами, работавшими с небольшим числом видов. Стоит ожидать, что рост интереса к этой теме приведёт к расширению списка видов рыб, использующих магнетит.

Следует заметить, что представители нескольких таксонов костистых рыб (семейства Mormyridae, Gymnotidae, Electrophoridae, Sternopygidae, Rhamphichthyidae, Hypopomidae, Apteronotidae) имеют высокочувствительные ампулированные электрорецепторы. Несмотря на сходство, ампулы костистых и пластиножаберных рыб имеют независимое филогенетическое происхождение. Об этом свидетельствует их различная реакция на полярность стимула, а также целый ряд особенностей их морфологии и иннервации [New, 1997; Alves-Gomes, 2001; Tricas, 2001; Albert, Crampton, 2006]. По всей вероятности, так же как и пластиножаберные рыбы, они могут воспринимать магнитные поля с помощью электросенсорной системы. Такой же способностью могут обладать и представители некоторых других, эволюционно древних, таксономических групп, у которых также имеются электроре-

цепторы: миноговые (Petromyzonidae), цельноголовые (Holocephali), кистеперые (Crossopterygii), двоякодышащие (Dipnoi), многоперовые (Polypteridae) и осетровые (Acipenseridae).

Помимо описанных выше механизмов, существует и другая гипотеза восприятия магнитного поля живыми организмами. Предполагается, что в основе магнитовосприятия могут лежать чувствительные к влиянию магнитного поля химические реакции, вызванные светом [Phillips, Borland, 1992; Ritz et al., 2000; Rodgers, Hore, 2009]. Механизм светозависимой магниторецепции можно вкратце описать следующим образом: фотоны света вызывают образование бирадикалов в молекулах пигмента криптохрома, который находится в сетчатке глаза. Спиновое состояние бирадикала описывают синглет-триплетными состояниями (суммарный спин двух электронов может быть равен 0 или 1). Действие внешнего магнитного поля может влиять на эволюцию спинового состояния электронов, т.е. вызывать синглет-триплетные переходы [Бучаченко и др., 1978 (Buchachenko et al., 1978)]. Это приводит к изменению равновесного соотношения радикалов и исходных молекул. Гипотетически скорость чувствительных к направлению спинов реакций может быть химическим сигналом для сенсорного нейрона, вызывающим генерацию нервного импульса, несущего информацию о внешнем магнитном поле. Существуют предположения, что рыбы могут использовать такой механизм [Klimley, 1993].

Однако существование светозависимой магниторецепции остаётся гипотезой, порождающей множество вопросов, на которые пока нет ответов. Основательную критику данной гипотезы можно найти в статье Кавокина [Kavokin, 2009]. Мы же отметим только, что в настоящее время остаются неизвестными как анатомические структуры, так и нейрофизиологические механизмы передачи информации о магнитном поле от «бирадикальных» рецепторов в мозг. Кроме того, в экспериментах показана способность как рыб [Quinn et al., 1981], так и других животных [Lohmann et al., 1995; Lohmann, Lohmann, 1996] ориентироваться по магнитному полю в полной темноте. Нужно также учитывать, что доступность солнечного света для рыб уменьшается с глубиной. Влияние относительно сильных магнитных полей на радикальные пары в биологических системах, безусловно, является одной из проблем магнитобиологии.

Однако заявлять о наличии механизмов восприятия геомагнитного поля, основанных на реакциях с участием свободных радикалов у рыб, и говорить об использовании этих механизмов для ориентации, на наш взгляд, преждевременно.

При воздействии сильных магнитных полей поведенческие эффекты могут возникать за счет других механизмов. Например,

ОРИЕНТАЦИЯ В ГЕОМАГНИТНОМ ПОЛЕ

Ориентация в лаборатории

Ранние публикации о влиянии магнитных полей, интенсивность которых сопоставима с геомагнитным полем, на поведение рыб противоречивы. В частности, МакКлиф и Пауэр [McCleave, Power, 1978] регистрировали направление движения неполовозрелых особей американского угря *Anguilla rostrata* (Lesueur) (Anguillidae) длиной 5–9 см после выхода в экспериментальный аквариум-арену при различных значениях вектора вертикального магнитного поля (нормальное геомагнитное поле, инвертированное геомагнитное поле, ослабленное геомагнитное поле и поле, усиленное в 4 раза относительно геомагнитного). Авторы не обнаружили зависимости направления движения угря от значений этого вектора [McCleave, Power, 1978]. Однако в похожем эксперименте, проведенном другими исследователями, было обнаружено значимое влияние магнитных условий на особей того же вида [Souza et al., 1988]. Следует указать, что схема опыта (регистрировали предпочтение направления движения угря в нормальном геомагнитном поле, ослабленном геомагнитном поле, инвертированном геомагнитном поле и удвоенном инвертированном геомагнитном поле), а также жизненная стадия объекта (использовались особи со средней длиной тела 33.75 см) отличались от использованных в эксперименте, описанном выше [McCleave, Power, 1978]. Возможно, именно эти несоответствия стали причиной различий в полученных результатах.

В то же время Г.Г. Брановер с коллегами [Branover et al., 1971] показали способность европейского угря *Anguilla anguilla* (L.) (Anguillidae) ориентироваться в геомагнитном поле. Для этого использовали специальный лабиринт, допускающий движение рыб в трёх направлениях, составляющих между собой угол 120°, и наблюдали за преимущественным направлением движения 5-летних рыб длиной 10–15 см. В одном варианте эксперимента горизонтальная компонента геомагнитного поля составляла прямой угол с одним из трёх возможных направлений движения; в другом ва-

статическое магнитное поле 4.7–11.7 Тл вызывает у взрослых данио *Danio rerio* (Hamilton) (Cyprinidae) гиперактивность и беспорядочное плавание. С помощью серии экспериментов, в которых экспериментаторы отключали у рыб рецепторы сигналов разных модальностей, удалось показать, что этот эффект вызван нарушением работы вестибулярной системы под действием поля [Ward et al., 2014].

рианте геомагнитное поле было скомпенсировано (устранено) посредством колец Гельмгольца, питаемых постоянным током. Эксперименты повторяли многократно в трёх географических пунктах: Калининград, Одесса и Ленинград (Санкт-Петербург). Оказалось, что в присутствии геомагнитного поля рыбы выбирали преимущественно направление запад – восток или юго-юго-запад – северо-северо-восток, в условиях же компенсации геомагнитного поля распределение направлений движения рыб было равновероятным. Также этими исследователями было установлено, что в однородном постоянном магнитном поле 200 мкТл угри предпочитают двигаться вдоль линий индукции, а в градиентном поле – в направлении уменьшения интенсивности.

Способность костистых рыб ориентироваться в геомагнитном поле была показана также в экспериментах с неркой *O. nerka*. Весной мальки нерки мигрируют из речных местообитаний с галечным дном, где они вышли из икры, в озера. Куин помещал мальков во время миграции в специальные резервуары с коридорами, радиально расходящимися от центра, и наблюдал за предпочитаемым направлением их движения днём и ночью, а также в условиях, когда обзор неба был закрыт [Quinn, 1980]. Во всех резервуарах днём и ночью мальки нерки чаще выбирали коридор, направленный к озеру. После поворота горизонтальной компоненты геомагнитного поля на 90° против часовой стрелки предпочитаемое направление движения мальков также изменилось на 90° против часовой стрелки. Этот эффект наблюдался ночью, даже если рыбы видели небо, а днём – только в тех резервуарах, где обзор неба был закрыт. Если мальки нерки видели солнце, они сохраняли направление к озеру и в условиях изменённого направления горизонтальной компоненты геомагнитного поля. Таким образом, для определения географического направления рыбы использовали и положение солнца на небе, и геомагнитное поле.

Позднее Куин повторил эти эксперименты с годовиками нерки и получил сходные результаты [Quinn, Brannon, 1982].

Сообщалось, что данио рерио *D. rerio* способны воспринимать сильное статическое магнитное поле [Shcherbakov et al., 2005]. Было показано также, что данио, которых выпускали в центре круглой арены, предпочитали двигаться к краю арены в двух противоположных направлениях. Эти предпочитаемые направления (север – юг, восток – запад, северо-запад – юго-восток и северо-восток – юго-запад) различались у разных линий данио, несмотря на то, что в эксперименте использовались близкородственные линии. В то же время, предпочтения не зависели ни от пола, ни от возраста рыб [Takebe et al., 2012].

Мы изучали ориентацию данио рерио в крестообразном лабиринте с четырьмя коридорами, расходящимися от центральной площадки на север, восток, юг и запад. В естественном геомагнитном поле рыбы чаще всего посещали два противоположных коридора: восточный и западный. Это бимодальное предпочтение сохранялось при повторении экспериментов с одними и теми же особями с интервалом в несколько дней. Когда горизонтальную компоненту поля поворачивали на 90° с помощью колец Гельмгольца, предпочитаемые направления рыб также изменялись на 90°: теперь они чаще посещали северный и южный коридоры. Другие модификации естественного поля, а именно реверсия на 180° вертикальной или горизонтальной компоненты поля, а также одновременная реверсия вертикальной и горизонтальной компонент не вызывали сколько-нибудь заметных изменений ориентации данио [Osipova et al., 2016].

Животные многих видов во время периодов неподвижности занимают определенное положение относительно геомагнитного поля, чаще всего приблизительно головой на север. Однако это положение все же асимметрично относительно магнитного поля: у разных видов оно отклоняется от севера к востоку в среднем от нескольких градусов до сорока [Malkemper et al., 2016]. Подобная тенденция обнаружена и у карпа *Cyprinus carpio*: ориентация рыб в емкости с водой отклоняется от направления на север в среднем на 8 градусов к востоку [Hart et al., 2012]. Эта закономерность дает основания предполагать, что реакция на магнитное поле латерализована, так же как и реакции на многие другие ориентиры во внешней среде. У рыб латерализация поведения проявляется, например, в предпочтении

поворачивать вправо (или наоборот, влево) при свободном выборе направления поворота; в выборе одного из двух пищевых объектов, симметрично расположенных в поле зрения рыбы; в предпочтении обходить препятствие с определенной стороны и т.д. Считается, что латерализация поведения вызвана функциональной асимметрией нервной системы, но, вероятно, может быть и следствием асимметрии органов чувств [Nepomnyashchikh, Izvekov, 2006]. Соответственно, латерализация ориентации в геомагнитном поле может отражать как асимметричное расположение рецепторов поля (например, кристаллов магнетита), так и асимметрию центральных отделов нервной системы, ответственных за обработку сигналов, поступающих от рецепторов [Malkemper et al., 2016].

Ориентация в природе

Исследование магниточувствительности (способности ощущать магнитное поле) пластинжаберных рыб тесно связано с наблюдениями за их перемещением в природе. В частности, изучение передвижений синей акулы *Prionace glauca* (L.) (Carcharhinidae) методами акустической телеметрии показало, что при отсутствии ориентиров в толще воды эти рыбы могут поддерживать одно и то же направление движения в течение нескольких дней [Carey, Scharold, 1990]. Сопоставление траектории движения акул и магнитной карты местности позволило исследователям сделать вывод о том, что они ориентировались по вектору геомагнитного поля и не реагировали на небольшие локальные магнитные аномалии.

Климли с соавторами [Klimley et al., 1988] на основе анализа передвижений акулы-молота *Sphyrna lewini* (Griffith, Smith) (Sphyrnidae) предположили, что акулы могут использовать для навигации и локальные магнитные поля. Позднее Климли в течение ряда лет наблюдал за хомингом нескольких особей акулы-молота, к телу которых были прикреплены ультразвуковые передатчики [Klimley, 1993]. Слежение за траекторией движения рыб сопровождалось детальными измерениями величины магнитной индукции на различных глубинах в районе проведения исследований. Сопоставив полученные данные, исследователь пришел к выводу, что акулы использовали для ориентации в пространстве локальные магнитные поля, т.е. суперпозицию геомагнитного поля и полей, создаваемых намагниченными породами, образующими подводный рельеф. При этом градиент геомагнитного поля на глубине 175 м, где отслеживалась траек-

тория движения акулы, составлял всего 0.037 нТл/м [Klimley, 1993]. Следует также упомянуть, что градиент геомагнитного поля увеличивается с глубиной [Macdonald et al., 1980; Klimley, 1993]. Это может быть дополнительным фактором, позволяющим рыбам использовать восприятие магнитного поля для ориентации на больших глубинах. Дальнейшие исследования Климли, в которых изучали траектории движения трёх видов акул *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque) (Lamnidae), *Carcharodon carcharias* (L.) (Lamnidae) и *P. glauca*, также свидетельствуют о возможном использовании рыбами магнитного поля для ориентации в пространстве [Klimley et al., 2002]. Кроме того, на основании анализа траектории движения *Myliobatis californica* (Gill) (Myliobatidae) было сделано предположение о восприятии магнитного поля этими скатами [Klimley et al., 2005].

Наблюдения за перемещением костистых рыб в природе также указывают на возможность использования ими геомагнитного поля для ориентации в естественной среде.

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ПОЛЯ НА АКТИВНОСТЬ РЫБ

Активность в лаборатории

В отличие от наблюдений за распределением и поведением рыб в естественной среде, при анализе многолетних рядов наблюдений за электрической активностью слабоэлектрических рыб *Gnathonemus leopoldianus* (Boulenger) (Mormyridae) и за двигательной активностью *Hoplosternum thoracatum* (Cuvier, Valenciennes) (Callichthyidae) в лабораторных условиях не удалось установить какой-либо связи между исследуемыми процессами и геомагнитной активностью [Deshcherevsky et al., 2009]. Здесь следует упомянуть о различиях, которые могут существовать между полевыми и лабораторными исследованиями. Во-первых, лабораторное электрооборудование, работающее для поддержания аквакультуры и автоматической регистрации активности животных, само индуцирует в пространстве неоднородные магнитные поля с различными параметрами. Рыбы, передвигаясь по аквариуму, могли испытывать изменения магнитного фона, нивелирующие возможные ответные реакции на изменение геомагнитной обстановки. Во-вторых, не исключено, что лабораторные культуры организмов, длительное время содержащиеся в полях работающих приборов, отличаются от природных популяций и могут адаптироваться к изменению магнитных условий [Крылов, Осипова, 2012 (Krylov, Osipova, 2012)]. К сожалению, авторы [Deshcherevsky et

al., 2009] не приводят данных о магнитных полях в лаборатории непосредственно вблизи изучаемых объектов и о сравнении магниточувствительности лабораторных аквариальных культур рыб с природными популяциями.

В наших экспериментах искусственные модификации геомагнитного поля приводили к увеличению двигательной активности данио *D. rerio* при исследовании ими крестообразного лабиринта: количество посещений коридоров лабиринта возрастало при повороте горизонтальной компоненты естественного поля на 90°. Еще более заметное увеличение наблюдалось, если горизонтальную компоненту многократно поворачивали на 90° и обратно с интервалами продолжительностью 1 мин [Osipova et al., 2016].

Активность в природе

Работы в этом направлении проведены главным образом советскими авторами. Они включают в себя сравнительные исследования зависимости промысловых уловов от различных характеристик солнечной и геомагнитной активности. Впервые данные о влиянии геомагнитной и солнечной активности на уловы рыб получил А.Т. Миронов [(Mironov, 1948)]. Эти работы были продолжены В.Р. Протасовым и другими исследователями, подтвердившими существование прямой коррелятивной зависимости между уловами сельди *Clupea*

harengus (L.) (Clupeidae) в Норвежском море и уровнем геомагнитной активности.

Во время магнитных бурь рыба уходит с мелких мест (Баренцево море) в глубоководное Норвежское море [Фонарев и др., 1974 (Fonarev et al., 1974); Протасов и др., 1975, 1982 (Protasov et al., 1975, 1982)].

В.Н. Честной [(Chestnoy, 1977, 1983)] анализировал зависимость уловистости тралов от геомагнитной активности в различных промысловых районах океана. В большинстве случаев между рассматриваемыми показателями наблюдалась отрицательная линейная связь. Обнаружено также, что во внутренних водоемах в период геомагнитных возмущений возрастает пищевая и двигательная активность леща *Abramis brama* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.), густеры *Blicca bjoerkna* (L.) (Cyprinidae) и окуня *Perca fluviatilis* L. (Percidae) [Пермитин, 1966 – цит. по: Честной, 1983 (Permitin, 1966 – cited from Chestnoy, 1983)].

ПОСЛЕДСТВИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ МАГНИТНЫХ ПОЛЕЙ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ НА ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ И ВЗРОСЛЫХ РЫБ

Действие магнитного поля, превышающего естественное, на развивающиеся эмбрионы кумжи, радужной форели, щуки и карпа может замедлить развитие и отсрочить вылупление. Последнее становится более длительным и проходит “тяжелее”, чем в естественном магнитном поле. Кроме того, у эмбрионов повышаются частота сердечного ритма и газообмен [Formicki, Winnicki, 1998]. Задержка вылупления наблюдалась также у эмбрионов *D. rerio*, подвергнутых действию электромагнитного поля с частотой 50 Гц и величиной индукции 1 мТл [Skauli et al., 2000]. Этот эффект проявлялся только в том случае, если воздействие начиналось спустя 48 ч после оплодотворения икры, а при экспозиции эмбрионов на более ранних отрезках эмбриогенеза задержки вылупления не наблюдалось.

Постоянное магнитное поле (2.0 мТл) во время активации развития повышает проницаемость для воды оболочек икринок у кумжи, радужной форели и атлантического лосося, увеличивая интенсивность обмена между икринкой и водной средой, в которой икринка развивается [Sadowski et al., 2007]. Повышение интенсивности водообмена может вызвать и усиление притока в икру нежелательных компонентов среды, а вместе с этим и изменения в развитии.

Стрэнд с соавторами [Strand et al., 1983] помещали сперму, неоплодотворенную и оплодотворенную икру радужной форели в про-

Способность пластиножаберных рыб к восприятию магнитных полей используется на практике. В частности, размещение магнитов на сетях, ограждающих пляжи от акул, приводит к снижению доли попадающих туда неполовозрелых особей пластиножаберных рыб, что может способствовать сохранению малочисленных популяций [O’Connell et al., 2011].

Магниточувствительность костистых рыб также используется на практике. Например, размещение постоянных магнитов на неводе повышало его уловистость в среднем на 50%. Лучше, чем в невод без магнитов, попадались окунь *Perca fluviatilis* L. (Percidae), плотва *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae), щука *Esox lucius* L. (Esocidae), краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) (Cyprinidae), лещ *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) и уклейка *Alburnus alburnus* (L.) (Cyprinidae). Однако уловы европейского угря не изменились [Formicki et al., 2004].

странство между магнитами установки ТОКАМАК-UWMAK-1, где создавалось магнитное поле с индукцией 1 Тл и более на 1 ч. При воздействии поля только на сперму или только на икру до оплодотворения повышалась доля оплодотворенных икринок. Усиления эффекта после одновременного действия магнитного поля на сперму и неоплодотворенную икру не наблюдалось.

В наших экспериментах эмбрионы и предличинки плотвы *R. rutilus* подвергались действию электромагнитного поля с частотой 500 Гц и величиной индукции 150 мкТл. Экспозиция в поле проводилась в трёх временных интервалах: от оплодотворения до гастрюляции, от гастрюляции до вылупления предличинки и от вылупления до рассасывания у предличинки желточного мешка. В первых двух вариантах вылупление предличинки произошло раньше, чем в контрольном варианте, а по прошествии 4 месяцев у особей из опытных вариантов наблюдали повышенную изменчивость распределения числа позвонков в отделах позвоночника и формулы глоточных зубов. При этом повышение разнообразия было тем значительнее, чем раньше в онтогенезе объекты подвергались действию поля. Кроме того, размеры и вес особей в возрасте до одного года, которые экспонировались в магнитном поле с момента оплодотворения до гастрюляции, были достоверно меньше контрольных [Chebotareva et al., 2009].

Слабые естественные геомагнитные флуктуации – магнитные бури – также могут оказывать влияние на раннее развитие рыб. В эксперименте В.В. Крылова с соавторами [Krylov et al., 2010] типичная сильная магнитная буря, происходившая 30–31 октября 2003 г, была записана Геофизической обсерваторией “Борок” на географической широте проведения экспериментов (в пункте проведения экспериментов: п. Борок Ярославской обл.), а затем воспроизведена в диапазоне частот 0–5 Гц во время эмбриогенеза плотвы в экспериментальной установке, описанной ранее [Крылов и др., 2011 (Krylov et al., 2011)]. Размах амплитуды флуктуаций исследуемой магнитной бури в направлении вертикальной, меридианальной и широтной компоненты составлял до 300 нТл. После воздействия бури продолжительностью 24 ч на эмбрионы плотвы вылупление предличинок проходило более интенсивно по сравнению с контролем, где этот процесс был растянут во времени. В дальнейшем у особей в возрасте до одного года размеры и вес оказывались меньше, чем у контрольных рыб. Кроме того, в отличие от эффектов сравнительно сильного переменного магнитного поля [Chebotareva et al., 2009], магнитная буря привела к снижению изменчивости числа позвонков в грудном, переходном и хвостовом отделах позвоночника по сравнению с контрольными рыбами [Krylov et al., 2010]. На клеточном уровне действие магнитной бури на эмбрионы плотвы приводило к повышению у них митотического индекса [Talikina et al., 2013a, b].

Естественно предположить, что влияние магнитных полей, в том числе естественных магнитных бурь, на физиологические процес-

СРАВНЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ГЕОМАГНИТНЫХ БУРЬ И НАРУШЕНИЯ СУТОЧНОЙ ВАРИАЦИИ ГЕОМАГНИТНОГО ПОЛЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ НА ПОСЛЕДУЮЩЕЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

Одним из возможных механизмов влияния бурь на живые системы называют нарушение циркадных биологических ритмов, водителем для которых служит, по мнению некоторых исследователей, регулярная суточная вариация геомагнитного поля [Bliss, Heppner, 1976; Brown, Chow, 1976; Welker et al., 1983; Krylov et al., 2014]. В подтверждение этой гипотезы можно привести факты корреляции уровня гормона мелатонина, синтез которого имеет выраженную циркадную ритмичность [Weaver, Lockley, 2009], с индексами геомагнитной активности [Рапопорт и др., 1998, 2001 (Rapoport et al., 1998, 2001); Burch et al., 1999; Weydahl et al., 2001; Burch et al., 2008], а также вовлеченность магниторецепторного белка и

сы и развитие морфологических структур во время формирования организма может впоследствии отразиться на его поведении. Это предположение подтвердилось в наших экспериментах. Сразу после нереста оплодотворенную икру данио *D. rerio* делили на две равные группы. Одна группа (опыт) экспонировалась в переменном магнитном поле, имитирующем магнитную бурю (см. выше) в течение 24 часов. Икра другой группы (контроль) развивалась в невозмущенном естественном геомагнитном поле. С взрослыми рыбами, развившимися из этой икры, были проведены два эксперимента. В одном из них рыб помещали в кольцевой коридор и измеряли длину пути пройденного рыбами за фиксированное время в качестве показателя общей двигательной активности (подробное описание методики см. в Izvekov et al., 2014). В другом эксперименте рыб помещали в стартовый отсек, соединявшийся с большим аквариумом узким коридором, и измеряли промежуток времени от помещения в отсек до выхода в аквариум через коридор. Общая двигательная активность рыб обеих групп в кольцевом коридоре не различалась сколько-нибудь существенно. В то же время, рыбы, которые в эмбриональном периоде подвергались действию бури, быстрее выходили из стартового отсека в аквариум по сравнению с контрольными рыбами, эмбрионы которых содержались в спокойном геомагнитном поле [Romanovskij et al., 2014]. Мы предполагаем, что действие магнитной бури на эмбрионы повышает устойчивость рыб к стрессу, вызванному незнакомой обстановкой. В свою очередь, низкий уровень стресса способствует исследовательскому поведению и, соответственно, быстрому выходу из стартового отсека.

криптохрома, связанных с восприятием изменений геомагнитного поля у животных [Ritz et al., 2000; Solov'yov et al., 2007; Qin et al., 2016], в систему поддержания циркадных биологических ритмов [Krishnan et al., 2001; Mandilaras, Missirlis, 2012]. Геомагнитная буря в этом случае воспринимается организмом как очень сильное возмущение суточной вариации геомагнитного поля, не согласующееся с естественным циклом освещенности – другим синхронизатором циркадных биологических ритмов. Биологические эффекты геомагнитных бурь при этом возникают вследствие десинхронизации этих двух водителей ритма. Косвенным подтверждением описанной гипотезы можно рассматривать и результаты экспери-

мента с различными видами растений и животных, в котором исследовались биологические эффекты имитации широкополосного сигнала сильной геомагнитной бури 0–5 Гц и двух его частотных составляющих 0–0.001 Гц и 0.001–5 Гц. Было показано, что на биологические объекты значимо и практически идентично влияют только широкополосный сигнал бури и его составляющая в диапазоне 0–0.001 Гц [Krylov et al., 2014]. Другими словами, биологические объекты реагировали на медленные изменения геомагнитного поля, близкие по продолжительности суточной геомагнитной вариации, но не совпадающие с ней.

Если такой механизм действительно имеет место в живых системах, то эффекты, подобные влиянию геомагнитной бури, должны проявляться при смещении суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть это предположение, мы исследовали, как смещение суточной геомагнитной вариации в период раннего развития влияет на поведение плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae). С этой целью эмбрионы плотвы сразу после оплодотворения делили на три группы. Эмбрионы первой группы помещали в рабочий объем

колец Гельмгольца, в котором воспроизводилось смещение суточной геомагнитной вариации на 6 часов относительно смены дня и ночи. Во второй группе смещение составляло 12 часов. В этих условиях эмбрионы плотвы развивались в течение 6 дней от оплодотворения до рассасывания желточного мешка у предличинок. Эмбрионы контрольной группы находились в это время в естественных условиях (суточная геомагнитная вариация не смещена относительно смены дня и ночи). Личинок (возраст 11–12 дней), молодь (30 дней) и сеголетков (4 месяца), развившихся из эмбрионов этих трех групп, помещали в крестообразный лабиринт (каждую особь отдельно) и регистрировали их двигательную активность (число посещений коридоров) в течение 15 мин у личинок и молоди, и в течение 25 мин у сеголетков. Наблюдалось увеличение двигательной активности у рыб из варианта 12-часового смещения суточной геомагнитной вариации по сравнению с контролем и вариантом 6-часового смещения во всех возрастных группах (см. таблица). Эти различия были достоверны для личинок и молоди плотвы [Крылов и др., в печати; Krylov et al., in press, 2016].

Локомоторная активность в разных возрастных группах плотвы

Locomotor activity of different life stages of roach

Возрастная группа Life stage	Вариант Experiment	Среднее число посещений коридоров \pm S.E. Number of corridor visits \pm S.E.	N
Личинки Larvae	Контроль Control	114.77 \pm 15.35 (a)	13
	6-часовое смещение 6 h shift	105.50 \pm 14.79 (a)	14
	12-часовое смещение 12 h shift	164.44 \pm 13.84 (b)	16
Молодь Fry	Контроль Control	71.00 \pm 8.10 (a)	19
	6-часовое смещение 6 h shift	86.72 \pm 8.32 (ab)	18
	12-часовое смещение 12 h shift	101.39 \pm 8.32 (b)	18
Сеголетки Yearlings	Контроль Control	79.30 \pm 10.86 (a)	10
	6-часовое смещение 6 h shift	54.90 \pm 10.86 (a)	10
	12-часовое смещение 12 h shift	84.71 \pm 12.98 (a)	7

Примечание: Достоверные различия между вариантами ($p < 0.05$) внутри каждой возрастной группы обозначены разными буквенными индексами (дисперсионный анализ, апостериорный LSD-критерий).

Увеличение двигательной активности у плотвы, подвергавшейся в раннем онтогенезе воздействию смещения суточной геомагнит-

ной вариации на 12 часов относительно смены дня и ночи, согласуется с отмеченными ранее эффектами у другого представителя карповых

рыб – данио *D. rerio*. Данио, развившиеся из экспонированных в сильной магнитной буре эмбрионов, не отличались от контрольных рыб скоростью передвижений в кольцевом коридоре, но быстрее выходили из стартового отсека в аквариум [Romanovskij et al., 2014]. Такой результат можно объяснить усилением исследовательской активности в незнакомой обстановке после экспозиции эмбрионов в буре [Romanovskij et al., 2014]. Подобное повышение исследовательской активности, вероятно, могло быть причиной увеличения числа посещений коридоров лабиринта в данном исследовании.

1. Рыбы, относящиеся к таксонам разного эволюционного уровня, способны воспринимать как сильные искусственные магнитные поля, так и естественное геомагнитное поле. Рыбы, имеющие специализированные электро-сенсорные системы, могут воспринимать магнитное поле с помощью электрорецепторов. У некоторых костистых рыб магниторецепция осуществляется рецепторными клетками, содержащими цепочки кристаллов биогенного магнетита.

2. Экспериментальные данные и полевые наблюдения показывают, что рыбы используют естественное магнитное поле Земли для ориентации и навигации.

3. Естественные флуктуации геомагнитного поля влияют на общую двигательную активность и пространственное распределение рыб, однако это влияние изучено в гораздо меньшей степени, чем ориентация рыб в магнитных полях.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 16-34-00187-мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брановер Г.Г., Васильев А.С., Глейзер С.И., Цинобер А.Б. Исследование поведения угря в естественных и искусственных магнитных полях и анализ механизма его рецепции // *Вопр. ихтиологии*. 1971. Т. 11, № 4. С. 720–727.
- Бучаченко А.Л., Сагдеев Р.З., Салихов К.М. Магнитные и спиновые эффекты в химических реакциях. Новосибирск: Наука, 1978. 294 с.
- Крылов В.В., Зотов О.Д., Клайн Б. И. Устройство для генерации магнитных полей и компенсации локального низкочастотного магнитного поля. 2011. Патент на полезную модель RU 108 640 13.05.2011.
- Крылов В.В., Осипова Е.А. Исследование адаптаций *Daphnia magna* к естественным и искусственным флуктуациям магнитного поля // *Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов*. Борок: ИБВВ РАН. 2012. С. 188–192.
- Малинин Л.К. Миграции и ориентация рыб. М.: Знание. 1981. 64 с.
- Миронов А.Т. Электрические токи в море и действие тока на рыбу // *Тр. Морского гидрофизического ин-та АН СССР*. 1948. Т. 1. С. 56–74.
- Поддубный А.Г. Некоторые результаты дистанционных наблюдений за поведением мигрирующих рыб // *Бионика*. М.: Наука. 1965. С. 255–263.
- Протасов В.Р., Бондарчук А.И., Олышанский В.М. Введение в электроэкологию. М.: Наука. 1982. 336 с.
- Протасов В.Р., Шнеер В.С., Фонарев Г.А. О влиянии естественных электрических полей в море на поведение и распределение рыб // *Зоол. журн.* 1975. Т. 54, № 7. С. 1098–1101.

При этом следует отметить онтогенетическую устойчивость эффекта.

Увеличение числа посещений коридоров после экспозиции эмбрионов в 12-часовом смещении суточной геомагнитной вариации относительно смены дня и ночи отмечалась во всех исследованных возрастных группах.

Таким образом, полученные результаты согласуются с гипотезой о том, что геомагнитные бури воспринимаются организмом как сильная вариация геомагнитного поля, которая случилась в необычное время относительно первичного синхронизатора циркадных биологических ритмов — смены дня и ночи.

ВЫВОДЫ

4. Действие искусственных магнитных полей и естественных флуктуаций геомагнитного поля (магнитных бурь) на эмбрионы рыб приводит к последующим изменениям в поведении рыб.

5. Учитывая пп. 1–4, можно утверждать, что искусственные и естественные магнитные поля представляют собой значимый экологический фактор, влияющий на жизнь рыб. С увеличением интенсивности и разнообразия антропогенных магнитных полей в биосфере значимость этого фактора возрастает.

6. Реакции рыб на естественные и искусственные магнитные поля должны учитываться при планировании лабораторных экспериментов с поведением рыб. Неконтролируемые искусственные поля и естественные флуктуации геомагнитного поля могут повлиять на результаты этих экспериментов.

- Рапопорт С.И., Большакова Т.Д., Малиновская Н.К., Ораевский С.А., Мещерякова С.А., Бреус Т.К., Сосновский А.М. Магнитные бури как стрессовый фактор // *Биофизика*. 1998. Т.43, Вып. 4. С. 632–639.
- Рапопорт С.И., Шаталова А.М., Ораевский В.Н., Малиновская Н.К., Веттерберг Л. Продукция мелатонина у больных гипертонической болезнью во время магнитных бурь // *Терапевтический архив*. 2001. Т. 73, № 12. С. 29–33.
- Фонарев Г.А., Шнеер В.Р., Протасов В.Р. Электрические поля в гидросфере и их возможное влияние на поведение рыб // *Вопр. гидробионики*. М.: Наука. 1974. С. 25–27.
- Честной В.Н. Динамика уловистости донных тралов. М.: Легк. и пищ. пром-сть. 1977. 97 с.
- Честной В.Н. Радиотест для оценки неритмических изменений в поведении рыб // *Возможности использования физико-химических раздражителей для управления поведением рыб*. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 1983. С. 104–111.
- Akasofu S.I., Chapman S. *Solar-terrestrial physics*. Oxford: Clarendon Press. 1972. 901 p.
- Albert J.S., Crampton W.G.R. Electoreception and electrogenesis // *The physiology of fishes*. Boca Raton: CRC Press. 2006. P. 429–470.
- Alves-Gomes J.A. The evolution of electoreception and bioelectrogenesis in teleost fish: a phylogenetic perspective // *J. Fish. Biol.* 2001. Vol. 58, № 6. P. 1489–1511.
- Andrianov G.N., Brown H.R., Ilyinsky O.B. Responses of central neurons to electrical and magnetic stimuli of the ampullae of Lorenzini in the Black Sea skate // *J. Comp. Physiol. A*. 1974. Vol. 93, № 4. P. 287–299.
- Beason R., Semm P. Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information? // *J. Exp. Biol.* 1996. Vol. 199. P. 1241–1244.
- Bliss V.L., Heppner F.H. Circadian activity rhythm influenced by near zero magnetic field // *Nature*. 1976. Vol. 261. P. 411–412.
- Brown F.A., Chow C.S. Uniform daily rotation and biological rhythms and clocks in hamsters // *Physiological Zoology*. 1976. Vol. 49. P. 263–285.
- Brown H.R., Ilyinsky O.B. The ampullae of Lorenzini in the magnetic field // *J. Comp. Physiol. A*. 1978. Vol. 126, № 4. P. 333–341.
- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. Geomagnetic activity and human melatonin metabolite excretion // *Neuroscience Letters*. 2008. Vol. 438. P. 76–79.
- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. Geomagnetic disturbances are associated with reduced nocturnal excretion of a melatonin metabolite in humans // *Neuroscience Letters*. 1999. Vol. 266. P. 209–212.
- Carey E.G., Scharold J. Vol. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course // *Mar. Biol.* 1990. Vol. 106. P. 329–342.
- Chapman S., Bartels J. *Geomagnetism*. London: Oxford University Press. 1940. 217 p.
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. The Effect of an Alternating Electromagnetic Field Upon Early Development in Roach (*Rutilus rutilus*: Cyprinidae, Cypriniformes) // *J. Ichthyol.* 2009. Vol. 49, № 5 P. 409–415.
- Deshcherevsky A.V., Sidorin A.Y., Kharin E.P. Geomagnetic disturbances and animal activity in laboratory conditions // *Biophysics*. 2009. Vol. 54, № 3. P. 389–395.
- Diebel C.E., Proksch R., Green C.R., Neilson P., Walker M.M. Magnetite defines a magnetoreceptor // *Nature*. 2000. Vol. 406. P. 299–302.
- Dijkgraaf S., Kalmijn A.J. Verhaltensversuche zur funktion der Lorenzinischen ampullen // *Naturwissenschaften*. 1962. Vol. 49, № 17. P. 400.
- Fleissner G., Fleissner G. Magnetoreception // *Encyclopedia of animal behavior*. Oxford: Elsevier-Academic Press. 2010. P. 324–335.
- Formicki K., Tanski A., Sadowski M., Winnicki A. Effects of magnetic fields on fyke net performance // *J. Appl. Ichthyol.* 2004. Vol. 20, № 5. P. 402–406.
- Formicki K., Winnicki A. Reactions of fish embryos and larvae to constant magnetic fields // *Ital. J. Zool.* 1998. Vol. 65. P. 479–482.
- Frankel R.B., Blakemore R.P., Wolfe R.S. Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria // *Science*. 1979. Vol. 203. P. 1355–1356.
- Gould J.L., Kirschvink J.L., Deffeyes K.S. Bees have magnetic remanence // *Science*. 1978. Vol. 201. P. 1026–1028.
- Hanson M., Karlsson L., Westerberg H. Magnetic material in European eel (*Anguilla anguilla* L.) // *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1984. Vol. 77. P. 221–224.
- Hanson M., Wirmark G., Oblad M., Strid L. Iron-rich particles in European eel (*Anguilla anguilla* L.) // *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1984. Vol. 79. P. 311–316.
- Hart V., Kusta T., Nemec P., Blahova V., Jezek M., Novakova P., Begall S., Cerveny J., Hanzal V., Malkemper E.P., Stipek K., Vole C., Burda H. Magnetic alignment in carps: evidence from the Czech christmas fish market // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. e51100.
- Hofmann M.H. Physiology of ampullary electrosensory systems // *Encyclopedia of fish physiology from genome to environment*. San Diego: Acad. Press. 2011. P. 359–365.
- Izvekov E. I., Kuternitskaya E.A., Pankova N.A., Malashichev Ye. B. Nepomnyashchikh V.A. Lateralisation of rotational swimming but not fast escape response in the juvenile sterlet sturgeon, *Acipenser ruthenus* (Chondrostei: Acipenseridae) // *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*. 2014. Vol. 19, № 3. P. 302–324.

- Kalmijn A.J. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes // *Science*. 1982. Vol. 218. P. 916–918.
- Kalmijn A.J. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // *Handbook of sensory physiol.* 1974. Vol. 3. P. 147–200.
- Kalmijn A.J. Theory of electromagnetic orientation: a further analysis // *Comparative physiology of sensory systems*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1984. P. 525–560.
- Kavokin K.V. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds // *Bioelectromagnetics*. 2009. Vol. 30. P. 402–410.
- Kirschvink J.L., Gould J.L. Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals // *Biosystems*. 1981. Vol. 13. P. 181–201.
- Kirschvink J.L., Walker M.M., Chang S.B., Dizon A.E., Peterson K.A. Chains of single-domain magnetite particles in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // *J. Comp. Physiol. A*. 1985. Vol. 157. P. 375–381.
- Kirschvink J.L., Walker M.M., Diebel C.E. Magnetite-based magnetoreception // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2001. Vol. 11, № 4. P. 462–467.
- Klimley A.P., Beavers S.C., Curtis T.H., Jorgensen S.J. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California // *Environ. Biol. Fish.* 2002. Vol. 63. P. 117–135.
- Klimley A.P., Butler S.B., Nelson D.R., Stull A.T. Diel movement of scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California // *J. Fish. Biol.* 1988. Vol. 33. P. 751–761.
- Klimley A.P. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field // *Mar. Biol.* 1993. Vol. 117. P. 1–22.
- Klimley A.P., Kihlslinger R.L., Kelly J.T. Directional and non-directional movements of bat rays, *Myliobatis californica*, in Tomales Bay, California // *Environ. Biol. Fish.* 2005. Vol. 74. P. 79–88.
- Kobayashi A.K., Kirschvink J.L., Nesson M.H. Ferromagnetism and EMFs // *Nature*. 1995. Vol. 374. P. 123.
- Krishnan B., Levine J.D., Lynch M.K.S., Dowse H.B., Funes P., Hall J.C., Hardin P.E., Dryer S.E. A new role for cryptochrome in a *Drosophila* circadian oscillator // *Nature*. 2001. Vol. 411. P. 313–317.
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Zotov O.D., Osipova E.A. Effects of an induced magnetic storm on the early ontogenesis of roach *Rutilus rutilus* (L.) // *Inland Water Biology*. 2010. Vol. 3, № 4. P. 356–359.
- Krylov V.V., Nepomnyashchikh V.A., Pankova N.A., Pavlova V.V., Osipova E.A. Using a Plus Maze to Detect Effects of Geomagnetic Field Modifications on Fish Behavior // *Proceedings of Measuring Behavior 2016* (Dublin, Ireland, 25–27 May 2016). Editors: A.J. Spink et al. P. 7–15.
- Krylov V.V., Zotov O.D., Klain B.I., Ushakova N.V., Kantserova N.P., Znobisheva A.V., Izyumov Y.G., Kuz'mina V.V., Morozov A.A., Lysenko L.A., Nemova N.N., Osipova E.A. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: The impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals // *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*. 2014. Vol. 110–111. P. 28–36.
- Lagroye I., Percherancier Y., Juutilainen J., De Gannes F.P., Veyret B. ELF magnetic fields: animal studies, mechanisms of action // *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 2011. Vol. 107, № 3. P. 369–373.
- Leitegeb N., Cech R., Schrottner J., Lehofer P., Schmidpeter U., Rampetsreiter M. Magnetic emissions of electric appliances // *Int. J. Hyg. Environ. Health*. 2008. Vol. 211. P. 69–73.
- Lohmann K. J., Lohmann C. M. F. Detection of magnetic field intensity by sea turtles // *Nature*. 1996. Vol. 380. P. 59–61.
- Lohmann K.J., Pentcheff N., Nevitt G., Stetten G., Zimmer-Faust R., Jarrard H., Boles L. Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems // *J. Exp. Biol.* 1995. Vol. 198. P. 2041–2048.
- Lowenstam H.A., Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora) // *Geol. Soc. Am. Bull.* 1962. Vol. 3. P. 435–438.
- Macdonald K.C., Miller S.P., Huestis S.P., Spiess E.N. Three-dimensional modeling of a magnetic reversal boundary from inversion of deep-tow measurements // *J. Geophys. Res.* 1980. Vol. 85. P. 3670–3680.
- Malkemper E. P., Painter M. S., Landler L. Shifted magnetic alignment in vertebrates: Evidence for neural lateralization? // *Journal of Theoretical Biology*. 2016. Vol. 399. P. 141–147.
- Mandilaras K., Missirlis F. Genes for iron metabolism influence circadian rhythms in *Drosophila melanogaster* // *Metallomics*. 2012. Vol. 4. P. 928–936.
- Mann S., Sparks N.H., Walker M.M., Kirschvink J.L. Ultrastructure morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Onchorhynchus nerka*: implications for magnetoreception // *J. Exp. Biol.* 1988. Vol. 140. P. 35–49.
- McCleave J.D., Power J.H. Influence of weak electric and magnetic fields on turning behavior in elvers of the American eel *Anguilla rostrata* // *Mar. Biol.* 1978. Vol. 46. P. 29–34.
- Meyer C.G., Holland K.N., Papastamatiou Y.P. Sharks can detect changes in the geomagnetic field // *J. R. Soc. Interface*. 2005. Vol. 2. P. 129–130.
- Murray R.W. Electrical sensitivity of the ampullae of Lorenzini // *Nature*. 1960. Vol. 187. P. 957.
- Nepomnyashchikh V. A., Izvekov E. I. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // *J. Ichthyol.* 2006. Vol. 46. Suppl. 2. P. S235–S242. DOI: 10.1134/s0032945206110142
- New J.G. The evolution of vertebrate electrosensory systems // *Brain Behav. evol.* 1997. Vol. 50. P. 244–252.
- Nishi T., Kawamura G., Matsumoto K. Magnetic sense in the Japanese eel, *Anguilla japonica*, as determined by conditioning and electrocardiography // *J. Exp. Biol.* 2004. Vol. 207. P. 2965–2970.

- Northcutt R.G. Brain organization in the cartilaginous fishes // Sensory biology of sharks, skates, and rays. Washington: Government printing office. 1978. P. 107–193.
- O'Connell C.P., Abel D.C., Gruber S.H., Stroud E.M., Rice P.H. Response of juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, to a magnetic barrier simulating a beach net // Ocean Coast. Manage. 2011. Vol. 54. P. 225–230.
- Osipova E. A., Pavlova V. V., Nepomnyashchikh V. A. Krylov V. V. Influence of magnetic field on zebrafish activity and orientation in a plus maze // Behavioural processes. 2016. Vol. 122. P. 80–86. DOI: 10.1016/j.beproc.2015.11.009
- Paulin M.G. Electoreception and the compass sense of sharks // J. Theor. Biol. 1995. Vol. 174. P. 325–339.
- Phillips J.B., Borland S.C. Behavioural evidence for use of a light-dependent magnetoreception mechanism in a vertebrate // Nature. 1992. Vol. 359. P. 142–144.
- Qin S.Y., Yin H., Yang C.L., Dou Y.F., Liu Z.M., Zhang P., Yu H., Huang Y.L., Feng J., Hao J.F., Hao J., Deng L.Z., Yan X.Y., Dong X.L., Zhao Z.X., Jiang T.J., Wang H.W., Luo S.J., Xie C. A magnetic protein biocompass // Nat Mater. 2016. Vol. 15. P. 217–226.
- Quinn T.P. Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry // J. Comp. Physiol. A. 1980. Vol. 137. P. 243–248.
- Quinn T.P., Brannon E.L. The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts // J. Comp. Physiol. A. 1982. Vol. 147. P. 547–552.
- Quinn T.P., Merrill R.T., Brannon E.L. Magnetic field detection in sockeye salmon // J. Exp. Zool. 1981. Vol. 217. P. 137–142.
- Ritz T., Adem S., Schulten K. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // Biophys J. 2000. Vol. 78. P. 707–718.
- Riveros A.J., Srygley R.B. Magnetic compasses in insects // Encyclopedia of animal behavior. Oxford: Elsevier-Academic Press. 2010. P. 305–313.
- Rodgers C.T., Hore P.J. Chemical magnetoreception in birds: the radical pair mechanism // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2009. Vol. 106. P. 353–360.
- Romanovskij, A.V., Pesnya, D.S., Izvekov, E.I., Krylov, V.V., Nepomnyashchikh, V.A. The behavior of male *Danio rerio* Hamilton after exposure of fish embryos to a simulated geomagnetic storm // Biophysics. 2014. Vol. 59, № 6. P. 935–939. DOI: 10.1134/s0006350914060190
- Sadowski M., Winnicki A., Formicki K., Sobotinski A., Tanski A. The effect of magnetic field on permeability of egg shells of salmonid fishes // Acta Ichthyol. Piscat. 2007. Vol. 37, № 2. P. 129–135.
- Skauli K.S., Reitan J.B., Walther B.T. Hatching in zebrafish (*Danio rerio*) embryos exposed to a 50 Hz magnetic field // Bioelectromagnetics. 2000. Vol. 21. P. 407–410.
- Skiles D.D. The geomagnetic field: its nature, history and biological relevance // Magnetite biomineralization and magnetoreception by living organisms: a new biomagnetism. N. Y.: Plenum Press. 1985. P. 43–102.
- Shcherbakov D., Winklhofer M., Petersen N., Steidle J., Hilbig R., Blum M. Magnetosensation in zebrafish // Curr. Biol. 2005. Vol. 15. P. R161–R162.
- Solov'yov I.A., Chandler D.E., Schulten K. Magnetic field effects in *Arabidopsis thaliana* cryptochrome-1 // Biophys J. 2007. Vol. 92. P. 2711–2726.
- Souza J.J., Poluhowich J.J., Guerra R.J. Orientation responses of American eels, *Anguilla rostrata*, to varying magnetic fields // Comp. Biochem. Physiol. A. 1988. Vol. 90. P. 57–61.
- Strand J.A., Abernethy C.S., Skalski J.R., Qenoway R.G. Effects of magnetic field exposure on fertilization success in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Bioelectromagnetics. 1983. Vol. 4. P. 295–301.
- Sundstrom L.F., Gruber S.H., Clermont S.M., Correia J.P.S., de Marignac J.R.C., Morrissey J.F., Lowrance C.R., Thomassen L., Oliveira M.T. Review of elasmobranch behavioral studies using ultrasonic telemetry with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, around Bimini Islands, Bahamas // Environ. Biol. Fish. 2001. Vol. 60. P. 225–250.
- Takebe A., Furutani T., Wada T., Koinuma M., Kubo Y., Okano K., Okano T. Zebrafish respond to the geomagnetic field by bimodal and group dependent orientation // Sci. Rep. 2012. Vol. 2. P. 727.
- Talikina M.G., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. Response of animal and vegetative cells to the effect of a typical magnetic storm // Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics. 2013. Vol. 49, № 8. P. 779–783. DOI: 10.1134/s0001433813080082
- Talikina M.G., Krylov V.V., Izyumov Yu.G., Chebotareva Yu.V. The effect of a typical magnetic storm on mitosis in the embryo cells and the length and weight of roach (*Rutilus rutilus* L.) prolarvae // Inland Water Biology. 2013. Vol. 6, № 1. P. 48–52. DOI: 10.1134/s1995082912030145
- Tricas T.C. The neuroecology of the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior // Environ. Biol. Fish. 2001. Vol. 60. P. 77–92.
- Ueda K., Maeda Y., Koyama M., Yaskawa K., Tokui T. Magnetic remanences in salmonid fish // Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 1986. Vol. 52. P. 193–198.
- Walcott C., Gould J.L., Kirschvink J.L. Pigeons have magnets // Science. 1979. Vol. 205. P. 1027–1029.
- Walker M.M. A model for encoding of magnetic field intensity by magnetite-based magnetoreceptor cells // J. Theor. Biol. 2008. Vol. 250. P. 85–91. Walker M.M. Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacores* // J. Comp. Physiol. A. 1984. Vol. 155. P. 673–679.

- Walker M.M. Magnetic sense in fishes // Encyclopedia of fish physiology from genome to environment. San Diego: Acad. Press. 2011. P. 726–735.
- Walker M.M., Diebel C.E., Haugh C.V., Pankhurst P.M., Montgomery J.C., Green C.R. Structure and function of the vertebrate magnetic sense // Nature. 1997. Vol. 390. P. 371–376.
- Walker M.M., Kirschvink J.L., Chang S.B., Dizon A.E. A candidate magnetic sense organ in the yellowfin tuna, *Thunnus albacores* // Science. 1984. Vol. 224. P. 751–753.
- Walker M.M., Quinn T.P., Kirschvink J.L., Groot C. Production of single-domain magnetite throughout life by sockeye salmon, *Onchorhynchus nerka* // J. Exp. Biol. 1988. Vol. 140. P. 51–63.
- Ward B.K., Tan G. X.-J., Roberts D.C., Della Santina C.C., Zee D.S., Carey J.P. Strong static magnetic fields elicit swimming behaviors consistent with direct vestibular stimulation in adult zebrafish // PLoS ONE. 2014. Vol. 9(3). e92109. DOI:10.1371/journal.pone.0092109
- Weaver D.R., Lockley S.W. Melatonin regulation of circadian rhythmicity in vertebrates // Encyclopedia of Neuroscience. Oxford: Academic Press. 2009. P. 721–732.
- Welker H.A., Semm P., Willig R.P., Commentz J.C., Wiltshko W., Vollrath L. Effects of an artificial magnetic field on serotonin N-acetyltransferase activity and melatonin content of the rat pineal gland // Exp. Brain Res. 1983. Vol. 50. P. 426–432.
- Weydahl A., Sothern R.B., Cornelissen G., Wetterberg L. Geomagnetic activity influences the melatonin secretion at latitude 70 degrees N // Biomedicine & Pharmacotherapy. 2001. Vol. 55. P. 57s–62s.
- Wiltshko W., Wiltshko R. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals // J. Comp. Physiol. A. 2005. Vol. 191. P. 675–693.

REFERENCES

- Akasofu S.I., Chapman S. 1972. Solar-terrestrial physics. Oxford: Clarendon Press. 901 p.
- Albert J.S., Crampton W.G.R. 2006. Electoreception and electrogenesis // The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press. P. 429–470.
- Alves-Gomes J.A. 2001. The evolution of electoreception and bioelectrogenesis in teleost fish: a phylogenetic perspective // J. Fish. Biol. Vol. 58, № 6. P. 1489–1511.
- Andrianov G.N., Brown H.R., Ilyinsky O.B. 1974. Responses of central neurons to electrical and magnetic stimuli of the ampullae of Lorenzini in the Black Sea skate // J. Comp. Physiol. A. Vol. 93, № 4. P. 287–299.
- Beason R., Semm P. 1996. Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information? // J. Exp. Biol. Vol. 199. P. 1241–1244.
- Bliss V.L., Heppner F.H. 1976. Circadian activity rhythm influenced by near zero magnetic field // Nature. Vol. 261. P. 411–412.
- Branover G.G., Vasil'yev A.S., Gleyzer S.I., Tsinober A.B. 1971. Issledovaniye povedeniya ugrya v yestestvennykh i iskusstvennykh magnitnykh polyakh i analiz mekhanizma yego retseptsiy [The investigation of behavior of European eel in natural and artificial magnetic fields and the analysis of mechanism of its reception] // Vopr. ikhtiologii. Vol. 11, № 4. S. 720–727. [In Russian]
- Brown F.A., Chow C.S. 1976. Uniform daily rotation and biological rhythms and clocks in hamsters // Physiological Zoology. Vol. 49. P. 263–285.
- Brown H.R., Ilyinsky O.B. 1978. The ampullae of Lorenzini in the magnetic field // J. Comp. Physiol. A. Vol. 126, № 4. P. 333–341.
- Buchachenko A.L., Sagdeyev R.Z., Salikhov K.M. 1978. Magnitnyye i spinovyye efekty v khimicheskikh reaktsiyakh [Magnetic and spin effects in chemical reactions]. Novosibirsk: Nauka. 294 s. [In Russian]
- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. 2008. Geomagnetic activity and human melatonin metabolite excretion // Neuroscience Letters. Vol. 438. P. 76–79.
- Burch J.B., Reif J.S., Yost M.G. 1999. Geomagnetic disturbances are associated with reduced nocturnal excretion of a melatonin metabolite in humans // Neuroscience Letters. Vol. 266. P. 209–212.
- Carey E.G., Scharold J.V. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course // Mar. Biol. Vol. 106. P. 329–342.
- Chapman S., Bartels J. 1940. Geomagnetism. London: Oxford University Press. 217 p.
- Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. 2009. The Effect of an Alternating Electromagnetic Field Upon Early Development in Roach (*Rutilus rutilus*: Cyprinidae, Cypriniformes) // J. Ichthyol. Vol. 49, № 5. P. 409–415. DOI: 10.1134/S0032945209050075
- Chestnoy V.N. 1977. Dinamika ulovistosti donnykh tralov [The dynamics of catchability of bottom trawls]. M.: Legkaya i pischevaya promyshlennost'. 97 s. [In Russian]
- Chestnoy V.N. 1983. Radiotest dlya otsenki neritnicheskikh izmeneniy v povedenii ryb [Radiotest for evaluation of non-rhythmic changes in fish behavior] // Vozmozhnosti ispol'zovaniya fiziko-khimicheskikh razdrzhitel'ey dlya upravleniya povedeniyem ryb. M.: Academy of Sciences of USSR. S. 104–111. [In Russian]
- Deshcherevsky A.V., Sidorin A.Y., Kharin E.P. 2009. Geomagnetic disturbances and animal activity in laboratory conditions // Biophysics. Vol. 54, № 3. P. 389–395
- Diebel C.E., Proksch R., Green C.R., Neilson P., Walker M.M. 2000. Magnetite defines a magnetoreceptor // Nature. Vol. 406. P. 299–302.

- Dijkgraaf S., Kalmijn A.J. 1962. Verhaltensversuche zur funktion der Lorenzinischen ampullen // *Naturwissenschaften*. Vol. 49, № 17. P. 400.
- Fleissner G., Fleissner G. 2010. Magnetoreception // *Encyclopedia of animal behavior*. Oxford: Elsevier-Academic Press. P. 324–335.
- Fonarev G.A., Shneyer V.R., Protasov V.R. 1974. Elektricheskiye polya v gidrosfere i ikh vozmozhnoye vliyaniye na povedeniye ryb [Electric fields in hydrosphere and their possible impact on fish behavior] // *Vopr. gidrobioniki*. M.: Nauka. S. 25–27. [In Russian]
- Formicki K., Tanski A., Sadowski M., Winnicki A. 2004. Effects of magnetic fields on fyke net performance // *J. Appl. Ichthyol.* Vol. 20, № 5. P. 402–406.
- Formicki K., Winnicki A. 1998. Reactions of fish embryos and larvae to constant magnetic fields // *Ital. J. Zool.* Vol. 65. P. 479–482.
- Frankel R.B., Blakemore R.P., Wolfe R.S. 1979. Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria // *Science*. Vol. 203. P. 1355–1356.
- Gould J.L., Kirschvink J.L., Deffeyes K.S. 1978. Bees have magnetic remanence // *Science*. Vol. 201. P. 1026–1028.
- Hanson M., Karlsson L., Westerberg H. 1984. Magnetic material in European eel (*Anguilla anguilla* L.) // *Comp. Biochem. Physiol. A*. Vol. 77. P. 221–224.
- Hanson M., Wirmark G., Oblad M., Strid L. 1984. Iron-rich particles in European eel (*Anguilla anguilla* L.) // *Comp. Biochem. Physiol. A*. Vol. 79. P. 311–316.
- Hart V., Kusta T., Nemec P., Blahova V., Jezek M., Novakova P., Begall S., Cerveny J., Hanzal V., Malkemper E.P., Stipek K., Vole C., Burda H. 2012. Magnetic alignment in carps: evidence from the Czech christmas fish market // *PLoS One*. Vol. 7. e51100.
- Hofmann M.H. 2011. Physiology of ampullary electrosensory systems // *Encyclopedia of fish physiology from genome to environment*. San Diego: Acad. Press. P. 359–365.
- Izvekov E.I., Kuternitskaya E.A., Pankova N.A., Malashichev Ye.B., Nepomnyashchikh V.A. 2014. Lateralisation of rotational swimming but not fast escape response in the juvenile sterlet sturgeon, *Acipenser ruthenus* (Chondrostei: Acipenseridae) // *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*. Vol. 19, № 3. P. 302–324. DOI: 10.1080/1357650X.2013.804080
- Kalmijn A.J. 1982. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes // *Science*. Vol. 218. P. 916–918.
- Kalmijn A.J. 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // *Handbook of sensory physiol.* Vol. 3. P. 147–200.
- Kalmijn A.J. 1984. Theory of electromagnetic orientation: a further analysis // *Comparative physiology of sensory systems*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 525–560.
- Kavokin K.V. 2009. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds // *Bioelectromagnetics*. Vol. 30. P. 402–410.
- Kirschvink J.L., Gould J.L. 1981. Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals // *Biosystems*. Vol. 13. P. 181–201.
- Kirschvink J.L., Walker M.M., Chang S.B., Dizon A.E., Peterson K.A. 1985. Chains of single-domain magnetite particles in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // *J. Comp. Physiol. A*. Vol. 157. P. 375–381.
- Kirschvink J.L., Walker M.M., Diebel C.E. 2001. Magnetite-based magnetoreception // *Curr. Opin. Neurobiol.* Vol. 11, № 4. P. 462–467.
- Klimley A.P., Beavers S.C., Curtis T.H., Jorgensen S.J. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California // *Environ. Biol. Fish.* Vol. 63. P. 117–135.
- Klimley A.P., Butler S.B., Nelson D.R., Stull A.T. 1988. Diel movement of scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California // *J. Fish. Biol.* Vol. 33. P. 751–761.
- Klimley A.P. 1993. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field // *Mar. Biol.* Vol. 117. P. 1–22.
- Klimley A.P., Kihlsinger R.L., Kelly J.T. 2005. Directional and non-directional movements of bat rays, *Myliobatis californica*, in Tomales Bay, California // *Environ. Biol. Fish.* Vol. 74. P. 79–88.
- Kobayashi A.K., Kirschvink J.L., Nesson M.H. 1995. Ferromagnetism and EMFs // *Nature*. Vol. 374. P. 123.
- Krishnan B., Levine J.D., Lynch M.K.S., Dowse H.B., Funes P., Hall J.C., Hardin P.E., Dryer S.E. 2001. A new role for cryptochrome in a *Drosophila* circadian oscillator // *Nature*. Vol. 411. P. 313–317.
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Zotov O.D., Osipova E.A. 2010. Effects of an induced magnetic storm on the early ontogenesis of roach *Rutilus rutilus* (L.) // *Inland Water Biology*. Vol. 3, № 4. P. 356–359. DOI: 10.1134/s1995082910040085
- Krylov V.V., Nepomnyashchikh V.A., Pankova N.A., Pavlova V.V., Osipova E.A. 2016. Using a Plus Maze to Detect Effects of Geomagnetic Field Modifications on Fish Behavior // *Proceedings of Measuring Behavior 2016* (Dublin, Ireland, 25–27 May 2016). Editors: A.J. Spink et al. P. 7–15.
- Krylov V.V., Osipova E.A. 2012. Issledovaniye adaptatsiy *Daphnia magna* k yestestvennym i iskusstvennym fluktuatsiyam magnitnogo polya [The investigation of adaptations of *Daphnia magna* to natural and artificial fluctuations of magnetic field] // *Fiziologicheskoye, biokhimicheskoye i molekulyarno-geneticheskoye mekhanizmy adaptatsiy gidrobiontov*. Borok: IBIW RAS. S. 188–192 [In Russian]

- Krylov V.V., Zotov O.D., Klain B. I. 2011. Ustroystvo dlya generatsii magnitnykh poley i kompensatsii lokal'nogo nizkochastotnomagnitnogo polya [The device for magnetic fields generation and for compensation of local low frequency magnetic field]. Patent RUS 108 640 13.05.2011 [In Russian]
- Krylov V.V., Zotov O.D., Klain B.I., Ushakova N.V., Kantserova N.P., Znobisheva A.V., Izyumov Y.G., Kuz'mina V.V., Morozov A.A., Lysenko L.A., Nemova N.N., Osipova E.A. 2014. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: The impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals // *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*. Vol. 110–111. P. 28–36. DOI: 10.1016/j.jastp.2014.01.020
- Lagroye I., Percherancier Y., Juutilainen J., De Gannes F.P., Veyret B. 2011. ELF magnetic fields: animal studies, mechanisms of action // *Prog. Biophys. Mol. Biol.* Vol. 107, № 3. P. 369–373.
- Leitgeb N., Cech R., Schrottner J., Lehofer P., Schmidpeter U., Rampetsreiter M. 2008. Magnetic emissions of electric appliances // *Int. J. Hyg. Environ. Health*. Vol. 211. P. 69–73.
- Lohmann K.J., Lohmann C.M.F. 1996. Detection of magnetic field intensity by sea turtles // *Nature*. Vol. 380. P. 59–61.
- Lohmann K.J., Pentcheff N., Nevitt G., Stetten G., Zimmer-Faust R., Jarrard H., Boles L. 1995. Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems // *J. Exp. Biol.* Vol. 198. P. 2041–2048.
- Lowenstam H.A. 1962. Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora) // *Geol. Soc. Am. Bull.* Vol. 73. P. 435–438.
- Macdonald K.C., Miller S.P., Huestis S.P., Spiess E.N. 1980. Three-dimensional modeling of a magnetic reversal boundary from inversion of deep-tow measurements // *J. Geophys. Res.* Vol. 85. P. 3670–3680.
- Malinin L.K. 1981. Migratsii i oriyentatsiya ryb [Migrations and orientation of fishes]. M.: Znaniye. 1981. 64 s. [In Russian]
- Malkemper E.P., Painter M.S., Landler L. 2016. Shifted magnetic alignment in vertebrates: Evidence for neural lateralization? // *Journal of Theoretical Biology*. Vol. 399. P. 141–147.
- Mandilaras K., Missirlis F. 2012. Genes for iron metabolism influence circadian rhythms in *Drosophila melanogaster* // *Metallomics*. Vol. 4. P. 928–936.
- Mann S., Sparks N.H., Walker M.M., Kirschvink J.L. 1988. Ultrastructure morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Onchorhynchus nerka*: implications for magnetoreception // *J. Exp. Biol.* Vol. 140. P. 35–49.
- McCleave J.D., Power J.H. 1978. Influence of weak electric and magnetic fields on turning behavior in elvers of the American eel *Anguilla rostrata* // *Mar. Biol.* Vol. 46. P. 29–34.
- Meyer C.G., Holland K.N., Papastamatiou Y.P. 2005. Sharks can detect changes in the geomagnetic field // *J. R. Soc. Interface*. Vol. 2. P. 129–130.
- Mironov A.T. 1948. Elektricheskiye toki v more i deystviye toka na rybu [Electrical currents in the sea and its impact on fishes] // *Tr. Morskogo gidrofizicheskogo in-ta AN SSSR*. Vol. 1. S. 56–74. [In Russian]
- Murray R.W. 1960. Electrical sensitivity of the ampullae of Lorenzini // *Nature*. Vol. 187. P. 957.
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. 2006. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // *J. Ichthyol.* Vol. 46. Suppl. 2. P. S235–S242. DOI: 10.1134/s0032945206110142
- New J.G. 1997. The evolution of vertebrate electrosensory systems // *Brain Behav. Evol.* Vol. 50. P. 244–252.
- Nishi T., Kawamura G., Matsumoto K. 2004. Magnetic sense in the Japanese eel, *Anguilla japonica*, as determined by conditioning and electrocardiography // *J. Exp. Biol.* Vol. 207. P. 2965–2970.
- Northcutt R.G. 1978. Brain organization in the cartilaginous fishes // *Sensory biology of sharks, skates, and rays*. Washington: Government printing office. P. 107–193.
- O'Connell C.P., Abel D.C., Gruber S.H., Stroud E.M., Rice P.H. 2011. Response of juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, to a magnetic barrier simulating a beach net // *Ocean Coast. Manage.* Vol. 54. P. 225–230.
- Osipova E.A., Pavlova V.V., Nepomnyashchikh V.A., Krylov V.V. 2016. Influence of magnetic field on zebrafish activity and orientation in a plus maze // *Behavioural processes*. Vol. 122. P. 80–86. DOI: 10.1016/j.beproc.2015.11.009
- Paulin M.G. 1995. Electoreception and the compass sense of sharks // *J. Theor. Biol.* Vol. 174. P. 325–339.
- Phillips J.B., Borland S.C. 1992. Behavioural evidence for use of a light-dependent magnetoreception mechanism in a vertebrate // *Nature*. Vol. 359. P. 142–144.
- Poddubnyy A.G. 1965. Nekotoryye rezul'taty distantsionnykh nablyudeniy za povedeniyem migriruyushchikh ryb [Some results of distant observations on behavior of migrating fishes] // *Bionika*. M.: Nauka. S. 255–263 [In Russian]
- Protasov V.R., Bondarchuk A.I., Ol'shanskiy V.M. 1982. Vvedeniye v elektroekologiyu [Introduction in electroecology]. M.: Nauka. 336 s. [In Russian]
- Protasov V.R., Shneyer V.S., Fonarev G.A. 1975. O vliyaniy yestestvennykh elektricheskikh poley v more na povedeniye i raspredeleniye ryb [The impact of natural electric fields in the sea on behavior and distribution of fishes] // *Zool. zhurn.* Vol. 54, № 7. S. 1098–1101 [In Russian]
- Qin S.Y., Yin H., Yang C.L., Dou Y.F., Liu Z.M., Zhang P., Yu H., Huang Y.L., Feng J., Hao J.F., Hao J., Deng L.Z., Yan X.Y., Dong X.L., Zhao Z.X., Jiang T.J., Wang H.W., Luo S.J., Xie C. 2016. A magnetic protein biocompass // *Nat Mater.* Vol. 15. P. 217–226.
- Quinn T.P. 1980. Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry // *J. Comp. Physiol. A*. Vol. 137. P. 243–248.

- Quinn T.P., Brannon E.L. 1982. The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts // J. Comp. Physiol. A. Vol. 147. P. 547–552.
- Quinn T.P., Merrill R.T., Brannon E.L. 1981. Magnetic field detection in sockeye salmon // J. Exp. Zool. Vol. 217. P. 137–142.
- Rapoport S.I., Bol'shakova T.D., Malinovskaya N.K., Orayevskiy S.A., Meshcheryakova S.A., Breus T.K., Sosnovskiy A.M. 1998. Magnitnyye buri kak stressovyy faktor [Magnetic storms as stress factor] // Biofizika. 1998. Vol. 43, № 4. S. 632–639. [In Russian]
- Rapoport S.I., Shatalova A.M., Orayevskiy V.N., Malinovskaya N.K., Vetterberg L. 2001. Produktsiya melatonina u bol'nykh gipertonicheskoy boleznyu vo vremya magnitnykh bur' [Melatonin production in hypertensive patients in magnetic storms] // Terapevticheskiy arkhiv. Vol. 73, № 12. S. 29–33. [In Russian]
- Ritz T., Adem S., Schulten K. 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // Biophys J. Vol. 78. P. 707–718.
- Riveros A.J., Srygley R.B. 2010. Magnetic compasses in insects // Encyclopedia of animal behavior. Oxford: Elsevier-Academic Press. P. 305–313.
- Rodgers C.T., Hore P.J. 2009. Chemical magnetoreception in birds: the radical pair mechanism // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 106. P. 353–360.
- Romanovskij A.V., Pesnya D.S., Izvekov E.I., Krylov V.V., Nepomnyashchikh V.A. 2014. The behavior of male *Danio rerio* Hamilton after exposure of fish embryos to a simulated geomagnetic storm // Biophysics. Vol. 59, № 6. P. 935–939. DOI: 10.1134/s0006350914060190
- Sadowski M., Winnicki A., Formicki K., Sobotinski A., Tanski A. 2007. The effect of magnetic field on permeability of egg shells of salmonid fishes // Acta Ichthyol. Piscat. Vol. 37, № 2. P. 129–135.
- Shcherbakov D., Winklhofer M., Petersen N., Steidle J., Hilbig R., Blum M. 2005. Magnetosensation in zebrafish // Curr. Biol. Vol. 15. P. R161–R162.
- Skauli K.S., Reitan J.B., Walther B.T. 2000. Hatching in zebrafish (*Danio rerio*) embryos exposed to a 50 Hz magnetic field // Bioelectromagnetics. Vol. 21. P. 407–410.
- Skiles D.D. 1985. The geomagnetic field: its nature, history and biological relevance // Magnetite biomineralization and magnetoreception by living organisms: a new biomagnetism. N. Y.: Plenum Press. P. 43–102.
- Solov'yov I.A., Chandler D.E., Schulten K. 2007. Magnetic field effects in *Arabidopsis thaliana* cryptochrome-1 // Biophys J. Vol. 92. P. 2711–2726.
- Souza J.J., Poluhovich J.J., Guerra R.J. 1988. Orientation responses of American eels, *Anguilla rostrata*, to varying magnetic fields // Comp. Biochem. Physiol. A. Vol. 90. P. 57–61.
- Strand J.A., Abernethy C.S., Skalski J.R., Qenoway R.G. 1983. Effects of magnetic field exposure on fertilization success in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Bioelectromagnetics. Vol. 4. P. 295–301.
- Sundstrom L.F., Gruber S.H., Clermont S.M., Correia J.P.S., de Marignac J.R.C., Morrissey J.F., Lowrance C.R., Thomassen L., Oliveira M.T. 2001. Review of elasmobranch behavioral studies using ultrasonic telemetry with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, around Bimini Islands, Bahamas // Environ. Biol. Fish. Vol. 60. P. 225–250.
- Takebe A., Furutani T., Wada T., Koinuma M., Kubo Y., Okano K., Okano T. 2012. Zebrafish respond to the geomagnetic field by bimodal and group dependent orientation // Sci. Rep. Vol. 2. P. 727.
- Talikina M.G., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. 2013. Response of animal and vegetative cells to the effect of a typical magnetic storm // Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics. Vol. 49, № 8. P. 779–783. DOI: 10.1134/s0001433813080082
- Talikina M.G., Krylov V.V., Izyumov Yu.G., Chebotareva Yu.V. 2013. The effect of a typical magnetic storm on mitosis in the embryo cells and the length and weight of roach (*Rutilus rutilus* L.) prolarvae // Inland Water Biology. Vol. 6, № 1. P. 48–52. DOI: 10.1134/s1995082912030145
- Tricas T.C. 2001. The neuroecology of the elasmobranch electrosensory world: why peripheral morphology shapes behavior // Environ. Biol. Fish. Vol. 60. P. 77–92.
- Ueda K., Maeda Y., Koyama M., Yaskawa K., Tokui T. 1986. Magnetic remanences in salmonid fish // Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. Vol. 52. P. 193–198.
- Walcott C., Gould J.L., Kirschvink J.L. 1979. Pigeons have magnets // Science. Vol. 205. P. 1027–1029.
- Walker M.M. 2008. A model for encoding of magnetic field intensity by magnetite-based magnetoreceptor cells // J. Theor. Biol. Vol. 250. P. 85–91.
- Walker M.M. 1984. Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacores* // J. Comp. Physiol. A. Vol. 155. P. 673–679.
- Walker M.M. Magnetic sense in fishes // Encyclopedia of fish physiology from genome to environment. San Diego: Acad. Press. 2011. P. 726–735.
- Walker M.M., Diebel C.E., Haugh C.V., Pankhurst P.M., Montgomery J.C., Green C.R. 1997. Structure and function of the vertebrate magnetic sense // Nature. Vol. 390. P. 371–376.
- Walker M.M., Kirschvink J.L., Chang S.B., Dizon A.E. 1984. A candidate magnetic sense organ in the yellowfin tuna, *Thunnus albacores* // Science. Vol. 224. P. 751–753.
- Walker M.M., Quinn T.P., Kirschvink J.L., Groot C. 1988. Production of single-domain magnetite throughout life by sockeye salmon, *Onchorhynchus nerka* // J. Exp. Biol. Vol. 140. P. 51–63.

- Ward B.K., Tan G. X.-J., Roberts D.C., Della Santina C.C., Zee D.S., Carey J.P. 2014. Strong static magnetic fields elicit swimming behaviors consistent with direct vestibular stimulation in adult zebrafish // PLoS ONE. Vol. 9(3). e92109. DOI:10.1371/journal.pone.0092109
- Weaver D.R., Lockley S.W. 2009. Melatonin regulation of circadian rhythmicity in vertebrates // Encyclopedia of Neuroscience. Oxford: Academic Press. P. 721–732.
- Welker H.A., Semm P., Willig R.P., Commentz J.C., Wiltshko W., Vollrath L. 1983. Effects of an artificial magnetic field on serotonin N-acetyltransferase activity and melatonin content of the rat pineal gland // Exp. Brain Res. Vol. 50. P. 426–432.
- Weydahl A., Sothorn R.B., Cornelissen G., Wetterberg L. 2001. Geomagnetic activity influences the melatonin secretion at latitude 70 degrees N // Biomedicine & Pharmacotherapy. Vol. 55. P. 57s–62s.
- Wiltshko W., Wiltshko R. 2005. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals // J. Comp. Physiol. A. Vol. 191. P. 675–693.

THE EFFECT OF ANTHROPOGENIC AND NATURAL MAGNETIC FIELDS ON FISH BEHAVIOR

V. A. Nepomnyashchikh, V. V. Krylov, E. A. Osipova, V. V. Pavlova, E. I. Izvekov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia

e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru

The review deals with data on the effect of artificial and natural magnetic fields on fish behavior. These data have been obtained by many researchers, including authors of the review. Fishes of different evolutionary levels are able to perceive magnetic fields. Elasmobranchs can use ampular organs for this purpose. Some Teleosts have cells containing chains of biogenic magnetite crystals, serving as magnetic fields' receptors. Both experimental data and nature observations show that fish use the geomagnetic field for orientation and navigation. Fluctuations of the field exert an effect on fish locomotor activity and spatial distribution. An exposure of fish embryos to artificial fields and fluctuations of geomagnetic fields (geomagnetic storms) results in behavioral changes in fish developed from these embryos. In general, artificial and natural magnetic fields comprise an important ecological factor which influences the life of fish. Responses of fish to these fields should be taken into account when planning experiments in laboratories. Uncontrolled artificial fields and natural fluctuations of geomagnetic field could distort results of the experiments.

Keywords: fish, behavior, magnetic field

ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ НА ИЗБИРАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ МОЛОДИ РЕЧНОГО ОКУНЯ

А. К. Смирнов

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru*

Проанализировано влияние пищевого и оборонительного поведения на температурные предпочтения сеголеток окуня. Выявлено снижение температур, избираемых молодью окуня, на 4–5°C после 10 дневного периода голодания. При отсутствии пищи в зоне избираемых температур исследованные рыбы были способны питаться в очень широком температурном диапазоне, иногда выходящем за пределы термостойкости (до 36.2°C). При этом у них наблюдался определенный стереотип поведения: непродолжительное посещение кормовых пятен на периферии градиента температур для поиска пищи и питания, и более длительное нахождение в зоне температурного оптимума, особенно после насыщения. Показано, что при отсутствии хищников укрытия слабо влияют на величины окончательно избираемой температуры молоди окуня. В то же время присутствие укрытий несколько снижало реакцию рыб на стрессорные ситуации (вмешательство в экспериментальную среду). Полное отсутствие укрытий при появлении хищника в зоне температурного оптимума делало ее, а также ассоциированные с ней кормовые ресурсы, малодоступными для молоди окуня. При совместном расположении кормовых пятен и укрытий за пределами зоны температурного оптимума, рыбы концентрировались около них. Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что, несмотря на определяющую значимость терморегуляционного поведения для жизни рыб, его реализация может быть существенно скорректирована воздействием других факторов. Однако и в лабораторных, и в полевых условиях многие виды рыб с помощью взаимодействия различных форм поведения могут получать значительные выгоды, используя температурную неоднородность среды как важный экологический ресурс.

Ключевые слова: терморегуляционное поведение, молодь рыб, окончательно избираемая температура, предпочитаемая температура, температурный оптимум, пищевое поведение, оборонительное поведение.

ВВЕДЕНИЕ

Большинство живых организмов в процессе своей жизнедеятельности так или иначе сталкивается с температурной неоднородностью среды обитания. Для эктотермных животных это особенно актуально, так как от окружающей температуры в значительной мере зависит интенсивность протекания большинства их жизненных функций. В процессе эволюционного развития данная группа животных выработала определенный комплекс адаптационных реакций, направленных на поддержание относительного постоянства внутренней среды организма на фоне изменяющихся внешних условий [Озернюк, 2000 (Ozernyuk, 2000); Golovanov, 2013]. Данные реакции затрагивают множество процессов, протекающих на различных уровнях, от биохимического до поведенческого. В то же время, в ответ на колебания температуры в среде обитания, большинство эктотермных организмов реагирует, в первую очередь, сменой поведения [Viscigo, 2007]. Эффективность поведенческих реакций, направленных на поддержание относительного постоянства температуры внутренней среды организма, может отличаться у различных групп эктотермов. Наибольшего совершенства в данной области достигли многие рептилии, при этом точность их поведенческого терморегулирования может составлять десятки доли градуса [Черлин, 2014 (Cherlin, 2014)].

Водная среда значительно меньше подвержена колебаниям температуры по сравнению с воздушной, но и здесь возможны довольно сильные перепады температур. В частности, они характерны для относительно глубоких водоемов, расположенных в умеренных и высоких широтах. В период летней стратификации температуры поверхностного и придонного слоя воды могут различаться на 10 и более градусов. С другой стороны, в подавляющем большинстве водоемов всегда существуют более или менее выраженные суточные колебания температур. Например, в течение дня температура мелководий может значительно отличаться от температуры основной массы воды. То же самое можно сказать о различии температуры нижних и верхних участков рек. Многие виды гидробионтов, и в частности рыбы, с успехом используют подобные условия для оптимизации процессов собственного роста и развития [Крогиус, 1974 (Kroggius, 1974); Поддубный, Малинин, 1988 (Poddubnyj, Malinin, 1988); Narver 1970; Brett, 1971; Neverman, Wurtsbaugh, 1994; Garner et al. 1998 и др.].

Таким образом, температурную неоднородность среды обитания можно рассматривать как некий экологический ресурс, который эктотермные организмы используют с очевидной для себя выгодой. При этом неравномер-

ность распределения температурных зон в пространстве водоема может обуславливать скопление животных в той или иной его точке на текущий момент времени. Это хорошо демонстрируется экспериментами по определению избираемых или предпочитаемых температур [Smirnov, Golovanov, 2011; Golovanov, 2013]. В лабораторных условиях различные виды живых организмов, способных к самостоятельному перемещению, при предоставлении им градиента температур самопроизвольно выбирают те температурные зоны, в которых их организм работает наиболее сбалансированно [Jobling, 1981]. Однако в отличие от лабораторного эксперимента, в природе на выбор животными температурного оптимума постоянно сказывается значительное давление других факторов абиотического, а в еще большей мере биотического характера. При этом каждая особь вынуждена постоянно принимать решения, что для нее более выгодно на текущий момент времени. Например, можно находиться на теплых, но бедных кормом участках водоема или перейти в локацию, богатые

кормовыми организмами, но с неоптимальными температурными условиями.

Решение этих задач молодью сиговых и лососевых видов рыб в условиях летней стратификации водоемов достаточно хорошо изучено [Крогиус, 1974 (Krogius, 1974); Поддубный, Малинин, 1988 (Poddubnyj, Malinin, 1988); Brett, 1971 и др.]. В то же время появляются сведения, что рыбы и других систематических групп также способны с успехом использовать температурную неоднородность среды обитания [Малинин и др., 1996 (Malinin et al., 1996); Wurtsbaugh, Neverman, 1988; Neverman, Wurtsbaugh, 1994; Garner et al. 1998; Bazarov, 2011]. Несмотря на это, на настоящий момент достаточно слабо изучен вопрос изменения терморегуляционного поведения молодежи речных видов рыб под воздействием других поведенческих реакций. В связи с этим целью настоящей работы было лабораторное исследование влияния пищевого и оборонительного поведения на выбор температур сеголетками речного окуня.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспериментальный материал был получен путем неводного вылова сеголетков (0+) окуня из канала п. Борок (прибрежье Рыбинского водохранилища) в 2012–2015 гг. Отловленная молодежь до начала экспериментов содержалась в акклимационных аквариумах. В зависимости от времени проведения опытов акклимационная температура изменялась в диапазоне 14–21°C. Кормление осуществлялось один раз в сутки с использованием личинок хирономид. Всего было исследовано более 120 сеголетков окуня. Средняя длина молодежи составляла 62.8 ± 1.9 мм, средняя масса – 4.3 ± 0.4 мм.

Эксперименты по оценке влияния пищевого и оборонительного поведения (присутствие укрытий) были выполнены в двухканальной горизонтальной термоградиентной установке (детальное устройство см. Голованов и др., 2012 [Golovanov et al., 2012]). Воздействие хищника изучалось в одноканальной горизонтальной термоградиентной установке. Она представляла собой лоток с внешними размерами 315×45×30 см, и была разделена перегородками на 7 отсеков объемом около 60 л каждый. В перегородках имелись проходы размером 8×4 см, закрытые крупной металлической сеткой. Такая конструкция позволяла молодежи окуня беспрепятственно проникать из отсека в отсек, но препятствовала перемещению хищника. Каждый из рабочих отсеков имел встроенные системы терморегуляции, фильтрации и

аэрации воды. Фиксация распределения рыб по отсекам установок проводилась от 18 до 24 раз в сутки с использованием видеоаппаратуры с последующей обработкой записей на компьютере. Во всех экспериментах температура воды в отсеках измерялась с использованием электронных термометров. Световой режим составлял 12:12 ч.

В первом эксперименте исследовалось изменение температурных предпочтений молодежи окуня в температурно-неоднородной среде в ответ на прекращение кормления. Поле температурного градиента составляло 15.0°C, от 15.0°C в холодном конце лотка до 30.0°C в теплом. Жесткость градиента – 3.5°C м⁻¹. В начале эксперимента две группы по 10 рыб помещали в каждый из каналов термоградиентной установки в отсек с температурой, близкой к акклимационной (20.6°C). Кормление осуществлялось ежедневно в отсеки, где на тот момент находилось большинство рыб. После достижения молодежи зоны окончательно избираемой температуры (отсутствие достоверных различий между двумя последовательными значениями среднесуточных температур) кормление прекращали. Спустя 10 сут рыбам снова предлагалась пища, и опыт продолжался до момента достижения одной из экспериментальных групп температур, близких к ранее установленным значениям. Общая продолжительность эксперимента 25 сут.

В ходе **второго эксперимента** прослеживалась реакция молоди окуня на постепенное удаление кормовых объектов от зоны окончательно избираемой температуры. При этом отсеки, в которые помещался корм, смещались в сторону низких (группа I) или высоких (группа II) температур (подробнее см. [Smirnov, Golovanov, 2011]. Продолжительность экспериментов 26–29 сут.

В **третьем эксперименте** молоди окуня предоставлялась возможность выбора температуры в условиях, когда пища помещалась в отсеки, где на тот момент находились рыбы (контрольные группы) или, когда кормовые объекты присутствовали только в “холодной” (15–19°C) части термоградиентной установки (опытные группы) (подробнее см. [Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013)]. Продолжительность опытов составляла 8–10 сут.

В **четвертом эксперименте** исследовалось влияние укрытий на терморегуляционное поведение молоди окуня. В одном опыте в каждый из отсеков термоградиентной установки содержал укрытия (группа I), в другом – укрытия отсутствовали (группа II). На момент достижения рыбами первой группы значений окончательно избираемых температур (отсутствие достоверных различий в температурах за несколько последовательных суток) укрытия изымались. Для этого были выбраны три отсека с температурами, близкими к окончательно избираемой. В опыте со второй группой укрытия добавлялись в отсеки, соседствующие с зоной окончательно избираемых температур (подробнее см.: [Смирнов, Смирнова, 2013 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. Продолжительность эксперимента 16 сут.

Пятый эксперимент был посвящен оценке влияния хищников на процессы выбора молодью окуня оптимальной температуры. Было исследовано две группы рыб, в отсутст-

вии (группа I) и присутствии (группа II) укрытий. Поле температурного градиента составляло 12.0°C, от 18.0°C в холодном конце лотка до 30.0°C в теплом. Жесткость градиента – 3.8°C м⁻¹. В начале эксперимента рыб помещали в отсек термоградиентной установки с температурой, близкой к акклимационной (около 18°C). Далее молоди обеих групп предоставлялась возможность выбрать оптимальную температурную зону. В это время кормление производили один раз в сутки в отсеки с максимальным присутствием рыб. После завершения процесса выбора в отсек с окончательно избираемой температурой помещался хищник (щука 0+) и наблюдения продолжались еще несколько суток. Кроме этого, корм помещался только в этот отсек. Продолжительность опытов составляла 12–13 сут.

В **шестом эксперименте** исследовалось совместное влияние пищевого и оборонительного поведения на терморегуляторные поведенческие реакции молоди окуня. Две группы рыб (по 10 особей) помещали в отсеки двухканальной термоградиентной установки с температурами, сходными с акклимационными (15°C). Поле температурного градиента составляло 15.0°C, от 15.0°C в холодном конце лотка до 30.0°C в теплом. Жесткость градиента – 3.5°C м⁻¹. Четыре крайних «холодных» отсека каждого из каналов установки содержали укрытия (диапазон температур 15–20°C). В течение всего эксперимента кормление производили в отсеки с температурами 17–19°C. Продолжительность опытов составляла 10 сут.

На основе полученных данных были рассчитаны среднее суточные и окончательно избираемые температуры сеголеток окуня. Статистическое сравнение выборок проводилось с использованием критериев Стьюдента и Вилкоксона. Для статистических расчетов использовался программный пакет Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе первого эксперимента молодь окуня после помещения в термоградиентную установку постепенно (в течение 7 суток) скапливалась в зоне окончательно избираемой температуры (группа I – 26.2±0.1°C, группа II – 26.0±0.1°C). Прекращение кормления вызывало постепенное перераспределение рыб в температурном поле в сторону снижения температуры (рис. 1). По истечении 9–10 сут с момента прекращения питания значения температур, предпочитаемых молодью окуня, достоверно ($p<0.05$) снижались до 21.8±0.1°C (группа I) и 20.5±0.2°C (группа II). В то же время рыбы регулярно предпринимали попытки поиска кормовых объектов в большинстве

отсеков термоградиентной установки. В ответ на возобновление кормления наблюдался достаточно быстрый рост значений избираемых температур до уровня, предшествующего голоданию (26.1±0.1°C – группа I, различия недостоверны при $p>0.05$), или относительно близкому к нему (24.2±0.1°C – группа II, различия достоверны при $p<0.05$).

Данные второго эксперимента продемонстрировали, что не только полное отсутствие пищи в среде, но и смена ее пространственного расположения относительно температурного оптимума может влиять на процессы выбора молодью окуня тех или иных температур [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov,

Golovanov, 2011)]. При последовательном перемещении кормовых объектов из зоны окончательно избираемой температуры в сторону их понижения избираемые окунем температу-

ры достоверно ($p < 0.05$) снижались с 26.1 ± 0.2 (10-е сут) до $22.7 \pm 0.4^\circ\text{C}$ (26-е сут). Следует отметить, что даже когда пища помещалась в самые “холодные” отсеки (около 16°C),

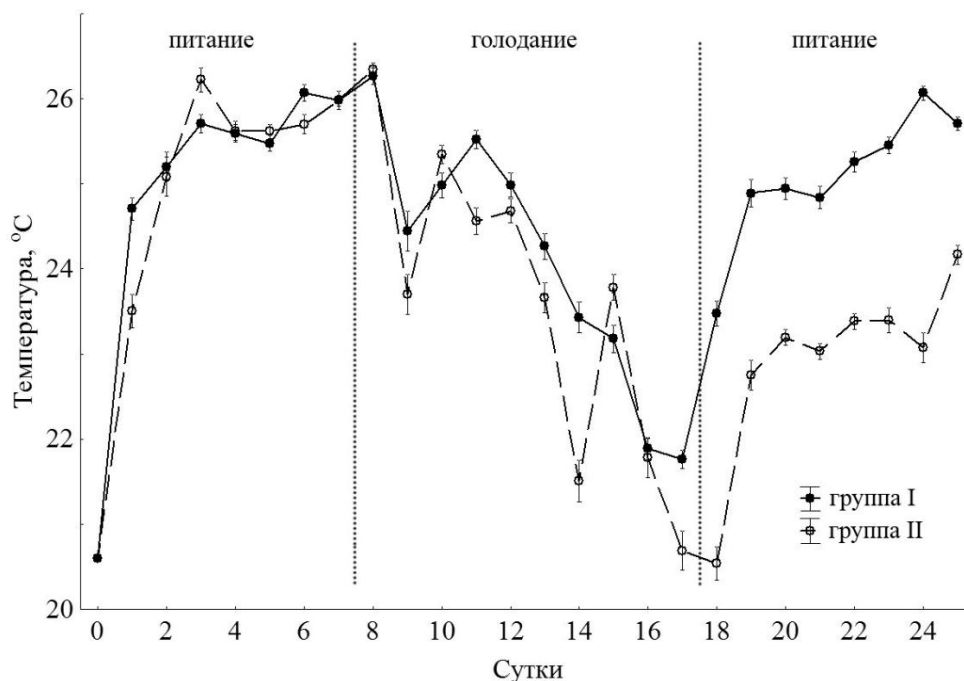


Рис. 1. Динамика избираемых температур у молоди окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего) в сытом и голодном состоянии, а также при возобновлении питания.

Fig. 1. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM) at fed and fasted state, as well as refeeding.

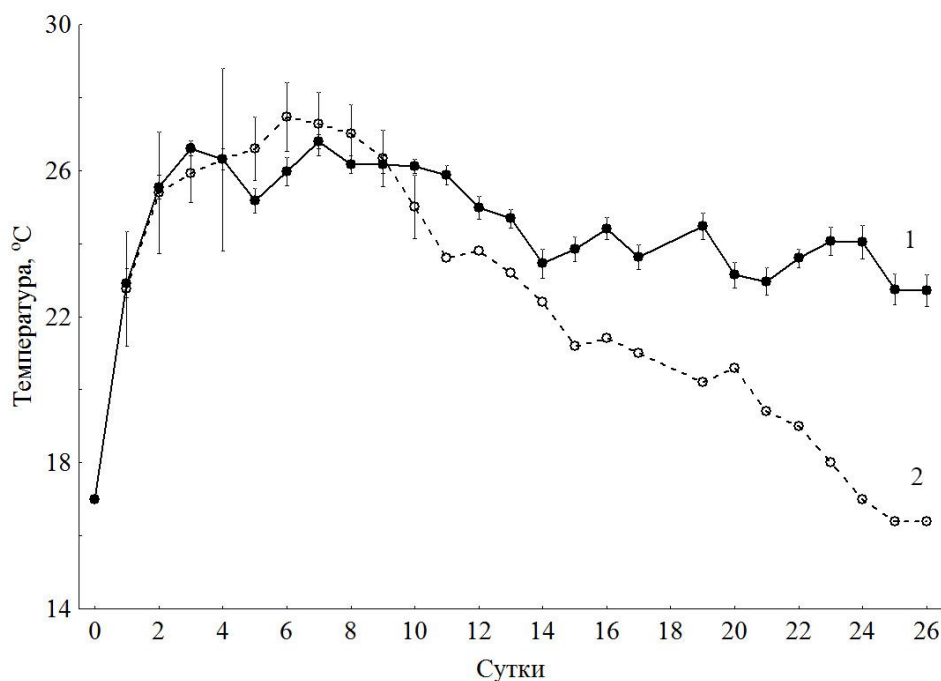


Рис. 2. Динамика температур, избираемых молодью окуня при постепенном удалении кормовых объектов от зоны оптимума в сторону снижения температуры. 1 – избираемые температуры рыб (среднее за сутки \pm ошибка среднего) и 2 – температуры, в которых помещался корм (по: Смирнов, Голованов, 2011).

Fig. 2. Mean selected temperature as function of time for young perch while gradually shifting food from the optimum area to low temperatures zone. 1 – selected temperature (mean \pm SEM) and 2 – food place temperature (by: Smirnov, Golovanov, 2011).

рыбы продолжали активно питаться, заходя в них на непродолжительное время (рис. 2).

В опыте по перемещению кормовых объектов из зоны температурного оптимума в

сторону повышения температуры результаты несколько отличались (рис. 3). При помещении пищи в отсеки, в которых на тот момент присутствовали рыбы, окончательно избираемая

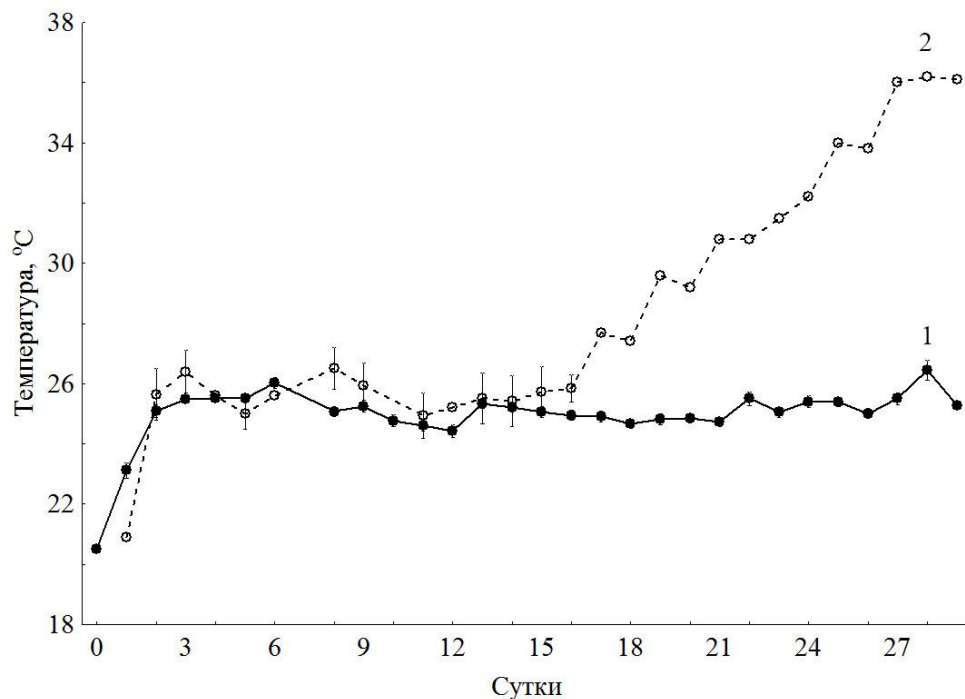


Рис. 3. Динамика температур, избираемых молодью окуня при постепенном удалении кормовых объектов от зоны оптимума в сторону повышения температуры. 1 – избираемые температуры рыб (среднее за сутки \pm ошибка среднего) и 2 – температуры, в которых помещался корм (по: Смирнов, Голованов, 2011).

Fig. 3. Mean selected temperature as function of time for young perch while gradually shifting food from the optimum area to high temperatures zone. 1 – selected temperature (mean \pm SEM) and 2 – food place temperature (by: Smirnov, Golovanov, 2011).

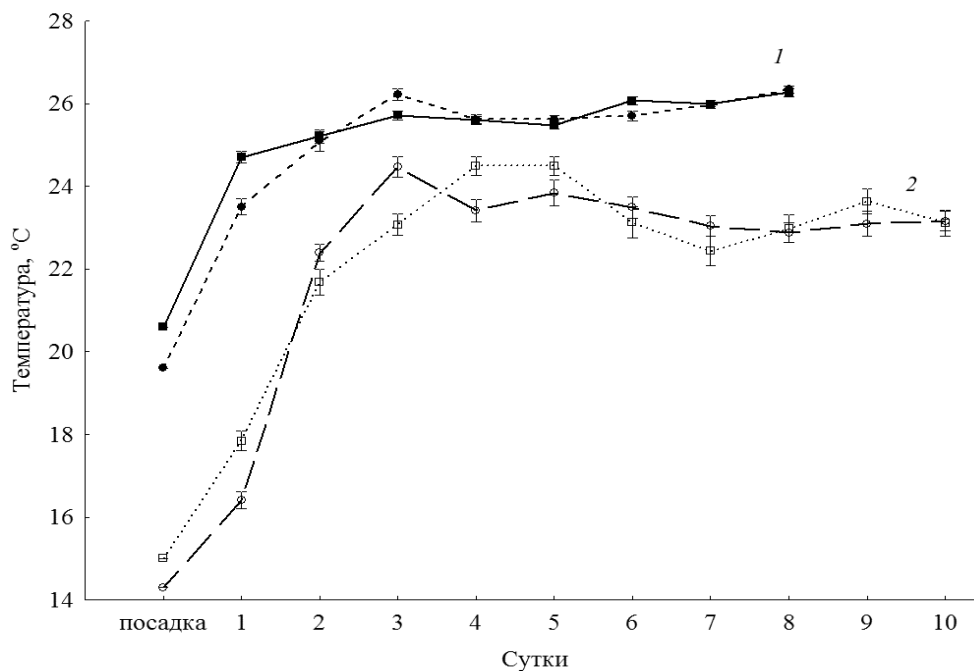


Рис. 4. Динамика температур, избираемых молодью окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего). 1 – контрольные группы и 2 – опытные группы (по: Смирнов, 2013).

Fig. 4. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM). 1 – control group and 2 – experimental group (by: Smirnov, 2013).

температура составила $25.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Постепенное передвижение кормовых объектов сторону увеличения температуры не вызвало ответного достоверного ($p > 0.05$) роста температурного предпочтения ($25.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$). Исключение было зафиксировано только на 28-е сут опыта ($26.4 \pm 0.3^\circ\text{C}$, различия достоверны при $p < 0.05$). При этом молодь окуня продолжала питаться даже в очень “теплых” отсеках с летальными значениями температуры (максимум 36.2°C), заходя в них на крайне непродолжительное время.

Данные третьего эксперимента показали, что постоянное расположение кормовых объектов в зоне низких температур снижает температурные предпочтения молоди окуня [Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013)]. На протяжении всего эксперимента рыбы опытных групп выбирали более низкие температуры ($23.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$, конец опыта) в сравнении с контролем ($26.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, конец опыта) (рис. 4). Установленные различия были статистически достоверны ($p < 0.05$). При этом как в опытных, так и контрольных группах рыбы активно питались.

В ходе четвертого эксперимента было показано, что наличие или отсутствие в окружающей среде укрытий может определенным образом отразиться на терморегуляционном поведении молоди окуня [Смирнов, Смирнова, 2013 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. В присутствии укрытий рыбы, вероятно, были менее подвержены стрессам и быстрее осваивали экспериментальную среду, а также меньше реагировали на изменения, происходящие в ней

(рис. 5). При этом молодь окуня и в среде с укрытиями, и без таковых на 9–11 сутки эксперимента предпочитала относительно близкие ($24.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$ для I-ой группы и 23.7 ± 0.1 для II-ой группы), но достоверно различающиеся ($p < 0.05$) значения температуры. Только на 12-е сут температуры, избираемые молодь I-ой группы неожиданно возросли до $25.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ($p < 0.05$), в то время как рыбы из второй группы сохранили их значения $23.8 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ($p > 0.05$). Изъятие на 13-е сут укрытий из отсеков термоградиентной установки, ближайших к зоне температурного выбора, вызывало снижение частоты встречаемости в них рыб (группа I), с последующим постепенным восстановлением в течение нескольких суток (рис. 6). Однако это фактически не оказало влияния на значения предпочитаемых молодь окуня температур ($25.0 \pm 0.3^\circ\text{C}$ на 14-е сут опыта, $p > 0.05$). Добавление укрытий в экспериментальную среду, где они до этого отсутствовали (группа II), приводило к более выраженной реакции рыб. При этом резко возрастало число посещений “холодных” отсеков установки, вследствие чего величина избираемых молодь температур достоверно ($p < 0.05$) снижалась до $21.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (рис. 5, 7). Однако, как и в случае с первой группой, спустя несколько суток частота встречаемости рыб в отсеках установки с ранее предпочитаемыми значениями температур постепенно возрастала. Кроме того, следует отметить, что посещаемость молодью обеих групп отсеков, ближайших к зоне оптимума и в тоже время содержащих укрытия, была чаще всего достаточно высокой (рис. 6, 7).

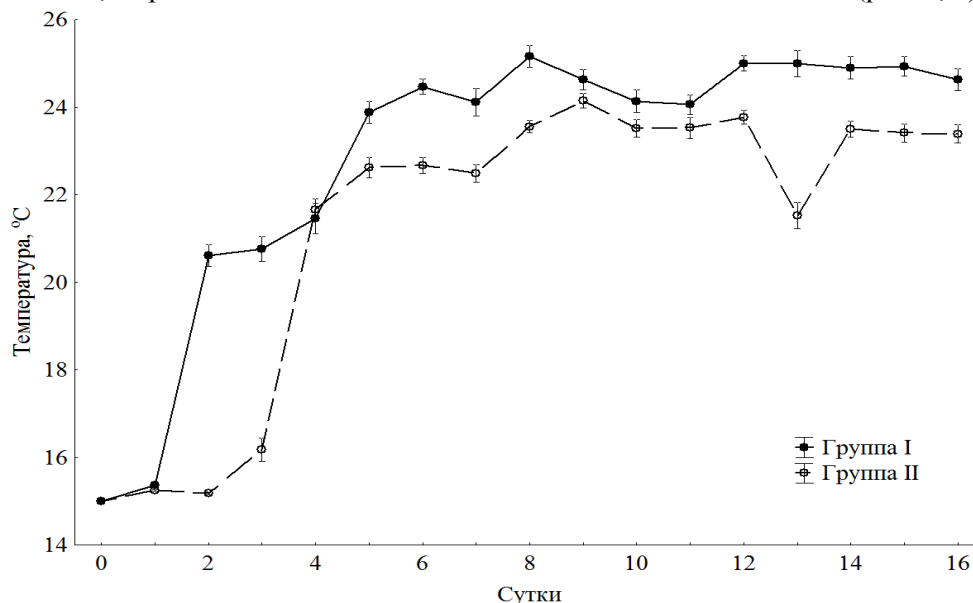


Рис. 5. Динамика температур, избираемых молодью окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего). Группа I – укрытия присутствуют; группа II – укрытия отсутствуют.

Fig. 5. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM). The group I – shelter was present and the group II – shelter was missing (by: Smirnov, 2013).

Результаты пятого эксперимента показали, что присутствие хищника в экспериментальной среде может накладывать существенный отпечаток на терморегуляционное поведение сеголеток окуня. Если в экспериментальной среде отсутствовали укрытия (группа I), то

появление хищника в зоне температурного оптимума вызывало резкое и достоверное ($p < 0.05$) снижение значений избираемых температур в связи с быстрым переходом рыб в соседние отсеки (с $24.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ до $23.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ в течение первых суток). В дальнейшем рыбы

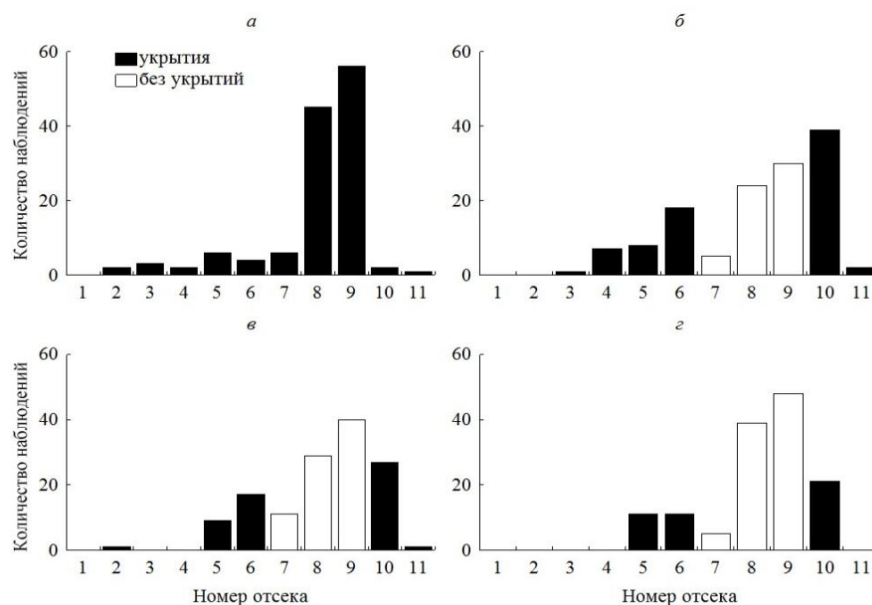


Рис. 6. Распределение молоди I-ой группы в отсеках экспериментальной установки: а – 12-е сут; б – изъятие укрытий из 7, 8 и 9-го отсеков (13-е сут); в – 14-е сут; г – 15-е сут (по: Смирнов, Смирнова, 2013).

Fig. 6. Distribution of young fish from the group I in compartments of the experimental apparatus (No of obs.): а – at 12th day; б – remove shelters from 7, 8 and 9th compartments (at 13th day); в – at 14th day; г – at 15th day (Smirnov, Smirnova, 2013).

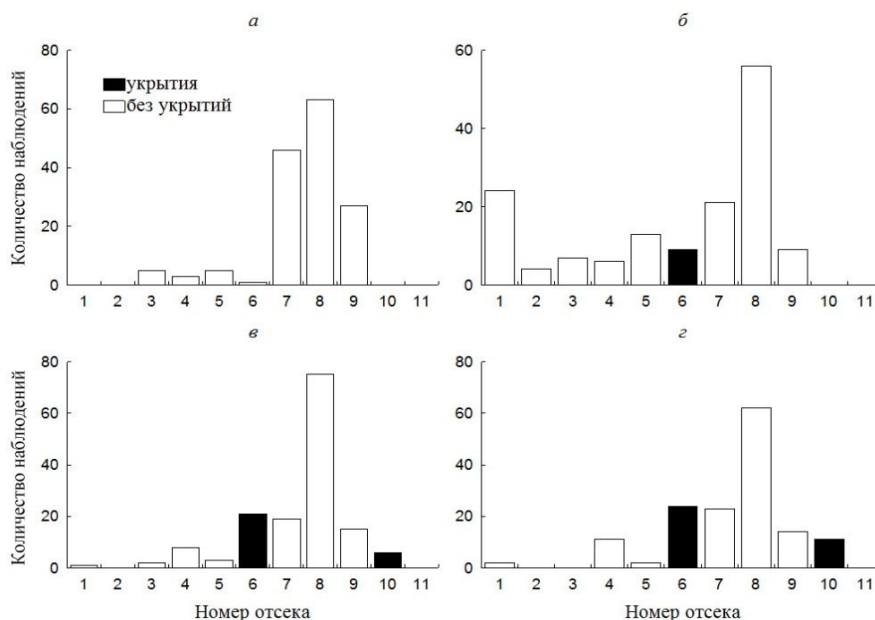


Рис. 7. Распределение молоди II-ой группы в отсеках экспериментальной установки: а – 12-е сут; б – добавлении укрытий в 6-ой и 10-ый отсеки (13-е сут); в – 14-е сут; г – 15-е сут (по: Смирнов, Смирнова, 2013).

Fig. 7. Distribution of young fish from the group II in compartments of the experimental apparatus (No of obs.): а – at 12th day; б – addition shelters to 6 and 10th compartments (at 13th day); в – at 14th day; г – at 15th day (Smirnov, Smirnova, 2013).

старались максимально дистанцироваться от хищника, концентрируясь в крайних отсеках установки с температурой менее 20°C (предпочитаемая температура на 4-е сут составила $19.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$). При этом, так как корм помещался только в отсек, в котором присутствовал хищник, рыбы фактически не питались (рис. 8). В случае, когда в отсеках установки находились укрытия (группа II), поведенческие реакции молоди окуня значительно менялись. Так, несмотря на появления хищника в зоне избираемой температуры, частота встречаемости в ней рыб снижалась незначительно

(рис. 8). Вследствие этого, значения температур, предпочитаемых молодью, не претерпевали значимых ($p > 0.05$) изменений (с $24.6 \pm 0.4^\circ\text{C}$ до $24.4 \pm 0.4^\circ\text{C}$ в течение первых суток после добавления хищника). В дальнейшем молодь все же постепенно покинула данный отсек установки, вследствие чего величины избираемых температур на третьи сутки достоверно ($p < 0.05$) снизились до $22.2 \pm 1.2^\circ\text{C}$. Следует отметить, что в отличие от ситуации отсутствия укрытий, рыбы второй группы достаточно регулярно заходили в отсек с хищником для питания.

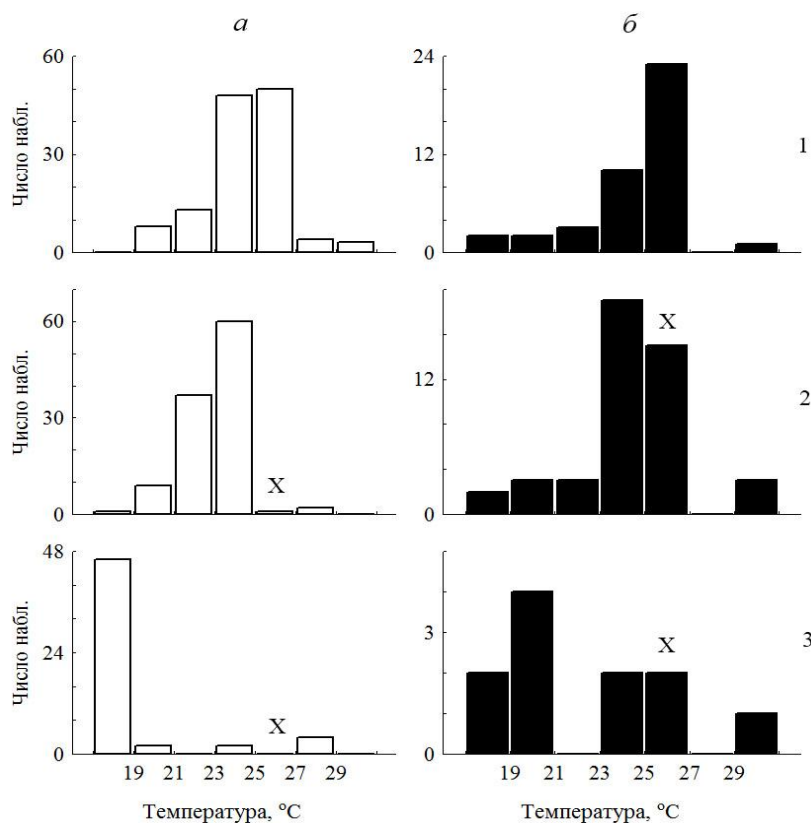


Рис. 8. Воздействие хищников на распределение молоди окуня в градиенте температур в условиях отсутствия (а) и присутствия (б) укрытий. 1 – до посадки хищника, 2 – первые сутки после посадки хищника и 3 – спустя несколько суток после посадки хищника (X – отсек, в котором находился хищник).

Fig. 8. Impact predators to distribution of perch fry in the temperature gradient (No of obs.) when a shelters was missing (a) and attended (b). 1 – before placing of predator, 2 – the first day after placing of predator and 3 – a few days after placing of predator (X – predator compartment).

Результаты шестого эксперимента показали, что при постоянном расположении укрытий и кормовых пятен в зоне температур 15–20°C, молодь окуня, помещенная в установку (отсек с температурой 15°C), на четвертые сутки скапливалась в температурах со значениями, достаточно близкими к ранее установленному оптимуму (рис. 9). Избираемая температура рыб на этот период достоверно ($p < 0.05$) отличалась от акклимационной, составив $23.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$ (группа I) и $24.9 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (группа II).

Однако затем рыбы постепенно сместились в “холодную” зону экспериментальной установки, где располагались укрытия и присутствовал корм. Распределение рыб по отсекам термоградиентной установки на 10-е сут эксперимента имело пик в самом “теплом” из отсеков, содержащих укрытия (18–20°C), а значение предпочитаемой температуры составило $18.8 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (группа I) и $20.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (группа II). Данные значения достоверно ($p < 0.05$) отличались от установленных на 4-е сут опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось выше, температура окружающей среды – один из важнейших факторов для успешной жизнедеятельности экотермных животных. Вероятно, поэтому рыбы способны четко ориентироваться в температурных полях и находить те температурные

зоны, в которых затраты энергии на поддержание жизнедеятельности будут минимальны, а скорость роста и развития максимальна. Действительно, фактически с момента появления способности к самостоятельному перемещению личинки окуня отчетливо демонстрируют

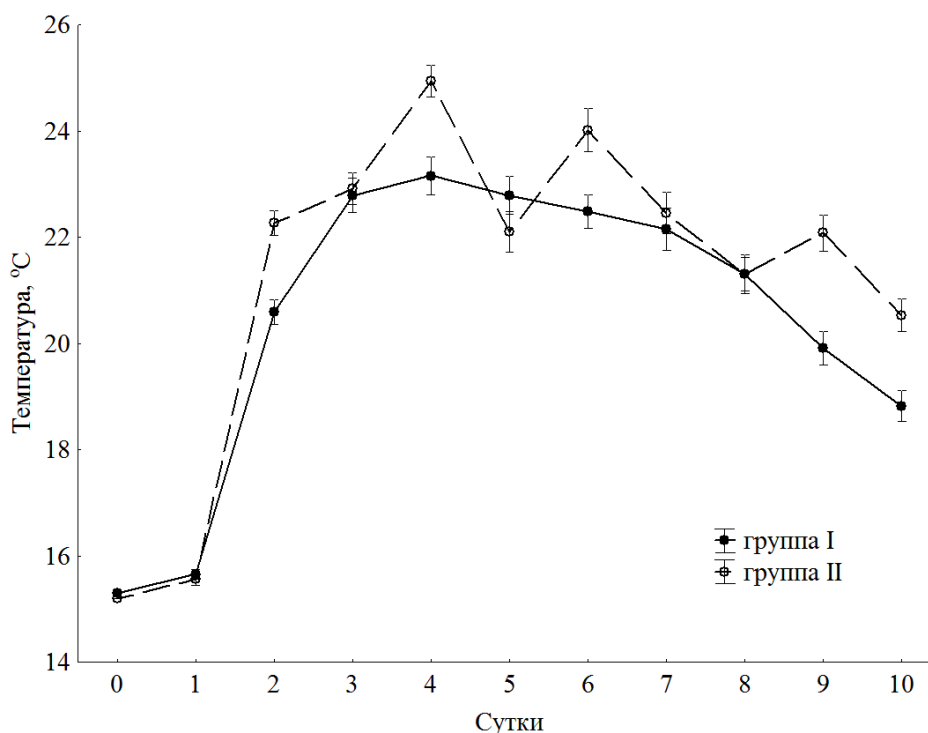


Рис. 9. Динамика температур, избираемых молодью окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего) при расположении укрытий и пищи вне зоны температурного оптимума (отсеки установки с температурой 15–20°C).

Fig. 9. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM) at the location of shelters and food outside the optimum temperature zone (compartments with a temperature of 15–20°C).

реакции поведенческой терморегуляции. Помещенные в температурно-неоднородную среду, они неуклонно стремятся в сторону повышенных температур [Смирнов, Смирнова, 2012 (Smirnov, Smirnova, 2012)]. При этом данная реакция настолько сильно выражена, что в течение первой недели жизни наблюдается массовая гибель личинок от перегрева, из-за попадания в излишне высокие температуры ($>26^\circ\text{C}$). Сходная ситуация была отмечена также для молоди плотвы (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)) [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov, Golovanov, 2011)]. Все это свидетельствует о том, что, начиная с самых ранних этапов постэмбрионального развития, молодь окуня, а возможно и других видов речных рыб, обладает четко выраженным положительным термотаксисом. При этом диапазон температур, в который она стремится попасть, значительно отличается от инкубационного. Экспериментальные данные показывают, что в течение

первого месяца жизни величина избираемой молодью окуня температуры достигает максимального значения (около 26°C) и начинает изменяться только с началом полового созревания [Свирский, Лапкин, 1987 (Svirskij, Lapkin, 1987), Смирнов, Смирнова, 2012 (Smirnov, Smirnova, 2012)].

Однако естественная среда чаще всего накладывает определенные ограничения на реализацию терморегуляционного поведения либо в силу отсутствия необходимых температурных условий, либо воздействия других не менее важных для нормальной жизнедеятельности рыб факторов. В связи с этим, выявление взаимосвязи поведенческой терморегуляции с другими формами поведения важно для понимания вопросов пространственно-временного распределения молоди рыб в естественных водоемах. К сожалению, изучение терморегуляционного поведения в природе связано с массой трудностей, в первую оче-

редь из-за сложности оценки перемещения рыб в температурном поле водоема. Поэтому чаще всего данный вопрос изучался в лабораторных условиях [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov, Golovanov, 2011); Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013); Bevelhimer, 1996; Krause et al., 1998; van Dijk et al., 2002; Zdanovich, 2006; Golovanov, 2013 и др.]

Взаимосвязь терморегуляционного и пищевого поведения. Данные экспериментов свидетельствуют о том, что в температурно-неоднородной среде при прекращении корм-

ления окуни скапливались в зоне пониженных температур в сравнении с ситуацией нормального питания (рис. 10). Значения температур, избираемых рыбами обеих экспериментальных групп, снижались на 4–5°C, а пик встречаемости молоди в отсеках установки смещался из температурного диапазона 25–27°C в интервал 21–22°C. С момента возобновления питания рыбы достаточно быстро восстанавливали прежние температурные предпочтения, а максимальная частота встречаемости рыб возвращалась в диапазон 25–27°C (рис. 10).

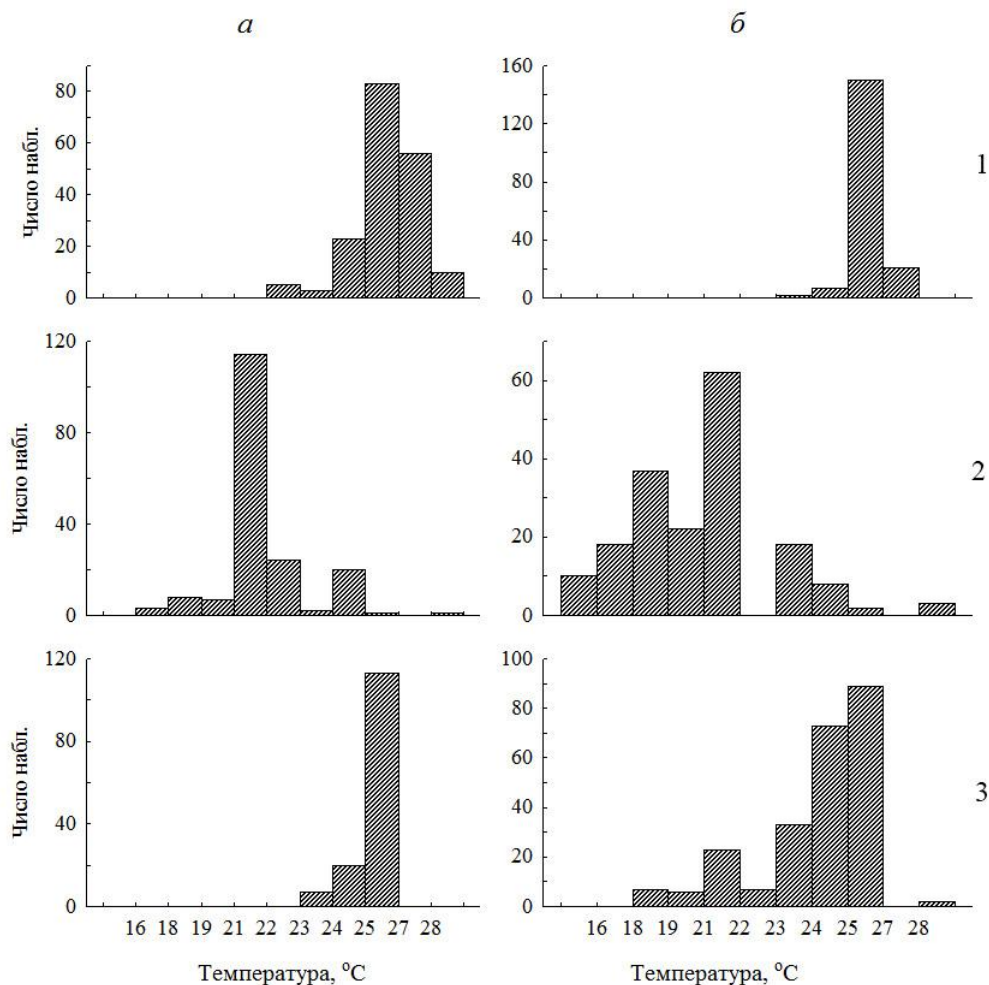


Рис. 10. Распределение молоди окуня из двух экспериментальных групп (а и б) в градиенте температур на разных этапах эксперимента. 1 – на момент достижения зоны окончательно избираемых температур при нормальном питании (7-е сут), 2 – на заключительном этапе голодания (17-е сут) и 3 – на конец эксперимента (24-25-е сут) после возобновления кормления.

Fig. 10. Distribution of perch fry of the two experimental groups (a and б) in temperature gradient (No of obs.) during the different stages of experiment. 1 – moment of reaching the final preferendum zone under normal diet (7th day), 2 – in the final stage of starvation (17th day) and 3 – the end of experiment (24-25th day) after refeeding.

Полученные данные соответствуют общей тенденции, заключающейся в перемещении голодных особей в область пониженных температур, и продемонстрированной у целого ряда пресноводных и морских видов рыб [Javaid, Anderson, 1967; Stuntz, Magnuson,

1976; Mac, 1985; van Dijk et al., 2002; Golovanov, 2013 и др.]. Одно из первых исследований данного факта было выполнено на молоди лососевых [Javaid, Anderson, 1967]. В этой работе мальки американской палии (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814)) и радуж-

ной форели (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)) после прекращения кормления резко снижали диапазон предпочитаемых температур на 2–4°C. Возобновление кормления вызвало быстрый возврат (в течение суток) к прежним значениям. В другой работе в условиях плавного вертикального градиента температур голодная молодь минтая (*Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814) выбирала температуры на 3–4°C ниже, чем в сытом состоянии [Sogard, Olla, 1996]. Сеголетки плотвы и леща (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758)) в ответ на прекращение кормления снижали величины избираемых температур на 4.8°C, в то время как молодь речного окуня только на 1.2°C [Golovanov, 2013]. Примечательно, что последняя цифра заметно отличается от установленной нами, несмотря на сходные сроки периода голодания. Более сложная поведенческая реакция была показана в другой работе, выполненной на молоди плотвы [Van Dijk et al., 2002]. Голодные рыбы демонстрировали четкую циркадную схему терморегуляционного поведения, переходя в темное время суток в отсеки с холодной водой (22.8°C), а днем возвращаясь в зону оптимальных температур (26.8°C). При возобновлении питания разница между дневными и ночными температурами постепенно снижалась. Даже относительно непродолжительное голодание, в течение суток, достоверно снижало температуры, избираемые молодью стерляди (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758) на 2.2°C, сибирского остетра (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) на 1.9°C и серебряного карася (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)) на 1.3°C [Zdanovich, 2006]. При этом отмечалось расширение диапазона встречаемости рыб в температурном поле, особенно в области пониженных температур, что хорошо согласуется с нашими данными по окуню (рис. 10).

Переход голодных рыб в пониженные температуры, как правило, объясняется соображениями снижения энергетических затрат на поддержание жизнедеятельности вследствие замедления обменных процессов [Crowder, Magnuson, 1983]. Ранее было показано, что в диапазоне температур от 5 до 23°C, коэффициенты Q_{10} для обменных процессов леща и плотвы составляют величины от 1.9 до 2.8 [Hölker, 2006]. Вместе с этим, снижение энергетических затрат в течение неблагоприятного голодного периода может достигаться как непосредственно изменением терморегуляционного поведения организма, так и/или уменьшением его двигательной активности [Van Dijk et al., 2002]. И, как это было показано в

опытах с молодью плотвы, последнее даже более эффективно. В то же время снижение двигательной активности зависит, вероятно, от продолжительности периода голодания, так как в течение первых нескольких суток после прекращения кормления данный показатель наоборот возрастает [Zdanovich, 2006]. Скорее всего, это связано с заметным увеличением поисковой активности рыб в начале периода голодания, и ее снижением через определенный период времени в случае отсутствия кормовых объектов в доступном пространстве.

В тоже время были установлены виды рыб, у которых голодное состояние не сопровождалось снижением температурных предпочтений [Javaid, Anderson, 1967; Bolz et al., 1987; Morgan, 1993; Pulgar et al., 1999; Morgan, Metcalfe, 2001]. Отсутствие изменений в температурах, избираемых голодными рыбами, было зафиксировано для молоди камбалы-ерша (*Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780)) и *Girella laevis* (Tschudi, 1846) [Morgan, 1993; Pulgar et al., 1999]. Голодная молодь атлантического лосося (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) выбирала температуры на 2°C выше в сравнении с обычным состоянием [Javaid, Anderson, 1967; Morgan, Metcalfe, 2001]. Голодание неполовозрелых особей мозамбикской тилляпии в течение 20 дней эксперимента приводило к увеличению предпочитаемых температур на 0.5°C [Bolz et al., 1987]. Как возможное объяснение такого поведения, авторы данных работ указывают на то, что для таких видов будущие энергетические выгоды от перехода голодных рыб в более теплую воду, важнее их текущего состояния. Другими словами, перемещаясь в более теплые зоны, голодные особи повышают вероятность своей встречи с кормовыми объектами. Также отмечается, что с ростом температуры воды повышаются показатели двигательной активности рыб, что может способствовать повышению эффективности пищедобывательного поведения [Morgan, Metcalfe, 2001].

Различная степень пищевой депривации также может вызывать определенные подвижки в терморегуляционном поведении рыб. Уменьшение рациона с 5.5 до 0.3% служило причиной заметного снижения температур, избираемых озерным гольцом-крестивомером *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792) с 12.6 до 9.2°C [Mac, 1985]. Сходная реакция была продемонстрирована и у молоди камбалы-ерша при сокращении рациона с 3 до 1.5%. Однако величина такого снижения у данного вида рыб была относительно невелика, с 1.8 до 1.2°C [Morgan, 1993]. Как выяснилось, не только са-

мо по себе количество пищи, но и ее качественный состав могут влиять на температурные предпочтения некоторых видов рыб. Так в работе, выполненной на молоди *Girella laevis* (Tschudi, 1846) было показано, что рыбы, получающие высококалорийный рацион (двустворчатые моллюски), выбирали более теплую воду (16–18°C), в то время как, особи получающие низкокалорийный рацион (водоросли) переходили в пониженные температуры (10–12°C) [Pulgar et al., 2003].

В естественной среде редко бывают ситуации, когда пища полностью отсутствует на всех участках водоема. В то же время случаи несовпадения в пространстве скоплений кормовых объектов и зон с оптимальными для рыб значениями температур встречаются относительно часто. Примером этого может служить летняя стратификация озер холодного и умеренного климата. Моделирование подобных условий в опытах показало высокую поведенческую пластичность молоди окуня. Рыбы продолжали питаться, преодолевая достаточно высокие скачки температур, составлявшие 10°C. При этом, температура могла достигать летальных значений, что приводило к гибели отдельных особей [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov, Golovanov, 2011)]. В тоже время, смертность наблюдалась только в течение первых суток после размещения пищи в температуре 36.2°C. Далее рыбы успешно адаптировались к подобным условиям, и посещали данный отсек лишь на считанные секунды, что было достаточно для схватывания кормового объекта. Любопытно, что установленная ранее

для молоди окуня летальная температура была несколько ниже и составляла диапазон от 32 до 33.5°C в зависимости от интенсивности нагрева [Голованов и др., 2012 (Golovanov et al., 2013)].

Способность питаться в температурах со значениями, близкими к границам жизнедеятельности, была также ранее установлена для некоторых морских и пресноводных видов рыб. Молодь радужной форели, в условиях лабораторного эксперимента, преодолевала температурный порог в 12–15°C, питаясь в температурах, доходивших вплоть до сублетальных значений, однако при этом гибло значительное число особей [Munson et al., 1980]. Молодь угольной рыбы (*Anoplopoma fimbria* (Pallas, 1814)) питалась в эксперименте, преодолевая порог в 10°C (с 12 до 2°C), но могла потерять пространственную ориентацию и погибнуть, если находилась более 60 сек. в холодном слое воды [Sogard, Olla, 1998]. Более успешно использовала для питания пограничные температурные зоны молодь луфаря (*Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766)), заходя для питания в зону сублетальных температур на крайне непродолжительное время [Olla Bori et al., 1985]. Гибели рыб при этом не наблюдалось. Все эти данные отчетливо демонстрируют невероятно высокую температурную пластичность некоторых видов гидробионтов, диапазон которой может выходить даже за пороговые значения температур, что достигается посредством поведенческих реакций.

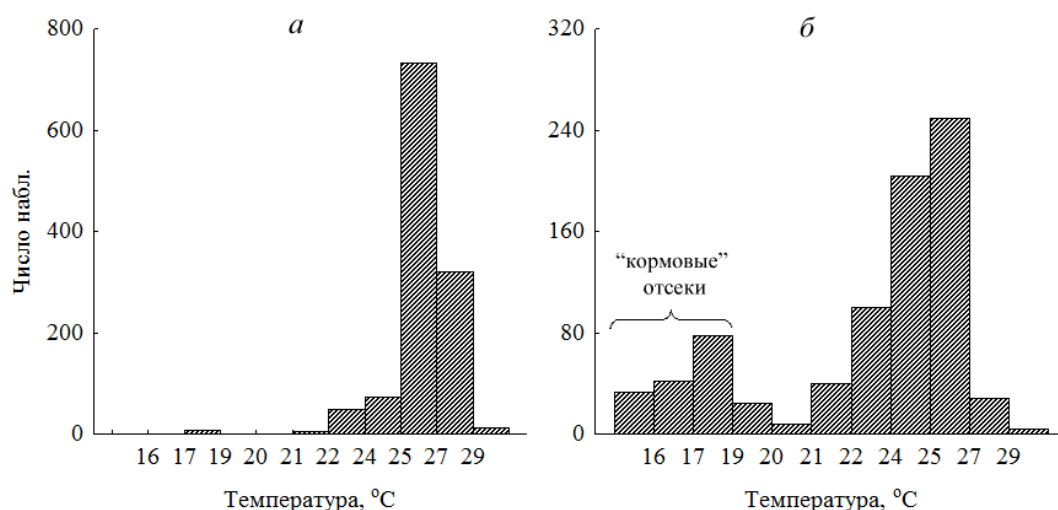


Рис. 11. Распределение молоди окуня в экспериментальной термоградиентной установке на момент достижения ею зоны окончательно избираемой температуры: а – контрольные группы и б – опытные группы (по: Смирнов, 2013).

Fig. 11. Distribution of young perch in compartments of the experimental apparatus (No of obs.) at the moment of reaching final preferendum zone: а – control group and б – experimental group (by: Smirnov, 2013).

Несовпадение в пространстве зоны температурного оптимума и доступных объектов питания может оказать влияние на величины температур, избираемых молодью окуня (рис. 2–4). При этом, если рассматривать средние за сутки значения, то разница может быть достаточно существенной и составлять величины 2.9–3.4°C ($p < 0.05$). Опираясь только на эти данные, можно констатировать, что рыбы стремятся занять температурные зоны, расположенные между кормовыми пятнами и температурным оптимумом. Однако анализ распределения рыб по отсекам термоградиентной установки показал более сложный характер данной поведенческой реакции. В тех случаях, когда кормовые объекты присутствовали в зоне окончательно избираемой температуры, рыбы чаще всего регистрировались именно в ней, без стремления ее покинуть (рис. 10а). Однако, если пища была размещена вне этой зоны, то распределение рыб по отсекам установки приобретало два пика, наибольший в зоне температур 25–27°C, и значительно меньший в отсеках с кормовыми объектами (рис. 11б).

Дальнейший анализ характера распределения молоди окуня в отсеках термоградиент-

ной установки выявил его выраженную зависимость от времени суток, а точнее от времени кормления [Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013)]. В первой половине дня голодные рыбы достаточно часто регистрировались в «холодных» отсеках, где они получали корм накануне. Как и следовало ожидать, еще чаще это происходило в момент кормления (рис. 12а). Однако, насытившись, рыбы чаще отмечались в зоне окончательно избираемой температуры, а частота посещения «холодных» отсеков резко снижалась (рис. 12б). При этом среднее значение избираемой температуры молоди до и во время кормления составляло 22.4°C, а после – 24.9°C ($p < 0.05$). Следует подчеркнуть, что последнее значение близко к оптимальному для молоди данного вида диапазону температур (25–26°C). Таким образом, наблюдаемое в этих экспериментах снижение диапазона температурных предпочтений было следствием регулярных перемещений рыб из зоны оптимума в отсеки с кормом. При этом время нахождения рыб вне зоны температурного оптимума было относительно недолгим и использовалось лишь для поиска пищи и непосредственно питания.

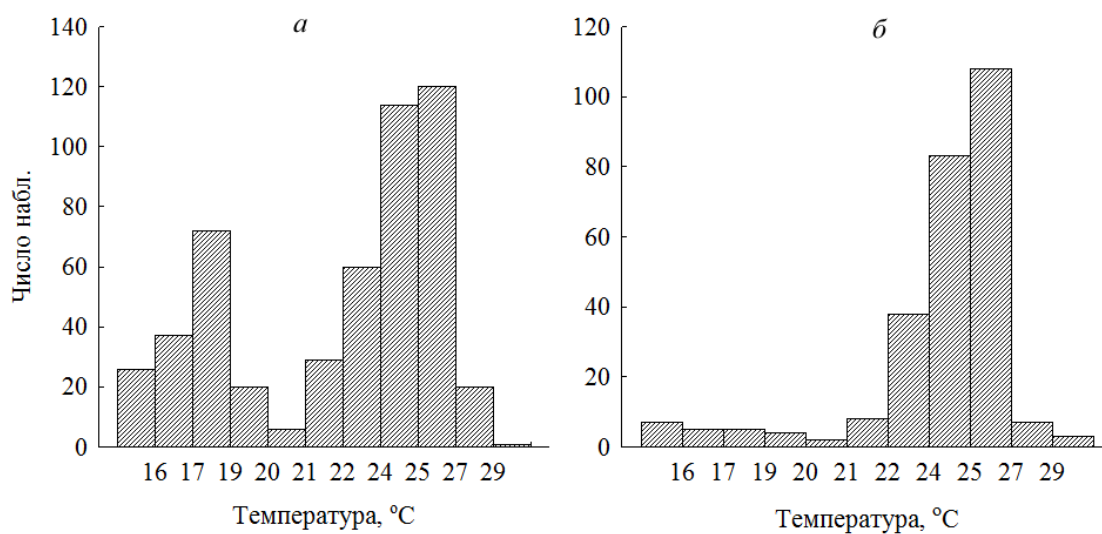


Рис. 12. Распределение молоди окуня опытных групп в экспериментальной термоградиентной установке при размещении кормовых объектов в температурах 15–19°C: а – до и во время кормления и б – после кормления (по: Смирнов, 2013).

Fig. 12. Distribution of juvenile perch from experimental group in compartments of the experimental apparatus (No of obs.) when food was placing in temperature 15–19°C: а – before and during feeding and б – after feeding (by: Smirnov, 2013).

Подобная схема взаимодействия терморегуляционного и пищевого поведения была также отмечена в экспериментах на молоди плотвы [Смирнов, Смирнова, 2015 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. Рыбы, получавшие корм в зоне окончательно избираемой температуры,

выбирали приблизительно одинаковую температуру воды – 24.5–25.1°C ($p > 0.05$) в течение всего светлого времени суток. Однако если корм помещали в «холодные» отсеки, то в отрезок времени, предшествующий кормлению и во время него, молодь часто регистрировалась

именно в них. Вследствие этого диапазон избираемых температур достоверно ($p < 0.05$) снижался и составлял 21.1–23.0°C. Однако, так же как и молодь окуня, насытившись, плотва чаще регистрировалась в более “теплых” отсеках установки (23.2–24.5°C). Разница температур до и после кормления также была зафиксирована для одного из видов скатов-хвостоколов (*Dasyatis sabina* (Lesueur, 1824)). Сытая молодь данного вида выбирала чуть более теплые (на 1.2°C) температурные зоны, чем до питания [Wallman, Bennett, 2006]. Перемещение в более теплые слои воды сразу после питания было также продемонстрировано для молодых и взрослых особей трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758), а также голяна (*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)) [Ward et al., 2010]. Таким образом, как видно из приведенных примеров, насытившись, рыбы стараются занять более теплые участки, что должно приводить к ускорению процессов пищеварения и улучшению условий роста.

Установленные в лабораторных экспериментах схемы взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения вполне согласуются с данными по суточной миграционной активности рыб в естественной среде. Поведенческие реакции, связанные с решением задач по оптимизации взаимодействия трофического и температурного факторов, были впервые отмечены у рыб, обитающих в водоемах с сильной температурной стратификацией. Большинство этих данных было получено в ходе полевых наблюдений за поведением лососевых и сиговых видов рыб [Крогиус, 1974 (Krogius, 1974); Поддубный, Малинин, 1988 (Poddubnyj, Malinin, 1988); Малинин и др., 1996 (Malinin et al., 1996); Narver 1970; Brett, 1971; Bazarov, 2011 и др.] и лишь малая часть на представителях других семейств [Wurtsbaugh, Neverman, 1988; Neverman, Wurtsbaugh, 1994]. В период летней стратификации молодь лососевых и сиговых видов проводит большую часть времени ниже термоклина в температурах 6–10°C, совершая суточные вертикальные миграции в верхние теплые слои воды для питания. Как правило, это приурочено к темному времени суток. Энергетические преимущества такого поведения наглядно продемонстрированы на примере молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) из оз. Дальнего (Камчатка). Было подсчитано, что кормовые миграции из холодных нижних в теплые верхние слои водоема позволяют рыбам потреблять корма на треть меньше, чем было бы необходимо при постоянном

нахождении в эпилимнионе [Крогиус, 1974 (Krogius, 1974)]. Таким образом, подобные поведенческие реакции позволяют значительно снизить внутривидовую конкуренцию, что особенно актуально для рыб, обитающих в олиготрофных водоемах. Однако указанная схема взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения способна решать и другие важные задачи, например, увеличение темпов роста. В течение лета молодь североамериканского подкаменщика (*Cottus extensus* Bailey & Bond, 1963) днем питается бентосом в придонном слое воды с температурой 5°C, а ночью устремляется в приповерхностные слои с температурами 13–16°C. Как показали лабораторные исследования, такой поведенческий механизм позволяет ей увеличить скорость роста на 300% по сравнению с постоянным нахождением в холодном, но богатом пищей слое воды [Wurtsbaugh, Neverman, 1988; Neverman, Wurtsbaugh, 1994].

В последние время накапливается все больше полевых наблюдений, доказывающих существование у рыб подобных поведенческих механизмов также в случае отсутствия в водоеме четко выраженной вертикальной стратификации [Garner et al., 1998; Armstrong et al. 2013]. Несмотря на то, что водная среда обитания в температурном плане более однородна в сравнении с воздушной, в большинстве водоемов есть участки, температуры в которых могут отличаться от температуры общей массы вод. Даже если такая разница невелика, она успешно используется гидробионтами для улучшения условий роста [Garner et al., 1998]. В данной работе было показано, что в темное время суток молодь голяна отмечалась ближе к русловым участкам рек, там же в утренние часы она находила пищу. Однако днем, как только температура мелководий начинала повышаться, рыбы устремлялись туда. При этом на данных участках водоема голяны фактически не питались, а лишь переваривали ранее съеденную пищу. Несмотря на казалось бы небольшие различия в температурах мелководий и основной толщи реки (1–4°C), такие ежедневные миграции позволяли рыбам получать на 0.46°C·сут больше, чем если бы они постоянно находились на глубоких участках [Garner et al., 1998]. Некоторые виды рыб с успехом используют различия в температурных характеристиках удаленных друг от друга на значительные расстояния (350–1300 м) участков речных систем [Armstrong et al., 2013]. Молодь кижуча (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)) питалась в низовьях реки при температурах 6–7°C в течение темного време-

ни суток, однако на рассвете она перемещалась выше по течению на более прогретые участки (9–11°C). Особи, демонстрировавшие подобное поведение, росли заметно быстрее в сравнении с теми, у кого оно отсутствовало [Armstrong et al., 2013].

Приведенные выше примеры полевых и лабораторных наблюдений подтверждают гипотезу о том, что многие виды рыб способны использовать температурную неоднородность среды как важный экологический фактор для оптимизации и ускорения процессов собственного роста и развития. Кроме этого, регулярные миграции из одних температурных зон в другие, наблюдаемые в экспериментальных и природных условиях, приводят к астатичности температурных условий, что, как было неоднократно показано, способствует более эффективному росту гидробионтов [Kuznetsov et al., 2016]. Например, экспериментальные наблюдения свидетельствуют о том, что регулярные колебания температуры до 6°C могут вызвать существенное (от 10 до 40%) ускорение роста эвритермных видов рыб. Так как подобного рода реакция была отмечена для множества групп организмов при воздействии различных факторов среды, то, по мнению некоторых авторов, это может служить основанием для рассмотрения экологического оптимума не как статической величины, а как периодического колебания значения воздействующего фактора в пределах экологической нормы [Kuznetsov et al., 2016].

Взаимосвязь терморегуляционного и оборонительного поведения. Укрытия играют важную роль в защите молоди многих видов рыб от хищников [Christensen and Persson, 1993; Bevelhimer, 1996]. В естественной среде в качестве укрытий молодь рыб часто использует заросли макрофитов, расположенных на прогреваемых участках литорали. Кроме того, некоторые виды, например мальки окуня, способны эффективно эксплуатировать пищевые ресурсы, ассоциированные с зарослями растений [Persson, 1993]. Эксперименты показали, что в присутствии укрытий молодь окуня смелее осваивала пространство термоградиентной установки и быстрее переходила в зону температур, близких к оптимальным (рис. 5). Однако значения избираемой температуры, как при наличии укрытий, так и при их отсутствии, были относительно близкими (разность 0.6°C) [Смирнов, Смирнова, 2013 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. Вмешательство в экспериментальную среду, связанное с изъятием или добавлением укрытий, вызывало значительные перестройки распределения рыб в термоградиентной уста-

новке, особенно заметные в среде, бедной укрытиями (рис. 6, 7). Как правило, после этого заметно возрастала частота встречаемости рыб в отсеках, содержащих укрытия и при этом ближайших к зоне предпочитаемых ранее температур. В то же время, так как в обоих опытах отсутствовали хищники, то молодь окуня постепенно возвращалась в отсеки с температурами 24–27°C даже при отсутствии там укрытий (рис. 6, 7). Однако посещаемость отсеков ближайших к зоне температурного оптимума и содержащих укрытия продолжала сохраняться на достаточно высоком уровне.

Данная схема поведения молоди окуня претерпевала сильные изменения при введении в экспериментальную среду хищника. Помещение сеголетка щуки в отсек установки, предварительно выбранный молодь окуня, в отсутствие укрытий приводило к фактически полному его избеганию (рис. 8). Несмотря на то, что только в этот отсек установки помещался корм, рыбы не проявляли желания в нем питаться. Спустя несколько суток все они скапливались в крайнем “холодном” отсеке установки, максимально дистанцировавшись от хищника. Таким образом, присутствие хищника в зоне температурного оптимума при отсутствии укрытий делало ее, а также ассоциированные с ней кормовые ресурсы, слабо доступными для молоди окуня. Ранее было показано, что высокий пресс хищников может снижать доступность кормовых организмов даже при их обилии [Fraser, Gilliam, 1987]. Однако, если в среде находились укрытия, то влияние хищника на температурные предпочтения сеголеток окуня значительно ослабевало. В течение первых суток после посадки щуки, рыбы неохотно покидали отсек с избираемыми температурами (рис. 8). Однако спустя трое суток посещение данного отсека окунями все же значительно сократилось, в связи с чем, значение предпочитаемой температуры достоверно снизилось (до 22.2°C). В то же время рыбы продолжали регулярно в нем питаться. Как это ни парадоксально, но наличие в данном эксперименте укрытий повышало количество съеденной хищником молоди. Данный эффект объяснялся тем, что, когда укрытия отсутствовали, рыбы быстро покидали отсек с хищником и в дальнейшем фактически туда не заплывали. С другой стороны, возможно, что предложенные укрытия не смогли обеспечить надежную защиту молоди окуня, но, вероятно, воспринимались ею как достаточно безопасные.

Совместное воздействие пищевого и оборонительного поведения может также за-

метно отразиться на выборе рыбами тех или иных температурных зон. Так, укрытия и кормовые ресурсы, расположенные за пределами зоны температурного оптимума, сильнее привлекали молодь окуня (рис. 9). При постоянном расположении укрытий и кормовых объектов в зоне температур 15–20°C, молодь окуня, распределялась в отсеках термоградиентной установки таким образом, что пик встречаемости рыб приходился на диапазон температур 18–20°C (рис. 13). Вследствие этого значение избираемой молодью температуры было значительно ниже обычного (18.8–20.5°C против характерных для данного вида 25–26°C). Однако, следует отметить, что произошло это не сразу, и рыбы после посадки в термоградиентную установку какое-то время чаще регистрировались в температурах 23–25°C (рис. 9). Но так как там отсутствовали укрытия и пища, молодь постепенно сместились в “холодную” зону термоградиентной установки, где располагались данные ресурсы. При этом остальные отсеки установки с температурами до 28°C, хоть и редко, но продолжали посещаться рыбами.

Литературные данные, рассматривающие взаимосвязь оборонительного и терморегуляционного поведения рыб, немногочисленны. В единственной найденной нами работе, было показано, что малоротый окунь (*Micropterus dolomieu* Lacépède, 1802) при наличии в экспериментальной среде укрытий проводил около них большую часть времени, даже если они были расположены вне зоны температурного оптимума [Bevelhimer, 1996]. Это согласуется с данными нашего исследования, выполненного на молоди речного окуня. К сожалению, в работе на малоротом окуне продолжительность нахождения укрытий в той или иной зоне температурного градиента составляла одни сутки, что не позволило отследить дальнейшие тенденции в поведении рыб.

Так как результаты экспериментов с молодью окуня в основном совпадают с данными полевых и лабораторными наблюдений, выполненных на различных видах рыб, то, с определенной долей вероятности, можно говорить об универсальности установленных поведенческих реакций. Попытка графически изобразить взаимодействие различных форм

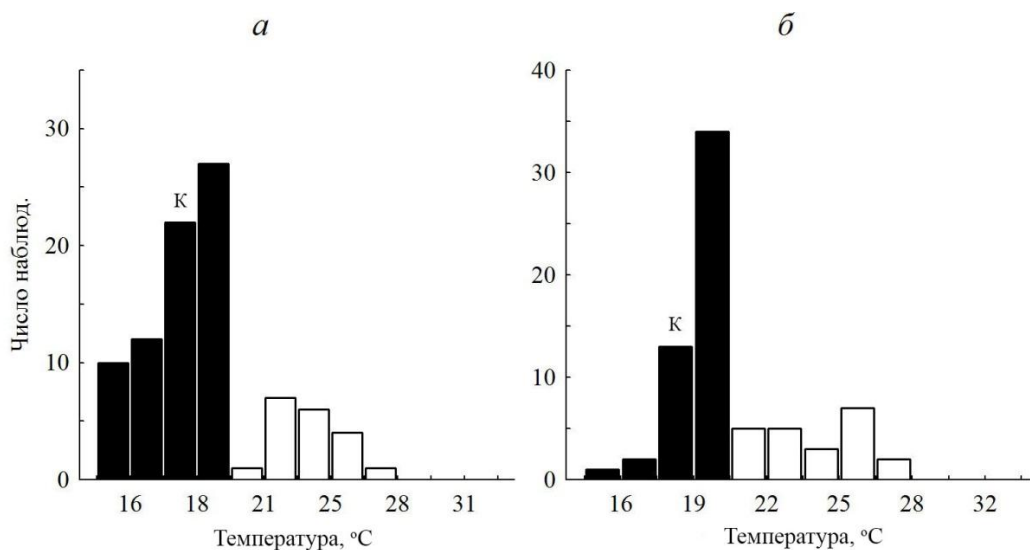


Рис. 13. Распределение двух групп (а и б) молоди окуня в отсеках термоградиентной установки за последние сутки эксперимента при расположении укрытий и кормовых пятен вне зоны температурного оптимума. Черным цветом выделена встречаемость рыб в отсеках с укрытиями. К – отсек, в который помещался корм.

Fig. 13. Distribution of two groups (a and b) juvenile perch in compartments of the experimental apparatus (No of obs.) at last day of the experiment when a shelters and food spots were outside from optimum temperature zone. The black color was highlighted fish occurrence in the compartments with shelters. К – compartment where food was placed.

поведения рыб, находящихся в неоднородной по температуре среде, представлена на рис. 14.

Данная схема охватывает лишь только самые основные поведенческие реакции, возникающие у рыб в ответ на физическую и температурную неоднородность среды. Однако

спектр таких реакций, так же как и количество факторов, их определяющих в естественных условиях, безусловно, шире. Между тем, температура, обеспеченность пищей и защита от хищников – это основные лимитирующие факторы для успешного выживания молоди рыб.

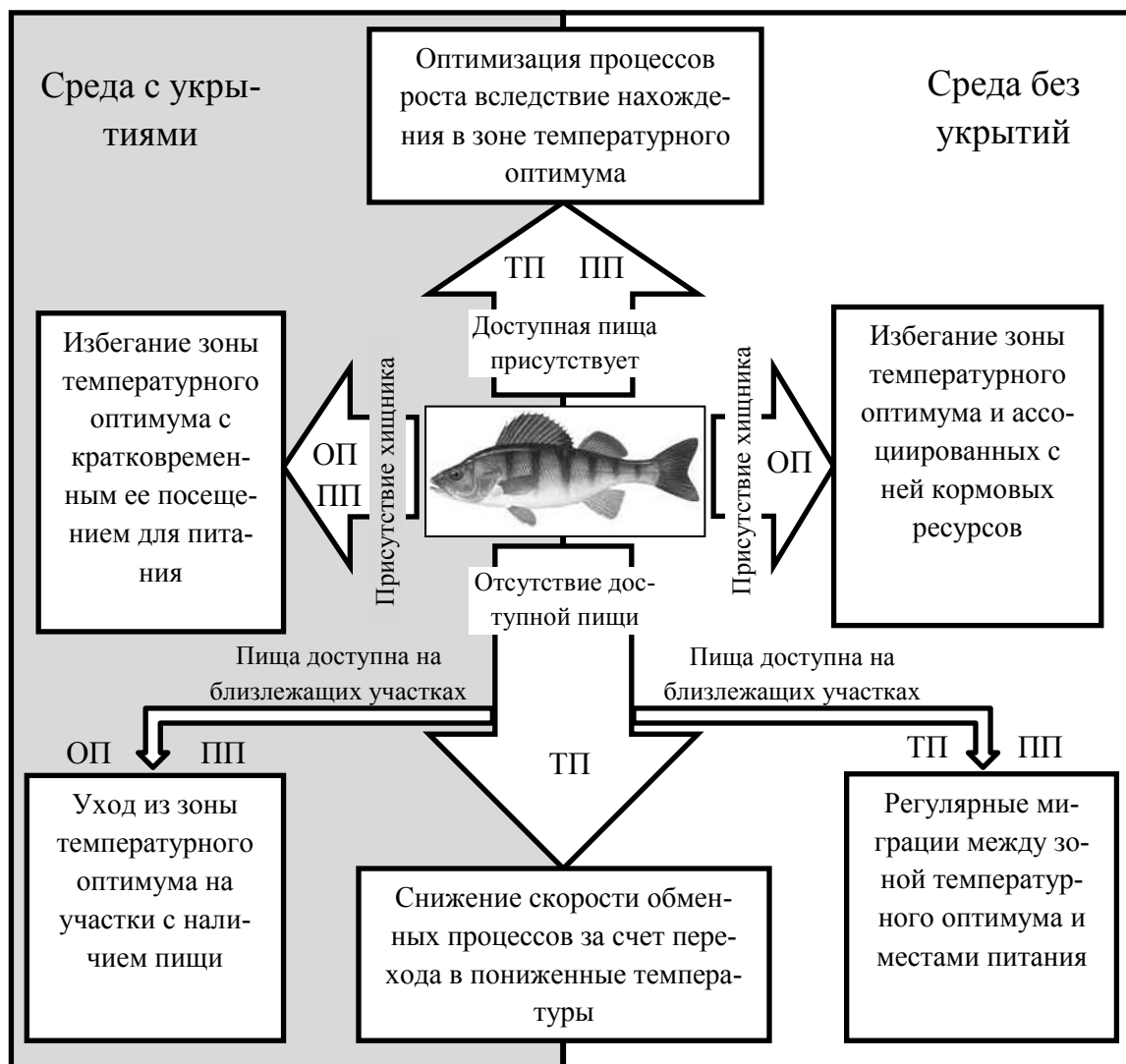


Рис. 14. Схема взаимодействия терморегуляционного (ТП), пищевого (ПП) и оборонительного (ОП) поведения молоди окуня в температурно-неоднородной среде в зависимости от наличия пищи, хищников и укрытий в зоне температурного оптимума.

Fig. 14. Interaction pattern of thermoregulation (TB), food (FB) and defensive (DB) behavior of perch fry in a temperature-inhomogeneous medium, depending on the availability of food, predators and shelters within optimum temperature area.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненная экспериментальная работа позволяет выделить поведенческую терморегуляцию как преобладающую форму поведения молоди окуня. С этими вполне согласуется исследование, выполненное на плотве [Krause et al., 1998]. В нем было показано, что даже небольшие отличия в температуре, порядка 1.5°C, оказывали значительно большее влияние на распределение молоди плотвы в экспериментальной среде, чем различающаяся в четыре раза доступность кормовых ресурсов. Наиболее вероятное объяснение этого состоит в том, что температура, непосредственно воздействуя на скорости химических реакций, протекающих в организме эктотермных животных, определяет общий уровень метабо-

лизма особей и, как следствие этого, детерминирует темпы их роста и развития [Jobling, 1994]. В то же время, как было показано ранее, зона окончательно избираемой температуры соответствует оптимуму роста различных видов рыб [Jobling, 1981]. Таким образом, отмеченное в экспериментах стремление молоди окуня сосредотачиваться на участках с температурами 25–26°C, отражает, вероятно, генетически детерминированный температурный оптимум данного вида.

Следует отметить, что температуры местообитаний организмов, особенно на северных границах ареала, далеко не всегда достигают оптимальных значений, демонстрируемых животными в эксперименте. Также зоны

температурного оптимума могут не совпадать с таковым для других факторов. Однако и в таких, казалось бы, неблагоприятных условиях, гидробионты способны оптимизировать процессы роста и развития, используя выработанные в ходе эволюции адаптивные схемы поведения. При этом, могут эффективно использоваться как небольшие различия в температурах между сопряженными участками реки, так и большие перепады температур вплоть до сублетальных значений.

Однако в пределах большинства пресноводных водоемов все же имеются локальные зоны, где необходимые для роста молоди экологические ресурсы расположены в пространстве достаточно компактно. Наиболее яркий пример этого – мелководное побережье. Такие участки в дневные часы хорошо прогреваются, и их температура может заметно превышать таковую для остального водоема. Также здесь, чаще всего, отмечаются более высокие кон-

центрации растворенного в воде кислорода. Плотности планктонных и бентосных организмов в прибрежье могут быть заметно выше, чем на глубоких участках. Кроме этого, как правило, в литорали в значительных количествах присутствуют укрытия (заросли макрофитов, корни деревьев и др.). Вероятно, именно поэтому молодь многих пресноводных видов рыб в первые месяцы жизни сосредотачивается в прибрежье, где одновременно в достаточном количестве присутствуют все наиболее важные для ее жизнедеятельности экологические ресурсы. При этом скорость ее роста будет близка к максимально возможной в текущих условиях каждого конкретного водоема. В свою очередь, высокие темпы роста создают определенные преимущества, как во внутривидовой, так и межвидовой конкуренции, а также повышают шанс на более быстрый выход из-под пресса хищников.

Исследование выполнено при поддержке Программы Президиума РАН: 1.21П Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга. 2.5. Влияние антропогенного регулирования уровня режима водохранилищ и температуры на динамику численности рыб различной экологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды КНЦ РАН. Сер. Эксперимент. биол. 2012. № 2. С. 70–75.
- Крогиус Ф.В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 39–48.
- 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 Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996. С. 103–118.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд. Моск. ун-та. 2000. 205 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.
- Свирский А.М., Лапкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1987. № 76. С. 45–49.
- Смирнов А.К. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хоз-во. 2013. № 1. С. 75–82.
- Смирнов А.К., Голованов В.К. Поведение молоди речного окуня в температурном градиенте в зависимости от местоположения корма // Вопросы рыболовства. 2011. Т. 12, № 4(48). С. 730–740.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Динамика избираемых и летальных температур молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. в течение первого месяца жизни // Фунд. исслед. 2012. № 11. С. 313–316.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Зависимость температуры, предпочитаемой молодью окуня (*Perca fluviatilis* L.), от наличия укрытий в экспериментальной среде // Фунд. исслед. 2013. № 10. С. 2882–2886.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Реакция молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) на неоднородность кормовых ресурсов в температурном градиенте // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хоз-во. 2015. № 3. С. 44–52.
- Черлин В.А. Рептилии: температура и экология. LAP LAMBERT ACAD. PUBL. 2014. 442 с.
- Armstrong J.B., Schindler D.E., Ruff C.P., Brooks G.T., Bentley K.E., Torgersen C.E. Diel horizontal migration in streams: juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources // Ecology. 2013. Vol. 94, № 9. P. 2066–2075.
- Bazarov M.I. Diurnal vertical migrations of bream *Abramis brama* // J. of Ichthyology. 2011. Vol. 51, № 9. P. 794–798. DOI: 10.1134/S0032945211050031
- Bevelhimer M.S. Relative importance of temperature, food, and physical structure to habitat choice by smallmouth bass in the field and laboratory. // Trans. Amer. Fish. Society, 1996. Vol. 125. P. 274–283
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // Comp. Biochem. Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2007. Vol. 147. P. 616–639.
- 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, № 1. P. 143–146.

- Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Amer. Zoologist. 1971. Vol. 1, № 11. P. 99–113.
- Christensen B., Persson L. Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats // Behav. Ecol. Sociobiol. 1993. Vol. 32. P. 1–9.
- Crowder, L.B., Magnuson, J.J. Cost benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with an example from the fishes // Aspey, W.P., Lustick, S.I. (Eds.). Behavioral Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates. Ohio State University Press, Columbus, OH, 1983. P. 189–221.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. Feeding under predation hazard – response of the guppy and hart rivulus from sites with contrasting predation hazard // Behav. Ecol. Sociobiol. 1987. Vol. 21 P. 203–209.
- Garner P., Clough S., Griffiths S.W., Deans J.D., Ibbotson A. Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? // J. Fish Biology. 1998. Vol. 52. P. 600–609.
- Golovanov V.K. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // J. of Ichthyology. 2013. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Specific features of thermoregulation behavior in early juveniles of roach *Rutilus rutilus* under thermogradient conditions // J. of Ichthyology. 2011. Vol. 51, № 6. P. 466–473. DOI: 10.1134/S0032945211040047
- Hölker F. Effects of body size and temperature on metabolism of bream compared to sympatric roach // Animal Biology. 2006. Vol. 56. № 1. P. 23–37.
- Javald M.Y., Anderson J.M. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids // J. Fish. Res. Bd. Can. 1967. Vol. 24, № 7. P. 1515–1519.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish Biology. 1981. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Jobling M. Fish Bioenergetics. London: Chapman and Hall, 1994. 309 p.
- Krause J., Staaks G., Mehner T. Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate // J. Fish Biology. 1998. Vol. 54. P. 377–386.
- Kuznetsov V.A., Zdanovich V.V., Lobachov E.A., Lukiyanov S.V. Revisiting the problem of astatic ecological optima // Biol. Bull. Reviews. 2016. Vol. 6, № 2. P. 164–176. DOI: 10.1134/S2079086416020043
- Mac M.J. Effects of ration size on preferred temperature of lake charr *Salvelinus namaycush* // Environ. Biol. Fish. 1985. Vol. 14. P. 227–231.
- Morgan I.J., Metcalfe N.B. The influence of energetic requirements on the preferred temperature of overwintering juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. Vol. 58, № 4. P. 762–768.
- Morgan M.J. Ration level and temperature preference of American plaice // Mar. Behav. Physiol. 1993. Vol. 24, № 2. P. 117–122.
- Munson B.H., McCormick J.H., Collins H.L. Influence of thermal challenge on conditioned feeding forays of juvenile rainbow trout // Trans. Amer. Fish. Soc. 1980. Vol. 109. P. 116–121.
- Narver D.W. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zoo-plankton in Babine Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1970. Vol. 27, № 2. P. 281–316.
- Neverman D., Wurtsbaugh W.A. The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus* // Oecologia. 1994. Vol. 98, № 3–4. P. 247–256.
- Olla B.L., Studholme A.L., Bejda A.J. Behavior of juvenile bluefish *Pomatomus saltatrix* in vertical thermal gradients: influence of season, temperature acclimation and food // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 23. P. 165–177.
- Persson L. Predator-mediated competition in prey refuges: the importance of habitat dependent prey resources // Oikos. 1993. Vol. 68, № 1. P. 12–22.
- Pulgar J.M., Aldana M., Bozinovic F., Ojeda F.P. Does food quality influence thermoregulatory behavior in the intertidal fish *Girella laevis*? // J. Therm. Biology. 2003. Vol. 28, № 8. P. 539–544.
- Pulgar J., Bozinovic F., Ojed F.P. Behavioral thermoregulation in the intertidal fish *Girella laevis* (KY-PHOSIDAE): The effect of starvation // Mar. Freshwater Behav. Physiol. 1999. Vol. 32, № 1. P. 27–38.
- Sogard S.M., Olla B.L. Behavior of juvenile sablefish, *Anoplopoma fimbria* (Pallas), in a thermal gradient // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 222. P. 43–58.
- Sogard S.M.; Olla B.L. Food deprivation affects vertical distribution and activity of a marine fish in a thermal gradient. Potential energy-conserving mechanisms // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. Vol. 133. P. 43–55.
- Stuntz W.E., Magnuson J.J. Daily ration, temperature selection, and activity of bluegill // Esch G.W., McFarlane R.W. (Eds.), Thermal Ecology II, ERDA Symposium Series CONF-750425. Technical Information Series, Springfield, VA, 1976. P. 180–184.
- Van Dijk P., Staaks G., Hardewig I. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. 2002. Vol. 130, № 4. P. 496–504.
- Wallman H.L., Bennett W.A. Effects of parturition and feeding on thermal preference of atlantic stingray, *Dasyatis sabina* (Lesueur) // Environ. Biol. Fish. 2006. Vol. 75, № 3. P. 259–267.
- Ward A.J.W., Hensor E.M.A., Webster M.M., Hart P.J.B. Behavioural thermoregulation in two freshwater fish species // J. Fish Biol. 2010. Vol. 76, № 10. P. 2287–2298.
- Zdanovich V.V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. of Ichthyology. 2006. Vol. 46. Suppl. S2. P. S188–S193. DOI: 10.1134/S0032945206110087

REFERENCES

- Armstrong J.B., Schindler D.E., Ruff C.P., Brooks G.T., Bentley K.E., Torgersen C.E. 2013. Diel horizontal migration in streams: juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources // *Ecology*. Vol. 94, № 9. P. 2066–2075.
- Bazarov M.I. 2011. Diurnal vertical migrations of bream *Abramis brama* // *J. of Ichthyology*. Vol. 51, № 9. P. 794–798. DOI: 10.1134/S0032945211050031
- Bevelhimer M.S. 1996. Relative importance of temperature, food, and physical structure to habitat choice by small-mouth bass in the field and laboratory. // *Trans. Amer. Fish. Society*. Vol. 125. P. 274–283.
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. 2007. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // *Comp. Biochem. Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology*. Vol. 147. P. 616–639.
- Boltz J.M., Siemen N.J., Stauffer J.R. 1987. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis mossambicus* (Peters) // *Arch. Hydrobiol.* Vol. 110, № 1. P. 143–146.
- Brett J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Amer. Zoologist*. Vol. 1, № 11. P. 99–113.
- Cherlin V.A. 2014. Reptilii: temperatura i ehkologiya [Reptiles: temperature and ecology] // LAP LAMBERT ACAD. PUBL. 442 p. [In Russian]
- Christensen B., Persson L. 1993. Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 32. P. 1–9.
- Crowder, L.B., Magnuson, J.J. 1983. Cost benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with an example from the fishes // Aspey, W.P., Lustick, S.I. (Eds.). *Behavioral Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates*. Ohio State University Press, Columbus, OH. P. 189–221.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. 1987. Feeding under predation hazard – response of the guppy and hart rivulus from sites with contrasting predation hazard // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 21. P. 203–209.
- Garner P., Clough S., Griffiths S.W., Deans J.D., Ibbotson A. 1998. Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? // *J. Fish Biology*. Vol. 52. P. 600–609.
- Golovanov V.K. 2013. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // *J. of Ichthyology*. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V.K., Smirnov A.K. 2011. Specific features of thermoregulation behavior in early juveniles of roach *Rutilus rutilus* under thermogradient conditions // *J. of Ichthyology*. Vol. 51, № 6. P. 466–473. DOI: 10.1134/S0032945211040047
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Kapshaj D.S. 2012. Okonchatel'no izbiraemye i verhnie letal'nye temperatury molodi nekotoryh vidov presnovodnyh ryb [Finally selected and the upper lethal temperature of juvenile freshwater fish species] // *Trudy KNC RAN*. № 2. P. 70–75. [In Russian]
- Hölker F. 2006. Effects of body size and temperature on metabolism of bream compared to sympatric roach // *Animal Biology*. Vol. 56, № 1. P. 23–37.
- Javard M.Y., Anderson J.M. 1967. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids // *J. Fish. Res. Bd. Can.* Vol. 24, № 7. P. 1515–1519.
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // *J. Fish Biology*. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Jobling M. 1994. *Fish Bioenergetics*. London: Chapman and Hall. 309 p.
- Krause J., Staaks G., Mehner T. 1998. Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate // *J. Fish Biology*. Vol. 54. P. 377–386.
- Krogus F.V. 1974. Znachenie vertikal'nyh migracij v ehnergeticheskom balanse molodi krasnoj v oz. Dal'nem [The value of vertical migrations in the energy balance of the juvenile sockeye in the lake Dal'nem] // *Izv. TINRO*. V. 90. P. 39–48]. [In Russian]
- Kuznetsov V.A., Zdanovich V.V., Lobachov E.A., Lukiyanov S.V. 2016. Revisiting the problem of astatic ecological optima // *Biol. Bull. Reviews*. Vol. 6, № 2. P. 164–176. DOI: 10.1134/S2079086416020043
- Mac M.J. 1985. Effects of ration size on preferred temperature of lake charr *Salvelinus namaycush* // *Environ. Biol. Fish.* Vol. 14. P. 227–231.
- Malinin L.K., Bazarov M.I., Golovanov V.K., Linnik V.D. 1996. Vlijanie temperatury vody na diapazon sutochnykh vertikal'nyh migracij ryb [Influence of water temperature on the range of vertical diurnal fish migrations] // *Povedenie i raspredelenie ryb. Dokl. 2-go Vserossijsk. soveshh. «Povedenie ryb»*. Borok. P. 103–118. [In Russian]
- Morgan I.J., Metcalfe N.B. 2001. The influence of energetic requirements on the preferred temperature of overwintering juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 58, № 4. P. 762–768.
- Morgan M.J. 1993. Ration level and temperature preference of American plaice // *Mar. Behav. Physiol.* Vol. 24, № 2. P. 117–122.
- Munson B.H., McCormick J.H., Collins H.L. 1980. Influence of thermal challenge on conditioned feeding forays of juvenile rainbow trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 109. P. 116–121.
- Narver D.W. 1970. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine Lake, British Columbia // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. Vol. 27, № 2. P. 281–316.
- Neverman D., Wurtsbaugh W.A. 1994. The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus* // *Oecologia*. Vol. 98, № 3–4. P. 247–256.

- Olla B.L., Studholme A.L., Bejda A.J. 1985. Behavior of juvenile bluefish *Pomatomus saltatrix* in vertical thermal gradients: influence of season, temperature acclimation and food // Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 23. P. 165–177.
- Ozernyuk N.D. 2000. Temperaturnye adaptacii [Thermal adaptation] // M.: Izd. Mosk. un-ta. 205 p. [In Russian]
- Persson L. 1993. Predator-mediated competition in prey refuges: the importance of habitat dependent prey re-sources // Oikos. Vol. 68, № 1. P. 12–22.
- Poddubnyj A. G., Malinin L. K. 1988. Migracii ryb vo vnutrennih vodoemah [Migrations of fish in inland waters] // M.: Agropromizdat. 224 p. [In Russian]
- Pulgar J.M., Aldana M., Bozinovic F., Ojeda F.P. 2003. Does food quality influence thermoregulatory behavior in the intertidal fish *Girella laevis*? // J. Therm. Biology. Vol. 28, № 8. P. 539–544.
- Pulgar J., Bozinovic F., Ojeda F.P. 1999. Behavioral thermoregulation in the intertidal fish *Girella laevis* (KY-PHOSIDAE): The effect of starvation // Mar. Freshwater Behav. Physiol. Vol. 32, № 1. P. 27–38.
- Smirnov A.K. 2013. Vliyanie nalichiya pishchi v zone temperaturnogo optimuma na povedenie molodi rechnogo okunya *Perca fluviatilis* L. [Influence of presence of food in the temperature optimum area on the behavior of juvenile perch *Perca fluviatilis* L.] // Vestnik AGTU. Ser.: Rybnoe hoz-vo. № 1. P. 75–82. [In Russian]
- Smirnov A.K., Golovanov V.K. 2011. Povedenie molodi rechnogo okunya v temperaturnom gradiente v zavisimosti ot mestopolozheniya korma [Behavior of juvenile perch in temperature gradient, depending on the location of feed] // Voprosy rybolovstva. Vol. 12, № 4(48). P. 730–740. [In Russian]
- Smirnov A.K., Smirnova E.S. 2012. Dinamika izbiraemyh i letal'nyh temperatur molodi rechnogo okunya *Perca fluviatilis* L. v techenie pervogo mesyaca zhizni [Dynamics of elected and lethal temperatures of juvenile perch *Perca fluviatilis* L. during the first month of life] // Fund. issled. № 11. P. 313–316. [In Russian]
- Smirnov A.K., Smirnova E.S. 2015. Reakciya molodi plotvy *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) na neodnorodnost' kormovykh resursov v temperaturnom gradiente [The response of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) on the heterogeneity of food resources in the temperature gradient] // Vestnik AGTU. Ser.: Rybnoe hoz-vo. № 3. P. 44–52. [In Russian]
- Smirnov A.K., Smirnova E.S. 2013. Zavisimost' temperatury, predpochitaemoj molod'yu okunya (*Perca fluviatilis* L.), ot nalichiya ukrytij v ehksperimental'noj srede [Temperature dependence, the preferred juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.), the availability of shelters in the experimental environment] // Fund. issled. № 10. P. 2882–2886. [In Russian]
- Sogard S.M., Olla B.L. 1996. Food deprivation affects vertical distribution and activity of a marine fish in a thermal gradient. Potential energy-conserving mechanisms // Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 133. P. 43–55.
- Sogard S.M., Olla B.L. 1998. Behavior of juvenile sablefish, *Anoplopoma fimbria* (Pallas), in a thermal gradient // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 222, № 1–2. P. 43–58.
- Stuntz W.E., Magnuson J.J. 1976. Daily ration, temperature selection, and activity of bluegill // Esch G.W., McFarlane R.W. (Eds.), Thermal Ecology II, ERDA Symposium Series CONF-750425. Technical Information Series, Springfield, VA. P. 180–184.
- Svirskij A.M., Lapkin V.V. 1987. Sezonnaja i vozrastnaja izmenchivost' izbiraemyh temperatur u ryb Rybinskogo vodohranilishha: 1. Okun' (*Perca fluviatilis* L.) [Seasonal and age variability of selected temperatures of fishes in Rybinsk Reservoir: 1. Perch (*Perca fluviatilis* L.)] // Biol. vnutr. vod: Inform. bjul. № 76. P. 45–49. [In Russian]
- Van Dijk P., Staaks G., Hardewig I. 2002. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. Vol. 130, № 4. P. 496–504.
- Wallman H.L., Bennett W.A. 2006. Effects of parturition and feeding on thermal preference of atlantic stingray, *Dasyatis sabina* (Lesueur) // Environ. Biol. Fish. Vol. 75, № 3. P. 259–267.
- Ward A.J.W., Hensor E.M.A., Webster M.M., Hart P.J.B. 2010. Behavioural thermoregulation in two freshwater fish species // J. Fish Biol. Vol. 76, № 10. P. 2287–2298.
- Zdanovich V.V. 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. of Ichthyology. Vol. 46. Suppl. S2. P. S188–S193. DOI: 10.1134/S0032945206110087

INFLUENCE OF FEEDING AND DEFENSIVE BEHAVIOR ON THE SELECTED TEMPERATURE OF JUVENILE PERCH

A. K. Smirnov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru

The effect of feeding and defensive behavior on the temperature preferences of perch fingerlings was analyzed. A reduction preferred temperature of perch fry at 4–5°C after a 10-day fasting period was showed. In absence of food in the preferred temperatures area, studied fish were able to feed over a very wide temperature range, sometimes falling outside the tolerance limits (up to 36.2°C). At same time, they demonstrated a certain stereotype behavior: short visit to food spots on the periphery of the temperature gradient to search for food and nutrition, and a longer stay in the area of temperature optimum, especially after saturation. It is shown little effect covers on the final selected temperature of the perch fry in the absence of predators. Simultaneously, covers presence was slightly reduced the response of fish to stressful situations (interference in the experimental envi-

ronment). Appearance of predator in optimum temperature zone in the total lack of cover has made it little accessible for young perch, as well as it associated food resources. In a united position of food spots and covers at outside the optimum temperature zone, the fish were concentrated around them. The experimental data was indicating that despite the determinant importance of thermoregulatory behavior for fish, its implementation can be significantly corrected under influence of other factors. However, in laboratory and in field conditions, many fish species achieve significant benefits by using thermal heterogeneity of environment as an important environmental resource by means of interaction various forms of behavior.

Keywords: thermoregulation behavior, juvenile fish, final selected temperature, preferred temperature, temperature optimum, feeding behavior, defensive behavior

ФОРМИРОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОВЕДЕНИЯ У МОЛОДИ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae) В ПЕРИОД РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА

Е. С. Смирнова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина РАН,
152172 пос. Борок, Ярославской обл., Некоузский р-н
e-mail: smirnova@ibiw.yaroslavl.ru

Исследованы особенности поведения сеголеток плотвы, выращенных в средах с различным уровнем информационного обогащения (кормление живыми или обездвиженными кормовыми организмами, присутствие или отсутствие хищника, наличие течения). Исследовательское поведение и двигательная активность молоди изучалась с использованием тестов “кольцевой коридор” и “открытое поле”. Также в гидродинамическом лотке оценивалась плавательная способность рыб, полученных при различных условиях выращивания. Кроме этого было исследовано пищевое и оборонительное поведение рыб. Показано, что по большинству поведенческих показателей, молодь плотвы, выращенная в присутствии хищников, достоверно ($p < 0.05$) отличалась от остальных экспериментальных групп. При этом установленные отличия носили положительный характер, и способствовали лучшей приспособляемости таких рыб к последующим воздействиям среды.

Ключевые слова: информационно-обогащенная среда, онтогенез, исследовательское поведение, локомоторная активность, оборонительное и пищевое поведение, поведенческая асимметрия, рыбы, *Rutilus rutilus*.

ВВЕДЕНИЕ

Поведение животных – это взаимосвязь врожденных и приобретенных, в процессе жизнедеятельности реакций, представляющих собой одно из наиболее значительных приспособлений к изменяющимся условиям среды. Объем сенсорной информации получаемый животными на ранних этапах развития, может влиять на структуру нейронов мозга и способности к дальнейшему обучению. Влияние сенсорной стимуляции в раннем онтогенезе на разные виды поведения (исследовательское, оборонительное, пищевое, рео- и оптомоторную реакции), на обучение и память, на развитие ЦНС у взрослых животных было показано в многочисленных исследованиях [Протасов, 1968 (Protasov, 1968); Павлов, 1979 (Pavlov, 1979); Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985); Афонина, 2003 (Afonina, 2003); Михеев, 2006 (Miheev, 2006); Смирнова, Смирнов, 2013 (Smirnova, Smirnov, 2013); Boer, Heuts, 1973; Walsh, 1980; Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova, 2010 Smirnova, Gerasimov, 2010 и др.]. Информационная обогащенность среды обитания определяется разнообразием стимулов, которые воздействуют на развитие организма. Важнейшими из них являются присут-

ствие хищников, гидродинамические условия, степень подвижности кормовых организмов [Канидьев, 1966 (Kanidev, 1966); Касимов, 1980 (Kasimov, 1980) и др.]. При обычном искусственном выращивании молоди различных видов рыб для целей воспроизводства, низкий уровень сенсорной стимуляции препятствует формированию навыков необходимых для жизни в естественной среде. В результате, у такой молоди наблюдается очень низкая, выживаемость в природных условиях [Митанс, 1970 (Mitans, 1970); Бакштанский, Черницкий, 1983 (Bakshanskiy, Chernitskiy, 1983); Шустов, 1988 (Shustov, 1988); Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994); Symons, 1969; Eriksson et al., 1981; Smedstad et al., 1994; Furuta et al., 1997; Jepsen et al., 1998; Orlov et al., 2006 и др.]. Одна из причин этого – низкие навыки оборонительного поведения, возникающие в результате длительного содержания в условиях искусственной среды, где отсутствуют стимулы, формирующие у молоди эффективную защитную реакцию на воздействие хищника [Касимов, 1980 (Kasimov, 1980); Шустов и др., 1980 (Shustov et al., 1980); Обухов и др., 2001 (Obuhov et al., 2001)].

Выживание при нападении хищника – только одна из задач, стоящих перед организмом, другая задача – это поиск и потребление корма. Исследования показали важную роль риска хищничества как фактора, изменяющего пищевое поведение животных [Мантейфель, 1961 (Manteyfel, 1961); Lima, Dill, 1990]. Считается, что лучшей тактикой является компромисс – добыча корма поблизости от хищника,

но не ближе той точки, где риск быть съеденным превысит стоимость выгоды от питания (Milinski, 1993). В связи с этим особь должна уметь оценивать потенциальную опасность и адекватно реагировать на нее. Выбор оптимальной стратегии в конкретной ситуации зависит от наличия опыта общения с хищником, способствующего выработке соответствующих навыков оборонительного поведения [Лещева,

Жуйков, 1989 (Lescheva, Zhuykov, 1989)]. Именно этого не хватает молоди, выращенной в отсутствие соответствующих стимулов. Цель работы – изучить особенности поведения мо-

лоди плотвы, полученной при выращивании в условиях с различным уровнем информационного обогащения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Условия выращивания. Исследования проводили в 2006–2011 гг. Объект исследования – молодь плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), ежегодно получаемая путем искусственного оплодотворения от одной пары производителей. После начала активного плавания (на 12-е сутки после выклева) личинок плотвы по 200 особей распределяли по трем аквариумам емкостью по 225 л. В качестве факторов, создающих информационно-обогащенную среду, были выбраны течение, хищник и подвижность кормовых объектов.

Группу плотвы (Х) содержали в аквариуме вместе с хищником (окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758). Чтобы исключить полное выедание молоди, окуня помещали в сетчатый садок, расположенный в центре аквариума. Размер ячеей позволял плотве заплывать в садок, тогда как хищник был ограничен в перемещениях, что снижало результативность его охоты и ускоряло обучение молоди. Хищника периодически отсаживали в другой аквариум для дополнительного кормления. Молодь плотвы кормили живым планктоном, отловленным в естественном водоеме.

Группу плотвы (Т) выращивали в аквариуме, где с помощью аквариумной помпы создавали постоянное течение, скорость которого увеличивалась по мере роста молоди. Рыб этой группы также кормили живым планктоном из естественного водоема.

Группа плотвы (К) была контрольной. Рыб выращивали в условиях сенсорной депривации (отсутствие хищника, течения и подвижных кормовых организмов). Для кормления использовали обездвиженный нагретым до 60°C зоопланктон, отловленный в естественном водоеме.

Во всех аквариумах субстрат на дне отсутствовал. Кормление проводили в одно и то же время суток. Температуру воды поддерживали на уровне 20°C. Освещение – естественное. Аквариумы периодически чистили и заменяли 30% воды на свежую.

Эксперименты по изучению особенностей поведения. После периода выращивания (4.5–5.5 мес.) всех рыб помещали в отдельные для каждой группы аквариумы с идентичными условиями, из которых они в необходимом количестве изымались для проведения экспериментов.

Опыты проводили в изолированном помещении при отсутствии экспериментатора, во избежание его влияния на поведение рыб. Изображение с видеокамеры записывалось в течение 5–20 мин в зависимости от вида эксперимента.

Эксперимент хищник-жертва проводили в аквариумах объемом 170 л с размерами 3000×400×230 мм (рис. 1).

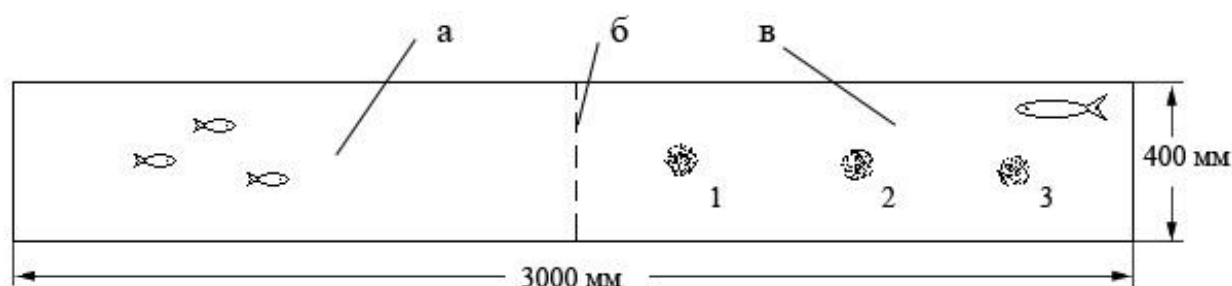


Рис. 1. Схема экспериментального аквариума: а – безопасный отсек, в – отсек, где производилось кормление молоди и находился хищник, б – граница отсеков, во втором варианте опыта на этом месте устанавливалась решетка. 1, 2 и 3 – номера кормовых пятен (Smirnova, Gerasimov, 2010).

Fig. 1. The experimental aquarium scheme: а – safe compartment, в – predator and feeding compartment, б – border sections, where was install grid divider in the second variant of experiment. 1, 2 and 3 – food spots (Smirnova, Gerasimov, 2010).

Было проведено три варианта опытов, при этом исследованные особи повторно не использовались. В качестве хищника в эксперименте использовался окунь длиной тела 254 мм (одна и та же особь во всех вариантах

эксперимента). В первом опыте в экспериментальный аквариум совместно помещалась рыбы из разных групп по 5 особей из каждой. Для визуального определения принадлежности молоди к одной из групп, ее помечали частич-

ным подрезанием анального плавника. Опыт продолжался до полного выедания плотвы хищником. Визуально регистрировали время и последовательность выедания молоди каждой группы. Во втором опыте аквариум по центру перегородивался металлической решеткой, через которую молодь плотвы могла свободно поникать, в то время как, хищник был ограничен в перемещениях только одной половиной (рис. 1). Плотва одной группы в количестве 10 особей помещалась в аквариум и через трое суток к ней подсаживали хищника. Взамен съеденных особей плотвы подсаживались новые из той же группы, таким образом, чтобы число их в аквариуме было постоянным. Опыт продолжался до выедания 30 особей, при этом оценивалось время достижения этого момента для молоди каждой из экспериментальных групп. Молодь кормили личинками хирономид (*Chironomus* spp.) на трех кормовых пятнах, расположенных на стороне, где находился хищник. Кормление проводили два раза в сутки и в одно и то же время. Третий опыт отличался от второго отсутствием разделительной решетки [подробнее см.: Smirnova, Gerasimov, 2010].

При обработке полученных материалов использовали следующие показатели пищевого и оборонительного поведения рыб:

- интенсивность питания молоди или ее рацион (общее количество корма, съеденное за одно кормление);
- латентный период (время от раскладки корма до начала питания рыб на кормовом пятне);
- число посещений каждого кормового пятна;
- время, затрачиваемое на питание на каждом кормовом пятне;
- время, проводимое на половине аквариума, где отсутствовали корм и хищник (только для второго опыта).

Критериями эффективности оборонительного поведения молоди служили:

- рацион хищника (количество съеденных за сутки особей);
- активность хищника (время, которое он находился в движении).

Для определения способности молоди из каждой группы обучаться на воздействие хищника указанные показатели исследовались в динамике от начала до конца каждого опыта.

“Кольцевой коридор”. Данный тип эксперимента проводили при естественной продолжительности светового дня и температуре воды 18–19°C. Каждая особь использовалась только 1 раз (всего оценено по 50 рыб ка-

ждой группы). Устройство “кольцевого коридора” представлено на рис. 2 [подробнее см.: Smirnova, 2010].

“Открытое поле”. Установка “открытое поле” представляла собой плоский аквариум с размерами 98×56×16 см, толщина слоя воды – 12 см. На дно была нанесена разметка, условно разделяющая его на 28 равных секторов (14×14 см). Освещение было равномерное без теней и бликов. Видеокамера располагалась над установкой рядом с источником света.

В экспериментах, выполненных в кольцевом коридоре и установке “открытое поле”, для каждой особи определяли следующие поведенческие параметры:

- латентное время (время от посадки плотвы в установку до начала активного плаванья);
- двигательная активность (число пройденных секторов за 15 мин., а также время, затрачиваемое на прохождение одного сектора в период активного движения);
- исследовательское поведение (время движения и количество сделанных поворотов за 15 мин.);
- время покоя;
- уровень ориентировочной двигательной активности (число секторов, пересеченных рыбой за первые 3 мин. эксперимента);
- уровень фоновой двигательной активности (число секторов, пересеченных рыбой за последние 3 мин. эксперимента).

Также рассчитывались следующие показатели:

- активации (ПА), равный $OA/FA \cdot 100$, где OA – ориентировочная двигательная активность, FA – фоновая двигательная активность (Витвицкая и др., 1985);
- асимметрии направления движения (по формуле $(R - L)/(R + L) \cdot 100$, где R и L – время движения по и против часовой стрелки);
- сила асимметрии (среднее значение абсолютных величин индивидуальных показателей асимметрии). Чем больше это значение, тем сильнее выражена асимметрия направления движения в группе рыб, независимо от ее знака [Извеков и др., 2008 (Izvekov et al., 2008)].

Гидродинамический лоток представлял собой замкнутую систему из прозрачной трубы диаметром 15.5 см, установленную на специальной подставке (рис. 3).

На поверхность рабочей камеры были нанесены отметки с интервалом в 10 см. Видеокамера находилась сбоку от рабочей камеры. В начале опытов молодь каждой из экспериментальных групп по 3 особи помещали в

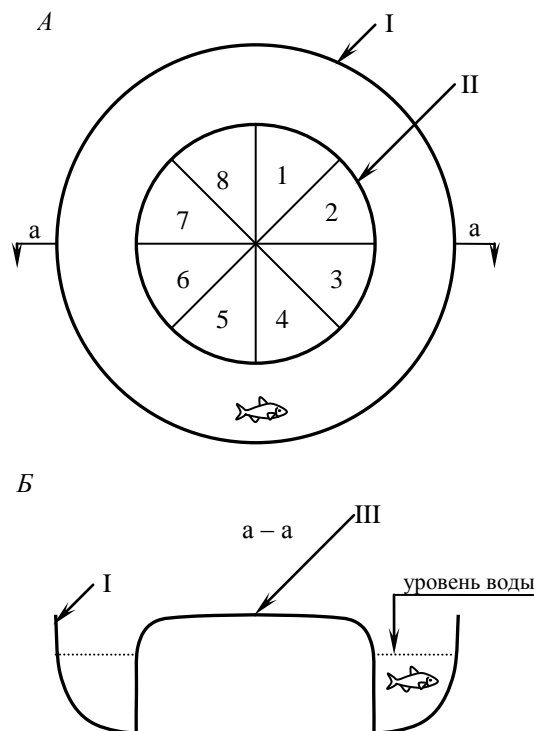


Рис. 2. “Кольцевой коридор”. А – вид сверху; Б – вид сбоку по поперечному разрезу “а-а”. I – внешний диаметр (35.5 см); II – внутренний диаметр (21 см). Поверхность внутренней вставки (III) поделена на 8 одинаковых секторов (1–8) (Smirnova, 2010).

Fig. 2. "Circular passage". A – top view; B – a side view of the cross section "a-a". I – outside diameter (35.5 cm); II – internal diameter (21 cm). The inner surface of the insert (III) was divided into eight equal sectors (1-8) (Smirnova, 2010).

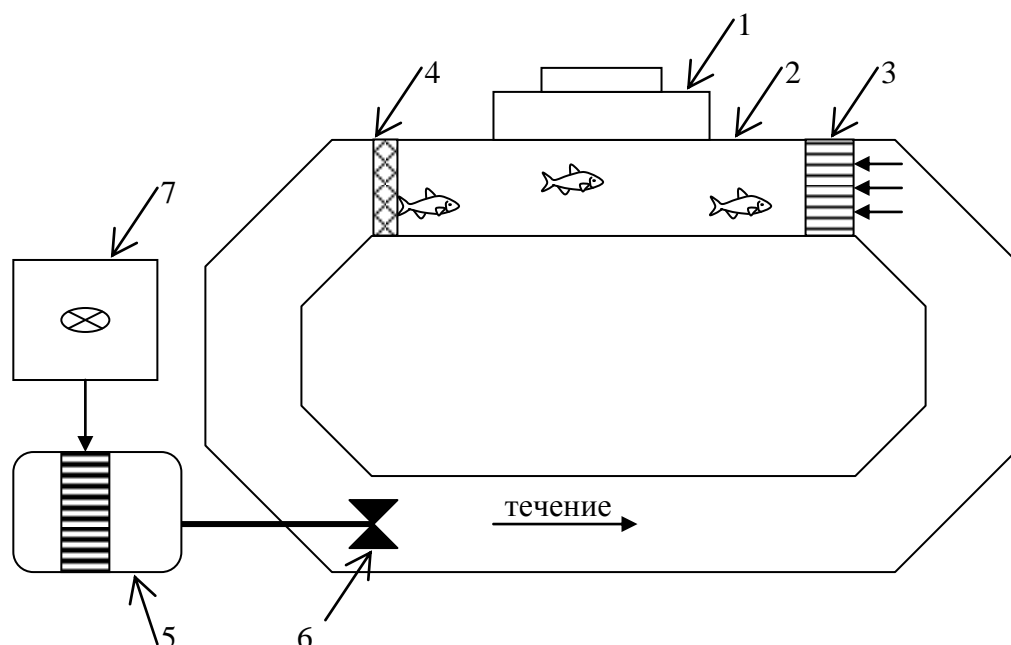


Рис. 3. Гидродинамический лоток: 1 – крышка, 2 – рабочая камера (длина – 80 см, диаметр – 15.5 см), 3 – передняя широкая заградительная решетка для ламинаризации потока, 4 – задняя решетка, 5 – электродвигатель, 6 – водогонный винт, 7 – блок управления (Smirnova, 2010).

Fig. 3. Hydrodynamic tray: 1 – cover, 2 – the working chamber (length - 80 cm, width - 15.5 cm), 3 – front wide barrier fencing for laminar flow, 4 – rear barrier fencing, 5 – electric motor, 6 – water propeller, 7 – control block (Smirnova, 2010).

рабочую камеру установки. После пятиминутной адаптации начинали создавать поток воды с плавным повышением скорости от 36 до 120 см·с⁻¹. Опыты продолжались до сноса всех рыб к задней заградительной решетке рабочей камеры.

Определялись следующие параметры:

- плавательная способность (время, в течение которого рыбы способны сопротивляться потоку воды);
- время сноса первой из 3-х рыб;
- число скатываний рыб к задней стенке рабочей камеры;
- число бросков к началу рабочей камеры;
- плавательная активность (расстояние, пройденное каждой из рыб за все время эксперимента).

В опытах использовано по 40 рыб каждой из экспериментальных групп, при этом каждая особь участвовала только 1 раз.

Пищевое поведение рыб оценивалось в 3-х аквариумах емкостью 200 л и площадью дна 0.6 м², с укрепленными над ними зеркалами. Дно аквариумов было разделено на три сектора невидимыми для рыб границами. В качестве субстрата использовался мелкий речной песок слоем 2–3 см. Освещение обеспечивалось лампами дневного света, режим – 8:16 ч. Температура воды 21–22°C. В экспериментальный аквариум помещали по 3 особи каждой из групп для адаптации в течение двух недель. Перед началом опыта рыб заставляли зайти в стартовый отсек аквариума и определенным образом (в зависимости от цели опыта) раскладывали корм. Затем стартовый отсек открывали и рыбы начинали поиск и потребление корма, что фиксировалось видеокамерой. Рыбам предлагалось добывать корм – обездвиженных личинок хирономид в количестве 90 штук на группу. Личинки размещались по 30 экз. на трех кормовых пятнах (ситечки диаметром 8 см), которые аккуратно прикапывались в песок. Кормление и видеозапись поведения рыб производилась два раза в сутки в 9 и 14 ч. По истечении 15 мин. рыб опять загоняли в стартовый отсек и собирали остатки корма для расчета рациона, после чего рыб опять выпускали из стартового отсека, и они до следующей съемки плавали по всему аквариуму. Продолжительность каждого опыта 30 суток. Было проведено четыре варианта опытов:

Опыт 1. В период адаптации кормовые объекты распределялись по площади дна аквариума всегда в одних и тех же местах. В боковых секторах кормовые пятна располагались с

одной стороны аквариума, в центральном – на противоположной стороне. На время съемок рядом с ними помещались ориентиры, представляющие собой белые керамические трубки диаметром 2 см и высотой 3 см.

Опыт 2. Адаптационным периодом служил предыдущий опыт. Кормовые пятна располагались так же, как и в первом. Ориентиры ставились напротив кормовых пятен у противоположных к ним стенок аквариума.

Опыт 3. В отличие от предыдущих опытов кормовые пятна не отмечались визуальными ориентирами.

Опыт 4. Кормовые пятна не имели постоянного места и перемещались по дну аквариума случайным образом для каждой съемки. Визуальные ориентиры отсутствовали.

Для оценки особенностей пищевого поведения и двигательной активности рыб из различных экспериментальных групп регистрировали следующие показатели:

- латентное время (время выхода из стартового отсека после его открытия);
- рацион (количество личинок, съеденных за время съемки);
- время питания (время, затрачиваемое особью на поиск и потребление кормовых частиц при перемещении в непосредственной близости от субстрата, где выделяли: время питания одной рыбы, время питания двух рыб, время питания трех рыб и общее время питания);
- скорость питания (отношение количества съеденных личинок к суммарному времени питания);
- время плавания (где выделяли: время неподвижности или время покоя, когда ни одна из рыб не совершает поступательных движений, время одиночного движения и время группового движения);
- двигательная активность (количество пересечений границ секторов).

Данные обработаны в статистическом пакете STATISTICA. Достоверность различий экспериментальных групп, по поведенческим параметрам после проверки последних на нормальность распределения, оценивали по t-критерию для независимых выборок. Для расчета показателей групповой асимметрии применялся одновыборочный t-критерий. Динамику поведенческих показателей у разных групп плотвы в течение эксперимента хищник-жертва анализировали с помощью параметрического коэффициента корреляции Пирсона, выбранного в связи с линейной зависимостью между варьирующими признаками и нормальным характером их распределения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о существенных отличиях в поведении молоди плотвы, выращенной в средах с различной информационной обогащенностью. Относительно небольшой отход молоди плотвы за период выращивания, составивший от 10 до 23%, позволяет надеяться, что

установленные в экспериментах отличия обусловлены именно различиями в уровне депривации среды, а не отбором (табл.1). Средняя масса и длина тела плотвы разных групп рыб после периода подращивания представлена в табл. 2.

Таблица 1. Выживаемость молоди плотвы из экспериментальных групп за период подращивания: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, Т – на течении, К – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 1. Survival of juvenile roach from the experimental groups during rearing period: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Группы Groups	Период содержания, сут. Rearing period, day	Начальное кол-во рыб, экз. Initial number of fish, sp.	Конечное кол-во рыб, экз. Final number of fish, sp.	Отход рыб за весь период выращивания, % The loss of fish for rearing period, %
X	95	250	225	23
T	95	250	226	10
K	95	250	214	18

Таблица 2. Масса и длина тела ($M \pm m$) молоди плотвы, использовавшейся в экспериментах после периода подращивания: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, Т – на течении, К – в отсутствие хищника и течения

Table 2. Weight and body length ($M \pm m$) of juvenile roach after rearing period that was used in the experiments: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence

Показатель Indicator	Группы рыб Fish groups		
	X	T	K
Масса, г Weight, g	0.9±0.01	1.0±0.01*	0.9±0.01
Длина тела, мм Body length, mm	37.7±0.4	41.8±0.4*	37.6±0.4

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K).

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K).

Эксперимент “хищник-жертва”. Результаты экспериментов по исследованию оборонительного и пищевого поведения молоди плотвы различных групп в присутствии хищника представлены в табл. 3–6. Видно, что по большинству изученных показателей рыбы выросшие в присутствии хищника превосходили остальные группы.

Тесты “кольцевой коридор” и “открытое поле”. Молодь плотвы, выращенная в присутствии хищника, характеризовалась более высокими значениями поведенческих параметров по сравнению с молодью других групп (табл. 7).

Эксперимент в гидродинамическом лотке. Сравнение плавательной способности

молоди плотвы, выращенной в средах с различным уровнем информационного обогащения, представлено в табл. 8. Как и ожидалось, рыбы выросшие на течении были значительно устойчивей остальных групп к воздействию этого фактора.

Пищевое поведение рыб. Средние значения поведенческих параметров молоди плотвы, выращенной в среде с разной степенью депривации представлены в табл. 9. Как видно из таблицы молодь группы X в большинстве выполненных опытов достоверно отличалась от контрольной группы по показателям двигательной активности и времени, затраченному на питание.

Таблица 3. Поведенческие показатели ($M \pm m$) молоди плотвы разных экспериментальных групп в присутствии хищника: X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (1–3 варианты эксперимента)

Table 3. Behavioral indicators ($M \pm m$) of juvenile roach different experimental groups in a predator presence: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (1–3 variants of the experiment)

Поведенческие характеристики Behavioral indicators		Группы плотвы Roach groups		
		X	T	K
Латентный период, с The latent period, s		7.7±0.7* [@]	37.2±17.8	73.7±27.1
Рацион молоди плотвы за одно кормление The ration of juvenile roach for one feeding		47.5±1.2* [@]	31.2±4.1	33.1±4.4
Средний рацион за одно кормление на кормовом пятне The average ration for one feeding on food spot	1	49.8±0.1* [@]	40.6±2.6	43.2±1.8
	2	48.9±0.3* [@]	33.5±2.8	32.2±4.0
	3	44.0±1.1* [@]	19.7±2.0	24.1±2.8
Время на кормовых пятнах, с Time spent on food spots, s	1	1328.2±30.7* [@]	975.6±47.6	1017.9±107.3
	2	1294.1±31.0* [@]	468.0±35.2*	699.6±86.7
	3	887.8±46.3* [@]	65.2±10.0*	270.0±56.5
Время вне кормовых пятен, с Time spent outside of food spots, s		5.1±1.3* [@]	60.0±9.8*	90.0±4.7
Время в безопасном отсеке, с Time spent in a secure compartment, s		102±55* [@]	532±121*	844±368

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

Таблица 4. Динамика выедания плотвы из смешанных групп хищником за время эксперимента: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 4. Mixed groups roach eating dynamics by predator during the experiment: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Группа плотвы Roach group	Продолжительность эксперимента, сутки Experiment duration, day			
	1-е	2-е	3-и	4-е
X	0	0	1	4
T	1	1	1	2
K	2	1	2	Уже съедены
Суточный рацион хищника Daily predator ration	3	2	4	6

Таблица 5. Время (сут.), затрачиваемое хищником на выедание 30 особей плотвы во втором и третьем опытах: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 5. Time (day) spent by predator on eating of 30 roach species in the second and third experiments: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Номер опыта Trial number	Группы плотвы Roach group		
	X	T	K
2	16	6	4
3	18	13	10

Таблица 6. Поведенческие показатели ($M \pm m$) хищника при питании молодь плотвы из разных экспериментальных групп: X – плотва, выращенная в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Table 6. Predator's behavioral indicators ($M \pm m$) when was feeding roach from different experimental groups: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, Gerasimov, 2010)

Показатель Indicator	Группы плотвы Roach group		
	X	T	K
Суточный рацион хищника (экз.), опыт 2 Daily predator ration (spec.), trial 2	1.8±0.8 ^{*@}	5.0±2.8	7.5±4.5
Суточный рацион хищника (экз.), опыт 3 Daily predator ration (spec.), trial 3	1.2±0.5	1.7±0.6	2.2±1.3
Активность хищника, с Predator activity, s	147±67	44±29	74±56

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

Таблица 7. Поведенческие показатели ($M \pm m$) молоди плотвы разных экспериментальных групп в тестах “кольцевой коридор” (1) и “открытое поле” (2): X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения

Table 7. Behavioral indicators ($M \pm m$) of juvenile roach from different experimental groups in tests "Circular passage" (1) and "Open field" (2): X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence

Показатель Indicator		X	T	K
Латентное время, с Latent time, s	1 2	17.7±1.4 ^{*@} 31.5±4.0 ^{*@}	45.4±7.5 [*] 82.8±13.1	34.7±6.5 63.5±9.0
Число пройденных секторов Number of passed sectors	1 2	348.0±24.0 ^{*@} 166.5±11.3 [*]	221.0±22.0 [*] 139.5±12.0	134.0±16.0 119.0±11.2
Число поворотов Number of turns	1 2	38.0±3.5 ^{*@} 111.3±6.5 ^{*@}	23.5±2.3 [*] 82.0±6.1	16.5±1.2 67.2±5.2
Время движения, с Moving time, s	1 2	697.0±42.0 [*] 674.0±25.9 [*]	617.0±41.0 [*] 621.1±32.4	464.0±45.0 570.3±29.1
Время покоя, с Rest time, s	1 2	201.0±42.0 [*] 226.2±26.0 [*]	283.0±41.0 [*] 279.0±32.4	436.0±45.0 329.7±29.1
Время, затрачиваемое на прохождение одного сектора, с Time spent on the passage of one sector, s	1 2	2.04±0.1 ^{*@} 6.4±0.2	3.44±0.3 8.2±0.9	3.86±0.3 22.3±2.3
Сила асимметрии Asymmetry intension	1 2	17.2±2.1 ^{*@} 14.5±1.5 ^{*@}	28.8±2.8 11.4±2.4	24.7±2.8 14.6±2.8
Фоновая двигательная активность (ФА) Background moving activity (BA)	1 2	62.7±5.3 ^{*@} 38.0±3.1 ^{*@}	44.7±4.7 [*] 28.7±3.3	22.4±3.6 26.9±2.9
Ориентировочная двигательная активность (ОА) Estimated moving activity (EA)	1 2	82.4±5.6 ^{*@} 28.2±2.0	45.8±4.4 [*] 24.7±2.4	34.3±3.3 22.3±2.3
Показатель активации (ОА/ФА • 100%) Activation rate (EA/BA • 100%)	1 2	384.0±126.0 158.0±38.2	259.0±58.0 117.6±26.4	308.0±63.0 147.5±37.3

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многочисленными литературными данными подтверждено влияние сенсорной стимуляции в раннем онтогенезе на разные виды поведения, обучения и памяти, а также на развитие ЦНС [Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985); Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994); Обухов и др., 2000, 2001 (Obuhov et al., 2000, 2001); Walsh, 1980; Dellefors,

Johnsson, 1995 и др.]. Недостаток этого может приводить к негативным последствиям при выпуске заводской молоди рыб в естественные водоемы. При этом отмечается, что у таких особей снижается плавательная способность, нарушается пищедобывательное и оборонительное поведение и изменяется окраска тела. Все это приводит к их массовой гибели.

Таблица 8. Основные показатели плавательной способности ($M \pm m$) молоди плотвы в гидродинамической установке: X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения (Smirnova, 2010)

Table 8. Key indicators of the swimming ability ($M \pm m$) of young roach in the hydrodynamic tray: X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence (Smirnova, 2010)

Показатель Indicator	X	T	K
Плавательная способность, с Swimming ability, s	233±7 [@]	644±74 [*]	227±10
Плавательная активность, см Swimming activity, sm	449±29	401±34 [*]	504±41
Время сноса, с Drift time, s	204±9 [@]	278±24 [*]	202±12
Скорость перемещения, см/с Velocity, sm/s	1.9±0.1 [@]	0.8±0.1 [*]	2.2±0.2
Число скатываний Number of recoils	5±0.3 [@]	8±0.9 [*]	5±0.4
Число бросков Number of throws	4±0.3 [@]	7±0.9 [*]	5±0.4

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

Ранее были отмечены значительные различия по поведению в реке между дикой и заводской молодью рыб [Никоноров и др., 1989 (Nikonorov et al., 1989); Symons, 1969]. Так, выпущенный в природу кижуч (*Oncorhynchus kisutch*) успешнее избегал хищников, если при выращивании в искусственных условиях он содержался вместе с живыми крупными особями других видов (зубатый терпуг *Ophiodon elongatus*), которые пытались нападать на него [Olla, Davis, 1989]. По данным А.И. Канидьева (1966), после четырехдневного пребывания совместно с хищником сеголетки кеты (*Oncorhynchus keta*) показывали на 30% большую устойчивость к выеданию, в сравнении с нетренированными. В то же время молодь кеты с естественных нерестилищ отличалась от заводской молоди по этому показателю лишь на 15%. Рыбы из естественных популяций, испытывающих различную степень воздействия хищников, также демонстрируют различия в оборонительном поведении. Например, молодь группы из районов с высоким давлением хищников, ведет себя смелее при добыче корма в их присутствии, тогда как рыбы из районов с низким уровнем пресса хищников в сходных условиях чаще отвечают уходом в безопасную зону [Fraser, Gilliam, 1987].

Результаты экспериментов “хищник-жертва” показали, что выращивание молоди плотвы в условиях сред с различным уровнем информационного обогащения выработало в ее поведении характерные и устойчивые черты. В последующий период это в значительной мере определяло эффективность пищевого и оборонительного поведения молоди из различных

экспериментальных групп. Несмотря на содержание рыб в идентичных условиях, последовавшее за периодом подраживания, полученные ими навыки сохранялись во времени [Smirnova, Gerasimov, 2010, 2013].

Данные эксперимента показали, что продолжительность латентного периода для молоди группы X достоверно ($p < 0.05$) отличалась от остальных групп (табл. 3). При этом после поимки хищником первой особи группы X продолжительность латентного периода возросла незначительно, тогда как у групп T и K величина данного показателя увеличилась до нескольких минут. У всех групп к концу опытов продолжительность латентного периода снижалась, что свидетельствует о процессах обучения. При добывании корма в отсеке с хищником, при малейшем его движении молодь быстро уходила в соседний отсек, но через какое-то время возвращалась для продолжения питания. Длительность этой задержки достоверно различалась ($p < 0.05$) у молоди разных групп. Молодь плотвы группы X, большую часть времени находилась в отсеке с кормом, а уходя из него при попытке нападения хищника, быстрее молоди других групп возвращалась для продолжения питания (табл. 3). Время, проведенное на кормовых пятнах молодью плотвы разных групп, так же было различным ($p < 0.05$). У группы X оно было максимальным, а у групп T и K минимальным, последние длительное время проводили вне кормовых пятен, не решаясь начать питание из-за присутствия хищника. У плотвы всех групп различалось и время, проводимое на каждом из трех пятен ($p < 0.05$).

Таблица 9. Основные исследуемые поведенческие показатели молоди плотвы в четырех вариантах опытов (1–4) по пищевому поведению ($M \pm m$): X – рыбы, выращенные в присутствии хищника, T – на течении, K – в отсутствие хищника и течения

Table 9. Main studied behavioral indicators of juvenile roach in four feeding behavior trials (1–4) ($M \pm m$): X – roach, grown in a predator presence, T – on the flow, K – in a predator and flow absence

Показатель Indicator		X	T	K
Активность рыб, кол-во проходов Fish activity, number of passes	1	747.8±20.7 ^{*@}	695.6±22.0	621.5±22.7
	2	682.7±28.0 [*]	688.4±26.9 [*]	560.0±25.5
	3	530.0±20.7	559.5±16.9 [*]	523.1±14.2
	4	504.7±13.2 [*]	503.2±19.1 [*]	541.2±12.8
Время движения рыб группой, с Time of a fish group movement, s	1	702.7±18.9 ^{*@}	564.1±21.9	578.9±26.0
	2	717.6±16.9 ^{*@}	521.4±23.3 [*]	599.0±19.3
	3	739.1±13.6 ^{*@}	562.9±15.5 [*]	612.1±19.6
	4	819.3±9.1 ^{*@}	768.6±11.6	740.5±16.2
Время одиночного движения рыб, с Time of a fish single movement, s	1	189.4±19.4 ^{*@}	312.4±20.4	315.8±25.8
	2	178.9±17.2 ^{*@}	295.2±18.1	282.2±21.2
	3	159.3±13.5 ^{*@}	266.5±14.2	283.4±20.2
	4	80.1±9.1 ^{*@}	122.9±11.4 [*]	158.8±16.2
Время покоя, с Rest time, s	1	5.9±3.0 [*]	9.7±5.8 [*]	0.4±0.2
	2	1.0±0.8 [*]	1.5±0.9 [*]	17.7±7.7
	3	0.03±0.03	0.2±0.1	3.2±2.2
	4	0.03±0.03	0.5±0.5	0±0
Время, проведенное у ориентиров, с Time spent at the landmarks, s	2	21.0±6.3	27.9±7.0	26.9±6.2
Время питания рыб, с Fish feeding time, s	1	116.6±8.8	133.5±10.6	125.8±10.2
	2	171.7±14.2 ^{*@}	128.8±16.9	117.0±12.2
	3	196.4±12.1 ^{*@}	170.8±9.6	153.7±9.8
	4	189.2±5.6 [*]	202.5±8.1 [*]	173.9±7.8
Рацион, шт. Ration, spec.	1	76.1±2.5	77.4±3.1 [*]	70.2±3.1
	2	64.1±2.1	57.3±3.5	57.5±3.0
	3	77.4±2.4	76.0±1.7	74.1±1.9
	4	72.1±1.7	72.8±1.5	70.9±1.5
Скорость питания рыб, шт./с Feeding velocity, spec./s	1	0.8±0.1	0.7±0.1	0.7±0.1
	2	0.5±0.1	0.6±0.1	0.6±0.1
	3	0.4±0.02 [*]	0.5±0.03	0.5±0.03
	4	0.4±0.02	0.4±0.02 [*]	0.4±0.02

* – достоверное ($p < 0.05$) отличие групп X и T от контрольной (K), [@] – достоверное отличие группы X от T.

* – significant ($p < 0.05$) difference groups X and T from control (K), [@] – significant difference group X from T.

Таким образом, плотва, выращенная в присутствии хищника, имела выраженные навыки оборонительного поведения, позволявшие ей эффективно и с минимальными потерями питаться в последующих экспериментах. Рыбы, взращенные на течении, имели промежуточные показатели (между группами X и K) по большинству поведенческих характеристик. По уровню эффективности пищевого и оборонительного поведения они уступали особям, выращенным в присутствии хищника, но превосходили рыб, выращенных в обедненной среде (или достоверно не отличались от них). К концу эксперимента плотва группы T, менее интенсивно выедалась хищником, что указывает на её обучение и выработку ею более эффективного оборонительного поведения. Тем не менее, эффективность оборонительного поведения у молоди из этой группы не достигала

того уровня, который наблюдался у особей, выращенных в присутствии хищника. Молодь, содержащаяся на ранних стадиях онтогенеза в условиях максимальной депривации среды, слабо обучалась на воздействие хищника и проявляла низкую эффективность пищевого и оборонительного поведения. Это в результате привело к самым низким рационам при максимальном уровне гибели от воздействия хищника. Ранее было показано, что повышение уровня информационной обогащенности среды посредством течения является эффективным методом формирования у молоди пищевых поведенческих стереотипов [Канидьев, 1966 (Kanidev, 1966); Павлов, 1979 (Pavlov, 1979); Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova, Gerasimov, 2010, 2013].

Исследование эффективности оборонительного поведения при смешанной посадке

рыб (по 5 экз. каждой из групп) выявило следующий порядок потребления молоди хищником: $K \rightarrow T \rightarrow X$ (табл. 4). Во втором опыте, когда хищник воздействовал отдельно на молодь каждой группы, ему потребовалось затратить почти в 3 раза больше времени для выедания молоди группы X, в сравнении с группой T, и в 4 раза больше, чем для группы K (табл. 5). В третьем опыте, когда отсутствовала перегородка, удерживавшая хищника, были получены сходные результаты: молодь из группы X выедалась на 5 дней дольше, чем рыбы из группы T и на 8 дней дольше чем K (табл. 5). В обоих опытах суточный рацион хищника при питании молодью разных групп достоверно различался ($p < 0.05$), максимальный – при питании хищника молодью плотвы группы K, а минимальный – особями группы X (табл. 6). При этом, во время питания молодью групп X и T у хищника наблюдалось достоверное снижение суточного рациона, а при питании молодью группы K рацион наоборот возрастал. Активность (время плавания) хищника при питании молодью из разных групп также достоверно различалась (табл. 6). Наиболее высокой она была при питании особями из группы X, что было обусловлено низкой доступностью рыб данной группы. Все эти показатели отчетливо демонстрируют высокую устойчивость к выеданию у молоди плотвы, выросшей в присутствии хищников.

Наиболее важной функцией переменной тактики рыб, которая определяет баланс между выгодой от питания и уровнем риска, является степень их голода [McNamara, Houston, 1990]. Голодная особь может добывать корм при более высоком уровне риска, чем сытая [Dill, Fraser 1984; Pettersson, Bronmark, 1993]. Молодь плотвы, выращенная в отсутствии хищника, проявляла склонность к риску, которая выражалась в сокращении латентного периода и времени нахождения в безопасной части экспериментального аквариума. Причиной этого было хроническое недоедание в связи с низкой интенсивностью питания в присутствии хищника. Но, в отличие от молоди, имеющей опыт “общения” с хищником, она оказалась не способной реагировать адекватно на уровень потенциальной опасности. Рыбы групп T и K существенно снижали время, проведенное на кормовых пятнах по мере их удаленности от безопасного отсека. В связи с этим величина рациона молоди плотвы из группы X была достоверно выше. Таким образом, приобретенные в раннем онтогенезе навыки оборонительного и пищевого поведения позволяли молоди данной группы в меньшей степени

ограничивать кормовые площади под влиянием хищника, что подтверждается высокими рационами, наблюдаемыми на всех трех кормовых пятнах (табл. 3). В отличие от этого, для рыб из групп T и K максимальный рацион наблюдался на 1-ом кормовом пятне, самом близком к безопасной части аквариума.

Рядом авторов [Касимов, 1980 (Kasimov, 1980); Непомнящих, Гремячих, 1993 (Nepomnyaschih, Gremyachih, 1993); Непомнящих, Гремячих, 1997 (Nepomnyaschih, Gremyachih, 1997); Kleerekoper et al., 1974; Smirnova, 2010] показано, что многие виды рыб, помещенные в “открытое поле” или “кольцевой коридор”, чередуют перемещение с обследованием новой обстановки, даже если она не представляет для них “интереса” (отсутствие каких-либо ориентиров). В обоих тестах плотва, выращенная в присутствии хищника, обладала преимуществом по большинству исследованных показателей (табл. 7). Латентный период у этой группы был существенно короче, чем у остальных рыб, что свидетельствует о ее лучшей адаптационной способности. Вместе с тем, особи из группы X обладали максимальными показателями двигательной активности (число посещений секторов, число поворотов, время движения). Период покоя оказался минимальным у молоди данной группы и был в 1.4–2.2 раза короче, чем в контроле. Время, затрачиваемое на прохождение через один сектор, было минимальным и достоверно ($p < 0.05$) отличалось как от контроля, так и от молоди группы T. Все это указывает на то, что рыбы, выросшие в присутствии хищника, были меньше подвержены стрессу и эффективнее обследовали незнакомую обстановку.

Ориентировочная и фоновая двигательная активность была в 1.2–2.8 раза выше у рыб, выращенных в присутствии хищника и течения, в сравнении с рыбами, выращенных в среде с высоким уровнем депривации (табл. 7). Достоверных отличий по показателю активации у экспериментальных групп плотвы не установлено. Ранее было показано, что прудовая и бассейновая молодь осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt) и белорыбицы (*Stenodus leucichthys* (Güldenstädt)) достоверно не отличались по уровню фоновой двигательной активности, однако отличия по ориентировочной активности и показателю активации были достоверны. Также значительное влияние на снижение фоновой двигательной активности молоди севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) оказывало присутствие хищника [Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985)].

Многим видам рыб свойственна асимметрия направления движения, выражающаяся в предпочтении двигаться в определенную сторону (вправо или влево), в отсутствие направляющих ориентиров [Nepomnyashchikh, Izvekov, 2006, 2007]. Причины асимметрии движения принято связывать с функциональной и морфологической асимметрией мозга и сенсорных систем [Бианки, 1985 (Bianki, 1985); Непомнящих, Гремячих, 1993 (Nepomnyashchikh, Gremyachih, 1993); Извеков и др., 2008 (Izvekov et al., 2008); Bisazza, Vallortigara, 1997; Bisazza et al., 1998 и др.]. Сильнее асимметрия реакций на хищников проявляется у особей, уже знакомых с ними. Рыбы из местообитания с высокой численностью хищников предпочитали рассматривать их правым глазом, а у особей из местообитаний, где хищников меньше – подобного предпочтения не наблюдалось [Brown et al., 2004]. Результаты данного исследования вполне согласуются с данными по молоди плотвы. Среди рыб группы X преобладало левостороннее направление движения (более 56% всего периода движения). При этом, чаще всего, особи наблюдали левым глазом за внутренней перегородкой коридора, правым – следили за возможным появлением хищника. У молоди плотвы, выросшей в потоке воды (группа Т) доминировало правостороннее направление движения (более 56% всего периода движения). У молоди плотвы контрольной группы, выросшей с максимальным уровнем сенсорной депривации, не наблюдалось предпочтения какому-либо направлению движения. Показатель асимметрии рыб, выращенных совместно с хищником, достоверно ($p < 0.05$) отличался от показателя асимметрии контрольной молоди и молоди, выращенной в потоке воды, в то время как показатели молоди последних двух групп не отличались между собой. Сила асимметрии (табл. 7) у молоди плотвы группы Х была наименьшей и достоверно ($p < 0.05$) отличалась от силы асимметрии молоди групп Т и К (между этими группами достоверных отличий не наблюдалось).

Как видно из приведенных в табл. 8 данных, молодь плотвы, выращенная на потоке воды, обладала повышенной плавательной способностью, по сравнению с особями остальных групп. У нее наблюдалось наибольшее время сопротивления потоку воды, которое было в 2.5 раза больше, чем у других рыб. Около 50% особей данной группы сопротивлялись течению более 300 с, что в 1.5 раза дольше, при сравнении с остальными особями (рис. 4). Рыбы, выросшие в потоке воды, бла-

годаря своей тренированности, в гидродинамическом лотке выдерживала максимальные скорости течения (до 120 мм/с). Молодь плотвы, выращенная в присутствии хищника, слабо отличалась от контрольной группы. Полученные нами результаты полностью совпадают с данными по молоди севрюги, выращенной в условиях с разным уровнем обогащенности среды [Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994)]. Так же как и плотва, севрюга, выращенная в условиях быстрого течения, оказалась наиболее выносливой в гидродинамической трубе. Наименее устойчивыми к воздействию течения оказались группы рыб, выращенные при максимальной депривации среды. Рыб, выросшие в присутствии хищника (без течения), обладали промежуточными значениями выносливости [Витвицкая и др., 1994 (Vitvitskaya et al., 1994)].

При проведении экспериментов по изучению пищевого поведения было обнаружено, что исследуемые характеристики питания молоди плотвы разных групп достоверно отличаются ($p < 0.05$) по большинству показателей. В зависимости от варианта опыта активность рыб из разных экспериментальных групп изменялась, однако чаще была выше у рыб, выросших в присутствии хищника. Время перемещения рыб группой по аквариуму во всех вариантах эксперимента было выше у молоди группы Х. Плотва этой группы предпочитала большую часть времени держаться плотной группой, уделяя одиночному перемещению всего 21, 20, 18 и 9% (1, 2, 3 и 4 опыт соответственно) от общей продолжительности (900 с). Так же данную группу отличал наименьший период покоя во 2-ом и 3-ем опытах по изучению пищевого поведения, а в 1-ом и 4-ом опытах этот показатель у нее был средним, тогда как наименьшее время покоя наблюдалось у молоди рыб группы К. В большинстве опытов общее время питания было наименьшим у группы, выросшей в среде с наибольшей депривацией. Достоверных отличий в величинах рациона молоди плотвы у всех трех экспериментальных групп не установлено. Однако рацион молоди плотвы группы Х был чуть выше, чем у молоди группы К, в то время как молодь группы Т занимала промежуточное положение. Скорость питания рыб, выращенных при различных уровнях депривации среды, фактически не различалась.

Полученные данные по изучению пищевого поведения показывают, что молодь плотвы, выращенной в условиях максимальной депривации среды обитания, отличалась наилучшими показателями по большинству изу-

ченных признаков (табл. 8). Это было особенно заметно при изменении местоположения визуальных ориентиров по отношению к кормовым пятнам. В свою очередь, наибольшей эффективностью пищевого поведения отличались рыбы, содержащиеся на ранних этапах развития вместе с хищником. Молодь плотвы, выращенная на течении, занимала промежу-

точное положение. Однако рыбы данной группы быстрее приспосабливались и обучались, что хорошо согласуется с полученными ранее данными по исследованию поведения молоди плотвы и леща выращенных на течении (Смирнова, Смирнов, 2013 (Smirnova, Smirnov, 2013); Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova Gerasimov, 2010).

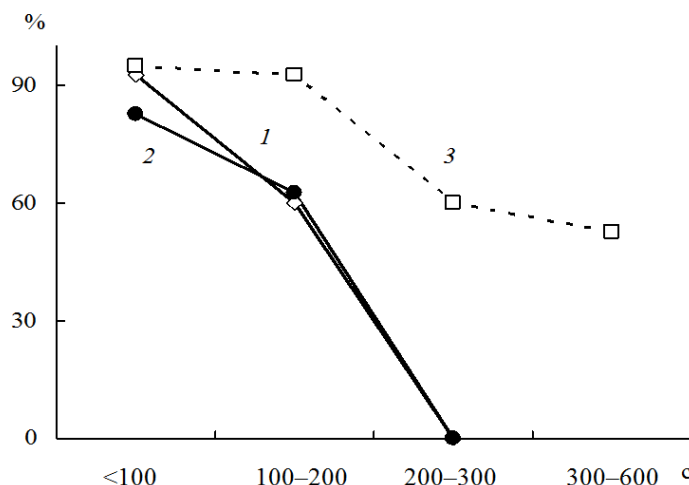


Рис. 4. Устойчивость молоди плотвы потоку воды в гидродинамическом тесте. 1 – группа К, 2 – группа Х и 3 – группа Т. По оси абсцисс – время сопротивления потоку воды, с, по оси ординат – % рыб, сопротивляющихся потоку воды (Smirnova, 2010).

Fig. 4. Roach fry stability to water flow in the hydrodynamic test. 1 – group K, 2 – group X and 3 – group T. Abscissa – water flow resistance time (s), ordinate – % of fish resisting water flow (Smirnova, 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение уровня информационного обогащения среды, в которой происходит выращивание молоди рыб, может существенно сказаться их дальнейшем поведении [Протасов, 1968 (Protasov, 1968); Павлов, 1979 (Pavlov, 1979); Витвицкая и др., 1985 (Vitvitskaya et al., 1985); Афонина, 2003 (Afonina, 2003); Михеев, 2006 (Miheev, 2006); Смирнова, Смирнов, 2013 (Smirnova, Smirnov, 2013); Boer, Neuts, 1973; Walsh, 1980; Gerasimov, Stolbunov, 2007; Smirnova, 2010; Smirnova, Gerasimov, 2010, 2013 и др.]. С этим вполне согласуется выполненное экспериментальное исследование особенностей поведения молоди плотвы. Даже относительно простое обогащение среды в начальный период выращивания (течение, хищник, подвижные кормовые объекты) впоследствии оказало существенное влияние на эффективность поискового, пищевого и оборонительного поведения рыб. При этом полученные навыки сохранялись длительное время, даже при последующем содержании подрощенной молоди в идентичных условиях. Как и следовало ожидать, наличие течения на ранних этапах онтогенеза повыша-

ло сопротивляемость особей потоку, тем самым, увеличивая их плавательную способность. Примечательно, что у данной группы также улучшились некоторые показатели пищевого и оборонительного поведения в сравнении с контролем. Однако наилучший результат продемонстрировала молодь, выращенная в присутствии хищника. Как правило, рыбы этой группы независимо от параметров опыта показывали наименьшее латентное время, что свидетельствует об их более высокой способности адаптироваться к новым для них условиям. И хотя молодь данной группы уступала по плавательной способности рыбам, выросшим на течении, это компенсировалось иными навыками, позволявшими ей успешнее избегать контакта с хищником. Также рыбы, выросшие совместно с хищником, впоследствии гораздо эффективнее питались в его присутствии. В отличие от этого плотва, выращенная в среде с максимальным уровнем депривации (отсутствие потока воды, хищника и кормление обездвиженным зоопланктоном и бентосом), демонстрировала самые низкие значения большинства исследованных пове-

денческих реакций. Проведенные эксперименты продемонстрировали, что уровень информационной обогащенности среды на ранних стадиях онтогенеза, является одним из определяющих факторов, способствующих развитию у рыб важнейших адаптивных форм поведения. В связи с этим необходимо как можно

больше уделять внимания обогащению среды выращивания заводской молоди, предназначенной для интродукции в естественную среду. Даже относительно простое воздействие, например наличие течения, может положительно сказаться на выживаемости выпущенных в водоемы рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонина М.О. Зрительные ориентиры – маркеры биотопов и их роль в поведении рыб с разным образом жизни // *Вопр. ихтиологии*. 2003. Т. 43, № 3. С. 402–410.
- Бакштанский Э.Л., Черницкий А.Г. Экологические пути повышения эффективности разведения атлантического лосося // *Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР*. М.: Наука, 1983. С. 156–170.
- Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Витвицкая Л.В., Козлов А.Б., Тихомиров А.М. Анализ влияния различных факторов в раннем онтогенезе на поведение молоди севрюги // *Журн. высшей нервной деятельности*. 1994. Т. 44, № 3. С. 516–525.
- Витвицкая Л.В., Никоноров С.И., Кучеров О.А., Саидов Х.Ю. Структурные, функциональные и молекулярные характеристики центральной нервной системы молоди рыб, выращенной в экологически различных условиях // *Журн. высшей нервной деятельности*. 1985. Т. 35, № 5. С. 884–890.
- Извеков Е.И., Непомнящих В.А., Медянцева Е.Н., Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г. Асимметрия направления движения и морфологических признаков у плотвы (*Rutilus rutilus*) // *Журн. Асимметрия*. 2008. Т. 2, № 1. С. 21–31.
- Канидьев А.И. Устойчивость заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) к скорости течения и хищным рыбам // *Тр. Мурманск. биол. ин-та*. 1966. С. 101–112.
- Касимов Р.Ю. Сравнительная характеристика поведения заводской и дикой молоди осетровых в раннем онтогенезе. Баку: Элм, 1980. 135 с.
- Лещева Т.С., Жуйков А.Ю. Обучение рыб: Экологические и прикладные аспекты. // М.: Наука, 1989. 109 с.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. // М.: Наука, 1961. 220 с.
- Митанс А.Р. Поведение, питание и рост заводской молоди после выпуска в реку // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*. Рига, 1970. Вып. 7. С. 108–111.
- Михеев В.Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. 190 с.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А. Связь между структурой траектории и асимметрией выбора направления движения у тилэпии *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae) // *Журн. общей биологии*. 1993. Т. 54, № 5. С. 619–626.
- Непомнящих В.А., Гремячих В.А. Модель исследовательского поведения *Cyprinus carpio* L. и *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) // *Журн. общей биологии*. 1997. Т. 58, № 1. С. 60–69.
- Никоноров С.И., Витвицкая Л.В., Тихомиров А.М. и др. Сенсорная стимуляция и двигательная нагрузка – экологически адекватные способы повышения адаптивных возможностей осетровых и лососевых рыб искусственного воспроизводства // *Докл. АН СССР*. 1989. Т. 309, № 3. С. 749–752.
- Обухов Д.К., Никоноров С.И., Обухова Е.В. Развитие ЦНС семги (*Salmo salar* L.) в условия естественного и искусственного воспроизводства // *Атлантический лосось (биология, охрана, воспроизводство)*. Тез. Докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 2000. С. 41.
- Обухов Д.К., Никоноров С.И., Обухова Е.В., Ключева Н.А. Развитие ЦНС у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L., в присутствии или отсутствии естественных хищников // *Вопросы рыболовства*. 2001. Прил. 1. С. 207–209.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды // М.: Наука, 1979. 319 с.
- Протасов В.Р. Зрение и ближняя ориентация рыб // М.: Наука, 1968. 206 с.
- Смирнова Е.С., Смирнов А.К. Эффективность молоди плотвы (*Rutilus rutilus* L.), выращенной в среде с различным уровнем депривации // *Сохранение и восстановление биологических ресурсов Каспийского моря (посвящается 100-летию Азербайджанского Научно-Исследовательского Института Рыбного Хозяйства)*. Сборник статей. Баку: Элм, 2013. С. 452–456.
- Шустов Ю.А. Особенности системы поведенческих адаптаций молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) к речным условиям // *Всесоюз. совещ. по лососевым рыбам*. Тольятти, 1988. С. 335–337.
- Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А. О сроках адаптации заводской молоди семги к речным условиям // *Вопр. ихтиологии*. 1980. Т. 20, Вып. 4. С. 102–123.
- Bisazza A., Rogers L.J., Vallortigara G. The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioral and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians // *Neurosci. Behav. Rev.* 1998. Vol. 22, № 3. P. 411–426.
- Bisazza A., Vallortigara G. Rotational swimming preferences in mosquitofish: Evidence for brain lateralization? // *Physiol. Behav.* 1997. Vol. 62, № 6. P. 1405–1407.
- Boer J.N., Heuts B.A. Prior exposure to visual cues affecting dominance in the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill 1982 (Pisces, Cichlidae) // *Behavior*. 1973. Vol. XLIV. P. 299–321.
- Brown C., Gardner C., Braithwaite V.A. Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyrhaphis epicope* // *Proc. Roy. Soc. Lond. B*. 2004. Suppl. 04BL0121. P. S1–S3.

- Dellefors C., Johnsson J.I. Foraging under risk of predation in wild and hatchery-reared juvenile sea trout (*Salmo trutta* L.) // Nord. J. Freshwater Res. 1995. Vol. 70. P. 31–37.
- Dill J.M., Fraser A.H.G. Risk of predation and the feeding behaviour of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1984. Vol. 16. P. 65–71.
- Eriksson C., Hallgren S., Uppman S. Spawning migrations of hatchery-reared salmon (*Salmo salar*) released as smolts in River Ljusnan and its estuary Laxforskningsinst. Medd. (Salm. Res. Inst. Rep). 1981. № 3. 16 p.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. Feeding under predation hazard: response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard // Behav. Ecol. Sociobiol. 1987. Vol. 21. P. 203–209.
- Furuta S., Watanabe T., Yamada H. et al. Changes in distribution, growth and abundance of hatchery-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* released in the coastal area of Tottori Prefecture // Nippon Suisan Gakkaishi. 1997. Vol. 63, № 6. P. 877–885.
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A. Effect of environmental information richness during early development of bream (*Abramis brama*; CYPRINIDAE) upon feeding and defensive behavior of its yearlings // Journal of Ichthyology. 2007. Vol. 47, № 3. P. 246–253. doi:10.1134/S0032945207030071.
- Jepsen N., Aarestrup K., Oekland F., Rasmussen G. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration // Hydrobiologia. 1998. Vol. 371–372, № 1–3. P. 347–353.
- Kleerekoper H., Matis J.H., Gensler P.J., Maynard P. Exploratory behaviour of goldfish *Carassius auratus* // Anim. Behav. 1974. Vol. 22, № 1. P. 124–132.
- Lima S.L., Dill L.M. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // Can. J. Zool. 1990. Vol. 68. P. 619–640.
- McNamara J.M., Houston A.I. State-dependent ideal free distributions // Evol. Ecol. 1990. № 4. P. 298–311.
- Milinski M. Predation risk and feeding behaviour. Behaviour of Teleost Fishes. // Edited by Tony J. Pitcher. 1993. P. 285–305.
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // J. of Ichthyology. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S235–S242. DOI: 10.1134/S0032945206110142
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. Laterality of behavioral responses in bony fishes: Inheritance, adaptive importance, and morphofunctional correlates // J. of Ichthyology. 2007. Vol. 47, № 9. P. 782–790. DOI: 10.1134/S0032945207090111
- Olla B.L., Davis M.W. The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles // Aquaculture. 1989. Vol. 76. P. 209–214.
- Orlov A.V., Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M. The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.), in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia // ICES Journal of Marine Science. 2006. Vol. 63. P. 1297–1303.
- Pettersson L.B., Bronmark C. Trading off safety against food: state dependent habitat choice and foraging in crucian carp // Oecologia. 1993. Vol. 95. P. 353–357.
- Smedstad O.M., Salvanes A.G.V., Fossaa J.H., Nordeide J.T. Enhancement of cod, *Gadus morhua* L., in Masfjorden: An overview // Aquacult. Fish. Manag. 1994. Vol. 25. P. 117–128.
- Smirnova E.S. The effect of raising conditions on behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Inland Water Biology. 2010. Vol. 3, № 3. P. 275–281. DOI:10.1134/S1995082910030119.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. Effects of environmental conditions in the period of early ontogenesis on the formation of defensive behavior in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // J. of Ichthyology. 2010. Vol. 50, № 1. P. 127–136. DOI:10.1134/S0032945210010157.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. Effect of environment on the adaptive abilities of fry roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) during early ontogenesis // Inland Water Biology. 2013. Vol. 6, № 2. P. 150–154. doi:10.1134/S1995082913020107.
- Symons P.E.K. Greater dispersal of wild compared with hatchery-reared juvenile Atlantic salmon released in streams // J. Fish. Res. Board. Canada. 1969. Vol. 26, № 7. P. 1867–1876.
- Vallortigara G. Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals left and right perceptual worlds // Brain and Language. 2000. Vol. 73. P. 189–219.
- Walsh R.N. Effects of environmental complexity and deprivation on brain chemistry and physiology: a review // Int. J. Neuroscience. 1980. Vol. 11. P. 77–89.

REFERENCES

- Afonina M.O. 2003. Zritelnyie orientiry – markeryi biotopov i ih rol v povedenii ryib s raznyim obrazom zhizni [Visual guidelines - Markers habitats and their role in the behavior of the fish with a different way of life] // Vopr. Ihtologii. Vol. 43, № 3. S. 402–410. [In Russian]
- Bakhtanskiy E.L., Chernitskiy A.G. 1983. Ekologicheskie puti povysheniya effektivnosti razvedeniya atlanticheskogo lososya [Environmental ways to improve breeding of Atlantic salmon] // Biologicheskie osnovyi razvitiya lososovogo hozyaystva v vodoemah SSSR. M.: Nauka, P. 156–170. [In Russian]
- Bianki V.L. 1985. Asimmetriya mozga zhivotnyih [The asymmetry of the animals brain]. L.: Nauka. 295 p. [In Russian]
- Bisazza A., Rogers L.J., Vallortigara G. 1998. The origins of cerebral asymmetry: A review of evidence of behavioral and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians // Neurosci. Behav. Rev. Vol. 22, № 3. P. 411–426.
- Bisazza A., Vallortigara G. 1997. Rotational swimming preferences in mosquitofish: Evidence for brain lateralization? // Physiol. Behav. Vol. 62, № 6. P. 1405–1407.

- Boer J.N., Heuts B.A. 1973. Prior exposure to visual cues affecting dominance in the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill 1982 (Pisces, Cichlidae) // Behavior. Vol. XLIV. P. 299–321.
- Brown C., Gardner C., Braithwaite V.A. 2004. Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyraphis epicope* // Proc. Roy. Soc. Lond. B. Suppl. 04BL0121. P. S1–S3.
- Dellefors C., Johnsson J.I. 1995. Foraging under risk of predation in wild and hatchery-reared juvenile sea trout (*Salmo trutta* L.) // Nord. J. Freshwater Res. Vol. 70. P. 31–37.
- Dill J.M., Fraser A.H.G. 1984. Risk of predation and the feeding behaviour of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 16. P. 65–71.
- Eriksson C., Hallgren S., Uppman S. 1981. Spawning migrations of hatchery-reared salmon (*Salmo salar*) released as smolts in River Ljusnan and its estuary Laxforskningsinst. Medd. (Salm. Res. Inst. Rep). № 3. 16 p.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. 1987. Feeding under predation hazard: response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 21. P. 203–209.
- Furuta S., Watanabe T., Yamada H. et al. 1997. Changes in distribution, growth and abundance of hatchery-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* released in the coastal area of Tottori Prefecture // Nippon Suisan Gakkaishi. Vol. 63, № 6. P. 877–885.
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A. 2007. Effect of environmental information richness during early development of bream (*Abramis brama*; CYPRINIDAE) upon feeding and defensive behavior of its yearlings // Journal of Ichthyology. Vol. 47, № 3. P. 246–253. DOI:10.1134/S0032945207030071.
- Izvekov E.I., Nepomnyashchih V.A., Medyantseva E.N., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G. 2008. Asimmetriya napravleniya dvizheniya i morfologicheskikh priznakov u plotvyi (*Rutilus rutilus*) [Asymmetry direction and morphological traits in roach] // Zhurn. Asimmetriya. Vol. 2, № 1. P. 21–31 [In Russian]
- Jepsen N., Aarestrup K., Oekland F., Rasmussen G. 1998. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration // Hydrobiologia. Vol. 371–372, № 1–3. P. 347–353.
- Kanidev A.I. 1966. Ustoychivost zavodskoy molodi ketyi *Oncorhynchus keta* (Walb.) k skorosti techeniya i hischnym ryibam [Stability of hatchery Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) to the flow velocity and predatory] // Tr. Murmansk. Biol. in-ta. P. 101–112.] [In Russian]
- Kasimov R.Yu. 1980. Sravnitel'naya harakteristika povedeniya zavodskoy i dikoy molodi osetrovyyh v rannem ontogeneze [Comparative characteristics of hatchery and wild juvenile sturgeon of behavior in early ontogenesis] Baku: Elm, 135 p. [In Russian]
- Kleerekoper H., Matis J.H., Gensler P.J., Maynard P. 1974. Exploratory behaviour of goldfish *Carassius auratus* // Anim. Behav. Vol. 22, № 1. P. 124–132.
- Lescheva T.S., Zhuykov A.Yu. 1989. Obuchenie ryib: Ekologicheskie i prikladnyye aspekty. [Fish training: Ecological and applied aspects] // M.: Nauka. 109 p. [In Russian]
- Lima S.L., Dill L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // Can. J. Zool. Vol. 68. P. 619–640.
- Manteyfel B.P. 1961. Ekologiya povedeniya zivotnykh [Ecology of animal behavior] // M.: Nauka. 220 p. [In Russian]
- McNamara J.M., Houston A.I. 1990. State-dependent ideal free distributions // Evol. Ecol. № 4. P. 298–311.
- Mihev V.N. 2006. Neodnorodnost sredy i troficheskie otnosheniya u ryib [Heterogeneous environment and trophic relations in fish] // M.: Nauka. 190 p. [In Russian]
- Milinski M. 1993. Predation risk and feeding behaviour. Behaviour of Teleost Fishes. // Edited by Tony J. Pitcher. P. 285–305.
- Mitans A.R. 1970. Povedenie, pitanie i rost zavodskoy molodi posle vyipuska v reku [Behavior, feeding and growth of hatchery juveniles after release of into a river] // Ryibohozyaystvennyye issledovaniya v bassejne Baltiyskogo morya. Riga. Vyip. 7. S. 108–111. [In Russian]
- Nepomnyashchih V.A., Gremyachih V.A. 1997. Model issledovatel'skogo povedeniya *Cyprinus carpio* L. i *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) [Exploratory behavior pattern of *Cyprinus carpio* L. and *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces)] // Zhurn. obschey biologii. Vol. 58, № 1. P. 60–69. [In Russian]
- Nepomnyashchih V.A., Gremyachih V.A. 1993. Svyaz mezhdu strukturnoy traektorii i assimetriy vyibora napravleniya dvizheniya u tilyapii *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae) [The relationship between the structure of the trajectory and selection asymmetry of moving direction in tilapia *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae)] // Zhurn. obschey biologii. Vol. 54, № 5. P. 619–626. [In Russian]
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. 2006. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces) // J. Ichthyol. Vol. 46. Suppl. 2. P. S235–S242. DOI: 10.1134/S0032945206110142.
- Nepomnyashchikh V.A., Izvekov E.I. 2007. Laterality of behavioral responses in bony fishes: Inheritance, adaptive importance, and morphofunctional correlates // J. of Ichthyology. Vol. 47, № 9. P. 782–790. DOI: 10.1134/S0032945207090111.
- Nikonov S.I., Vitvitskaya L.V., Tihomirov A.M. i dr. 1989. Sensornaya stimulyatsiya i dvigatel'naya nagruzka – ekologicheski adekvatnyye sposobyi povysheniya adaptivnykh vozmozhnostey osetrovyyh i lososyevyyh ryib iskusstvennogo vosproizvodstva [Sensory stimulation and motor load - environmentally appropriate ways to enhance the adaptive capacity of sturgeon and salmon hatchery] // Dokl. AN SSSR. Vol. 309, № 3. P. 749–752]. [In Russian]
- Obuhov D.K., Nikonov S.I., Obuhova E.V. 2000. Razvitiye TsNS semgi (*Salmo salar* L.) v usloviya estestvennogo i iskusstvennogo vosproizvodstva [The development of the central nervous system of salmon (*Salmo salar* L.) in the conditions of natural and artificial reproduction] // Atlanticheskiy losos (biologiya, ohrana, vosproizvodstvo). Tez. Dokl. Mezhdunar. konf. Petrozavodsk, P. 41. In Russian

- Obuhov D.K., Nikonorov S.I., Obuhova E.V., Klyueva N.A. 2001. Razvitie TsNS u molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L., v prisutstvii ili otsutstvii estestvennykh hischnikov [The development of the central nervous system in young Atlantic salmon *Salmo salar* L., in the presence or absence of natural predators] // Voprosy rybolovstva. Pril. 1. P. 207–209. [In Russian]
- Olla B.L., Davis M.W. 1989. The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles // Aquaculture. Vol. 76. P. 209–214.
- Orlov A.V., Gerasimov Yu.V., Lapshin O.M. 2006. The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.), in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia // ICES J. Marine Science. Vol. 63. P. 1297–1303.
- Pavlov D.S. 1979. Biologicheskie osnovy upravleniya povedeniem ryib v potoke vody [Biological basis of fish behavior control in the of water flow] // M.: Nauka. 319 p. [In Russian]
- Pettersson L.B., Bronmark C. 1993. Trading off safety against food: state dependent habitat choice and foraging in crucian carp // Oecologia. Vol. 95. P. 353–357.
- Protasov V.R. 1968. Zrenie i blizhnaya orientatsiya ryib [Vision and proximal orientation of fish] // M.: Nauka. 206 p. [In Russian]
- Shustov Yu.A. 1988. Osobennosti sistemy povedencheskikh adaptatsiy molodi atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) k rechnym usloviyam [Features of behavioral adaptations system of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the river conditions] // Vsesoyuz. sovesch. po lososevym rybam. Tolyatti. P. 335–337. [In Russian]
- Shustov Yu.A., Schurov I.L., Smirnov Yu.A. 1980. O srokah adaptatsii zavodskoy molodi semgi k rechnym usloviyam [On the timing of the adaptation hatchery salmon to river conditions] // Vopr. ihtologii. Vol. 20, № 4. P. 102–123. [In Russian]
- Smedstad O.M., Salvanes A.G.V., Fossaa J.H., Nordeide J.T. 1994. Enhancement of cod, *Gadus morhua* L., in Masfjorden: An overview // Aquacult. Fish. Manag. Vol. 25. P. 117–128.
- Smirnova E.S. 2010. The effect of raising conditions on behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Inland Water Biology. Vol. 3, № 3. P. 275–281. doi:10.1134/S1995082910030119.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. 2010. Effects of environmental conditions in the period of early ontogenesis on the formation of defensive behavior in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // J. of Ichthyology. Vol. 50, № 1. P. 127–136. doi:10.1134/S0032945210010157.
- Smirnova E.S., Gerasimov Y.V. 2013. Effect of environment on the adaptive abilities of fry roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) during early ontogenesis // Inland Water Biology. Vol. 6, № 2. P. 150–154. doi:10.1134/S1995082913020107.
- Smirnova E.S., Smirnov A.K. 2013. Effektivnost molodi plotvyi (*Rutilus rutilus* L.), vyiraschennoy v srede s razlichnyim urovnem deprivatsii [The effectiveness of juvenile roach (*Rutilus rutilus* L.), grown in an environment with different levels of deprivation] // Sohranenie i vosstanovlenie biologicheskikh resursov Kaspiyskogo morya (posvyaschaetsya 100-letiyu Azerbaydzhanskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Rybnogo Hozyaystva). Sbornik statey. Baku: "Elm". P. 452–456. [In Russian]
- Symons P.E.K. 1969. Greater dispersal of wild compared with hatchery-reared juvenile Atlantic salmon released in streams // J. Fish. Res. Board. Canada. Vol. 26, № 7. P. 1867–1876.
- Vallortigara G. 2000. Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals left and right perceptual worlds // Brain and Language. Vol. 73. P. 189–219.
- Vitvitskaya L.V., Kozlov A.B., Tihomirov A.M. 1994. Analiz vliyaniya razlichnykh faktorov v rannem ontogeneze na povedenie molodi sevyugi [Analysis of the influence of different factors on the behavior of young stellate sturgeon in an early ontogenesis] // Zhurn. vysshey nervnoy deyatel'nosti. Vol. 44, № 3. P. 516–525. [In Russian]
- Vitvitskaya L.V., Nikonorov S.I., Kucherov O.A., Saidov H.Yu. 1985. Strukturnye, funktsionalnyye i molekulyarnyye karakteristiki tsentralnoy nervnoy sistemy molodi ryib, vyiraschennoy v ekologicheski razlichnykh usloviyakh [Structural, functional and molecular characteristics of the central nervous system of young fish grown in an ecologically different conditions] // Zhurn. vysshey nervnoy deyatel'nosti. Vol. 35, № 5. P. 884–890. [In Russian]
- Walsh R.N. 1980. Effects of environmental complexity and deprivation on brain chemistry and physiology: a review // Int. J. Neuroscience. Vol. 11. P. 77–89.

FORMING OF BEHAVIOR FEATURES IN ROACH FRY

Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758) (CYPRINIDAE) IN EARLY ONTOGENESIS

E. S. Smirnova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: smirnova@ibiw.yaroslavl.ru

The features of roach fingerlings behavior, grown in environments with different levels of information enrichment (feeding live food organisms or immobilized, the presence or absence of a predator, the presence of the flow) was investigated. Exploratory behavior and locomotor activity of juveniles using tests “circular hall” and “open field” was studied. Also in hydrodynamic tray ability of fish produced in different growing conditions swimming was estimated. In addition, food and defensive behavior of fish it was investigated. It is shown that the majority of behavioral indicators, juvenile roach, grown in the presence of predators, significantly ($p < 0.05$) different from the other experimental groups. At the same time, the differences were positive and contributed to a better adaptability of fish to subsequent influences of the environment.

Keywords: information-rich medium, ontogeny, exploratory behavior, locomotor activity, defensive and feeding behavior, behavioral asymmetry, fish, *Rutilus rutilus*

DEFENSIVE REACTIONS AND SWIMMING ABILITY OF NILE TILAPIA *OREOCHROMIS NILOTICUS* (L.) (CICHLIDAE) FROM DIFFERENT HABITATS

I. A. Stolbunov¹, Nguyen Thi Hai Thanh²

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia*
e-mail: sia@ibiw.yaroslavl.ru

²*Marine Division, Russian–Vietnam Tropical Research and Technological Center, Nha Trang, Vietnam*

An experimental study of defensive reaction and swimming ability of Nile tilapia from Kamthyong reservoir and its tributary – Suoikok River (Vietnam) was performed. Significant differences in behavioral reactions of fish inhabiting limnic and lotic conditions were found. Nile tilapia from river habitats was characterized by higher swimming ability. Experiments have shown Nile tilapia individuals from the reservoir to possess a more effective defensive reaction compared with fish from the river. Defensive behavior patterns in fish seem to be inherent as fish from contrasting habitats (limnic and lotic conditions) demonstrated different defensive elements in the same model conditions of the experiment. In the presence of predator, Nile tilapia individuals from the reservoir mainly adhered to group defense tactics – collective maneuvering within a large school, while fish from the river usually resorted to individual defensive behavior elements.

Keywords: defensive behavior, swimming ability, habitats, Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.)

INTRODUCTION

A certain set of adaptive behavioral traits, skills and stereotypes is formed in fish populations from different habitats in response to ecological factors: biotopic heterogeneity, food objects' diversity, predator press etc. as well as inherited differences [(Pavlov, 1979); (Pavlov et al., 2000); (Gerasimov et al., 2005); (Mikheev, 2006); (Magurran, 1993; De Silva et al., 2006; Stolbunov et al., 2011)]. The key factor leading to presence of multiple alternative behavior strategies within fish populations is environment heterogeneity [(Mikheev, 2006); (Gerasimov, 2010)]. Peculiarities of predator-prey interactions are among the main forms of fish adaptive behavior in different conditions [(Mikheev, 2006); (Fuiman, Magurran, 1994; Reebs, 2001)]. The exposure to abiotic and biotic environmental factors (hydrodynamic activity, environment heterogeneity, inter- and intraspecific interactions etc.) leads to formation of different defensive behavior strategies in fish [(Mikheev, 2006); (Colgan, 1993; Gerasimov, Stolbunov, 2007)].

Intraspecific ecological groups of individuals differing in the adaptive set of morphological and behavior features were found in temperate latitudes' dominant fish species (roach, bream, perch) possessing high plasticity and population polymorphism [(Dgebuadze, 2001); (Gerasimov et al., 2005); (Stolbunov, Pavlov, 2006; Stolbunov, Gerasimov, 2008)]. Differences in morphotype's adaptive complexes and behavioral reactions in different ecological groups of fishes allow a more effective exploitation of the environment and the most complete utilization of spatial and temporal subniches found within the species' natural range [(Gerasimov et al., 2005); (Stolbunov, Gerasimov

2008)]. Intraspecific diversity of temperate latitudes' fish is equally important for sustainable functioning of aquatic communities as the interspecific diversity [(Gerasimov et al., 2005); (Stolbunov, Gerasimov, 2008)].

Freshwater fish fauna in highly diversified in low latitudes [Winemiller et al., 2008; Kottelat, 2009]. Inland waters of South-East Asia are inhabited by nearly 2200 species of freshwater fish species and 680 species of brackish water species found in estuaries [Kottelat, 2009]. Continental and island waters of Vietnam are inhabited by 900 fish species of different ecological groups [(Ecology..., 2014); (Froese, Pauly, 2012; Eschmeyer et al., 2017)]. However, many waterbodies of Vietnam are presently dominated by invasive fish species with the aborigine (native) fish species number and abundance dwindling [Le Thanh Luu, Nguyen Van Thanh, 2005; Pilgrim, Nguyen Duc Tu, 2007].

Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) is one of the most abundant invasive species of Vietnamese fresh waters. Initially being an object of aquaculture, this species is presently spread in the wild as well. Nile tilapia is found in fish fauna of rivers, lakes and reservoirs of Vietnam.

Considering its wide feeding spectrum [Stolbunov, Gusakov, 2015] and aggressive behavior [Lowe et al., 2004] we may suppose that this invader replaces native species potentially leading to decreased diversity and transformation of fish communities in Vietnam's inland waters. It should be noted that certain island countries of Pacific region (Nauru, Kiribati, Palau, Fiji etc.) perform large-scale fishery measures aiming at lowering the abundance or completely eradicating

Nile tilapia using various ichthyocides, rotenone predominantly [Nico, Walsh, 2011].

In this study, we aimed at performing an experimental survey of behavioral diversity of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) from

MATERIALS AND METHODS

Fish were caught in the costal shallow of Kamthyong reservoir (N 12°10'52.1", E 109°08'26.6") with well-developed macrophyte beds and sandy-silty bottom as well as in its and its tributary – Suoikok River (N 12°10'16.9", E 109°07'38.5"). River was 60 m wide, 1 m deep with sandy-rocky bottom; current velocity was 0.4 m/s, in the surface layer in the sampling site. Fish were caught using beach seine and Kinalev's net. Studies were performed in February-March of 2011.

Defensive reaction of tilapia from different habitats was studied experimentally. Fish from the river and the reservoir were placed into separate cylindrical tanks (2.8 m³ volume, 3.0 m² bottom area) equipped with crushed corals' filters. Fish were kept at forced aeration and natural lighting throughout the whole experiment (20 days). Water temperature in the tanks was 27–28°C, oxygen content 5 mg/l. Tilapia were fed dry feed "Premix®" twice a day.

Defensive reaction of tilapia from different habitats was studied in identical model conditions. Groups of individuals (10 fish) from the tanks were put into an experimental aquarium (410 l volume, 0.73 m² bottom area) equipped with filter, compressor and lighting. Neither bottom substrate nor vegetation was present. Water temperature was 30°C, oxygen content 4.8–5.0 mg/l. Gar *Lepisosteus* sp. (Lepisosteidae) 285 mm long weighing 380 g, which was not fed for a day prior to the experiment, was used as a model predator. Fish defensive reaction was judged by the time needed for the predator to eat 100% tilapia individuals from each experimental group. Testing was done in two replications for each fish sample from different habitats.

In addition, defensive behavior efficiency was evaluated in a mixed group. Here, ten individuals from each sample were taken. One

different habitats. This work included testing defensive reaction and swimming ability of fish from contrasting habitats (limnic and lotic biotopes).

group was tagged by clipping the anal fin tip. Fish from different habitats were tagged alternately in replications in order to exclude the effect of fin clipping on fish survival. Mixed group of fish (20 ind.) were placed into aquarium with predator. After eating 50% of individuals, remaining individuals were removed and the share of survived fish from different biotopic groups was estimated. Testing was performed in two replications.

Fish swimming ability was performed in a one-meter long hydrodynamic tray, equipped with electric water pump. Water current velocity in the tray was 0.7 m/s. The tray was submersed into aquarium with water. Fish were tested in groups of five. The time from the moment of introducing the fish into the tray to the moment when the last individual drifted towards the rear protective grate was recorded.

Comparison of morphohydrodynamic parameters of fish individuals from different habitats was performed using corpus shape index (Y , relative units) and fish body streamlineness (H/L , %) [Aleev, 1963]. Magnitude of dorsal (sD) and anal (sA) fins were estimated as the product of relative values of base length and fin height. Length of pectoral fins (lP) and caudal peduncle (lpc) in relation to fish total length was calculated.

Defensive behavior of fish was monitored by means of video recording. Image from video camera was output to computer. Video was processed using "Fish Timer" software.

Fish schooling behavior in the presence of predator was viewed as a defensive behavior element and analyzed using video registration. The duration of swimming within a school of ten fish as well as the time spent swimming separately from the moment of entering the aquarium to the first dart of gar (beginning of active attack) were taken into consideration.

RESULTS

Experimental testing of Nile tilapia swimming ability has shown that fish from the river are able to sustain higher hydrodynamic stress comparing with fish from the reservoir. Found differences were significant. River individuals of *Oreochromis niloticus* resisted 0.7 m/s water current for 78 minutes on average, while fish from the reservoir – for 58 minutes (Table 1). Twenty minutes after the start of testing

in the hydrodynamic tray, average distance between river sample individuals was 60–70 mm (1.3–1.6 body length). Nile tilapia from the reservoir formed a more dense school, with average distance between individuals being 40–45 mm (0.9–1.0 body length).

Comparative analysis of morphohydrodynamic parameters of fish from the river and from the reservoir has yielded significant

differences ($p<0.05$) in a number of characteristics: body streamlineness, size of anal fin and caudal peduncle length (Table 2). Tilapia from the reservoir were deeper-bodied in comparison to river individuals. Values of caudal

peduncle length and anal fin size were higher in river tilapias (Table 2). No significant differences in other morphohydrodynamic parameters were found (Table 2).

Table 1. Comparative characteristics of the swimming ability of Nile tilapia ($M \pm \sigma$) from different habitats

Таблица 1. Сравнительная характеристика плавательной способности нильской тиляпии ($M \pm \sigma$) из разных местообитаний

Characteristics Характеристики	River Река ($n=25$)	Reservoir Водохранилище ($n=25$)
Standard length of the fish, mm Стандартная длина рыб, мм	44.9±1.2	45.3±1.0
Drift time of 100% of individuals, min Время сноса 100% особей, мин	78±10*	58±5

Note. Here and further: M – arithmetic mean, σ – standard deviation, n – number of fish, ind., * – differences are significant according to Mann-Whitney U -criterion at $p<0.05$.

Примечание. Здесь и далее: M – среднее арифметическое, σ – среднеквадратическое отклонение, n – число рыб, экз., * – различия достоверны по непараметрическому U -критерию Манна–Уитни при $p<0.05$.

Table 2. Morphohydrodynamic characteristics of Nile tilapia ($M \pm \sigma$)

Таблица 2. Морфогидродинамические характеристики нильской тиляпии ($M \pm \sigma$)

Characteristics Характеристики	River Река ($n=129$)	Reservoir Водохранилище ($n=321$)
Index of body forms (Y) Показатель формы корпуса (Y)	0.42±0.11	0.42±0.05
Index of streamlineness (H/L , %) Показатель обтекаемости тела (H/L , %)	33.2±3.7*	34.5±9.7
Relative value of dorsal fin (sD) Относительная величина спинного плавника (sD)	0.042±0.012	0.043±0.013
Relative value of anal fin (sA) Относительная величина анального плавника (sA)	0.026±0.008*	0.024±0.006
Relative length of pectoral fin (IP) Относительная длина грудного плавника (IP)	0.207±0.032	0.207±0.036
Relative length of caudal peduncle (lpc) Относительная длина хвостового стебля (lpc)	0.122±0.022*	0.117±0.017

Efficiency of fish defensive behavior. Fish from the reservoir were found to possess a more effective defensive reaction than fish from the river. Tilapia from the reservoir has evaded 100% elimination by the predator for longer period, 45 minutes on average (Table 3). These fish have mainly demonstrated schooling defensive behavior manifested in collective maneuvering during predator evasion.

Experimental group of tilapia from the river has shown a more territorial and agonistic behavior in comparison with reservoir fish. Experimental group of fish from the river has also

formed a school in the presence (and attack) of predator, however group maneuvering was less prolonged than in fish from the reservoir. Tilapia from the river stayed in school for 30% of the total time of the experiment, on average. On the contrary, fish from the reservoir spent 65% of time maneuvering within a school.

Testing tilapia's defensive behavior in a mixed group has revealed that after 50% elimination by the predator, reservoir individuals prevailed in the remaining group (Table 3). Found differences in tilapia's defensive reaction were significant ($p<0.05$).

Table 3. Experimental testing of defensive behavior of *Oreochromis niloticus* from different habitats ($M \pm \sigma$)

Таблица 3. Экспериментальное тестирование оборонительного поведения *Oreochromis niloticus* из разных местообитаний ($M \pm \sigma$)

Characteristics Характеристики	River Река ($n = 30$ экз.)	Reservoir Водохранилище ($n = 30$ экз.)
Time interval of 100% predation of fish, min. Время выедания хищником 100% особей, мин	85±40*	130±30
The share of specimens eaten in a mixed flock, % Доля особей, съеденных в смешанной стае, %	38.5±9.2*	61.5±9.2
Standard length of Nile tilapia, mm Длина тела тилапии, мм	44.2±0.9	44.5±0.8

DISCUSSION

Cichlids are characterized by a high level of morphological and behavior variability of adaptive value [Winemiller et al., 1995; Barlow, 2000; Montana, Winemiller, 2010; Lopez-Fernandez et al., 2014 etc.]. The diversity and peculiarities of outer morphology forms of cichlids are mainly linked to trophic differentiation as well as foraging and defensive behavior [Reeb, 2001; Waltzek, Wainwright, 2003; Higham et al., 2007; Lopez-Fernandez et al., 2014].

Nile tilapia inhabiting Vietnamese waters is characterized by high trophic plasticity [Stolbunov, Gusakov, 2015]. Stomach contents' examination has revealed components of plant, animal and mineral (sand) origin [Stolbunov, Gusakov, 2015]. On average, plant and other (indeterminate) debris, consisting of detritus-like bits, blue – green algae and higher aquatic plants' fragments, constitute 87% of fish boluses' weight. Lower crustaceans (cladocerans, copepods and ostracods) constitute the base of animal food, insects' larvae and pupae are present in smaller quantities. Overall contents and the character of distribution of food components inside fish intestines indicate that the majority of fish forage near the bottom, swallowing detritus with blue-green algae sinking after “blooms”, sand, bottom and near-bottom organisms. The presence of relatively large (up to 5–10 mm) green macrophyte fragments in single individuals evidences for feeding in coastal macrophyte beds. However, macrophyte fragments in fish feeding are few. Most probably, fish feeding on macrophyte-associated fauna have accidentally taken them. Small (<1 mm) meiobenthos and zooplankton representatives constituted the most of fish boluses. However, particular tilapia individuals were selectively feeding on large animal organisms: chironomid larvae and pupae,

ostracods, bugs. Intestines of such fish possessed uncharacteristically (comparing with others) high abundance of referred food organisms. Moreover, animal food remains were located in the total mass of plant and other feeding objects in tight clods and not oddly, evidencing for successive ingestion of organisms one after another. The share of animal food in these fish was 22–79% of the total bolus weight. The presence of fish demonstrating selective feeding on animals evidences for intraspecific trophic differentiation [Stolbunov, Gusakov, 2015]. A wide range of variability in mouth apparatus morphometry in Nile tilapia [Stolbunov, 2014] allows effective utilization of various food resources and lowers intra- and interspecific food competition, especially in the dry season when the range of fish feeding organisms narrows significantly.

Size-mass growth of *Oreochromis niloticus* in Vietnamese waters is of isometric character [Stolbunov, Gusakov, 2015]. Effective reproductive strategy of Nile tilapia (females nurture impregnated eggs in the mouth) and the intensive growth of fry facilitating rapid escape from mass predators' press allows maintaining high abundance of fish populations in native conditions.

It is known that Nile tilapia male growth rate is significantly higher than that of females [El-Sayed, 2006]. That is why, single fish farms undertake measures on direct sex inversion, adding sexual steroid hormones (androgens) to early fry feeding, forming same sex stocks, consisting of males [Beveridge, McAndrew, 2000].

Earlier we have performed field and experimental studies of morphological and behavioral variability of three cyprinid species (sidestripe rasbora *Rasbora paviana* Tirant, 1885 [syn. *Rasbora paviei*], puntius *Puntius*

brevis (Bleeker, 1849), bonylip barb *Osteochilus vittatus* (Valenciennes, 1842) [syn. *Osteochilus hasselti*] [Stolbunov, 2014]] native to waters of Vietnam and adjacent countries. It was shown that these cyprinids possess significant phenotypic, morphofunctional and behavioral differences in limnic and lotic conditions. Found differences indicate presence of a different set of adaptive behavioral and morphological features in fish from contrasting habitats [Stolbunov, 2014]. River individuals of studied cyprinids had a more slender body and larger area of dorsal fin indicating advantages in hydrodynamic parameters compared with fish from the reservoir. Fish from lotic habitats demonstrated higher swimming ability and maneuverability and therefore more effective defensive reaction. Reservoir fish had longer paired fins and deeper body, typical for fish inhabiting shallows with macrophyte beds [Webb, 1984; Webb, Weihs, 1986; Ehlinger, Wilson, 1988; Ehlinger, 1990; Schrank, Webb, 1996; Plaut, 2000]. A more effective defensive reaction and better swimming ability was observed in cyprinids inhabiting river conditions [Stolbunov, 2014].

Similar character of morphological adaptations is found in *Oreochromis niloticus* as well. In limnic conditions (Kamthyong reservoir) Nile tilapia individuals possessed deeper body, than fish from lotic habitats (Suoikok River). Rivers individuals of tilapia had a longer caudal peduncle than fish from the reservoir (see Table 2).

However, unlike the previously studied cyprinids [Stolbunov, 2014] defensive reaction of tilapia from the reservoir was more effective in comparison with river individuals. It is possible that differences in the effectiveness and tactics of defensive behavior found in river and reservoir tilapia groups in the experiment are caused by a different predator press in natural conditions. It is known that individuals from fish populations subject to constant high predator press were more effective in predator evasion in comparison with

individuals from waterbodies with low or absent press [Huntingford, Giles, 1987; Light, 1989].

An experiment had shown that Nile tilapia individuals demonstrate alternative behavior character depending on the aggregation density [Falter, Debacker, 1988]. Tilapia individuals were more aggressive and territorial in low-density groups. On the contrary, schooling behavior prevailed and individual aggression was lowered in tilapia from high-density groups [Falter, Debacker, 1988]. It should be noted that Nile tilapia is one of the abundance-wise dominating species in Kamthyong reservoir. During the period of observations, Nile tilapia fry density was up to 20 ind./m². This may account for a more pronounced schooling behavior of reservoir tilapia in defensive reaction experiment. It seems that tilapia living in a highly heterogeneous river environment demonstrate more pronounced hierarchical, territorial and aggressive (agonistic) behavior. Our experimental data indirectly support this hypothesis: tilapia from Suoikok River have mostly demonstrated individual defensive tactics in the presence of predator. Schooling behavior was less pronounced in comparison with reservoir tilapia.

Therefore, our study revealed significant differences in behavior patterns of *Oreochromis niloticus* from limnic and lotic habitats. Nile tilapia from river habitats was characterized by better swimming ability in comparison with individuals from the reservoir. Defensive reaction tests have shown reservoir tilapia to possess more effective defensive reaction in comparison with river fish. It is possible that defensive behavior skills are inherited, because fish from contrasting habitats demonstrated different defensive elements in identical model conditions. In the presence of predator, Nile tilapia individuals from the reservoir have mainly adhered to group defense tactics – collective maneuvering within school while fish from the river have used elements of individual defensive behavior, predominantly.

The study was supported by the RAS Presidium Program: 1.21.P Biodiversity of natural systems. Biological resources of Russia: state evaluation and fundamental bases of monitoring. 2.5. Effect of anthropogenic regulation of water reservoir level regime and temperature on the dynamics of fish. The study was carried out within the scope of scientific program on theme: "Ecolan E-3.2". "Taxonomic diversity, ecology and behavior of freshwater hydrobionts". Section 1: "Study of morphological diversity of Vietnamese freshwater fish. Species diversity and biology of fish in waterbodies of different types".

ACKNOWLEDGEMENTS

We are deeply grateful to the administration and technical personnel of joint Russian-Vietnamese Tropical research and technological center for the given opportunity and assistance in carrying out the studies.

REFERENCES

- Aleev Yu.G. 1963. Funktsionalnyie osnovyi vneshnego stroeniya ryibyi [Functional basis external structure of fish]. M.: Izd. AN SSSR. 247 s. [In Russian]
- Barlow G.W. 2000. The cichlid fishes: Nature's grand experiment *in* evolution. Perseus Publishing. Cambridge. 264 p.
- Beveridge M.C.M., McAndrew B.J. 2000. Tilapias: Biology and Exploitation. Fish and Fisheries Series 25. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands. 505 p.
- Colgan P. 1993. The motivational basis of fish behaviour // Behaviour of teleost fishes. Second ed. P. 31–50.
- De Silva M.P.K.S.K., Liyanage N.P.P., Hettiarachi S. 2006. Intra-specific morphological plasticity in three *Puntius* species in Sri Lanka // Ruhuna J. of Science. Vol. 1. P. 82–95.
- Dgebuadze Yu.Yu. 2001. Ekologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryib [Environmental laws variability of fish growth]. M.: Nauka. 276 s. [In Russian]
- Ehlinger T.J. 1990. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism // Ecology. Vol. 71. P. 886–896.
- Ehlinger T.J., Wilson D.S. 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 85. P. 1878–1882.
- Ekologiya vnutrennih vod Vnema [Ecology of Inland Waters of Vietnam]. 2014. M.: T-vo nauchnyih izdaniy KMK. 435 s. [In Russian]
- El-Sayed A.-F.M. 2006. Tilapia culture. Edited by CABI Publishing. Cambridge. USA. 275 p.
- Eschmeyer, W.N., Fricke R., van der Laan (eds). Catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). 2017. Electronic version accessed 15 June 2017.
- Falter U., Debacker L. 1988. Density-dependent behavioral shift in *Oreochromis niloticus* // The Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture. Bangkok. Thailand. 623 p.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. 1987. Feeding under predation hazard: response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 21. P. 203–209.
- Froese R., Pauly D. 2012. FishBase. World Wide Web electronic publication. URL: <http://www.fishbase.org>, version (12/2012).
- Fuiman L.A., Magurran A.E. 1994. Development of predator defences in fish // Rev. Fish Biol. Vol. 4. P. 145–183.
- Gerasimov Yu.V. 2010. Povedencheskie mehanizmyi troficheskoy differentsiatsii u ryib-bentofagov [Behavioral mechanisms of trophic differentiation in fish benthophages] // Avtoref. ... diss. dokt. boil. nauk. M. 49 s. [In Russian]
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A. 2007. Effect of environmental information richness during early development of bream (*Abramis brama*, Cyprinidae) upon feeding and defensive behavior of its yearlings // J. of Ichthyology. Vol. 47, № 3. P. 246–253.
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A., Pavlov D.D. 2005. Rol povedencheskogo polimorfizma v protsesse vnutripopulyatsionnoy segregatsii ekologicheskikh nish u ryib [The role of behavioral polymorphism in the vnutripopulyatsional segregation of ecological niches in fish] // Povedenie ryib: material. mezhdunarod. konf. Borok. Rossiya. M: AKVAROS. S. 104–110. [In Russian]
- Higham T.E., Hulsey C.D., Rican O., Carroll A.M. 2007. Feeding with speed: prey capture evolution in cichlids // J. Evol. Biology. Vol. 20. P. 70–78.
- Huntingford F., Giles N. 1987. Individual variation in anti-predator responses in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Ethology. Vol. 74, № 3. P. 205–210.
- Kottelat M. 2009. Diversity of freshwater fishes in Southeast Asia // Korean J. of Ichthyology. Vol. 21. P. 3–6.
- Le Thanh Luu, Nguyen VanThanh. 2005. Viet Nam national report on alien species. In: International mechanisms for the control and responsible use of alien species in aquatic ecosystems. Report of an Ad Hoc Expert Consultation. Xishuangbanna, People's Republic of China. P. 123–126.
- Light T. 1989. Discriminating between hungry and satiated predators; the response of guppies (*Poecilia reticulata*) from high and low predation sites // Ethology. Vol. 82. P. 238–243.
- Lopez-Fernandez H., Arbour J., Willis S., Watkins C. 2014. Morphology and efficiency of a specialized foraging behavior, sediment sifting in Neotropical cichlid fishes // Plos One. Vol. 9, № 3. P. e8932.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 2004. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group (ISSG) of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand. 12 p.
- Magurran A.E. 1993. Individual differences and alternative strategies // Behaviour of teleost fishes. Second ed. P. 441–475.
- Mihev V.N. 2006. Neodnorodnost sredy i troficheskie otnosheniya u ryib [The heterogeneity of the environment and trophic relations in fish]. M.: Nauka. 191 s. [In Russian]
- Montana C.G., Winemiller K.O. 2010. Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river // Ecol. Freshwater Fish. Vol. 19. P. 216–227.
- Nico L.G., Walsh S. J. 2011. Non-indigenous freshwater fishes on tropical Pacific islands: a review of eradication efforts // Island invasives: eradication and management. IUCN, Gland, Switzerland. P. 97–107.

- Pavlov D.S. 1979. Biologicheskie osnovy upravleniya povedeniem ryib v potoke vody [Biological basis of fish behavior management in the water flow]. M.: Nauka. 319 s. [In Russian]
- Pavlov D.S., Kuzischin K.V., Legkiy B.P., Kartsev L.B., Ostrovskiy M.P. 2000. Sravnitelnyiy morfologicheskii analiz prirodnih populyatsiy evropeyskogo hariusa *Thymallus thymallus* verkhnevolzhskogo basseyna [Comparative morphological analysis of natural populations of European grayling *Thymallus thymallus* the Upper Basin River Volga] // Vopr. ihtiologii. T. 40. № 4. S. 477–485. [In Russian]
- Pilgrim J.D., Nguyen Duc Tu. 2007. Background paper on threatened and alien species in Vietnam and recommendations for the content of the Biodiversity Law. Report to the Department of Environment, Ministry of Natural Resources and Environment. Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme. 83 p.
- Plaut Itai. 2000. Effects of fin size on swimming performance, swimming behaviour and routine activity of zebrafish *Danio rerio* // J. Exp. Biol. Vol. 4. P. 813–820.
- Reebs S.G. 2001. Fish behavior in the aquarium and wild. Ithaca. NY. Cornell University Press. 252 p.
- Schrank A.J., Webb P.W. 1996. Maneuverability of three species of teleostean fishes with different body and fin plans transiting bent tubes // Amer. Zool. Vol. 36, № 5. P. 89.
- Stolbunov I.A. 2014. Adaptivnyie kompleksy morfologicheskikh i povedencheskikh priznakov ryib iz loticheskikh i limnicheskikh mestoobitaniy [Adaptive systems of morphological and behavioral traits of the fish lotic and limnetic habitat] // Ekologiya vnutrennih vod Vyetnama. M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK. S. 371–382. [In Russian]
- Stolbunov I.A., Gerasimov Yu.V. 2008. Morphological and behavioral variation in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) from different biotopes of the Rybinskoe water reservoir // J. of Ichthyology. Vol. 48, № 2. P. 177–187. DOI: 10.1134/S0032945208020045
- Stolbunov I.A., Gusakov V.A. 2015. Spektr pitaniya i osobennosti rosta nilskoy tilyapii *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) v nativnykh usloviyakh: ozera Vyetnama [The range of food and especially the growth of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) under native conditions: Lakes of Vietnam] // Rybnoe khozyaystvo. № 6. S. 91–93. [In Russian]
- Stolbunov I.A., Hai Than H.N., Pavlov D.S. 2011. Morphological and behavioral variation of *Rasbora paviei* (Cyprinidae, Cypriniformes) from lotic and limnetic habitats (Central Vietnam) // J. of Ichthyology. Vol. 51, № 4. P. 352–357. DOI: 10.1134/S003294521102010X
- Stolbunov I.A., Pavlov D.D. 2006. Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* L. and perch *Perca fluviatilis* // J. of Ichthyology. Vol. 46. Suppl. 2. S213–S219.
- Waltzek T., Wainwright P.C. 2003. Functional morphology of extreme jaw protrusion in Neotropical cichlids // J. Morphology. Suppl. Vol. 257. P. 96–106.
- Webb P.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // Amer. Zool. Vol. 24. P. 107–120.
- Webb P.W., Weihs D. 1986. Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes // Trans. Amer. Fish. Society. Vol. 115. P. 115–127.
- Winemiller K.O., Agostinho A.A., and Caramaschi É.P. 2008. Fish Ecology in Tropical Streams // Tropical Stream Ecology. Edited by David Dudgeon Department of Ecology and Biodiversity The University of Hong Kong. Hong Kong SAR. China. P. 107–140.
- Winemiller K.O., Kelso-Winemiller L.C., Brenkert A.L. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes // Env. Biol. Fishes. Vol. 44. P. 235–261.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд. АН СССР, 1963. 247 с.
- Герасимов Ю.В. Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М. 2010. 49 с.
- Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. Роль поведенческого полиморфизма в процессе внутривидовой сегрегации экологических ниш у рыб // Поведение рыб: матер. междунаrod. конф. / Борок. Россия. М.: АКВАРОС, 2005. С. 104–110.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- Михеев В.Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. 191 с.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
- Павлов Д.С., Кузищин К.В., Легкий Б.П., Карцев Л.Б., Островский М.П. Сравнительный морфологический анализ природных популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* верхневолжского бассейна // Вopr. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 4. С. 477–485.
- Столбунов И.А. Адаптивные комплексы морфологических и поведенческих признаков рыб из лотических и лимнических местообитаний // Экология внутренних вод Вьетнама. М.: Т-во научных изданий КМК, 2014. С. 371–382.
- Столбунов И.А., Гусаков В.А. Спектр питания и особенности роста нильской тилапии *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) в нативных условиях: озера Вьетнама // Рыбное хозяйство. 2015. № 6. С. 91–93.
- Экология внутренних вод Вьетнама. М.: Т-во научных изданий КМК, 2014. 435 с.
- Barlow G.W. The cichlid fishes: Nature's grand experiment in evolution. Perseus Publishing. Cambridge. 2000. 264 p.
- Beveridge M.C.M., McAndrew B.J. Tilapias: Biology and Exploitation. Fish and Fisheries Series 25. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands. 2000. 505 p.
- Colgan P. The motivational basis of fish behaviour // Behaviour of teleost fishes. Second ed. 1993. P. 31–50.

- De Silva M.P.K.S.K., Liyanage N.P.P., Hettiarachi S. Intra-specific morphological plasticity in three *Puntius* species in Sri Lanka // *Ruhuna J. of Science*. 2006. Vol. 1. P. 82–95.
- Ehlinger T.J. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism // *Ecology*. 1990. Vol. 71. P. 886–896.
- Ehlinger T.J., Wilson D.S. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1988. Vol. 85. P. 1878–1882.
- El-Sayed A.-F.M. *Tilapia culture*. Edited by CABI Publishing. Cambridge. USA. 2006. 275 p.
- Eschmeyer, W.N., Fricke R., van der Laan (eds). *Catalog of fishes: genera, species, references*. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). 2017. Electronic version accessed 15 June 2017.
- Falter U., Debacker L. Density-dependent behavioral shift in *Oreochromis niloticus* // *The Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture*. Bangkok. Thailand. 1988. 623 p.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. Feeding under predation hazard: response of the guppy and the Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1987. Vol. 21. P. 203–209.
- Froese R., Pauly D. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. 2012. URL: <http://www.fishbase.org>, version (12/2012).
- Fuiman L.A., Magurran A.E. Development of predator defences in fish // *Rev. Fish Biol.* 1994. Vol. 4. P. 145–183.
- Gerasimov Yu.V., Stolbunov I.A. Effect of environmental information richness during early development of bream (*Abramis brama*, Cyprinidae) upon feeding and defensive behavior of its yearlings // *J. of Ichthyology*. 2007. Vol. 47, № 3. P. 246–253.
- Higham T.E., Hulsey C.D., Rican O., Carroll A.M. Feeding with speed: prey capture evolution in cichlids // *J. Evol. Biology*. 2007. Vol. 20. P. 70–78.
- Huntingford F., Giles N. Individual variation in anti-predator responses in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // *Ethology*. 1987. Vol. 74, № 3. P. 205–210.
- Kottelat M. Diversity of freshwater fishes in Southeast Asia // *Korean J. of Ichthyology*. 2009. Vol. 21. P. 3–6.
- Le Thanh Luu, Nguyen Van Thanh. Viet Nam national report on alien species. In: *International mechanisms for the control and responsible use of alien species in aquatic ecosystems. Report of an Ad Hoc Expert Consultation*. Xishuangbanna, People's Republic of China. 2005. P. 123–126.
- Light T. Discriminating between hungry and satiated predators; the response of guppies (*Poecilia reticulata*) from high and low predation sites // *Ethology*. 1989. Vol. 82. P. 238–243.
- Lopez-Fernandez H., Arbour J., Willis S., Watkins C. Morphology and efficiency of a specialized foraging behavior, sediment sifting in Neotropical cichlid fishes // *Plos One*. 2014. Vol. 9, № 3. P. e8932.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group (ISSG) of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand. 2004. 12 p.
- Magurran A.E. Individual differences and alternative strategies // *Behaviour of teleost fishes*. Second ed. 1993. P. 441–475.
- Montana C.G., Winemiller K.O. Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river // *Ecol. Freshwater Fish*. 2010. Vol. 19. P. 216–227.
- Nico L.G., Walsh S. J. Non-indigenous freshwater fishes on tropical Pacific islands: a review of eradication efforts // *Island invasives: eradication and management*. IUCN, Gland, Switzerland. 2011. P. 97–107.
- Pilgrim J.D., Nguyen Duc Tu. Background paper on threatened and alien species in Vietnam and recommendations for the content of the Biodiversity Law. Report to the Department of Environment, Ministry of Natural Resources and Environment. Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme. 2007. 83 p.
- Plaut Itai. Effects of fin size on swimming performance, swimming behaviour and routine activity of zebrafish *Danio rerio* // *J. Exp. Biol.* 2000. Vol. 4. P. 813–820.
- Reebs S.G. *Fish behavior in the aquarium and wild*. Ithaca. NY. Cornell University Press. 2001. 252 p.
- Schrank A.J., Webb P.W. Maneuverability of three species of teleostean fishes with different body and fin plans transiting bent tubes // *Amer. Zool.* 1996. Vol. 36, № 5. P. 89.
- Stolbunov I.A., Gerasimov Yu.V. Morphological and behavioral variation in juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) from different biotopes of the Rybinskoe water reservoir // *J. of Ichthyology*. 2008. Vol. 48, № 2. P. 177–187. DOI: 10.1134/S0032945208020045
- Stolbunov I.A., Hai Than H.N., Pavlov D.S. Morphological and behavioral variation of *Rasbora paviei* (Cyprinidae, Cypriniformes) from lotic and limnic habitats (Central Vietnam) // *J. of Ichthyology*. 2011. Vol. 51, № 4. P. 352–357. DOI: 10.1134/S003294521102010X
- Stolbunov I.A., Pavlov D.D. Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* L. and perch *Perca fluviatilis* // *J. of Ichthyology*. Vol. 46. Suppl. 2. 2006. S213–S219.
- Waltzek T., Wainwright P.C. Functional morphology of extreme jaw protrusion in Neotropical cichlids // *J. Morphology*. Suppl. 2003. Vol. 257. P. 96–106.
- Webb P.W. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates // *Amer. Zool.* 1984. Vol. 24. P. 107–120.
- Webb P.W., Weihs D. Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes // *Trans. Amer. Fish. Society*. 1986. Vol. 115. P. 115–127.

- Winemiller K.O., Agostinho A.A., and Caramaschi É.P. Fish Ecology in Tropical Streams // Tropical Stream Ecology. Edited by David Dudgeon Department of Ecology and Biodiversity The University of Hong Kong. Hong Kong SAR. China. 2008. P. 107–140.
- Winemiller K.O., Kelso-Winemiller L.C., Brenkert A.L. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes // Env. Biol. Fishes. 1995. Vol. 44. P. 235–261.

ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ И ПЛАВАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ НИЛЬСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS NILOTICUS* (L.) (CICHLIDAE) ИЗ РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

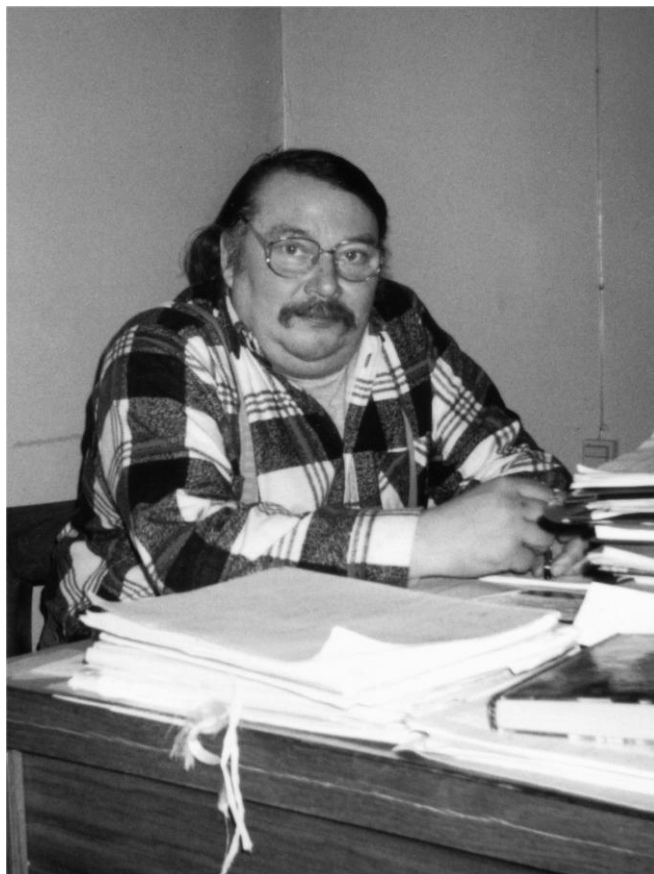
И. А. Столбунов¹, Нгуен Тхи Хай Тхань²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: sia@ibiw.yaroslavl.ru

²Приморское отделение Российско–Вьетнамского тропического
научно–исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

Проведено экспериментальное исследование оборонительного поведения и плавательной способности нильской тилапии из водохранилища Камтхыонг и его притока – р. Суоикок (Вьетнам). Обнаружены достоверные различия в поведенческих особенностях рыб, обитающих в лимнических и лотических условиях. Нильская тилапия из речных местообитаний характеризовалась лучшей плавательной способностью по сравнению с особями из водохранилища. В результате экспериментального тестирования оборонительного поведения обнаружено, что особи нильской тилапии, отловленной в водохранилище, обладали более эффективной оборонительной реакцией по сравнению с речными особями рыб. Навыки оборонительного поведения у рыб, вероятно, закрепляются, так как в одинаковых модельных условиях эксперимента особи из контрастных местообитаний (лимнических и лотических условий) демонстрировали разные элементы защиты. В присутствии хищника особи нильской тилапии из водохранилища в основном придерживались тактики групповой защиты, выражающейся в коллективном маневрировании рыб в составе общей стаи, в то время как особи из реки преимущественно использовали элементы индивидуального оборонительного поведения.

Ключевые слова: оборонительное поведение, плавательная способность, местообитания, нильская тилапия *Oreochromis niloticus* (L.).

ПАМЯТИ ВИНОГРАДОВА ГЕРМАНА АЛЕКСАНДРОВИЧА

Г.А. Виноградов в кабинете.
G.A. Vinogradov in the office.

Герман Александрович Виноградов родился 27 февраля 1943 г. в г. Уфа Башкирской АССР, куда во время войны был эвакуирован Рыбинский авиамоторный завод, на котором работали его родители. После окончания войны семья вернулась в Рыбинск. В этом городе прошли детские и юношеские годы Германа Александровича. Он учился в школе № 2 имени Н.К. Крупской.

После окончания 11 класса в 1961 г. Герман Александрович поступил в Ленинградский институт физической культуры имени П. Ф. Лесгафта. Он хотел быть тренером-инструктором по пешеходному туризму. В декабре 1962 г. был призван в армию и по март 1964 г. проходил службу в ракетных частях. По возвращении из армии Герман Александрович принял решение уйти из спорта и посвятить себя науке. Летом 1964 г. он успешно сдал вступительные экзамены и был зачислен на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета имени А. А. Жданова. После окончания обучения в 1969 г. он был принят в очную целевую аспирантуру биолого-почвенного факультета университета, а летом 1970 г. начал работать на

Беломорской биостанции Зоологического института АН СССР в должности старшего лаборанта. Через год Герман Александрович был переведён на должность младшего научного сотрудника.

В 1973 г. защитил кандидатскую диссертацию по специальности гидробиология на тему "Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения" и перешёл на работу в Институт биологии внутренних вод РАН (пос. Борок) на должность младшего научного сотрудника. Начиная с 1979 г. работал в должности старшего, а затем с 1985 г. – ведущего научного сотрудника в лаборатории физиологии и токсикологии водных животных.

В 1987 г. Герман Александрович защитил докторскую диссертацию на тему: "Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных: экологический и эволюционный аспекты" и в 1989 г. возглавил вновь созданную лабораторию экспериментальной экологии. Руководил лабораторией до 2003 г., когда по состоянию здоровья вынужден был

уйти с должности заведующего лабораторией.

Спектр научных интересов Г.А. Виноградова был достаточно широк и включал не только изучение процессов ионной и осмотической регуляции у беспозвоночных и рыб, что, несомненно, было основным направлением его исследований, но также изучение устойчивости водных сообществ и экосистем, их реакций на природные и антропогенные воздействия. Им также был впервые проведен анализ транспорта основных катионов природных вод у ряда видов покрытосеменных растений и мхов, в результате чего была описана кинетика поглощения растениями основных катионов из воды и выявлены четкие различия в функционировании ионтранспортных систем растений разных систематических групп. Результаты многолетних исследований, посвященных проблемам ионной регуляции у пресноводных животных, Герман Александрович обобщил в монографии "Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных", опубликованной в 2000 г. в издательстве "Наука".

Г.А. Виноградов стоял у истоков такого научного направления, как изучение влияния электромагнитных полей на гидробионтов. Эти исследования были начаты под его руководством в 90-е гг. в сотрудничестве с коллегами из Геофизической обсерватории "Борок". В эти же годы он инициировал исследования по влиянию на гидробионтов лазерного излучения низкой мощности.

Поскольку Г.А. Виноградов обладал редкой способностью органично сочетать в исследованиях фундаментальные и прикладные подходы, наряду с изучением ионной регуляции у рыб, беспозвоночных и растений, много времени и сил он отдавал разработке методов контроля качества водной среды с использованием микроэкосистем. По этому направлению в 1990-е гг. он руководил многими программами Минприроды РФ, грантами РФФИ, а также рядом международных проектов. В ходе их выполнения Германом Александровичем были разработаны новые оригинальные методики и устройства, на которые он получил несколько патентов на изобретения.

Как научный руководитель, он обладал даром сформулировать общее направление исследований руководимой им лаборатории с участием в единой теме всех сотрудников разных специальностей и при этом очень точно знал, на что способен каждый сотрудник и в своей деятельности способствовал тому, чтобы

возможности каждого как можно полнее реализовывались в работе руководимой им лаборатории. Герман Александрович постоянно заботился о будущем лаборатории. Он руководил многими соискателями, а кандидатов наук с большим научным стажем нацеливал на защиту докторских диссертаций, убеждая, что это необходимо для повышения личной квалификации, которая обеспечивает стабильное функционирование всей лаборатории.

Будучи разносторонне одарённым человеком, Герман Александрович имел широкий круг интересов – он интересовался не только естественными науками, но и джазовой музыкой – в школьные годы сам выучился игре на аккордеоне и принимал участие в самодеятельности. В молодости серьёзно занимался спортом, стал мастером спорта и участвовал в соревнованиях в составе сборной РСФСР по лёгкой атлетике. Увлекался пешеходным и водным туризмом, и часто вместе с семьёй и друзьями ходил в пешие или байдарочные походы по живописным окрестностям пос. Борок. Пока позволяло здоровье, Герман Александрович регулярно в летние месяцы уезжал в экспедиции на Белое море, где на мысе Картеж, на биостанции ЗИН АН СССР его ждали друзья-коллеги. А ещё он любил путешествовать, совершая велопоходы. Так, например, со своим другом, художником Ю.А. Захаровым (ныне протоирей о. Георгий) они однажды сели на велосипеды и уехали в Кирилловский район Вологодской области, чтобы полюбоваться архитектурой и росписями Кирилловского и Ферапонтова монастырей – жемчужин древнерусского искусства.

Всю жизнь Германа Александровича был увлечен живописью и как художник, пишущий акварелью, получил широкую известность и признание не только в среде коллег-учёных, но и многих ценителей живописи. Пейзажи, написанные им в разной манере и в разной тональности, тем не менее, всегда узнаваемы. Его работы объединяет одно удивительное качество – достаточно отойти от них на два-три метра и каким-то необъясним, чудесным образом они будто оживают и перед зрителем предстаёт уже не картина, а окошко в живой весенний, летний или осенний пейзаж. Вот эта способность вдохнуть жизнь в изображение и делает, собственно, из художника настоящего Живописца. Картины, которые он дарил друзьям и коллегам, оживляют стены их квартир и домов как в России, так и далеко за её пределами.

Основные публикации Г.А. Виноградова

1. Виноградов Г.А., Тагунов В.Б. Устройство для изучения влияния различных веществ на рыб и беспозвоночных в проточных условиях // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. С. 345.
2. Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. 1990. Вып. 57 (60), с. 3–28.
3. Виноградов Г.А., Шобанов Н.А. Особенности обмена натрия личинок рода *Chironomus* при различной солености рН среды // Эволюционная биохимия и физиология. 1990. Т. 26, № 3. С. 308–314.
4. Виноградов Г.А. Обмен кальция и натрия у рыб при вариации концентраций ионов алюминия, меди, кадмия, магния и водорода // Информ. бюл. Биология внутр. вод. 1992. № 91. С. 60–68.
5. Виноградов Г.А., Маврин А.С., Тагунов В.Б., Ершов И.Ю. Влияние кальция, магния и тяжелых металлов на молодь леща. Условия проведения эксперимента. // Биология внутр. вод: Инф. бюлл. 1992. № 91. С. 9–15.
6. Маврин А.С., Виноградов Г.А., Тагунов В.Б., Лапирова Т.Б., Ершов И.Ю., Микрякова Т.Ф. Влияние кальция, магния и тяжелых металлов на молодь леща *Abramis brama* L. Результаты исследований. // Биология внутр. вод: Инф. бюлл. 1992. № 91. С. 45–50.
7. Виноградов Г.А. Дилутерная система для проведения биотестов на отдельных гидробионтах и микроскопах в проточных условиях // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 86–91.
8. Виноградов Г.А., Уморин П.П., Клерман А.К. Экспериментальная оценка экологического риска при загрязнении водной среды токсическими веществами. Преимущества и основные методические подходы при использовании микро- и мезокосмов для решения экологических задач (Обзор проблемы) // Водн. ресурсы. 1999. Т. 26. № 3. С. 240–247.
9. Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 229 с.
10. Виноградов Г.А., Борисовская Е.В., Лапиров А.Г. Особенности обмена ионов кальция и магния у некоторых водных растений различных систематических групп // Журн. общей биол. 2000. Т. 61, № 2. С. 163–172.
11. Виноградов Г.А. Экологические аспекты ионной регуляции у пресноводных рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ. 2001. С. 203–215.
12. Виноградов Г.А., Маврин А.С., Березина Н.А. Классификация качества вод и донных отложений, их преимущества и недостатки // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль, 2001. С. 208–210.
13. Виноградов Г.А., Жариков Г.П., Березина Н.А., Лаптева Н.А., Клайн Н.П., Курбатова С.А., Маврин А.С. Разработка региональной классификации качества вод на основе мониторинга р. Которосль и ее притоков // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль, 2001. С. 210–221.
14. Виноградов Г.А., Березина Н.А., Лаптева Н.А. Разработка региональной концепции качества донных отложений в бассейне р. Которосль // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль, 2001. С. 221–230.
15. Маврин А.С., Быкова С.Н., Виноградов Г.А., Жуков Б.Ф. Структурно-функциональные преобразования микроперифитонных сообществ под влиянием биотических факторов. // Биология внутр. вод. 2001. № 4. С. 58–65.
16. Виноградов Г.А., Березина Н.А., Лаптева Н.А., Жариков Г.П. Использование структурных показателей бактерио- и зообентоса для оценки качества донных отложений (на примере водоемов Верхневолжского бассейна) // Водные ресурсы. 2002. Т. 29. № 3. С. 329–336.
17. Виноградов Г.А., Клайн Н.П. Оценка качества воды малых рек по содержанию хлорофилла // Биология внутр. вод. 2002. № 1. С. 56–61.
18. Виноградов Г.А., Мартемьянов В.И. Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha*: Эффект изменения рН и концентрации калия в воде // Биология внутр. вод. 2004. № 3. С. 82–85.
19. Виноградов Г.А., Мартемьянов В.И., Щеглова Н.Б. Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha*. Эффект изменения температуры воды // Биология внутр. вод. 2004. № 1. С. 48–52.
20. Vinogradov G.A., Stay F., Umorin P.P., Mavrin A.S., Klerman A.K., Koreneva E.A., Kurbatova S.A., Solntseva I.O., Vinogradova G.I. The effect of heavy metals and Chlorpyrifos, separately and in Combination, on a continuous flow mesocosm aquatic system // Problems of aquatic toxicology, biotesting and water quality management: Proc. Int. Symp. Borok, 1996. P. 148–161.
21. Mikryakov V.R., Lapirova T.B., Soltani, M., Mavrin A.S. and Vinogradov G.A. Influence of sublethal concentrations of some heavy metal salts (Hg, Cd and Cu) on the contents of lysozyme in tissues of sturgeon fingerlings (*Acipenser baeri*) // Bulletin of the European Association of Fish Pathologists. 2002. Vol. 22, № 1. P. 15–21.

Патенты и изобретения

1. Виноградов Г.А. Устройство для регулирования концентрации испытуемого вещества в растворителе // Изобретение. Авторское свидетельство № 112636, Бюллетень изобретений, 1984, № 44.
2. Виноградов Г.А. Автоматический дозатор для регулирования концентраций испытуемых веществ в жидкости // Комитет Российской Федерации по патентам и товарным знакам. Патент № 2037180 от 9.06.1995 г.

3. Виноградов Г.А. Экспресс-метод интегральной оценки качества среды обитания гидробионтов. Патент № 2074391 от 27.02.1997 г.

Основные гранты и контракты

1978–1990 гг. – участник проекта сотрудничества об охране окружающей среды СССР и США 02.02.13.

В рамках этого проекта разрабатывал следующие вопросы:

1) Токсичность аммония для рыб и ракообразных. Изучение механизмов токсичности (совместно с учеными США Р.В. Турстоном, Р. Руссо).

2) Токсичность низких pH воды для беспозвоночных и рыб. Изучение механизмов токсичности (совместно с учеными США Т.А. Хемингом, М. Хенри).

3) Изучение воздействия загрязняющих веществ на экспериментальные водные экосистемы - мезокосмы (совместно с учеными США Ф. Стеем).

Материалы этих исследований опубликованы и докладывались на международных симпозиумах.

1991–1995 гг. – научный руководитель проекта сотрудничества СССР и США в области охраны окружающей среды 02.02.41. “Биология и экология водных видов вселенцев. Дрейссена полиморфа”.

1992–1994 гг. – руководитель программы по заданию Минприроды РФ “Разработать методическое руководство по экспериментальной оценке комплексного воздействия загрязняющих веществ на водные экосистемы с использованием микро- и мезокосмов”.

1993–1994 гг. – руководитель проекта по заданию Минприроды РФ “Разработка экспресс-метода автоматизированного контроля качества природных и сточных вод с использованием перифитонных сообществ”.

1993–1994 гг. – руководитель программы по заданию Минприроды РФ “Подготовка руководства по использованию дилутерных устройств для полевого моделирования и прогнозирования ситуаций, связанных с загрязнением водных экосистем”.

1993–1995 гг. – руководитель проекта 11.1.8 “Разработать методы экспресс-оценки реакции водных экосистем на антропогенные нагрузки при помощи микрокосмов” по программе Минприроды РФ “Экологическая безопасность России”.

1995 г. – руководитель проекта по гранту N JIWI00 Международного научного Фонда Министерства науки и технической политики Российской Федерации и Российского Фонда фундаментальных исследований “Реакция водных организмов и их сообществ на лазерное излучение”.

1999 г. – руководитель проекта по гранту РФФИ N 98-011 “Биомониторинг и прогнозирование состояния экосистем Верхней Волги с использованием экспресс-методов структурного и функционального состояния анализа сообществ гидробионтов”.

В.Б. Вербицкий, А.С. Маврин



МИРЫ ЛАПКИНА

Валерий Вячеславович Лапкин вошел в историю института как один из крупнейших специалистов в области температурной адаптации рыб, ученый с широчайшим научным кругозором, биолог и физик в одном лице, настоящий рыцарь науки.

В.В. Лапкин родился 27 октября 1938 г. в г. Ашхабаде. В 1965 г. окончил Туркменский государственный университет по специальности “физик-магнетолог”. В 1966 г. поступил в аспирантуру, а в 1971 г. в Физическом институте им П.Н. Лебедева АН СССР успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему “Методы измерения и акустические исследования жидкостей на высоких и сверхвысоких частотах”. В 1972 г. В.В. Лапкин переехал в пос. Борок Ярославской обл., где и работал до последних дней жизни (2 января 1995 г.).

Он стремительно ворвался в незнакомую стихию биологии, которая оказалась для него невероятно увлекательной и захватывающей, навсегда сохранив этот неослабевающий интерес. Настоящий “генератор идей”, он был скован ограниченными возможностями экспериментальной базы и порой не успевал подкреплять свои гипотезы решающими опытами, забегая вперед, улетаая в мир смелых научных фантазий и прокладывая пути для новых исследований. Каждый, кому довелось работать

рядом с ним, становился участником этого грандиозного “мозгового штурма”. Круг научных интересов В.В. Лапкина был необычайно широк.

В начальный период своей деятельности в институте он специализировался в области изучения поведения и реакций рыб на физические раздражители, занимался разработкой способов локального управления поведением рыб в зонах водозаборных сооружений. В.В. Лапкиным (в сотрудничестве с Е.И. Извековым, Г.Н. Соболевым, В.А. Соколовым и другими коллегами) были проведены обширные экспериментальные исследования реакций чувствительности и устойчивости рыб к воздействию электрических полей постоянного и переменного тока, обнаружены возрастные, видовые и индивидуальные различия ответных реакций рыб в электрическом поле. Показано, что чувствительность рыб к переменному току существенно зависит от частоты стимуляции. При этом имеются оптимальные частоты раздражения, оказывающие наиболее сильное воздействие на организм. У взрослых особей многих пресноводных рыб спектральный максимум электровосприятия располагается в области частот порядка 100–200 Гц, независимо от ориентации особей относительно

силовых линий поля. Проведенный совместно с В.Р. Протасовым (ИЭМЭЖ РАН) сравнительный анализ частотных спектров воспринимаемых и излучаемых организмом рыб электрических полей показал их тесное соответствие. На этом основании была выдвинута гипотеза о релаксационном механизме электровосприятия и разрядной деятельности рыб, в соответствии с которой за оба процесса ответственны одни и те же структуры организма, а именно нервно-мышечные элементы. При этом повышенная чувствительность организма рыб к синусоидальному току определенной частоты определяется релаксационными процессами, связанными с поверхностной поляризацией частиц клеток и органоидов, а механизм образования электрических разрядов обусловлен деполяризацией тех же элементарных структур. Область максимальной энергии разрядов и наивысшей электрочувствительности организма является для данного релаксационного процесса характеристической, т.е. такой, где частоты воздействующего электрического сигнала совпадают с частотными возможностями живой системы.

Постоянно расширяющаяся область исследований В.В. Лапкина включала всестороннее изучение суточных и сезонных циклов жизнедеятельности пресноводных рыб. Совместно с коллегами им было открыто периодически возникающее на протяжении года явление спонтанного направленного движения молоди рыб, находящейся в замкнутом объеме воды, проанализированы процессы адаптации рыб умеренных широт к сезонному изменению температуры. Полученные физические знания и представления о методологии теоретического мышления позволили Валерию Вячеславовичу в новом ракурсе увидеть эти и многие другие биологические проблемы, для решения которых он привлекал такие общесистемные дисциплины, как термодинамика, кибернетика (теория автоматического управления и регулирования), теория информации, синергетика (теория самоорганизации), динамика нелинейных систем, комбинаторика и т.д. Для него словосочетание “системный подход” было не пустой декларацией, а живой основой и сущностью его мышления.

Применение широкого спектра перечисленных методов, почерпнутых из арсенала физических наук, определило тот неповторимый творческий почерк и своеобразие научного подхода Валерия Вячеславовича к исследованию проблемы температурной адаптации рыб – научного направления, которому он отдавал

львиную долю своих сил. Группой термальной экологии, которой В.В. Лапкин руководил в течение 20 лет, проведено широкое исследование сезонно-возрастной динамики термопреферендума и летальных температур карповых, окуневых и лососевых рыб, не имеющее пока аналогов в экспериментальной экофизиологии. В состав группы с самого начала ее существования входили В.К. Голованов и Г.Н. Соболев. Позднее к исследованиям подключились также А.М. Свирский, Е.И. Извеков, В.А. Соколов, В.И. Мартемьянов и Р.А. Запруднова. Большое влияние на формирование методологии этих исследований оказали работы выдающегося российского гидробиолога В.С. Ивлева, а также канадских физиологов Ф.Е.Дж. Фрая и Дж.Р. Бретта. К числу методических особенностей выполненных экспериментов следует отнести длительное (около двух недель) слежение за динамикой выбора оптимальной температуры в экспериментальных термоградиентных установках, а также изучение термоустойчивости рыб в широком диапазоне скоростей нагрева – от 0.042 до 60°C/ч.

Принципиальное значение для всего комплекса проведенных исследований имел эффективный перенос понятия переходного процесса из теории автоматического управления в сферу термэкологических исследований. При этом весьма продуктивным оказался взгляд на процесс выбора оптимальной температуры в гетеротермальных условиях как на переходный процесс. Дело в том, что в начальный период пребывания в температурном градиенте распределение особей зависит от их состояния, обусловленного предшествующей термальной акклимацией. Только после некоторого промежутка времени, достаточного для переакклимации животных к новым условиям, их распределение приобретает стабильный характер. Поэтому представление о выборе температуры как о переходном процессе позволило выбрать единственно верный методологический подход к проведению экспериментов – постановку длительных (хронических) опытов, которые дают возможность вести непрерывное наблюдение за течением переходного процесса и оценивать стабильный уровень термопреферендума – зону окончательно избираемой температуры. Это позволило коллективу не только точнее определить значения оптимальных температур и классифицировать наблюдаемые стереотипы терморегуляционного поведения, но, кроме того, изучить характеристики этого поведения в зависимости от температуры акклимации и других факторов внешней среды.

Одна из наиболее существенных закономерностей температурной адаптации, установленных группой термоэкологии под руководством В.В. Лапкина, – выделение у рыб двух принципиально различных типов термоадаптации (одноуровневого и двухуровневого), которые различаются числом сезонных уровней температурного оптимума. У “одноуровневых” видов и молодь, и взрослые особи на всем протяжении года независимо от температуры акклимации выбирают практически одни и те же значения температуры. У рыб со вторым типом адаптации в течение года прослеживается два дискретных уровня избираемой температуры: летний и зимний. Переключение с одного избираемого уровня на другой происходит по типу триггерного механизма и управляется изменением температуры акклимации при участии некоторых других факторов экзогенной и эндогенной природы. У одних видов двухуровневых рыб подобное поведение обнаруживает только молодь, у других – половозрелые особи, у третьих – обе указанные возрастные категории.

Было выдвинуто предположение, что у рыб с единственным избираемым уровнем весь температурный интервал жизнедеятельности обслуживается одним набором изоферментов, а акклимация осуществляется преимущественно за счет количественной стратегии адаптации, связанной с изменением концентрации изотимов, а также за счет модуляции их активности. Поэтому данный тип термоадаптации можно охарактеризовать как количественно-модуляционный или непрерывный. У “двухуровневых” же видов рыб ведущую роль, по мнению В.В. Лапкина, должна играть качественная стратегия биохимической адаптации, которая определяется наличием двух разных изоферментных ансамблей. Один из них работает в низкотемпературной, а другой – в высокотемпературной области. Внутри каждого из рассматриваемых поддиапазонов может осуществляться более тонкая подстройка метаболических процессов к текущим температурным условиям. Для этого используются уже элементы количественной и модуляционной стратегий. Поэтому подобный тип термоадаптации был назван качественно-количественно-модуляционным или дискретным.

Исследования в области термоустойчивости рыб показали, что наиболее отчетливо сезонная динамика летальных температур прослеживается при достаточно высоких скоростях термального воздействия ($5\text{--}60^\circ\text{C}/\text{ч}$). Сезонные колебания термоустойчивости, определяемые при медленном изменении температу-

ры (со скоростью $0.042^\circ\text{C}/\text{ч}$), имеют значительно меньшую амплитуду и проявляются в неполной реализации потенциальной холодоустойчивости организма в летний период и теплоустойчивости – в зимний, несмотря на равенство акклимационных температур. Проведенные исследования позволили разграничить вклад, вносимый в общую термоустойчивость организма, с одной стороны, процессами акклимации, осуществляющимися за одну–две недели, а с другой стороны – более продолжительными внутренними циклами, не связанными напрямую с изменениями температуры в природной среде.

Наряду с изучением сезонных и суточных особенностей температурной адаптации В.В. Лапкин придавал большое значение исследованию возрастных изменений термальных требований рыб. Было установлено, что температурный диапазон толерантности рыб, наиболее узкий на ранних этапах развития (в эмбриональном и личиночном периодах), расширяется у мальков и занимает промежуточное положение в репродуктивном периоде. Аналогичным образом, значения оптимальной температуры рыб имеют тенденцию к повышению в процессе эмбрионального и личиночного развития, достигая максимальной величины в мальковом периоде. В дальнейшем избираемая температура у рыб с одним сезонным оптимумом поддерживается на достигнутом уровне или испытывает некоторое снижение. У “двухуровневых” рыб наблюдается не только более глубокое снижение значений термопреферендума в ходе созревания, но и формирование дополнительного низкотемпературного уровня, соответствующего зимнему термическому режиму водоемов. При этом у одних видов рыб нижний температурный оптимум проявляется уже в первую зиму, а у других – только после полового созревания. Обнаруженные закономерности термоадаптационных характеристик получили убедительное объяснение с позиций термодинамического и информационного подходов.

Привлечение термодинамики к анализу сезонно-возрастной динамики избираемых и летальных температур позволило В.В. Лапкину разработать понятия устойчивых и неустойчивых стационарных состояний организма, которые помогли глубже понять сущность изучаемых явлений. При этом область избираемых температур рассматривалась как устойчивое стационарное состояние организма, или аттрактор (т.е. притягивающее множество значений). В случае одноуровневых рыб живая система имеет один аттрактор, а в случае

двухуровневых – две области притяжения, куда животные устремляются, если предоставить им право свободного выбора температурных условий. Во всех прочих температурных областях внутри зоны толерантности объекта его состояние также может считаться стационарным, поскольку оно может поддерживаться в течение длительного промежутка времени, но менее устойчивым по сравнению с оптимальным состоянием. За пределами же толерантного диапазона, в зоне резистентности, где жизненно важные параметры непрерывно изменяются, состояние организма является нестационарным. Предложенный подход дает возможность использования количественных и качественных параметров, разработанных в термодинамике нелинейных необратимых процессов, для характеристики и моделирования поведения рыб в гетеротермальной среде.

Эффективным средством анализа температурной адаптации для В.В. Лапкина служил также информационный подход, одним из узловых моментов которого является понятие структурно-функционального разнообразия. Валерий Вячеславович применил это понятие, которое в биологии обычно используется по отношению к системам надорганизменного уровня, для характеристики особи. В частности, внутреннее разнообразие индивида можно количественно оценить на основе спектра синтезируемых макромолекул. Отсюда был предложен новый критерий температурного оптимума – количество изоферментов, действующих в разных температурных областях.

В.В. Лапкин внес весомый вклад в разработку принципа биологической оптимальности, развивая представления известного российского эколога В.С. Ивлева об эколого-физиологическом оптимуме. В.В. Лапкин разработал комплекс критериев, отличающих зону температурного оптимума пойкилотермных животных от других температурных областей. Оптимальным состояниям живых систем соответствуют локальные экстремумы ряда интегральных параметров или функционалов. К числу таких функционалов в поведенческом аспекте можно отнести частоту встречаемости объекта, которая достигает максимума в области избираемых температур. В энергетическом отношении это запас свободной энергии, определяемый разностью между максимальным и стандартным обменом особи. Кроме того, оптимальная область температур характеризуется наибольшим быстродействием, или функциональной подвижностью системы, максимальным структурно-функциональным разнообразием, а также минимальными значе-

ниями числа морфофункциональных дефектов и показателя флуктуирующей асимметрии.

В.В. Лапкиным было выдвинуто предположение о том, что наиболее быстрый рост рыб должен наблюдаться в условиях свободного выбора ими необходимых температурных условий, причем, не только в сравнении с постоянным, но и с колебательным температурным режимом. Впоследствии эта идея нашла блестящее экспериментальное подтверждение в работах московских ихтиологов школы А.С. Константинова — В.В. Здановича, В.А. Кузнецова и др.

Большой интерес у В.В. Лапкина вызвали внутри- и межвидовые особенности отношения рыб к температуре, проблемы внутрипопуляционной изменчивости термоадаптационных показателей. В частности, обнаруженные индивидуальные различия в терморегуляционном поведении плотвы Рыбинского водохранилища он пытался связать с существованием в водоеме двух экологических морф этого вида рыб – прибрежной (растительной) и глубоководной (моллюсковой).

Неотъемлемым элементом комплексного исследования температурной адаптации В.В. Лапкин считал выяснение физиолого-биохимических механизмов термоадаптационных процессов и привлек к этой работе коллег-физиологов – В.И. Мартеньянова и Р.А. Запруднову. В ходе исследований был выявлен ряд физиологических показателей – коррелятов оптимального состояния. Так, изучение динамики ионного обмена между эритроцитами и плазмой крови рыб, инкубируемой при различных температурах, показало, что “продолжительность жизни эритроцитов”, определяемая длительностью сохранения работоспособности клеточных мембран, достигает максимума в области избираемых температур. Эксперименты по влиянию температуры акклимации на осмолярность крови карпа показали, что помимо главного минимума, отвечающего избираемой температуре 32°C, наблюдаются локальные экстремумы при температурах порядка 4 и 16°C. Эти температурные области, не фиксируемые поведенческими методиками, рассматривались как дополнительные оптимальные уровни (“подуровни”). На основе полученных данных были разработаны и апробированы две новые методики определения оптимальных температур.

Большое значение В.В. Лапкин придавал разработке классификации температурных свойств у представителей класса рыб, поскольку правильная классификация фактически представляет собой первый этап на пути к

воссозданию картины эволюции температурных адаптаций. Сущность предложенного метода классификации заключается в разбиении всего множества видов рыб, рассматриваемого в качестве целостной системы, на две основные группы, различающиеся по типу термоадаптационной стратегии, которая может быть одноуровневой (непрерывной) или двухуровневой (дискретной). Дальнейшую классификацию рыб внутри выделенных групп предлагалось производить в соответствии со степенью их экологической валентности по отношению к температурному фактору. Всего было выделено 4 группы видов рыб, характеризующихся последовательным расширением температурного диапазона жизнедеятельности: ультрастенотермные, стенотермные, эвритермные и “термонеутральные” (условное рабочее название). Характеристика вида в пространстве двух различных признаков (тип стратегии и экологическая валентность), дающая более полное представление об изучаемом объекте, позволила выдвинуть ряд гипотез о происхождении и эволюционных связях выделенных групп.

В последние годы, используя экспериментальные данные и анализ литературы, В.В. Лапкин плодотворно работал над обобщением собранного материала. Особое внимание он уделял разработке теории температурной адаптации пойкилотермных животных и методологических подходов к исследованию их термоадаптационных свойств, а также вопросам эволюции и самоорганизации биосистем на примере класса рыб, занимался созданием оригинальной биоэнергетической модели онтогенеза позвоночных (совместно с Е.И. Извековым). При этом принципиально новым и результативным стало рассмотрение онтогенеза позвоночных животных в качестве переходного процесса – по аналогии с переходными процессами в системах автоматического управления.

Не удовлетворяясь простым накоплением фактов, главной своей целью В.В. Лапкин считал научное объяснение наблюдаемых явлений, и в первую очередь, построение общей теории термоадаптации рыб, дающей ответ на вопрос о происхождении различных типов адаптации в ходе эволюции. Более того, он пытался понять логику развития Вселенной. Это были попытки не столько построить теорию эволюции в строгом математически формализованном виде, сколько стремление найти общие философско-методологические принципы и закономерности, одинаково свойственные сложным саморазвивающимся системам

различного уровня организации. В том, что такие общие законы существуют, он не сомневался и в одной из своих последних работ «Принципы самоорганизации и жизненные циклы рыб» попытался сформулировать ряд ключевых принципов функционирования и развития сложных систем различной природы.

В то же время В.В. Лапкина всегда интересовала возможность реализации обнаруженных закономерностей на практике. В начале работы в Борке им были предложены новые методы управления поведением рыб, основанные на комплексном использовании нескольких раздражителей (термоакустический способ отпугивания рыб, комбинация воздушно-пузырьковой завесы с электрическим полем и т.д.). Не ослабевал интерес Валерия Вячеславовича к изобретательской деятельности и в последующие годы, когда им с коллегами были разработаны способы выращивания рыб в условиях искусственно созданного градиента температур и определения сроков миграции рыб на основе их спонтанных круговых движений в замкнутом пространстве, запатентован физиологический метод определения оптимальных температур у подвижных холонокровных животных. Многие из этих оригинальных разработок были высоко оценены специалистами и использованы в практике аквакультуры и рыбного хозяйства. В.В. Лапкин получил 8 авторских свидетельств, был награжден бронзовой медалью ВДНХ по результатам экспозиции 1976 г. На протяжении ряда лет он возглавлял созданный в Институте патентный отдел, помогая сотрудникам в составлении заявок на получение авторских свидетельств на изобретения, в оформлении рационализаторских предложений.

В.В. Лапкин с коллегами (В.К. Головановым и А.М. Свирским) успешно сотрудничал с гидробиологами Финляндии, был постоянным участником и докладчиком российских совещаний по экологической энергетике и поведению животных, экологической физиологии и биохимии рыб. В 1985 г. ему было присвоено звание старшего научного сотрудника по специальности “биофизика”, он – автор и соавтор 70 научных работ, в том числе изданных за рубежом.

Особую актуальность экспериментальные данные, концепции и практические разработки В.В. Лапкина приобретают в наши дни, когда к усиливающимся глобальным изменениям климата присоединяется локальное тепловое загрязнение пресноводных экосистем, особенно в районах сброса подогретых вод ГРЭС и АЭС. В этом плане результаты его ис-

следований и сегодня представляют существенный интерес для нормирования уровней тепловой нагрузки на водоемы, прогнозирования изменений в видовом составе ихтиофауны и продуктивности рыбных сообществ. Многие идеи Валерия Вячеславовича, к сожалению, до сих пор остаются невостребованными, возможно, потому, что их понимание требует такого же широкого научного кругозора и готовности воспринимать любую свежую мысль, какими обладал он сам.

В.В. Лапкин был принципиальным чело-

веком, упорным и мужественным в достижении поставленных научных целей, он неоднократно принимал участие в выработке важных для института коллективных решений. Погруженный в размышления о сложнейших научных проблемах, он всегда оставался выше карьерных соображений и интриг, мелких дрязг и пустой суеты. Вся его жизнь, целиком посвященная любимому делу, полная исследовательского азарта, исканий и творчества – живой пример беззаветного служения науке, науке с большой буквы.

Список важнейших публикаций

Лапкин В.В., Зайцев К.Н. Реакция рыб на электрическое поле различной частоты // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30. С. 17–19.

Лапкин В.В., Малинин Л.К., Амперонский В.Ю. О видовых и индивидуальных различиях реакций рыб в постоянном электрическом поле // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30. С. 17–19.

Малинин Л.К., Лапкин В.В., Рукавицын Г.И. Чувствительность неэлектрических рыб к постоянным электрическим полям // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30. С. 19–21.

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

Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Сезонная динамика избираемых температур рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Л., Наука, 1978. Вып. 32(35). С. 151–167.

Лапкин В.В. Годовая цикличность жизнедеятельности рыб умеренных широт с позиций термодинамики // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. Вып. 5 (118). С. 782–792.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Сопов Ю.Н. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58, Вып. 11. С. 1659–1670.

Лапкин В.В. Переходные процессы в онтогенезе как характеристика изменений устойчивости животных к внешним воздействиям // Термодинамика и кинетика биологических процессов. М., Наука, 1980. С. 339–345. (Lapkin V.V. Transition processes in ontogenesis as characteristics of changes in the stability of animals to external influences // Thermodynamics and kinetics of biological processes. Berlin, New York. Walter de Gruyter. 1983. P. 453–460.)

Лапкин В.В., Протасов В.Р. О механизме генерирования и восприятия электрических сигналов неэлектрическими рыбами // Новое в гидробионике. М., Наука, 1980. С. 7–9.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб // Зоол. журнал. 1981. Т. 60, Вып. 12. С. 1792–1801.

Иванова М.Н., Лапкин В.В. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 55. С. 37–41.

Лапкин В.В., Поддубный А.Г., Свирский А.М. Термоадаптационные особенности рыб умеренных широт // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, Вып. 2. С. 228–237.

Лапкин В.В. Принцип оптимальности и температурные условия существования животных // Термодинамика и регуляция биологических процессов. М., Наука, 1984. С. 164–173. (Lapkin V.V. Optimal principle and temperature conditions for the existence of animals // Thermodynamics and regulation of biological processes. Berlin, New York. Walter de Gruyter. 1985. P. 275–288.)

Извеков Е.И., Лапкин В.В. Спектральные особенности электровосприятия в онтогенезе неэлектрических рыб // Электрические свойства гидробионтов. М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. С. 81–92.

Лапкин В.В., Извеков Е.И., Соколов В.А. Возрастная динамика чувствительности и устойчивости рыб к полю электрического тока // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., Наука, 1987. С. 232–249.

Лапкин В.В., Поддубный А.Г., Свирский А.М. Сезонные изменения поведения рыб при плотной посадке // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29, Вып. 1. С. 171–172.

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. Тр. ИБВВ АН СССР. Рыбинск, 1990. Вып. 60 (63). С. 37–85.

Лапкин В.В., Извеков Е.И. Принципы самоорганизации и жизненные циклы рыб // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115, Вып. 4. С. 483–488.

Е. И. Извеков, В. К. Голованов, А. М. Свирский

Научное издание

*В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая, О. Г. Виноградова, Р. А. Запруднова, В. К. Голованов,
Е. И. Извеков, Е. А. Коренева, В. В. Крылов, С. А. Курбатова, А. С. Маврин, О. А. Мальшиева,
В. И. Мартемьянов, Н. С. Некрутов, В. А. Непомнящих, Е. А. Осипова, В. В. Павлова,
Н. А. Панкова, А. К. Смирнов, Е. С. Смирнова, И. А. Столбунов*

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Труды ИБВВ РАН, 2017, вып. 78(81)

Подписано в печать ??????????. Формат 60x90 1/8.
Усл. печ. л. 27,50. Заказ № ????. Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии ООО "Филигрань"
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91. тел. (4852) 98-27-05, pechataet@bk.ru