

УДК 597.08.591.9

ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИХТИОФАУНЫ ТЕРМАЛЬНОГО УРОЧИЩА ПЫМВАШОР (БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА, НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ)

© 2020 г. А. П. Новосёлов^{1, *}, О. В. Аксёнова^{1, 3}, И. Н. Болотов^{1, 2},
Н. Г. Скютте¹, В. В. Ануфриев¹, М. В. Сурсо¹

¹Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН – ФИЦКИА РАН, Архангельск, Россия

²Северный (Арктический) федеральный университет – САФУ, Архангельск, Россия

³Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 14.06.2019 г.

После доработки 27.08.2019 г.

Принята к публикации 17.10.2019 г.

Ихтиофауна исследованных ручьёв термального урочища Пымвашор включает шесть видов из шести семейств, ядро ихтиоценоза формируют три вида – европейский хариус *Thymallus thymallus*, обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* и усатый голец *Barbatula barbatula*. Распределение рыб имеет хорошо выраженные особенности как в пространственном, так и в сезонном аспектах. Обитающие в водоёмах термального урочища рыбы относятся к двум пресноводным фаунистическим комплексам с преобладанием видов бореального предгорного комплекса; по характеру питания распределяются на три группы: бентофаги, хищники и эврифаги. Преобладают виды, откладывающие икру на каменисто-галечный и песчаный субстрат поздней весной и в начале лета. По хозяйственному статусу три вида рыб являются непромысловыми; обыкновенный подкаменщик занесён в региональную Красную книгу Ненецкого автономного округа.

Ключевые слова: термальное урочище Пымвашор, видовое разнообразие, пространственное и сезонное распределение, фаунистические комплексы, характер питания и воспроизводства.

DOI: 10.31857/S0042875220040153

В условиях длительного ухудшения среды обитания проблема инвентаризации рыбного населения становится особо актуальной, а информация о составе ихтиофауны может быть использована при разработке общероссийских и региональных программ по изучению и сохранению биологического разнообразия (Решетников, Шатуновский, 1997; Соколов, Решетников, 1997). Кроме того, уточнённые данные региональных каталогов рыб могут служить основой при составлении полного списка рыб континентальных водоёмов России.

В литературе описано немало примеров обитания рыб при довольно высоких значениях температуры – до 32–40°C (Болотов и др., 2016). Среди пресноводных рыб наряду с видами, использующими сравнительно узкие температурные диапазоны, существуют и виды, показывающие широкие интервалы конечной избираемой температуры. Результаты комплексных исследований влияния термоградиента на поведение, питание и физиологические адаптации рыб в естествен-

ных и искусственных условиях представлены в целом ряде публикаций (Brown, Feldmeth, 1971; Поддубный и др., 1978; Голованов, Базаров, 1981; Голованов, Линник, 1981; Goolish, Adelman, 1984; Пономарев, 1991, 1995; Голованов, 1996, 2003, 2012; Малинин и др., 1996; Свирский, 1996; Голованов и др., 2005, 2012; Kishi et al., 2005; Bohlen et al., 2008; Darveau et al., 2012; Akbarzadeh, Leder, 2016; Goebel et al., 2017). В то же время анализ научной литературы показал ограниченность информации о видовом разнообразии и состоянии ихтиофауны в условиях разгружающихся гидротерм вблизи выходов термальных вод (Болотов и др., 2016).

Наиболее необычны и эффективны гидротермальные системы в условиях высоких широт, где теплообеспеченность ландшафтов крайне низка в силу зональных причин. Для таких водотоков характерно повышение минерализации (до 180 мг/дм²), которое особенно заметно в период зимней межени, что обусловлено участием грунтовых и подземных вод в питании

поверхностных вод (Власова, 1962). Информация об обитающей в них ихтиофауне в литературе практически отсутствует, за исключением опубликованных кратких сведений о рыбах (Аксёнова, 2013) и питания европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Болотов и др., 2012), обитающих в водотоках урочища Пымвашор.

Урочище Пымвашор является единственным на территории материковой Европы местом выхода минерально-термальных источников, расположенным за Полярным кругом (Функционирование ..., 2011). С 2000 г. урочище имеет статус памятника природы регионального значения, который включает в себя комплекс из восьми минерально-термальных источников со среднегодовой температурой воды от 16.0 до 28.5°C, и это при том, что температура пресных карстовых вод в этом районе обычно не превышает 2–3°C. На протяжении всей зимы даже при сильных морозах источники и зоны их впадения в ручей остаются свободными ото льда и снега. В этой связи данные по видовому составу, экологическому разнообразию и биологическим особенностям рыб, обитающих в гидротермальной системе ручья Пымвашор, представляют определённый научный интерес.

Цель исследования – изучить видовой состав и экологические особенности ихтиофауны термального урочища Пымвашор в термальном ручье Горячий и на двух участках руч. Пымвашор (ниже и выше впадения термальных источников).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Урочище Пымвашор расположено в юго-восточной части Ненецкого автономного округа на восточной окраине Большеземельской тундры в долине руч. Пымвашор недалеко от его впадения в р. Адзьва (правый приток р. Уса, бассейн р. Печора) (67°09' с.ш. 60°51' в.д.) (рисунок, а). Протяжённость руч. Пымвашор составляет 21 км, ширина на отдельных участках достигает 20–30 м; скорость течения – 0.3–0.5 м/с, глубина варьирует от 0.2 м на перекатах до нескольких метров в омутах на поворотных участках ручья, в районе урочища средняя глубина ручья 0.5 м; дно каменистое, местами песчаное, на перекатах галечниковое; среднегодовая температура воды 5°C (Ресурсы ..., 1972). В пределах урочища отмечено три участка с местами впадения в руч. Пымвашор термальных вод (Функционирование ..., 2011) (рисунок, б). Наиболее протяжённым из всех термальных водотоков, впадающих в руч. Пымвашор, является руч. Горячий. Его длина составляет 45.5 м, ширина – 0.3–1.7 м, глубина – 0.05–0.50 м, средняя скорость течения – 0.3 м/с; дно песчано-каменистое.

Материал для изучения ихтиофауны водотоков термального урочища Пымвашор собирали в

течение шести лет в разные сезоны: в июле (2009, 2013 и 2014), августе–сентябре (2010 и 2012), ноябре 2009 г. и декабре 2011 г. Рыб отлавливали крючковой снастью, ставными сетями с размером ячеи 24–40 мм и сачком на трёх участках (рисунок, б). В термальном руч. Горячий (участок № 1) температура воды в период наших исследований варьировала от 15.6–19.5° зимой до 20.0–25.8°C летом. В руч. Пымвашор в 500–1000 м ниже впадения всех термальных источников (участок № 2) среднегодовая температура воды вследствие влияния термальных вод на несколько градусов выше зональной, зимний ледостав отсутствует; на участке № 3, расположенном на 100–500 м выше места впадения термальных ручьёв – типичные зональные условия, среднегодовая температура воды ~5°C, длительный зимний ледостав. В период исследований температура воды в руч. Пымвашор на участке ниже впадения термальных ручьёв зимой в среднем составляла 5.5°C, летом – 22.0°C, на участке выше термальных зон – соответственно 1.0 и 18.2°C. Всего за период исследований выловлено 202 экз. разных видов рыб.

Таксономический статус рыб, а также тип питания и размножения рыб (нерестовый субстрат и сроки откладки икры) приводятся в соответствии с “Атласом пресноводных рыб” (2002) и справочным пособием “Рыбы России в системе мировой фауны” (Романов, 2010); принадлежность к фаунистическим комплексам – по Никольскому (1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования установлено, что рыбное население руч. Пымвашор представлено шестью видами рыб из шести семейств (табл. 1). Все они являются туводными реофильными видами, не совершающими протяжённых миграций и привязанными к определённым речным биотопам.

Ядро ихтиофауны (95.5% общего числа выловленных рыб) составляют три вида – европейский хариус, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* и усатый голец *Barbatula barbatula*; остальные виды рыб (ёрш *Gymnocephalus cernua*, подкаменщик *Cottus gobio* и щука *Esox lucius*) в контрольных уловах встречались единично (табл. 2). В руч. Горячий было выловлено лишь три вида рыб, среди них доминировал голяк (74.0%), доля гольца составила 23.3%, а хариуса – лишь 2.7%. В руч. Пымвашор ниже впадения в него термального источника отмечены все шесть видов рыб, среди которых по численности преобладал хариус (82.4%); на участке, расположенном выше впадения термального источника, доля хариуса в выборке возросла до 92.2%, а голяк, ёрш и подкаменщик были представлены по 1 экз.

Пространственное распределение всех видов рыб различается (табл. 2). Хариус встречался пре-

Таблица 1. Состав ихтиофауны в водоёмах термального урочища Пымвашор

Таксон	Ручей, номер участка		
	Горячий	Пымвашор	
	1	2	3
Thymallidae – хариусовые			
<i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758) – европейский хариус	+	+	+
Cyprinidae – карповые			
<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный голянь	+	+	+
Balitoridae – балиториевые			
<i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) – усатый голец	+	+	–
Percidae – окунёвые			
<i>Gymnocephalus cernua</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ёрш	–	+	+
Cottidae – рогатковые			
<i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенный подкаменщик	–	+	+
Esocidae – щуковые			
<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758) – щука	–	+	–

Таблица 2. Пространственное распределение рыб в водотоках термального урочища Пымвашор

Вид	Ручей, номер участка						Всего	
	Горячий		Пымвашор					
	1		2		3			
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Европейский хариус	2	2.7	75	82.4	35	92.2	112	55.4
Обыкновенный голянь	54	74.0	7	7.7	1	2.6	62	30.7
Усатый голец	17	23.3	2	2.2	–	–	19	9.4
Обыкновенный ёрш	–	–	5	5.5	1	2.6	6	3.0
Обыкновенный подкаменщик	–	–	1	1.1	1	2.6	2	1.0
Щука	–	–	1	1.1	–	–	1	0.5
Число рыб	73		91		38		202	

имущественно в руч. Пымвашор, причём в два раза чаще на участке, расположенном ниже впадения руч. Горячий, чем на участке, находящемся выше термальных зон (66.9 против 31.3%); в руч. Горячий выловлены лишь 2 экз. (1.8%). По голянью наблюдалась обратная картина: 54 из 62 особей (87.0%) были выловлены в руч. Горячий, значительно меньше на участке руч. Пымвашор ниже его впадения (11.3%) и лишь 1 экз. (1.7%) на участке выше его впадения. Та же тенденция характерна и для усатого гольца – соответственно 89.5 и 10.5% (на участке выше термальных зон он отмечен не был). Ёрш чаще

встречался ниже впадения термальных источников, чем выше места их впадения (83.3 против 16.7%). По 1 экз. подкаменщика выловлено в руч. Пымвашор выше и ниже впадения в него термального источника. Единственная особь щуки отмечена в улове на участке ниже впадения руч. Горячий.

Особенности распределения рыб отражают характер среды их обитания, обуславливая успешность их выживания, питания и воспроизводства. При этом одно и то же место обследуемого водотока в разные сезоны может представлять собой крайне отличающиеся друг от друга биотопы

Таблица 3. Сезонное распределение рыб в водотоках термального урочища Пымвашор

Вид	Ручей, номер участка						Всего	
	Горячий		Пымвашор					
	1		2		3			
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Летне-осенний период (июль–сентябрь)								
Европейский хариус	2	2.7	35	72.8	30	91.0	67	43.5
Обыкновенный голянь	54	74.0	7	14.6	1	3.0	62	40.2
Усатый голец	17	23.3	2	4.2	–	–	19	12.3
Обыкновенный ёрш	–	–	2	4.2	1	3.0	3	2.0
Обыкновенный подкаменщик	–	–	1	2.1	1	3.0	2	1.3
Щука	–	–	1	2.1	–	–	1	0.7
Число рыб	73		48		33		154	
Температура, °С	20.0–25.8		13.3–22.0		8.2–18.2			
Зимний период (ноябрь–декабрь)								
Европейский хариус	–	–	40	93.0	5	100	45	93.8
Обыкновенный ёрш	–	–	3	7.0	–	–	3	6.2
Число рыб	–		43		5		48	
Температура, °С	15.6–19.5		5.5–5.9		1.0–1.1			

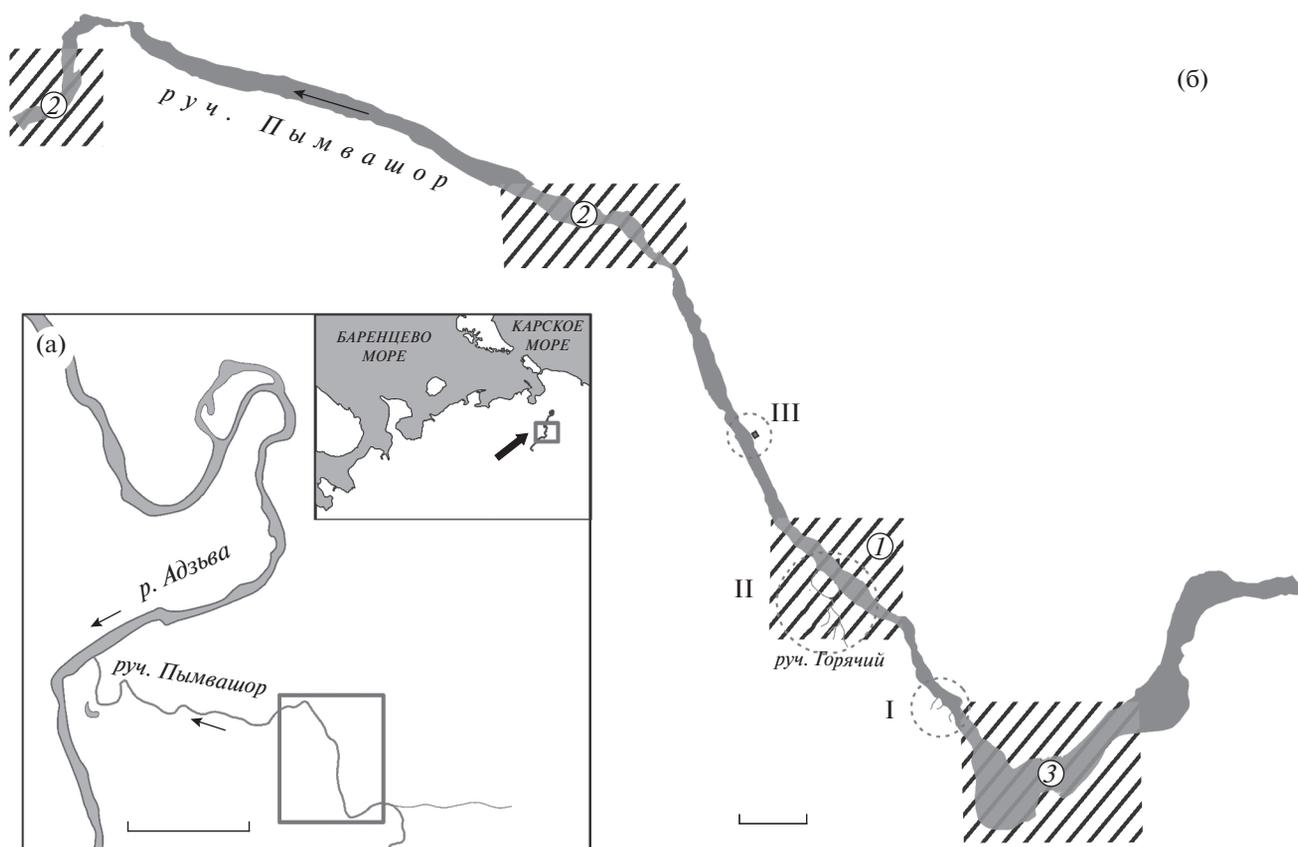
(Павлов, Мочек, 2009). В сезонном аспекте (вегетационный период открытой воды и подлёдный зимний период) распределение рыб в водотоках термального урочища Пымвашор существенно различалось. Если в период открытой воды рыбы встречались на всех трёх обследованных участках и в уловах отмечены все шесть видов, то в зимний период в руч. Горячий рыбы не были обнаружены, а в руч. Пымвашор отмечены только хариус и ёрш (табл. 3). Причём ёрш присутствовал только в уловах на участке ниже впадения термального источника (3 экз., или 7%). В летне-осенний период в водоёмах термального урочища Пымвашор в составе уловов в равной степени преобладали хариус (43.5% числа всех выловленных рыб) и голянь (40.2%), третью позицию занимал усатый голец (12.3%). Пространственное распределение рыб и соотношение особей разных видов на обследованных участках практически аналогичны описанным выше (табл. 2), за исключением некоторого снижения степени доминирования хариуса и соответствующего повышения долей голяня и гольца (табл. 3)

По классификации Никольского (1980) все обитающие в водах термального урочища Пымвашор рыбы относятся к двум фаунистическим комплексам – бореальному равнинному и бореальному предгорному. Хариус, голянь, усатый го-

лец и подкаменщик (4 вида, или 67%) относятся к бореальному предгорному комплексу; щука и ёрш (33%) – к бореальному равнинному комплексу.

По преимущественному характеру питания обитающие в водоёмах термального урочища Пымвашор виды рыб распределяются на три группы: узкоспециализированное питание зообентосом (ёрш), хищничество (щука) и эврифагия (хариус, голянь, усатый голец и подкаменщик). Эврифаги, как правило, имеют широкий пищевой спектр с преимущественным потреблением того или иного вида корма. Деление ихтиофауны на вышеуказанные группы достаточно условно и характеризует лишь общие пищевые предпочтения. Фактически пищевые спектры практически всех видов рыб выходят за рамки доминирующих групп кормовых объектов. Кроме того, мелкие формы зоопланктона потребляет молодь практически всех видов рыб на ранних этапах онтогенеза.

Хариус и щука нерестятся весной; голянь, ёрш, усатый голец и подкаменщик – поздней весной и в начале лета. По типу нерестового субстрата все выявленные виды рыб используют для откладки икры определённый субстрат (лито-, псаммо- и фитофилы). Хариус, голянь, ёрш и подкаменщик (4 вида, или 67%) откладывают икру на каменистые и каменисто-песчаные участки дна; щука и усатый голец



Расположение района исследований (а) и схема урочища Пымвашор (б) с обозначением участков отбора проб (З) в ручьях Горячий (1) и Пымвашор ниже впадения термальных ручьёв (2) и выше термальных зон (3); I–III – термальные зоны, (←) – направление течения. Масштаб: а – 1 км, б – 100 м.

(33%), предпочитают откладывать икру на растительный субстрат (залитая водная растительность, корневища или отмершие растения).

По хозяйственному статусу лишь щука и ёрш (33%) относятся к промысловым видам рыб; хариус (17%) является востребованным объектом спортивного и любительского рыболовства; голянь, усатый голец и подкаменщик (50%) не представляют интереса для промысла.

Особо следует отметить обыкновенного подкаменщика, занесённого в Красные книги Республики Коми (2009) и Ямало-Ненецкого автономного округа (2010) со статусом “категория 2”. Согласно существующей нормативно-методической базе, все виды растений и животных, включённые в Красную книгу Российской Федерации, также должны быть включены и в Красную книгу субъекта Федерации, на территории которого они встречаются. По данному формальному признаку в Красную книгу Ненецкого автономного округа (2006) и был занесён подкаменщик с дополнительной категорией 7 – как вид, которому на территории НАО исчезновение не угрожает (Новоселов, 2015). Кроме того, в семустье-нерестовых

реках северного региона численность подкаменщика, как правило, высока, и он является трофическим конкурентом молоди атлантического лосося *Salmo salar* в его речной период жизни (Студенов, Новоселов, 2000). Принимая во внимание его высокую численность и высокую устойчивость к загрязнению среды обитания, занесение обыкновенного подкаменщика в число редких и нуждающихся в особой охране видов представляется необоснованным (Королев, 2003).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю благодарность за помощь в сборе материала и организации экспедиционных выездов О.Н. Беспалому, К.Г. Боголицыну, Б.Ю. Филиппову, А.В. Калашникову, администрации НАО и Архангельской области, коллективу “Коми-авиатранс” (г. Инта, г. Воркута и г. Усинск).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания № АААА-А19-119011690119-9

и проекта № FSRU-2020-005, программы Президиума РАН № 0409-2018-0152 (№ АААА-А18-118012390198-5), УрО РАН № 18-4-4-8 (№ АААА-А17-117122890059-1), а также при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00066.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксёнова О.В. 2013. Структура населения гидробионтов и элементы пищевой сети в условиях гидротермальной экосистемы (на примере урочища Пымвашор в Полярном Предуралья): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 18 с.
- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. 2002 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 382 + 254 с.
- Болотов И.Н., Новосёлов А.П., Беспалая Ю.В., Усачёва О.В. 2012. Питание европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Salmoniformes: Thymallidae) в раннезимний период в ручье Пымвашор (субарктическая гидротермальная система) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 256–260.
- Болотов И.Н., Аксёнова О.В., Беспалая Ю.В., Спицын В.М. 2016. Эндемизм фауны пресноводных рыб в геотермальных регионах: обзор молекулярно-биогеографических исследований // Вестн. САФУ. Сер. Естествен. науки. № 1. С. 29–50.
<https://doi.org/10.17238/issn2227-6572.2016.1.29>
- Власова Т.А. 1962. Химизм поверхностных вод бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 16–38.
- Голованов В.К. 1996. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Докл. II Всерос. совещания “Поведение рыб”. Борок. С. 16–40.
- Голованов В.К. 2003. Методологические аспекты лечения и профилактики болезней рыб с использованием температурного фактора // Тез. докл. Всерос. науч.-практ. конф. “Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов”. Москва. С. 25–27.
- Голованов В.К. 2012. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 48 с.
- Голованов В.К., Базаров М.И. 1981. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биология внутр. вод. № 50. С. 42–45.
- Голованов В.К., Линник В.Д. 1981. Избегаемые температуры у молоди рыб // Там же. № 50. С. 45–47.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М. 2005. Воздействие термального загрязнения водохранилищ Верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Дом печати. С. 59–81.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С. 2012. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры молоди некоторых видов пресноводных рыб // Тр. КарНЦ РАН. № 2. С. 70–75.
- Королев В.В. 2003. Экология обыкновенного подкаменщика *Cottus gobio* L. (Scorpaeniformes: Cottidae) бассейнов Печоры и Оки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калуга: КГПУ, 22 с.
- Красная книга Ненецкого автономного округа. 2006 / Под ред. Матвеевой Н.В. Нарьян-Мар: Изд-во Ненец. информ.-аналит. центра, 449 с.
- Красная книга Республики Коми. 2009 / Под ред. Таскаева А.И. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 791 с.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. 2010 / Под ред. Эктовой С.Н., Замятина Д.О. Екатеринбург: Баско, 308 с.
- Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д. 1996. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // Докл. II Всерос. совещания “Поведение рыб”. Борок. С. 103–118.
- Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 182 с.
- Новоселов А.П. 2015. О редких видах рыб в пресноводных водоемах Ненецкого автономного округа // Матер. конф. “Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в регионах Российской Федерации. Красная книга как объект государственной экологической экспертизы”. Пермь. С. 142–145.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2009. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 6. С. 528–537.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. 1978. Сезонная динамика избираемых температур // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 32 (35). С. 151–167.
- Пономарев В.И. 1991. Влияние температуры на общую амилитическую активность слизистой кишечника у некоторых видов рыб бассейна р. Печора // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 2. С. 292–299.
- Пономарев В.И. 1995. Влияние температуры на активность протеолитических ферментов желудочно-кишечного тракта у рыб Севера // Экология. № 1. С. 86–89.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1972. Т. 3. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 612 с.
- Решетников Ю.С., Шатуновский М.И. 1997. Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во ИПЭЭ РАН. С. 26–32.
- Романов В.И. 2010. Рыбы России в системе мировой фауны. Томск: Дельтаплан, 275 с.
- Свирский А.М. 1996. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Докл. II Всерос. совещания “Поведение рыб”. Борок. С. 140–152.
- Соколов В.Е., Решетников Ю.С. 1997. Мониторинг биоразнообразия в России // Мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во ИПЭЭ РАН. С. 8–14.
- Студенов И.И., Новоселов А.П. 2000. О роли бычка-подкаменщика (*Cottus gobio* Linnaeus, 758) в экосистемах лососево-нерестовых рек Архангельской области // Тез. докл. Междунар. конф. “Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии”. Петрозаводск. С. 90–91.
- Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период. 2011 / Под ред. Боголицына К.Г., Болотова И.Н. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 252 с.

- Akbarzadeh A., Leder E.H.* 2016. Acclimation of killifish to thermal extremes of hot spring: transcription of gonadal and liver heat shock genes // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 191A. P. 89–97.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.10.008>
- Bohlen J., Freyhof J., Nolte A.* 2008. Sex ratio and body size in *Cobitis elongatoides* and *Sabanejewia balcanica* (Cypriniformes, Cobitidae) from a thermal spring // *Folia Zool.* № 57. P. 191–197.
- Brown J.H., Feldmeth C.R.* 1971. Evolution in constant and fluctuating environments: thermal tolerances of deserts pupfish (*Cyprinodon*) // *Evolution.* V. 25. № 2. P. 390–398.
- Darveau C.-A., Taylor E.B., Schulte P.M.* 2012. Thermal Physiology of warm-spring colonists: variation among Lake Chub (Cyprinidae: *Couesius plumbeus*) populations // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 85. № 6. P. 607–617.
<https://doi.org/10.1086/665539>
- Goebel S.E., Baer J., Geist J.* 2017. Effects of temperature and rearing density on growth of juvenile European whitefish (*Coregonus macrophthalmus*) in aquaculture // *Fundam. Appl. Limnol.* V. 189. № 3. P. 257–266.
<https://doi.org/10.1127/fal/2016/0803>
- Goolish E.M., Adelman I.R.* 1984. Effects of ration size and temperature on the growth of juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.) // *Aquaculture.* V. 36. № 1–2. P. 27–35.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90051-6](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90051-6)
- Kishi D., Murakami M., Nakano S., Maekawa K.* 2005. Water temperature determines strength of top down control in a stream food web // *Freshwat. Biol.* V. 50. № 8. P. 1315–1322.