

65095

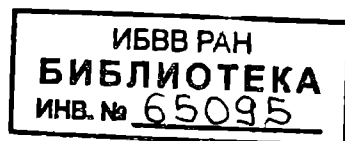
Б.Н. ПАВЛОВ

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ
КРИТЕРИИ
ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ
ПРЕСНОВОДНЫХ
РЫБ

Москва
ПОЛИГРАФИКОС
1983

В.К. Голованов

**Температурные критерии
жизнедеятельности
пресноводных рыб**



МОСКВА ПОЛИГРАФ-ПЛЮС 2013

Рецензенты:
доктор биологических наук А.О. Касумян,
доктор биологических наук В.Б. Вербицкий

Голованов В.К.

Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб / В.К. Голованов ; ИБВВ РАН. – Москва : Издательство ПОЛИГРАФ-ПЛУС, 2013. – 300 с. – ISBN 978-5-91806-012-4 (в пер.).

Книга посвящена оценке роли температуры в жизнедеятельности пресноводных рыб. Описаны основные формы температурных адаптаций, дано представление об эколого-физиологическом оптимуме и пессимуме, рассмотрены температурные критерии жизнедеятельности рыб и описаны методы их определения. Систематизированы многолетние экспериментальные и полевые данные по температурным адаптациям пресноводных рыб. Особое внимание уделено температурным характеристикам рыб, обитающих в водоемах Верхней Волги. Рассмотрены режимы оптимизации роста, развития и продуктивности рыб с использованием температуры. Для ихтиологов, гидробиологов, экологов, специалистов в области аквакультуры и охраны природы, и всех, интересующихся проблемами экологии. Табл. 39. Ил. 42.

Golovanov V.K.

Temperature criteria of the life activity of freshwater fish / V.K. Golovanov ; IBIW RAS. – Moscow : POLIGRAF-PLUS, 2013. – 300 p. – ISBN 978-5-91806-012-4 (в пер.).

This book is devoted to the role of temperature in the life of freshwater fish. The main forms of temperature adaptations of fish have been described. The notion of ecological-physiological optimum and pessimum was formulated. The temperature criteria of the vital activity of fish are considered and various methods of their determination are described. Perennial experimental and natural data on temperature adaptations of freshwater fish are analyzed. The temperature characteristics of fish in waterbodies of the Upper Volga are especially presented. Modes of optimization of fish growth, development and productivity using a temperature factor are selected and presented.

Книга печатается по решению Ученого совета Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской Академии наук (ИБВВ РАН) № 10 от 2 декабря 2013 г.

Издание осуществлено при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и поддержке Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-719.2012.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

ISBN 978-5-91806-012-4

© Голованов В.К., 2013
© ИБВВ РАН, 2013
© ПОЛИГРАФ-ПЛУС, 2013

Одна из самых актуальных задач, решаемых отечественной ихтиологией – разработка стратегии в области охраны и воспроизводства рыбных ресурсов пресных и морских водоемов России. Глобальное потепление, рост количества атомных и тепловых электростанций, резко изменяющих тепловую нагрузку на водоемы, температурные аномалии в летний период года, инвазии чужеродных видов – это те процессы, которые в настоящее время все активнее воздействуют на теплолюбивые и холодолюбивые виды рыб, расширяя или сужая их ареалы. Важнейший экологический фактор – температура – становится мощным элементом преобразования структуры рыбного населения пресноводных водоемов.

За последние 70–80 лет накоплено большое количество информации, которая в целом дает представление о том, как рыбы приспосабливаются к новым температурным условиям, используя разные формы адаптаций. Однако информация эта разрозненна и не систематизирована, что часто не позволяет использовать ее в целях экологического мониторинга, разработки нормативов тепловой нагрузки на водоемы, прогнозирования последствий потепления и температурных аномалий, экспертной оценки в целях рыбного хозяйства. Настоящая монография, в которой собраны и проанализированы данные о температурных адаптациях пресноводных рыб России, Европы и Северной Америки, призвана в определенной степени восполнить этот пробел.

Многие аспекты влияния температуры на жизнедеятельность рыб были представлены ранее в работах российских (Н.С. Строганов, Г.Г. Винберг, В.С. Ивлев, Г.Л. Шкорбатов, А.Ф. Карпевич, А.С. Константинов, также монографии В.В. Хлебовича и Н.А. Озернюка) и зарубежных (F.E.J. Fry, H. Precht, J.R. Brett, C.C. Coutant, J. Cairns, J.M. Elliott, W.W. Reynolds, J.J. Magnuson, T.L. Beitinger) исследователей. В настоящей книге представлены результаты многолетних исследований термоадаптаций пресноводных рыб, развивающие представления В.С. Ивлева и других отечественных ученых об экологическом оптимуме и пессимуме жизнедеятельности водных животных.

В шести главах книги проанализированы температурные критерии жизнедеятельности рыб – оптимальная температура роста, окончательно избираемая температура в градиентных условиях среды, верхняя летальная температура – у 27 видов пресноводных рыб России, а также 60 видов рыб, обитающих в водах Европы и Северной Америки.

В двух последних главах показано, как температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб могут быть использованы для оптимизации процесса роста и развития рыб, а также их выживания при

аномально высокой температуре. Рассмотрены области применения этих критериев для сравнения, анализа, прогноза и экспертной оценки, а также разработки критериев тепловой нагрузки на водоемы.

Информация о термоадаптационных характеристиках многих ценных в промысловом отношении видов рыб, обитающих в пресных водах России, к сожалению, часто недостаточна либо вовсе отсутствует, что делает очевидным необходимость изучения температурных критериев жизнедеятельности этих видов – лососевых, сиговых и осетровых.

Ряд вопросов – энергетическая основа температурных адаптаций, физиолого-биохимические и молекулярные механизмы, внутривидовые особенности и суточные ритмы температурных реакций рыб – в разделы настоящей книги не включены, поскольку их обсуждение предполагается позже.

Видовые и родовые названия рыб приведены согласно современной классификации (Пятиязычный словарь, 1989; Атлас ..., 2002; Рыбы в заповедниках ... , 2010), в таблицах и при ссылках на работы – в авторской интерпретации.

В основу работы положены многочисленные данные литературы и результаты собственных экспериментальных и полевых исследований, полученные при поддержке и участии сотрудников лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, которым автор выражает искреннюю благодарность – к.ф.-м.н. В.В. Лапкину, с которым были начаты первые исследования избираемой и летальной температуры рыб летом 1974 г., А.М. Свирскому, к.б.н. А.К. Смирнову, к.б.н. Е.И. Извекову, к.б.н. М.И. Базарову, инженеру В.М. Обуховой и аспиранту Д.С. Капшаю, а также зав. лабораторией, проф., д.б.н. Ю.В. Герасимову. Глубокая благодарность акад. Д.С. Павлову (ИПЭЭ РАН), проф., д.б.н. М.И. Шатуновскому (ИПЭЭ РАН), проф., д.б.н. А.О. Касумяну (МГУ) и проф., д.б.н. Ю.С. Решетникову (ИПЭЭ РАН) за добрые советы и обсуждение вопросов, которые частично нашли свое отражение в настоящей книге.

Монография будет полезна не только ученым, экспериментаторам и теоретикам. Она должна помочь специалистам рыбного хозяйства, промысловикам и фермерам, тем, кто работает в области аквакультуры, специалистам природоохранных организаций. Представленные в монографии результаты смогут найти свое применение в курсах по ихтиологии, гидробиологии, экологии и физиологии рыб.

РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ В ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Гармоничное существование и развитие России с многомиллионным населением и значительной территорией, составляющей одну шестую всего Земного шара, требует бережного и эффективного обращения с биологическими ресурсами. Актуальной задачей российской науки на многие годы вперед остается разработка фундаментальных основ управления биологическими ресурсами, что в итоге призвано обеспечить сохранение биологического разнообразия и природного баланса в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий.

Среди природных ресурсов, играющих важную экономическую и социальную роль, особое место занимают водные биологические ресурсы, а среди них в первую очередь, рыбные. Многие аспекты изучения – объем водных биоресурсов и допустимый уровень вылова гидробионтов, воспроизводство и охрана рыбных запасов, рекреационное рыболовство, проблемы и перспективы развития рыбного хозяйства и другие – прямо или косвенно связаны с гидробиологией, ихтиологией, экологией и физиологией рыб, а также с охраной водных ресурсов и качеством природных вод. Главным объектом каждого ихтиологического исследования, исходной точкой всех расчетов и прогнозов являются тщательно изучаемые популяции ценных промысловых, исчезающих и вселяющихся видов рыб, конкретные виды, и, в конечном счете, индивидуальные особи рыб, обитающих в пресных и морских водоемах России и сопредельных стран. Многое в расчетах и прогнозах ихтиологов и специалистов рыбного хозяйства зависит от знания основных характеристик жизнедеятельности рыб в разные периоды онтогенеза, а также их изменчивости при действии различных биотических (возраст, стадия зрелости, физиологическое состояние) и абиотических факторов среды.

Абиотические факторы среды по происхождению подразделяют на природные и антропогенные. К первой группе относятся освещенность, минеральный и солевой состав воды, pH, содержание кислорода, характер грунтов и течений, колебания магнитного поля Земли, солнечная радиация. Вторая группа факторов включает в себя органические загрязнители и соли тяжелых металлов, искусственные электромагнитные поля, термальное и кислотное загрязнение водоемов.

Это далеко не полный перечень факторов, изменяющих условия существования рыб. При этом среди абиотических факторов среды одним из наиболее важных и определяющих считается температура.

Значение температуры как абиотического и экологического фактора в жизни рыб исключительно велико. Все этапы и периоды жизненных и сезонных циклов рыб тесно связаны с температурой среды, контролирующей скорость и эффективность всех метаболических процессов, а также регулирующей поведение и распределение рыб в пресноводных водоемах (Никольский, 1963, 1974).

1.1. ТЕМПЕРАТУРА КАК ВЕДУЩИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР ВОДНОЙ СРЕДЫ

Воспроизводство, эмбриогенез и последующее развитие рыб на ранних этапах онтогенеза непосредственно контролируется температурой среды (Володин, 1960а, б, в; Мунтян, 1967; Мунтян, Резниченко, 1967; Оруджев, 1975; Рыжков, 1976; Резниченко, Гулидов, 1978; Гулидов, Попова, 1979; Володин, Княшко, 1982; Резниченко, 1982; Кошелев, 1984; Новиков, 2000; Озернок, 2000а, б; Детлаф, 2001). И в естественных условиях, и в аквакультуре температура существенно влияет на рост и питание рыб (Бойцов, 1971; Brett, 1971а, б; Бретт, 1983; Баканов и др., 1987; Дгебуадзе, 2001). При этом значение имеет не только пребывание в оптимальной зоне температуры и количество набранных градусо-дней, но и астатичность действия фактора – колебания вокруг оптимальных значений (Капитонова, 1979; Лапкин и др., 1986; Зданович, 1987; Константинов и др., 1991, 2005; Константинов, 1993; Константинов, Зданович, 1996; Зданович, Пушкарь, 2007а, б). Именно поэтому максимально возможный прирост массы тела был выявлен в термоградиентных условиях (Лапкин и др., 1986; Константинов и др., 1991; Golovanov, 2006; Голованов, 2013).

Температура окружающей среды наиболее важна для пойкилотермных животных. Пресноводные рыбы, обитающие в умеренных широтах (от 40 до 65° с.ш.) северного полушария Земли, выдерживают сезонные колебания температуры от 0 до 20–30°C и больше. Между тем, диапазон жизнедеятельности у пресноводных и солоноватоводных видов рыб ограничен сверху температурой 52°C для пустынного карпозубика *Cyprinodon macularius* Baird et Gir, обитающего в горячих источниках Калифорнии (США) (Никольский, 1974, 2013), а также 43.5°C у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (L.) и 41.3°C у сазапа или обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* (L.) (Ford, Beiting, 2005; Голованов, Смирнов, 2007; Голованов и др., 2011). В

действительности, верхний порог термостойчивости у большинства пресноводных видов рыб, очевидно, несколько ниже: до 32–38°C у теплолюбивых и 25–32°C у холодолюбивых. На основании экспериментальных данных по верхним и нижним значениям летальной температуры у рыб разных видов возможно построение так называемых температурных полигонов устойчивости, выражаемых в (°C)² и позволяющих сравнивать термотолерантность каждого вида (Шмидт-Ниельсен, 1982). Так, толерантность пресноводных рыб варьирует от 140 (°C)² у атлантического лосося *Salmo salar* L. до 1220 (°C)² у серебряного карася (Brett, 1956). Этот показатель сходен с показателями биопотенции и теплоемкости рыб, которые предложила А.Ф. Карпевич (1992), а также распространенным в рыбном хозяйстве и аквакультуре показателем градусо-дней. Однако взаимосвязь и соответствие этих показателей нуждается в уточнении.

Как известно, один из главных аспектов воздействия температуры на рыб – влияние на скорость развития и роста. В отличие от эндотермных (или гомойотермных) организмов рыбам требуется определенная комбинация времени и температуры, называемая «физиологическим временем» (Бигон и др., 1989). Проще говоря, время развития для рыб и беспозвоночных зависит от температуры. Если температура падает ниже порога развития (например, ниже уровня 14°C для молоди карповых, окуневых и шуковых видов), время может просто «остановиться». Несмотря на то, что практическое определение шкалы физиологического времени для рыб часто затруднено, концепцию физиологического времени, несомненно, следует учитывать (Бигон и др., 1989).

Температурная среда пресноводного водоема (пруд, река, озеро или водохранилище) может быть относительно однородной, но чаще она различна (Буторин и др., 1982; Литвинов, 1985; Литвинов, Законнова, 2012; Литвинов, Рошупко, 1993, 2010а, б). Термоградиентные условия возникают весной и осенью в периоды прогрева и охлаждения воды, а также при образовании термоклина на достаточно глубоких участках. Известно также, что в верхних и нижних бьефах плотин гидроэлектростанций существует разница температурных условий обитания рыб. Кроме того, практически во всех водоемах периодически возникают температурные рефугии – участки, в которых значения температуры существенно отличаются от обычных для водоема (Mathes et al., 2010). Эти участки используются рыбами в разных целях. В естественных условиях температурные градиенты образуются также на мелководьях в летний период года, в устьях рек, в местах подъема глубинных вод, а также в зонах сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и промышленных предприятий.

Особый интерес вызывают участки так называемого термального загрязнения, представляющие собой своего рода естественную модель термоградиентных условий, и оценка их влияния на жизнедеятельность гидробионтов. Экспериментальные и полевые исследования по проблеме термального загрязнения, выполненные в США, Канаде, Франции, других странах дальнего и ближнего зарубежья (Horoszewich, 1969; Krenkel, Parker, 1969; Brett, 1971a; Fry, 1971; Reutter, Herdendorf, 1974, 1976; Coutant, 1977; Power plants ..., 1980; Elliott, 1981 и др.), а также работы отечественных исследователей – Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1974, 1975), Ю.Б. Вирбицкаса (1988), Ю.Н. Никанорова (1973, 1974, 1976, 1977), А.С. Сулимова (1977), А.С. Сулимова и Л.И. Хижинской (1977), А.Г. Поддубного с соавт. (1995), Т.С. Житеновой (1976а, б) и др. позволили выявить несколько аспектов воздействия ГРЭС, АЭС и промышленных предприятий на рыбное население водоемов-охладителей, озер, рек и водохранилищ.

Во-первых, *влияние различных технических систем тепловых и атомных электростанций, а также промышленных предприятий на проходящих через них личинок, молодь и взрослых рыб.* При этом отмечена гибель и травмирование рыб на загрязительных решетках у водозаборов станций, а также из-за повышенного давления в насосах, накачивающих охлаждающую воду. Массовая гибель молоди и личинок рыб происходит также в конденсаторных трубах, под влиянием хлорирования воды и при непосредственном прохождении водосбросных каналов. После прохождения рыб через технические системы электростанций отмечаются явления теплового шока, а также высокая степень доступности травмированных рыб для хищников.

Во-вторых, *биологическое действие повышенной температуры в зонах сброса теплых вод и на смежных участках водоемов.* В результате продвижения по градиенту температуры до оптимальных значений (Мордухай-Болтовской, 1974, 1975; Аструаскас, 1971; Аструаскас, Вирбицкас, 1974) образуются скопления рыб, как правило, приуроченные к повышенным концентрациям пищевых организмов.

В-третьих, *влияние критически высокой (в диапазоне от 30°C и выше) температуры на жизнедеятельность, поведение, распределение и выживаемость молоди и взрослых рыб в различные сезоны года.* Иногда наблюдается уход рыб из участков с повышенной температурой, а также угнетение процессов их размножения, питания, роста и развития.

В-четвертых, *синергизм воздействия температурного и других факторов среды.* Наряду с температурой, на рыбное население в местах сброса подогретых вод оказывает влияние химическое загрязнение, а также сильные течения, размыв грунтов, наличие радиоактивных веществ и бытовых загрязнений, изменение кислородного режима. Повышение

температуры может усиливать действие некоторых токсических веществ (нефтепродуктов, полихлорбифенилов, хлорорганических соединений, тяжелых металлов и др.). При этом действие некоторых факторов может практически полностью маскировать непосредственное влияние температуры.

Отметим, что роль температуры важна во всех указанных выше аспектах воздействия. В зонах подогретых вод рыбы младшего возраста чаще подвержены паразитарным и другим болезням (Мордухай-Болтовской, 1975; Power plants..., 1980), поскольку сказывается изменение гидрохимического режима, пресса хищников и наличия кормовых объектов.

Климатические тренды – долговременное повышение или понижение температуры – также сильно влияют на жизнедеятельность, численность, поведение и распределение рыб в естественных условиях. Сравнительно новой проблемой в плане термального загрязнения пресноводных водосемов стало наблюдающееся в последние два десятилетия потепление климата. В бассейне Верхней Волги (Рыбинское водохранилище), по данным лаборатории гидрологии и гидрохимии Института биологии внутренних вод РАН, отмечено как существенное потепление воды зимой, так и очень жаркие периоды в летний сезон года. Так, например, за период с 1976 по 2008 гг. выявлена тенденция повышения среднемесячной температуры поверхностного слоя воды во все месяцы безледного периода при максимальной скорости повышения $0.89^{\circ}\text{C}/10$ лет (Литвинов, Законнова, 2012). Кроме того, показано, что с 1995 г. средняя температура воды за период с мая по октябрь в водохранилище выше нормы. Еще один из примеров – аномально жаркое лето 2010 г. Более двух месяцев летней жары привело к тому, что температура воды в водоемах поднялась до $29\text{--}31^{\circ}\text{C}$ и выше. При этом разница температуры у поверхности воды и на глубине $10\text{--}20$ м составляла около 0.5°C . На Рыбинском водохранилище были отмечены случаи гибели налима *Lota lota* L., обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) и речного окуня *Perca fluviatilis* L., в особенности взрослых особей, что могло быть вызвано не только высокой температурой, но и изменившимся кислородным режимом в толще воды.

В теплые летние месяцы (обычно июль–август) температура воды в мелких реках и побережье водохранилищ, а также в районах сбросов подогретых вод ГРЭС на короткие промежутки времени (дни или недели) может превышать критический порог в $30\text{--}33^{\circ}\text{C}$ (Мордухай-Болтовской, 1974). Так, после продолжительного периода жары в августе 2001 г. на русле р. Волги в районе Костромской ГРЭС температура воды достигла 28°C . В рыбоводном хозяйстве, расположенном на подогретых водах Костромской ГРЭС, она держалась на уровне $31\text{--}33^{\circ}\text{C}$, а затем в

результате аварии поднялась еще выше, в результате чего произошла массовая гибель маточного стада осетровых. В 1992 г. в осенний период при резком снижении температуры воды с 11 до 2°C в садках рыбоводного хозяйства отмечена гибель карпа. Аналогичные случаи, в результате которых был нанесен большой экономический ущерб, известны и для других рыбхозов на территории Европейской части России. Таким образом, наблюдаемое потепление климата постепенно становится новым фактором, существенно меняющим ситуацию, связанную с термальным загрязнением водоемов. Очевидно, что существующие нормы сброса подогретых вод, в соответствии с которыми летняя температура воды в результате спуска сточных вод не должна повышаться более, чем на 5°C по сравнению со среднемесячной температурой воды самого жаркого месяца года за последние 10 лет (Правила охраны..., 1975), должны быть пересмотрены с учетом новой температурной ситуации в пресных водоемах России.

О том, каким образом температура влияет на рыбное население в естественных водоемах, можно судить на примере Рыбинского водохранилища. Как известно, основные промысловые виды Рыбинского водохранилища принадлежат к различным фаунистическим комплексам. Так, европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.), корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и налим входят в состав арктического пресноводного комплекса. Обыкновенная щука *Esox lucius* L., плотва *Rutilus rutilus* (L.) и речной окунь *Perca fluviatilis* L. являются представителями бореального равнинного, лещ *Abramis brama* (L.) и синец *Abramis ballerus* (L.) – понтического пресноводного, обыкновенный судак *Sander lucioperca* (L.) – амфибореального фаунистического комплексов (Никольский, 1980).

В соответствии с различным отношением к температурным условиям среды, рассматриваемые виды рыб занимают разное место в пределах своего ареала (Baranescu, 1989; Lelek, 1987). Например, границы распространения щуки, плотвы и окуня расположены значительно севернее широты Рыбинского водохранилища. Местная популяция леща располагается ближе к северной границе ареала, чем к южной. Синец и судак, напротив, обитают в северных приграничных областях их географического распространения на европейской территории, а налим – в центральной части своего ареала (по широте).

Приведенные данные следует учитывать при прогнозе и оценке запасов, поскольку, как подчеркивала А.Ф. Карпевич (1992), биопотенция рыб тесно связана с местом популяции в ареале данного вида. Потенциальные возможности роста рыб определяются суммой тепла, получаемой за год (в особенности за период нагула). Кроме того, они зависят от числа и длительности периодов теплового стресса в течение годового жизненного цикла. Так, лещ в возрасте 7 лет на севере ареала (в

том числе в Рыбинском водохранилище) получая за год 2.5–3.0 тыс. градусо-дней, дает прирост до 60 г, т.е. на прирост одного кг веса требуется около 50 тыс. градусо-дней. При этом данный вид реализует не более 15% потенциальной возможности массонакопления. В то же время южнее (в центральной части ареала) степень реализации достигает 70–80% (Карпевич, 1992).

Существует множество конкретных примеров, столь же красноречиво свидетельствующих о важной роли температурного фактора в процессах нагула, роста и воспроизводства рыб, т.е. при формировании очередных поколений. В эксперименте неоднократно подтверждалась тесная корреляция между температурой и ростовыми показателями (Капитонова, 1979; Brett, 1971b; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Elliott, 1981; Jobling, 1981). Аналогичная взаимосвязь прослеживается и в условиях естественных пресноводных водоемов. Так, А.И. Баканов с соавторами (1987), анализируя уровень развития кормовой базы и рост леща в возрасте 4–10 лет в 35-ти водохранилищах бывшего Советского Союза (в том числе и в Рыбинском), приходит к выводу, что рост водных организмов на 70–80% определяется температурным и трофическим факторами, при этом корреляция с температурой особенно высока. Рост плотвы в водохранилищах на 78% определяется совокупностью этих двух факторов. Судя по коэффициентам уравнения множественной регрессии, в популяциях плотвы из водохранилищ наибольший вклад в темп роста рыб вносит именно температура (Касьянов и др., 1995). По данным В.Н. Коваля и А.Б. Казанского (1984), корреляция между термическим режимом водоема и рыбопродуктивностью в ряде случаев может достигать величины 0.808–0.853. О наличии зоны температурного оптимума и предельных значений температуры, выше которых рост рыб существенно ограничен, свидетельствуют также данные М.Л. Бойцова (1971) и Ю.Б. Вирбицкаса (1988), полученные для популяций леща и плотвы из естественных условий и зон термального загрязнения.

Рассматривая температурные критерии качества воды для пресноводных рыб, Алабастр и Ллойд (1984) подчеркивают необходимость не только выявлять оптимальные температурные условия в различное время года, но и оценивать максимально и минимально допустимые значения температуры, в особенности в период размножения – перед нерестом, во время нереста и последующего эмбрионального развития.

Существует немало примеров, иллюстрирующих существование корреляции между численностью отдельных поколений и температурными условиями среды. Характерно, что подобная корреляция у различных видов рыб наблюдается лишь при температуре выше определенного уровня, составляющего 14°C для сеголетков плотвы

(Broughton, Jones, 1978), разновозрастных особей судака (Willemssen, 1977) и окуня (Le Cren, 1958). Особое значение летний уровень температуры водоема имеет на первом, определяющем, году жизни, как это показано на примере молоди судака (Karjalainen et al., 1996).

Оценивая уровенный режим как один из основополагающих факторов для рыбного хозяйства водохранилищ, Л.К. Ильина и Н.А. Гордеев (1980) проанализировали среднемесячную температуру воды в годы с разной урожайностью поколений леща за период с 1950 по 1973 гг. Самые высокоурожайные поколения отмечены в годы с наиболее высокой температурой воды в период с мая по август. Для среднеурожайных лет характерна более низкая температура в вегетационный период, а низкоурожайные поколения отмечены в годы с холодным летом. При очень низком уровне воды не спасает даже высокая летняя температура водных масс – урожайность поколений резко падает. Годы с самыми высокими значениями весенней температуры (порядка 12°C в мае), очевидно, наиболее благоприятны для воспроизводства леща и других фитофильных видов рыб. Значительный интерес представляют данные о выживании молоди на первом году жизни в зимний период после нагула в течение предыдущего лета. К сожалению, такой информацией в настоящее время мы не располагаем.

Важно, что анализ температурных условий существования вида становится наиболее продуктивным, когда используется комплекс показателей, включающий данные о температурном режиме водоема, границах жизнедеятельности вида, диапазоне температуры нереста и эмбриогенеза рыб (Hokanson, 1977). Даже простое сопоставление оптимальной температуры роста с набором значений температуры жизнедеятельности личинок, молоди и взрослых рыб определенного вида в разные сезоны, может привести к определенной корректировке рыбохозяйственного прогноза. Например, в условиях Рыбинского водохранилища период активного нагула леща при температуре ~15–20°C весьма непродолжителен – всего 80–100 дней. Поэтому даже незначительные колебания температуры в летнее время могут вызвать заметные изменения ростовых и продукционных показателей данного вида.

1.2. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ АДАПТАЦИИ РЫБ

В процессе длительного эволюционного развития у рыб, как пойкилотермных организмов, выработались адаптации, позволяющие им существовать в широком температурном диапазоне. Несмотря на огромное количество публикаций, посвященных вопросам адаптации животных, в том числе и температурных адаптаций рыб, эта область

исследований продолжает интенсивно развиваться и вызывает большой интерес у экологов, гидробиологов, ихтиологов, физиологов и биохимиков.

Влияние температуры окружающей среды на жизнедеятельность рыб проявляется на клеточном, тканевом, организменном, видовом и популяционном уровнях, что подробно освещено в работах многих отечественных (Винберг, 1956; Ивлев, 1958; Строганов, 1962; Карпевич, 1975; Слоним, 1971, 1986; Виленкин, 1977; Шатуновский, 1980; Озернюк, 2006; Карамушко, 2007; Карамушко и др., 2004 и др.) и зарубежных авторов (Brett, 1971a; Precht et al., 1973; Coutant, 1975; Reynolds, 1977; Cherry, Cairns, 1982; Jobling, 1994; Beitinger et al., 2000; Angilletta, 2009 и др.). Проявление различных форм температурных адаптаций происходит на основе физиолого-биохимических и поведенческих реакций (Fry, 1964, 1967, 1971; Александров, 1985; Ушаков, 1989; Shulman, Love, 1999; Озернюк, 2000a; Hochachka, Somero, 1973, 1984, 2002; Немова, Высоцкая, 2004).

По Н.Ф. Реймерсу (1991), адаптация – это комплекс морфо-физиологических, поведенческих и информационно-биоценотических особенностей особи, популяции, вида или сообщества, обеспечивающий им успех в конкуренции с другими особями, популяциями, видами и сообществами и устойчивость к воздействиям факторов абиотической среды. Термин адаптация используется достаточно широко. Способность к адаптации имеет определенные пределы для каждого вида и сообщества. Есть и более краткое определение: адаптация – это соответствие между организмом и его средой (Пианка, 1981). Понятно, что адаптация, возникающая под действием отбора, требует времени, измеряемого по эволюционной шкале (Одум, 1975).

Существует несколько вариантов классификации адаптаций животных в целом и водных животных в частности (Precht et al., 1973; Шкорбатов, 1973, 1986; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Хлебович, 1981, 2002; Яблоков, Юсуфов, 1981; Шмидт-Нильсен, 1982; Лекавичус, 1986; Озернюк, 2000a). Однако большинство из них не учитывают особенности температурных адаптаций рыб во всем диапазоне их жизнедеятельности, начиная от нижних летальных и заканчивая верхними летальными значениями температуры.

Температурные реакции пойкилотермных животных, у которых температура тела в значительной степени зависит от температуры окружающей среды, определяются комплексом адаптаций, используемых рыбами в различные периоды жизненного цикла. Известны следующие основные формы температурных адаптаций рыб:

1. *Температурная акклимация*, связанная с компенсаторными изменениями обмена веществ в течение 1–2 недель (Хлебович, 1981).

2. *Терморегуляционное поведение* – самопроизвольный выбор зоны окончательно избираемой температуры в градиентных условиях (Ивлев, Лейзерович, 1960; Brett, 1971; Fry, 1947; Reynolds, Casterlin 1979a; Cherry, Cairns, 1982; Голованов, 1996a; Golovanov, 2006; Голованов, 2013).

3. *Адаптация к кратковременному пребыванию в зоне сублетальных значений температуры* у верхних и нижних границ жизнедеятельности (Шкорбатов, 1973; Alabaster, Lloyd, 1980; Голованов и др., 1997; Озернюк, 2000; Beitinger et al., 2000). При этом механизмы приспособления к воздействию тепла и холода существенно различаются.

4. *Оцепенение (или спячка)*, во время которой рыбы переживают неблагоприятные условия с минимальным расходом запасных питательных веществ (Schmidt-Nielsen, 1979).

Все указанные формы адаптаций, входящие по классификации Г.Л. Шкорбатова (1986) в класс онтогенетических адаптаций, находятся в тесной взаимосвязи друг с другом. Одной из основных форм приспособления к температурному фактору на физиолого-биохимическом уровне, по-видимому, следует считать акклимацию, на фоне которой протекают и остальные разновидности адаптационных процессов. При возможности выбора температурных условий рыбы чаще используют поведенческую терморегуляцию, позволяющую, вероятно, оптимизировать параметры роста и развития.

Акклимация, как адаптация фенотипическая, широко распространена у водных животных, что позволяет изучать процессы и механизмы влияния разных абиотических факторов среды. По К. Проссеру (1977) акклимация – «компенсаторное изменение, возникающее в организме в ответ на длительное отклонение какого-либо одного фактора среды (обычно в лабораторных условиях) от первоначального уровня». По мнению В.В. Хлебовича (1981) процесс акклимации – это первоначально отклонившиеся под внешним воздействием показатели физиологического состояния организма, которые с течением времени возвращаются к норме, или устанавливаются на новом уровне стабильного функционирования. Акклимацию определяют также как вызванный изменением определенного фактора среды переход организма из одного стационарного состояния в другое, что сопровождается изменением физиологического или метаболического гомеостаза (Озернюк, 1992). Принято считать, что акклимация к более высокой по сравнению с исходной температуре происходит быстрее, чем акклимация к более низкой температуре (Хлебович, 1981). Однако данный вопрос требует дополнительного экспериментального исследования, поскольку скорость процесса зависит от того, в каком диапазоне температуры и в какой сезон года происходит акклимация.

Терморегуляционное поведение – это выбор температуры, отличающейся от температуры акклимации, при помещении рыб в термоградиентные условия (Fry, 1947, 1971; Ивлев, 1958; Ивлев, Лейзерович, 1960; Reynolds, 1977; Coutant, 1975, 1977; Reynolds, Casterlin, 1979a; Cherry, Cairns, 1982; Лапкин и др., 1979, 1981; Кауфман, 1989; Голованов, 1984, 1996а, 2013; Golovanov, 2006). Следует отметить, что в отличие от акклимации, когда изменение условий среды заставляет животных приспосабливаться, в данном случае реакция возникает самопроизвольно, спонтанно. Рыбы выбирают новые температурные условия, которые, по-видимому, более соответствуют их физиолого-биохимическому состоянию. При этом по мере выбора новых температурных условий включаются и акклимационные процессы той или иной степени сложности. Поведенческая реакция – наиболее быстрый и энергетически выгодный способ избежать неблагоприятных условий среды, в то время как биохимическая адаптация часто является крайним средством, к которому организм прибегает в случае невозможности использовать поведенческие или физиологические механизмы (Hochachka, Somero, 2002; Немова, Высоцкая, 2004).

Адаптация к кратковременному пребыванию в зоне сублетальных значений температуры у верхних и нижних границ жизнедеятельности существенно отличается от двух предыдущих форм (Fry, 1947, 1971; Precht et al., 1973; Becker, Genoway, 1979; Лапкин и др., 1981, 1990; Шмидт-Ниельсен, 1982; Голованов и др., 1997; Beitinger et al., 2000). В данном случае животным приходится существовать короткий или продолжительный период времени в крайне неблагоприятных условиях. По аналогии с «физиологическим временем», выживаемость рыб в зоне сублетальных значений температуры у верхних и нижних границ жизнедеятельности зависит не только от температуры среды, но и от продолжительности воздействия. Существование при низкой (от 0 до 5°C) и высокой (выше 30°C) температуре требует разных приспособлений для выживания. Так, у морских рыб арктических и антарктических широт, обитающих при температуре близкой или ниже 0°C, выявлены биологические антифризы – вещества, препятствующие замерзанию внутриклеточной жидкости (De Vries, 1980, 1982; Davies et al., 1988). У рыб, обитающих при высокой температуре, как и у других животных, вырабатываются белки теплового шока, позволяющие им противостоять нагреву организма (Озернюк, 2000а). По аналогии с белками теплового шока, предполагают и существование белков низкотемпературного шока у пресноводных рыб (Остроумова, 2000). Диапазон температуры в 2–4°C вблизи нижней и верхней границ термоустойчивости является опасной зоной и рыбы обычно его избегают.

В зимний период у рыб умеренных широт отмечена такая форма адаптации как *оцепенение*, характеризующаяся снижением двигательной активности, почти полным прекращением потребления пищи и падением интенсивности обмена веществ. В этот период жизнеспособность рыб поддерживается за счет накопленных в организме энергетических ресурсов. Так, лещи скапливаются в зимовальных ямах на дне рек, озер и водохранилищ, где и переживают неблагоприятный период (Никольский, 1974, 2013). Кроме того, у серебряного караса и далии *Dalia pectoralis* Bean, 1880, известны случаи вмерзания в лед с последующим оттаиванием и сохранением жизнеспособности. Аналогичные случаи отмечены и у головешки-ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Артаев, Ручин, 2009).

Участие терморцепции в различных формах термоадаптаций рыб изучено слабо. Однако известно, что у пресноводных рыб чувствительность к температуре достаточно высока – они воспринимают даже разность температуры в 0.03–0.10°C (Bull, 1936; Bardach, Bjorklund, 1957).

1.3. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ КРИТЕРИИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЫБ

Все периоды развития рыб – эмбриональный, личиночный, мальковый, неполовозрелого и половозрелого организма, а также старения – происходят в температурном диапазоне жизнедеятельности рыб от –2 до +52°C. Указанные значения высокой и низкой температуры зафиксированы в естественных условиях. Так, при температуре –2°C возможно обитание только антарктических видов рыб, а также полярной трески (сайки) *Boreogadus saida* (Lepchin, 1774) (Никольский, 1974, 2013). В то же время существование некоторых видов карпозубых рыб в водоемах с температурой ~40°C и выше представляется скорее исключением, а не общим правилом. В полярных и тропических зонах диапазон существования различных видов рыб сокращается до интервала температуры в 6–10°C. В пресных водоемах умеренных широт он возрастает до 20–30°C. Температура воды выше 30–34°C становится потенциально опасной даже для сравнительно теплолюбивых карповых видов, а для лососевых и сиговых видов такой уровень еще ниже – 23–27°C.

При оценке отношения рыб к температурному фактору среды часто употребляют термины эвритермные и stenотермные рыбы, а также рыбы теплолюбивые и холодолюбивые (Никольский, 1974, 2013; Шмидт-Ниельсен, 1982; Голованов, 2013). Эвритермными принято называть рыб,

которые могут жить в условиях значительных колебаний температуры воды. В то же время стенотермными называют рыб, которые приспособлены к узкой амплитуде колебаний температуры воды (Никольский, 1974, 2013; Реймерс, 1990). Каких-либо определенных количественных критериев, позволяющих четко отнести тот или иной вид к этим группам, до настоящего времени не выработано. Однако существуют экспериментальные данные, характеризующие верхнюю летальную температуру и окончательно избираемую температуру у рыб, а также результаты наблюдений в естественных водоемах, которые позволяют различать и классифицировать такие группы видов. К стенотермным чаще всего относятся холодолюбивые лососевые и сиговые, а к эвритермным – теплолюбивые карповые и окуневые виды. Такие виды, как осетровые и шуковые, видимо, попадают в промежуточную группу. Попытки классифицировать или сгруппировать разные виды рыб по степени их тепло- или холодолюбивости, стено- или эвритермности, обитанию в тех или иных температурных диапазонах жизнедеятельности представляются весьма продуктивными (Дрягин, 1973; Никаноров, 1976; Magnuson et al., 1979; Cherry, Cairns, 1982; Eaton, Scheller, 1996; Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013). Тем более, что накопление новых экспериментальных и полевых данных позволяет более широко использовать количественные показатели отношения рыб к температурному фактору среды.

При сравнении температурных критериев жизнедеятельности рыб, которые выявлены в экспериментальных или естественных условиях, по всей вероятности, необходимо учитывать ряд сопутствующих факторов. Во-первых, должна быть указана температура акклимации рыб либо температура воды, при которой проводились наблюдения в естественных условиях. Во-вторых, очень важно упоминание о возрасте животных, их длине и массе тела. В-третьих, обязательно указание сезона года, в который проводили опыты или наблюдения в поле. Наконец, необходимо отмечать физиологическое состояние рыб, на которых проведены эксперименты или которые извлечены из водоема. К сожалению, в настоящее время в научной литературе достаточно часто встречаются работы без такой дополнительной информации, что обесценивает их значимость и в ряде случаев не позволяет проводить сравнение полученных результатов с данными других авторов.

Температурные критерии жизнедеятельности рыб иногда ассоциируются с температурными критериями качества воды (Алабастер, Ллойд, 1982). В англоязычной научной литературе широко распространен термин «temperature requirements of fish», который буквально переводится как «температурные требования рыб», в точности

ОИТ или только продвигаются в нее, весьма затруднительно. Исключение составляют случаи, когда происходит непрерывное наблюдение за поведением рыб в естественных условиях с использованием звуковых или ультразвуковых передатчиков. Существует еще один методический прием – отслеживание перемещений рыб в садках, расположенных на глубине водоема при наличии продолжительного по времени термоградиента, как это продемонстрировано в работах Л.Ю. Бугрова на лососевых (Бугров, 1985а, б).

Верхняя летальная температура (ВЛТ) – температура, при которой наблюдается гибель рыб в высокой температуре. Значение ВЛТ определяют по окончанию движения жаберных крышек с помощью метода хронического летального максимума (ХЛМ) при медленном нагреве воды со скоростью $0.04\text{--}0.08^\circ\text{C}/\text{ч}$ ($1\text{--}2^\circ\text{C}/\text{сут}$), или метода критического термического максимума (КТМ) при быстром нагреве воды со скоростью $1\text{--}60^\circ\text{C}/\text{ч}$. Иногда применяют и другие методы, например, метод температурного скачка, с последующим расчетом ВЛТ (Fry, 1947, 1971; Brett, 1952; Шмидт-Нильсен, 1982). В естественных условиях фиксируется по температуре воды, в которой произошла гибель рыб, часто массовая.

Верхняя сублетальная температура фиксируется по перевороту рыб на бок или вверх брюшком. Определяется методом КТМ при нагреве воды в аквариуме со скоростью $4\text{--}60^\circ\text{C}/\text{ч}$. При этом перенос в воду с температурой на $3\text{--}4^\circ\text{C}$ ниже сохраняет жизнеспособность рыб. Длительность сохранения жизненных параметров разными видами рыб в таких условиях нуждается в детализации.

Нижняя летальная температура (НЛТ) – температура, при которой наблюдается гибель рыб в низкой температуре. Устанавливается по окончанию движения жаберных крышек при медленном охлаждении воды со скоростью $1\text{--}2^\circ\text{C}/\text{сут}$ (метод хронического летального минимума) или при быстром охлаждении со скоростью $1\text{--}60^\circ\text{C}/\text{ч}$ (метод критического термического минимума), иногда иными методами с последующим расчетом НЛТ (Fry, 1947, 1971; Brett, 1952; Шмидт-Нильсен, 1982). В естественных условиях фиксируется по температуре воды, в которой произошла гибель рыб, часто массовая.

Нижняя сублетальная температура – температура, при повышении которой или переносе рыб в воду с более высокой температурой процессы жизнедеятельности восстанавливаются, по крайней мере, на непродолжительное время. Возможность сохранения жизненных параметров в течение длительного времени нуждается в изучении и уточнении.

Избегаемая температура – температура (выше или ниже оптимальной), которую при наличии температурного градиента среды рыбы избегают. Для выявления такой поведенческой реакции необходим хотя бы небольшой, но градиент температуры. Реакция избегания наблюдается в экспериментальных условиях, иногда происходит в условиях естественных водоемов, а также в зонах сброса подогретых вод тепловыми, атомными электростанциями и крупными промышленными объектами.

Температура зимнего оцепенения (спячки) – температура, которую в зимнее время года некоторые рыбы умеренных широт используют для переживания неблагоприятных условий среды. Очевидно, это диапазон температуры от 2°C и ниже. Явление зимней спячки леща неоднократно отмечалось на зимовальных ямах в р. Волга (Никольский, 1971). Также известны случаи вмерзания в лед и последующего оттаивания головешки-ротана, а также закапывание серебряного карася в ил в зимний период года. У африканских рыб, напротив, наблюдается явление летнего оцепенения, когда рыбы впадают в аналогичное состояние, но уже при высокой температуре.

Температура начала и завершения «зимней спячки» – температура, при которой отмечается переход рыб из состояния активного плавания в состояние малой подвижности, часто с потерей координации движения и переворотом на бок и, наоборот, восстановлением двигательной активности.

Температура нереста – температура, при которой происходит выметывание икры самкой рыб и оплодотворение икры спермой самца. Определяется в естественных условиях, наблюдаются также случаи откладки икры в условиях эксперимента. Поскольку разные виды рыб нерестятся в самые различные сезоны года – весной, летом, осенью и зимой, диапазон температуры нереста варьирует от практически нулевых значений (налим) до температуры 25–28°C (сом *Siluris glanis* L.).

Температура нереста является очень важным исходным показателем. С нее начинается траектория значений температуры, необходимых каждому виду в процессе прохождения онтогенетических и сезонных циклов развития (Голованов, Валтонен, 2000). Вопрос о том, как отличается температура нереста у одного и того же вида, обитающего в различных точках своего ареала (на севере, в центре или на юге) представляется весьма значимым. Общеизвестным является тот факт, что время и период нереста у разных видов рыб наступает в разное время, при различной температуре, а также имеет различную протяженность. При расселении виды обычно сохраняют приуроченность нерестового периода к определенным температурным условиям. В этом случае изменяется только время года, когда происходит процесс икрометания.

Так, например, речной окунь на разных широтах своего обитания нерестует, начиная с февраля на юге и до июня на севере (Никольский, 1971).

Г. Ортон (1920), исходя из предположения, что арктические виды размножаются при температуре, близкой к минимальной для этой климатической зоны, а бореальные (распространившиеся в арктическую область) – при температуре, близкой к максимальной для данной области, установил так называемую «видовую температурную точку нереста». Её определяют как константу, уровень которой должен соотноситься с зоогеографической принадлежностью данного вида. В 1936 г. С. Руннстрем на примере северо-атлантических видов выявил прямую зависимость между теплолюбивостью вида и температурой его нереста. В первой половине и середине 20-го века совокупность взглядов этих двух исследователей получила широкое признание и стала называться правилом Ортон-Рунстема. В свою очередь, П.А. Дрягин (1949), проанализировав связь нерестового периода с температурой среды у ряда пресноводных видов рыб, отмечал: «Достаточно точно установлено, что для каждого вида рыб существует определенный температурный порог, ниже которого нерест не начинается и не происходит».

Анализ значений нерестовой температуры у леща и судака, выполненный Г.Л. Шкорбатовым (1973) в широком ареале обитания этих видов, а также порционность нереста у многих пресноводных видов рыб свидетельствуют о том, что указанное правило Ортон-Рунстема имеет определенные ограничения. У видов с широкой адаптационной пластичностью – леща, чехони *Pelecus cultratus* (L.), густеры *Blicca bjoerkna* (L.) и других – в процессе адаптации к более холодному климату происходит ряд изменений (Дрягин, 1949). Почти круглогодичный нерест заменяется сезонным, сокращается число выметов в нерестовый сезон, понижается температурный порог нереста, а сам срок нереста становится более ранним, весенним вместо летнего. Тем не менее, этот температурный критерий жизнедеятельности является весьма значимым.

Оптимальная температура роста (ОТР) – температура в центральной части температурного диапазона жизнедеятельности рыб, при которой наблюдается наиболее эффективный рост особей в условиях кормления по потребности (*ad libitum*). Обычно, это зона температуры с амплитудой в 1–3°C, выше и ниже которой эффективность показателей роста падает, вначале незначительно, потом существенно. О значениях оптимальной температуры в естественных условиях судят по косвенным показателям, в экспериментальных – получают четкие количественные данные (Brett, 1971a). Значение оптимальной температуры роста у многих видов рыб высоко коррелирует со значением их окончательно

избираемой температуры (Jobling, 1981; Голованов, 2013), характеризую область эколого-физиологического оптимума.

Оптимальная температура питания. Чаще всего вопрос об оптимальном питании возникает в условиях аквакультуры. Однако в действительности оценить степень оптимальности питания при данной температуре достаточно сложно. С учетом показателей аппетита (произвольное потребление пищи) и пищеварения (по скорости опорожнения желудка), а также обязательного учета количества корма, вносимого в среду, даже в экспериментальных условиях такая оценка не лишена субъективности (Brett, 1971). Обычно, об оптимальном питании говорят в том случае, когда оценивают оптимальную температуру роста рыб. Например, молодь карпа, эколого-физиологический оптимум роста которой находится в диапазоне температуры 28–30°C (Капитонова, 1979), экономически и технологически наиболее выгодно выращивать при температуре ~24°C. При этом существенно сокращается количество корма, который потребляется рыбами, однако эффективность роста остается достаточно высокой. Аналогичный подход практикуется и при выращивании других видов рыб, как теплолюбивых, так и холодолюбивых. Особенно важно знать, какое количество корма или полезных компонентов, содержащихся в нем, в действительности усваивается рыбами. Тем не менее, соотношение данных критериев – оптимальной температуры питания и оптимальной температуры роста нуждается в дальнейшем исследовании и уточнении.

Температура прекращения и начала питания – температура, при которой в различные сезоны года в естественных или экспериментальных условиях рыбы прекращают питаться или начинают питание вновь после периода голодания. В осенний сезон в прудах или в других водоемах после понижения температуры до определенного уровня наблюдается отказ рыб от приема корма (Никольский, 1971, 1971, 2013). Во многом это зависит от степени их подготовленности к зимовке. Весной отмечен обратный эффект. По мере прогрева воды появляются кормовые реакции, интенсивность которых впоследствии усиливается. Подобные ситуации могут быть смоделированы в экспериментальных условиях, в особенности, при наличии термоградиентной среды (Голованов, 2013).

В принципе, возможно увеличение перечня температурных критериев жизнедеятельности рыб за счет привлечения физиолого-биохимических и поведенческих показателей. Так, Дж. Бретт (1971) тщательно проанализировал целый ряд физиологических критериев – толерантность, термопреферендум, обмен (5 показателей), работу (3 показателя), рост (3 показателя), аппетит, пищеварение, кровообращение (9 показателей) у молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) в зоне выше и ниже предположительно оптимальной температуры.

Оригинальные подходы были разработаны А.И. Зотиным и Н.Д. Озернюком (Зотин, Озернюк, 1976; Озернюк, 1985) для определения оптимальной температуры развития рыб на основе минимальных энергозатрат методом определения суммарного потребления кислорода. Целый ряд авторов в качестве критерия использовал оптимальную температуру вылупления (по максимальному количеству) личинок рыб – налима, леща, щуки, синца и густеры (Володин, 1960а, б, в), ерша (Володин, Кияшко, 1982), плотвы (Гулидов, Попова, 1979), судака (Мунтян, 1967; Мунтян, Резниченко, 1967), а также воблы, леща и сазана (Оруджев, 1975).

Сигнальная температура начала и окончания миграций (нерестовых, нагульных, зимовальных и др.) – температура, при которой отмечается массовая миграция того или иного вида. В естественных условиях после распада льда и повышения температуры воды, как правило, наблюдается нерестовая миграция. Она обычно приурочена к определенной температуре воды, значение которой несколько ниже нерестовой. При кратковременном понижении температуры нерестовая миграция приостанавливается до очередного повышения температуры воды (Поддубный, Малинин, 1988). После нереста наблюдается откочевка скоплений рыб в места нагула, что также приурочено к определенной температуре воды. Понижение температуры воды осенью до определенного уровня в ряде случаев приводит к миграции на места зимовки. В эксперименте наблюдать такие реакции практически невозможно. Однако в ходе длительных опытов в термоградиенте, в период времени, близкий к весеннему равнодействию, было отмечено передвижение молоди леща и плотвы из низких зимних значений температуры в более высокие весенние и летние (Поддубный и др., 1978).

Для полносистемного мониторинга температурных критериев жизнедеятельности гидробионтов в естественных условиях рек, озер, внутренних морей и водохранилищ, а также на участках сброса подогретых вод у гидротехнических сооружений, тепловых и атомных электростанций, необходимы исследования, включающие, в первую очередь, три этапа.

1. *Создание компьютерной базы данных*, включающей в себя температурные критерии жизнедеятельности рыб и водных беспозвоночных – значения верхней и нижней летальной температуры при различных уровнях тепловой нагрузки, избегаемой температуры, оптимальной температуры питания, роста, поведения и жизнедеятельности, окончательно избираемой и избираемой температуры (термопреферендум), температуры нереста, температурного порога прекращения и начала питания, сигнальной температуры начала и окончания миграций, а также характеристики температурной

акклимации, температуры начала и завершения «зимней спячки» у рыб и диапаузы у беспозвоночных. Список критериев может быть расширен по мере накопления экспериментальных данных. В отечественной литературе, за редким исключением, такие материалы не систематизированы и представлены в сокращенном виде (Голованов, 1996а; Голованов и др., 1997), или известны в виде переводных изданий (Алабастер, Ллойд, 1984). В то же время аналогичные базы-публикации существуют за рубежом в виде крупных статей-обобщений с подробными таблицами (Coutant, 1977; Power plants..., 1980; Cherry, Cairns, 1982; Beitinger et al., 2000 и др.). Целесообразно уже на стадии накопления данных размещение базы на Интернет-сайтах для открытого пользования и взаимного обмена информацией с исследователями из России, стран ближнего и дальнего зарубежья.

2. *Выбор температурных критериев жизнедеятельности рыб и водных беспозвоночных*, которые в наибольшей степени смогут отражать функционирование водных животных во всем диапазоне жизнедеятельности в меняющихся температурных условиях среды – от нижних летальных до верхних летальных значений температуры. Исходя из методологических подходов канадских и американских исследователей Ф.Е.Дж. Фрая (Fry, 1971), Дж. Р. Бретта (Brett, 1971), а также В.С. Ивлева (Ивлев, Лейзерович, 1960), все разнообразие эколого-физиологических и поведенческих параметров, отражающих температурные требования гидробионтов, можно разделить на две основные группы. Одна из них характеризует границы жизнедеятельности (пессимум), другая – оптимальные зоны функционирования особей, популяций и видов. Ключевыми параметрами, на наш взгляд, являются, с одной стороны, летальная температура (верхняя и нижняя), а с другой – оптимальная температура роста и питания, как правило, совпадающие с окончательно избираемой температурой у рыб (Голованов и др., 1997; Голованов, 2013). Приведенные выше показатели логически связаны и сильно коррелируют между собой, что позволяет использовать их в прогностических целях. Таким образом, из многочисленного списка следует отобрать наиболее значимые критерии, на анализе и оценке которых и следует сосредоточиться. Именно эти критерии могут быть в дальнейшем использованы для мониторинга температурных реакций гидробионтов в зонах гидротехнических сооружений, тепловых и атомных электростанций.

3. *Оценка экспериментальных и полевых методов*, которые позволяют получать объективные критерии, в полной мере отражающие температурные требования гидробионтов. Как показывает анализ собственных материалов (Голованов и др., 1997, 2005; Голованов, 2013) и

данных других авторов, необходимо учитывать сезон года, возраст животных, а также их эколого-физиологический статус. Перечисленные данные часто отсутствуют в публикациях или приводятся в сокращенном виде, что серьезно затрудняет анализ и систематизацию критериев. Кроме того, одни и те же температурные показатели могут быть получены с применением разных методов. Например, экспериментальные данные по летальной температуре у рыб получают с использованием нескольких методов – метода начальных (пороговых) температур (иначе – метода «температурного скачка»), метода критического термического максимума-минимума и метода хронического летального максимума-минимума. Окончательно избираемую температуру в термоградиентных условиях определяют и расчетным методом по результатам кратковременных опытов, и по наблюдениям в длительных хронических экспериментах. В то же время использование только непродолжительных (минуты и часы) опытов часто приводит к искажению данных и их неверной интерпретации. В зависимости от применяемого метода, могут быть получены совершенно несопоставимые результаты, которые затем ошибочно используются для анализа температурных предпочтений рыб в условиях естественной среды и зонах сброса подогретых или охлажденных вод.

Таким образом, для каждой группы критериев, характеризующих температурные границы жизнедеятельности и оптимальные зоны функционирования, должен быть проведен соответствующий анализ и выбор подходящей методики. Возможна также разработка своего рода переводных коэффициентов, позволяющих сравнивать результаты, полученные разными методами.

Впервые формулировка «температурные критерии в жизненных циклах пресноводных гидробионтов» была использована нами в 1996 г. (Голованов, 1996а). В 1997 г. были проанализированы температурные условия существования рыб Рыбинского водохранилища (Голованов и др., 1997). При этом использованы как результаты, полученные ранее многими авторами в естественных условиях, так и собственные экспериментальные данные по термоизбиранию и термоустойчивости рыб, обитающих в водохранилищах Верхней Волги. Некоторые элементы этого анализа будут приведены ниже (гл. 5) при анализе *возможности увеличения времени пребывания в оптимальных или близких к оптимальным условиям.*

В наиболее общем виде градиенты температурных полей, с которыми гидробионты сталкиваются в естественных условиях, можно представить как изменения температуры водных масс различных объемов во времени и пространстве (табл. 1).

Каким же образом все разнообразие пространственных и временных вариаций температурных полей естественной среды позволяет отдельным видам рыб Рыбинского и других водохранилищ Верхней Волги существовать длительное время при относительно высокой численности (лещ, синец, плотва, судак и др.), другим – с резкими колебаниями численности (корюшка)?

Таблица 1. Градиенты пространственных и временных температурных полей в естественных условиях водохранилища

Пространственная структура температурных полей	Временная динамика температурных условий
1. Мозаичность распределения температуры по горизонтали	1. Глобальные многолетние изменения климата
2. Вертикальная стратификация температуры	2. Межгодовые различия температурного режима
3. Неоднородность температуры различных водных масс	3. Сезонные изменения температуры поверхностных и придонных вод
4. Различия температуры в открытых плесах и притоках	4. Суточные колебания температуры
5. Температурные аномалии в нижних бьефах плотин	5. Аварийные сбросы горячих вод или резкие охлаждения в зонах «термального загрязнения»
6. Макро- и мезомасштабные циркуляционные неоднородности температурных полей	
7. Локальные зоны влияния тепловых сбросов ГРЭС и АЭС	

На рис. 1 представлена общая схема влияния температурного фактора на рыбное население водохранилища. В первую очередь следует отметить непосредственное воздействие температурного фактора на отдельных особей, популяции и конкретные виды. Необходимо учитывать также и опосредованное влияние температуры – через кормовую базу и уровенный режим – основные естественные факторы, формирующие динамику численности рыб и структуру ихтиоценоза в водоеме.

Воздействие температурного фактора на рыбное население водоема многогранно и охватывает различные уровни организации биоты.

Изменения температуры затрагивают пространственную структуру рыбного населения, приводя к перераспределению молоди и взрослых рыб – смене мест нагула, зимовки и нереста, формированию зон промысловой концентрации, определению сроков и путей миграций. Значительно влияние температуры на процессы обмена веществ у рыб в нагульный и зимовальный периоды. Как следствие, изменяется физиологическое состояние особей, а вместе с ним и их устойчивость к воздействию абиотических факторов, токсикантов, возбудителей инфекций и паразитарных инвазий, ускоряется или замедляется темп роста рыб, меняются их размерно-весовые характеристики.



Рис. 1. Влияние температурного фактора на рыбное население водоема (схема)

Условия размножения, возраст полового созревания, ход процессов гаметогенеза, плодовитость рыб, выживаемость икры, эмбрионов и личинок непосредственно во время оплодотворения и на начальных этапах развития – все это также во многом определяется температурой среды. В итоге образуются высоко- или низкоурожайные поколения тех или иных видов рыб.

Температурный фактор играет важную роль в формировании видовой и популяционно-генетической структуры рыбного населения, регулируя соотношение представителей различных фаунистических комплексов, общий уровень биоразнообразия и конкретный видовой состав ихтиофауны (за счет исчезновения одних видов и их замены другими или перераспределения относительного обилия различных видов). Температура имеет прямое отношение к внутривидовым изменениям, связанным с дифференциальной выживаемостью и репродукцией отдельных морф или генотипов, что в свою очередь ведет к изменению генетического состава популяций. В конечном итоге, температура в комплексе с другими абиотическими и биотическими факторами вносит свой вклад в общую численность популяций рыб, суммарную ихтиомассу, рыбопродуктивность водоема и, наконец, товарное качество рыбной продукции.

Детальное описание взаимоотношений исследуемого фактора – температуры и элементов жизненных циклов у основных видов рыб Рыбинского водохранилища не входило в нашу задачу. Гораздо важнее было в первую очередь обозначить те «узкие места» – зоны возможной реализации температурных требований рыб, которые, с одной стороны, определяют численность популяций и рыбопродуктивность, а с другой – позволяют получить исходный материал для нужд рыбохозяйственного прогноза, как кратковременного, так и долговременного.

Представленные экспериментальные и полевые материалы убедительно свидетельствуют о необходимости использования термоадаптационных характеристик рыб и параметров термического режима водоема для целей рыбохозяйственного прогнозирования (Голованов и др., 1997). Как известно, методы прогноза относительной численности стада рыб Г.В. Никольский (1974) подразделял на 3 группы: 1) прогноз на основании анализа статистики уловов; 2) на основании гидрологических условий водоема; 3) на основании мощности отдельных поколений и соотношения пополнения и остатка.

По-видимому, учет *температурного фактора* в прогнозе численности и уловов рыб может быть осуществлен двумя основными путями: 1) *корреляционным* – на базе существующих данных о зависимости между биологическими характеристиками водоема и его температурным режимом; 2) *синтетическим* – на основании сравнительного анализа температурного оптимума или границ выживаемости рыб в разные периоды их развития и предполагаемых изменений термики водоема. Использование температурных критериев жизнедеятельности пресноводных видов рыб, в первую очередь, предполагает синтетический путь.

При этом ключевыми звеньями сезонного жизненного цикла, на которых должен базироваться рыбохозяйственный прогноз, использующий температурные критерии, по нашему мнению, являются:

1. Репродуктивный период, включающий нерест, эмбриогенез и переход на внешнее питание.
2. Нагульный период, обеспечивающий эффективный рост, питание и подготовку к зимовке.
3. Зимовальный период, в процессе которого рыбы переживают неблагоприятные условия среды.

Какие же температурные показатели могут быть востребованы в качестве исходной информации для рыбохозяйственного прогнозирования? В качестве исходных для прогноза обычно используются материалы, полученные в ходе *полевых* ихтиологических наблюдений и последующего анализа. Эти данные характеризуют: пространственную структуру, поведение и перемещения рыб; физиологическое состояние особей в периоды нереста, нагула и зимовки; размерно-возрастной, весовой и половой состав популяций; репродуктивные особенности; урожайность поколений; биоразнообразие и видовой состав; принадлежность к разным фаунистическим комплексам; популяционно-генетическую структуру; численность популяций рыб; плотность скоплений (по данным гидроакустических съемок); расчетные величины суммарной ихтиомассы и рыбопродуктивности. Каждая из этих характеристик может содержать температурную компоненту – информацию о термальных условиях во время сбора данных. В настоящее время это обязательное условие соблюдается далеко не всегда.

Из *экспериментальных* критериев термозкологии рыб, дающих наиболее строгую количественную оценку, в первую очередь, применимы: верхняя и нижняя летальная температура; оптимальная и пороговая температура развития, роста и питания; окончательно избираемая температура у рыб.

Как известно, наряду с биологическими показателями в рыбопромысловом прогнозировании широко применяется ряд *гидрологических* характеристик, дающих интегральное описание термического режима водохранилища. В их числе: начало ледостава; его продолжительность; время очищения ото льда; продолжительность периода, свободного ото льда; средняя температура воды за сезон; среднегодовая температура воды; температура поверхностных слоев воды на акватории водохранилища, в прибрежье, а также температура водной массы; суммарный запас тепла по водохранилищу за период открытой воды; теплозапас за весь год и за каждый отдельный месяц; тепловой сток за период открытой воды и др. Эти гидрологические

показатели в совокупности дают полную картину пространственной и временной структуры температурных условий обитания гидробионтов.

Эффективный прогноз невозможен без использования некоторой *дополнительной* информации, касающейся уровня режима, кормовой базы рыб, влияния других биотических и абиотических факторов, а также различных видов антропогенного воздействия на водоем. С нашей точки зрения, наиболее объективным рыбопромысловый прогноз станет только при условии *комплексного* использования полевых и экспериментальных характеристик, гидрологических и дополнительных критериев.

Таким образом, существует широкий круг критериев разного уровня и направленности, которые по отдельности или в сочетании могут быть привлечены для анализа и последующего прогноза. Включение термальных норм жизнедеятельности, в особенности, установленных экспериментально, позволяет внести существенный вклад в теорию и практику гидробиологического прогноза. К сожалению, данные по сезонно-возрастным и популяционным особенностям термоадаптаций пресноводных рыб на сегодняшний день востребованы явно недостаточно. Между тем, помимо оценки промысловых запасов и прогнозирования уловов, знание закономерностей ответа рыб на изменение температурных условий среды может быть полезно для решения целого ряда других рыбохозяйственных задач. В их число входят: выращивание рыб в контролируемых температурных условиях, в том числе с использованием градиента температуры в зонах теплых сбросных вод; прогнозирование пространственного распределения рыб в природных водоемах для облова рыбных скоплений. Кроме того, возможно установление оптимальных сроков промысловых запретов с учетом реальных температурных условий данного года. Иными словами, вместо жестких календарных дат, основанных только на времени распаления льда, могут быть разработаны гибкие критерии, отражающие реальный заход производителей рыб на нерестилища в зависимости от температуры воды. Кроме того, данные о реакции водных организмов на изменение температуры среды, выявленные в ходе полевых и экспериментальных исследований, позволяют определять как термоадаптационный потенциал рыб, так и особенности использования гидробионтами термального ресурса водоемов.

Термоадаптационный потенциал рассматривается нами как наследственно обусловленная степень сопротивления особи, популяции или вида вариациям температурного фактора среды и успешное выживание в пространственно-временном градиенте температуры. В то же время, вполне правомочно расценивать взаимодействие рыб и других гидробионтов с температурными условиями обитания по аналогии с их отношением к традиционным экологическим ресурсам, например,

трофическим (Magnuson et al., 1979). В частности, некоторый объем водных масс с определенной температурой и термическим режимом (в пределах всего водохранилища или его отдельной части) может быть рассмотрен в качестве *термального ресурса*, определяющего реализацию биопродукционных возможностей рыбного населения данного водоема.

Проведенный анализ (Голованов и др., 1997) позволил сделать вывод о том, что в целом температурные условия Рыбинского водохранилища (как, очевидно, и других верхневолжских водохранилищ) можно считать вполне удовлетворительными для большинства основных промысловых видов рыб – леща, синца, плотвы, судака, щуки. В ряде случаев рыбы сталкиваются с весьма неблагоприятными температурными условиями (холодный нерестовый период, низкая средняя температура воды в летний сезон, продолжительная зимовка), затрудняющими полную реализацию их термоадаптационных возможностей. Тем не менее, за счет высокого адаптивного потенциала по отношению к температурному фактору, они поддерживают достаточно высокую среднюю численность, а в годы с благоприятными климатическими условиями периодически появляются высокоурожайные поколения указанных видов рыб.

Ввиду отсутствия экономических и технических возможностей для проведения широкомасштабных мероприятий по увеличению численности и улучшению условий воспроизводства рыб в водоеме, в настоящее время возрастает роль оценки рыбных запасов и рыбохозяйственного прогноза. Поскольку термоадаптационные характеристики рыб при составлении прогноза используются в недостаточной степени, было предложено:

1. При оценке запасов рыб и рыбохозяйственном прогнозе в Рыбинском и других водохранилищах Верхней Волги шире применять данные, характеризующие температурные требования основных промысловых видов рыб.
2. Ввиду определяющей роли температурного фактора для существования гидробионтов продолжить разработку системы температурных критериев жизнедеятельности пресноводных гидробионтов.
3. Использование этих критериев признать целесообразным не только в гидробиологическом прогнозировании, но и в комплексных исследованиях закономерностей функционирования водных экосистем.

Дальнейшие исследования, включающие в себя разработку и изучение температурных критериев жизнедеятельности рыб и беспозвоночных, могут быть полезны и важны не только в теоретическом, но и в практическом плане – для нужд рыбного хозяйства России.

КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ОПТИМУМА И ПЕССИМУМА

2.1. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ И ПЕССИМУМ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЫБ

Понятия оптимум и пессимум в современной биологии, экологии и гидробиологии можно считать одними из наиболее значимых и фундаментальных. Тем удивительнее, что единообразного и четкого толкования данных понятий нет. Исследователи используют для характеристики и оптимума, и пессимума самые разные показатели и дают разные определения.

Ровно 100 лет назад В. Шелфорд (Shelford, 1913a, b; 1929) предложил понятие экологического оптимума, и в своей первоначальной трактовке оно благополучно используется вплоть до настоящего времени. Исходя из того, что интенсивность любого процесса жизнедеятельности в организме животных зависит от факторов среды, которые в свою очередь, также зависят от других факторов, В. Шелфорд ввел в экологию понятие кривых толерантности. Эти кривые обычно унимодальны, при этом они имеют форму колокола, вершина которого и отвечает условиям оптимума для рассматриваемого процесса. Нижние части этих кривых соответствуют пределам толерантности, т.е. их можно трактовать как пессимум.

Каждый живой организм и их популяции не существуют сами по себе, а находятся в тесной взаимосвязи с биотическими и абиотическими факторами окружающей среды. Именно эти факторы каждый в отдельности, а чаще все одновременно определяют эффективность и успешность жизнедеятельности животных и растений. Факторы могут быть как благоприятными, так и опасными, даже вредными, при этом они или ограничивают, или стимулируют рост и развитие живых организмов. Важно и то, каким образом фактор влияет – постоянно или периодически и какова величина (доза) того или иного фактора.

В середине XIX века, в 1840 г., было установлено, что развитие живых организмов может быть ограничено из-за недостатка какого-либо компонента, например, влаги, света, минеральных солей и т.д. На примере растений немецкий химик-органик Ю. Либих экспериментально показал, что рост, как правило, зависит от того элемента питания,

который присутствует в минимальном количестве (Liebig, 1840). Это явление получило название «закон минимума», иногда в честь автора его еще называют закон минимума Либиха (Краснощев, Розенберг, 2002). В современной формулировке закон минимума звучит примерно так: выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей.

Позднее выяснилось, что лимитирующим может быть не только недостаток какого-либо фактора, но и его избыток, например, гибель урожая из-за дождей, перенасыщения почвы удобрениями или очень высокой температуры воды в водоеме. Тем не менее, только спустя 70 лет, в начале XX-го века В. Шелфорд сформулировал новый закон, расширяющий представления Либиха.

Исходное и современное название закона В. Шелфорда – закон толерантности Шелфорда. Согласно ему существование вида определяется лимитирующими факторами, находящимися не только в минимуме, но и в максимуме. Любой фактор, находящийся в избытке или недостатке, ограничивает рост и развитие организмов и популяций (Shelford, 1913a, b; 1929). Точная формулировка В. Шелфорда – «лимитирующим фактором процветания организма может быть как минимум, так и максимум экологического влияния, диапазон между которыми определяет степень выносливости (толерантности) организма к данному фактору».

Согласно приведенной формулировке, кривые толерантности или выживания вида, популяции или организма (отсчитывая по оси ординат), видимо, имеют унимодальное максимальное значение где-то в центральной части температурного диапазона жизнедеятельности рыб. Об оптимальности и оптимуме речи не идет, но оптимум жизнедеятельности подразумевается, поскольку введены понятия кривых толерантности. Приведем некоторые определения оптимума, наиболее удачные с нашей точки зрения.

Рассуждая о влиянии различных внешних факторов на условия существования животных, Д.Н. Кашкаров (1945) говорил о большой пестроте в распределении жизни и о том, что даже два рядом существующих организма, по сути живут в разных условиях. «В каждом данном месте мы видим очень сложное сочетание факторов, и для присутствия в нем того или иного вида нужно определенное их сочетание». Совокупность условий или факторов в каждом определенном месте образует своего рода «сито», отсеивающее определенные виды. Такое сито Д.Н. Кашкаров считал необычайно сложным, поскольку количество факторов в любом местообитании организмов очень велико. К тому же один и тот же фактор имеет самое разное значение для

организма в зависимости от того, в какой комбинации с другими факторами он действует.

Подчеркивается, что каждый фактор может влиять непосредственно или косвенно, вызывая положительные или отрицательные прямые либо отдаленные последствия. При этом влияние на организм зависит не только от характера и качества фактора, но и от его дозировки. Исходя из изложенного, Д.Н. Кашкаров формулирует, что «для каждого фактора имеется доза, дающая для данного вида наилучший эффект, или оптимум, и дозы, дающие наихудший эффект, или пессимум» (Кашкаров, 1945). Оптимум фактора может быть различным для разных видов. Кроме того, оптимум одного и того же фактора неодинаков и для различных физиологических процессов. Схема влияния факторов, приводимая в монографии Д.Н. Кашкарова, принципиально не отличается от кривых толерантности В. Шелфорда. Показательно, что термины оптимум и пессимум не только употребляются вместе, но и позволяют Д.Н. Кашкарову формулировать положение об экологической валентности вида, которая равна размаху кривой или расстоянию между двумя пессимумами. Экологическая валентность отражает пластичность вида и его способность приспосабливаться (адаптироваться) к изменяющимся условиям среды. Так возникает понятие о широковалентных и узковалентных видах. Например, существуют эвритермные рыбы, обитающие в широком диапазоне температурных условий среды, и stenотермные рыбы, обитающие в узком диапазоне температуры. Важным замечанием выдающегося отечественного эколога является то, что как оптимум, так и пессимум, не являются для вида (очевидно и для популяции, и для конкретного организма) абсолютной величиной, они всегда относительны.

Интересно сравнение относительных пределов толерантности stenотермных и эвритермных организмов (Ruttner, 1963), приведенное на рис. 2. Во-первых, stenотермные организмы могут быть толерантными и к низкой, и к высокой температуре, кроме того, они, видимо, могут обладать и промежуточными свойствами. У организмов этой группы минимум, оптимум и максимум, в отличие от эвритермных, сближены. Так что, по мнению Ф. Рутнера, даже небольшие изменения температуры, которые сравнительно мало сказываются на эвритермном виде, для stenотермного вида или организма могут стать критичными. По Ю. Одуму (1975), появление в ходе эволюции узких диапазонов толерантности по отношению к факторам среды можно рассматривать как форму специализации, в результате которой большая эффективность достигается в ущерб адаптивности и увеличивается разнообразие в сообществе.

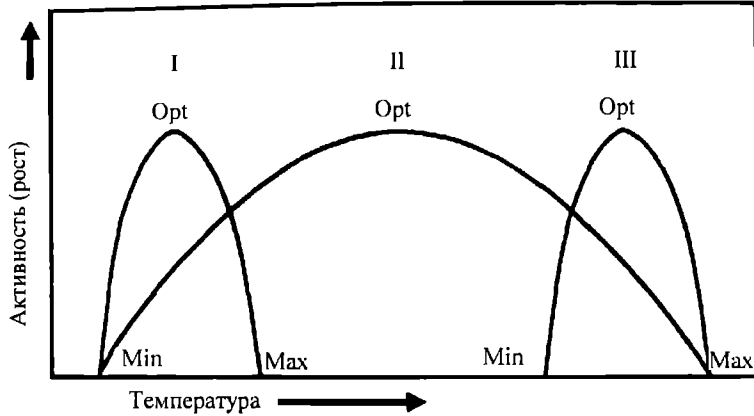


Рис. 2. Относительные пределы толерантности стенотермных (I и III) и эвритермных (II) организмов (по: Ruttner, 1963).

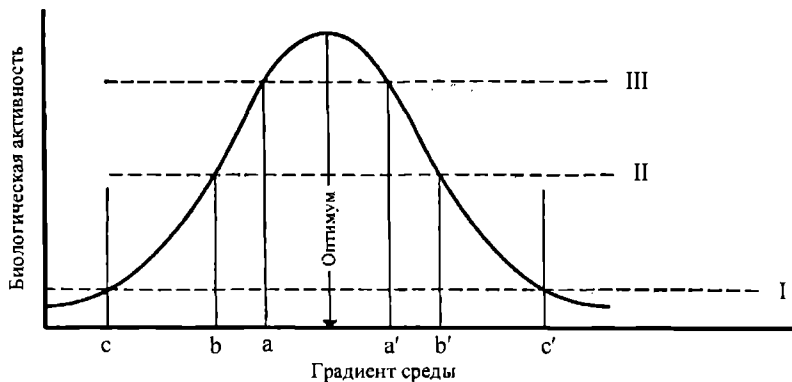


Рис. 3. Зависимость биологической активности от градиента условий среды (по: Риклефс, 1979). Уровни активности, необходимые для поддержания жизненно важных биологических функций (I), существования особи (II) и существования популяции (III), определяют экстремальные летальные условия (c и c'), пределы выносливости особи (b и b') и популяции (a и a').

Р. Риклефс (1979) определяет оптимум как «... некое определенное сочетание условий среды, оптимальное для его роста, существования и размножения». Указывается, что по обе стороны от этого оптимума биологическая активность постепенно снижается, пока условия не становятся такими, в которых вообще невозможно существование организма. В общем виде взаимоотношения организма со средой можно представить на графике, изображающем зависимость уровня биологической активности от изменения условий среды (рис. 3). М. Бигон и соавт. (1989) определяют оптимальные условия как «... те, при которых особи данного вида оставляют наибольшее число потомков, т.е. оказываются наиболее приспособленными». Типичная конкретная форма кривой в виде колокола, отражающая реагирование на внешнее условие, может быть симметричной или асимметричной, широкой или узкой. Форма кривой зависит от видовой принадлежности организма, характера условий и, естественно, от того, какая из многих реакций организма выбрана для изучения (рис. 4).



Рис. 4. Эффективность процессов жизнедеятельности организмов данного вида в зависимости от температурных условий среды, схема (по: Бигон и др., 1989).

И.А. Шилов (1997) понятие оптимума сформулировал следующим образом: «... количественное выражение (доза) фактора, соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни, рассматривают как оптимальное».

Г.В. Никольский (1974, 2013), не формулируя самого понятия оптимума и пессимума, тем не менее, неоднократно приводит примеры оптимальных значений температуры и температурных границ жизнедеятельности для некоторых морских и пресноводных видов рыб.

Е. Одум (1975), оперируя понятием оптимума в отношении пойкилотермных животных, точной формулировки оптимальных условий существования животных, также не приводит.

Понятия оптимум и пессимум, раскрывающие их биологическую сущность и экологическую значимость, крайне важны, особенно для водных животных. Тем не менее, во многих обобщающих биологических монографиях этому аспекту биологии, экологии, гидробиологии и, в особенности, ихтиологии и экологии рыб, уделяется недостаточно внимания (Макфедьен, 1965; Константинов, 1972; Никольский, 1974, 2013; Одум, 1975; Мак-Фарленд, 1988; Протасов, 2011 и др.). Так, например, Э. Макфедьен (1965), являясь единственным экологом, приводящим многочисленные примеры предпочтения фактора среды животными в условиях градиента, подробно рассуждает о пределах выносливости организма к разным факторам среды и почти не употребляет терминов оптимум или пессимум.

Более того, во многих монографиях, биологических словарях и ряде справочных книг, вышедших из печати в последнее время в России, термины оптимум и пессимум применительно к биологическим явлениям, отсутствуют (Реймерс, 1991; Краснощеков, Розенберг, 2002). В этом, естественно, нет вины авторов. Скорее, это отражение общей тенденции, имеющей место в биологии. В настоящее время все еще продолжается обобщение данных, полученных в экспериментальных и естественных условиях, что в итоге позволяет подтверждать некоторые закономерности жизнедеятельности животных, в том числе и водных, в широком диапазоне температуры. По-видимому, время крупных теоретических обобщений и закономерностей по проблеме оптимума и пессимума пока не наступило.

В монографиях-справочниках по эволюционной экологии Е.К. Еськова (2009, 2013), наряду с формулировкой законов Либиха и Шелфорда, впервые приведены не только формулировки понятий оптимум и пессимум, но и дано определение закона оптимальности, по которому любая система функционирует с наибольшей эффективностью в некоторых пространственно-временных пределах (или никакая система не может сужаться и расширяться до бесконечности).

Рассматривая понятие оптимума и экологического оптимума, необходимо отметить, что многие исследователи дают его определение с позиций физиологии, биохимии или молекулярной биологии (Hochachka, Somero, 2002). По мнению В.С. Ивлева, экологический оптимум – это интегральный показатель, когда в качестве объекта экологического анализа принимается организм как единая целостная система (Ивлев, Лейзерович, 1960; Ивлев, 1966). Под физиологическим оптимумом В.С. Ивлев понимает такую напряженность изучаемого фактора, когда данная

физиологическая функция осуществляется в наиболее короткие сроки и с наибольшим энергетическим эффектом (Ивлев, Лейзерович, 1960). Близко к определению других авторов – физиологический оптимум как такая напряженность фактора внешней среды, при которой отдельные физиологические реакции протекают с максимальной скоростью (Проссер, Браун, 1967). Понятно, что экологические, физиологические, биохимические показатели оптимума, так же как и другие, например, поведенческие, могут не совпадать в большей или меньшей степени (Ивлев, Лейзерович, 1960). Также могут различаться значения оптимума для отдельно взятого организма, популяции или вида.

Такие показатели, как метаболизм, рост и развитие, наиболее часто используются для определения оптимальных условий существования организма. Л. Проссер и Ф. Браун (1967) оптимальной зоной на шкале температуры для пойкилотермных организмов предложили считать ту, в которой метаболизм протекает наиболее интенсивно. А.И. Зотин и Н.Д. Озернюк, изучая зародышей выюна, пришли к сходному мнению. Было предложено зону минимального потребления кислорода у животных рассматривать в качестве температурного оптимума развития (Озернюк, 1985, 2000б). Ранее приводились примеры того, что большинство физиологических функций, включая показатели работы и скорости роста, у молодых нерки, характеризуют состояние температурного оптимума (Brett, 1971). М. Ангиллетта с соавторами (Angilletta et al., 2002; Angilletta, 2009) охарактеризовали температурный оптимум эктотермного организма как температуру тела, при которой эффективность работы (функционирования) является максимальной. Заслуживает внимания еще одна формулировка, приведенная в 3-ем издании глоссария терминов по температурной физиологии (Glossary of terms..., 2003): «Оптимальный диапазон температуры тела – это диапазон температуры тела, в котором вид проявляет свою суточную активность. Примечание: «этот экологический оптимум» объединяет внутренние и внешние силы, действующие на вид; это понятие применимо главным образом к эктотермам».

Перечисленные формулировки оптимума или экологического оптимума отражают только часть самого понятия – его статические характеристики. Предложение разделять статический и динамический оптимум, как две составляющие при определении экологического оптимума, было высказано В.Б. Вербицким (2008). По его мнению, статический оптимум включает диапазон оптимальных значений факторов на шкале толерантности и «дозу» каждого фактора, соответствующую потребностям организма и обеспечивающую наиболее благоприятные условия для его жизни.

Выделить динамическую составляющую оптимума было предложено в первую очередь потому, что к настоящему времени накоплено большое количество экспериментальных и полевых данных, свидетельствующих о том, что колебания факторов среды стимулируют рост, развитие и эффективность многих функций организма рыб в большей степени, чем постоянные условия (Константинов, Зданович, 1985, 1986, 1996; Зданович, 1987; Зданович, Пушкарь, 2007а, б; Константинов и др., 1989, 1991; Константинов, Шолохов, 1990; Константинов, 1993 и др.).

О том, что периодичность действия факторов или их колебания существенно влияют на жизнедеятельность всех живых организмов, в том числе и обитающих в водной среде, было известно давно. Еще А.С. Мончадский (1958, 1961, 1962) отмечал, что в первую очередь адаптация устанавливается по отношению к тем факторам, которые связаны с цикличностью вращения земного шара вокруг своей оси и его движения вокруг Солнца или сменой лунных фаз. Он называл их первичными периодическими и относил к ним температуру, освещенность и др. Р. Дажо (1975) на основе анализа многих данных сделал вывод о том, что наличие выраженной адаптации организмов к первичным периодическим факторам объясняется, как это ни странно, неблагоприятными условиями константной температуры. Такой факт был установлен ранее еще В. Шелфордом (1929), показавшим влияние колебаний температуры на рост и развитие сопротивляемости животных. Этот факт зарегистрирован также в многолетней практике аквариумистов, знающих, что при небольших колебательных изменениях температуры среды рыбы чувствуют себя лучше. Уже к середине 70-х гг. прошлого века Ю. Одум удалось сформулировать вывод о том, что «... организмы, которые обычно в природе подвергаются воздействию переменных температур ..., как правило, хуже переносят постоянную температуру (Одум, 1975). Позднее Г. Галковской и Л. Сушеня (1978) на основе многочисленных экспериментов была установлена стимулирующая роль периодических колебаний температуры на рост и развитие беспозвоночных. Это позволило Л.М. Сушене (1978) распространить данное заключение на водных животных: «гидробионты, нормальная жизнедеятельность которых протекает в условиях колебательных или циклических температурных режимов, плохо переносят постоянные температуры даже в зоне оптимума. В принципе, «стимулирующее действие изменений температуры, по крайней мере, в умеренных областях, можно считать фундаментальной экологической закономерностью» (Vivert, Lagler, 1961; Дажо, 1975).

Еще до подробных многолетних исследований А.С. Константинова с сотрудниками кафедры ихтиологии Московского государственного

университета в 1983–2012 гг. было установлено, что некоторые виды рыб в переменных температурных режимах растут лучше, чем в стабильных режимах с той же средней температурой. Такие данные были получены для пустынного карпозубика *Cyprinodon macularius* (Baird et Girard) (Brown, Feldmeth, 1971), западной гамбузии *Gambusia affinis* (Baird et Girard) (Otto, 1974), радужной форели *Salmo gairdneri* Richardson (Hokanson et al., 1977) и полосатого окуня (лаврака) *Morone saxatilis* Walbaum (Cox, 1978). Однако только работы научной школы А.С. Константинова на 12 видах рыб, а также других гидробионтах и с другими факторами среды, позволили окончательно сформулировать концепцию астатического оптимума. «Оптимум для рыб – не стационарное состояние среды, не экологическое однообразие, а его разнообразие в пределах экологической валентности вида» (Константинов, 1988). «Реальный температурный оптимум – это изменчивость температуры на том или ином отрезке шкалы экологической валентности, специфическая по ряду критериев» (Константинов, 1993). Судя по всему, оптимальным является не просто диапазон значений фактора на кривой толерантности или доза фактора, соответствующая потребностям организма и обеспечивающая наиболее благоприятные условия для его жизни, а колебания фактора в пределах оптимального диапазона значений (Вербицкий, 2008).

Проведенные и обобщенные В.Б. Вербицким (2008) исследования о роли ступенчатых изменений температуры и возможном эффекте последствия фактора в формировании экологического (динамического) оптимума позволили разработать новые подходы к определению сути и значения эколого-физиологического оптимума в жизнедеятельности пойкилотермных животных.

Экспериментальные данные об астатичности оптимума подтверждаются результатами наблюдений в естественных условиях. Используя суточные вертикальные и горизонтальные миграции, многие виды пресноводных рыб в озерах, реках и водохранилищах увеличивают эффективность своего роста, активно меняя диапазон температуры обитания (Brett, 1971a; Поддубный, Малинин, 1988; Малинин и др., 1996). Необходимо подчеркнуть, что в естественных условиях на рыб всегда действует не какой-то один, хотя и важный фактор, а их совокупность. Тем самым подтверждается правило Митчерлиха о совокупном действии факторов, сформулированное следующим образом: продуктивность биологической системы определяется всей совокупностью воздействующих факторов, а не только фактора, имеющегося в минимуме (Реймерс, 1991). Очевидно, это правило справедливо не только по отношению к отдельно взятому организму, но также и к популяции животных или каждому виду. Оно было

сформулировано Э. Митчерлихом в 1909 г. как «закон физиологических взаимосвязей», а в 1918 г. переименовано Б. Бауле в «закон совокупного действия» (Mitscherlich, 1909). В современной интерпретации правило Митчерлиха-Бауле, дополняющее законы Шелфорда и Либиха, выглядит следующим образом: «Для существования организмов требуется комплекс факторов. Потребность организмов в них различна, но каждый в определенной степени лимитирует его существование» (Краснощеков, Розенберг, 2002).

Заканчивая рассмотрение понятий эколого-физиологического оптимума и пессимума, следует отметить, что они тесно связаны с эволюционным оптимумом. По мнению Л.П. Познанина, «ситуация, наиболее благоприятная для развития эволюционного процесса, которую мы назвали ситуацией эволюционного оптимума, занимает, очевидно, некое среднее положение между экологическим оптимумом и экологическим пессимумом (одновременное наличие достаточно оптимальных и относительно пессимальных условий среды)» (Познанин, 1982). То есть, если для существования в каждый настоящий момент времени организму важно использовать оптимальные условия и избегать пессимальных зон, то в эволюционной перспективе важны зоны как раз между оптимумом и пессимумом роста, развития и размножения животных.

В дальнейшем при обсуждении температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб мы будем придерживаться понятий эколого-физиологического оптимума и пессимума, изложенных ниже.

Эколого-физиологический оптимум (ЭФО) – зона температуры в границах температурного диапазона жизнедеятельности, в пределах которой оптимизируются и наиболее эффективно происходят процессы роста и развития рыб.

Эколого-физиологический пессимум (ЭФП) – зона температуры у нижней и верхней границ жизнедеятельности, в которой происходит нарушение нормального функционирования и существования рыб вплоть до летального исхода.

2.2. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЗОНЫ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ОПТИМУМА И ПЕССИМУМА

Экспериментальное получение данных, характеризующих эколого-физиологический оптимум и пессимум, сопряжено с рядом технических и методических трудностей. В первую очередь необходимо большое количество рыб приблизительно в одном физиологическом состоянии,

много аквариумов с одинаковыми параметрами среды, но отличающихся по одному – температуре. Нужно также соблюсти ряд других требований: большая амплитуда изучаемых температурных условий, равные условия кормления рыб, выбор временного интервала эксперимента, после которого производится отсчет показателя роста или выживаемости и др. В данном случае максимальный рост (по длине и массе тела) и максимальное количество выживших в условиях эксперимента особей будет характеризовать оптимум. В то же время минимальные показатели роста и развития, близкие к нулю, а также минимум оставшихся в живых рыб или максимум погибших особей в нижней и верхней частях температурного диапазона жизнедеятельности будут определять пессимум. То, что можно контролировать в экспериментальных температурных условиях, иногда практически невозможно отследить в условиях естественной среды, когда при определении условий максимального роста и развития рыб приходится использовать данные гидрологических исследований за прошедший промежуток времени. Однако альтернативы этому нет. Кроме того, в естественных водоемах на рыб действует комплекс факторов, часто не учитываемых исследователем. При определении гибели рыб в тех ли иных естественных температурных условиях всегда есть риск отнести случившееся именно за счет температуры. Однако опыт показывает, что причиной гибели часто служит не величина и доза одного фактора, а взаимодействие нескольких факторов среды, например, температуры и содержания кислорода в воде, наличие инфекции у рыб и температуры, содержания токсических веществ и температуры и т.п.

Наиболее часто в качестве параметров, определяющих эколого-физиологический оптимум, применяют показатели роста и развития рыб, а также максимум выживаемости. В качестве параметров пессимума чаще используют выживаемость или смертность рыб при воздействии температуры. Классический пример анализа влияния температуры на физиологические реакции, представляющие в основном реакции целостного организма в зоне оптимума – исследование Дж. Бретта (Brett, 1971), выполненное на молоди нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. Большинство приведенных показателей обмена, работы, роста, питания, аппетита и кровообращения имеют оптимум в зоне около 15°C, что практически совпадает с интервалом ОИТ у нерки (табл. 2).

Характерно, что большинство показателей приходится на предполагаемый оптимум (79%), демонстрируя форму кривой зависимости – увеличение, изгиб. Аналогичные результаты были получены и на других видах – синезаберном солнечнике *Lepomis macrochirus* Rafinesque и большеротом окуне *Micropterus salmoides* Lacepede (Beitinger, Fitzpatrick, 1979).

На основе данных, проанализированных А. Яржомбеком и соавторами в серии брошюр «Справочные материалы по росту рыб» (1998, 2000, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008), был проведен анализ роста различных видов рыб в зависимости от температуры (Яржомбек, 2011). Несмотря на сложность анализа таких сводок в силу неоднородности представленных материалов, эти данные по-своему уникальны и представляют богатейший фактический материал. Особенно важно то, что приведены результаты не только лабораторных экспериментов, но и большой объем данных, полученных в условиях естественных водоемов.

Поскольку рыбы являются пойкилотермными животными, то при питании по потребности их рост зависит от температуры специфическим образом (Яржомбек, 2011). Весовой прирост (прирост массы тела) как функция температуры, выражен следующим образом. При самых низких значениях температуры рыбы не едят или не усваивают пищу. В данном случае наблюдается так называемое истощение – «отрицательный рост». Чем ниже температура, тем медленнее происходит процесс истощения.

С повышением температуры среды до некоторой величины у рыб появляется аппетит, а также способность не только к перевариванию, но и усваиванию пищи. Отрицательный рост при этом начинает компенсироваться питанием. Впоследствии при определенной температуре питание полностью компенсирует потери массы, и прирост принимает нулевое значение. В дальнейшем по мере повышения температуры вплоть до достижения температурного оптимума роста в случае питания, адекватного потребностям рыбы, появляется прирост. После превышения температурного оптимума аппетит снижается как результат «ухудшения самочувствия». При некоторой высокой температуре в области возможного температурного шока, питание и рост прекращаются, как это показано на рис. 5 (Федорова, Богданова, 1978; Яржомбек, 2011). Отметим, что в наших опытах с молодью карповых видов рыб по определению верхней летальной температуры (Голованов, 2013) захват корма происходил вплоть до самых высоких значений температуры, всего лишь на 1–3°C меньше значений КТМ (момент переворота на бок или кверху брюшком).

Необходимо отметить и еще один момент. По экспериментальным данным Дж. Бретта с соавторами температурный оптимум роста смещается в зависимости от интенсивности питания (Brett et al., 1969; Brett, 1971; Brett, Shelbourn, 1975). Так, при кормлении *ad libitum* оптимум роста мальков нерки с массой тела 1 г приходится на наиболее высокую, оптимальную для роста температуру ~15°C. В случае 6%-го рациона от массы тела в сутки оптимум отмечен при более низкой температуре, при рационе 4.5% – оптимум находится уже при 12°C,

Таблица 2. Эколого-физиологические реакции молоди нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. в диапазоне значений температуры, близкой к оптимальной (по Brett, 1971)

Функции	Отдельные показатели	Реакции			Температурный оптимум, °C (±10% реакции)
		Постоянное увеличение	Увеличение, изгиб	Верхнее плато	
Толерантность	Верхняя летальная температура			X	—
	Нижняя летальная температура	X			—
Термопреферендум	Окончательно избирасмая температура		X	?	15±5
Обмен	Скорость стандартного обмена	X			—
	Скорость активного обмена		X		15 ⁺¹⁰ ₋₂
	Метаболический резерв		X		15 ⁺⁵ ₋₂
	Расходы на движение	X			—
	Нагрузка кислородного долга		X		15 ⁺³ ₋₂
Работа	Максимальная поддерживаемая скорость	X			15 ⁺¹⁰ ₋₇
	Максимальная произвольная скорость	X			15 ⁺² ₋₃
	Смерть от переутомления				—
Рост	Скорость роста (избыточный рацион)	X			15±2
	Скорость роста (ограниченный рацион)	X			15→5±2
	Эффективность превращения пищи (все рационы)	X			11.5±4

Таблица 2. (окончание)

Функции	Отдельные показатели	Реакции			Температурный оптимум, °C (±10% реакции)
		Постоянное увеличение	Увеличение, изгиб	Верхнее плато	
Аппетит	Произвольное потребление пищи	X			17 ⁺⁵ ₋₆
Пищеварение	Скорость опорожнения желудка	X		?	–
Кровообращение	Сердечный ритм в покое	X			–
	Сердечный ритм при нагрузке	X			–
	Кровяное давление в покое		X		15 ⁺³ ₋₄
	Кровяное давление при нагрузке		X		15 ⁺³ ₋₄
	Сердечный выброс в покое	X			–
	Сердечный выброс при нагрузке	X			–
	Работа сердца в покое	X		?	–
	Работа сердца при нагрузке	X			15 ⁺⁶ ₋₂
	Сердечный резерв	X			15 ⁺⁵ ₋₃
ВСЕГО:	% типа реакции	40%	56%	4%	
ИТОГО:	Увеличение, изгиб, падение			Выше 15°C = 7% При 15°C = 79% Ниже 15°C = 14%	

при рационе 3% – при 9°C и, наконец, при самом низком рационе 1.5% оптимум роста снижается до 6°C. Таким образом, на величину ЭФО большое влияние оказывает количество корма, которое присутствует в окружающей водной среде.

В отличие от холодолюбивых стенотермных видов рыб, у которых зона ЭФО (12–16°C) располагается ориентировочно в центре температурного диапазона жизнедеятельности амплитудой ~30°C, у теплолюбивых эвритермных, например, большинства карповых видов, область ЭФО несколько смещена в сторону более высокой температуры.

На примере карпа было показано, что рациональной температурой подращивания в раннем онтогенезе является температура воды в диапазоне 28–32°C (Баранова, 1979). При этом темп весового роста личинок (до массы тела 0.05–0.12 г) в течение по крайней мере 10 суток может быть достаточно высоким и устойчивым, а затраты корма – наименьшими. Указанное соотношение справедливо и для выращивания молоди карпа массой тела от 0.05 до 1–2 г, для которых температурой рационального выращивания также является 30°C (Капитонова, 1979). Температура воды, превышающая уровень 32–34°C, а также меньше 26–24°C, снижают темп роста личинок и молоди карпа, они неблагоприятны для его выращивания при любых условиях кормления. Таким образом, зона ЭФО у молоди карповых видов рыб располагается в верхней трети температурного диапазона жизнедеятельности амплитудой в ~40°C.

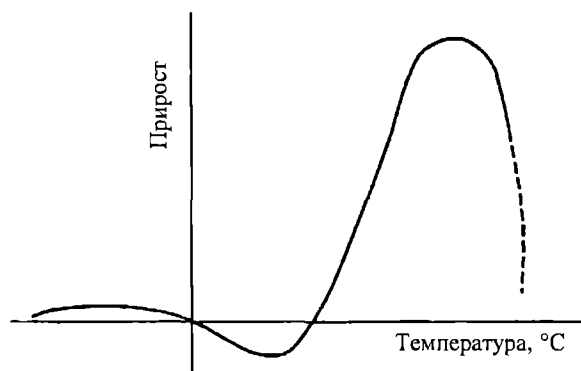


Рис. 5. Схема изменения скорости роста рыб в диапазоне температуры (по: Яржомбек, 2011).

Еще один вариант выявления оптимальных условий рассмотрим на примере оценки влияния температуры на эмбриональное развитие ерша (Володин, Кияшко, 1982). Икру на стадии дробления плазменного бугорка помещали в термостаты с температурой 7, 10, 15, 20 и 25°C. Смену состава воды проводили 2–3 раза в сутки, осуществляли выборку и учет погибшей икры, при выклеве – уродливых эмбрионов. Были проведены две серии опытов. Первая в конце мая в разгар нереста и вымета 1-ой порции икры. Количество оплодотворенной икры составило 90% (2 самки и несколько самцов). Вторая серия опытов проведена, начиная с 9 июня, уже со 2-ой порцией икры в разгар вымета в водоеме (1 самка и несколько самцов). Количество оплодотворенной икры составило 95%.

В первом случае при температуре 25°C был зарегистрирован 100% отход икры. Количество нормальных эмбрионов при температуре 20, 15, 10 и 7°C составило 61.8, 40.2, 55.2 и 31.9%, выклев происходил на 3–4, 5–7, 8–10 и 18–23 сутки соответственно. То есть, диапазон температуры от 10 до 20°C более благоприятен для развития икры, чем температура 7 и, конечно, 25°C. При инкубации 2-ой порции икры при температуре 25, 20, 15, 10 и 7°C были получены иные результаты. Количество нормальных эмбрионов на 2–24 сутки выклева составило соответственно 70.0, 71.0, 80.5, 65.2 и 33.2%. То есть, в данном случае благоприятными оказались не только значения температуры, отмеченные в первой серии опытов, но также и температура воды 25°C. С учетом данных литературы авторы заключили, что зона температурной адаптации эмбрионов ерша, очевидно, определяется температурными условиями в завершающие фазы вителлогенеза, созревания и овуляции ооцитов (Володин, Кияшко, 1982). Необходимо отметить два момента. Первый – для успешного развития икры в эмбриональном периоде рыбам необходимо постепенное повышение температуры окружающей водной среды, а не ее понижение (Голованов, 2013). Второй – на примере ерша отчетливо видно, что в случае порционного икротетания каждая последующая порция икры будет приспособлена к все более высокой температуре воды.

Количество экспериментальных работ, в которых определяют зону ЭФО развития икры рыб, достаточно велико. Значения зоны ЭФО развития икры у плотвы – 10–12°C (Гулидов, Попова, 1979), щуки – 10°C (Резниченко и др., 1967) и судака – 11–12°C (Мунтян, Резниченко, 1967) довольно близки. У судака также определены крайние значения температуры, ниже или выше которых выживание икры сводится к нулю: 6.5–8°C и 25–26.5°C соответственно. Практически совпадают данные, полученные В.М. Володиным (1960б), а также П.Н. Резниченко и М.В. Гулидовым (1978) по развитию икры леща при различных значениях температуры. В первой работе зона оптимальной температуры определена как 10–18°C, а значения температуры, в которых выживаемость низкая – менее 6 и более 28°C. Во второй работе ЭФО развития определен в двух сериях опытов как зона температуры 15–22 и 12–21°C, а температура низкого выживания составила менее 10 и более 28°C. Наконец, в работе В.М. Володина (1960а) выявлено, что икра очень холодолюбивого вида налима успешно развивается только при очень низкой температуре, не превышающей 2.5°C (диапазон температуры в опытах от 0.5 до 5.5°C). При температуре выше 2.5°C по мере развития икры увеличивается число уродств у икринок и наблюдается больший отход икры.

Приведенные данные подтверждают совпадение зоны ЭФО с экстремумом функции (лучшего роста, максимального развития,

большого выживания и т.п.) и свидетельствуют в пользу того, что количество методов, определяющих как зону ЭФО, так и зону ЭФП, может быть очень велико. Тем не менее, это достаточно затратная по времени и технически сложная задача.

Вместе с тем, большое количество экспериментальных данных, полученных в течение последних 70-и лет, по определению избираемой и окончательно избираемой температуры у рыб в условиях температурного градиента, а также по определению нижней и верхней сублетальной и летальной температуры рыб предоставляют новые возможности для оценки ЭФО и ЭФП водных животных (Cherry, Cairns, 1982; Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013). Сравнение данных по термоизбиранию и температурным границам термоустойчивости, полученных в экспериментальных условиях и в естественной среде, а также анализ материалов, характеризующих оптимальные и пессимальные условия роста и выживания рыб в разные периоды онтогенеза, свидетельствуют о том, что показатели ОИТ, ВЛТ и НЛТ могут быть использованы для оценки ЭФО и ЭФП рыб (Brett, 1971b; Elliott, 1981; Jobling, 1981; Голованов, 2013).

М. Джоблинг (Jobling, 1981), проведя анализ данных по 49-и видам морских и пресноводных рыб, установил наличие корреляционных отношений между оптимумом роста и окончательно избираемой температурой (19 видов) (рис. 6), оптимумом роста и летальной температурой (22 вида), а также окончательно избираемой температурой и летальной температурой (38 видов). Необходимо отметить, что данные по ВЛТ рыб полученные разными методами. Соответствующие коэффициенты корреляции составили 0.937, 0.866 и 0.880, что свидетельствует о наличии четкой взаимосвязи данных трех параметров (табл. 3.) Впоследствии тесная взаимосвязь между этими показателями была подтверждена на примере 11 видов пресноводных видов рыб, обитающих в России (Голованов, 2013).

Биологический смысл полученных корреляций состоит в том, что фактические данные по оптимальной температуре роста и значения ОИТ, как правило, совпадают или очень близки. В то же время значение ВЛТ на шкале температурного диапазона жизнедеятельности определяется как раз расположением оптимума роста и ОИТ. Чем выше последние показатели, тем выше и уровень ВЛТ у рыб. Разницу значений ВЛТ можно определить или предсказать, имея фактические данные по температурному ЭФО (ОТР или ОИТ). Очевидно, что и НЛТ по аналогии также определяют значение ЭФП рыб.

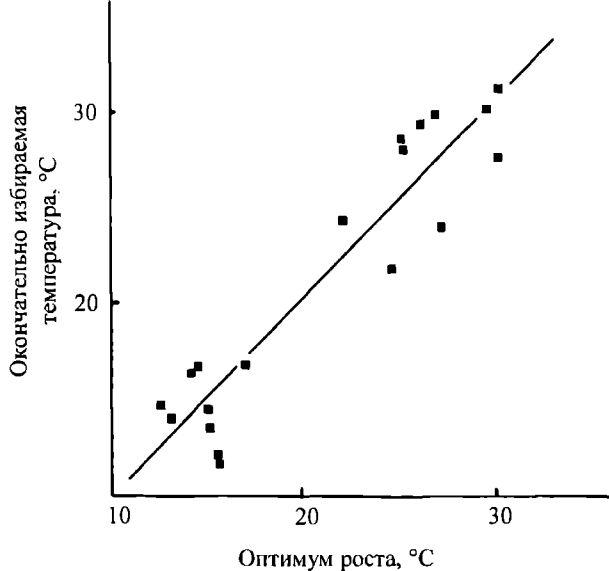


Рис. 6. Взаимосвязь между окончательно избираемой температурой и оптимальной температурой роста у различных видов рыб. Точки соответствуют средним значениям данных, приведенных в табл. 3. $Y = 1.05X - 0.53$; $n = 19$ (по: Jobling, 1981).

Таблица 3. Анализ линейной регрессии, показывающий соотношение между температурными критериями у рыб (по Jobling, 1981)

Показатели	Количество рыб	Уравнение регрессии	Коэффициент корреляции (r)
Оптимальная температура (X) ОИТ (Y)	19	$Y = 1.05 X - 0.53$	0.937
Оптимальная температура (X) Летальная температура (Y)	22	$Y = 1.05 X + 13.81$	0.866
Оптимальная температура (X) Летальная температура (Y)	38	$Y = 1.05 X + 16.43$	0.880

Несмотря на разнообразие методов, используемых при изучении терморегуляционного поведения рыб, полученные результаты и значения ОИТ хорошо совпадают (McCauley, 1977; Голованов, 2013, Голованов и др., 2013). Это справедливо в том случае, когда длительность опытов достаточна для выхода рыб на стабильный участок выбора в термоградиенте и получения стабильных значений ОИТ. В краткосрочных экспериментах длительностью несколько минут, часов, дней получают только значения ИТ, которые не могут быть использованы для целей определения ЭФО.

Сложнее обстоит дело с анализом результатов по летальной (верхней и нижней) температуре у рыб. В целом, данные, полученные с использованием основных методик – температурного скачка, критического термического максимума-минимума и хронического летального максимума-минимума – совпадают (Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013). Однако предпочтительнее использовать данные, полученные широко применяемыми в настоящее время методами КТМ и ХЛМ.

2.3. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОКОНЧАТЕЛЬНО ИЗБИРАЕМОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ У РЫБ

Окончательно избираемая температура – один из температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб, основанный на особенностях их поведения в естественных и экспериментальных термоградиентных условиях. Поведение – важная форма жизнедеятельности животных, которая обеспечивает им возможность быстро реагировать на изменения среды. В процессе прохождения сезонных и жизненных циклов гидробионты постоянно сталкиваются с градиентом абиотических и биотических факторов водной среды. Сезонные термоклины в глубоководных водоемах, весенний прогрев и осеннее охлаждение воды, аномальное повышение температуры в летний сезон года, сброс подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий – только краткий перечень существующих термоградиентных условий. В естественных или экспериментальных условиях при наличии градиента температуры рыбы обычно не остаются в тех условиях, в которых они обитали или предварительно содержались в лаборатории. Наблюдения показали, что особи разных видов рыб проявляют в таком случае реакцию, которую зарубежные исследователи назвали «thermopreferendum» (Fry, 1947, 1971; Reynolds, Casterlin, 1979a), а отечественные – избиранием температуры (Ивлев, 1958; Ивлев, Лейзерович, 1960). К непосредственно поведенческим адаптациям рыб к

температурным условиям, кроме терморегуляционного поведения (термопреферендум, поведенческая терморегуляция, термоизбирание), можно отнести также поведение рыб в зонах верхних и нижних значений сублетальной температуры (избегание высокой и низкой сублетальной температуры, поведение при нагреве или охлаждении с разной степенью термального воздействия).

Терморегуляционное поведение рыб представляет специфическую адаптацию к температурному фактору среды, а также особую форму поведения, в основе которого лежит самопроизвольный выбор оптимальной температуры в градиентных условиях. В термоградиентных условиях в зависимости от многих причин – температуры акклимации, происхождения (тепло- или холодолюбивые виды), сезона года, возраста животных и стадии их половой зрелости, времени суток и других факторов – рыбы начинают движение в другие, более теплые или холодные участки экспериментальной установки или естественного водоема. Скорость и направление подобных перемещений у разных видов существенно отличаются. Как уже указывалось, по исходному определению Ф. Фрая (Fry, 1947), температура или интервалы температуры, в которых данная группа рыб сосредотачивается после предоставления им возможности свободного выбора, носят название *избираемых* (или *предпочитаемых*).

Короткая (минуты-часы) продолжительность опытов позволяет фиксировать сам факт реакции термоизбирания, ее первый начальный этап. Однако только при длительной регистрации (порядка 2–12 суток в зависимости от ряда условий) в эксперименте и, что более сложно, в естественных водоемах удастся определить *окончательно избираемую температуру*, в которой все особи в конце концов сосредотачиваются, независимо от их термального прошлого (Fry, 1947, 1971; Голованов, 2013).

Температура, как известно, является важным фактором внешней среды, определяющим практически все стороны жизнедеятельности гидробионтов. Суммарное влияние среды на каждый конкретный организм (а также вид, популяцию) было условно подразделено Ф. Фраем (Fry, 1947, 1971) на так называемые факторы: летальные, маскирующие, направляющие, контролирующие, лимитирующие и добавочные (вспомогательные). Терморегуляционное поведение, как адаптация, отражает направляющее («directive») воздействие динамичной водной массы, которая окружает и поддерживает пойкилотермных животных в ходе чередования их сезонных и жизненных циклов.

В пользу классификации терморегуляционного поведения как биологической адаптации, в первую очередь, онтогенетической, то есть проявляющейся на организменном уровне (Шкорбатов, 1982, 1986),

свидетельствует, прежде всего, проявление самых разных форм онтогенетических адаптаций – латентаций, конформаций и регуляций в процессе возрастной, суточной и сезонной изменчивости ОИТ.

Кроме того, процесс выбора ОИТ, протекающий в течение 2–15 сут, по всей видимости, сопровождается процессом акклимации, (Лапкин и др., 1981; Хлебович, 1981; Свирский, Голованов, 1991, 1999; Голованов, 1996а, 2001; Свирский, 1996). Это позволяет водным животным своевременно компенсировать те физиолого-биохимические изменения, которые возникают при изменении температуры окружающей среды в процессе постоянного выбора и достижения оптимальной температурной зоны. Вместе с тем, между акклимацией и терморегуляционным поведением существует принципиальная разница. Если в первом случае организм следует за изменением условий среды пассивно, то во втором происходит спонтанный, самопроизвольный поиск и выбор оптимальных значений температуры с учетом онтогенетических особенностей, стадии половой зрелости рыб и сезона года (Reynolds, Casterlin, 1979а; Голованов, 1984; 2013; Лапкин и др., 1990).

Эколого-физиологический, этологический и биохимический механизмы выбора температуры в градиенте действия фактора весьма сложны и мало изучены. Как было показано С. Салливан (Sullivan, 1954), проявление терморегуляционного поведения у рыб возможно только при нормальном функционировании анализаторов и нервного аппарата в целом (терморецепторы, головной мозг, двигательные мышцы). Впоследствии это было еще раз подтверждено экспериментально (Frank, Meyer, 1974). Гетерогенная акклимация серебряного карася и американской палии *Salvelinus fontinalis* (Mitch.) в экспериментах, опыты по нагреву и охлаждению переднего мозга антарктических видов рыб с помощью термода (Crawshaw, Hammel, 1971; Müller, 1977), а также другие данные позволили Л. Кроушоу (Crawshaw, 1977, 1979) построить гипотетическую схему, демонстрирующую роль центральной нервной системы (ЦНС) в процессе температурного избирания у различных видов рыб. Предполагается, что именно в отделах переднего мозга холоднокровных животных происходит анализ постоянно получаемой термальной информации, ее оценка и сравнение с так называемой «эталонной температурой» или «set-point» по физиологическим параметрам (Kluger, 1978, 1979). Этот эталон может различаться в зависимости от времени года и суток, возраста животных и их физиологического статуса. В результате происходит активация поведенческих, дыхательных и других реакций, а также, вероятно, включение акклимационных механизмов. В силу сравнительно малой изученности терморецепторных систем и этологических особенностей термопреферендума морских и пресноводных рыб как отдельные

элементы эколого-физиологического, этологического и биохимического механизмов температурного выбора, так и вся схема в целом требуют дополнительных исследований и уточнений. Например, несмотря на классические исследования в области биохимии (Hochachka, Somero, 2002), работы, характеризующие биохимические и физиологические особенности организма рыб в процессе выбора температуры в термоградиентных условиях практически отсутствуют. Важен и тот факт, что первичные механизмы терморегуляции пойкилотермных и гомойотермных организмов выстроены на общих принципах (Heller et al., 1978; Víscego et al., 2007).

К настоящему времени реакции термоизбирания выявлены более чем у 300 видов рыб (более 70 различных семейств). Виды, обитающие как в умеренных широтах, так и в тропических, арктических и антарктических областях, представители разных таксономических групп – миноги, хрящевые и костные рыбы (хрящевые и костные ганоиды, костистые), проявляющие самую разнообразную экологическую специфику и обладающие разным уровнем организации, – в градиентных условиях температуры неизменно проявляют реакцию температурного выбора.

Обобщенные данные об окончательно избираемой температуре у рыб различных семейств, полученные на основе собственных экспериментов (Голованов, 1984, 1996а; Golovanov, 2006, Голованов, 2013), анализа обзоров (Cherry, Cairns, 1982; Coutant, 1975, 1977; Ferguson, 1958; Jobling, 1981; Spotila et al., 1979) и отдельных работ (Иванова, Лапкин, 1982; Свирский, Голованов, 1991; Свирский, Валтонен, 1994, 2002; Свирский, Лапкин, 1987; Barans, Tubb, 1973; Barila, Stauffer, 1980; Hokanson, 1977; Medvick, Miller, 1979; Reutter, Herdendorf, 1974, 1976; Reynolds, Casterlin, 1978c, 1978d, 1981), представлены в табл. 4. К настоящему времени наиболее изученное семейство – *Cyprinidae*, в котором исследовано более 20 видов, в основном, европейских и североамериканских. Наряду с видами, имеющими сравнительно узкий диапазон, существуют и такие, которые, отражая сезонно-возрастные особенности термоизбирания, показывают сравнительно широкий интервал ОИТ (карповые, окуневые, косячки сомики и др.).

Вместе с тем в температурном диапазоне жизнедеятельности, ограниченном верхними и нижними значениями летальной температуры, представители отдельных семейств придерживаются строго определенных температурных зон, расположенных между крайними значениями ОИТ: от 1–3°C для нототениевых до 39°C для гамбузии. При этом область ОИТ (при прочих равных условиях) у представителей разных семейств сильно различаются. Минимальный уровень, менее 3°C, отмечен у некоторых видов антарктических рыб. По мере повышения

Таблица 4. Значение окончательно избираемой температуры (ОИТ)
у рыб различных семейств в температурном диапазоне
жизнедеятельности

Семейства	Диапазон ОИТ, °С
<i>Nototherniidae</i> (нототениевые)	1–3
<i>Gadidae</i> (тресковые)	1–21
<i>Salmonidae</i> (лососевые)	6–21
<i>Coregonidae</i> (сиговые)	9–17
<i>Cottidae</i> (керчаковые)	10–16
<i>Osmeridae</i> (корюшковые)	12–13
<i>Petromysomidae</i> (миноговые)	13–14
<i>Pleuronectidae</i> (камбаловые)	16–17
<i>Anguillidae</i> (угревые)	16–18
<i>Gasterosteidae</i> (колюшковые)	16–18
<i>Clupeidae</i> (сельдевые)	16–25
<i>Acipenseridae</i> (осетровые)	17–26
<i>Pomacentridae</i> (помацентровые)	20–30
<i>Acanthuridae</i> (хирурговые)	21–30
<i>Gobiidae</i> (бычковые)	22
<i>Serranidae</i> (каменные окуни)	22–25
<i>Esocidae</i> (щуковые)	24–26
<i>Engraulidae</i> (анчоусовые)	20–32
<i>Lepisosteidae</i> (панцирниковые)	25–33
<i>Cichlidae</i> (цихлиды)	28–32
<i>Amiidae</i> (амиевые)	29–31
<i>Cyprinidae</i> (карповые)	1–32
<i>Percidae</i> (окуневые)	3–28
<i>Ictaluridae</i> (кошачьи сомики)	6–34
<i>Centrarchidae</i> (ушастые окуни)	10–33
<i>Catostomidae</i> (чукучановые)	12–30
<i>Poeciliidae</i> (гамбузиевые)	27–35
<i>Cyprinodontidae</i> (карпозубые)	21–40

значений ОИТ рыбы разных семейств выстраиваются следующим образом: *Gadidae* (3–12°C), *Cottidae* (10–17°C), *Salmonidae* (11–16°C), *Gasterosteidae* (16–18°C), *Catostomidae* (18–23°C), *Clupeidae* (20–23°C), *Serranidae* (22–25°C), *Percidae* (19–26°C), *Cyprinidae* (20–28°C), *Cichlidae*

(28–32°C), Ictaluridae (25–30°C), Centrarchidae (24–32°C), Poeciliidae (29–34°C) и, наконец, Cyprinodontidae (28–35°C) (Coutant, 1977; Cherry, Cairns, 1982; Голованов, 1996а; Christiansen et al., 1997). Как видно из приведенного перечня, значения ОИТ тресковых, лососевых, чукучановых, каменных окуней, окуневых, карповых, ушастых окуней и карпоzubых соответствуют температуре обитания видов. Представителей разных семейств можно условно подразделить на 4 группы, в которых ОИТ конкретных видов находится в пределах: 0–10, 10–20, 20–30 и 30–40°C. Каждый из этих диапазонов отражает не только оптимальные температурные условия существования вида на определенной географической широте, но и в целом определяет его ареал.

Обобщенные данные дают лишь общее представление, не раскрывая всего разнообразия реакций термоизбирания у отдельных видов каждого конкретного семейства. Более подробный анализ позволил выявить видовые, внутривидовые, сезонные, суточные, онтогенетические, а также популяционные особенности ОИТ как в пределах одного вида, так и при межвидовом сравнении (Голованов, 2013).

Методы определения ОИТ. Методический вопрос – один из самых существенных моментов, на котором стоит остановиться при определении избираемых и, в особенности, окончательно избираемых значений температуры у рыб. Разнообразие методов и подходов, отсутствие в ряде случаев доступной литературы и слабое освещение данных вопросов в российских научных журналах нередко приводит к неверной интерпретации получаемых результатов.

Полевые методы определения особенностей термоизбирания.

Одним из наиболее традиционных полевых методов является облов определенных участков водоема с одновременной регистрацией температуры в местах лова рыбы (Brett, 1971b; Peterson, 1976; Swain, Kramer, 1995). После определения вида и возраста пойманных особей строится график, характеризующий зависимость численности отдельных видов и их возрастных групп от температуры среды. В некоторых случаях для этой цели используют непосредственное измерение температуры тела рыб сразу после их поимки (Bennet, 1979; Spigarelli, Thommes, 1979). Вместо непосредственного отлова или в дополнение к нему в последнее время все чаще применяют гидроакустическую съемку, а датчики температуры нередко устанавливают на движущиеся орудия лова (Brandt et al., 1980). Это позволяет совмещать карты распределения рыб с изотермами, характеризующими пространственную структуру температурных полей в водоеме.

Более трудоемким является метод, когда в водоем (при наличии вертикальной температурной стратификации) опускают садок с рыбами и наблюдают за их распределением, применяя водолазную технику или

телевизионную аппаратуру (Бугров, 1985а, б; Bugrov, 1996; Бугров, 2005). Преимущество данного метода состоит в непрерывной регистрации поведения рыб в различных температурных слоях.

Еще более детальную картину распределения рыб получают при мечении их миниатюрными радио- или ультразвуковыми передатчиками, способными передавать информацию о температуре воды, окружающей животное, если передатчик прикреплен снаружи, либо о температуре тела, если он помещен внутри организма (Coutant, 1975; Ross, 1982; Spigarelli et al., 1982). По сравнению с предыдущим данный метод в меньшей степени ограничивает движение рыб в пространстве. Однако размеры передатчиков пока не позволяют исследовать поведение мелкоразмерных особей и молоди.

Возможности применения полевых методов, к сожалению, ограничены в силу того, что естественные градиенты температуры (за исключением районов тепловых сбросов ГРЭС и АЭС) неустойчивы во времени, а в некоторые сезоны года могут полностью исчезать. С другой стороны, в водоемах не всегда существует градиент температуры с параметрами, необходимыми для определения истинных значений оптимальной температуры исследуемых видов. Кроме того, в природных условиях на поведение рыб неизбежно накладывается действие других факторов (освещенности, концентрации растворенных веществ, распределения кормовых объектов, хищников и т.п.), влияние которых учесть не всегда возможно.

Начиная с первых работ по термоизбиранию, в которых просто сравнивали реакции термоизбирания в лабораторных и естественных условиях (Ferguson, 1958; Alabaster, Downing, 1966) или уже использовали ультразвуковые передатчики для отслеживания трасс движения рыб в зоне подогретых вод (Coutant, 1975) и по настоящее время (Wagner, Wahl, 2007) единой методологии изучения температурных реакций рыб в природе не выработано. Исследователи используют гидроакустические методы, измеряют параметры среды в районе действия орудий лова или в местах скопления рыб, используют в ряде случаев ультразвуковые передатчики, проводят отловы разными орудиями лова. Все эти методы фиксируют ту температуру, которую рыбы избирают в данный момент времени, и это позволяет оценить распределение рыб. Далеко не всегда можно отследить динамику температурных реакций рыб во времени. Тем не менее, проведен ряд полевых исследований, дающих представление о том, каким образом осваивается температурное пространство и как распределяются рыбы на участках естественных водоемов при наличии температурных градиентных условий (Neill, Magnuson, 1974; Cherry et al., 1975, 1977a; Reutter, Herdendorf, 1976; Spigarelli, Thommes, 1979; Brandt et al., 1980;

Экспериментальные методы определения избираемой и окончательно избираемой температуры.

В отличие от естественных, экспериментальные условия позволяют предоставлять животным широкий диапазон температуры, оценивать реакцию рыб непосредственно на температурный градиент, а также контролировать процессы комплексного воздействия факторов среды. Лабораторные методы базируются на двух принципах создания термоградиента – *временном* и *пространственном*. Экспериментальные установки, основанные на этих принципах, имеют различные конструктивные особенности. Классификация градиент-приборов дана в ряде специальных работ (Cherry, Cairns, 1982; Fry, 1958; McCauley, 1977), мы же остановимся лишь на некоторых их разновидностях.

Временные методы. В случае использования временного принципа животных помещают в экспериментальную установку, называемую ихтиотроном или электронным шаттл-боксом, которая состоит из двух сообщающихся камер, снабженных датчиками местоположения рыбы, а также системой подогрева и охлаждения воды. Самопроизвольно передвигаясь из одного отсека устройства в другой, рыба тем самым автоматически осуществляет либо нагрев, либо охлаждение своего тела (от исходной акклимационной температуры до избираемой). При этом сигналом к изменению термального режима служит нахождение рыбы в одном из двух отсеков установки. Таким образом, животное самостоятельно «управляет» процессом изменения температуры, добиваясь со временем создания оптимальных для себя температурных условий (Frank, 1971; Neill et al., 1972; Frank, Meyer, 1974; Reynolds et al., 1976; Reynolds, Casterlin, 1977a).

Типовая схема одной из подобных установок представлена на рис. 7. В такой установке, разделенной непрозрачной термоизоляционной перегородкой на две равные части, рыбы имеют возможность переплывать через тоннель из одной половины аквариума в другую. Перемещения рыбы регистрируются двумя фотоэлементами, когда тело животного перекрывает слабые лучи света, пересекающие тоннель. Направление движения рыбы (или ее местонахождение в правой либо в левой части аквариума) определяется последовательностью пересечения ею световых лучей. Электрический сигнал от фотоэлементов подается на следящее устройство триггерного типа и используется для управления режимом работы нагревателей (охладителей). Например, переход рыбы в правую половину аквариума вызывает нагрев воды (со скоростью 3–5°С/час), который прекращается только тогда, когда рыба переплывает в противоположную (левую) половину. В этом случае левая секция

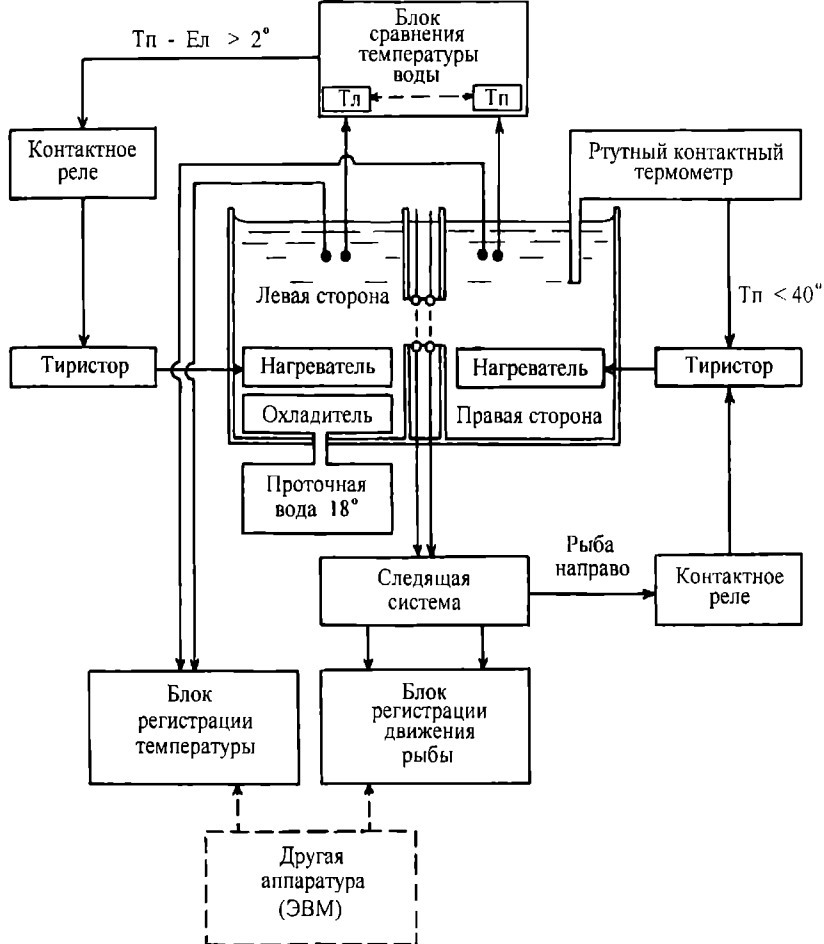


Рис. 7. Установка для исследования терморегуляционного поведения рыб. Если рыба находится в правой камере, вода в установке нагревается со скоростью 3-5°C/час, если в левой – охлаждается с той же скоростью. Разность температуры между камерами поддерживается на уровне 2°C (по: Neill et al., 1972).

аквариума начинает охлаждаться с такой же скоростью. Температура в левой камере всегда поддерживается на 2°C ниже, чем в правой. Таким образом, в данной установке рыба может выбрать оптимальное значение температуры с точностью не более чем 2°C , причем оптимальное состояние характеризуется наибольшей частотой перемещений особи из одной камеры в другую. Рыбы способны успешно управлять процессом изменения температуры в устройствах временного типа и при отсутствии температурных различий между камерами (Neill et al., 1972).

Существует несколько модификаций установки этого типа: приборы с использованием одного фотоэлемента (Frank, 1971; Frank, Meyer, 1974); четырехкамерные двухосевые устройства, позволяющие рыбам осуществлять выбор двух параметров среды, в частности, температуры и освещенности (Reynolds, 1977a); аппараты тороидальной формы для определения оптимальной температуры у постоянно плавающих пелагических рыб, например тунцов (Neill et al., 1972). В последней из этих установок фотоэлементы располагаются по периферии тора и регистрируют скорость и направление движения рыбы. Плавание в одном направлении приводит к увеличению температуры, а в противоположном – к ее уменьшению. Память рыб, очевидно, позволяет им связывать направление перемещения с увеличением или уменьшением температуры тела и легко обучаться процессу терморегуляции в условиях эксперимента.

Известны также однокамерные установки, в которых используются условно-рефлекторные методы регуляции параметров среды. Для изменения параметра рыбы могут нажимать на специальный рычаг (Rozin, Mayer, 1961) или перекрывать телом луч света, падающий на фотоэлемент. Достоинством временных методов изучения термоизбирания является возможность автоматической регистрации изменения избираемой температуры, а также определения оптимальной температуры у достаточно крупных объектов в относительно небольшом объеме воды. Данные методы, однако, не позволяют работать с группами особей.

Пространственные методы. Указанного недостатка лишены методы определения температурного оптимума, основанные на использовании пространственно распределенного градиента температуры. Существующие лабораторные установки этого типа характеризуются определенными конструктивными особенностями. Так, пространственный градиент может быть *вертикальным* или *горизонтальным*.

Вертикальные установки. В устройствах с вертикальным градиентом моделируется вертикальная стратификация в естественных

водоемах, где помимо температуры с глубиной изменяются: плотность воды, содержание кислорода, освещенность и гидростатическое давление. В экспериментах применяются различные варианты таких устройств, в частности, установки проточного и непроточного типа (Brett, 1952; Pitt et al., 1956; Ferguson, 1958; Fry, 1958; Garside, Tait, 1958; McCauley, Tait, 1970; Purcell, Shrode, 1983).

На рис. 8 схематически изображен проточный вертикальный градиент-прибор для определения оптимальной температуры у личинок рыб. Он представляет собой трубу из оргстекла длиной 90 см и диаметром 6,3 см. Нижний конец этой трубы крепится на пластине и снабжен 3-мя входными штуцерами, верхний – 3-мя выходными, за счет чего обеспечивается проток холодной воды. Колонка также снабжена продольными трубками меньшего диаметра из нержавеющей стали, по которым сверху вниз подается горячая вода, 9-ю термисторами, обеспечивающими регистрацию температуры в различных участках рабочей камеры, и сливным отверстием.

Создание равномерно распределенного по высоте вертикального термоградиента, охватывающего весь диапазон температуры жизнедеятельности рыб, связано с рядом технических трудностей. В особенности это касается установок большого размера, предназначенных для изучения поведения крупных особей. Значительно проще подобные проблемы решаются в установках с горизонтальным градиентом температуры.

Горизонтальные установки. Горизонтальные градиент-приборы тоже могут быть проточными и непроточными. Среди проточных следует отметить *двухкамерный градиент-прибор* В. Шелфорда и В. Элли (Shelford, Allee, 1913). В этой установке для получения термоградиентной среды используются два потока воды с различной температурой, которые поступают с противоположных концов лотка и стекают в центральный водосток, предоставляя рыбе возможность выбора той или другой температуры. Процедура определения оптимальной температуры сводится к поиску оператором такой пары значений температуры в последовательной серии парных значений, в которой наблюдается равновероятная встречаемость рыбы в двух камерах.

Радиальные (розеточные) установки. В установках с радиальным или розеточным типом расположения камер (рис. 9) центральная камера окружена периферическими ячейками с различной температурой воды. Вода поступает из периферических отсеков в центральный водосток, за счет чего удастся одновременно получить несколько парных значений температуры и тем самым уменьшить трудоемкость опытов (Fry, 1958; Kleerekoper et al., 1973).

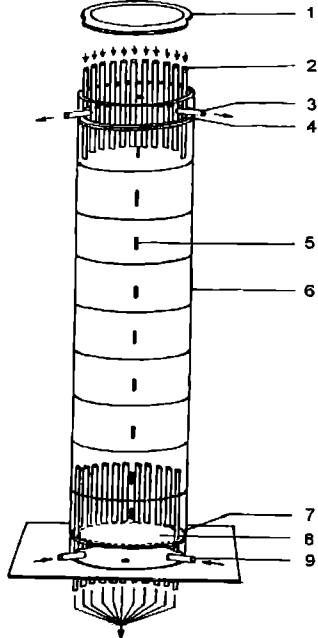


Рис. 8. Схематическое изображение устройства с вертикальным градиентом температуры. 1 – крышка, 2 – стальные трубки, 3 – выходные штуцеры, 4 – верхнее крепежное кольцо, 5 – термистор, 6 – прозрачная трубка, 7 – нижнее крепежное кольцо, 8 – сетка, 9 – входные штуцеры (по: Purcell, Shrode, 1983).

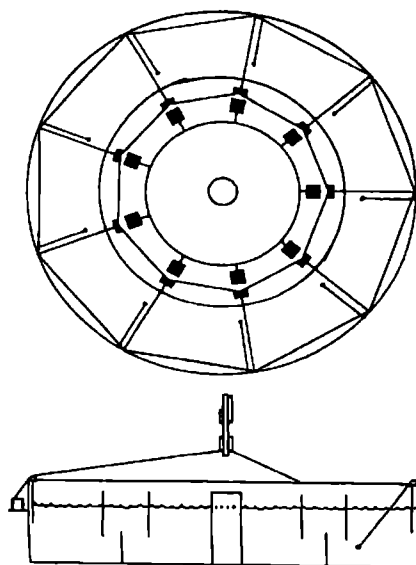


Рис. 9. Схематическое изображение градиент-прибора розеточного (радиального) типа (по: McCauley, 1977).

Линейные установки. Наиболее широкое распространение получили установки с горизонтальным линейным градиентом температуры. Одни из них представляют собой длинные желоба (без перегородок), по которым вода из одного конца течет в другой, постепенно нагреваясь, что обеспечивает довольно равномерный градиент. Есть модификация этого типа установок, отличающаяся тем, что рабочей камерой служит стеклянная трубка, через которую пропускают холодную воду, а камера-трубка помещается в кофеварку с проходящей навстречу нагретой водой (Schmeing-Engberding, 1953). Основным недостатком этих установок является присутствие в них помимо температурного вектора еще и однонаправленного вектора потока воды, вызывающего реотаксис. Кроме того, при значительной толщине слоя воды в желобе трудно сохранить однородность температуры по глубине. Поэтому указанные градиентные устройства используются преимущественно для исследования рыб небольшого размера (Европейцева, 1944; Поддубный и др., 1976; Шкорбатов, 1966; Chertu et al., 1975; Javaid, Anderson, 1967; Roy, Johansen, 1970; Sullivan, Fisher, 1954).

В другом варианте горизонтальных градиентных установок неоднородность температуры по вертикали устраняется за счет деления глубокого лотка перегородками на ряд отдельных камер и интенсивной аэрации воды в них. Температура в устройствах данного типа ступенчато изменяется от одного отсека к другому. В таких приборах проточность воды необязательна, если ее подогрев и охлаждение осуществляются автоматическими терморегуляторами на концах лотка (Alabaster, Downing, 1966; Badenhuizen, 1967; Reynolds, 1973; Reynolds, Thomson, 1974; Поддубный и др., 1978; Лапкин и др., 1979, 1981).

В термоградиентных условиях исследуют поведение рыб либо в группе, либо поодиночке (Fischer et al., 1987). Иногда применяют многоканальные горизонтальные установки, позволяющие одновременно отслеживать реакции сразу нескольких отдельных особей (Wollmuth et al., 1987; Crawshaw, Wollmuth, 1992). Однако продолжительность периода наблюдений в работах приведенных авторов не превышала нескольких часов или даже минут.

В качестве примера линейного градиент-прибора рассмотрим конструктивные особенности установок (рис. 10), на базе которых выполнен обширный цикл экспериментальных исследований сезонно-возрастной динамики терморегуляционного поведения пресноводных рыб (Лапкин и др., 1979, 1981; Поддубный и др., 1978; Голованов, 1984, 1996а; Свирский, Голованов, 1991, 1999; Свирский, 1996; Golovanov, 2006).

Эти установки представляют собой выполненные из оргстекла, стекла или металла удлиненные прямоугольные лотки с горизонтально распределенным градиентом температуры. Горизонтальный градиент создается путем поддержания контрастных значений температуры на противоположных концах лотка с помощью устройств автоматического подогрева и охлаждения воды. С целью получения равномерного горизонтального градиента температуры, уменьшения конвекционных токов и устранения вертикального градиента лотки разделены

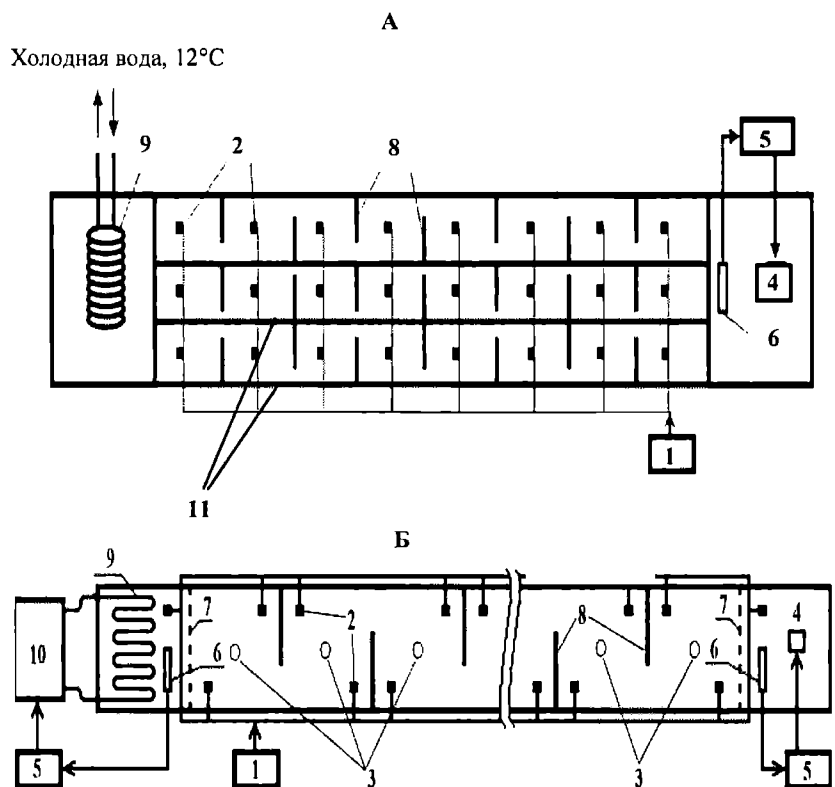


Рис. 10. Схема экспериментальных установок для определения избираемой температуры у личинок (А), а также молоди и взрослых рыб (Б). 1 – компрессор, 2 – распылитель, 3 – термометр (электронный датчик), 4 – нагреватель, 5 – терморегулятор, 6 – датчик температуры, 7 – сетка-ограждение, 8 – неполные перегородки между отсеками, 9 – теплообменник, 10 – холодильный агрегат, 11 – продольные перегородки, делящие лоток на 3 независимые секции.

полуперегородками на несколько секций (камер), в каждой из которых за счет донного расположения аэраторов происходит интенсивное вертикальное перемешивание воды. Это позволило в установках размерами 300×20×15, 400×35×15 и 1000×50×50 см при разности температуры на концах лотков порядка 15–30°C создать достаточно плавный горизонтальный градиент температуры, составляющий соответственно 0.13, 0.10 и 0.04°C/см.

Разработанные нами градиент-приборы предназначены в основном для работы с непроточной водой, хотя в них и предусмотрена эрлифтовая система самоочистки. Эта система создает небольшой проток воды со скоростью 1–2 л/ч и периодически включается на 2–3 суток либо при длительных экспериментах (продолжительностью 10–15 суток и более), либо в промежутках между опытами, поскольку даже столь незначительный поток в установках с малым объемом воды несколько нарушает структуру горизонтального градиента температуры.

Существуют разновидности подобных градиент-приборов, где в сообщающиеся отсеки установки поступает вода, предварительно нагретая или охлажденная в отдельных емкостях до определенной температуры (Doudoroff, 1938; Norris, 1963). В ряде случаев подогрев и охлаждение проточной воды осуществляется системами автоматического регулирования в каждой камере установки (Barans, Tubb, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974).

При использовании экспериментальных установок различного типа определенное влияние на выбор оптимальной температуры могут оказывать способы регистрации температуры и местонахождения рыб, продолжительность наблюдений, соотношение размеров установки и подопытных организмов, величина температурного градиента, особенности экологии и поведения исследуемых животных, а также многие другие факторы.

Остановимся на этих конструктивных и методических особенностях несколько подробнее.

Регистрация избираемой температуры. Как и в случае полевых методов, в экспериментальных условиях проблема регистрации температуры в процессе выбора ее животными может решаться различными способами. Чаще всего измеряют температуру воды в том месте, где в данный момент находится рыба, с помощью ртутных термометров или термисторов. При калориметрических (Crawshaw, 1976; Müller, Fry, 1976) и телеметрических (Crawshaw, 1975; McCauley, Huggins, 1979) способах измеряют непосредственно температуру тела у животных. В последние годы разработано несколько устройств, использующих видеокамеры с записью на персональный компьютер.

Продолжительностью наблюдения. Следующим важным критерием, по которому различаются существующие лабораторные методы, является время наблюдения за поведением рыб в термоградиентной среде. Как известно, в начальный период пребывания в температурном градиенте распределение особей зависит от их состояния, обусловленного предшествующей температурной акклимацией. Только после некоторого промежутка времени, достаточного для переакклимации животных к новым условиям в термоградиенте, их распределение приобретает стабильный характер. Поэтому возможны два различных способа определения окончательно температуры – *кратковременный* (acute) и *длительный* (gravitational).

В кратковременных или острых опытах продолжительностью от нескольких минут до нескольких часов обычно используется несколько групп рыб, акклимированных к различной температуре. При этом оптимальную (окончательно избираемую) температуру находят графически как точку пересечения кривой зависимости избираемой температуры от акклимационных значений с прямой линией, проведенный под углом 45° к оси абсцисс. Эта точка соответствует равенству избираемой и акклимационной температуры и, по предложению Ф. Фрая (Fry, 1947, 1971), называется «конечным преферендумом» (окончательно избираемая температура). Определение оптимальной температуры (ОИТ) данным способом занимает немного времени, но поскольку продолжительность опыта не стандартизирована и каждым исследователем выбирается произвольно, получаемые разными авторами значения ОИТ имеют значительный разброс (Crawshaw, 1975; Reynolds, Casterlin, 1979a). Кроме того, на точность определения ОИТ могут влиять разнообразные по форме и длительности переходные процессы (от температуры акклимации до зоны стабильного выбора), имеющие место в начальных фазах выбора оптимальной температуры (Лапкин и др., 1979; Свирский, 1996; Голованов, 1996a).

В длительных опытах появляется возможность непосредственного наблюдения за течением переходного процесса, что позволяет более точно определять как оптимальную температуру, так и другие характеристики терморегуляционного поведения. В этом случае уже не требуется нескольких групп рыб, акклимированных к разной температуре, а достаточно одной группы. Однако продолжительность эксперимента увеличивается до нескольких суток, поскольку период наблюдения должен превышать время, необходимое для акклимации рыб в термоградиентной установке (Reutter, Herdendorf, 1974; Лапкин и др., 1979). Так, по данным В. В. Хлебовича (1981), для завершения процессов акклимации у эукариотных организмов к новым условиям, требуется в среднем от 2 до 14 суток. Графический способ определения зоны ОИТ по

результатам острых опытов удобен как экспресс-метод, но для точного описания терморегуляционного поведения рыб и количественной оценки его параметров он недостаточен. В настоящее время исследователи, в зависимости от цели, используют как короткие, так и продолжительные эксперименты.

Соотношение размеров установки и объекта исследования. Анализ данных литературы показывает, что отношение длины рыбы к ширине термоградиентного лотка, так же как и отношение высоты тела к высоте слоя воды, в опытах разных авторов варьирует в пределах от 1:1 до 1:10 (Ogilvie, Anderson, 1965; Татьянкин, 1972; Barans, Tubb, 1973; Поддубный и др., 1978; Лапкин и др., 1981). Как свидетельствуют наши данные, такие колебания не оказывают существенного влияния на величину избираемой температуры, если в лоток помещают не более 5–10 особей, не проявляющих элементов территориального поведения. Однако в своих экспериментальных установках мы старались поддерживать отношение размеров объекта к ширине отсека и высоте столба воды на уровне 1:2 – 1:4. Если же это соотношение приближается к 1:10, то визуальная регистрация местонахождения рыб в градиент-приборе, применяемая большинством исследователей, существенно затрудняется.

Величина температурного градиента. Следующим фактором, который необходимо учитывать при определении особенностей термоизбирания у рыб в установках с пространственно распределенным градиентом температуры, является величина предоставляемого температурного градиента, которую можно условно назвать «жесткостью» градиента. Так, применительно к устройствам горизонтального типа, жесткость градиента определяется величиной перепада температуры в расчете на единицу длины лотка. Вопрос о влиянии этого параметра на процесс выбора рыбами оптимальной температуры до конца не изучен. Математическое моделирование данного явления показывает, что в целом при увеличении жесткости градиента должно проявляться одновершинное распределение рыб с хорошо выраженным пиком в зоне окончательно избираемой температуры. При очень мягком градиенте распределение может приобретать би- и полимодальный характер со сдвигом максимумов встречаемости рыб к границам предоставляемого интервала значений температуры (Neill, 1979).

Тем не менее, при исследовании разноразмерных рыб показано, что величина температурного градиента, варьирующая в широких пределах (Ferguson, 1958; Lenkiewicz, 1964), не оказывает существенного влияния на значение избираемой температуры. По-видимому, это объясняется высокой дифференциальной термочувствительностью рыб, которая у разных видов варьирует от 0.3 до 1.0°C (Bardach, Bjorklund, 1957; Bull,

1936). Вместе с тем, рыбы способны реагировать не только на общее изменение температуры, но и на разницу значений температуры в различных участках кожи (Мельников, 1973). Порог этой чувствительности оценивается величиной порядка 0.5°C , что позволяет рыбе четко определять микроструктуру теплового поля (Праздников, 1970). Поэтому резкие перепады температуры по длине тела могут вызывать у рыб дискомфортные ощущения и тем самым искажать истинную картину термоизбирания. Таким образом, жесткость предоставляемого градиента температуры должна лежать в определенных пределах, определяемых особенностями термочувствительности рыб.

Особенности экологии и поведения рыб. Для получения достоверных значений избираемой и окончательно избираемой температуры необходимо также учитывать особенности экологии и поведенческих реакций объектов исследования. Так, в опытах с теми видами рыб, для которых характерно групповое поведение, как правило, используют группу особей (McCauley, 1977; Лапкин и др., 1981). В то же время, при работе с рыбами, обнаруживающими элементы территориального поведения, репрезентативные результаты можно получить только в экспериментах с единичными особями. Такие особенности поведения были отмечены у трехмесячной радужной форели в группе из трех особей (Голованов и др., 1992; Голованов, 2013), у годовиков кижуча (Бугров, 1985а, б) и молоди солнечного окуня (Beitinger, Magnuson, 1975). Вопрос о том, как изучать поведение и распределение рыб конкретного вида в термоградиентных условиях – у одиночных особей или у группы рыб, методически оправдан, но этот аспект нуждается в дополнительных исследованиях. Следует отметить и тот факт, что само проявление территориального поведения молоди рыб может стать объектом изучения. Как правило, при изучении терморегуляционного поведения рыб в термоградиентных условиях, экспериментаторы стремятся создавать условия, максимально приближенные к естественным. Например, дно установки нередко покрывают песком и гравием, а при изучении поведения хищников или хищников-засадчиков (окуня, щуки) в каждом отсеке экспериментального лотка располагают убежища в виде коряг или растительности (Свирский, Лапкин, 1987; Смирнов, 2012). Эти меры позволяют в некоторой степени нивелировать возможную неравномерность освещенности лотка сбоку или сверху, которая также может оказывать определенное влияние на распределение рыб в термоградиентной среде.

Статистический анализ и точность определения избираемой температуры.

При интерпретации результатов экспериментальных исследований терморегуляционного поведения рыб важное значение приобретают особенности статистической обработки данных. Обычно из суммарного распределения рыб в различных температурах в течение суток сначала вычисляют среднее значение – избираемую температуру за сутки – и строят график зависимости среднесуточных значений от времени пребывания рыб в термоградиенте. При этом за окончательно избираемую температуру в длительных опытах принимают среднюю температуру, вычисленную из суммарного распределения особей, участвующих в опыте, за тот отрезок времени, когда среднесуточные значения статистически не отличаются друг от друга, т.е. на стабильном или стационарном участке рассматриваемой кривой температурного выбора (Поддубный и др., 1978; Лапкин и др., 1979, 1981, 1990; Голованов, 1984; Свирский, 1996; Голованов, 1996а).

Для характеристики распределения рыб в градиентных условиях среды большинство исследователей использует величину средней арифметической и ее ошибку. Значительно реже применяются структурные средние – мода и медиана (Ивлев, 1958; McCauley, 1977; Reynolds, Casterlin, 1978). Интересно, что, по мнению В.С. Ивлева (1958), модальное значение избираемой температуры, характеризующее максимальную концентрацию рыб в определенной температурной зоне, с биологической точки зрения является более объективной величиной по сравнению со средней арифметической.

Вместе с тем, наиболее полное представление об изучаемом явлении, безусловно, дает не отдельный статистический показатель, а детальный анализ общей картины распределения животных в различных температурных зонах. Эмпирическая кривая распределения несет в себе богатую дополнительную информацию о биологических особенностях объекта исследования. В частности, она позволяет произвести количественную оценку степени эврибионтности рыб. С этой целью могут быть использованы дисперсия, среднеквадратическое отклонение, коэффициент вариации, эксцесс, а также специальный показатель эвритермности (Ивлев, 1958; Giattina, Garton, 1982).

В ряде случаев кривая температурного распределения имеет отчетливо выраженную асимметричность, отражающую неравнозначное отношение рыб к температуре, лежащей выше и ниже модального значения. Для количественной оценки этого биологически важного свойства могут быть использованы традиционный статистический показатель асимметрии и близкий по сути «показатель термоасимметрии» В. С. Ивлева (1958).

Как в случае пространственных, так и временных методов определения особенностей термоизбирания, при использовании любых

статистических показателей необходимо учитывать возможную динамику их изменений в процессе выбора животными ИТ и ОИТ. Результаты многолетних исследований показывают, что на стабильном участке выбора распределение рыб обычно приближается к нормальному. Соответственно, модальное значение ОИТ практически совпадает со средним арифметическим, а показатели асимметрии и эксцесса близки к нулю. Для количественного описания динамики терморегуляционного поведения рыб возможно использование использовать семейство показателей, применяемых в теории управления для оценки качества переходных процессов (Зайцев, 1975; Лапкин и др., 1979; Свирский, 1996). К ним относятся: t_y – время установления, t_p – время регулирования, $T_{уст}$ – установившееся значение избираемой, T_{max} – величина перерегулирования, $\pm \epsilon$ – ошибка установившегося режима.

Сравнительный анализ данных по избираемой и окончательно избираемой температуре у рыб в большинстве случаев требует оценки точности производимых измерений. В большинстве работ по изучению терморегуляционного поведения учитываются лишь случайные погрешности. В то же время, оценка общей погрешности эксперимента, наряду со случайной ошибкой должна включать и величину систематической ошибки, источником которой могут служить различные типы применяемых термометров, нестабильность термоградиентных условий в установке и т.д. К сожалению, работы по оценке суммарной погрешности исследований термоизбирания практически отсутствуют. В единственной работе подобного рода (Свирский, Терещенко, 1992) было установлено, что общая погрешность оценки избираемой температуры в установке с горизонтальным термоградиентом составляет 0.8.0–1.2°C.

Сопоставимость результатов, полученных разными методами.

Анализ результатов исследования терморегуляционного поведения в установках различного типа показывает, что значения окончательно избираемой температуры у близких по возрасту особей одного и того же вида в одинаковые сезоны года вполне сопоставимы (McCauley, 1977; Reynolds, Casterlin, 1979a). Такое сравнение было проведено на мальках радужной форели *Salmo gairdneri* в вертикальном и горизонтальном градиентах. Окончательно избираемая температура в установках обоих типов оказалась равной 18°C (McCauley, Pond, 1971). Аналогичные результаты получены и на молоди карпа. Так, во временном градиенте ОИТ составила 31.4°C (Neill et al., 1972). Близкое значение (29–31°C) показали эксперименты, проведенные нами в пространственно-распределенном горизонтальном градиенте температуры.

В большинстве случаев между результатами лабораторных и полевых исследований также наблюдается достаточно четкое соответствие (Бугров, 1985a, б; Brett, 1971a; Ferguson, 1958). Так, в

условиях естественных водоемов рыбы нередко занимают зоны, совпадающие с экспериментально установленными значениями ОИТ, что наиболее ярко проявляется у молоди эвритермных видов, например у леща, и плотвы, на участках сбросных подогретых вод (Вирбицкас, 1983). В других случаях рыбы перемещаются в область более высокой или низкой температуры, отличающейся на 2–6°С от значений ОИТ. Наконец, в естественных водоемах рыбы иногда демонстрируют сложный, зачастую непредсказуемый характер термального распределения, связанный со значительными колебаниями избираемой температуры в течение суток (Brett, 1971b; Голованов, 1996a).

2.4. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕРХНЕЙ ЛЕТАЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ У РЫБ

Тенденция к потеплению климата в последние десятилетия XX-го и в начале XXI-го веков привела к существенным изменениям в рыбных сообществах пресноводных экосистем. Наблюдается сравнительное увеличение и качественное изменение видового разнообразия, появление в водоемах чужеродных видов, проникновение видов-вселенцев в северные части ареалов распространения, исчезновение холодолюбивых рыб-аборигенов. В районах термального загрязнения рек, озер и водохранилищ, а иногда и в естественных водоемах, температура воды в летние месяцы нередко превышает критический порог в 30 °С (Power plants..., 1980; Алабастер, Ллойд, 1984; Голованов, 2001a). Более высокие значения температуры в диапазоне 30–38°С способны вызывать тепловой шок, который является генотоксичным, поскольку приводит к увеличению частоты хромосомных аббераций и однопочечным повреждениям ДНК (Anitha et al., 2000). Аномальная ситуация жаркого лета 2010 г. в России и сопредельных европейских странах ярко продемонстрировала недостаточность количественной информации о максимально переносимой температуре у разных по экологии видов рыб. Именно поэтому изучение температурных границ жизнедеятельности рыб в последнее время становится все более актуальным и своевременным.

Верхняя летальная температура, так же как и *нижняя летальная температура* – один из важнейших температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб. По значениям ВЛТ и НЛТ судят о верхних и нижних границах жизнедеятельности. Кроме того, эти данные, наряду с показателями температурного эколого-физиологического оптимума, расширяют представления об адаптационных возможностях рыб при действии естественных и антропогенных факторов среды (Jobling, 1981; Голованов, 2013).

На основании данных по ВЛТ и НЛТ для рыб возможно построение полигона термотолерантности (или термоустойчивости), внутри которого располагаются зоны оптимального питания, роста и воспроизводства. В действительности, показатели ВЛТ и НЛТ представлены набором значений летальной и сублетальной температуры, которые получают самыми разными методами и оцениваются по самым разным реакциям. Спектр методов – температурного скачка (метод Ф. Фрая), критического термического максимума-минимума, хронического летального максимума-минимума (окончательной летальной температуры) и их варианты – необычайно широк и часто не позволяет делать однозначные выводы (Fry, 1947, 1971; Brett, 1952, 1971a; Becker, Genoway, 1979; Beitinger et. al., 2000).

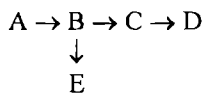
В научной литературе широкое распространение получили несколько терминов, характеризующих температурные границы жизнедеятельности. Во-первых, общепринято подразделение на верхнюю и нижнюю летальную температуру, что соответствует краевым зонам всего температурного диапазона существования. Во-вторых, разные авторы применяют термины – толерантность, резистентность, устойчивость с приставкой термо -, а также термин теплоустойчивость. Все эти определения несут разную смысловую нагрузку и привязаны к разным методам определения летальной и сублетальной температуры. Кроме случаев цитирования авторского текста, мы в наших исследованиях старались применять только один общий термин – *термоустойчивость* рыб (Голованов, 2013).

Несмотря на большое количество выполненных исследований, эколого-биохимические причины и механизмы гибели рыб в зоне аномально высоких и, особенно, низких значений температуры остаются не выяснены. Выявление эколого-биохимических основ адаптации водных животных к высокой и низкой температуре зависит от того, насколько детально будет проанализирована зависимость летальной температуры от различных факторов среды и биологического статуса рыб. Унификация методов определения терморезистентности, выявление механизмов гибели рыб, классификация и выяснение роли факторов, определяющих термоустойчивость – важные элементы полносистемного изучения температурных адаптаций рыб. В ряде случаев повышение или понижение температуры до определенного значения, приводит к гибели рыб. При этом встречаются рыбы, например, некоторые морские виды, для которых изменение температуры всего лишь на несколько градусов может вызвать необратимые процессы, приводящие к гибели. Это связано с их приспособленностью к обитанию в узком температурном диапазоне. Пресноводные рыбы, обитающие в водоемах умеренных широт в отличие от морских, в течение года испытывают перепад

температуры в 20°C и более. Поэтому они должны обладать системой адаптаций к таким изменениям температуры. Следует отметить, что уровень летальной температуры у рыб зависит от продолжительности воздействия температурного фактора. Например, организм может переносить высокую температуру в течение нескольких минут, но погибает, если будет находиться в этих условиях в течение нескольких часов. Кроме того, следует различать температуру, при которой животное лишь выживает, и ту, при которой оно может пройти весь свой жизненный цикл (Шмидт-Ниельсен, 1982). Так, рыб можно содержать достаточно долгое время при температуре, близкой к сублетальной, но такие особи никогда не смогут размножиться, поскольку температура размножения гораздо ниже сублетальных значений.

Рассмотрим причины гибели рыб в зоне высоких и низких значений летальной температуры. К их числу относят гибель животных в результате изменения структуры мембран, денатурации белков и их коагуляции в результате нагрева, термической инактивации ферментов (со скоростью, превышающей скорость их синтеза), недостатка кислорода, различий в температурном коэффициенте (Q_{10}) для взаимосвязанных метаболических реакций, нарушений водно-солевого баланса у рыб (Fry, 1947; Проссер, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982 и др.). Определяющую роль в температурных адаптациях на границах температурного диапазона жизнедеятельности играют белки теплового шока и антифризы (Озернюк, 2000а). Денатурация белка редко становится основной причиной гибели животных при перегреве. Доказательства этому были получены в опытах с антарктическими рыбами рода *Trematomus*, погибающими при температуре +6°C, которая не способна вызвать денатурации белка. Тепловая инактивация отдельных ферментов также не может происходить при столь низкой температуре, поскольку исследования показали, что у *Trematomus* активность ферментов возрастает с ростом температуры до +30°C (Шмидт-Ниельсен, 1982). Как выяснили в экспериментах с искусственным насыщением воды чистым кислородом, его недостаток также не является прямой причиной гибели рыб. Различия в коэффициенте Q_{10} взаимосвязанных метаболических реакций являются одной из наиболее вероятных причин гибели при тепловом воздействии, что согласуется с результатами многих экспериментов (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Некий ряд метаболических реакций можно представить в виде схемы:



Если при повышении температуры реакция $C \rightarrow D$ ускоряется в большей степени, чем реакция $B \rightarrow C$, то будет наблюдаться нехватка вещества C. Если же это вещество необходимо также для реакции $C \rightarrow E$, то последняя затормозится (Шмидт-Нильсен, 1982).

По мнению ряда исследователей (Проссер, 1977; Озернюк, 2000а), второй важнейшей причиной гибели при перегреве является изменение структуры мембран, приводящее к нарушению их функционирования. Повышение температуры оказывает глубокое влияние на входящие в состав мембраны белки и липиды, нарушая их взаимодействие.

Еще одной причиной, приводящей к гибели рыб при термальном шоке, могут быть морфологические изменения поверхности дыхательного эпителия жабр, сопровождающееся обильным слизиотделением и приводящее к гипоксии. Данное явление было отмечено при переносе молоди форели из воды с температурой 6°C в аквариумы с температурой 24 и 30°C (Jacobs et al., 1981).

В естественных условиях гибель от перегрева вызывается, как правило, не одной причиной, а их совместным действием. Именно поэтому и возникают трудности с определением основной причины. Особенно важны новые данные о том, что в диапазоне температуры от 34 до 38°C тепловой шок является для рыб генотоксичным, поскольку вызывает увеличение частоты аберраций хромосом в метафазе, а также приводит к однопочечным повреждениям ДНК (Anitha et al., 2000).

Полевые методы определения особенностей сублетальной и летальной температуры рыб. Определение сублетальной и летальной температуры в верхней и нижней части температурного диапазона жизнедеятельности у пресноводных рыб затруднено, поскольку такие случаи в естественных условиях достаточно редки. Гораздо чаще это случается в зоне сброса подогретых вод или в рыбных хозяйствах, расположенных на этих участках. Как правило, гибель происходит в том случае, когда охлаждение воды или быстрый прогрев большого объема водной массы происходит достаточно быстро (0.5–1°C сутки), и специалисты-рыбники практически не в состоянии этому противостоять.

Экспериментальные методы определения летальной температуры. Определение верхних температурных границ жизнедеятельности рыб, а также построение полигона термоустойчивости проводится различными методами. Широкий набор методов (температурного скачка, критического термического максимума/минимума, хронического летального максимума/минимума и их варианты), используемых разными исследователями (Fry, 1947, 1971; Brett, 1952; Привольнев, 1965; Филон, 1971; Шкорбатов, 1973; Becker, Genoway, 1979; Power plants..., 1980; Elliott, 1981; Лапкин и др., 1990; Beitinger et.al., 2000; Golovanov, 2012) в ряде случаев затрудняет однозначную оценку температурных границ

жизнестойкости рыб. Значения летальной температуры, полученные с использованием этих методов, не всегда одинаковы, и при этом могут нести различную смысловую нагрузку (Beitinger et al., 2000). Как правило, метод Ф. Фрая относят к статическим методам, а метод критического термического максимума-минимума и метод хронического летального максимума-минимума – к динамическим.

Метод температурного скачка наиболее часто использовался канадским исследователем Ф. Фраем и его учениками (Brett, 1944, 1952; Fry, 1947, 1971; Brett, 1971b). Суть метода заключается в следующем: большое число особей одного вида и возраста акклимируют к определенной температуре, затем случайные выборки по несколько особей помещают в ряд аквариумов с дискретным набором постоянных значений температуры. Чтобы снизить количество опытного материала, предварительно на небольшом количестве рыб определяют приблизительное значение летальной температуры. Затем, поместив всех рыб в экспериментальные аквариумы, наблюдают, через какое время наступит их гибель. После этого оценивается толерантность 50% выборки за различные интервалы времени температурного воздействия, например, 12, 24, 48 или 96 часов.

Результатом такого исследования является определение верхней или нижней пороговой летальной температуры при определенном времени воздействия. Для получения конечных значений летальной температуры изменяют температуру акклимации животных до тех пор, пока летальная температура не достигнет предельной величины. Достоинствами этого метода является получение информации о динамике процесса в зоне резистентности (Fry 1947, 1971; Elliott, 1981; Лапкин и др., 1990). К недостаткам относятся: процесс резкой переборки рыбы из одного аквариума в другой с различной температурой (Tyler, 1966), дополнительное стрессирующее действие переноса на рыб, не связанное непосредственно с температурой (Elliott, 1981), чрезвычайная трудоемкость и колоссальный расход подопытного материала (Fry, 1971).

Если в ходе экспериментов рыб акклимировали к целому ряду значений температуры, а также определяли верхнюю и нижнюю летальную температуру, то появляется возможность построения полигона температурной толерантности. Его площадь выражается в $^{\circ}\text{C}^2$ и показывает степень эвритермности вида (рис. 11). Такие полигоны были построены для целого ряда видов рыб, в основном лососевых (Fry, 1947, 1971; Brett, 1970b; Elliott, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1982; Beitinger, Bennett, 2000).

При определении верхней летальной температуры (ВЛТ) в последнее время чаще применяют методы критического термического

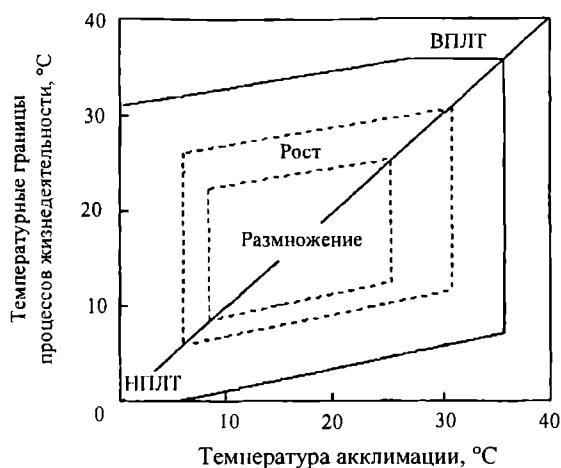


Рис. 11. Схематическое изображение температурных областей различных эколого-физиологических функций рыб (по: Fry, 1971; Elliott, 1981); ВПЛТ – верхняя пороговая летальная температура, НПЛТ – нижняя пороговая летальная температура

Метод критического термического максимума менее трудоемок и требует гораздо меньшего количества подопытного материала. В работе Д. Кокса (Сох, 1974) дается следующее определение этого метода: «Критический термический максимум или минимум – это арифметическая средняя температурных значений, при которых локомоторная способность рыб нарушается, и животные утрачивают способность избежать условий, которые быстро приведут их к гибели, в то время как они нагреваются от предшествующей акклимационной температуры со скоростью настолько высокой, чтобы внутренняя температура тела следовала за температурой окружающей среды без значительного временного отставания».

Как и в методе Ф. Фрая, рыб одного возраста предварительно акклимируют к определенной температуре. Затем случайную выборку, обычно несколько особей, помещают в экспериментальный аквариум, где

и происходит нагрев. Температуру воды в аквариуме повышают до тех пор, пока не будет достигнута летальная температура.

Летальной температурой в данном методе обычно считается температура, при которой происходит потеря рыбой локомоторной способности – переворот на бок или на спину, что соответствует второму типу поведенческой реакции по Эллиоту (Elliott, 1981). Следует также отметить, что в отличие от метода температурного скачка, метод КТМ подразумевает непрерывное повышение температуры с той или иной скоростью, тем самым, приближаясь к ситуации, существующей в естественных условиях (Paladino et al., 1980). Переворот, тем не менее, не означает полной и окончательной гибели рыб. Прекращение нагрева и охлаждение воды может восстановить жизненную активность. Если нагревать (охлаждать) рыб далее, то, после окончания движения жаберных крышек, можно зафиксировать верхнюю или нижнюю летальную температуру (ЛТ).

Метод хронического летального максимума-минимума (окончательной летальной температуры) в целом сходен с предыдущим, однако имеет ряд характерных отличий (Hickman, Dewey, 1973; Fields et al., 1987; Лапкин и др., 1990; Grande, Andersen, 1991; Beitinger et al., 2000). Во-первых, он подразумевает очень медленный нагрев воды, со скоростью порядка 1–2°C в сутки. Во-вторых, критерием летальной температуры служит гибель особи (Beitinger et al., 2000). Однако следует отметить, что при использовании данного метода существуют и другие критерии определения летальной температуры. Так, в работе В. Люттершмидта и В. Хатчисона (Lutterschmidt, Hutchison, 1997a) отмечено, что при нагреве у рыб происходит следующая последовательность ответных реакций: потеря локомоторной способности, внезапное начало мышечных спазмов, и кома или смерть. Все эти ответные реакции на повышение температуры могут быть использованы как критерии эксперимента, хотя это и будет расходиться с классическим определением метода критического термического максимума.

При определении летальной температуры было замечено, что ее значение не является постоянным. Температура акклимации животных, время суток, сезон года, эндокринная деятельность, уровень метаболизма, возраст рыб, их пол и стадия зрелости половых продуктов, иммунологический статус, голодание, болезни, содержание токсикантов и тяжелых металлов, а также скорость повышения температуры окружающей среды – далеко не полный перечень факторов, оказывающих влияние на термоустойчивость рыб (Fry, 1947, 1971; Brett, 1971a; Hutchison, 1976; Hutchison, Maness, 1979; Лапкин и др., 1990; Paladino et al., 1980). В силу большого количества факторов, влияющих

на величину летальной температуры, остановимся подробнее на наиболее важных с экологической точки зрения – скорости нагрева, температуре акклимации, сезоне года и возрасте животных.

Одним из факторов, который в значительной мере влияет на величину сублетальной и летальной температуры, является *температура акклимации*, то есть та температура, при которой рыба содержалась некоторое время, достаточное для завершения процессов температурной акклимации (Brett, 1944, 1946; Hutchison, 1976; Beitinger et al., 2000; Beitinger, Bennet, 2000). Уже в ранних исследованиях (Hathaway, 1927; Sumner, Doudoroff, 1938) было отмечено значительное влияние температуры акклимации на границы жизнедеятельности рыб. Так, нахождение организма в зоне сублетальной температуры приводит к тому, что определенная ранее летальная температура уже не является смертельной (Шмидт-Ниельсен, 1982). Это происходит вследствие описанного выше процесса температурной акклимации. Выявлению количественной зависимости акклимационных и летальных значений температуры был посвящен ряд публикаций (Fry, 1947, 1971; Beitinger, Bennet, 2000 и др.). Так, Т. Бейтингер и В. Беннет (2000), рассматривая данные, полученные с применением метода Ф. Фрая на 21 виде рыб, выявили следующую зависимость: при изменении температуры акклимации на 1°C верхняя летальная температура изменяется приблизительно на 0.38°C, а нижняя – на 0.63°C. Это показывает, что температура, в которой рыбы содержались перед экспериментом, оказывает влияние на величину летальной температуры, при этом в большей степени – нижней летальной.

Зависимость между значениями летальной и акклимационной температуры линейна, что было продемонстрировано для многих видов рыб (Beitinger et al., 2000; Beitinger, Bennet, 2000). Однако такая линейность может быть несколько искусственной в силу использования в качестве температуры акклимации значений, лежащих близко к середине диапазона температурной толерантности, например, от 10 до 30°C для тепловодных рыб. Если взять в качестве температуры акклимации значения, выходящие за этот диапазон, то, скорее всего, линейность данной взаимосвязи не сохранится (Beitinger et al., 2000).

Процесс температурной акклимации рыб, может занимать различные промежутки времени – от 1 до 20 дней (Brett, 1946; Davies, 1973; Хлебович, 1981; Chung, 1981; Bennett et al., 1998; Beitinger, Bennett, 2000; Озернюк, 2000a). Это зависит от вида рыб, окружающей температуры, направления и величины изменения температуры, наличия кислорода и целого ряда других факторов (Шмидт-Ниельсен, 1982). Рост значений летальной температуры не может быть бесконечным, и наступит такой момент, когда с увеличением температуры акклимации не

произойдет дальнейшего повышения термоустойчивости (Шмидт-Ниельсен, 1982; Beitinger, Bennett, 2000). Таким образом, хотя с помощью изменения температуры акклимации можно существенно расширить диапазон термоустойчивости организмов, для каждого из них существуют определенные, обусловленные генетически, значения температурных границ жизнедеятельности. В заключение следует отметить, что значения летальной температуры, приведенные для какого-либо вида, становятся бессмысленными без указания температуры акклимации (Beitinger, Bennett, 2000).

При определении значений летальной температуры методом критического термического максимума нагрев воды происходит постепенно, с какой-либо заданной скоростью. Следовательно, нагрев организма происходит не сразу, а постепенно. В процессе исследований (Привольнев, 1965; Becker, Genoway, 1979; Лапкии и др., 1990; Lutterschmidt, Hutchison, 1997a, b; Beitinger et al., 2000) было выявлено, что скорость нагрева оказывает заметное влияние на величину летальной температуры. Так, в работе К. Беккера и Р. Геновейя (1979), установлено, что при повышении скорости нагрева воды уровень летальной температуры растет, и эта зависимость вызвана некоторым временным отставанием в прогреве внутренних тканей тела рыб от температуры внешней среды. Такая форма зависимости верхней летальной температуры *от скорости нагрева* является самой распространенной, но существуют и другие варианты. Так, обыкновенный солнечник *Lepomis gibbosus* Linnaeus, при акклимации к 10°C, при скорости нагрева 1°C/ч показал более высокое значение КТМ, чем при скорости нагрева 6°C/ч (Becker, Genoway, 1979). Такой результат авторы объясняют процессами переакклимации, происходящими при низких скоростях нагрева.

В качестве оптимальной скорости нагрева воды в начальных экспериментах с использованием метода критического термического максимума применяли скорость 1°C/мин (60°C/ч). Однако последующие исследования показали, что при этом наблюдается значительное отставание в прогреве внутренних тканей тела рыб от внешней среды (Becker, Genoway, 1979). В настоящее время в качестве оптимальной принята скорость нагрева 0.3°C/мин (18°C/ч) (Becker, Genoway, 1979; Beitinger et al., 2000). В то же время многие исследователи для определения КТМ у рыб применяют меньшие скорости нагрева – от 4 до 12°C/ч (Голованов, 2013).

Метод хронического летального максимума (окончательной летальной температуры) подразумевает более низкие скорости нагрева или охлаждения воды – около 1–2°C/сут. Логично предположить, что при такой скорости нагрева неизбежно будут происходить процессы температурной акклимации, приводящие к повышению значений

летальной температуры. Однако, согласно Т. Бейтингер и соавторам (2000), значения летальной температуры, полученные методом хронического летального максимума, ниже таковых, полученных методом критического термического максимума. Такое противоречие авторы объясняют увеличением времени экспозиции рыб при температуре, близкой к летальной. Хорошо известен тот факт, что увеличение времени температурного воздействия может привести организм к гибели при той температуре, которая не была бы для него летальной при менее продолжительной экспозиции (Шмидт-Нильсен, 1982). Хотя Т. Бейтингер и соавторы (2000) приводят данные, полученные в сходных условиях двумя методами, лишь для одного вида – большеротого окуня *Micropterus salmoides* Lacepede, они полагают, что такая закономерность присуща для всех рыб.

Таким образом, в настоящее время существует достаточно широкий набор экспериментальных и полевых методов определения избираемой и летальной температуры у рыб. Проведены многочисленные исследования по термоизбиранию у целого ряда морских и пресноводных видов рыб. При этом широко используются современные методы анализа – биотелеметрия в естественных условиях (Spigarelli et al., 1983; Block et al., 1984; Wagner, Wahl, 2007), а также многоканальные горизонтальные термоградиентные установки в лабораторных экспериментах (Wollmuth et al., 1987; Crawshaw, Wollmuth, 1992). Использование ультразвуковых и радиопередатчиков позволяет детально оценить поведение и распределение рыб как в разных точках ареала обитания вида, так и в зоне сброса подогретых вод. Использование многоканальных установок, в отличие от изучения поведения рыб в группе, дает представление об индивидуальной изменчивости температурных реакций рыб (Wollmuth et al., 1987; Crawshaw, Wollmuth, 1992). Разрабатываются новые оригинальные термоградиентные установки для изучения морских и пресноводных видов рыб, в том числе и лососевых (Sauter et al., 2001; McMahon et al., 2008). При этом исследователи пытаются преодолеть сложность работы с рыбами-реофилами, используя или прямоугольный проточный, или кольцеобразный вариант экспериментальных установок.

При изучении термоизбирания у рыб в природных и экспериментальных условиях применяются также методы моделирования (Neill, 1979; Coutant, 1987; Escudero, Garsia, 1997; Johnson, Kelsh, 1998; Hughes, Grand, 2000). Существуют представления, что популяции рыб в природе распределяются по градиенту факторов среды (Hughes, Grand, 2000), а выбор температуры представляет своего рода компромисс между температурными требованиями рыб и действием других факторов (Coutant, 1987). Моделирование позволяет ближе подойти к решению таких вопросов.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

3.1. ОКОНЧАТЕЛЬНО ИЗБИРАЕМАЯ ТЕМПЕРАТУРА У МОЛОДИ И ВЗРОСЛЫХ РЫБ

На горизонтальных термоградиентных установках, разработанных и модифицированных в лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, в 1974–2013 гг. был выполнен большой комплекс исследований терморегуляционного поведения на примере 21 вида пресноводных рыб, относящихся к 9 семействам: Acipenseridae (сибирский осетр *Acipenser baerii*), Salmonidae (радужная форель *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*), Coregonidae (песядь *Coregonus peled*), Esocidae (обыкновенная щука *Esox lucius*), Cyprinidae (синец *Abramis ballerus*, лещ *Abramis brama*, уклейка *Alburnus alburnus*, густера *Blicca bjoerkna*, серебряный карась *Carassius auratus gibelio*, золотой или обыкновенный карась *Carassius carassius*, сазан или обыкновенный карп *Cyprinus carpio*, пескарь *Gobio gobio*, язь *Leuciscus idus*, обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus*, плотва *Rutilus rutilus*), Cobitidae (вьюн *Misgurnus fossilis*), Lotidae (налим *Lota lota*), Percidae (обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus*, речной окунь *Perca fluviatilis*, обыкновенный судак *Sander lucioperca*), Odontobutidae (головешка-ротан *Perccottus glenii*).

Большинство исследованных видов широко распространены в водоемах Северо-Запада России и отличаются по образу жизни и характеру питания. Рыб отлавливали в Рыбинском водохранилище, его притоках и близлежащих водоемах или выращивали на экспериментальной прудовой базе «Сунога» ИБВВ РАН. Отлов проводили мальковыми волокушами (25–50 м). После отлова в течение 0,5–2 ч рыб доставляли в лабораторию и помещали в аквариумы объемом от 60 до 300 л с отстоянной водопроводной водой, а также регулируемой температурой и аэрацией. Всех рыб акклиматизировали в течение 7–14 дней к температуре, близкой средним значениям летнего сезона (18–22°C) и содержали в условиях естественного фотопериода при периодической смене воды. В период акклиматизации и во время опытов рыб кормили живым кормом (дафния, зоопланктон, олигохеты, личинки хирономид), рыбным фаршем, сухим кормом (дафния, рыбный комбикорм) или

молодь рыб (щука). При определении избираемой температуры (ИТ) и окончательно избираемой температуры (ОИТ) использован метод «конечного термопреферендума» (Ивлев, Лейзерович, 1960; Badenhuisen, 1967; Fry, 1947, 1971; Reynolds, Casterlin, 1979a), когда рыбам предоставляют возможность свободного выбора температуры в условиях термогradientа.

Относительно простая техника создания температурного гradientа в горизонтальных емкостях была описана ранее (Badenhuisen, 1967). На ее основе нами были созданы термогradientные установки, отличающиеся размерами и конструктивными особенностями (рис. 12).

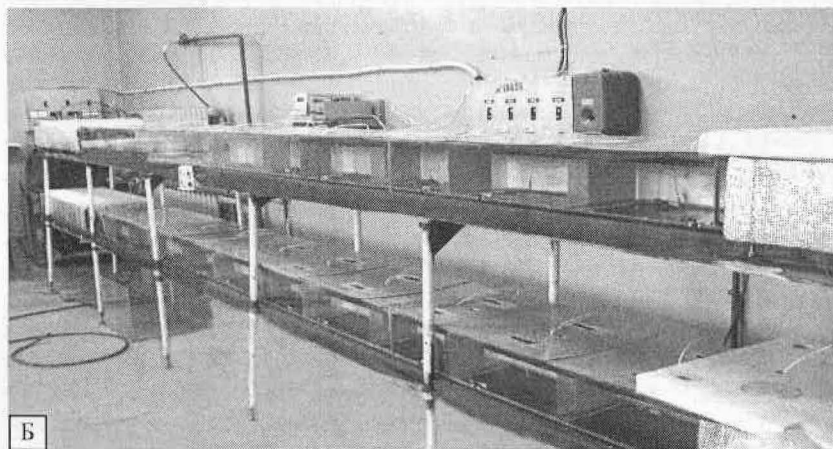
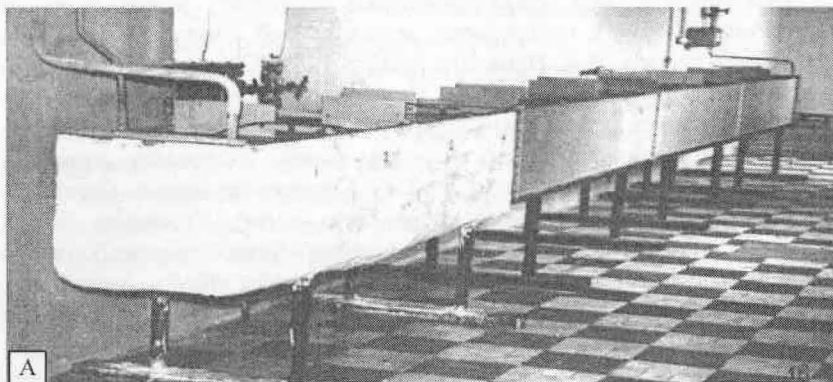


Рис. 12. Термогradientные установки для определения ОИТ у взрослых (А) и у молоди рыб (Б).

Общая схема экспериментальной установки для определения ИТ и ОИТ приведена на рис. 13. Градиент создавали путем поддержания контрастных значений температуры на противоположных концах лотка с помощью устройств автоматического подогрева и охлаждения воды. Низкую температуру в холодном отсеке – с помощью холодильных агрегатов ВСЭ-1.5 и Aspera UJ9232E, высокую температуру в теплом отсеке – с помощью нагревательного элемента. Диапазон температуры, создаваемый в градиентной установке, составлял 15–20°C.

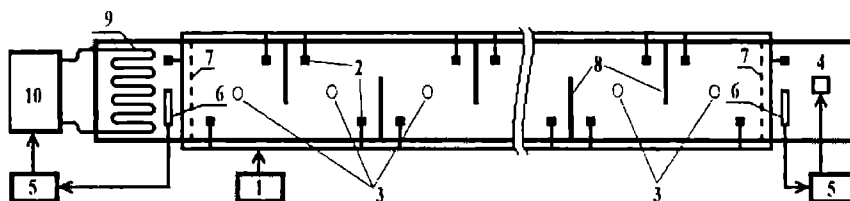


Рис. 13. Схема экспериментальной установки для определения избираемой и окончательно избираемой температуры у молоди рыб. 1 – компрессор. 2 – распылитель. 3 – термометр (электронный датчик). 4 – нагреватель. 5 – терморегулятор. 6 – датчик температуры. 7 – сетка-ограждение. 8 – неполные перегородки между отсеками, 9 – теплообменник, 10 – холодильный агрегат.

С целью получения равномерного горизонтального градиента температуры, уменьшения конвекционных токов и устранения вертикального градиента лотки были разделены на 10–12 отсеков неполными перегородками, образующими зигзагообразный лабиринт. Для предотвращения вертикального градиента температуры в каждом отсеке устанавливали по 2 распылителя с подачей воздуха от мощного компрессора. За счет донного расположения распылителей происходило вертикальное перемешивание воды. Это позволило создавать плавный горизонтальный градиент температуры, составляющий 0.04–0.13°C/см. Общая длина всех рабочих камер в установках различного типа (для личинок, сеголетков и годовиков, неполовозрелых и взрослых особей) составляла 2.4, 4.2 и 10.0 м. Температуру измеряли с помощью ртутных термометров, электротермометров, а также дистанционных датчиков температуры, расположенных в каждой камере установки. Для регистрации распределения рыб также использовали видеокамеры Panasonic SDR-H250 и Canon Legria FS306 с непрерывным или периодическим включением. Продолжительность опытов составляла 10–14 суток. Разработанные нами установки предназначены в основном для работы с непроточной водой, однако в них предусмотрена и система эрлифт-самоочистки. Данная система создавала небольшой проток воды

1–2 л/ч и периодически включалась на 1–2 суток во время опыта либо в промежутках между опытами. Все установки размещались либо в отдельном помещении, либо в аквариальной части лаборатории, где ограждались матерчатыми загородками для предотвращения влияния различных внешних раздражителей.

Группу рыб (10 экз.) помещали в отсек установки с температурой воды, равной температуре акклимации. Распределение рыб, а также избираемая ими температура на начальном этапе выбора фиксировали 8–10 раз в светлое время суток с интервалом в 1–1.5 ч. За величину избираемой температуры принимали температуру в отсеке, в котором находилась каждая особь в момент снятия показаний. Данные за каждые сутки опыта суммировали и делили на число наблюдений (для 10 рыб число наблюдений за сутки составляло от 80 до 100), получая средние значения ИТ. Если в течение 3-х суток средние значения ИТ достоверно не различались, эту температуру принимали за значение ОИТ, характеризующее зону стабильного выбора (Голованов и др., 2012). Рыб кормили 1–2 раза в сутки. Корм размещали в один или несколько отсеков, в которых на момент наблюдения находились рыбы.

В общей сложности исследовано 612 экз. сеголетков и двухлетков 19 видов рыб, кроме того 48 экз. трехлетков и четырехлетков пескаря и обыкновенного гольяна соответственно. Все эксперименты выполнены в двух повторностях. Данные по ОИТ представлены в виде средних значений. Поскольку методические разработки А.М. Свирского и В.Г. Терешенко (1992) и анализ данных (Голованов, 2013) показали, что ошибка определения ОИТ у группы особей в горизонтальных термоградиентных установках с учётом всех методических погрешностей составляет $\pm 1^{\circ}\text{C}$, различия показателей, превышающие 1°C , считали достоверными.

Как известно, динамика выбора температуры в градиентных условиях у разных видов рыб отличается и характеризуется в течение первых часов наблюдения разнонаправленностью. Температура, которую рыбы выбирают в течение часов или нескольких суток после предоставления термоградиентных условий, принято называть избираемыми температурами (ИТ) (Голованов, 1996а, 2013; Fry, 1971; Reynolds, Casterlin, 1979a]. В кратковременных (2–12 ч) опытах на примере молоди карповых и окуневых видов нами было показано, что температурный выбор начинается вскоре после посадки рыб в экспериментальную установку и предоставления им термоградиентных условий. Непродолжительный, около 0.5–1 ч, период ознакомления с новой обстановкой, в которую попадают рыбы, сменяется активными поисковыми движениями в более теплые и холодные отсеки градиентной установки. При летней температуре акклимации 18–20 $^{\circ}\text{C}$ преобладала

тенденция выбора более высоких температурных зон. Так, сеголетки леща, густеры, карпа, плотвы и речного окуня уже через час концентрировались в диапазоне температуры 21–23°C, а затем особи разных видов избирали еще более высокую температуру – от 25 до 29°C. Отмечено, что выбор температуры группой рыб происходил быстрее по сравнению с одиночными особями. Результаты этих опытов подтвердили данные о процессе начального термоизбирания, полученные ранее другими авторами (Ивлев, Лейзерович, 1960; Мانتельман, 1958; Barans, Tubb, 1973; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Cherry, Cairns, 1982; Reutter, Herdendorf, 1974; Reynolds, Casterlin, 1979a).

К моменту начала наших исследований такая поведенческая реакция была известна для многих животных, от простейших до позвоночных (Ивлев, Лейзерович, 1960). В начальный период исследования поведения и распределения рыб в термоградиентных условиях опыты проводились непродолжительное время (минуты, часы). Тем не менее, и за это время рыбы явно обнаруживали тенденцию передвигаться в более теплую, а иногда и в более холодную зоны градиента. Отмечено также, что эта реакция, меняющая распределение рыб в градиенте фактора среды, самопроизвольна и представляет собой терморегуляционное поведение. Как указывалось ранее, эта зона, по-видимому, и представляет собой область эколого-физиологического оптимума роста и питания пойкилотермных и гомойотермных животных (Ивлев, 1958; Ивлев, Лейзерович, 1960).

В естественных условиях возникающие градиенты температуры могут быть или кратковременными, или довольно продолжительными. Представляло интерес выяснить, как поведут себя рыбы в экспериментальных термоградиентных условиях в течение более длительных промежутков времени, в течение нескольких дней, одной или двух недель. С этой целью на молоди рыб были проведены опыты продолжительностью 10–14 суток. Такие данные, полученные в горизонтальных термоградиентных установках, сходных с нашими, были единичными (Crawshaw, 1975; Reutter, Herdendorf, 1974 и др.).

Опыты продолжительностью 10–14 сут, выполненные на молоди, карпа, головешки-ротана, речного окуня, щуки, сибирского осетра и голяна позволили выяснить, что процесс термоизбирания делится на два этапа – переходный (избираемая температура) и стабильного выбора (зона окончательно избираемой температуры) (рис. 14).

На первом этапе величина избираемой температуры значительно варьирует, на втором этапе происходит стабилизация температурного выбора. Подобное деление процесса термоизбирания на два периода – акклимации и стационарного предпочтения температуры – было

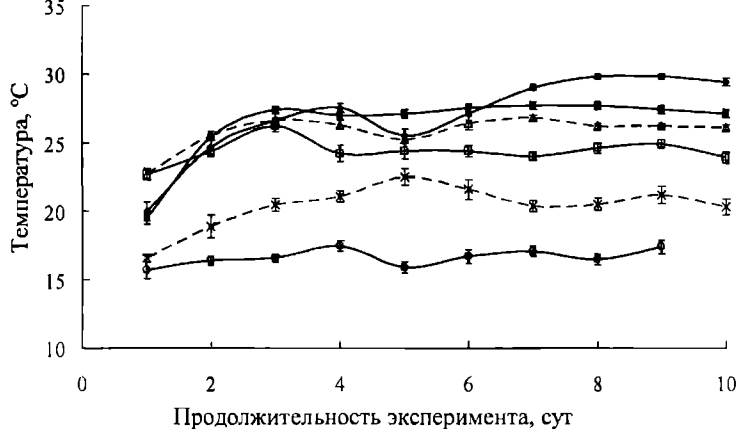


Рис. 14. Динамика выбора избираемой и окончательно избираемой температуры у молоди карпа *Cyprinus carpio* (●), головешки-ротана *Perccottus glenii* (■), окуня *Perca fluviatilis* (▲), щуки *Esox lucius* (□), сибирского осетра *Acipenser baerii* (x) и голяня *Phoxinus phoxinus* (○) в длительных опытах. Температура акклимации, °C: карпа и головешки-ротана – 10–12, окуня – 16, щуки – 21, осетра – 17, голяня – 13.

предложено ранее (Reutter, Herdendorf, 1974). Скорость выбора ОИТ варьировала от 2–4 суток у самых теплолюбивых и холодолюбивых рыб (карп, серебряный и золотой карась, головешка-ротан) до 6–10 суток у других видов (плотва, речной окунь, щука, сибирский осетр).

Метод графической интерполяции результатов кратковременных опытов на рыбах, прошедших акклимацию к разным значениям температуры, позволяет рассчитывать предполагаемые зоны ОИТ с ошибкой, не превышающей 1°C (Reynolds, Casterlin, 1979a). Парадигма конечного преферендума Ф. Фрая (Fry, 1947) предполагает два способа определения ОИТ: 1) графический, с использованием значений акклимационной и избираемой температуры; 2) по выбору зоны, которую рыбы достигают независимо от температуры акклимации.

Большинство исследователей в качестве критерия зоны ОИТ выбирают значения среднесуточной избираемой температуры за 1, 2 или 3-ое суток, в течение которых разница этих значений у рыб в процессе опыта статистически недостоверна. Такой методический подход считается верным для всех типов градиентных установок, линейных

горизонтальных, вертикальных, круговых, а также установок последнего поколения двухкамерных ихтиотронов или шаттл-боксов (McCauley, 1977; Reynolds, Casterlin, 1977a). В наших длительных опытах для определения зоны ОИТ принят 3-х суточный критерий стабильного избирания температуры как у молоди, так и у взрослых особей рыб.

Данные по термоизбиранию рыб в длительных экспериментах, продолжительностью 10–14 суток, были получены ранее лишь для некоторых видов рыб, обитающих в пресных водах США и Канады (Cherry, Cairns, 1982; Reutter, Herdendorf, 1974, 1976). Для рыб из пресных водоемов России, а также региона Верхней Волги, такие результаты отсутствовали.

Видовая специфика распределения и поведения рыб разных экологических групп исследована в летний сезон после предварительной акклимации подопытных особей к температуре $18 \pm 2^\circ\text{C}$ (у пеляди, радужной форели и налима – $15 \pm 2^\circ\text{C}$). Значения ОИТ у молоди рыб варьировали от 31 до 14°C (табл. 5). Амплитуда колебаний этого показателя в пределах только одного семейства карповых достигала 15°C : максимальные значения ОИТ 29 – 31°C отмечены у карпа, минимальные – 16.5 – 17.0°C у гольяна. Высокий уровень ОИТ ~ 27 – 28°C выявлен у вида-вселенца головешки-ротана. У рыб из других семейств значения ОИТ были ниже: от 26°C у окуня до 14 – 17.0°C у радужной форели и налима.

Значения ОИТ отличаются у тепло- и холодолюбивых видов рыб, а разница ОИТ у рыб внутри семейства может быть как существенной, так и незначительной. Сеголетки щуки и окуня, уже перешедшие на хищное питание, имеют примерно такой же уровень ОИТ, как и сеголетки других видов рыб (лещ, густера, плотва, вьюн). Многие исследованные виды карповых выбирают очень близкие значения ОИТ, сходные с ОИТ окуневых видов рыб и головешки-ротана. В то же время, значение ОИТ у более взрослых гольяна и пескаря сходно с ОИТ сибирского осетра и холодолюбивых налима, радужной форели и пеляди.

Показатели ОИТ у молоди других видов рыб, обитающих в верхневолжском регионе, находятся в тех же температурных пределах. Двух-трехлетки усатого гольца *Barbatula barbatula*, в отличие от вьюна, избирают $15.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$, молодь рыб-вселенцев бычка-головача *Neogobius kessleri* и бычка-цуцка *Proterorhinus marmoratus* – 22 – 23°C (Вербицкий и др., 2005; Голованов и др., 2013). Сеголетки стерляди *Acipenser ruthenus* по уровню ОИТ ($23.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$) близки к молоди сибирского осетра (Смирнов, 2009).

Наиболее быстро выбор ОИТ (на 2–4 сут) происходит у самых теплолюбивых видов рыб – карпа, головешки-ротана, серебряного и золотого карасей, а также у холодолюбивых видов – пеляди, радужной форели и налима. Другие исследованные виды достигали зоны ОИТ

только на 6–9-е сутки. Поведение молоди в градиенте температуры имело как общие черты, так и особенности. Многие карповые (лещ, плотва, густера, синец) при выборе температуры держались только группой. Отдельные особи окуня, ерша, обыкновенного голяна и головешки-ротана часто затаивались в углах отсеков, периодически меняя свое местоположение. У сеголетков радужной форели отмечены элементы территориального поведения.

В целом, значения ОИТ и распределение рыб в градиенте температуры отражают их теплолюбивость и другие особенности экологии.

Таблица 5. Значения окончательно избираемой температуры (ОИТ) у молоди рыб разных видов

Семейство	Вид	Возраст	ОИТ, °С
Карповые	Сазан (кап)	0+ – 1+	30.0
	Карась золотой	0+ – 1+	28.5
	Карась серебряный	0+ – 1+	27.5
	Синец	0+ – 1+	27.3
	Уклейка	0+	27.0
	Лещ	0+ – 1+	26.5
	Густера	0+ – 1+	26.0
	Плотва	0+ – 1+	26.0
	Язь	0+ – 1+	25.8
	Пескарь	2+	20.5
	Голян обыкновенный	3+	16.8
Головешковые	Головешка-ротан	0+ – 1+	27.5
Окуновые	Речной окунь	0+ – 1+	25.7
	Ерш	0+ – 1+	24.8
	Судак	0+ – 1+	24.0
Вьюновые	Вьюн	1+	25.0
Щуковые	Щука	0+	24.3
Осетровые	Сибирский осетр	0+	22.5
Сиговые	Пелядь	0+	17.0
Лососевые	Радужная форель	0+	15.5
Налимовые	Налим	0+	15.0

В настоящее время наиболее изучены сезонные и возрастные особенности термоизбирания у рыб. Уже в кратковременных опытах было отмечено, что избираемая температура у рыб может различаться в

зависимости от сезона (Sullivan, Fisher, 1953; Поддубный и др., 1976, 1978). Более длительные эксперименты показали, что сезонная динамика ОИТ у некоторых видов рыб отсутствует, либо значения ОИТ в разные сезоны могут различаться на 7–20°C (Barans, Tubb, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974; Beitingner, Fitzpatrick, 1979). В этих работах были проанализированы не все сезоны, а в весенний и осенний периоды температура акклимации рыб часто варьировала от 5 до 20°C, что несколько снижает значимость полученных результатов.

Сезонные особенности термоизбирания. В наших экспериментах оценка сезонных изменений термоизбирания у рыб разного возраста проводилась в опытах продолжительностью 10–14 суток. Температура акклимации зимой составляла 1–4°C, весной и осенью – 8–12°C, в летний сезон – 18–22°C. Выявлено две группы рыб: у одних избираемая температура меняется в зависимости от сезона, у других сезонная динамика ОИТ отсутствует или слабо выражена (табл. 6). Молодь леща, плотвы, окуня и, возможно, густеры, выбирает летом температуру 25–27°C, в другие сезоны предпочитает более низкую. В то же время молодь синца, золотого и серебряного карасей, карпа, уклейки и щуки постоянно выбирает в градиенте высокий уровень температуры, а молодь пеляди – более низкий. Выбор постоянно высокой температуры, аналогично молоди некоторых видов, характерен для взрослых особей золотого карася и части особей плотвы. В то же время, половозрелые лещи, напротив, постоянно предпочитают более низкий уровень ОИТ, исключая весенний нерестовый период. Характер сезонной динамики термоизбирания у молоди и взрослых рыб у одних видов (золотой карась) совпадает, у других (лещ, синец) – не совпадает.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у разных видов существует несколько способов освоения температурного пространства. Результаты этих опытов выявили наличие нескольких зон ОИТ: 1–10, 12–18 и 21–30°C в пределах температурного диапазона жизнедеятельности разных видов рыб. Первый и третий диапазоны температуры, соответствующие зимней и летней температуре обитания в естественных условиях и акклимации в лаборатории, можно рассматривать как основные, а диапазон 12–18°C – как промежуточный. Можно условно выделить «карасевый» тип сезонной динамики ОИТ, для которого характерно отсутствие или слабое ее проявление как у молоди, так и у взрослых рыб; «лещовый» тип – с двумя уровнями ОИТ в разные сезоны у молоди и одним у взрослых рыб. Плотва демонстрирует реакции и «карасевого», и «лещового» типа. Всем исследованным видам свойственна минимальная активность в зимний сезон, высокая подвижность с активным плаванием в весенний и, особенно, в летний сезоны, и снижение поисковой и двигательной активности осенью.

Таблица 6. Значения окончательно избираемой (°С) температуры у молоди (М) и половозрелых особей (П) разных видов рыб Рыбинского водохранилища

Вид	Возраст	Сезон года			
		Зима	Весна	Лето	Осень
Синец	М	25	–	26.5–28	26–27
	П	6–12	9–12; 23	23–24	17
Лещ	М	1–3	13–24	26–27	4–5
	П	3–8	9–10; 19–20	9–10	7–8
Уклейка	М	–	–	26.5–27.5	26.5–27.5
Густера	М	–	–	26–28	10; 21
Карась золотой	М	27	27	28–29	28–29
	П	25–26	26–27	24–25	25
Карась серебряный	М	24–26	25	27–28	24
Карп	М	29	29–30	29–32	29–31
Плотва	М	1–5; 16–24	6; 25	25–26.5	15–21
	П	2–7	19–24	10–11; 20–23	6–7
Окунь	М	3–4; 25–26.5	26	25–26.5	3–4; 26–27
Щука	М	24–25	–	22–26	8–14; 16–24
Пелядь	М	–	–	16–18	10–12; 18

Примечание: молодь – щука длиной менее 160 мм, остальные виды менее 100 мм;
 “–” – данные отсутствуют.

Возрастные особенности термоизбирания. Предположение о том, что избираемая температура у молоди и взрослых рыб различна, впервые было высказано Р. Фергюсоном в 1958 г. (Ferguson, 1958). Однако данные, полученные в кратковременных опытах на личинках, ранней молоди и неполовозрелых рыбах, были противоречивыми (Cherry, Cairns, 1982; Голованов, 1996а). Опыты с применением термоградиентных установок – больших линейных и двухкамерных ихтиотронов – показали, что взрослые рыбы выбирают более низкую температуру, чем молодь

(Barans, Tubb, 1974; Reutter, Herdendorf, 1974; McCauley, Huggins, 1979; Reynolds, Casterlin, 1978a). Для решения этого вопроса мы провели эксперименты, охватывающие все периоды индивидуального развития рыб, начиная с личиночного и заканчивая периодом половозрелости (Лапкин и др., 1981, 1990; Голованов, 2013).

Термоизбирание у личинок и мальков. Реакция на градиент температуры в непродолжительных опытах появляется у личинок рыб сразу же после того, когда они начинают плавать (Ross et al., 1977). Нами показано, что личинки леща, плотвы и окуня с момента начала активного плавания проявляют слабую тенденцию к выбору более высоких значений температуры по сравнению с температурой предварительной акклимации. Длительные эксперименты позволили впервые выявить динамику поведения и распределения личинок плотвы в раннем онтогенезе, в частности с 10-х (этап D₁) по 28-е (этап F) сутки после вылупления. Установлено, что термоизбирание у личинок происходит так же, как и у молоди рыб, в 2 этапа – переходный и стабильного выбора. Несмотря на некоторые отличия в динамике выбора температуры в переходный период, на 8–9 сутки эксперимента все личинки выбирали $25 \pm 0.1^\circ\text{C}$ и избегали температуру $30\text{--}31^\circ\text{C}$ (Голованов, Смирнов, 2011). Стайное поведение облегчало выбор соответствующей температурной зоны. Значения ОИТ у личинок плотвы такие же как у сеголетков и годовиков и находятся в пределах оптимальных температурных условий роста и питания данного вида. Сравнение результатов коротких и длительных опытов показало, что у личинок плотвы и, очевидно, других теплолюбивых видов рыб, значения ИТ лишь после 8–9 суток эксперимента могут соответствовать уровню ОИТ. Таким образом, поведение и распределение личинок, сеголетков и годовиков в термоградиенте, сходно.

Термоизбирание у неполовозрелых и половозрелых рыб. С момента начала полового созревания значительная часть энергии, получаемой с кормом, направляется на формирование половых продуктов. Поскольку термоадаптации отражают энергетические потребности организма, избираемая температура у рыб разного возраста должна различаться. Поведение неполовозрелых и зрелых особей в градиенте температуры было сходным с молодью этих видов. Тем не менее, значения ОИТ у более взрослых рыб, как правило, были ниже (рис. 15).

Так, у золотого карася, синца, плотвы (прибрежная форма) и радужной форели различия составляли $2\text{--}6^\circ\text{C}$. Значения ОИТ в мальковом периоде, а также в период неполовозрелого и половозрелого организма составили 28.5 , 25.5 и 24.5°C у золотого карася, 27.3 , 25.5 и 23.5°C у синца, 26.0 , 23.5 и 21.5°C у прибрежной плотвы и 15.5 , 12.0 и 13.0°C у радужной форели (Голованов, 2013; Sutterlin, Stevens, 1992).

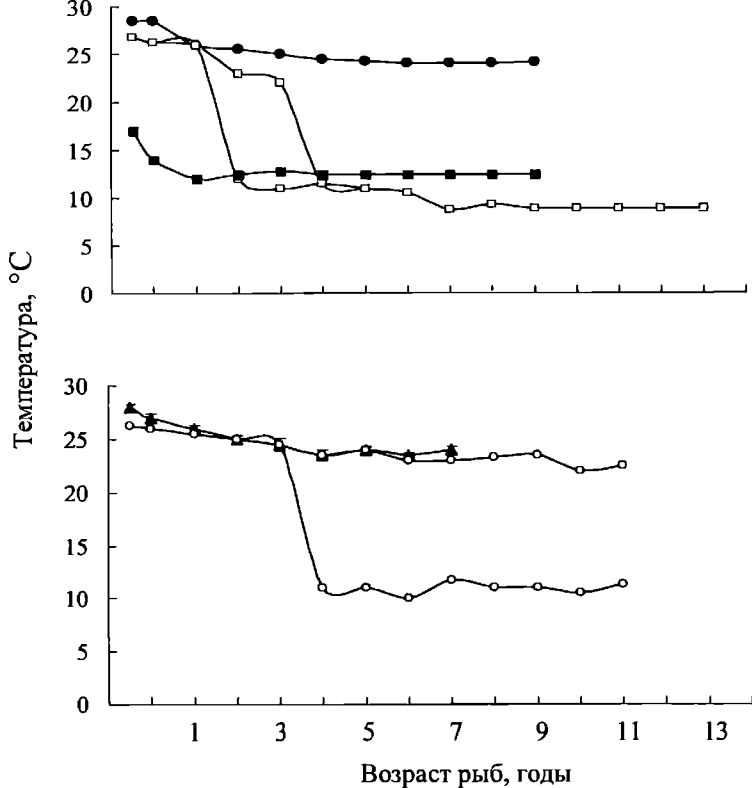


Рис. 15. Динамика окончательно избираемой температуры: а – золотой карась *Carassius carassius* (●), радужная форель *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (■), лещ *Abramis brama* (□); б – синец *Abramis ballerus* (▲) и плотва *Rutilus rutilus* (○).

У леща в возрасте 3–4-х лет, выявлено два уровня ОИТ. Вместе с тем, с возрастом уровень ОИТ существенно снижается и составляет 26.5°C в мальковый период, 21.5 и 11.0 °C в период неполовозрелого, и 9.5°C в период половозрелого организма. По всей вероятности, не только процесс полового созревания, но и смена преобладающего типа питания изменяют температурные предпочтения рыб. Потребность в более низкой температуре в период полового созревания (Hokanson, 1977; Кошелев, 1984) и обитание в придонных слоях воды, где происходит питание, могут быть основными причинами выбора более низкой температуры у

теплолюбивых видов рыб. В то же время, у всех возрастных групп радужной форели относительно низкие значения ОИТ отражают холодолюбивость данного вида и условия его обитания в естественной среде (Sutterlin, Stevens, 1992).

3.2. ВЕРХНЯЯ ЛЕТАЛЬНАЯ ТЕМПЕРАТУРА У МОЛОДИ И ВЗРОСЛЫХ РЫБ

Экспериментальные данные по верхней летальной температуре у пресноводных рыб России крайне немногочисленны и не всегда учитывают особенности возрастной и сезонной динамики. Особенно необходимы количественные показатели, характеризующие ВЛТ у молоди рыб, поскольку именно начальные периоды онтогенеза определяют эффективность питания, роста, развития и, в конечном счете, продуктивность популяций рыб.

В наших экспериментах определены значения ВЛТ у молоди пресноводных рыб, обитающих в водоемах северо-запада Европейской части России, в летний сезон года методами КТМ и ХЛМ. Исследования выполнены на 18 видах пресноводных рыб, относящихся к 9 семействам: Acipenseridae (сибирский осетр), Salmonidae (радужная форель), Coregonidae (пелядь), Esocidae (обыкновенная щука), Cyprinidae (синец, лещ, уклейка, серебряный карась, золотой или обыкновенный карась, сазан или обыкновенный карп, плотва, обыкновенный голец), Cobitidae (вьюн), Lotidae (налим), Percidae (обыкновенный ерш, речной окунь, обыкновенный судак), Odontobutidae (головешка-ротан).

Рыбы отловлены мальковыми волокушами (25–50 м) в Рыбинском водохранилище, его притоках и близлежащих водоемах или выращивали на экспериментальной прудовой базе «Сунога» ИБВВ РАН. После отлова в течение 0.5–2 ч молодь доставляли в лабораторию и помещали в аквариумы объемом от 60 до 300 л с отстоянной водопроводной водой и с регулируемой температурой и аэрацией.

Всех рыб акклиматизировали в течение 7–14 дней к температуре, близкой к средним летним значениям (18–22°C) и содержали в условиях естественного фотопериода при периодической смене воды или в проточных условиях. В период акклиматизации рыб кормили живым кормом (дафния, зоопланктон, олигохеты, личинки хирономид), рыбным фаршем, сухим кормом (дафния, рыбный комбикорм, (щук – и сеголетками окуня) в объеме 5–10% от общей массы тела рыб 1–2 раза в сутки.

При определении значений КТМ группу рыб (по 6 экз., в двух повторностях) помещали в экспериментальные аквариумы объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Нагрев воды в аквариуме

проводили с помощью нагревательных элементов мощностью 0.3, 0.6–0.7, 1.2., 2.4 и 3.6 кВт, что позволило обеспечить широкий диапазон скоростей нагрева воды от 4 до 50°С/ч. Нагрев продолжали до нарушения локомоторной функции рыб – переворота на бок или вверх брюшком, сублетальное значение температуры в этой точке фиксировали как КТМ. В случае прекращения нагрева и переносе рыб в воду с температурой на 3–4°С ниже они сохраняли жизнеспособность. Продолжая нагрев до момента прекращения движения жаберных крышек, фиксировали значение летальной температуры (ЛТ).

При определении ХЛМ группу рыб (по 6 экз., в двух повторностях) помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Температуру воды в аквариуме повышали со скоростью 0.04°С/ч, приблизительно равной 1°С/сутки, с использованием электронного терморегулятора и контактного ртутного термометра. Значения температуры в момент гибели рыб, о котором судили по прекращению движения жаберных крышек, фиксировали как ХЛМ. Во время эксперимента каждые 4-ые сутки опыта меняли половину объема воды в аквариуме, сохраняя при этом температурный режим эксперимента. Все опыты проводили в условиях естественного фотопериода.

Продолжительность экспериментов в зависимости от сезона при медленном нагреве составляла 13–30 сут. при скорости нагрева воды 0.04°С/ч и 2–2.5 ч при скорости нагрева 8–10°С/ч.

По окончании опытов рассчитывали скорость нагрева воды по формуле:

$$V_H = t_2 - t_1 / T,$$

где: V_H – скорость нагрева (°С/ч); t_1 и t_2 – температура воды (°С) в начале и в конце опыта; T – длительность опыта (ч). После каждого опыта проводили полный биологический анализ исследуемых рыб. Возраст сеголетков (месяцы) определяли, исходя из сроков массового нереста исследуемых видов.

В общей сложности исследовано 324 экз. сеголетков и двухлетков 18 видов рыб, кроме того 12 экз. четырехлетков обыкновенного гольяна (определение ХЛМ), а также 120 экз. указанных видов (определение КТМ при скорости нагрева 8–10°С/ч).

Схема экспериментальной установки, а также сама установка для определения сублетальной и летальной температуры методом КТМ и ХЛМ представлены на рис. 16 и 17.

Данные по КТМ и ХЛМ представлены в виде средних значений. Поскольку методические разработки В.А. Соколова (1988) и анализ данных (Голованов, 2013) показали, что ошибка определения ВЛТ у

группы особей с учётом всех методических погрешностей составляет $\pm 1^\circ\text{C}$, различия показателей, превышающие 1°C , считали достоверными.

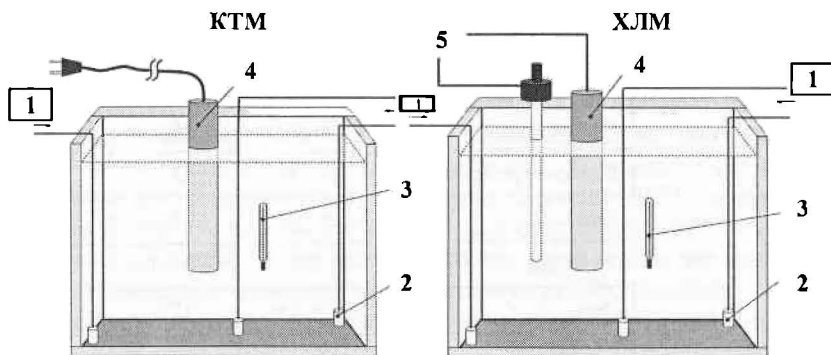


Рис. 16. Схема экспериментальной установки: 1 – компрессор, 2 – распылитель, 3 – термометр (электронный датчик), 4 – нагреватель, 5 – терморегулятор.

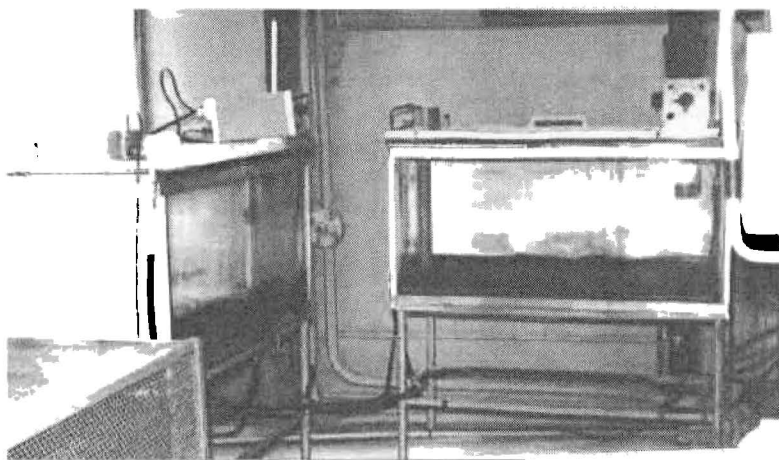


Рис. 17. Установка для определения сублетальной и летальной температуры у рыб при разных скоростях нагрева воды.

Диапазон значений ВЛТ для разных видов рыб варьирует от 28 до 40°C (табл. 7). Наиболее устойчива молодь теплолюбивых рыб – карпа, серебряного и золотого карасей и головешки-ротана, наименее устойчива – молодь холодолюбивых рыб – пеляди, радужной форели и налима.

Таблица 7. Значения верхней летальной температуры у молоди некоторых видов рыб в летний сезон года, установленные по методу хронического летального максимума (ХЛМ) и критического термического максимума (КТМ)

Семейство	Вид	Возраст	ХЛМ, °С	КТМ, °С
Карповые	Сазан (кап)	0+, 1+	39.5	35.8
	Карась золотой	0+, 1+	38.5	37.7
	Карась серебряный	0+, 1+	38.5	37.7
	Синец	0+, 1+	37.0	–
	Уклейка	0+	37.0	33.5
	Лещ	0+, 1+	37.0	34.5
	Плотва	0+, 1+	36.3	33.3
	Гольян обыкновенный	3+	31.5	–
Головешковые	Головешка-ротан	0+, 2+	38.0	35.0
Окуновые	Речной окунь	0+, 1+	35.5	33.2
	Ерш	0+, 1+	34.5	–
	Судак	0+, 1+	35.0	–
Вьюновые	Вьюн	1+	35.5	–
Щуковые	Щука	0+	35.5	33.5
Осетровые	Сибирский осетр	0+	32.0	–
Сиговые	Пелядь	0+	31.0	–
Лососевые	Радужная форель	0+	30.0	27.5
Налимовые	Налим	0+	29.0	–

Примечание: значения ХЛМ определены при скорости нагрева 1°С/сутки (0.04°С/ч), значения КТМ – при скорости нагрева 8–10°С/ч; температура акклимации рыб 8–21°С; “–” отсутствие данных.

Значения ХЛМ у четырехлетков обыкновенного гольяна в сравнении с остальными карповыми существенно ниже – 31–32°С. Окуновые виды – речной окунь, ерш и обыкновенный судак, а также вьюн и обыкновенная щука – показали уровень ХЛМ 34–36°С, несколько меньше, чем у карповых. Значения ХЛМ у сибирского осетра и пеляди ниже, чем у карповых, но выше, чем у лососевых и налимовых видов. Для

холодолобивых видов – пеляди, радужной форели и налима – верхняя граница термоустойчивости ограничена температурой 29–30°C. Значения ХЛМ у 10 видов рыб на 0.8–3.7°C выше, чем значения КТМ при скорости нагрева 8–10°C/ч, что подтверждает ранее полученные данные (Голованов, 2012; Голованов, Смирнов, 2007; Смирнов, Голованов, 2004). При низкой скорости нагрева происходит постепенная акклимация молоди рыб к постоянно возрастающим значениям температуры вплоть до максимально возможной. Поэтому значения ХЛМ, полученные в летний сезон года, могут быть приняты за максимально возможные значения верхней летальной температуры. Значения ВЛТ, полученные методом КТМ, при нагреве с более высокой скоростью 1–60°C/ч, обычно меньше в сравнении с показателем ХЛМ или равны (в случае аномально высокой температуры акклимации в диапазоне от 28°C и выше).

Даже в пределах одного семейства карповых значения ВЛТ значительно варьируют. Сравнительно высокий уровень ХЛМ у головешки-ротана – свидетельство его относительно высокой температурной устойчивости, что, несомненно, дает ему определенный преимущества при вселении в новые водоемы обитания по сравнению с видами-аборигенами. Несколько ниже устойчивость к высокой температуре у окуневых видов, шуковых и осетровых. Уровень ВЛТ у холодолюбивых видов наиболее низок.

Полученные результаты, в первую очередь, свидетельствуют о том, что у многих видов рыб, обитающих в северо-западных регионах Европейской части России, существует определенный запас температурной прочности. Это запас позволяет им переносить непродолжительные периоды повышения температуры среды выше 30°C. При аномально высокой температуре выше данного уровня в течение продолжительного периода времени (пример – аномально жаркое лето в России в 2010 г.) возможна массовая гибель некоторых видов рыб и в естественных условиях, и в рыбоводных хозяйствах различного типа (Голованов, 2001а). Для холодолюбивых видов рыб температура выше 30°C является или критической, или летальной.

Сезонные особенности термоустойчивости. Изучению влияния сезона на температурные границы жизнедеятельности рыб посвящено относительно небольшое количество работ (Fry, 1947, 1971; Hlohowskyi, Wissing, 1985; Лапкин и др. 1990). Сезон года рассматривают как совокупность множества факторов: температуры, освещенности, физиологического состояния организма, а также его внутренних биологических ритмов (Одум, 1975). При изучении сезонных особенностей термоустойчивости в лабораторных условиях рыб акклимируют к температуре, характерной для естественных водоемов в данный сезон, либо берут экспериментальный материал непосредственно

из природной среды. При проведении экспериментов большинством исследователей (Fry, 1947, 1971; Hoar, 1955; Hlohowskyi, Wissing, 1985; Лапкин и др. 1990) было установлено снижение термоустойчивости зимой, по сравнению с летом. Эти изменения согласуются с данными, полученными на североамериканских окуневых видах (*Etheostoma flabellare*, *Etheostoma blennioides*, *Etheostoma caeruleum*), у которых зимой при высоких скоростях нагрева также происходит снижение уровня верхней летальной температуры по сравнению с летом (Hlohowskyi, Wissing, 1985).

Таблица 8. Значения верхней летальной температуры у молоди рыб, установленные по методу хронического летального максимума (ХЛМ) и критического термического максимума (КТМ) в разные сезоны года (по Golovanova et al., 2013)

Вид	Сезон	Температура, °C	
		ХЛМ	КТМ
Карась серебряный	Зима	37.7 ± 0.2	28.9 ± 0.5
	Весна	37.9 ± 0.2	32.1 ± 0.2
	Лето	39.2 ± 0.1	38.2 ± 0.1
	Осень	38.9 ± 0.1	32.2 ± 0.2
Карп	Зима	38.4 ± 0.1	27.8 ± 0.2
	Весна	40.2 ± 0.2	29.6 ± 0.5
	Лето	41.3 ± 0.1	35.8 ± 0.4
	Осень	39.6 ± 0.1	29.6 ± 0.5
Плотва	Зима	34.2 ± 0.3	22.4 ± 0.7
	Весна	34.1 ± 0.4	25.9 ± 0.5
	Лето	34.4 ± 0.3	33.0 ± 0.6
	Осень	32.9 ± 0.6	27.0 ± 0.3
Окунь	Зима	34.4 ± 0.6	23.1 ± 1.2
	Весна	34.1 ± 0.3	28.2 ± 0.1
	Лето	33.5 ± 0.5	32.2 ± 0.5
	Осень	33.5 ± 0.5	28.9 ± 0.4

Примечание: значения сублетальной температуры, полученные методом ХЛМ определены при скорости нагрева 1°C/сутки (0.04°C/ч), методом КТМ – при скорости нагрева 8–10°C/ч; температура акклимации рыб: 3–5°C зимой, 10–12°C весной и осенью, 20°C летом.

В нашей работе установлено, что различия ХЛМ зимой и летом у молоди окуня и плотвы незначительны, у карпа и карася составляют 1.5–2.9°C при акклимации рыб к средней температуре сезона (табл. 8). Различия КТМ зимой и летом более значительны и составляют 8–10.6°C. При этом у всех исследованных видов уровень КТМ во все сезоны ниже ХЛМ, в большей мере эти различия проявляются зимой, в меньшей – летом.

Возрастные особенности термоустойчивости. В процессе роста и развития в организме происходят различные физиологические перестройки, что в свою очередь вызывает изменение температурных характеристик рыб. Поэтому вопросу зависимости величины летальной температуры у рыб от возраста уделялось огромное внимание (Hart, 1947; Bishai, 1960; Spaas, 1960; Привольнев, 1965; Allen, Strawn, 1968; Coutant, 1975; Hokanson, 1977). Здесь следует отметить ряд важных моментов. Как правило, вместе с возрастом изменяется и масса рыб. Уже отмечалось ранее: чем выше масса, тем медленнее происходит процесс выравнивания температуры тела и среды. Это, в свою очередь, ведет к повышению определяемого в эксперименте уровня летальной температуры, особенно при высоких скоростях нагрева (Becker, Genoway, 1979). Половое созревание рыб также приводит к изменению величины летальной температуры.

На примере ряда видов нами установлены изменения термоустойчивости в онтогенезе пресноводных рыб (Голованов, 2013). Значения ВЛТ, установленные с помощью метода ХЛМ, относительно низкие у личинок окуня, плотвы, леща, золотого карася и радужной форели (24–25°C), максимальных величин достигают у сеголеток: 29–30°C у радужной форели, 35.5°C у окуня, ~37°C у леща и плотвы, 38°C у золотого карася. В дальнейшем происходит постепенное снижение значений ВЛТ: до 31°C у окуня (в возрасте 10+), 32°C у леща (14+) и плотвы (12+), 36°C у золотого карася (8+) и 25–26°C у неполовозрелых и 21°C у взрослых особей радужной форели. Как у теплолюбивых, так и у холодолюбивых видов наибольшая термоустойчивость наблюдается в возрасте около 1–2-х лет. Полученные результаты свидетельствуют о том, что летальные и сублетальные значения температуры у рыб в мальковом периоде выше, чем в более зрелом возрасте.

Как у теплолюбивых, так и у холодолюбивых видов рыб, наибольшая термоустойчивость наблюдается в возрасте около 1–2 лет. Возрастная динамика ВЛТ (по ХЛМ) у молоди леща, плотвы, золотого карася и окуня представлена на рис. 18. У всех изученных видов рыб наблюдается резкий подъем термоустойчивости в течение первых месяцев с момента выклева, при этом ХЛМ достигает максимума на первом году жизни. Затем происходит постепенное снижение ХЛМ: на

6°C у леща за период от 6 месяцев до 4–5-ти лет, на 5°C у золотого карася за период от 1 месяца до 4-х лет, на 4.2°C у плотвы за период от 1 месяца до 4-х лет и на 3.5°C у окуня за период от 2 месяцев до 3-х лет. После этого снижение прекращается и наступает фаза стабилизации уровня верхней летальной температуры.

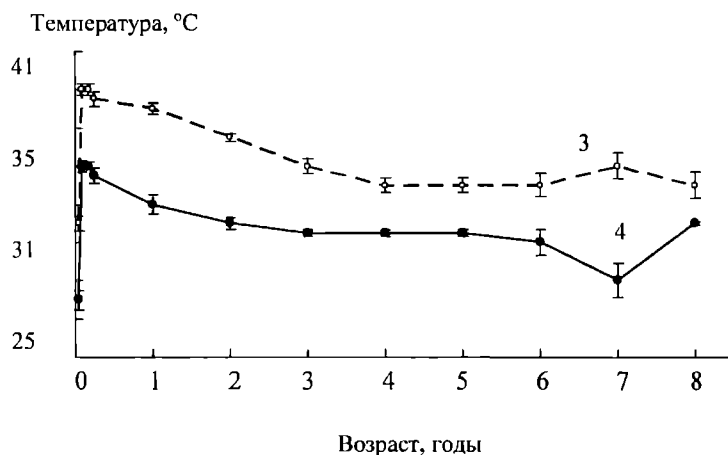
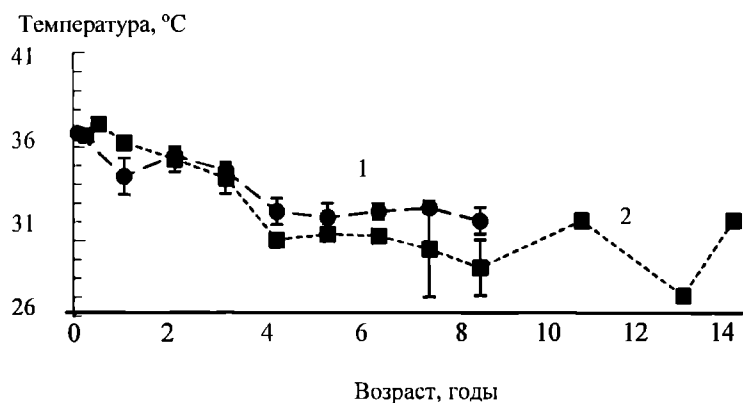


Рис. 18. Значения верхней летальной температуры (по ХЛМ) у плотвы (1), леща (2), золотого карася (3) и окуня (4) разного возраста.

Полученные результаты согласуются с данными о большей устойчивости молоди рыб к хроническому действию негативных факторов (Лапкин и др., 1981, 1990; Михайленко, 2002 и др.). Однако при изучении лососевых показано, что уровень ВЛТ у двухлеток семги и кумжи несколько выше, чем у сеголеток (Spraas, 1960).

Повышенная температурная устойчивость молоди карповых и окуневых по сравнению с взрослыми рыбами может быть обусловлена различием температурных условий их местообитания. Так, в Рыбинском водохранилище молодь карповых видов в течение первого года жизни остается вблизи нерестилищ – в прибрежной части водоема, а уходит из неё только с осенним похолоданием. Эта зона характеризуется обильной кормовой базой, большим числом укрытий, а также более высокой температурой, которая в летнюю жару может приближаться к значениям, летальным для взрослых особей.

При критическом нарастании температуры на мелководье уход из неё молоди не всегда возможен из-за отсутствия хищников. Очевидно, в процессе приспособления к условиям обитания происходило постепенное увеличение термоустойчивости молоди карповых и окуневых видов, что позволяло ей использовать богатые кормом и укрытиями мелководья. Молодь лососевых (например, семги и кумжи), напротив, после выклева в течение 2–4 лет обитает на различных по температурным условиям участках ручьев и рек, скатываясь в море (или озера) после одной или нескольких зимовок (Атлас..., 2002). Соответственно, и ВЛТ у этих видов начинает снижаться в более позднем возрасте (Голованов, Валтонен, 2000; Spraas, 1960). Вместе с тем, разница ВЛТ у молоди и взрослых лососевых рыб сопоставима с таковой у изученных карповых и окуневых видов и составляет ~ 4–6°C.

Начало фазы стабилизации уровня ВЛТ по времени часто совпадает с моментом массового созревания особей данного вида. Так, например, у леща период массового созревания наступает в возрасте 7–9-и лет, у плотвы – 3–4-х лет, у окуня – 2–3-х лет (Атлас ..., 2002). Это свидетельствует о том, что с наступлением половозрелости уровень ВЛТ (по ХЛМ), остается практически неизменным.

Значения ОИТ отражают температурные условия, которые соответствуют температурным потребностям рыб в конкретный сезон года, в определённый период онтогенеза и при данном физиологическом состоянии организма. Значения верхние летальной температуры характеризуют диапазон, в котором возможно существование вида в разных частях ареала. Таким образом, окончательно избираемая температура отражает эколого-физиологический оптимум существования вида, а верхняя летальная температура – границу возможного обитания.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ КРИТЕРИИ ОБИТАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Среди перечисленных выше (гл. 1) температурных критериев жизнедеятельности рыб можно выделить группу основных. Это оптимальная температура роста и окончательно избираемая температура, характеризующие зону эколого-физиологического оптимума, а также верхняя летальная и верхняя сублетальная температура, которые определяют зону эколого-физиологического пессимума. Нижнюю сублетальную и летальную температуру можно не относить к основным критериям, поскольку в три сезона (зимой, весной и осенью) их значения у пресноводных рыб, по всей видимости, будут близки к нулю. И только в летний сезон при разных скоростях понижения температуры они будут несколько возрастать, попадая в диапазон от 1–2 до 10°C (Соколов, 1987; Лапкин и др., 1990).

Избираемая и избегаемая температура в большей степени характеризуют динамические характеристики поведения рыб в том случае, когда при наличии термоградиентных условий или нагрева воды, рыбы переходят из температуры акклимации в зону другой температуры. Избираемая температура характеризует переходной процесс в зону стабильного термоизбирания – зону ОИТ. Избегаемая температура характеризует зону неблагоприятную для жизнедеятельности. Такие характеристики как нижняя сублетальная и летальная температура, а также избегаемая температура представляют как практический, так и теоретический интерес, но они менее информативны для анализа состояний ЭФО и ЭФП рыб.

Температура акклимации и предлагаемая нами стандартная температура акклимации исключительно важны при определении экологических, поведенческих, физиологических, биохимических и др. критериев жизнедеятельности рыб. И действительно, значение оптимальной температуры роста, окончательно избираемой температуры, верхней летальной и сублетальной температуры зависит от термального прошлого рыб (Fry, 1947, 1971; Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013). Поэтому при оценке ВЛТ и верхней сублетальной температуры указание температуры акклимации, при которой содержались рыбы до начала опыта, обязательно. При оценке оптимальной температуры роста и ОИТ это тоже необходимо. Однако следует учитывать, что при контролируемом потреблении корма и прочих равных условиях значения

ОИТ у рыб не всегда зависит от предшествующей температуры акклимации. Исключение составляют продолжительные сезонные опыты по термоизбиранию у рыб, в которых не только температурная акклимация, но и другие экзогенные и эндогенные факторы могут влиять на уровень ОИТ (Свирский, Голованов, 1991, 1999; Голованов, 2013).

Группа других критериев – температура зимнего оцепенения (спячки), температура начала и завершения зимней спячки, температура нереста, оптимальная температура питания, температура прекращения и начала питания, а также сигнальная температура начала и окончания миграций – характеризует сезонные жизненные циклы пресноводных, а также морских видов рыб.

4.1. ТЕМПЕРАТУРА НЕРЕСТА И ЭМБРИОГЕНЕЗА У ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Рассмотрим на примере температуры нереста, каким образом могут быть использованы и интерпретированы данные, приводимые исследователями в публикациях о нерестовой температуре у рыб. Труды П.А. Дрягина (1949) и Л.К. Ильиной (1955) являются одними из наиболее фундаментальных работ отечественных авторов, посвященных половым циклам и нересту рыб. В них подробно рассмотрены особенности нереста многих видов пресноводных рыб. Тем не менее, даже в этих работах температура нереста – исходная точка всего последующего онтогенеза особи – обсуждается достаточно кратко. Принципиально важным П.А. Дрягин (1949) считает тот факт, что «для каждого вида рыб существует определенный температурный порог, ниже которого нерест не начинается и не происходит». Следует отметить, что при указании температуры нереста возможна противоречивость данных в силу неточности определения самого начала нереста, промера температуры в других местах, а не непосредственно во время начала нереста (например, в разное время суток). П.А. Дрягиным (1949) на основании собственных данных установлены следующие температурные пороги начала нереста для ряда видов рыб в оз. Ильмень (1936–1939 гг.). Они составили 4°C у снетка и щуки, 6–8°C у язя, ерша и окуня, 10°C у плотвы и синца, 12–13°C у леща, судака и вьюна, 15–16°C у уклейки, 16–17°C у густеры и 17–18°C у карася западного. Любое понижение температуры ниже указанной величины вызывало перерыв в нересте. По результатам работ других авторов П.А. Дрягин приводит следующие данные. Температурный порог начала нереста составил 17–19°C у черноспинки и волжской сельди, 18°C у сазана и карпа, 20°C у линя, 9–10°C у стерляди, 10°C у плотвы и воблы, 8–10°C у салаки. Следует отметить, что у

холодолюбивых видов рыб температурный порог, очевидно, лимитируется повышением температуры. Во всяком случае, И.Ф. Правдин указывал температуру не выше 4°C как нерестовый порог для сига Ладожского озера. Данный факт известен и у других видов – пеляди, сибирского сига, чира, муксуна, омуля и сибирской ряпушки. А для налима он еще ниже (Дрягин, 1949).

В работе «Зависимость выживания зародышей леща *Abramis brama* (L.) от температуры акклимации» П.Н. Резниченко и М.В. Гулидов (1978) приводят данные, характеризующие температурные показатели нереста леща (табл. 9).

Таблица 9. Температура воды (°C) на нерестилищах леща в период икрометания (по: Резниченко, Гулидов, 1978)

Водоем	Начало нереста	Массовый нерест	Конец нереста	Без фазы нереста	Автор
Сямозеро	13.0–15.0	15.5–19.0	–	–	Потапова, 1951
Оз. Ак-Ярви	13.0–16.0	–	–	–	Климова, 1951 ¹
Ондозеро	12.6–14.4 18.9–19.8	–	–	–	Александрова, 1951 ¹
Оз. Онежское	–	–	–	18.5	Александрова, 1962
Псковское оз.	10.0–15.0	–	13.5–22.5	–	Петров, 1947
Рыбинское в-ще	12.5	15–17.0	–	–	Захарова, 1956
	12.0–15.0	–	–	–	Еремеева, 1960
Пойма р. Волги, г. Куйбышев	11.6	13.0–16.0	–	–	Шапошникова, 1948
Куйбышевское в-ще	11.9–13.5	–	–	–	Чикова, 1963
	12.8–13.2	–	15.1	–	Махотин, 1964
	8.5–9.2	9.0–14.9	17.3	–	Булгакова, 1965
	12.0	13.0–15.0	–	–	Цыплаков, 1966
	10.8	–	19.0	–	Шаронов, 1968
	11.2	11.4–18.7	–	–	Попов, 1974
Камское в-ще	12–13.0	15.0–16.0	–	–	Усольцев, 1963
р. Волга, г. Чебоксары	8.5–11.5	–	–	–	Дрягин, Муратова, 1948
р. Волга, г. Саратов	–	–	–	12.0–17.0	Яковлева, 1956

Таблица 9. (окончание)

Водоем	Начало нереста	Массовый нерест	Конец нереста	Без фазы нереста	Автор
Дельта р. Волги	–	–	–	17.0–20.0	Терещенко, 1917
	–	–	–	10.0–20.0	Мейен, 1940
	13.2–15.8	–	–	–	Кононов, 1941
	17.0–20.0	20.1–25.5	–	–	Кузьмин и др., 1941
	–	9.6–19.2	–	–	Летичевский, 1947
	–	–	–	15.5–19.5	Коблицкая, 1957
р. Днепр, г. Кременчуг	12.5–16.5	13.5–17.7	–	–	Носаль, 1948 ⁵
Низовья р. Днепр	11.0–12.0	–	22.0–23.0	–	Владимиров и др., 1963 ³
Низовья и дельта р. Днепр	10.0–12.0	–	–	–	Великохатко, 1941 ²
	16.0–18.0	–	–	–	
Каховское в-ще	11.0–14.0	17.0–18.0	20.0–22.0	–	Владимиров и др., 1963
Низовья р. Дон	11.8–14.1	–	20.0	–	Сыроватский, 1940
Цимлянское в-ще	8.2–13.6	–	–	–	Доманевский, 1958
	11.5–13.8	13.4–18.0	–	–	Маркелова, 1971
Верховья р. Днестр	–	–	–	13.0–16.0	Опалатенко, 1968
Верховья р. Оби	–	–	–	13.0–15.0	Соловов, 1970 ²
Оз. Езерице, Белоруссия	–	–	–	15.0–18.0	Сокровина, Михайлова, 1968
Мингечаурское в-ще	–	–	20.5–24.0	–	Меликова, 1969
Фархадское в-ще	–	18.0–23.0	–	–	Максунов, 1954 ⁴
Усть-Куринское НВХ	–	–	–	13.0–15.4	Багирова, 1964
Аральское море	15.0	17.0–18.0	–	–	Морозова, 1952 ¹

Примечания: ¹ – указана температура первого и второго нереста; ² – в систему Верхней Оби лещ был вселен в 1957–1961 гг.; ³ – наблюдения за температурным режимом проводили до перекрытия р. Днепр Каховской плотиной (июнь 1955 г.); ⁴ – лещ водоемов системы Аральского и Каспийского морей отнесен к подвиду *Abramis brama orientalis* Berg; ⁵ – приведены колебания среднесуточных значений температуры в разные годы. Ссылки на авторов приведены частично ввиду отсутствия в большинстве случаев полного наименования работ.

По результатам исследований 35 авторов за более чем полувековой период с 1917 по 1974 гг. проанализирована температура нереста леща из 25 местообитаний в его ареале на территории России и стран СНГ. Как видно из таблицы, начало нереста у леща происходит в диапазоне температуры от 8.2–8.5°C в Цимлянском и Куйбышевском водохранилище до 19.8–20°C в Ондозере (второй нерест) и дельте Волги. То есть диапазон нерестовой температуры необычайно широк, что отражает, очевидно, большую протяженность ареала вида с юга на север. В то же время, в Куйбышевском водохранилище этот диапазон, по данным разных авторов, сравнительно узок, от 8.5 до 13.5°C. Повышения температуры нереста у производителей при продвижении с севера на юг, в принципе, не наблюдается, хотя в дельте Волги отмечены случаи нереста при достаточно высокой температуре. Массовый нерест происходит при температуре воды от 9.0–9.6°C в Куйбышевском водохранилище и дельте Волги до 23.0–25.5°C на юге в Фархадском водохранилище и дельте Волги, в основном, подтверждая температурные показатели начала нереста. Окончание нереста происходит, естественно, при более высокой температуре от 13°C в Псковском озере до 20–24°C в том же Псковском озере, Каховском водохранилище и низовьях Дона, а также в низовьях Днепра. Несмотря на географические и гидрологические различия водоемов северных, центральных и южных мест обитания, данные о температуре нереста леща, в основном совпадают.

Эта таблица – достаточно редкий, но не единичный, случай сводного представления данных о температурных реакциях рыб. Авторы дали общую картину нереста леща, приведя температуру начала нереста, массового нереста и его окончания. Некоторые материалы были представлены без указания фазы нереста, тем не менее, эти количественные данные не выходят за пределы установленных показателей температуры нереста рыб.

Не менее важны сведения о нерестовой температуре у различных видов рыб, обитающих в определенном регионе. В качестве примера приведем температурные характеристики нереста и эмбриогенеза 24 видов рыб, обитающих в регионе Верхней Волги. Данные для 12 видов взяты непосредственно по результатам наблюдений в Рыбинском водохранилище, при этом использованы материалы 22 авторов научных публикаций. Несмотря на неполноту представления данных, можно сделать следующие выводы. Главной точкой отсчета, началом формирования температурного образа жизни рыб можно считать временной интервал, который включает миграцию на нерестилище, непосредственно нерест и откладку икры, процесс эмбриогенеза и выклев, а также момент перехода на внешнее питание. Результаты по

оптимальные температуры эмбриогенеза рыб приведены в сравнительном плане с оптимальными нерестовыми температурами (табл. 10).

Таблица 10. Температурные характеристики нереста и эмбриогенеза рыб Рыбинского водохранилища

Вид	Нерест, °С			Эмбриогенез, °С			Источ- ник
	Границы		Оптимум	Оптимум	Границы		
	нижняя	верхняя			нижняя	верхняя	
Ряпушка	2-5	–	5-7.5	1-7.5	–	7.5-12	1, 2
Пелядь	–	–	–	3-8	–	–	3
Корюшка*	1	12	5-12	3.5-13	–	13-15	2, 4
Щука*	4	16	7.5-14	7-15	3-7	15-24	2, 5-7
Синец*	10-11	–	10.5-17	–	5-10	–	5, 7
Лещ*	11	20	13-20	10-20	6-10	20-24	5, 7-11
Уклейка	14	28	17-23	21-26	13-21	26-30	2
Жерех	–	–	9-17	–	–	–	2
Густера*	14	22	16.5-22	>14	6-11	–	2, 5-7
Карась золотой	19-20	–	20-23	19-21	–	–	5
Карась серебряный	–	–	14-22.5	17-22	–	–	8
Подуст	–	–	8-16	–	–	–	2
Сазан	14-20	–	15.5-22	16-23	13-16	23-30	2, 8
Голавль	–	–	18-20	16-24	–	24-30	2
Язь*	4	13.5	5-14	10-17	4-10	17-22	2,5,7,12
Елец	5-13	–	5.5-15	–	–	–	2, 8
Чехонь	17	22	19	–	–	–	13
Плотва*	8	17	10-20	11-22	5-11	22-26	2,5,7,8, 14,15
Линь*	14	27.5	16-25.5	18-24	15-18	24-31	2, 5, 8
Сом	18	25	20-25	21-25	–	–	16
Налим*	0	2	0-2	0.3-1.0	–	1.5-5.5	2,5,17, 18
Ерш*	7	20	7-14	10-20	7-10	20-25	2,19,20
Окунь*	5	17	-17	12-18	8-12	18-28	2,5,7,14
Судак*	9.5	19	10-17	15-20	6-15	20-26	2,6,12, 21, 22

Примечание: * – данные получены в Рыбинском водохранилище, остальные – в других водоемах; “—” данные отсутствуют. Источники: 1 – Никольский, 1971; 2 – Alabaster, Lloyd, 1980; 3 – Игнатъева, 1979; 4 – Иванова, 1982; 5 – Захарова, 1955; 6 – Володин, 1960н; 7 – Стрельникова и др., 1997; 8 – Herzig, Winkler, 1985; 9 – Резниченко, Гулидов, 1978; 10 – Оруджев, 1975; 11 – Володин, 1960б; 12 – Wieser, 1991; 13 – Резниченко, 1982; 14 – Kokurewicz, 1969; 15 – Гулидов, Попова, 1979; 16 – Белый; 17 – Володин, 1960а; 18 – Европейцева, 1947; 19 – Княшко, 1982; 20 – Володин, Княшко, 1982; 21 – Мунтян, 1967; 22 – Мунтян, Резниченко, 1967.

Большинству видов рыб для успешного нереста необходима температура в диапазоне от 4 до 25°C. Такая температура часто бывает на мелководьях, в притоках и в прибрежье Рыбинского водохранилища в весенне-летний период. Исключение составляет лишь такой холодолюбивый вид, как налим, размножающийся в зимнее время.

У самых теплолюбивых видов рыб – сома, сазана (карпа), серебряного и золотого карасей, а также весьма теплолюбивых уклейки, густеры и линя – нижние границы температуры начала нереста несколько выше, чем у остальных карповых, окуневых и других. Эти виды имеют и более высокую оптимальную температуру нереста. Три вида окуневых – ерш, окунь и судак начинают нерест при более низкой температуре (от 5 до 9,5°C). Обращает на себя внимание низкий температурный порог начала нереста у язя 4°C. Несмотря на различия в географическом расположении оз. Ильмень (данные П.А. Дрягина) и Рыбинского водохранилища, температурные значения начала нереста у таких видов, как щука, язь, ерш, окунь, плотва, синец, лещ, судак, уклейка, густера и караси, сравнительно близки.

Оптимальное развитие эмбрионов основных промысловых видов рыб (леща, плотвы, синца, судака, щуки) происходит при значениях температуры, равных нерестовым, а чаще – несколько превышающих их (Лапкин и др., 1981; Alabaster, Lloyd, 1982; Wieser, 1991). В последнем случае это отрезок температурной шкалы жизнедеятельности от 10 до 20°C. Любое похолодание в течение нескольких дней, что случается довольно часто, увеличивает длительность нереста на 1–2 недели, приводя к ухудшению условий нереста и эмбриогенеза. В случае достижения определенных пороговых значений температуры наблюдается прекращение нереста (с последующей резорбцией икры у производителей) или гибель личинок, а также появление массовых уродств у развивающихся эмбрионов. Практически все основные виды промысловых рыб, за исключением щуки, более устойчивой в эмбриональном периоде к резкому охлаждению воды (Володин, 1960в), болезненно реагируют на температуру ниже 10°C. В онтогенезе рыб эмбриональный период – единственный, в течение которого низкая сублетальная температура способна привести к значительному сокращению численности нового поколения.

Таблицы подобного рода приводятся в самых разных публикациях – диссертациях, отдельных книгах и сводных отчетах. Одна из наиболее обширных сводок – работа Дж. Алабастера и Р. Ллойда (1984). Авторы приводят наиболее типичные значения диапазона температуры нереста у 45-и различных видов рыб, обитающих, в основном, на территории стран западной и восточной Европы, включая Россию. Подбор сопоставимых данных для таких сводок сопряжен с определенными трудностями,

однако они дают достоверную научную информацию о том или ином температурном критерии жизнедеятельности рыб, в частности температуре нереста.

4.2. ОПТИМАЛЬНАЯ ТЕМПЕРАТУРА РОСТА РЫБ

Одним из основных температурных критериев жизнедеятельности признана оптимальная температура роста рыб. Влияние температуры на рост 32-х пресноводных и морских видов рыб проанализировано А.А. Яржомбеком (2011). При этом представлены не только данные об оптимальной температуре роста, но и о минимальной температуре роста, а также возможной температуре, при которой рост может прекращаться (табл. 11). Кроме вида рыб, приведены размер (длина тела), масса или их возраст, в зависимости от исходной информации. Несмотря на необходимость уточнения ряда сведений таблица, в которой приведены данные 25 исследователей, весьма информативна.

Таблица 11. Влияние температуры на рост пресноводных и морских видов рыб
(по: Яржомбек, 2011)

Вид, размер, масса, возраст	Температура, °С			Источник
	Минимум	Оптимум	Прекращение роста	
Горбуша, 0+, море	–	15.5	–	Маркевич Н.
Кета, 0+, река	Около 0	17.5	24	Wetherley, Gill, 1995
Кета, 0+, море	–	13	–	Бретт, 1983
Нерка, 0+, река	Около 0	15	24	Brett et al., 1969
Кижуч, 1+, река	–	17	24	Wetherley, Gill, 1995
Семга, 1+, река	Около 1	Выше 13	–	Лейзерович, 1980
Форель, 8-16 суток	–	12	–	Дахир Хабиб, 1986
Форель, 16-19 суток	–	14	–	Дахир Хабиб, 1986
Форель, мальки	–	16	–	Дахир Хабиб, 1986
Форель, «бройлеры»	–	17-19	–	Купинский и др., 1983
Белуга, 0.13-0.4 г	11	19	23	Гершанович и др., 1987
Белуга, 1-7 г	12	22	24	--
Шип, 0.04-0.12 г	12	22	26	--
Шип, 0.9-1.7 г	12	25	28	--
Северюга, 0.06-1 г	18	24	28	--
Северюга, 0.3-0.8 г	20	26	30	--
Стерлядь, 0.02-500 г	14	20	25	--
Осетр, 0.06-0.11 г	14	22	26	--
Осетр, 0.1-0.7 г	18	26	28	--
Веслонос, 1-3.6 г	14	23	28	--

Вид, размер, масса, возраст	Температура, °С			Источник
	Минимум	Оптимум	Прекращение роста	
Гольян, 0.1-5 г	–	25	–	Wetherley, Gill, 1984
Плотва, молодь	–	22.1	–	Cerny, 1980
Плотва крупная	10	20-25	–	Karas, Neuman, 1981
Карп, 0.05-2 г	–	30-34	Выше 35	Капитонова, 1979
Карп, 10-30 сут	6*	28-32	Выше 35	Галкина, Захаров, 1979
Белый толстолобик, 0.07-14 г	14.5*	26	–	Фернандес, 1991; Королькова, 1994
Пестрый толстолобик	14.5*	26	–	Королькова, 1994
Роху, личинки	–	27-30.2*	–	Ghosh et al., 2004
Гуппи	–	28*	–	Комфорт, 1967
Моллинезия парусная	–	25*	–	Farr, Travis, 1989
Щука	2.8	20*	–	Пупырникова, 1953
Речной окунь	9	20-25	–	Karas, Neuman, 1981
Калкан, личинки, 3.5-14 сут	–	20*	–	Спекторова, 1975
Язык-солеа, личинки	2	25*	–	Van der Veer, 2001
Язык-солеа, взрослый	6	18*	–	--
Летний паралихт, мальки	–	23-24*	–	--
Южный паралихт, мальки	–	25*	–	--

Примечание: * – данные по мнению А.А. Яржомбека нуждаются в уточнении; отдельные результаты приведены в интерпретации А.А. Яржомбека (из графиков и сопутствующей информации в работах авторов); “–” данные отсутствуют; (– –) – то же самое.

Существуют данные не только о пресноводных видах, но и о некоторых морских, в основном таких группах как лососевые, осетровые, карповые и др. Обращает на себя внимание тот факт, что минимальная температура роста осетровых видов в раннем онтогенезе располагается в диапазоне от 11°C у белуги до 20°C у севрюги. Примерно в том же диапазоне находится и температура минимального роста плотвы, карпа, белого и пестрого толстолобиков в начале онтогенеза. Тем самым косвенно подтверждается ранее высказанное предположение о том, что продуктивный рост многих теплолюбивых карповых и окуневых видов, а также щуки начинается по достижении определенного уровня температуры в 14°C, или несколько ниже (Голованов, 2013). Вероятно, это правило справедливо также и для осетровых видов, температурный

оптимум развития у которых несколько ниже в сравнении с большинством карповых видов. На примере форели и ряда представителей осетровых (шип, севрюга и осетр) в самом начале онтогенеза показано, что даже небольшое увеличение массы тела или времени развития приводит к увеличению оптимальной температуры развития. Для радужной форели такое увеличение оптимальной температуры в процессе развития от эмбрионального периода к мальковому периоду было показано ранее (Голованов, Валтонен, 2000). Прекращение роста у лососевых видов отмечено после достижения температуры в 24°C, в раннем онтогенезе у осетровых – при 23–30°C, а у одного из самых теплолюбивых видов карповых – сазана (карпа) рост не прекращается вплоть до достижения температуры 35°C.

У различных видов морских рыб (камбал, анчоуса и других) оптимальная температура роста находится в диапазоне от 18 до 28°C, и сопоставима с аналогичными значениями для пресноводных рыб. Только у молоди трески массой от 5 до 50 г температурный оптимум роста меньше 15.0°C и несколько понижается в процессе развития особей. Аналогичные значения оптимума роста, от 12 до 19°C, наблюдаются также и у 6-и видов лососевых видов. Эти значения по крайней мере на 10°C ниже соответствующих для большинства карповых, окуневых, осетровых и шуковых видов рыб.

4.3. ВЕРХНЯЯ И НИЖНЯЯ ЛЕТАЛЬНАЯ ТЕМПЕРАТУРА У РЫБ

Одним из наиболее важных температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб является верхняя летальная температура. В качестве примера приведем выборочные данные из работы Дж. Алабастера и Р. Ллойда (1984), в которой они анализируют дискомфортные и летальные значения температуры у лососевых и сиговых видов рыб (табл. 12). Авторы справедливо указали на то, что при оценке температурных границ жизнедеятельности следует четко различать показатели ВЛТ у молоди и взрослых рыб, а также учитывать сезон года, в который проводятся эксперименты. Таблица в целом не лишена недостатков. Так, практически не указан возраст, размер и масса тела рыб, а иногда и время эксперимента проведения. Такой важный параметр, как температура акклимации, для одного из видов сиговых приведен весьма ориентировочно (Шкорбатов, 1963). Время акклимации к той или иной температуре, как правило, отсутствует. Дискомфортные температуры, при которой рыбы начинают проявлять признаки повышенной активности, их поведение меняется или наблюдаются

признаки физиологических нарушений под влиянием возрастающей температуры, для видов, приведенных в табл. 9, отсутствуют.

Таблица 12. Значения летальной температуры для форелей и сегов
(по Алабастер, Ллойд, 1984)

Вид, место-обитание	Сезон, месяц	ТА, °С	ВА, ч	Приращение т-ры, °С/ч	ЛТ, °С	Источник
<i>Salmo trutta</i> , Англия		6		Постоянная	23.2*	Alabaster, Downing, 1966
		15		--	25.0*	--
		20		--	26.7*	--
		6		--	24.3*	Bishai, 1960
		15		--	25.9*	--
		20		--	26.7*	--
		6		--	22.7*	Anon, 1951
		15		--	25.9*	--
		25		--	27.2*	--
<i>Salmo gairdneri</i>		12		--	24.9*	Charlon,
		16		--	25.4+	Barbier,
		20		--	25.8*	Bonnet, 1970
		24		--	26.3*	
<i>Coregonus nasus</i> , Ленинград, пруды	В	2-3	14	10	22.8	Черникова, 1964
	В	14	14	10	26.6	--
	Л	12-14	14	10	29.1-29.5	--
	О	6-9,5	14	10	26.7-27.0	--
<i>Coregonus lavaretus marenoides</i> , Харьков	май	Окр. среда, ≤ 30			28.5	Шкорбатов, 1963
	июль	--			30.3	--
	сентябрь	--			29.2	--
	октябрь	--			28.0	--

Примечание: сезон года – зима (З), весна (В), лето (Л) и осень (О); ТА – температура акклимации, ВА – время акклимации, ЛТ – летальная температура; * – продолжительность опыта 16 ч. 40 мин; (–) – то же самое.

Со ссылкой на многих славянских авторов делается вывод о том, что под летальной температурой подразумевается та, при которой гибнет 50% особей в пробе при устойчивом повышении температуры на 3–10°С/час. При этом увеличение температуры акклимации на 3°С обычно повышает летальную температуру до критического значения, выше которого акклимация невозможна. Эту температуру и называют критическим термическим максимумом. То есть определение КТМ в данном случае не совсем точное, тем не менее, сравнение данных позволяет их использовать и сделать некоторые предположения.

Так, при увеличении температуры акклимации кумжи с 6 до 25°C значения так называемого КТМ возросли совсем немного, с 22.7–24.3°C до 27.2°C. Данные трех исследователей практически совпадают или близки при одинаковой температуре акклимации. Так же слабо увеличиваются и значения ВЛТ у радужной форели при изменении температуры акклимации от 16 до 24°C. Сезонные изменения КТМ в период с весны по осень у обоих видов сегов незначительны (Черникова, 1964). Таким образом, даже такие, казалось бы разрозненные, но выполненные либо одним автором, либо несколькими авторами исследования по ВЛТ на одном и том же виде, или в разные сезоны года при разных температурах акклимации, могут содержать довольно ценную информацию.

Дж. Алабастер и Р. Ллойд (1984) приводят также аналогичные данные по дискомфортным и летальным значениям температуры для многих карповых и окуневых видов рыб. Несмотря на их разрозненность, отчетливо просматривается тенденция к более высокому уровню верхней летальной температуры (от 37 до 41°C) у самых теплолюбивых видов карповых рыб – карпа, золотого карася, линя и уклеи. Отмечены более низкие значения ВЛТ у окуня, судака, ерша и многих других карповых видов, а также щуки (от 30 до 37°C).

Увеличение числа показателей, сопутствующих данным, характеризующим температурные критерии жизнедеятельности рыб, приводит к тому, что ценность информации многократно возрастает. Так, может быть описан тот или иной температурный показатель всего у одного вида, но добавлена информация о нескольких вариантах исходной температуры акклимации, времени содержания, возрасте, массе и длине тела рыб, сезоне года или месяце проведения эксперимента, физиолого-биохимическом статусе рыб.

Еще больше возрастает ценность информации в том случае, когда рассматривается несколько видов рыб, теплолюбивые и холодолюбивые виды совместно, много разных видов из одного и того же региона или, наконец, из одной и той же систематической группы. Особый интерес представляет сравнение данных, которые характеризуют те близкородственные виды, которые обитают, например, в Европе и России с одной стороны, и в США и Канаде – с другой.

Пример такого полноценного анализа представлен в табл. 13, где К. Хокансон (Hokanson, 1977) рассматривает верхнюю летальную температуру у 6 видов близкородственных окуневых видов, обитающих на двух континентах – в Европе и Америке.

Таблица 13. Верхняя летальная температура (°C) у разных видов окуневых рыб
(по: Hokanson, 1977)

Виды	ТА, °C	Возраст; длина тела, см; масса, г	Сезон	ВЛТ, °C темпер. скачок	КТМ, °C
Желтый судак, <i>Sander vitreum vitreum</i>	25.8 (2 нед.)	М, 11.5 см	О	31.6 ¹ (96)	
Песчаный судак, <i>Sander canadense</i>	25.8 (2 нед.)	М, 11.9 см	О	30.4 ¹ (96)	
Желтый окунь, <i>Perca flavescens</i>	23-25 (водосм)	В, 12.5 см	Л	30.9 ² (12)	
	22-24 (водосм)	М, В, 2.9-50 г	Л	29.2 ¹ (12)	
	25 (4 сут)	–	Л	32.3 ⁴ (13)	
	25 (20 сут)	М, 6-24 г	З	29.7 ⁵ (83)	33.4 ⁵ (1)
	28, 1°C/ч до ТА	М, 0.5 г	О	–	
Обыкновенный окунь, <i>Perca fluviatilis</i>	25 (25 сут)	М, 8.4 см	Л	31.4 ⁷ (16.7)	
	30	М, 2 года	–	33.5 ⁸ (24)	
	27.3 (водосм)	М	О	32.9 ⁹ (≤100)	35.9 ⁹ (6)
	30, (7 сут)	М, 0.9-2.2 г	О	–	35.9 ¹⁰ (4)
Обыкновенный ерш, <i>Gymnocephalus cernuus</i>	20, (11 сут)	М, 8.6 см	О	30.4 ⁷ (16.7)	–
	24.1-25.7 (водосм)	М, 2.8-6.2 см	Л	–	34.5 ⁹ (6-7.2)
Обыкновенный судак, <i>Sander lucioperca</i>	25.6 (водосм)	М, 3.6-9.3 см	О	34.3 ⁹ (16.7)	37.0 ⁹ (6-7.2)
	30.0 0.5°C/ч до ТА	М, 1 год	З	35.0 ⁸ (24)	–

Примечание: возраст рыб: В – взрослые, М – сеголетки; сезон года: О – осень, З – зима, В – весна, Л – лето; в скобках за значением ВЛТ – время его достижения методом температурного скачка (эффективное время); в скобках за значением КТМ – скорость нагрева, °C/ч; “–” данные отсутствуют. Ссылки на авторов справа у цифры значения ВЛТ и КТМ: 1 – Smith, Koenst, 1975; 2 – Brett, 1944; 3 – Black, 1953; 4 – Hart, 1952; 5 – Hart, 1947; 6 – McCormick, 1976; 7 – Alabaster, Downing, 1966; 8 – Willemsen, персональное сообщение; 9 – Horoszewicz, 1973; 10 – Wcatherley, 1963.

В таблице приведены данные по ВЛТ у рыб двух групп: первая представлена 3-мя канадскими и американскими видами (желтый и

песчаный судак, а также желтый окунь), вторая – европейскими видами окуневых (обыкновенный судак, обыкновенный окунь и обыкновенный ерш). Важно, что значения ВЛТ были получены двумя разными методами: методом температурного скачка (Ф. Фрая), где они рассчитаны по гибели 50% особей, и методом КТМ при сравнительно невысоких скоростях нагрева от 1 до 7.2°C/ч. Необходимо отметить достаточно высокую температуру акклимации (характерную для водоемов США) 22–27.3°C в естественных водоемах и 25–30°C в лабораторных условиях с постепенной переакклимацией. Такие значения температуры предварительного содержания рыб непривычно высоки для окуневых, обитающих в пресных водоемах России, они могут наблюдаться только в южных регионах страны. В таблице приведены данные о возрасте рыб (в основном исследована молодь рыб первого года жизни), а также информация о сезоне. В то же время высокая температура акклимации в приведенных экспериментах могла снивелировать влияние сезона.

Обращает на себя внимание тот факт, что значение летальной температуры, полученное при постепенном нагреве методом КТМ, всегда было на 3–4°C выше, чем полученное методом температурного скачка. Это справедливо для желтого и обыкновенного окуня, а также обыкновенного судака. У сеголетков обыкновенного окуня значение КТМ при скорости нагрева 8–10°C/ч и температуре акклимации 20°C составило 33.2°C (Голованов, 2013), что сравнимо с данными К. Хокансона – КТМ равен 35.9°C при температуре акклимации 27–30°C. В то же время КТМ у желтого окуня при температуре акклимации 25°C и скорости нагрева 1°C/ч равен 33.4°C, что совпадает с нашими данными по КТМ у обыкновенного окуня. Таким образом, сравнение данных, полученных разными методами, далеко не всегда позволяет получить идентичные результаты.

Значения верхней летальной температуры, оцениваемые методом температурного скачка, у американских и европейских видов окуневых укладываются в диапазон температуры от 29.2°C у желтого судака до 35°C у судака обыкновенного, и сравнительно близки по величине. Значения же КТМ у 4-х исследованных видов при невысокой скорости нагрева, как уже указывалось, сдвинуты к верхней границе данного интервала, а у обыкновенного судака (37.0°C) даже превосходят их. Даже с учетом некоторых недостатков приведенная таблица К. Хокансона (Hokanson, 1977) весьма информативна и показательна, поскольку аналогичных данных, характеризующих виды одной систематической группы, сравнительно немного.

Принято считать, что нижней температурной границей жизнедеятельности пресноводных рыб является температура, приближающаяся к 0°C. В действительности это не так. В разные сезоны,

особенно в летний, термоустойчивость рыб в диапазоне низких значений температуры несколько повышается. Ввиду малого количества экспериментальных данных, характеризующих НЛТ и нижнюю сублетальную температуру у пресноводных рыб России, приведем лишь результаты оригинальной работы В.А. Соколова (1987), в которой рассмотрены возрастные изменения нижней летальной температуры леща Рыбинского водохранилища при нескольких скоростях охлаждения воды в разные сезоны года (летом, осенью и зимой). Возрастной интервал исследуемых рыб был достаточно широк, от нескольких суток после вылупления до 13 лет. Перед экспериментом всех рыб акклиматизировали к температуре воды 20°C в течение 5–10 суток.

Было показано, что в летний сезон года при скорости понижения температуры воды 5°C/ч, начиная со стадии свободного эмбриона вплоть до малькового периода развития значение НЛТ постепенно снижалось с 8.2 до 4.1°C. В возрасте 4–5 лет значение НЛТ несколько повышалось до 5.6°C, в дальнейшем – стабилизировалось приблизительно на этом уровне. При скорости понижения температуры воды 10°C/ч значение НЛТ несколько возрастает: у мальков с 4.1 до 5°C, у половозрелых особей – с 5.6 до 8°C. В условиях естественного водоема (Рыбинском водохранилище) скорость охлаждения воды осенью неравномерна и составляет от 1.5 до 0.3°C/сут (Бугорин и др., 1982). Поэтому, скорость охлаждения 5 и 10°C/ч, естественно, не отражает ситуацию, с которой молодь и половозрелые особи леща сталкиваются в осенний период года. В том случае, когда скорость понижения температуры воды в опытах В.А. Соколова существенно снижалась и варьировала от 1 до 0.25°C/сут, значения НЛТ были намного ниже: $0.8 \pm 0.6^\circ\text{C}$ для мальков и $2.9 \pm 0.9^\circ\text{C}$ для половозрелых особей. Очевидно, что данные по НЛТ, полученные в опытах с меньшей скоростью охлаждения воды, отражают реальную температурную границу жизнедеятельности леща в летний сезон года и, возможно, в начальный период осени.

В.А. Соколов отмечает, что в осенне-зимний сезон ход кривой НЛТ у разновозрастных особей леща в процессе снижения температуры воды со скоростью ~5°C/ч и несколько большей существенно изменяется. В октябре 5-месячные мальки в течение длительного времени выживали при температуре ~0.1°C (срок наблюдения составлял 6 сут). У половозрелых особей значение НЛТ составило ~2°C. Дальнейшие изменения значений НЛТ наблюдались уже в ноябре. При температуре воды ~0.1°C выживали уже не только сеголетки, но и 2–3-летки, а значение НЛТ для половозрелых особей снизилось до 0.6–0.8°C. Наконец, в зимний сезон (в декабре-феврале), независимо от скорости снижения температуры воды, 5°C/ч или 1°C/сут, практически все возрастные группы рыб выживали при нулевой температуре. Очевидно,

что только использование различных скоростей охлаждения в широком диапазоне от 1°C/сут, когда рыбы успевают переакклиматизироваться к меняющимся условиям среды, до 5–10°C/ч и выше, когда акклимационные процессы еще возможны, позволит выяснить полную картину нижней температурной границы жизнедеятельности данного вида, а также других видов пресноводных рыб.

Полученные В.А. Соколовым (1987) данные, несомненно, уникальны в первую очередь потому, что показывают зависимость НЛТ для конкретного пресноводного вида не только в различные сезоны года, не только в процессе всего онтогенеза, но еще и при разном уровне теплового (в данном случае – охлаждение) воздействия.

Приведем также данные Т. Бейтингера с соавторами (Beitinger et al., 2000), характеризующие значения нижней летальной температуры у некоторых пресноводных рыб Северной Америки с использованием показателя критического термического минимума – КТМин (табл. 14). Данный критерий характеризует сублетальную температуру, определяемую по перевороту каждой особи вверх брюшком или на бок с потерей локомоторной способности. Значение НЛТ, определяемой по прекращению движения жаберных крышек, всегда несколько ниже показателя КТМин. В таблице приведены данные не только для таких распространенных на территории Северной Америки видов как солнечный и большеротый черный окуни (сем. Центрарховые), пятнистый нотропис, тупоносый и черный толстоголовы (сем. Карповые), невадский и изменчивый карпозубики (сем. Карпозубые), канальный сомик (сем. Кошачьи сомы) и радужная форель (сем. Лососевые), но и представителей ряда других семейств. Среди них красная пузатая пиранья (сем. Харациновые), черно-подбородочная тилapia (сем. Цихлиды), и 3 вида пецилопсисов (сем. Пецилиевые или Гамбузиевые).

В семействе центрарховые рост температуры акклимации (ТА) с 15–20 до 30°C у обоих видов – солнечного и большерото черного окуней, приводит и к существенному росту значений КТМин, с 1.7 до 12.1°C и с 3.2 до 10.7°C соответственно. Аналогичное явление отмечено и у представителей карпозубовых. Рост ТА с 15 до 35°C у невадского, а также с 21 до 38°C у изменчивого карпозубиков приводит к соответствующему увеличению и значений КТМин с 0.6 до 3.9°C и с 6.9 до 11.3°C соответственно. Сравнительно небольшое увеличение КТМин у невадского карпозубика может быть объяснено низкой скоростью охлаждения температуры воды, всего 2°C/ч. Это свидетельствует о высокой степени эвритермности данного вида и его возможности постепенной адаптации к сравнительно низкой температуре. Значения КТМин у 3-х видов карповых рыб, пятнистого нотрописа, тупоносого и черного толстоголовов (пимефалесов), а также кошачьего сомика при ТА

Табл. 14. Нижняя летальная температура (критический термический минимум, °C) некоторых видов рыб Северной Америки (по: Beitinger et al., 2000).

Вид, семейство	ТА, °C	ΔТ, °C/ч	КТМин	Ссылка
Centrarchidae, <i>Lepomis gibbosus</i> , солнечный окунь <i>Micropterus salmoides salmoides</i> , большеротый (черный) окунь	15	18	1.7	Becker et al., 1977
	20	18	4.1	--
	30	18	12.1	--
	20	18	3.2	Currie et al., 1998
	30	18	10.7	--
Characidae, <i>Pygocentrus nateri</i> , красная пузатая пиранья	10	9	10.0	Bennet et al., 1997
	20.5	9	12.1	--
	30	9	16.3	--
Cichlidae, <i>Tilapia melanotheron</i> черно-подбородочная тилapia	21	1	9.7	Jennings, 1991
Cyprinidae, <i>Notropis spilopterus</i> , пятнистый нотропис <i>Pimephales notatus</i> , тупоносый толстоголов <i>Pimephales promelas</i> , черный толстоголов	22	30	4.5	Hockett, Munduh, 1988
	22	30	6.4	--
	22.5	18	5.9	Heath et al., 1994
Cyprinodontidae, <i>Cyprinodon nevadensis</i> , невадский карпозубик <i>Cyprinodon variegatus</i> , изменчивый карпозубик	15	2	0.6	Feldmuth et al., 1974
	25	2	2.2	--
	35	2	3.9	--
	21	6	6.9	Bennett, Beitinger, 1997
	38	6	11.3	--
Ictaluridae, <i>Ictalurus punctatus</i> , канальный сомик	20	18	2.7	Currie et al., 1998
	31	18	9.8	--
Poeciliidae, <i>Poeciliopsis lucida</i> , чистоплавниковый пецилопис <i>Poeciliopsis monacha</i> , верховой пецилопис <i>Poeciliopsis occidentalis</i> , речной пецилопис	25	0.2	6.4	Bulger, Schultz, 1979
	25	0.2	6.8	--
	25	0.2	4.8	Bulger, Schultz, 1982
Salmonidae, <i>Oncorhynchus mykiss</i> , радужная форель	10	18		Becker et al., 1977
	20	18	2.1	--
	10	18	≤0	Currie et al., 1998
	20	18	2.0	--

от 22 до 31°C оказались сходными с ранее полученными для видов из центрарховых и карпозубовых – от 4.5 до 9.8°C. Таким образом, общий диапазон значений критического термического минимума для представителей всех 4-х семейств укладывался в интервал с 0.6 до 12.1°C, закономерно повышаясь с ростом ТА. Только у радужной форели, сравнительно холодолюбивого вида, повышение ТА с 10 до 20°C незначительно увеличивало КТМин с ~0°C до 2°C.

В сравнении с теплолюбивыми центрарховыми, карповыми, карпозубыми видами и кошачьими сомами, тропические виды – красная пузатая пиранья, черно-подбородочная тилapia и 3 вида пецилописов при температуре акклимации от 20 до 30°C не сильно от них отличались, показав значения КТМин на уровне 10.0–16.3, 9.7 и 4.8–6.4°C соответственно. Возможно, этому способствовала сравнительно низкая скорость охлаждения воды у цихлид и пецилиевых видов рыб. Только у представителя семейства харациновых, красной пузатой пираньи, обнаружено более высокое значение КТМин, при средней скорости охлаждения воды. В целом для всех видов при всех скоростях охлаждения диапазон нижней сублетальной температуры располагался в интервале от 0 до 10–12°C. К сожалению, информация о НЛТ и НСЛТ для отечественных видов пресноводных рыб в настоящее время практически отсутствует.

О нижней температурной границе термоустойчивости рыб, о которой судят по значениям НЛТ, полученной методом хроническом летального минимума (ХЛМин), известно еще меньше (табл. 15). В таблице Т. Бейтингера с соавторами (Beitinger et al., 2000) выборочно приведены немногочисленные данные по ХЛМин у некоторых видов рыб при максимально низкой скорости снижения температуры окружающей среды, равной 1°C/сут или ~0.04°C/ч. Экспериментальные данные получены только для двух видов – представителей семейств Центрарховые и Клариевые, большеротого черного окуня и лягушкового клариевого сома. Большинство сведений касаются аквариумных видов из семейств Цихлидовых и Пецилиевых. В оригинальной работе Гюеста (Guest, 1985) сравниваются значения НЛМин большеротого окуня в начале онтогенеза (масса 0.04 г) и взрослых особей (масса 725 г) в летний сезон года. В процессе онтогенеза у рыб, акклимированных к температуре воды 10°C, значение ХЛМин возрастает с 1.3 до 3.0°C. В то же время, зимой у взрослых особей наблюдается закономерное снижение этого показателя до значений, меньше 1°C.

Все остальные виды, как аквариумные, так и клариевый сом, в случае акклимации к достаточно высокой температуре воды 21–29°C, показывают весьма высокие значения ХЛМин в диапазоне температуры от 6.2°C у голубой тилпии до 12.9°C у глазчатого астронотуса (табл. 15).

Таблица 15. Нижняя летальная температура (хронический летальный минимум, ХЛМин, °С) у некоторых видов рыб Северной Америки (по: Beitinger et al., 2000).

Семейство, вид	ТА, °С	ΔТ, °С/сут	ХЛМин, °С	Ссылка
Centrarchidae, <i>Micropterus salmoides salmoides</i> , большеротый (черный) окунь	10 (0.04 г) Л	1	1.3	Guest, 1985
	10 (725 г) Л	1	3.0	--
	10 (682 г) З	1	≤1.0	--
Cichlidae, <i>Astronotus ocellatus</i> , глазчатый астронотус <i>Cichlasoma bimaculatum</i> , двухпятнистая цихлазома <i>Hemichromis bimaculatus</i> , хромис-красавец <i>Oreochromis aureus</i> , голубая тилapia <i>Tilapia melanotheron</i> , черно-подбородочная тилapia <i>Tilapia mossambica</i> , мозамбикская тилapia	28	1	12.9	Shafland, Pestrak, 1982
	21	1	8.9	--
	21	1	9.5	--
	28	1	6.2	--
	25	1	10.3	--
	28	1	9.5	--
Clariidae, <i>Clarias batracus</i> , лягушковый клариевый сом	29	1	9.8	--
Poeciliidae, <i>Belonesox belizanus</i> , щучка-белонесокс	24	1	9.7	--

Примечание: ТА – температура акклимации, °С, в этой же графе указан сезон: Л – лето, З – зима и в скобках масса тела рыб, г; ΔТ – скорость охлаждения, °С/сут; ХЛМин, °С – хронический летальный минимум, летальный исход; (-) – то же самое.

Несомненно, что исследование нижней температурной границы существования разных видов рыб умеренных и тропических широт, как теплолюбивых так и холодолюбивых – прояснит многие аспекты температурных адаптаций пойкилотермных животных, включая и такое явление, как зимнее и летнее оцепенение (спячку).

Совсем мало информации представлено Т. Бейтингером и соавторами (Beitinger et al., 2000) и о верхней температурной границе жизнедеятельности пресноводных рыб, выборочно представленной нами в табл. 16.

Таблица 16. Верхняя летальная температура (хронический летальный максимум, ХЛМ, °C) у некоторых видов рыб Северной Америки (по: Beittinger et al., 2000).

Семейство, вид	ТА, °C	ΔТ, °C/сут	ХЛМ, °C	Ссылка
Centrarchidae, <i>Micropterus salmoides</i>	30 (0.5 г)	1	39.8	Guest, 1985
<i>salmoides</i> , большеротый (черный) окунь	30 (5.6 г)	1	38.9	--
	30 (218 г)	1	39.1	--
	3	1	37.3	Fields et al., 1987
<i>Lepomis macrochirus</i> , синезаберный солнечник	21.5	2	35.5	Hickman, Dewey, 1973
Cyprinidae, <i>Notropis pilsbryi</i> , темнополосый нотропис	21.5	2	32.3	--
Salmonidae, <i>Oncorhynchus mykiss</i> , радужная форель	17	0.67	26.3	Grande, Andersen, 1991
<i>Salmo salar</i> , атлантический лосось	17	0.67	28.7	--
	17	1.5	29.2	--
<i>Salmo trutta</i> , кумжа	17	1.5	27.8	--
<i>Salmo fontinalis</i> , американский голец	17	0.67	26.2	--
	17	1.5	27.2	--
<i>Salvelinus namaycush</i> , озерный голец-кристивомер	17	1.5	25.9	--

Примечание: ТА – температура акклимации, °C, в этой же графе в скобках указана масса тела рыб, г; ΔТ – скорость нагрева, °C/сут; ХЛМ, °C – хронический летальный максимум, летальный исход.

Значения хронического летального максимума – ХЛМ даны лишь для двух видов центрарховых – большеротого черного окуня и синезаберного солнечника, одного вида карповых – темнополосого нотрописа, а также для 5 видов лососевых – радужной форели, атлантического лосося, кумжи, американского гольца и озерного гольца-кристивомера. Предварительная температура акклимации составила 21.5–30°C для центрарховых, 21.5°C для нотрописа и 17°C для всех 5-и лососевых видов рыб. Скорость нагрева воды при этом незначительно варьировала от 0.67 до 2°C. По мере роста и увеличения массы тела ХЛМ у большеротого окуня практически не изменялся и составил 38.9–39.8°C. С учетом аналогичных данных по теплолюбивым карповым – сазану (карпу) и серебряному карасю (Голованов, 2013), можно констатировать

высокую термоустойчивость данного вида. По данным другого американского исследователя Р. Филдса (Fields et al., 1987), значение ХЛМ у большеротого окуня несколько ниже – 37.3°C. Еще ниже располагается значение ХЛМ у синезаберного солнечника – 35.5°C, а также у темнополосого нотрописа – 32.3°C (Hickman, Dewey, 1973).

Верхняя температурная граница существования у лососевых видов, как и ожидалось, оказалась на порядок ниже, в диапазоне значений от 25.9°C у озерного гольца-кристивомера до 29.2 у атлантического лосося. Было отмечено, что, по крайней мере, у двух видов, атлантического лосося и американского гольца, двукратное увеличение скорости нагрева повышало уровень ХЛМ на 0.5–1.0°C. Таким образом, у лососевых видов, а также у карповых и теплолюбивых центрарховых верхняя температурная граница жизнедеятельности ограничена 30 и 40°C соответственно.

В настоящее время наибольшее количество информации о верхней летальной температуре получено методом критического термического максимума при разных скоростях нагрева в широком диапазоне от 1 до 60°C/ч. По сути, это небольшой по амплитуде в 1–2.5°C отрезок температурной шкалы существования пресноводных рыб, который вплотную приближен к их максимально возможной верхней температурной границе жизни. Значения КТМ в такой же степени характеризуют верхнюю летальную температуру, как и другие показатели термоустойчивости рыб. Полученные экспериментально значения КТМ можно рассматривать как значения верхней сублетальной температуры обитания рыб.

Наибольшее количество данных по критическому термическому максимуму рыб приведено в работе Т. Бейтингера с соавторами (Beitinger et al., 2000). В ней представлены сведения о 29 видах рыб из 9 семейств, многие из которых или обитают в водоемах России, или используются в целях аквакультуры. Данные по пресноводным видам из этой работы выборочно приведены в табл. 17. Наиболее полно представлены семейства центрарховых (4 вида), карповых (7 видов), кошачьи сомы (3 вида), окуневые (5 видов) и лососевые (5 видов). В основном в таблице приведены значения КТМ при скорости нагрева менее 18°C/ч. Данная скорость нагрева была рекомендована Беккером и Гееновеем (Becker, Genoway, 1979) в качестве основной, однако на практике используют и более низкие скорости нагрева, в диапазоне 1–12°C/ч, и более высокие, вплоть до 60°C/ч. С нашей точки зрения для характеристики ВЛТ вполне приемлемы и такие скорости нагрева как 4–12°C/ч. В таком случае полученные значения КТМ вполне сопоставимы с теми, которые определяются при рекомендуемой скорости 18°C/ч.

Таблица 17. Верхняя летальная температура (критический термический максимум, КТМ, °С) у некоторых видов рыб Северной Америки (по: Beitinger et al., 2000).

Семейство, вид	ТА, °С	ΔТ, °С/ч	КТМ, °С	Ссылка
Catostomidae, <i>Catostomus commersoni</i> , белый чукучан	26	1	34.9	Smale, Rabeni, 1995
Centrarchidae, <i>Lepomis gibbosus</i> , солнечный окунь	10	18	30.1	Becker, Genoway, 1979
	20	18	35.1	--
<i>Lepomis macrochirus</i> , синезаберный солнечник	26	6	36.6	Cox, 1974
<i>Micropterus dolomieu</i> , малоротый окунь	26	1	36.9	Smale, Rabeni, 1995
<i>Micropterus salmoides</i> <i>salmoides</i> , большеротый (черный) окунь	26	1	36.3	--
	20	18	35.4	Currie et al., 1987
	25	18	36.7	--
	30	18	38.5	--
Cyprinidae, <i>Camposoma anomalum</i> , необычная кампостома	26	1	37.2	Smale, Rabeni, 1995
<i>Cyprinella lutrensis</i> , нотропис красный бриллиант	22	18	36.2	Takle et al., 1983
	20 (day 1)	18	35.0	Carrier, Beitinger, 1988b
	20 (day 5)	18	34.5	--
	20 (day 10)	18	34.1	--
	26	1	38.1	Smale, Rabeni, 1995
<i>Notemigonus crysoleucas</i> , золотой нотемигонус	26	1	36.8	--
<i>Notropis lutipinnus</i> , желтоплавниковый нотропис	13	6	29.0	McFarlane et al., 1976
<i>Notropis rubellus</i> , розовый нотропис	26	1	35.3	Smale, Rabeni, 1995
<i>Pimephales notatus</i> , тупоносый толстоголов	26	1	36.6	Smale, Rabeni, 1995
<i>Pimephales promelas</i> , черный толстоголов	21	18	35.1	Watenpauhdh, Beitinger, 1985
	5	18	28.6	Richards, Beitinger, 1995
	12	18	30.7	
	22	18	36.4	--
	32	18	40.4	--

Таблица 17. (продолжение)

Семейство, вид	ТА, °С	ΔТ, °С/ч	КТМ	Ссылка
Cyprinodontidae, <i>Cyprinodon</i> sp. <i>Fundulus heteroclitus</i> , обыкновенный фундулюс	15 (15‰)	18	40.8	Otto, Gerking, 1973
	25 (15‰)	18	41.7	--
	35 (15‰)	18	43.6	--
	7	18	32.2	Bulger, Tremaine, 1985
	12	18	36.2	--
	20	18	38.5	--
	22	18	39.0	--
	24	18	40.5	--
	27	18	42.4	--
	30	18	43.1	--
	34	18	43.6	--
	36	18	44.1	--
Ictaluridae, <i>Ameiurus melas</i> , черный сомик <i>Ameiurus natalis</i> , желтый сомик <i>Ictalurus punctatus</i> , канальный сомик	26	1	38.1	Smale, Rabeni, 1995
	26	1	37.9	--
	20	18	36.4	Currie et al., 1998
	25	18	38.7	--
	30	18	40.3	--
	10	18	30.9	Bennet et al., 1998
	20	18	35.8	--
	30	18	40.1	--
	35	18	42.1	--
Percidae, <i>Etheostoma caeruleum</i> , радужная этеостома <i>Etheostoma fabellare</i> , тонкохвостая этеостома <i>Etheostoma nigrum</i> , черная этеостома <i>Etheostoma spectabile</i> , оранжесвая этеостома <i>Stizostedion vitreum</i> , желтый судак	26	1	35.6	Smale, Rabeni, 1995
	26	1	36.0	--
	26	1	36.4	--
	26	1	36.5	--
	23 (Iowa)	60	34.8	Peterson, 1993
Poeciliidae, <i>Gambusia affinis</i> , обыкновенная гамбузия	10 (Ariz.)	18	35.0	Otto, 1973
	15	18	35.6	--
	20	18	37.4	--
	25	18	39.5	--
	30	18	42.3	--
	35	18	43.5	--

Таблица 17. (окончание)

Семейство, вид	ТА, °С	ΔТ, °С/ч	КТМ	Ссылка
Salmonidae,	5	18	27.5	Konecki et al., 1995
<i>Oncorhynchus kisutch</i> ,	15	18	29.7	--
кижуч	15	6	28.7	--
<i>Oncorhynchus mykiss</i> ,	10	18	28.0	Currie et al., 1998
радужная форель	15	18	29.1	--
	20	18	29.8	--
<i>Salmo salar</i> ,	15,	2	32.9	Elliott, Elliott, 1995
атлантический лосось	0+			
	15,	2	32.6	--
	1+			
	20,	2	32.8	--
	0+			
	20,	2	32.7	--
	1+			
<i>Salmo trutta</i> ,	10	1.2	29.0	Lee, Rinne, 1980
кумжа	20	1.2	29.8	--
	15	2	29.9	Elliott, Elliott, 1995
	20	2	30.0	--
<i>Salvelinus fontinalis</i> ,	10	1.2	28.7	Lee, Rinne, 1980
американский голец	20	1.2	29.8	--
Thymallidae,	8.4	24	26.4	Lohr et al., 1996
<i>Thymallus arcticus</i> ,				
азиатский (сибирский)	16	24	28.5	--
харнус	20	24	29.3	--

Примечание. ТА – температура акклимации, °С и дополнительная информация; ΔТ – скорость нагрева, как правило, меньше, чем 18°С/ч; КТМ – критический термический максимум, переворот, потеря локомоторной способности; (- -) – то же самое.

Значения температуры акклимации (ТА) рыб, приведенные в таблице, значительно варьируют. Они отражают экологические особенности разных видов, теплолюбивых или холодолюбивых. Кроме того, в ряде случаев конкретной целью исследования было установить величину повышения КТМ в зависимости от увеличения ТА рыб.

Так, увеличение ТА черного толстоголова с 5 до 32°С вызвало рост КТМ с 28.6 до 40.4°С. У обыкновенного фундулуса, отличающегося повышенной устойчивостью к высокой температуре, постепенное повышение ТА с 7 до 36°С увеличило КТМ с 32.2 до 44.1°С. Этот вид по термоустойчивости превосходит даже сазана (карпа) и серебряного карася (Ford, Beitinger, 2005; Голованов, 2013). У канального сомика показано увеличение КТМ с 30.9 до 42.1°С с ростом температуры акклимации в диапазоне 10–35°С. Еще один представитель весьма термоустойчивых видов – обыкновенная гамбузия, у которой в диапазоне

ТА от 15 до 35°C значения КТМ возросло с 35.6 до 43.5°C и практически достигло уровня КТМ обыкновенного фундулюса. В то же время, в небольшом отрезке ТА (20–30°C) большеротый окунь изменяет КТМ лишь с 35.4 до 38.5°C. Значения КТМ у большинства видов укладываются в диапазон от 30 до 40°C, при этом теплолюбивые и сильно теплолюбивые виды имеют более высокие значения показателя (например, виды *Cyprinodon* – до 43.6°C). У окуневых отмечены меньшие значения КТМ, на уровне 34.8–36.5°C. Для всех 5-и видов лососевых, как холодолюбивых видов рыб, значения КТМ колеблются от 27.5 у кижуча до 32.8°C у атлантического лосося. При этом, у кижуча, радужной форели, кумжи и американского гольца даже при температуре акклимации 20°C они не превышают порог температуры 30°C. Несколько выпадают из общей тенденции результаты, приведенные Дж. М. Элиотом и Дж. А. Элиотом (Elliott, Elliott, 1995) для сеголетков и двухлетков атлантического лосося при скорости нагрева 2°C/ч. Возможно, столь низкая скорость нагрева и послужила причиной некоторого роста значений КТМ у данного вида. КТМ у азиатского (сибирского) хариуса не превышают 29.3°C при ТА 20°C (Lohr et al., 1996).

В 50-70-е гг. прошлого века несколько работ по определению ВЛТ у пресноводных рыб было выполнено отечественными исследователями (Привольнев, 1965; Филон, 1971; Шкорбатов, 1973 и др.). В их задачу входила оценка влияния подогретых вод ГРЭС на водоемы и рыбное население. В первую очередь следует выделить работу Т.И. Привольнева (1965), данные из которой приведены в таблицах 18, 19 и 20.

Пороговой или предельно высокой температурой Т.И. Привольнев называл температуру, при которой рыбы еще могут выживать. В работе использованы две скорости нагрева: медленная – 1°/ч и быстрая – ~5°/ч. Фактически, по современной терминологии, определяли значения критического термического максимума – КТМ (по перевороту тела вверх брюшком) и летальной температуры – ЛТ (по гибели 50% особей). К сожалению, в летних опытах не указана температура предварительной акклимации рыб. По всей вероятности, значения температуры акклимации находились в пределах от 15 до 20°C.

Как следует из таблицы 18, при медленном нагреве значения КТМ в летнее время составили от 24 до 30.6°C у лососевых видов рыб и молоди осетра. Для карповых, окуневых и щуки они были равны 24.4–36.0°C. Максимальные значения показателя отмечены у личинок и мальков гибрида карпа, минимальные – у язя в возрасте 2–3 года. Сравнительно низкие значения КТМ у многих карповых и окуневых, возможно, объясняются возрастными особенностями рыб. Гибель рыб происходит при температуре, которая или не отличается от значения КТМ, или несколько, на 0.2–2.5°C, выше. Сделан вывод о том, что большинство

промысловых видов рыб способно переносить довольно высокие значения температуры.

Таблица 18. Пороговая температура (°C) для рыб в летнее время при медленном подогреве воды со скоростью 1°C/ч (по: Привольнев, 1965)

Вид	Возрастная группировка	Температура, °C	
		при потере координации	при начале гибели
Лосось	сеголеток	24.0	24.8
Лосось	двухлеток	25.1	26.0
Форель радужная	сеголеток	–	28.5
Форель радужная	двухлеток	27.9	29.4
Кета	сеголеток	27.2	29.5
Горбуша	сеголеток	27.0	29.2
Осетр	молодь	30.6	30.6
Севрюга	молодь	26.5	28.5
Карп гибрид	личинки и мальки	36.0	37.0
Карп гибрид	двухлеток	33.5	34.2
Лещ	2-3 года	26.0	27.3
Плотва	2-3 года	27.0	28.3
Язь	2-3 года	24.4	24.9
Чехонь	2 года	26.5	26.5
Судак	2-3 года	26.5	27.2
Берш	2 года	29.2	31.6
Окунь	2 года	30.1	31.1
Щука	2-3 года	31.6	31.6

Примечание: “–” данные отсутствуют.

В таблице 19 приведены сравнительные данные по оценке реакции рыб на медленный и быстрый нагрев воды в летнее время. По мнению Т.И. Привольнева, некоторые виды – осетр, севрюга, лещ и плотва – переносят более высокую температуру (судя по значению КТМ) при

быстром подогреве воды, другие виды – чехонь, щука и судак – при медленном подогреве, а такие виды, как окунь погибают при одной и той же температуре воды независимо от скорости ее подогрева. Следует отметить, что разница значений КТМ при двух скоростях нагрева у 4-х последних из указанных видов рыб минимальна. Резкое изменение температуры воды при перенесении рыб в воду с температурой на 10°C выше, также не изменяло величины пороговой температуры для исследованных рыб.

Таблица 19. Пороговая температура (°C) для рыб при медленном и быстром подогреве воды в летнее время (по: Привольнев, 1965).

Вид	Скорость повышения температуры, °C/ ч	
	1°C	5°C
Осетр	30.6	32.0
Севрюга	26.4	27.1
Лещ	27.3	29.6
Плотва	28.6	29.9
Чехонь	28.8	28.2
Щука	32.2	31.7
Судак	30.7	30.6
Окунь	31.1	31.2

Таблица 20. Пороговая температура воды (°C) для рыб летом, осенью и зимой, (по: Привольнев, 1965)

Вид	Время проведения эксперимента, мес.		
	август	ноябрь	март
Радужная форель	29.0	27.0	–
Карп	34.5	26.5	–
Плотва	25.6	24.4	–
Окунь	29.8	24.1	23.0
Щука	31.0	28.2	23.7

Примечание: “–” данные отсутствуют.

Отношение рыб к температуре меняется в зависимости от времени года. Значения пороговой температуры для некоторых видов рыб при

медленной скорости подогрева приведены в табл. 20. Значения пороговой температуры у рыб осенью и зимой (начало марта) были ниже, чем летом. Автор связывает это с исходной температурой воды в водоеме, из которого брали рыбу. Если в августе она составила 14–15°C, в ноябре – 5–7°C, то в марте, очевидно, – 0.5–2°C.

Небольшое, но важное исследование было проведено В.В. Филоном (1971) по оценке верхнего температурного порога выживания плотвы, окуня и красноперки под влиянием теплых вод Конаковской ГРЭС. Объектом исследования служили рыбы, отловленные из Мошковичского залива, куда сбрасываются теплые воды Конаковской ГРЭС, а также из Перетрусовского и Сухаринского заливов (контроль), находящихся вне зоны воздействия. Для опытов использованы взрослые особи и сеголетки плотвы, средняя масса тела в опыте 55 г (10–90), в контроле – 35 г (18–120), а также взрослые особи окуня, средняя масса тела в опыте 23 г (10–60), в контроле – 38 г (10–80) и красноперки, средняя масса тела в опыте 45 г (26–54), в контроле – 50 г (30 – 80). Фиксировали температуру воды, при которой отмечали нарушение координации движений у рыб (по современной терминологии – КТМ) при скоростях нагрева 1°C/ч или 5–10°C/ч. Максимальное значение КТМ для сеголетков плотвы из Мошковичского залива составило 37.8°C при наибольшей температуре воды 28.4°C (1 августа 1969 г.), минимальное – 28.4°C – при 13.6°C (8 октября 1969 г.). В то же время значение КТМ у сеголетков из Перетрусовского залива при температуре воды 19.2°C (1 августа 1969 г.) равнялось 35.8°C (максимальное значение). Понижение температуры воды в этом заливе к 18 сентября до 13°C привело и к снижению КТМ до 25°C (Филон, 1971). Разные скорости нагрева в опытах практически не влияли на величину КТМ, а разница значений КТМ в опыте и контроле не превышала 0.1–3.4°C, что объясняется разным температурным режимом этих участков водоема. Значение КТМ у взрослых особей во всех вариантах было на несколько °C ниже.

Значения пороговой температуры у взрослого окуня также находятся в прямой зависимости от температуры окружающей среды (Филон, 1971). Максимальное значение КТМ 36.2°C у окуня из Мошковичского залива отмечено 1 августа 1969 г., а из контрольного участка 32.8°C – 23 июля 1969 г. при наибольшей температуре воды в заливах. Минимальное значение КТМ 23.2°C зафиксировано 9 марта 1970 г. у окуня из контрольного участка при температуре воды 0.1°C.

Эксперименты, которые проводились в период с 11 июля по 5 сентября, показали, что наибольшее значение КТМ у взрослых особей красноперки из Мошковичского залива составило 37.8°C (11 июля), т.е. данный вид еще теплолюбивее плотвы. Значение КТМ уменьшалось с падением температуры воды от лета к осени.

Такие разовые исследования, проведенные на нескольких видах рыб, представляют особую ценность и имеют большое практическое значение. Несмотря на некоторые методические неточности, они позволяют экспертно оценить температурные характеристики пресноводных рыб на конкретном биотопе или сравнить их у рыб разной экологической специфики.

4.4. ОКОНЧАТЕЛЬНО ИЗБИРАЕМАЯ ТЕМПЕРАТУРА У РЫБ

Первостепенным по значимости среди температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб следует признать окончательно избираемую температуру, которую вследствие высокой корреляции с показателем оптимальной температуры роста рыб можно считать синонимом эколого-физиологического оптимума организмов, обитающих в водной среде (Jobling, 1981; Голованов, 2013). Несмотря на огромное количество публикаций, посвященных определению ОИТ, количество работ, в которых данные определенным образом систематизированы, невелико (Coutant, 1975, 1977; Jobling, 1981; Cherry, Cairns, 1982; Golovanov, 2006; Голованов, 2013). Поэтому несомненный интерес представляет информация о значениях ОИТ у различных видов рыб, как обитающих в естественных условиях России, Европы и Северной Америки, так и у объектов аквакультуры.

В таблице 21 выборочно приведены данные из обзорной работы Д. Черри и Дж. Кейрнса (Cherry, Cairns, 1982), также использованы данные С. Коутанта (Coutant, 1975, 1977). В общей сложности дается информация о 57-и видах рыб из 17 семейств: рогатковые (керчаковые), сиговые, лососевые, колюшковые, чукучановые, окуневые, щуковые, перцихтовые (лавраковые), карповые, цихлиды, панцирниковые (каймановые), центарховые (ушастые окуни), икталуровые (кошачьи сомы), амиевые, мешкожаберные сомы, карпозубые и гамбузиновые (пещелиевые). Наиболее полно представлены семейства лососевых (10 видов), карповых (11 видов) и центарховых (8 видов), остальные – по 1–4 вида в семействе.

Данные по ОИТ, представленные в таблице, получены в контролируемых лабораторных условиях. Результаты натурных наблюдений требуют более тщательного анализа, при этом возникает вопрос о степени совместимости значений ОИТ у рыб в природе и эксперименте. Авторы приводят значение ОИТ или так называемую зону ОИТ, которая в ряде случаев достаточно широка.

Таблица 21. Значения окончательно избираемой температуры (ОИТ, °С) у разных видов пресноводных рыб (по: Coutant, 1977; Cherry, Cairns, 1982).

Семейство, вид	Размер, масса, возраст, физиол. статус	Зона ОИТ, °С	Ссылка
Cottidae, <i>Cottus cognatus gracilis</i> , слизистый подкаменщик	5.75 см	13.0	Symons et al., 1976
Coregonidae, <i>Coregonus clupeaformis</i> , сельдевидный сиг	12.9-23.1 мм	12.0-16.0	Hoagman, 1974
<i>Coregonus lavaretus</i> , обыкновенный сиг	Личинки, 60 сут	11.0-15.4	Мантельман, 1958
	Личинки, 100 сут	8.0-12.0	--
Salmonidae, <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> , горбуша	После выклева	11.7-12.8	Hurley, Woodall, 1968
	Небольшие	11.7	Brett, 1952
	50 сут	9.3	Hurley, Woodall, 1968
<i>Oncorhynchus keta</i> , кета	Небольшие	14.1	Brett, 1952
<i>Oncorhynchus kisutch</i> , кижуч	Небольшие	15.6	Cherry et al., 1977b
	Взрослые	11.4	Reutter, Herdendorf, 1974
<i>Oncorhynchus nerka</i> , нерка	Небольшие	14.5	Brett, 1952
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> , чавыча	Небольшие	11.7	Brett, 1952
<i>Salmo gairdneri</i> , радужная форель	Сытые и голодные сеголетки	17.0-22.0	Javaid, Anderson, 1967ab; McCauley, Pond, 1971; Cherry et al., 1975, 1977a; McCauley, Huggins, 1979
	Взрослые	11.3-14.0	McCauley et al., 1977; Garside, Tait, 1958
	5-11 мес., без света	18.9-12.9	Kwain, McCauley, 1978
	1-12 мес., свет	18.0-11.4	--
<i>Salmo irideus</i> , радужная форель	Личинки	16.0-17.0	Мантельман, 1958
	Сеголетки	14.0-15.0	--
<i>Salmo salar</i> , атлантический лосось	Сытые, голодные, молодь	14.0-20.0	Fisher, Elson, 1950
	Личинки	12.3	Peterson, Metcalfe, 1979
	Сеголетки	6.0-8.0	Ogilvie, Anderson, 1965

Таблица 21. (продолжение)

Семейство, вид	Размер, масса, возраст, физиол. статус	Зона ОИТ, °С	Ссылка
Salmonidae, <i>Salmo trutta</i> , кумжа <i>Salvelinus fontinalis</i> , американский голец <i>Salvelinus namaycush</i> , озерный голец-кристивомер	Сеголетки	16.8-17.6	Cherry et al., 1977a
	Взрослые	12.2	Reynolds, Casterlin, 1979e
	Взрослые	13.8	Spigarelli, 1975
	Небольшие. Сытые и голодные	15.5-18.0	Cherry et al., 1977a; Javaid, Anderson, 1967ab; Peterson, 1973
	Небольшие. Осень-зима	8.0-16.0	Sullivan, Fisher, 1953. 1954
	Молодь	11.5-11.7	Goddard et al., 1974
	—	14.8-16.3	Goddard, Tait, 1976
Gasterosteidae, <i>Gasterosteus aculeatus</i> , трехиглая колюшка	45-70 мм	16.0-18.0	Garside et al., 1977
Catostomidae, <i>Carpiodes cyprinus</i> , карповый карпиодес <i>Catostomus commersoni</i> , белый чукучан	Взрослые	22.1	Gammon, 1971
	Небольшие	22.8-26.1	Reynolds, Casterlin, 1978f
	Взрослые	22.4	Reutter, Herdendorf, 1974
Percidae, <i>Perca flavescens</i> , желтый окунь	Небольшие	21.0-24.2	Ferguson, 1958; Cherry et al., 1977a; McCauley, Read, 1973; Neill, 1971
	Сеголетки	10.0-28.0	Barans, Tubb, 1973; Reynolds, Casterlin, 1979d
	Взрослые	7.0-25.0	Barans, Tubb, 1973; McCauley, Read, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974
Esocidae, <i>Esox americanus vermiculatus</i> , американская щука <i>Esox masquinongy</i> , щука-маскинонг <i>Esox niger</i> , черная щука	Небольшие	26.0	Ferguson, 1958
	Небольшие	24.0	- -
	Средние	24.0	Reynolds unpubl. data, in Coutant, 1977
Percichthyidae, <i>Morone americana</i> , белый американский лаврак	Небольшие	28.9-32.4	Hall et al., 1978, 1979; Meldrim, Gift, 1971

Таблица 21. (продолжение)

Семейство, вид	Размер, масса, возраст, физиол. статус	Зона ОИТ, °С	Ссылка
Percichthyidae, <i>Morone chrysops</i> , белый американский окунь	Сеголетки	10.0-31.0	Barans, Tubb, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974
	Взрослые	12.0-30.0	Barans, Tubb, 1973
Cyprinidae, <i>Campostoma anomalum</i> , необычная кампостома <i>Carassius auratus</i> , серебряный карась <i>Cyprinus carpio</i> , кари <i>Notemigonus crysoleucas</i> , золотой нотемигонус <i>Notropis atherinoides</i> , атериновидный нотропис <i>Notropis rubellus</i> , розовый нотропис <i>Notropis spilopterus</i> , пятнистый нотропис <i>Notropis telescopus</i> , телескоп-синяк <i>Pimephales promelas</i> , черный толстоголов <i>Pimephales notatus</i> , тупоносый толстоголов <i>Rhodeus sericeus</i> , обыкновенный горчак	Молодь, взрослые	26.2-28.8	Cherry et al., 1977a; Stauffer et al., 1976
	Небольшие	28.0-30.0	Fry, 1947; Roy, Johansen, 1970
	Средние	27.9	Reynolds, Covert, 1977
	Взрослые	24.0-27.0	Reutter, Herdendorf, 1974
	Молодь	29.9-32.0	Pitt et al., 1956; Neill, 1971
	Взрослые	27.4-29.7	Reutter, Herdendorf, 1974
	Сеголетки	16.8-23.7	- -
	Сеголетки	10.0-25.5	Barans, Tubb, 1973
	Молодь, взрослые	26.0-28.4	Cherry et al., 1977a
	Молодь, взрослые	29.4-31.9	Cherry et al., 1975, 1977a
	Молодь, взрослые	20.0-23.6	Cherry et al., 1977a
	Молодь, взрослые	23.4-26.6	Jones, Irwin, 1962; Cherry et al., 1975; Opuszynski, 1971
	Молодь, взрослые	26.7-29.3	Stauffer et al., 1976; Cherry et al., 1975, 1977a
	Взрослые	25.0	Zahn, 1963
Cichlidae, <i>Sarotherodon mossambica</i> , африканская тилapia <i>Tilapia mossambica</i> , мозамбикская тилapia <i>Tilapia nilotica</i> , нильская тилapia	—	31.0-32.0	Young, 1978
	—	28.5	Badenhuizen, 1967
	—	28.0-29.5	Beamish, 1970
Lepisosteidae, <i>Lepisosteus osseus</i> , длиннорылый панцирник	Сеголетки	25.3	Neill, 1971
	Взрослые	33.1	Reutter, Herdendorf, 1974

Таблица 21. (продолжение)

Семейство, вид	Размер, масса, возраст, физиол. статус	Зона ОИТ, °С	Ссылка
Centrarchidae, <i>Ambloplites rupestris</i> , красноглазый каменный окунь <i>Enneacanthus gloriosus</i> , малый солнечник <i>Lepomis cyanellus</i> , зеленый солнечник <i>Lepomis macrochirus</i> , синезаберный солнечник	Небольшие	26.2-28.8	Neill, 1971
	Взрослые	20.5-30.6	Reutter, Herdendorf, 1974; Cherry et al., 1977a; Reynolds, Casterlin, 1978b
	Небольшие	28.5	Casterlin, Reynolds, 1979
	Небольшие	27.3-28.2	Jones, Irwin, 1962; Beitinger et al., 1975
	Взрослые	30.6	Cherry et al., 1975
	Молодь	30.9-32.1	Neill, 1971; Beitinger, 1974; Cherry et al., 1975
	Взрослые	27.4	Reutter, Herdendorf, 1974
	45-155 мм	30.5-32.3	Reynolds, Casterlin, 1976, 1979c; Reynolds et al., 1976a
Centrarchidae, <i>Lepomis gibbosus</i> , обыкновенный солнечник <i>Micropterus dolomieu</i> , малоротый (форелевый) окунь <i>Micropterus punctulatus</i> , пятнистый окунь <i>Micropterus salmoides</i> , большеротый (черный) окунь <i>Pomoxis annularis</i> , белый краппи	Небольшие	~28.4-31.5	Müller, Fry, 1976; Ferguson, 1958
	Взрослые	24.2-27.7	Reutter, Herdendorf, 1974
	Сеголетки	18.0-31.5	Barans, Tubb, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974; Reynolds, Casterlin, 1978c; Cherry et al., 1977a
	Годовики	26.6-31.1	Reynolds, Casterlin, 1976, 1978b
	Взрослые	12.0-30.0	Barans, Tubb, 1973
	Молодь	30.8-31.4	Cherry et al., 1977a
	Небольшие	30.0-32.0	Ferguson, 1958; Neill, 1971
	140-145 мм	21.7-30.0	Reynolds, Casterlin, 1976, 1978b
	110-160 мм	30.0-30.1	Reynolds et al., 1976a, b
	Взрослые	10.4-19.8	Reutter, Herdendorf, 1974

Таблица 21. (окончание)

Семейство, вид	Размер, масса, возраст, физиол. статус	Зона ОИТ, °С	Ссылка
<i>Ictaluridae</i> , <i>Ictalurus melas</i> , черный сомик	Поздние личинки	23.5-27.0	Campbell, Branson, 1978
	Сеголетки	18.0-21.0	--
	Годовики	19.1-21.0	--
<i>Ictalurus natalis</i> , желтый сомик	Сеголетки	28.8	Reynolds, Casterlin, 1978c
	Взрослые	27.6-28.3	--
<i>Ictalurus nebulosus</i> , американский (карликовый) сомик	93-193 мм	27.3	Richards, Ibara, 1978
	Взрослые	29.0-31.0	Crawshaw, 1975
	–	11.9-31.0	Reutter, Herdendorf, 1974; Crawshaw, 1975
<i>Ictalurus punctatus</i> , канальный сомик	Сеголетки	30.5-33.8	Cherry et al., 1974, 1975
	Взрослые	25.2-25.3	Reutter, Herdendorf, 1974
<i>Amiidae</i> , <i>Amia calva</i> , ильная рыба	500-750 г	29.6-31.3	Reynolds et al., 1978
<i>Heteropneustidae</i> , <i>Heteropneustes fossilis</i> , обыкн. мешкожаберный сом	–	31.3-32.0	Vasal, Sundararaj, 1978
<i>Cyprinodontidae</i> , <i>Fundulus diaphanus</i> , поперечно-полосатый фундулюс	39-79 мм	21.0-28.6	Melisky et al., 1980; Garside, Morrison, 1977
<i>Poeciliidae</i> , <i>Gambusia affinis</i> , обыкновенная гамбузия	Взрослые	27.0	Bacon et al., 1967
	25-35 мм	34.7-35.3	Cherry et al., 1976
<i>Poecilia reticulata</i> , гуппи	Взрослые	27.6-29.0	Ruff, Zippel, 1966; Ogilvie, Fryer, 1971

Примечание: зона ОИТ, °С (зона окончательно избираемой температуры) – значение или диапазон значений ОИТ по данным одного или нескольких авторов; (–) – то же самое.

Например, у сеголетков желтого окуня она составляет от 10 до 28°C, у взрослых особей – от 7 до 25°C. Диапазон величиной в 18°C отражает, по-видимому, значения ОИТ сразу в несколько сезонов, однако не позволяет выявить ОИТ в конкретный сезон, которая обычно варьирует на 2–4°C (Magnuson et al., 1979; Golovanov, 2006). К сожалению, в таблице отсутствуют исходные данные о температуре предварительной

акклимации рыб, что не позволяет судить о соответствии сезона и ТА. Это допустимая погрешность, поскольку значение ОИТ чаще всего не зависит от температуры акклимации, то есть термального прошлого рыб (Fry, 1947, 1971). Правда, сезон года и физиологическое состояние рыб иногда вносят коррективы в это правило. Приведенные в таблице данные позволяют четко разграничить ОИТ у молоди рыб (от личинки до сеголетков) и взрослых особей, что представляет особую ценность для анализа.

Сравнительно низкие значения ОИТ отмечены у слизистого подкаменщика, 2 видов сиговых – сельдевидного и обыкновенного сига, а также у 10 видов лососевых видов (горбуши, кеты, кижуча, нерки, радужной форели, атлантического лосося или семги, кумжи, американского гольца и озерного гольца-кристивомера. И у личинок, и у сеголетков, и у взрослых особей всех этих видов общий диапазон ОИТ укладывается от 6–8 до 22°C. Такие же низкие значения ОИТ отмечены и у 45–70 мм особей трехиглой колюшки (Carside et al., 1977). Чукучановые виды – карповый карпиодес и белый чукучан, а также желтый окунь и три вида щуковых (американская, черная и щука-маскинонг), очевидно, более теплолюбивы. Значения ОИТ у них обычно варьируют в диапазоне 20–28°C.

Все десять карповых видов рыб характеризуются достаточно высокими значениями ОИТ в общем диапазоне от 10 до 32°C. При этом, диапазон значений ОИТ от 10 до 25.5°C у атериновидного нотрописа (Barans, Tubb, 1973) – единственный случай столь низкого значения показателя, что, по всей вероятности, может быть связано с широким интервалом температуры акклимации рыб. У всех остальных видов карповых зона ОИТ располагается в температуре выше 17–20°C. Максимальные значения ОИТ отмечены у нескольких видов – у небольших особей серебряного карася (28–30°C), молоди карпа (29.9–32.0°C), а также молоди и взрослых рыб пятнистого нотрописа (29.4–31.9°C). Значения ОИТ у карпа и серебряного карася, приведенные в данной таблице, практически совпадают с результатами по этим же видам из региона Верхней Волги (Голованов, 2013).

У десяти видов центрарховых значения ОИТ близки таковым у большинства карповых видов рыб. Однако количество видов, у которых уровень ОИТ несколько превышает границу в 30°C, у центрарховых больше. К ним относятся, например, красноглазый каменный окунь – зона ОИТ до 30.6°C (взрослые особи), зеленый солнечник – до 30.6°C (взрослые особи), обыкновенный солнечник – до 31.5°C (небольшие особи), синежаберный солнечник – до 32.3°C (молодь и особи размером 45–155 мм), малоротый окунь – до 31.5°C (сеголетки), большеротый окунь – до 32.0°C (сеголетки). Только у белого краппи этот уровень

менее 20°C (взрослые особи). Значения ОИТ у перцихтовых (лавраковых) видов рыб – белого американского лаврака и белого американского окуня близки таковым у центрарховых.

Столь же высоки значения ОИТ, на уровне 29.6–32°C, у двух экзотических видов американских рыб – ильной рыбы и обыкновенного мешкожаберного сома. У представителей семейств карпозубых и гамбузиновых – поперечно-полосатый фундулус, обыкновенная гамбузия и гуппи – верхний уровень ОИТ несколько ниже и составляет 21–29.0°C. Очень высокое значение ОИТ отмечено у 25–35 мм особей обыкновенной гамбузии – 34.7–35.3°C (Cherry et al., 1976), однако эти результаты получены расчетным путем по данным краткосрочных опытов, что могло исказить истинное значение ОИТ. Несмотря на достаточно высокое значение критического термического максимума, ОИТ у фундулусов и гамбузий, все же ниже, чем у многих очень теплолюбивых карповых, центрарховых и перцихтовых видов рыб.

Сравнивая результаты, представленные в таблице 21, с данными по видам рыб, обитающих в пресных водах России и сопредельных стран, можно отметить следующее. Многие североамериканские виды из нескольких семейств – лавраковых, перцихтовых и других, по своим термоадаптационным особенностям и значениям ОИТ существенно отличаются от большинства карповых и окуневых видов рыб, обитающих в нашей стране. В первую очередь, их уровень ОИТ достигает, а часто и превосходит аналогичные значения у самых теплолюбивых видов – карпа и серебряного карася, которые обитают на юге и в средних широтах России. Данную информацию следует учитывать в случае использования этих видов в практике российской аквакультуры. Многие пресноводные виды Европы и Северной Америки – лососевые, сиговые, окуневые и щуковые – по значениям и КТМ, и ОИТ принципиально не отличаются. Анализ данных свидетельствует о том, что среди пресноводных рыб достаточно много видов, у которых и оптимальные (судя по показателю ОИТ), и pessимальные (по показателям ХЛМ и КТМ) значения температурных характеристик исключительно высоки и существенно превышают значения температуры летнего сезона в пресных водоемах не только России, но и Северной Америки.

ОПТИМИЗАЦИЯ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЫБ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ТЕМПЕРАТУРЫ

Почему так важна информация о количественных показателях основных температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб – оптимальной температуре роста, окончательно избираемой температуре, верхней сублетальной и верхней летальной температуре? Значение того или иного критерия с учетом возраста рыб, их размера или массы тела, взятого в определенный сезон года при известной температуре акклимации или температуре воды в водоеме, практически определяет положение эколого-физиологического оптимума или пессимума на температурной шкале существования того или иного вида. Можно знать лишь один из 4-х основных критериев, чтобы спрогнозировать значения всех остальных. Огромное количество накопленной информации по температурным адаптациям рыб с привлечением самых разных дополнительных критериев позволяет предвидеть поведение, распределение, ход миграций или эффективность роста, развития и воспроизводства. Речь не идет об абсолютном прогнозировании и точной оценке, важен тот факт, что может быть выполнена экспертная оценка той или иной тенденции эффективности разнообразных биологических функций организма, возможно, популяции или вида.

5.1. СООТНОШЕНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ТЕМПЕРАТУРНОГО ОПТИМУМА И ПЕССИМУМА

Почему исследователи так часто используют терморегуляционное поведение для выяснения особенностей биологии и экологии у различных видов рыб и беспозвоночных? Чтобы выявить ту или иную реакцию рыб на температурный фактор среды в условиях естественных водоемов требуется много времени, сбор огромного количества материала и учет многих факторов. Экспериментальные термоградиентные условия позволяющие изучать влияние только одного фактора – температуры с учетом других контролируемых факторов, фактически представляют собой идеальную экологическую модель изучения взаимоотношений на уровне организм–среда, сравнимую, к примеру, с моделью хищник-жертва. Идеальный лабораторный термоградиент-прибор должен охватывать весь набор температуры, от нижних летальных до верхних летальных границ обитания рыб, однако это технически невозможно и экономически невыгодно.

Поэтому исследователи выбирают диапазон температуры, составляющий часть температурного диапазона жизнедеятельности рыб, например, от 15 до 35°C или от 1 до 20–25°C. Именно в таком диапазоне температуры среды появляется возможность оценивать, наблюдать и анализировать сразу несколько реакций рыб, дающих возможность количественной оценки ряда критериев их жизнедеятельности. Так, в градиенте температуры при определенных условиях возможна оценка летальной температуры (верхней или нижней), сублетальной температуры (верхней или нижней), избегаемой температуры (верхней или нижней), избираемой температуры в каждый соответствующий момент времени. В случае длительного наблюдения становится возможной оценка окончательно избираемой температуры и на основании ее значений – оптимальной температуры роста рыб.

Поскольку в силу конструктивных особенностей установок (система лабиринта и др.) далеко не всегда условия термоградиента позволяют оценить значения верхней и нижней летальной температуры, исследование температурных границ жизнедеятельности (уже не в пространственно-временных, а только во временных условиях) весомо дополняет характеристики терморегуляционного поведения рыб. В условиях ограниченного пространства лабораторного аквариума можно определить дозу тепловой нагрузки и время, в течение которого она воздействует на организм. Не имеет значения, одну особь или группу особей используют в каждом конкретном эксперименте. Разнообразные методики позволяют учесть эту разницу подходов к эксперименту и грамотно интерпретировать данные.

Особенно важно, каким образом температурные критерии жизнедеятельности рыб соотносятся с температурой обитания рыб в естественных условиях или температурным режимом в условиях аквакультуры. Существует ли у рыб возможность использовать ту или иную температуру окружающей среды – оптимальную, близкую к оптимальной или к пессимальной в условиях каждого конкретного биотопа. В естественной среде водные организмы далеко не всегда обитают в оптимальных условиях, а температурные условия выращивания рыб можно приблизить к оптимальным (Голованов, 1996а, б; Голованов и др., 1997). Насколько близко от значения ЭФО происходят процессы размножения, роста, развития и массонакопления рыб, как эти процессы обеспечивают повышение рыбопродуктивности и, в конечном счете, сохранение рыбных биоресурсов или их потенциальное увеличение? Существуют ли способы стимуляции эффективного роста и развития рыб, наращивания рыбопродуктивности и увеличения рыбных ресурсов? Достаточно часто для рыбоводной, прогнозной или экспертной оценки требуется несколько количественных показателей, которые дают представление о том, какова будет реакция рыбы в той или иной температуре, а также при ее изменении.

Есть ли в условиях интенсивной аквакультуры или в естественных водоемах какой-либо не использованный температурный резерв? И, наконец, как можно применять полученные экспериментальные данные по температурным критериям жизнедеятельности различных видов рыб в рыбохозяйственных целях?

В первую очередь, для ответа на эти и другие вопросы необходимо четко представлять, каким образом связаны между собой основные температурные критерии жизнедеятельности пресноводных видов рыб – оптимальная температура роста, окончательно избираемая температура, верхняя сублетальная и верхняя летальная температуры рыб. Каждый из критериев, отраженный ранее в примерах и таблицах, информативен сам по себе и, безусловно, важен для оценки температурных возможностей и характеристики пресноводных видов рыб. Полученные однажды, подтвержденные другими исследователями количественные данные по критериям ждут своего анализа и представляют бесценный материал, расширяющий наши знания о температурных адаптациях рыб. Однако остается вопрос, каким образом эти критерии взаимосвязаны.

Одной из основополагающих работ такого аналитического плана является публикация М. Джоблинга (Jobling, 1981), в которой автор на основе анализа результатов 137 научных работ за период 1930-1980 гг. кратко формулирует следующий вывод. Количественные характеристики оптимальной температуры роста (ОТР), окончательно избираемой температуры (ОИТ) и верхней летальной температуры (ВЛТ) у рыб высоко коррелируют между собой и, таким образом, могут быть использованы для экологического прогноза. Следует оговориться, что отбор исходной информации проведен М. Джоблинг по определенной схеме, к которой можно предъявить претензии. Однако в задачу автора входило, в первую очередь, выявить наличие связи исследуемых параметров. О том, что это трудоемкая операция, свидетельствует и тот факт, что аналогичные работы по сопоставлению 3 показателей – ОТР, ОИТ и ВЛТ – сравнительно редкое явление (Beitinger, Fitzpatrick, 1979). В последней указанной работе корреляции М. Джоблинга были подтверждены на примере двух видов рыб – синежаберного солнечника и большеротого окуня. Обобщая данные многолетних исследований по термоизбиранию и верхней температурной границе жизнедеятельности пресноводных рыб, нам удалось выполнить такой анализ для 11-и видов пресноводных рыб России и сопредельных стран (Голованов, 2013).

Значения ОТР, представленные в таблице М. Джоблинга, получены как экспериментальными методами, так и полевых условиях. Значения ОИТ графически рассчитаны по результатам кратковременных опытов, а также по данным длительных опытов, что следует признать более правильным. Наибольшее сомнение вызывают значения показателей, характеризующие

верхнюю летальную температуру рыб. Они получены по данным натурных наблюдений в условиях естественных водоемов, а также двумя основными способами определения ВЛТ: методом температурного скачка, который чаще используют американские и канадские исследователи, и методом критического термического максимума, более часто используемым исследователями из европейских стран. С учетом того, что большая часть данных в таблице отражает результаты экспериментов, выполненных в Северной Америке и Канаде, значения ВЛТ у рыб, очевидно, несколько ниже реальных. По данным Т. Бейтингера с соавторами (Beitinger et al., 2000), показатели критического термического максимума рыб при одинаковой температуре акклимации несколько выше тех, которые получены методом температурного скачка. Однако, возможно, именно в этом и заключался особый подход автора статьи – выбрать значения ВЛТ у рыб на основании не какого-то одного метода, а нескольких, чтобы получить, таким образом, усредненные данные.

М. Джоблинг проанализировал показатели ОТР, ОИТ и ВЛТ у 41 вида пресноводных рыб из 12 семейств: лососевых (8 видов), сиговых (2 вида), щуковых (2 вида), карповых (10 видов), чукучановых (1 вид), косячьих сомов (2 вида), мечкожаберных сомов (1 вид) поецилиевых или гамбузиевых (2 вида), колошковых (1 вид), окуневых (5 видов), центрарховых или ушастых окуней (6 видов) и цихлид (1 вид). В этот перечень входит большинство самых распространенных видов, обитающих в пресных водоемах Северной Америки и Европы, в том числе перспективных или уже используемых в практике современной аквакультуры. С учетом того, что русские названия многих видов, обитающих в разных регионах Северной Америки и Канады, были ранее приведены в серии таблиц 10–18, в настоящей таблице они не указаны.

Рассматривая показатели, представленные в табл. 22, можно сделать несколько выводов. Как у холодолюбивых лососевых, так и у теплолюбивых (карповых, окуневых и центрарховых) видов рыб значения ОТР и ОИТ или близки, или укладываются в диапазон, обычно не превышающий 4–5°C. Значения ВЛТ у обеих групп видов превосходят уровень ОИТ на 3–12°C. Это превышение у весьма теплолюбивых центрарховых несколько меньше – от 3 до 8°C. Несмотря на то, что общий температурный диапазон обитания холодолюбивых и теплолюбивых видов различается на целых 10°C (0–30 и –0–40°C соответственно) соотношения примерно одинаковы. Все это позволило М. Джоблингу вычислить математические соотношения между показателями ОТР и ОИТ, ОТР и ВЛТ и ОИТ и ВЛТ. В первом случае коэффициент корреляции очень высок 0.937 ($n = 19$), что отражает совпадение зоны ОТР и ОИТ. Во втором и третьем случаях коэффициенты корреляции несколько меньше, 0.866 ($n = 22$) и 0.880 ($n = 38$). В данном случае, более высокие значения ВЛТ, по нашему мнению, определяются

уровнем, на котором располагаются смежные значения ОТР и ОИТ. Полученные зависимости исключительно важны. По сути, значение ОИТ является индикатором эффективного роста, ОТР или зоны ЭФО.

Информация об ОИТ у рыб позволяет оценивать возможный уровень ВЛТ у пресноводных рыб и судить о верхней температурной границе их обитания. Нами на основе собственных результатов и данных других исследователей (Дрягин, 1949; Никольский, 1971; Hokanson, 1977; Alabaster, Lloyd, 1980; Jobling, 1981; Wieser, 1991; Голованов и др., 1997; Рыбы в заповедниках..., 2010) предпринята попытка выявить соотношение температурного эколого-физиологического оптимума и пессимума рыб европейской части России и сопредельных стран (табл. 23).

Таблица 22. Значения оптимальной температуры роста (ОТР, °C), окончательно избираемой температуры (ОИТ, °C) и верхней летальной температуры (ВЛТ, °C) у разных видов пресноводных рыб (по: Jobling, 1981).

Вид	ОТР, °C	ОИТ, °C	ВЛТ, °C
<i>Oncorhynchus gorbucha</i>	15.5 Kepshire, 1977	11.7 Brett, 1952 11.7-12.8 Hurley, Woodall, 1968	23.9 Brett, 1952
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	14.8 Gt. Lakes Fish Lab., 1970	15/13	25 Brett, 1952
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	15.5 Banks. et al, 1971	11.7 Brett, 1952	25.1 Brett, 1952
<i>Oncorhynchus nerka</i>	15 Brett et al., 1969	14.5 Brett, 1952	24.8 Brett, 1952
<i>Oncorhynchus Keta</i>	13 Kepshire, 1977	14.1 Brett, 1952	23.7 Brett, 1952
<i>Salvelinus fontinalis</i>	13 Baldwin, 1956	14 Fisher, Elson, 1950	25.3 Fry et al., 1946
	14 McCormick et al., 1972	16 Sullivan, Fisher, 1953	21 McCormick et al., 1972
	16.1 Hokanson et al., 1973	18 Javaid, Anderson, 1967b	24 Cherry et al., 1977a
		16 Peterson, 1973	
		19 Cherry et al., 1975	
		16 Cherry et al., 1977a	
		18 Müller, 1977	
<i>Salmo gairdneri</i>	17.2 Hokanson et al., 1977	18 Javaid,	26.5 Alabaster,

Таблица 22. (продолжение)

Вид	ОТР, °С	ОИТ, °С	Б/ИТ, °С
<i>Salmo gairdneri</i>	16.5 Wurtsbaugh, Davies, 1977	18.5 McCauley, Pond, 1971	26 Bidgood, Berst, 1969
	17 Papoutsoglou, Papaparaskeva- Papoutsoglou, 1978	18 Cherry et al., 1975	26.3 Charlton et al., 1970
		19.2 Cherry et al., 1977a	25 Cherry et al., 1977a
		11.3 McCauley et al., 1977	25 Hokanson et al., 1977
		14 McCauley, Huggins, 1979	
<i>Salmo salar</i>	15.1/12.1	14 Fisher, Elson, 1950	23 Bishai, 1960
		18 Javaid, Anderson, 1967b	
		14 Peterson, Metcalfe, 1979	
<i>Salmo trutta</i>	10 Pentelow, 1939	17.6 Ferguson, 1958	23 Bishai, 1960
	15.5 Wingfield, 1940	14.3 Cherry et al., 1977a	26.4 Alabaster, Downing, 1966
	12 Swift, 1961	12.2 Reynolds, Casterlin, 1979e	
	12.8 Elliott, 1975		23 Cherry et al., 1977a
<i>Coregonus artedii</i>	18.1 McCormick et al., 1971	18.5/9.9	19.8 McCormick et al., 1971
			26.2 Edsall, Colby, 1970
<i>Coregonus clepeaformis</i>	13.5/16.8	12.7 Ferguson, 1958	26.6 Edsall, Rottiers, 1976
		12-16 Hoagman, 1974	
<i>Esox lucius</i>	26 Hokanson et al., 1973b	23-24 Hokanson et al., 1977	34 Scott, 1964
	19-21 Casselman, 1978		28.4 Hokanson et al., 1973b
			29 Hokanson, 1977

Таблица 22. (продолжение)

Вид	ОТР, °С	ОИТ, °С	ВЛТ, °С
<i>Esox masquinongy</i>	24/26.6	24 Ferguson, 1958	34 Scott, 1964
		25.1 Reynolds, Casterlin, 1979e	
<i>Cyprinus carpio</i>	30/32	32 Pitt et al., 1956	35.7 Black, 1953
		31.5 Neill, Magnuson, 1974	38 Meuwis, Heuts, 1957
		29 Reynolds, Casterlin, 1977a	40.6 Horszewicz, 1973
<i>Carassius auratus</i>	25 Audige	30 Roy, Johansen, 1970	38.6 Fry et al., 1942
		28 Reynolds et al., 1978	40 Hoyland et al., 1979
		28 Reynolds, Casterlin, 1979f	
<i>Campostoma anomalum</i>	26.6/23	28.6 Cherry et al., 1975	31 Cherry et al., 1977a
		26.2 Cherry et al., 1977a	
<i>Pimephales notatus</i>	17.7/24	29 Cherry et al., 1975	32 Cherry et al., 1977a
		28.1 Cherry et al., 1977a	
<i>Pimephales promelas</i>	26/25.5	23.5 Jones, Irwin, 1965	33.2 Hart, 1947
		28.5 Opuszynski, 1971	
		29 Cherry et al., 1975	
		26.6 Cherry et al., 1977a	
<i>Notropis rubellus</i>	25.7/25.3	26.8 Cherry et al., 1975	33 Cherry et al., 1977a
		26 Cherry et al., 1977a	
<i>Notropis spilopterus</i>	28.6/29.2	29.5 Cherry et al., 1975	36 Cherry et al., 1977a
		29.4 Cherry et al., 1977a	
<i>Notropis telescopus</i>	19.6/21.3	20 Cherry et al., 1977a	30 Cherry et al., 1977a
<i>Notropis atherinoides</i>	27 McCormick, Kleiner, 1976	27.8/25.1	30.7 Hart, 1947

Таблица 22. (продолжение)

Вид	ОТР, °C	ОИТ, °C	ВЛТ, °C
<i>Notropis atherinoides</i>			35.2 McCormick, Kleiner, 1976
<i>Rhodeus sericeus</i>	24.3/29.9	25 Zahn, 1963	36.5 Horoszewicz, 1973
<i>Catostomus commersoni</i>	27 McCormick et al. 1977	24 Reynolds, Casterlin, 1978f	29.3 Hart, 1947
			31.2 Brett, 1944
			30.5 McCormick et al. 1977
<i>Ictalurus punctatus</i>	29 West, 1965	30.5 Cherry et al., 1975	36.1/36.4
	30 Andrews, Stickney, 1972	30 Cheetham et al., 1976	
	28-30 Andrews, 1972		
<i>Ictalurus nebulosus</i>	28.8/29.9	29-31 Crawshaw, 1975	36.5 Brett, 1944
		27.3 Richards et al., 1977	
<i>Heteropneustes fossilis</i>	30.7/34.1	31.7 Vasal, Sundararaj, 1978	39.8 Vasal, Sundararaj, 1978
<i>Fundulus heteroclitus</i>	24.3	25 Garside, Morrison, 1977	36 Garside, Chin-Yuen-Kee, 1972
<i>Lebistes reticulatus</i>	25 Gibson, Hirst, 1955	27.9 Ruff, Zippel, 1966	32.8/35.1
		29 Ogilvie, Fryer, 1971	
<i>Gambusia affinis</i>	28.6/30.9	28 Bacon et al., 1967	37.3 Hart, 1952
		31 Winkler, 1979	
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	12.8/19.3	7.5-10 Ræd, 1979	28.5 Jordan, Garside, 1972
		16-18 Garside et al., 1977	
<i>Perca flavescens</i>	23 Schneider, 1973	21 Ferguson, 1958	30.9 Brett, 1944
	28 McCormick, 1976	24.2 Ferguson, 1958	29.7 Hart, 1947

Таблица 22. (продолжение)

Вид	ОТР, °C	ОИТ, °C	ВЛТ, °C
<i>Perca flavescens</i>	23-24 Magnuson et al., 1979	20.1 McCauley, Read, 1973	32.3 Hart, 1952
		23.3 McCauley, Read, 1973	29.2 Black, 1953
		23 Neill, Magnuson, 1974	33-34 McCormick, 1976
		21.4 Cherry et al., 1975	26 Cherry et al., 1975
		20.2 Reynolds, Casterlin, 1979d	
<i>Perca fluviatilis</i>	26 Hokanson, 1977	26.8/23.7	31.4 Alabaster, Downing, 1966
			32 Horoszewicz, 1973
			33 Willemssen, 1977b
<i>Stizostedion canadense</i>	22 Smith, Koenst, 1975	22.6/21.3	30.5 Smith, Koenst, 1975
<i>Stizostedion vitreum vitreum</i>	22.1 Smith, Koenst, 1975	23/23	31.6 Smith, Koenst, 1975
<i>Stizostedion lucioperca</i>	28-30 Hokanson, 1977	30/29	36.3 Horoszewicz, 1973
			35.4 Willemssen, 1977b
<i>Micropterus salmoides</i>	27.5 Strawn, 1961	30-32 Ferguson, 1958	36.4 Hart, 1952
	27 Nelson, 1974	30 Neill, Magnuson, 1974	
	25 Niimi, Beamish, 1974	30.2 Reynolds et al., 1976a	
	26.8 Coutant, Cox, 1975	28.5 Reynolds, Casterlin, 1978b	
		29 Venables et al., 1978	
<i>Micropterus dolomieu</i>	26 Horning, Pearson, 1973	28 Ferguson, 1958	35 Cherry et al., 1977a
		31.3 Cherry et al., 1975	
		30.3 Cherry et al., 1977a	
		28.5 Reynolds, Casterlin, 1978b	

Таблица 22. (окончание)

Вид	ОТР, °С	ОИТ, °С	ВЛТ, °С
<i>Micropterus punctulatus</i>	30.5/29	32.1 Cherry et al., 1975	36 Cherry et al., 1977a
		30.8 Cherry et al., 1977a	
<i>Ambloplites rupestris</i>	27.7/29	28 Neill, Magnuson, 1974	36 Cherry et al., 1977a
		29 Cherry et al., 1977a	
<i>Lepomis gibbosus</i>	30 Pessah, Powles, 1974	31.5 Ferguson, 1958	36.6/34.8
		26 Richards et al., 1977	
		26 Reynolds, Casterlin, 1977a	
<i>Lepomis macrochirus</i>	30.1 Lemke, 1971	32.3 Ferguson, 1958	35.5 Hickman, Dewey, 1973
	31 Beitinger, Magnuson, 1979	31.2 Beitinger, 1974	37.3 Banner, van Arman, 1973
		31 Neill, Magnuson, 1974	
	29-30 Magnuson et al., 1979	32 Cherry et al., 1975	36 Cherry et al., 1977a
		30.9 Cherry et al., 1977a	
		31 Reynolds, Casterlin, 1979e	
<i>Sarotherodon mossambica</i>	27.6/34.5	28.5 Badenhuizen, 1967	40 Ananthakrishnan, Srinivasan, 1978

Примечание: значения ОТР получены в экспериментальных и полевых исследованиях; значения ОИТ – в экспериментальных условиях (короткие опыты с графическим расчетом значений ОИТ, длительные опыты с получением истинных значений ОИТ); значения ВЛТ получены методами температурного скачка, КТМ и ХЛМ.

В отличие от данных, представленных в таблице 22 по М. Джоблингу (Jobling, 1981), значения ОИТ и ХЛМ (хронического летального максимума) рыб приведены по результатам собственных многолетних экспериментов. Единообразие этих двух показателей

обеспечено еще и тем, что все опыты проводились на молоди рыб в летний сезон года при стандартной температуре акклимации 20°C. Критерий ХЛМ в отличие от КТМ (критического термического максимума) выбран для того, чтобы оценивать максимально возможные значения ВЛТ у рыб. Нами на примере 11 видов рыб установлено, что значения температуры нереста практически совпадают с оптимальной температурой эмбриогенеза ($r = 0.95$).

Таблица 23. Температурные характеристики рыб в ранние периоды онтогенеза

Вид	Температура, °C				
	оптимум нереста	оптимум эмбриогенеза	оптимум роста	ОИТ	ХЛМ
	данные литературы			наши данные	
Карп	15.5–22.0	16–23	26–32	29–31	38–41
Карась золотой	14.0–22.5	17–22	28–30	28–29	38–39
Лещ	13–20	10–20	< 28	26–27	36–38
Синец	–	–	< 28	26.5–28.0	36–38
Плотва	10–20	11–22	< 28	23–26	35.5–37.0
Головешка-ротан	15–25	13–22	< 28	27–28	37–39
Окунь	4–17	12–18	26	25.0–26.5	35–36
Щука	7.5–14	7–15	19–26	24.0–24.5	35–36
Судак	–	–	22–24	22–26	34.5–35.5
Сибирский осётр	9–21	13–17	22–25	21–23	31–33
Пелядь	1–8	1.5–5.0	5–18	16–18	30–32
Форель радужная	3–8	5–10	16–17	14–17	29–30
Налим	0–2	0.3–1.0	0.3–1.0	14–16	28–30

Примечание: данные приведены по: Дрягин, 1949; Никольский, 1971; Hokanson, 1977; Alabaster, Lloyd, 1980; Jobling, 1981; Голованов и др., 1997; Атлас ..., 2002; Рыбы в заповедниках..., 2010.

Оптимальная температура роста у сеголетков и годовиков выше примерно на 10°C. Высокая корреляция выявлена между оптимальной температурой роста молоди рыб и ОИТ ($r = 0.91$), их значения практически совпадают, что даёт основания использовать ОИТ для определения зоны температурного экологического оптимума рыб, то есть эколого-физиологического оптимума. Значения ХЛМ выше ОИТ у молоди теплолюбивых рыб на 10–12°, холодолюбивых – на 12–15°C. При этом значения ВЛТ у исследованных видов варьирует в пределах 28–41°C, отражая разницу в термоустойчивости рыб этих двух групп. Максимальные значения температурных характеристик выявлены у молоди карповых и головешки-ротана, они несколько ниже – у окуня, щуки и сибирского осетра, минимальные – у пеляди, форели и налима. Регрессионный анализ выявил такую высокую степень корреляции значений ОИТ и ХЛМ ($r = 0.98$), а также оптимальной температуры роста и ХЛМ ($r = 0.87$) у исследованных видов рыб. Полученные данные вполне применимы для экспертной оценки температурных реакций этих и других видов пресноводных рыб и выявления их адаптационных возможностей.

В свою очередь, значения ХЛМ и КТМ при одинаковой температуре предварительной акклимации рыб также тесно взаимосвязаны. На примере молоди рыб разных экологических групп установлено, что значения ХЛМ, как правило, выше КТМ, а у карпа и плотвы – выше и значений ЛТ (табл. 24).

Таблица 24. Температурные характеристики молоди рыб в летне-осенний сезон

Вид	Температура, °C			
	ОИТ	ХЛМ	КТМ	ЛТ
Карп	30.9 ± 0.5 ^а	41.3 ± 0.1 ^б	35.6 ± 0.1 ^б	36.5 ± 0.2 ^б
Плотва	24.0 ± 0.3 ^а	34.4 ± 0.3 ^б	32.0 ± 0.3 ^б	32.6 ± 0.3 ^б
Окунь	26.4 ± 0.3 ^а	33.5 ± 0.5 ^б	32.0 ± 0.1 ^б	33.2 ± 0.2 ^б
Щука	24.3 ± 0.3 ^а	34.0 ± 0.4 ^б	33.6 ± 0.1 ^б	35.2 ± 0.2 ^б

Примечание: разные надстрочные индексы указывают на статистически достоверные различия между показателями в каждой строке при $p < 0.05$ (ANOVA, LSD-test).

Наиболее высокие значения КТМ и ЛТ при легкой температуре акклимации отмечены у карпа и щуки, у плотвы и окуня значения КТМ были равными. Выявленное соотношение ХЛМ и КТМ характерно как для теплолюбивых (карп, карась, плотва, окунь), так и холодолюбивых (форель)

видов рыб, при этом различия показателей зимой выше, чем летом. Температурный оптимум роста молоди на 3–10°C выше, чем у взрослых рыб. Значения ВЛТ (по ХЛМ) у молоди и взрослых рыб на 8–17°C выше оптимальных значений.

Полученные нами результаты и данные других авторов позволяют рекомендовать ОИТ в качестве критерия эколого-физиологического оптимума для молоди рыб, а ВЛТ (по ХЛМ и КТМ) – в качестве критерия верхней температурной границы жизнедеятельности рыб.

5.2. КЛАССИФИКАЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ ПО ОТНОШЕНИЮ К ТЕМПЕРАТУРНОМУ ФАКТОРУ СРЕДЫ

Выявление соотношения оптимальных и пессимальных температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб – основа для их использования в целях экологического и рыбохозяйственного прогноза. Не менее важна и классификация или разделение рыб на определенные группы по отношению к температурному фактору среды. Ранее было предложено несколько вариантов такого разделения на группы по температуре нереста рыб (Дрягин, 1973), сочетанию температуры нереста и порога выживания (Никаноров, 1976) или по температурным нишам обитания (Hokanson, 1977; Magnuson et al., 1979; Cherry, Cairns, 1982).

Так, П.А. Дрягин (1973) выделил следующие экологические группы пресноводных рыб.

1. Теплолюбивые или теплолюбивые, нерестующие летом, температурный порог нереста у которых 15–16°C и выше. К ним относятся густера, сазан, карп, золотой и серебряный карась, чехонь, белый и черный амур, белый и пестрый толстолобик и другие. В зимнее время все эти виды, очевидно, находятся в состоянии, близком к спячке.

2. Эвритермные (переходные от теплолюбивых к холодолюбивым) рыбы, нерестующие весной и осенью, температурный порог нереста у которых находится между 4–10°C. К этим видам относятся такие виды, как щука, язь, корюшка, снеток, плотва, окунь, хариус, ряпушка, яровые расы лососевых.

3. Холодотермные или холодолюбивые, нерестующие зимой, рыбы, температурный порог нереста у которых ниже 4°C. К ним автор относит многих сиговых и озимые расы лососевых рыб, а также налима, навагу и другие виды.

Другую экологическую классификацию основных пресноводных рыб по температурному фактору предложил Ю.И. Никаноров (1976). По его мнению, пресноводные рыбы, которые обитают в средних широтах, могут быть разделены по отношению к температуре воды на четыре группы.

1. Криофильные (холодолюбивые) рыбы. Это рыбы с температурным порогом нереста ниже $4-7^{\circ}\text{C}$ и температурным порогом выживания $23-28^{\circ}\text{C}$. К ним автор относит ряпушку, сига, налима и снетка.

2. Эвритермные рыбы с ранним весенним нерестом. Их температурный порог нереста ниже $10-12^{\circ}\text{C}$, а температурный порог выживания равен 30°C . Это такие виды, как минога ручьевая, щука, язь, окунь, ерш.

3. Эвритермные рыбы с поздним весенним или летним нерестом. Значения температурного порога нереста для таких видов не выше $16-17^{\circ}\text{C}$, а температурный порог выживания $32-33^{\circ}\text{C}$. К этой группе относятся, например, плотва, елец, голавль, жерех, подуст, синец, подкаменщик, лещ, судак.

4. Термофильные (теплолюбивые) рыбы. Это виды с температурным порогом нереста выше $16-18^{\circ}\text{C}$ и температурным порогом выживания $34-35^{\circ}\text{C}$. К ним автор относит красноперку, верховку, линя, пескаря, уклейку, густеру, чехонь, карася, карпа, шиповку, вьюна, белого амура и толстолобик.

Ю.И. Никаноров предложил использовать эту ориентировочную классификацию, чтобы наметить перспективы рыбохозяйственного использования водоемов-охладителей ГРЭС и АЭС.

Применительно к рыбам, обитающим в основном в умеренных широтах Северной Америки и, частично, Европы, К. Хокансон (Nokanson, 1977) предложил следующую градацию с использованием 4-х показателей. Среди них – рост и развитие гонад в определенный сезон года при определенном уровне температуры, нерест в определенный сезон года, физиологический оптимум, верхняя летальная температура (определенная методом температурного скачка) в определенном интервале температуры. Аналогичное разбиение на группы по отношению к температурному фактору среды используют и другие североамериканские исследователи. Предложено учитывать 3 группы рыб – умеренные стенотермные, умеренные мезотермные и умеренные эвритермные.

1. Умеренные стенотермные виды рыб. Рост и развитие гонад летом при температуре $< 20^{\circ}\text{C}$, нерест осенью, зимой или весной при температуре $< 15^{\circ}\text{C}$, физиологический оптимум (очевидно, хороший рост) $< 20^{\circ}\text{C}$, значение ВЛТ $< 26^{\circ}\text{C}$. К ним относятся, например, американский голец, радужная форель и ряпушка.

2. Умеренные мезотермные виды рыб. Рост и развитие гонад осенью и зимой при температуре $< 12^{\circ}\text{C}$, нерест весной при температуре $3-23^{\circ}\text{C}$, физиологический оптимум – $20-28^{\circ}\text{C}$, значение ВЛТ – $28-34^{\circ}\text{C}$. К ним автор относит белого чукучана, обыкновенную щуку, желтого и обыкновенного окуня, обыкновенного и американского судака.

3. Умеренные эвритермные виды рыб. Рост и развитие гонад при температуре $> 12^{\circ}\text{C}$, нерест весной, летом и осенью при температуре $15-23^{\circ}\text{C}$, физиологический оптимум – $> 28^{\circ}\text{C}$, значение ВЛТ – $> 34^{\circ}\text{C}$. К ним

могут быть отнесены такие виды как, большеротый окунь, синежаберный солнечник, линь и карп.

Все указанные классификации вполне могут быть использованы для предварительной оценки термоадаптационных возможностей пресноводных рыб в естественных условиях и в аквакультуре.

Для разделения рыб, обитающих в пресноводных водоёмах северо-запада России, по отношению к температурному фактору нами предложено использовать три показателя – ОИТ, ХЛМ и температурный диапазон жизнедеятельности. Виды рыб, для которых существуют такие данные, можно объединить в четыре группы.

1. Наиболее теплолюбивые (карп, серебряный и золотой карась, головешка-ротан) – ВЛТ 37–41°, ОИТ 28–30°, температурный диапазон жизнедеятельности 0–41°C.

2. Теплолюбивые (лещ, синец, густера, плотва, окунь, судак, ёрш и вьюн) – ВЛТ 33–37°, ОИТ – 25–28°, температурный диапазон жизнедеятельности 0–37°C.

3. Умеренно теплолюбивые (щука, сибирский осётр, стерлядь, пескарь, бычок-пузик, бычок-головач) – ВЛТ 31–35°, ОИТ 20–25°, температурный диапазон жизнедеятельности 0–35°C.

4. Холодолобивые (сёмга, кумжа, пелядь, корюшка *Osmerus eperlanus*, налим, голянь обыкновенный, усатый голец) – ВЛТ 25–31°, ОИТ 13–18°, температурный диапазон жизнедеятельности 0–31°C.

Первые три группы представлены видами с высокой степенью эвритермности, рыбы 4-й группы относятся к менее эвритермным. Данная классификация может быть использована уже для экспертной оценки термоадаптационных характеристик пресноводных рыб. С учетом имеющихся данных, полученных другими исследователями, в том числе американскими и канадскими, состав групп может быть несколько расширен (при условии идентичности подбора показателей ВЛТ и ОИТ в летний сезон года для молоди рыб при исходной температуре акклимации 20°C).

Виды, обитающие в регионах Арктики, Антарктики и тропиков, которые обитают в сравнительно узком диапазоне низкой или высокой температуры, естественно, должны быть отнесены к некоторым дополнительным группам по отношению к температурному фактору среды. Однако рассмотрение данного вопроса и его детальный анализ находятся за рамками настоящей работы.

Дж. Магнусон с соавторами (Magnuson et al., 1979) предложил рассматривать температуру водной среды, в которой обитают рыбы, в качестве своеобразного экологического (или термального) ресурса. Окончательно избираемую температуру рыб (среднее значение плюс-минус одно стандартное отклонение, или величина ОИТ $\pm 2^\circ\text{C}$) предложено считать термальной нишей обитания конкретного вида.

Такие термальные ниши, рассчитанные по данным экспериментальных исследований многих авторов, можно расположить по мере возрастания в рамках температурного диапазона жизнедеятельности от 0 °С до 44.1°С (обыкновенный фундулус).

Тем самым могут быть выделены группы рыб, различающиеся по своим температурным предпочтениям при выборе зоны ЭФО в градиенте температуры – холодолюбивые, умеренно теплолюбивые и весьма теплолюбивые (Magnuson et al., 1979). Аналогичные суждения о температуре как экологическом ресурсе и о возможности оценки термальной ниши рыб частично высказаны и в ряде других работ (Hokanson, 1977; Brandt et al., 1980). Такие теоретические подходы заслуживают самого пристального внимания и рассмотрения. По мере накопления экспериментальных данных по ВЛТ, ОИТ и ОТР у различных видов, обитающих в пресных водоемах России и сопредельных стран, анализ и выделение экологических групп рыб может быть более детализирован.

5.3. ОСОБЕННОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРНЫХ КРИТЕРИЕВ ПРИ ЭКСПЕРТНОЙ ОЦЕНКЕ АДАПТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Перечислим, что следует учитывать при экспертной оценке адаптивных возможностей пресноводных рыб к действию температуры и прогнозе рыбохозяйственных показателей в том случае, когда для конкретного вида выявлены определенные количественные температурные критерии жизнедеятельности.

1. Значительные отличия температурных адаптаций у теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб.

Как было показано ранее, с использованием критериев ОТР, ОИТ и ВЛТ выделено несколько групп пресноводных рыб по отношению к температурному фактору среды. Наиболее важный аспект такого разбиения на группы – существование эвритермных теплолюбивых и стенотермных холодолюбивых видов. На основе результатов собственных многолетних экспериментов, а также данных зарубежной литературы рассмотрим критерии ОИТ и ВЛТ у 5 теплолюбивых и 4 холодолюбивых видов рыб, обитающих как в европейской части, так и в других регионах России и сопредельных стран (табл. 25). Температурные характеристики тепло- и холодолюбивых рыб принципиально отличаются и располагаются на разных уровнях общего температурного диапазона жизнедеятельности рыб. Значения температурного оптимума роста при этом практически совпадают со значениями ОИТ у молоди леща, плотвы, серебряного карася, речного окуня и щуки. Подобное совпадение отмечено и у двух видов лососевых рыб

– атлантического лосося и радужной форели. Поскольку экспериментальные данные, характеризующие температурный оптимум роста для корюшки и налима, отсутствуют, приведенные показатели ОТР (Володин, Иванова, 1968) приближительны, и они несколько меньше значений ОИТ у данных видов. Значения ВЛТ, приведенные по показателю ХЛМ, существенно, на 10–15°C, выше у рыб обеих групп. Оптимальные зоны ОТР, ОИТ и ВЛТ у теплолюбивых видов рыб составили 19–30°C, 24–29°C и 35–39°C, занимая температурный диапазон ~20–40°C. В то же время, оптимальные зоны ОТР, ОИТ и ВЛТ у холодолюбивых видов рыб оказались существенно ниже и составили 8–18°C, 12–18°C и 26–30°C соответственно.

Таким образом, температурный диапазон жизнедеятельности указанных, а также, очевидно, и других холодолюбивых видов рыб, ограничен сверху температурой ~30°C. У более взрослых особей теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб разница температурных характеристик сохраняется. Однако абсолютные значения ОТР, ОИТ и ВЛТ будут несколько ниже или, в ряде случаев, существенно ниже уровня этих показателей для молоди исследованных видов рыб (Голованов, 2013).

Таблица 25. Температурные характеристики молоди теплолюбивых и холодолюбивых рыб.

Вид	Оптимум роста, °C	Окончательно избираемая температура, ОИТ, °C	Верхняя летальная температура (ХЛМ), °C
Теплолюбивые			
Карась серебряный	28–30	28–29	38–39
Лещ	24–28	26–27	36–38
Плотва	24–28	24–26	35.5–37
Окунь речной	26	25–26.5	35–36
Щука	19–26	24–24.5	35–36
Холодолюбивые			
Корюшка	~8–13	12–13	26–27
Атлантический лосось	12–18	14–18	28–30
Форель	16–17	14–17	29–30
Налим	~10–16	~12–16	28–30

Примечание: данные приведены по: Володин, Иванова, 1968; Jobling, 1981; Иванова, Лапкин, 1982; Cherry, Cairns, 1982; Алабастер, Ллойд, 1984; Голованов и др., 1997; Атлантический лосось..., 1998; Голованов, Валтонен, 2000; Калюжин, 2003; Голованов, 2013.

Такая обобщенная информация, характеризующая возможности температурной адаптации у холодолюбивых и теплолюбивых рыб, весьма полезна и может быть востребована при экспертной оценке и рыбохозяйственном прогнозе не только для исследованных видов, но и для других видов из аналогичных семейств.

2. Значимость каждого °C и конкретное место на температурной шкале жизнедеятельности рыб.

Наблюдая или оценивая реакции молоди и более взрослых рыб на температуру, всякий раз необходимо отчетливо представлять себе, в каком именно температурном интервале это происходит. Принято считать, что повышение или понижение температуры на несколько, 1–2°C или даже 3–6°C, не сильно сказывается на реакциях или поведении рыб, а также на их физиолого-биохимическом статусе (Хлебович, 1981; Алабастер, Ллойд, 1984). Однако следует учитывать следующее. Во-первых, даже при таком «несущественном» изменении температуры окружающей среды, если оно устойчиво и продолжительно, начинается процесс температурной акклимации. В результате организм рыб подстраивается под изменившиеся условия. Во-вторых, реакция будет различной в зависимости от того, в каких условиях среды находится рыба – оптимальных (центральная часть диапазона существования), незначительно удаленных от оптимума или сублетальных, приближенных к пессимуму. В том случае, когда температура изменяется на несколько °C в условиях, близких к оптимальным, возможно, нет ничего значимого. Организм рыб легко справляется с минимальными нагрузками при изменении температуры среды несколько выше или ниже оптимальной. Обстоятельства меняются в том случае, когда изменение даже на 1–2°C происходит, например, в зоне температуры выше 25–30°C для холодолюбивых или 30–35°C для теплолюбивых видов. Высокая тепловая нагрузка на организм крайне неблагоприятна сама по себе, в этом случае высок экологический риск пребывания в такой температуре.

Аналогичная ситуация возникает и в том случае, когда изменение температуры среды на 1–2°C происходит в зоне температуры ниже 3–6°C. Возникает ситуация, при которой в случае попадания в зону высокой сублетальной температуры возможен летальный исход, а в случае вхождения в зону низкой сублетальной температуры у рыб возможно состояние холодовой комы. Ситуация упрощается в том случае, когда существует возможность избежать область таких значений сублетальной температуры посредством передвижения на другие участки водоема. «Цена» каждого градуса температуры воды, таким образом, существенно вырастает по мере удаления от оптимальной зоны жизнедеятельности и приближения к нижним и верхним границам обитания пресноводных рыб. Далеко не всегда эти рассуждения принимаются во внимание при

оценке термоадаптационных возможностей рыб, тем более, с учетом их возраста и соответствующего сезона года.

3. Возможность существования в зоне низкой и высокой сублетальной температуры в течение непродолжительного времени без последствий.

Рассмотрим, каким может быть уровень температуры, выше которого возникает экологический риск потери жизнеспособности, на примере наиболее распространенных семейств пресноводных рыб – лососевых, сиговых, осетровых, шуковых, окуневых и карповых. С учетом полученных нами данных, характеризующих ХЛМ в летний сезон года при температуре акклимации $\sim 20^{\circ}\text{C}$ (3 глава), можно выделить ряд от менее термоустойчивых к более термоустойчивым: лососевые и сиговые, осетровые и шуковые, окуневые и карповые. Опасным уровнем температуры могут быть признаны следующие: для лососевых и сиговых видов температура выше $\sim 24^{\circ}\text{C}$, для осетровых и шуковых – выше $\sim 28^{\circ}\text{C}$, для окуневых и карповых видов – выше $\sim 32^{\circ}\text{C}$. Уровни могут быть несколько иными, но они верно отражают тенденцию повышения термоустойчивости у данных видов. В том, что эти рассуждения верны, убеждает наша неудачная попытка акклимации сеголетков щуки к температуре 28°C , все рыбы погибли.

Значение ХЛМ у рыб показывает, насколько высокой может быть температурная граница существования рыб при условии медленного нагрева и постепенной акклимации животных. В реальных ситуациях, в условиях естественного водоема и в зоне сброса подогретых вод ГРЭС и АЭС, скорость изменения температуры окружающей среды, безусловно, иная – ориентировочно, от 1 до $10^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ или даже $< 1^{\circ}\text{C}/\text{ч}$. Температурные условия (в нашем случае температура акклимации 20°C) в разные сезоны года в водоемах бореальной зоны также колеблется в широких пределах от 0 до 30°C . Может ли меняться верхняя летальная температура, насколько и до какого предела? Чтобы ответить на этот вопрос, были проведены эксперименты по определению критического термического максимума (переворот) и летальной температуры (прекращение движения жаберных крышек) у трех видов рыб в широком диапазоне температуры акклимации от 4 до 32°C при скорости нагрева воды $8\text{--}10^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ (Капшай, Голованов, 2013).

Для опытов были выбраны самые теплолюбивые виды, обитающие в регионе Верхней Волги, – серебряный карась, сазан (каarp) и вид-вселенец головешка-ротан. У всех исследованных видов отмечен достоверный рост значений КТМ и ЛТ с повышением температуры акклимации от 4 до 32°C (рис. 19). Так, у карася значение КТМ возрастало от 28.5 до 41.4°C , у карпа – от 26.5 до 41.4°C , у головешки-ротана – от 28.9 до 38.8°C . Значения ЛТ превышали показатели КТМ на $0.2\text{--}2.2^{\circ}\text{C}$ и возрастали с 30.0 до 41.7°C у серебряного карася, с 28.3 до 42.0°C у карпа и с 30.9 до 39.1°C у головешки-ротана в том же интервале акклимационной температуры. При одной и той

же температуре акклимации значения КТМ и ЛТ статистически достоверно отличались у каждого вида.

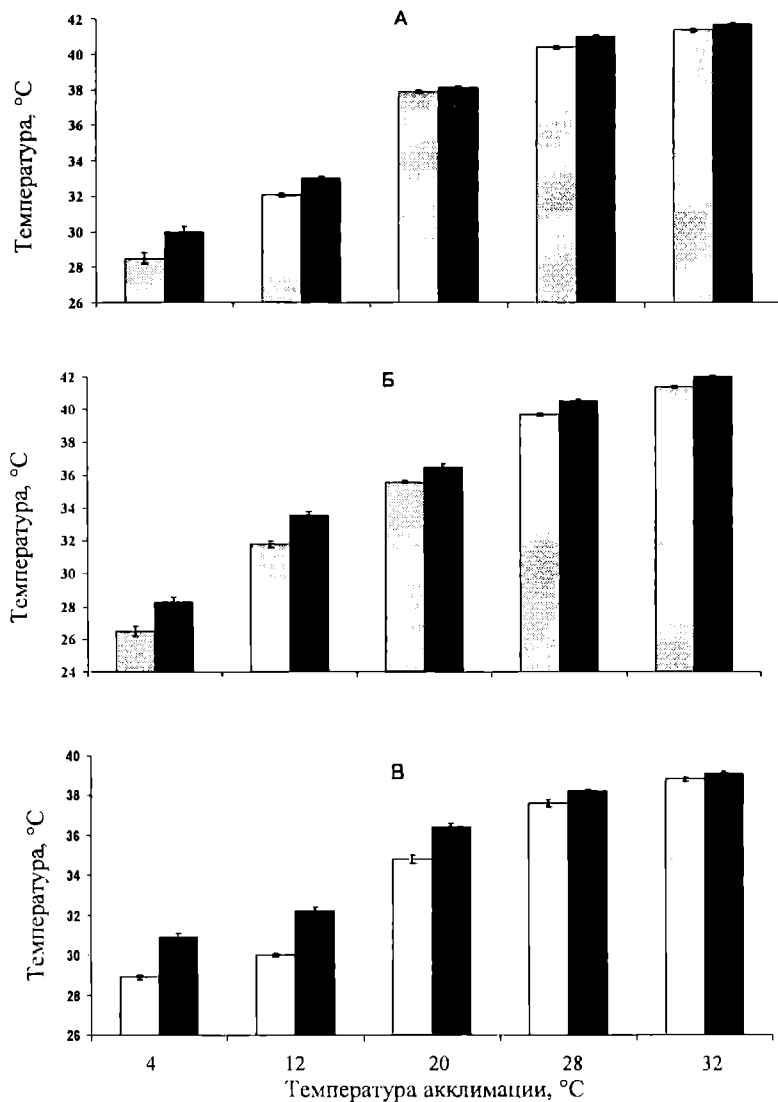


Рис. 19. Значения верхней летальной температуры у серебряного карася (А), карпа (Б) и головешка-ротана (В). (□) – критический термический максимум (КТМ, °C), (■) – летальная температура (ЛТ, °C) при скорости нагрева воды 8–10°C/ч.

Различия в показателях между видами при всех температурах акклимации достоверны ($p < 0.05$), за некоторым исключением. Так, близкие или равные значения КТМ получены у карася и карпа при температуре акклимации 12°C и 32°C (32.1 и 31.8°C, 41.4 и 41.4°C соответственно). При температуре акклимации 20°C отмечены сходные значения ЛТ у карпа и головешки-ротана (36.5 и 36.4°C), а при температуре акклимации 28 и 32°C – у карася и карпа (41.0 и 40.5°C, а также 41.7 и 42.0°C соответственно). Полученные данные хорошо согласуются с результатами более ранних работ по определению уровня КТМ и ЛТ у серебряного карася и карпа в разные сезоны года (Лапкин и др., 1990; Смирнов, Голованов, 2004, 2005; Голованов, Смирнов, 2007; Голованов, 2013). Однако в этих исследованиях диапазон температуры акклимации рыб не превышал летнего уровня в 20°C.

Сравнение значений КТМ и ЛТ показало, что с ростом температуры акклимации разница между ними уменьшается. Так, если разница значения ЛТ и КТМ при температуре акклимации 4°C составляла 1.5°C у карася, 1.8°C у карпа и 2.0°C у головешки-ротана, то при самой высокой температуре акклимации 32°C она составляла соответственно 0.3°C, 0.6°C и 0.3°C. Характерно, что максимальная термоустойчивость при минимальной температуре акклимации 4°C наблюдается у серебряного карася и головешки-ротана (КТМ 28.5 и 28.9°C, ЛТ 30.3 и 30.9°C соответственно). У карпа значения КТМ и ЛТ составили лишь 26.5 и 28.3°C. При самой высокой температуре акклимации 32°C максимум термоустойчивости отмечен уже у карася и карпа (КТМ 41.4°C у обоих видов, ЛТ 41.7 и 42.0°C соответственно). Показатели термоустойчивости у головешки-ротана в данном случае существенно ниже (КТМ 38.8°C, ЛТ 39.1°C).

Таким образом, акклимация к низкой и аномально высокой температуре существенно изменяет верхнюю температурную границу жизнедеятельности самых теплолюбивых видов рыб. При этом карп, очевидно, менее устойчив в зимний, а ротан-головешка – в летний сезон года. В связи с этим возникает вопрос, насколько изменяется уровень ВЛТ при изменении температуры предварительной акклимации на каждый °C. Ранее были получены данные, характеризующих такую зависимость (Beitinger et al., 2000; Смирнов, Голованов, 2004, 2005; Голованов, Смирнов, 2007). Обнаружено, что с повышением температуры акклимации (диапазон от 4 до 20°C) на 1°C у 4-х видов рыб – карп, серебряный карась, речной окунь и плотва – уровень КТМ увеличивался в среднем на ~0.51°C. Степень увеличения КТМ варьирует в зависимости от вида рыб и степени их теплолюбивости. Напомним, что согласно данным Т. Бейтингера и соавторов (Beitinger et al., 2000), наименьшее увеличение КТМ на 0.13°C при повышении температуры

акклимации на 1°C было получено у холодолюбивого американского гольца, а наибольшее на 0.63°C – у теплолюбивого желтого окуня. Среднее увеличение значений КТМ при росте температуры акклимации на 1°C у трех изученных видов рыб (серебряный карась, карп и головешка-ротан) составило 0.43°C (Капшай, Голованов, 2013). Минимум 0.13°C отмечен у головешки-ротана в диапазоне температуры акклимации от 4 до 32°C , максимум 0.72°C – у карпа при увеличении температуры акклимации от 12 до 20°C .

Хронический летальный максимум при низкой скорости нагрева $0.04^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ или $1^{\circ}\text{C}/\text{сутки}$, при которой рыбы постепенно акклимируются к постоянно возрастающему уровню температуры, составляет $38\text{--}39^{\circ}\text{C}$ у серебряного карася, $38\text{--}41^{\circ}\text{C}$ у карпа и $37\text{--}39^{\circ}\text{C}$ у головешки-ротана (Голованов, 2013). Полученные при акклимации к температуре 32°C максимальные значения КТМ и ЛТ у карася (41.4 и 41.7°C), карпа (41.4 и 42.0°C) и головешки-ротана (38.8 и 39.1°C) свидетельствуют о том, что при аномально высокой температуре акклимации, присутствующей в наших опытах, значения КТМ и ЛТ не только близки значениям ХЛМ у данных видов, но и несколько превышают их. Это совпадает с данными авторов, работавших на пресноводных теплолюбивых видах, акклимированных к температуре выше 32°C (Beitinger et al., 2000).

В нашей работе рассмотрены наиболее теплолюбивые виды рыб из обитающих в пресных водах Северо-Запада России. У менее теплолюбивых видов – леща, уклейки, плотвы, речного окуня, обыкновенной щуки – типичных представителей пресных водоемов этого региона России, показатели КТМ и ЛТ при сезонной температуре акклимации на $2\text{--}5^{\circ}\text{C}$ ниже (Голованов, 2009, 2013). У холодолюбивой радужной форели они еще ниже, на $\sim 10\text{--}11^{\circ}\text{C}$ (Голованов, Валтонен, 2000). Вероятно, акклимация этих видов рыб к температуре выше или ниже сезонной также может изменять температурные границы выживаемости рыб.

Полученные результаты характеризуют термоустойчивость и возможность температурной адаптации наиболее теплолюбивых пресноводных видов рыб при действии аномально высокой температуры как в целом по водоему, так и на конкретном биотопе, подвергающемся воздействию подогретых сбросных вод ГРЭ и АЭС. Известно, что аварийные ситуации на ГРЭ и АЭС часто приводят к гибели маточных стад, а также молоди разных видов рыб при воздействии на них сублетальной для конкретного вида температуры (Голованов и др., 2005).

Из вышеприведенного следует, что при высокой температуре акклимации на уровне $\sim 28\text{--}32^{\circ}\text{C}$ значения ВЛТ, определенные методом КТМ – КТМ и ЛТ, вполне сопоставимы со значениями ВЛТ,

полученными методом ХЛМ, т.е. практически характеризуют максимально возможную верхнюю температурную границу жизнедеятельности пресноводных рыб. Несмотря на то, что эти данные получены для самых теплолюбивых видов рыб, они вполне приемлемы и для оценки менее теплолюбивых видов из семейства карповых, а также видов из других семейств – окуневых, шуковых, осетровых, сиговых и лососевых. Просто искомые значения ХЛМ (при температуре акклимации 20°C), КТМ и ЛТ (при температуре акклимации ~28–32°C) будут ниже на несколько °C. При кратковременном или продолжительном нахождении рыб в зоне потенциально опасной температуры важно знать уровень начальной температуры акклимации. При низкой температуре акклимации значения ВЛТ (по всем трем показателям – ХЛМ, КТМ и ЛТ) будут соответственно понижаться, при высокой – повышаться.

В качестве базовых показателей экологической безопасности могут быть использованы упомянутые выше критические уровни температуры для лососевых и сиговых видов – выше ~24°C, для осетровых и шуковых – выше ~28°C, для окуневых и карповых видов – выше ~32°C. Нижний критический уровень для пресноводных рыб в летний, весенний и осенний периоды года может быть оценен как температура на уровне 4°C. При экспертной и прогнозной оценке ответных реакций рыб важно учитывать также время, в течение которого происходит действие повышенной (или пониженной) температуры.

4. Возможность увеличения времени пребывания в оптимальных или близких к оптимальным условиям.

В том случае, когда выращивание рыб происходит в условиях аквакультуры (Иванов и др., 2010; Практическая аквакультура, 2011), существует возможность контролировать температуру водной среды и подстраивать температурный режим выращивания личинок, молоди и взрослых рыб под оптимальные параметры. Становится возможным учитывать возрастные особенности различных видов, их физиолого-биохимический статус, а также сезонные потребности рыб. Возможность такой подстройки стараются использовать, однако происходит это далеко не всегда по целому ряду объективных и необъективных причин. Если в обычном прудовом хозяйстве показатели температуры полностью зависят от внешних условий, то в условиях садкового выращивания, особенно в зоне сбросных подогретых вод ГРЭС и АЭС, появляется возможность использовать тепловую нагрузку на водоем в качестве дополнительного резерва роста и развития рыб.

В условиях естественных водоемов средней полосы России гидрологические и метеорологические условия определяют температурный режим роста, развития, питания и выживания молоди и

взрослых рыб. Поскольку термоадаптационные характеристики пресноводных рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище и его притоках, к настоящему времени изучены достаточно полно, рассмотрим особенности его температурного режима.

Рыбинское водохранилище (58°30' с.ш., 38°20' в.д.) – одно из крупнейших пресноводных искусственных водоемов России. Температурный режим на различных этапах его формирования, начиная с момента заполнения, в течение многих лет является объектом пристального внимания гидрологов, гидротехников, гидробиологов и ихтиологов (Буторин, 1969; Буторин и др. 1975, 1980, 1982; Волга и ее жизнь, 1978; Вологдин, 1994; Ильина, Гордеев, 1980; Литвинов, 1985; Литвинов, Рошупко, 1993; Поддубный, 1971; Рыбинское водохранилище, 1972). Вместе с тем, еще при обсуждении рыбохозяйственной значимости этого водохранилища в отдельности и в качестве составной части Волжско-Камского каскада оценка его термических условий, как потенциальной среды обитания рыб и реализации их температурных требований, даже в достаточно крупных обобщениях была сведена к минимуму или практически отсутствует (Авакян, Поддубный, 1994; Авакян и др., 1987; Гордеев, Ильина, 1978; Вологдин, 1994; Поддубный, 1971; Pavlov, Vilenkin, 1989; Poddubny, Galat, 1995). По нашему мнению, это напрямую было связано с дефицитом конкретных данных, характеризующих термоадаптационные возможности отдельных видов рыб. Кроме того, недостаточно изучены общие закономерности реализации термальных требований особей, популяций и видов в целом в условиях таких специфических водоемов как водохранилища.

Рыбинское водохранилище входит в состав водохранилищ Волжско-Камского каскада. Его суммарная площадь при НПУ 101.81 м составляет 4550 км², площади мелководий – 915 км², общий объем – 25.4 км³, длина – 250, ширина – 70 км, средняя глубина – 5.6 м (Рыбинское водохранилище, 1972). Этот искусственный водоем предоставляет видам рыб – представителям 14-ти различных семейств, из которых подавляющее большинство составляют карповые (20) и окуневые (5), широкий набор разнообразных температурных условий.

Основные элементы гидрологического режима, под влиянием которых формируется сезонная динамика термических характеристик воды, известны достаточно хорошо (Буторин, 1969; Буторин и др. 1975, 1982; Литвинов, Рошупко, 1993). Для водоема характерен замедленный водообмен (коэффициент условного обмена вод равен 1.93). Воды, поступающие из трех основных рек – Волги, Мологи и Шексны, а также из остальных притоков, некоторое время сохраняют свои свойства, представляя собой обособленные водные массы. В результате

последующего смешивания и под воздействием биологических процессов образуется новая водная масса, отличающаяся от исходных.

Весной в результате поступления в водоем талых вод повышение температуры начинается еще подо льдом. Прогрев разных участков неравномерен, а различия между ними сохраняются в течение длительного промежутка времени. Например, самые низкие значения температуры дольше всего регистрируются в Главном плесе. Важно отметить, что весной, когда теплые воды половодья смешиваются с холодными зимними, образуются зоны значительных градиентов температуры, достигающие по вертикали – 1°C на 1 м, а по горизонтали – 1°C на 1 км (Буторин и др., 1982). Как отмечают А.С. Литвинов и В.Ф. Рошупко (1993), на отдельных участках горизонтальный градиент может достигать даже $5\text{--}7^{\circ}\text{C}/\text{км}$. В то же время, скорость прогрева достаточно велика – до 1°C в сутки. Разница температуры воды у дна и на поверхности в Главном плесе составляет 8–10, а иногда 10–15 $^{\circ}\text{C}$ (Буторин и др., 1982; Литвинов, 1985). Только к июню, в результате ветровых перемешиваний, водная масса в целом прогревается до 15–20 $^{\circ}\text{C}$, при этом вертикальная стратификация нарушается.

В ходе *летнего* прогрева воды средняя температура верхнего 2-х метрового слоя достигает 20–23 $^{\circ}\text{C}$ (у дна – 18–22 $^{\circ}\text{C}$, у поверхности – 21–27 $^{\circ}\text{C}$). Как показало при изучении суточных вертикальных миграций леща, летом на отдельных участках водохранилища разность придонных и поверхностных значений температуры может составлять до 9 $^{\circ}\text{C}$ (Малинин и др., 1996). Естественно, что наиболее высокие значения температуры наблюдаются в период с конца июня по первую половину августа, в особенности на мелководьях речных участков и междуречий.

Достаточно резкое *осеннее* понижение температуры, как правило, начинается уже во второй половине августа и происходит со скоростью 5.5–6 $^{\circ}\text{C}$ в месяц (0.2–0.5 $^{\circ}\text{C}/\text{сут}$) – несколько медленнее в Главном плесе и быстрее на мелководьях плесов (Литвинов, Рошупко, 1993; Рутковский, 1963). *Зимой* самые низкие значения температуры отмечены в речных потоках Волги, Мологи и Шексны (ниже 1 $^{\circ}\text{C}$). В то же время, на отдельных участках Главного плеса температура воды у дна иногда превышает 4 $^{\circ}\text{C}$ (Буторин и др., 1982). Пример сезонной динамики хода температуры в открытой части водохранилища приведен в табл. 26.

Очевидно, что в прибрежье (данные по водомерному посту с Брейтово, Моложский плес) температура воды может быть несколько выше по сравнению с открытой частью водохранилища (рис. 20).

Такова общая схематическая картина сезонного хода изменений температуры воды в Рыбинском водохранилище. Авторы отмечают, что в зависимости от гидрометеорологических условий отдельных лет как температурное расслоение вод в водохранилище, так и температурные

Таблица 26. Сезонная динамика температуры воды в Рыбинском водохранилище (по: Литвинов, Рошупко, 1993)

Месяц	Температура, °С			
	поверхностного слоя (1978-1986 гг.)		водной массы (1978-1985 гг.)	
	Средняя	Размах	Средняя	Размах
Май	7.9	4.6–11.8	6.3	1.2–11.1
Июнь	15.4	12.7–19.4	13.8	11.6–16.2
Июль	19.3	18.1–22.3	17.7	15.0–20.7
Август	18.7	17.4–20.5	18.6	17.4–19.7
Сентябрь	12.7	10.5–13.8	13.5	12.2–17.6
Октябрь	6.1	3.8–8.1	7.4	4.5–8.8
Ноябрь	—	—	1.9	0.5–3.6

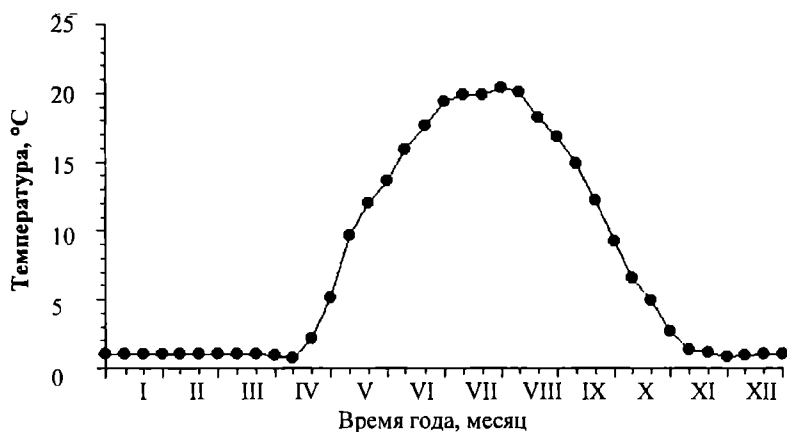


Рис. 20. Сезонная динамика среднедекадных значений температуры воды в прибрежье Рыбинского водохранилища (водомерный пост с. Брейтово, 1967–1981 гг.). По: Литвинов, Рошупко, 1993.

градиенты могут существенно различаться. Тем не менее, приведенные данные достаточно полно характеризуют как амплитуду, так и динамику

температуры, с которой сталкиваются различные виды рыб в течение весны, лета, осени и в начале зимы. Более подробно термический режим водоема в сравнении с другими водохранилищами Волжско-Камского каскада в указанное время и более поздний период рассмотрен в работах А.С. Литвинова и В.Ф. Рошупко (1993), а также А.С. Литвинова и А.В. Законновой (2012).

Наряду с сезонными колебаниями температуры в водохранилищах Волжско-Камского каскада существует отчетливо выраженное многолетнее изменение климата. Так, по данным И.С. Зайцевой (1996), в бассейне Волги с середины 1950-х по 1990 гг. наблюдался достаточно длительный период потепления, который нарушался лишь кратковременными похолоданиями. За эти 35 лет в сравнении с более ранним периодом среднегодовые температуры воды в зоне формирования стока Волги увеличились в среднем на $0.5\text{--}0.7^{\circ}\text{C}$, при этом в 1988–1991 гг. – на 2°C . Также отмечена наибольшая интенсивность повышения температуры в холодный период года, с ноября по март, за последние 20 лет – в среднем на 1°C выше нормы (Зайцева, 1996).

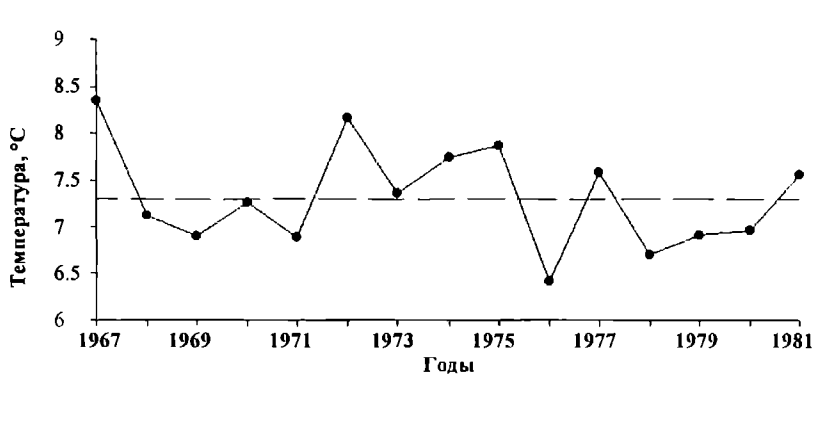


Рис. 21. Среднегодовые значения температуры воды в прибрежье Рыбинского водохранилища (водомерный пост с. Брейтово, 1967–1981 гг.). По: Литвинов, Рошупко, 1993.

Одним из примеров, иллюстрирующих тенденции климатических изменений, может служить ход среднегодовых значений температуры воды (рис. 21). Такие долговременные тренды, возможно, следует учитывать при составлении рыбохозяйственных прогнозов на

длительную перспективу. Тенденция потепления в Рыбинском водохранилище продолжается и по настоящее время (Литвинов, Законнова, 2012). Как видно из приведенных данных, возможный период размножения, роста и развития для рыб Рыбинского водохранилища, как правило, ограничен промежутком времени с конца апреля – мая и до октября. Температура водных масс, очевидно, не превышает уровень в 20–24°C, при этом такие значения достигаются только в самые теплые месяцы, иногда в конце июня, июле или начале августа. Несмотря на достаточно жесткий температурный режим, в Рыбинском водохранилище отмечен вполне устойчивый, нормальный рост и развитие многих видов карповых, окуневых и других видов рыб.

Во многом урожайность поколений и динамику численности основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища определяют уровень и температурный режимы (Буторин и др., 1975; Гордеев, Ильина, 1978; Ильина, Гордеев, 1980; Герасимов, Поддубный, 1999; Герасимов, 2010). Однако, по мнению Ю.В. Герасимова с соавторами, начиная с середины 1990-х гг. высокая промысловая нагрузка начала сказываться на величине запасов (Герасимов и др., 2013). Авторы данной публикации, анализируя уловы рыб в Рыбинском водохранилище за период с 1950 по 2010 г., делают следующий вывод. «В течение всего исследуемого многолетнего периода запасы леща, судака и щуки в Рыбинском водохранилище имеют устойчивую тенденцию к снижению, обусловленную в первую очередь промысловой нагрузкой. Зарегистрированные изменения в популяционных показателях данных видов свидетельствуют о процессе омоложения их популяций, при этом у судака и щуки он менее выражен, чем у леща. Причина в том, что у указанных видов высокую коммерческую ценность имеют и неполовозрелые особи, что приводит к их массовому отлову уже в возрасте 2+–3+. Менее ценные виды рыб – плотва и синец используются промыслом с меньшей интенсивностью, что и приводит к накоплению в их популяциях особей старшего возраста. Снижение промысловых уловов этих видов обусловлено, прежде всего, переориентацией промысла на более ценные виды, а не снижением их запасов» (Герасимов и др., 2013).

С точки зрения температуры как экологического фактора, а также исходя из термоадаптационных критериев, в воспроизводстве рыбных запасов Рыбинского водохранилища и других верхневолжских водохранилищ важно следующее. Во-первых, благоприятный температурный режим во время нереста всех видов рыб в конце апреля и мае, в особенности указанных выше основных промысловых – леща, судака и щуки, а также плотвы, синца и окуня. Для этого необходимо постепенное устойчивое повышение температуры после нереста, без

кратковременных похолоданий и задержек. Во-вторых, в течение продукционного сезона, с середины мая и по начало октября, необходим более высокий уровень температуры по сравнению с многолетними средними значениями. Это позволяет популяциям рыб для более эффективного массонакопления набирать большее количество градусо-дней. Такие годы иногда случаются. В-третьих, при этом важна не просто температура сама по себе, а большее количество дней с температурой выше 14°C , когда эффективность роста, питания и развития этих видов рыб существенно выше. Это имеет особое значение для молоди рыб на первом, стартовом году ее жизни и последующей зимовки.

Как видно из табл. 26 и рис. 20, количество таких дней в сезонном жизненном цикле рыб относительно невелико. В лучшие по температуре годы оно составляет не более чем 120–150 суток, что, по мнению А.Ф. Карпевич (Карпевич, 1992), слишком мало в сравнении с южными популяциями этих же видов. Судя по имеющимся термоадаптационным критериям, повышение температуры по крайней мере до уровня $20\text{--}26^{\circ}\text{C}$ следует считать эффективным, особенно для молоди рыб. Высокие значения температуры воды в жаркое лето 2010 г. на уровне $28\text{--}32^{\circ}\text{C}$, а на русле и особенно в прибрежье на мелководьях еще выше, можно считать артефактом.

К сожалению, экспериментальных работ, оценивающих продуктивность и биоэнергетические возможности пресноводных рыб России, явно недостаточно. Анализ продукционных возможностей основных промысловых видов рыб, обитающих в пресных водоемах России, с точки зрения температурного фактора и уже существующих термоадаптационных критериев, будет, несомненно, полезен и актуален.

5. Количество градусо-дней или сумма тепла, получаемого за период роста.

Настоящий аспект особо важен при прогнозе и оценке запасов рыб. Здесь следует принять во внимание два момента. Во-первых, высказанное А.Ф. Карпевич (1992) предположение о биологической потенции рыб, связанной с местом каждой популяции в ареале данного вида: «Потенциальные возможности роста рыб определяются суммой тепла, получаемой за год (в особенности за период нагула)». Реализация видом потенциальной возможности массонакопления в северных, центральных (не более 15%) и южных (до 80%) частях ареала отличается в несколько раз. То есть, в южной части ареала рыбы получают возможность более длительного обитания в температурных условиях, способствующих росту и массонакоплению. Во-вторых, способность молоди некоторых весьма теплолюбивых видов, например, сазана (карпа), серебряного и золотого карасей, в экспериментальных термоградиентных условиях во все сезоны года избирать высокий уровень ОИТ – более 25°C , соответствующий

значению ЭФО (Поддубный и др., 1978; Лапкин и др., 1981; Голованов, 1984, 1996а, 2013). То есть, существуют виды, для которых всесезонное пребывание в оптимальных или эффективных для роста условиях температуры, вполне возможно, по крайней мере, для молоди указанных видов. Очевидно, что для рыб важно не только жить в условиях, приближенных к оптимальным, но и использовать с наибольшей эффективностью весь интервал температуры, в котором происходит активный рост, питания и развития (Голованов, 2010б, 2011, 2013). Это наблюдается в тех случаях, когда увеличивается время пребывания рыб в термоградиентных условиях, где молодь и взрослые рыбы самопроизвольно выбирают зону ОИТ, соответствующую значению ЭФО.

Более подробно предположение А.Ф. Карпевич (1992) было развито А.А. Яржомбеком (2011) на примере рыб, обитающих в тропиках и в условиях России. Изменение температуры в различных водоемах зависит в первую очередь от географической широты местности. В северных широтах диапазон годовых колебаний температуры не превышает 12°C, в бореальной области он достигает 25–30°C. В то же время в тропической области диапазон сезонных колебаний температуры сравнительно узок, ~28–33°C. С учетом этого, «вегетационный период» или период продуктивного роста рыб имеет продолжительность от 100 суток в средней полосе до 180 суток в южных регионах России. Такие теплолюбивые объекты прудового рыбоводства, как карп, серебряный карась, амур и толстолобики, в тропиках (Куба и Вьетнам) находятся в оптимальных температурных условиях роста в несколько раз дольше. А.А. Яржомбек (2011) констатирует: «Годовик карпа на Кубе или во Вьетнаме проживает в год как бы 3–4 «наших» года и к тому же при более близкой к оптимальной температуре, чем у себя на родине».

Иллюстрацией к этому служат данные по температурному режиму водоемов Вьетнама, Руанды, юга России и р. Амура (рис. 22), а также значения средней многолетней температуры воды и воздуха в прудовых хозяйствах Краснодарского края (табл. 27.) (Справочные материалы, 2007; Шаговский, 1998). Дан сравнительный анализ температуры в районе естественного обитания и прудового выращивания растительноядных рыб амурского комплекса – толстолобики и амура. Рост этих видов в р. Амур происходит в течение ~4 месяцев, с июня по сентябрь), в южных районах России до 6 месяцев (около 180 суток).

В то же время в тропической Руанде рост рыб продолжается круглый год, а во Вьетнаме в летние месяцы температура воды может даже превышать оптимальные значения. Поскольку температура активного роста растительноядных видов рыб превышает уровень 14°C, аналогично теплолюбивым карповым, окуневым и щуковым видам рыб

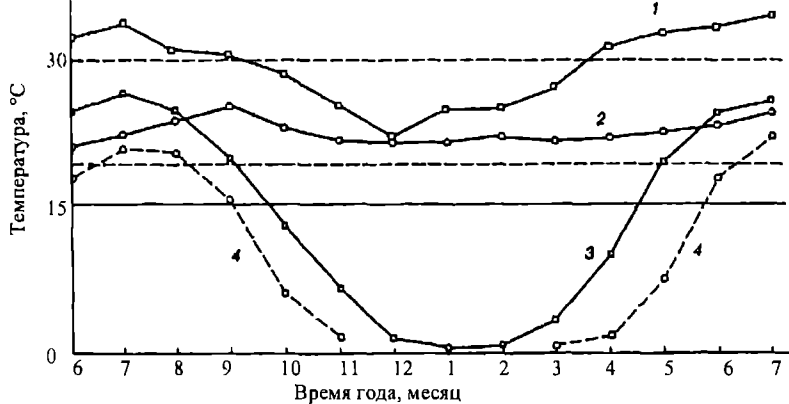


Рис. 22. Годовой ход температуры воды в водоемах Вьетнама (1), Руанды (2), на юге России (3) и в р. Амур (4); (—) — минимальный уровень “активных температур”, (---) — температурный оптимум для роста рыб (по: Яржомбек, 2011; Справочные материалы, 2007; И. Ктамуханг, 1992).

Таблица 27. Средняя многолетняя температура воды и воздуха в прудовых хозяйствах Краснодарского края (по: Шаговский, 1998);
цит. по: Справочные материалы, 2007 и Яржомбек, 2011).

Месяцы	Температура, °С	
	Воздуха	воды
Январь	−3.3	1.4
Февраль	−3.0	1.8
Март	5.8	4.4
Апрель	15.7	10.6
Май	22.8	16.6
Июнь	23.5	21.3
Июль	24.9	24.8
Август	24.7	23.7
Сентябрь	21.1	18.4
Октябрь	15.4	15.5
Ноябрь	9.0	6.3
Декабрь	−2.7	2.7
Средняя годовая	12.8	12.3

(Голованов, 2013), в условиях Краснодарского края эффективный рост этих видов, а также карпа и карася, может продолжаться по крайней мере 6 месяцев (Яржомбек, 2011).

Для сравнения отметим, что средняя многолетняя годовая температура воды в Рыбинском водохранилище находится на уровне 7.5°C (Зайцева, 1996), что на 5°C ниже, чем в водоемах Краснодарского края 12.3°C.

Понятие «градусо-дни» достаточно широко применяется в рыбоводной практике, и сравнительно реже – при прогнозировании и оценке рыбных запасов в естественных пресных водоемах. Вместе с тем, как показывает вышесказанное, оно может быть весьма полезно для экспертных заключений.

6. Возможность эффективного роста и развития в раннем онтогенезе (личинки и мальки).

Сравнительно давно многими исследователями было замечено, что для успешного роста, питания и развития личинкам и сеголеткам рыб необходимо постепенное повышение температуры воды (Дрягин, 1949; Резниченко, Гулидов, 1978; Ильина, Гордеев, 1980; Голованов и др., 1997 и др.). Кратковременные понижения температуры воды после нереста или отсутствие постепенного повышения температуры воды неблагоприятно сказываются на развитии личинок. Оптимальная температура роста сеголетков рыб, как было показано ранее, или равна, или, что бывает чаще, несколько превышает оптимальную температуру эмбриогенеза рыб (Голованов и др., 1997). Если это условие не соблюдается, возможны резкое ухудшение роста, приостановка питания и меньшая выживаемость молоди рыб. Поэтому остановимся на нем подробнее.

Известно, что сеголетки в возрасте 2–3 мес. и старше, а также более взрослые особи активно избирают более высокую температуру в условиях температурного градиента (Голованов, 1984, 1996а). Исследований терморегуляционного поведения личинок и ранней молоди существенно меньше. Так, в кратковременных опытах были определены значения избираемой температуры для личинок налима (Европейцева, 1944) и некоторых осетровых р. Кура (Касимов, 1963). Существуют краткие данные о температурном выборе личинок жёлтого американского окуня (Ross et al., 1977) и реакциях личинок атлантического лосося в градиенте температуры (Peterson, Metcalfe, 1979). Результаты, полученные в краткосрочных опытах, малочисленны и противоречивы. С одной стороны, они подтверждают вывод о том, что значения избираемой температуры в процессе развития рыб постепенно увеличиваются (Лапкин и др., 1981; Голованов, 1996а). Так, в

непродолжительных (30–40 мин) опытах было показано, что избираемая температура у жереха *Aspius aspius*, кутума *Rutilus frisii kutum*, воблы *Rutilus rutilus caspicus*, белого амура *Ctenopharyngodon idella* и пёстрого толстолобика *Aristichthys nobilis* в период с 1-х по 45-е сут. после вылупления постепенно повышается. У личинок воблы в возрасте 1, 25 и 45 сут. значения избираемой температуры составляют соответственно 8.6, 17.4 и 20.6°C. У личинок кутума с 1-х по 30-е сут. развития этот показатель также возрастает с 8.3 до 22.6°C (Рзаев, 1972). В то же время результаты других исследователей показывают, что избираемая температура у личинок рыб по мере их развития остаётся постоянной. Так, у личинок сиговых – чудского сига *Coregonus lavaretus maraenoides* и рипуса *C. albula ladogensis* – она не изменяется на протяжении первых трёх недель развития (Шкорбатов, 1966). Молодь калифорнийской атерины *Leuresthes sardine* постоянно выбирает один и тот же диапазон температуры в течение первых 25–160 дней жизни (Reynolds, Thomson, 1974).

Как известно, краткосрочные опыты позволяют определять только диапазон избираемой температуры, значения которой могут существенно отличаться от таковых, установленных в более длительных опытах. Только продолжительные многодневные эксперименты позволяют оценивать величину ОИТ температуры и получать полную картину термоизбирания рыб (Лапкин и др., 1979; Голованов, 1996а; Свирский, 1996). Сведения о температурном избирании личинок рыб в длительных, продолжающихся более 5–10 сут., опытах в литературе практически отсутствовали. В связи с этим, зависимость, наблюдаемая в естественных водоемах (постепенный рост температуры воды после нереста, благоприятный для личинок) была смоделирована в экспериментальных термоградиентных условиях (рис. 23). Определяли избираемые и окончательно избираемые значения температуры у личинок и молоди плотвы в процессе длительных (16 суток) экспериментов в термоградиентных условиях (Голованов, Смирнов, 2011).

Опыт начинали с посадки личинок в возрасте 11–12 суток в отсек термоградиентных установок, в котором температура соответствовала температуре их содержания в аквариуме. В обоих экспериментах личинки по уровню морфологического развития соответствовала этапу D₁ (Коблицкая, 1981). Личинок кормили живым зоопланктоном 2 раза в сутки *ad libitum*, а корм вносили в те отсеки, где они находились. Он полностью выедался в течение 2 ч. К концу эксперимента возраст особей соответствовал этапу развития F (Коблицкая, 1981).

Эксперимент 1 (трехканальный 1.5-метровый горизонтальный термоградиент). После посадки в отсек с температурой 21°C личинки начинали обследование смежных отсеков с более холодной и тёплой

водой, плавающая стайкой в толще воды. Затем они постепенно перемещались в отсеки с более высокой температурой, продемонстрировав универсальную для большинства биологических

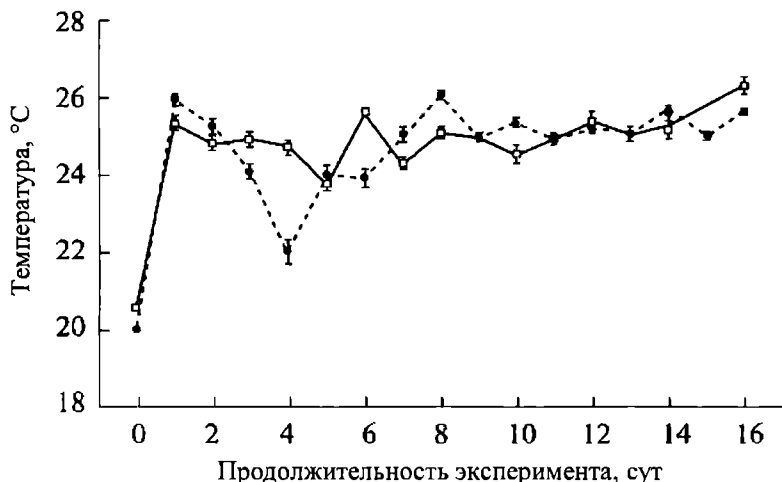


Рис. 23. Динамика температуры, избираемой ранней молодью плотвы *Rutilus rutilus* в возрасте 11–28 сут. после вылупления. Эксперимент: (●) – 1, (□) – 2.

объектов адаптационную реакцию, называемую «избыточным реагированием», или «овершутом» (Лапкин и др., 1979; Свирский, 1996; Озернюк, 2000а). В течение первых 2 ч после посадки около 50% личинок перешли в отсек с температурой около 25°C, а спустя 24 ч около 90% особей переместились в отсеки с температурой 25°C и выше. Максимальное значение ИТ в течение фазы избыточного реагирования составило 25.3°C (2-е сутки опыта). В последующем избираемая среднесуточная температура снизилась на 0.6°C и оставалась в течение первых 3–5 сут. на уровне $\approx 24.7^\circ\text{C}$. С 4-х по 8-е сут. опыта среднесуточные значения ИТ колебались от 23.8 до 25.8°C, а с 8-х по 16-е – от $24.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ до $26.4 \pm 0.2^\circ\text{C}$, составив в среднем $25.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Значения ОИТ для личинок плотвы в возрасте 10–27 сут в данном опыте равны $25.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$.

Эксперимент 2 (3-х метровый горизонтальный термоградиент). Как и в опытах на первой установке, личинки после посадки обследовали смежные отсеки с более холодной и тёплой водой, плавая стайкой в толще воды, а затем начинали продвижение вверх по градиенту температуры (избыточное реагирование), но несколько медленнее. Через

2 ч после посадки в отсек с температурой 20°C особи распределялись в диапазоне температуры 18–27°C: 46% личинок располагались в отсеках с температурой $\leq 20^\circ\text{C}$ и 54% – с более высокой температурой. Через 24 ч наблюдений личинки встречались при температуре от 22.5 до 27.0°C, при этом 88% из них находились в отсеках с температурой 24.5°C и выше. Средние значения ИТ в 1-е сутки составили $25.9 \pm 0.2^\circ\text{C}$. Как и в первом эксперименте, личинки старались как можно быстрее уходить из последнего отсека с высокой температурой (30–31°C). В последующие дни среднесуточные значения ИТ постепенно снижались и достигли 22°C на 4-е сутки опыта. Далее в течение нескольких суток происходило медленное повышение ИТ до уровня $26.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ и её стабилизация (с незначительными колебаниями) после 9-х сут. эксперимента в интервале 25.0–25.7°C (в среднем $25.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$). Таким образом, среднюю конечную избираемую температуру для личинок плотвы в возрасте 11–28 сут. можно считать равной $25.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$.

Как известно, оптимальный для нереста плотвы диапазон температуры находится в интервале 10–20°C (Голованов и др., 1997), а температурный оптимум для развития её икры составляет 13–14°C (Резниченко и др., 1962). Так как места нереста плотвы обычно находятся в прибрежье, то, следуя сезонному росту температуры в апреле-мае, икра и вылупившиеся личинки, неспособные к активному перемещению, нагреваются вместе с окружающей их водой. По мере того, как личинки становятся способными к самостоятельному передвижению, они получают возможность перемещаться в биотопы с более высокой температурой.

Известно, что максимальные значения ОИТ у сеголетков плотвы в возрасте 4 мес. составляют 26.5°C (Лалкин и др., 1981; Голованов, 1996а; Голованов и др., 1997), у годовиков – 26.8°C (Van Dijk et al., 2002). Сравнительно высокий показатель, полученный для годовиков плотвы, по-видимому, обусловлен высокой температурой предварительной акклимации рыб в этих опытах – 28°C. По нашим данным, ОИТ годовиков плотвы из Рыбинского водохранилища, акклимированных к температуре 20°C, равна 26.0°C (Голованов, 1996а; Голованов и др., 1997). Установленные для личинок плотвы значения ОИТ 25.1°C ниже, чем у 4-месячных особей и годовиков, но все эти значения находятся в оптимальном для роста данного вида диапазоне температуры: 23–26°C – для плотвы Рыбинского водохранилища (Голованов и др., 1997), 20–27°C – для плотвы оз. Мугелзее (Германия) (Van Dijk et al., 2002).

Каким образом тенденция к выбору более тёплых вод может отразиться на выживании и эффективности роста личинок и мальков карповых видов рыб, видно из следующего примера. Для Рыбинского

водохранилища весной, в мае-июне, характерны кратковременные периоды (до 1–3 недель) понижения температуры воды, которые отрицательно сказываются на выживании молоди рыб (Голованов и др., 1997). В такие периоды сокращается количество пищевых организмов (мелкие формы зоопланктона), снижается интенсивность обменных процессов у молоди, а при значениях температуры ниже 15°C оптимальные условия для развития молоди в водоёме отсутствуют. Полученные нами экспериментальные данные показывают, что низкие значения температуры воды (менее 15°C) находятся за пределами зоны, которую избирает ранняя молодь плотвы.

Таким образом, установлено, что в термоградиентной среде личинки и ранние мальки плотвы способны выбирать оптимальные для существования температурные условия (Голованов, Смирнов, 2011). Относительно высокие значения избираемой и верхней летальной температуры позволяют молоди задерживаться в интенсивно прогреваемом мелководном прибрежье, где существуют благоприятные условия для откорма и защиты от хищников (Герасимов, Столбунов, 2007). Высокая температура, повышенное содержание кислорода и обилие пищи в прибрежье обеспечивают быстрый рост молоди, что является необходимым условием для успешного выживания, формирования высокой численности и успешной первой зимовки.

Повышение эффективности роста и развития в раннем онтогенезе рыб посредством некоторого увеличения температуры окружающей среды, очевидно, общая закономерность, присущая не только теплолюбивым (Голованов, 2010б, 2011, 2013; Голованов, Смирнов, 2011), но и холоднолюбивым видам рыб, независимо от времени их нереста (Голованов, Валтонен, 2000).

7. Условия роста пресноводных рыб (постоянные неоптимальные или оптимальные, астатичные, градиентные).

Создать оптимальные условия для роста и развития рыб, с учетом их возраста и сезона года, физиолого-биохимических особенностей и видовой специфики, при экономичном расходе потребляемого корма, с учетом других факторов среды, а также особенностей поведения рыб и т.п., достаточно сложно. Чаще всего условия выращивания рыб в контролируемых условиях аквакультуры, а также прудовых хозяйствах, оптимальны лишь частично. В лабораторном эксперименте удастся почти полностью контролировать параметры среды, добиваясь так называемых оптимальных условий роста и развития. Вместе с тем, многолетние исследования научной школы А.С. Константинова показали, что между ростом в постоянно оптимальных условиях, ростом в условиях астатичности температурного фактора и ростом в термоградиентной среде существует строго определенная зависимость (Константинов, 1988,

1993; Константинов, Зданович, 1985, 1986, 1993, 1996; Константинов, Шолохов, 1990; Константинов и др., 1987, 1989, 1991, 2005).

Установлено, что можно продуктивно выращивать рыбу в постоянно оптимальных условиях, однако при колебаниях факторов среды, в том числе и температуры, эффективность роста несколько возрастает. Данный вопрос был подробно рассмотрен А.С. Константиновым с соавторами на молоди 12 видов рыб. При этом в качестве экологического фактора применялась не только температура, но и освещенность, pH, содержание кислорода и другие факторы. Если сравнивать рост и развитие рыб, а также их эффективность в астатичных условиях среды с ростом в термоградиентной среде, то максимальные значения показателей наблюдаются в градиентных условиях, как это было показано на примере молоди русского осетра (Константинов и др., 1991) (табл. 28).

Выращивание молоди осетра в стационарных оптимальных или близких к оптимальным режимам температуры при 19, 21, 23, 25, 27 и 29°C дает наилучшие результаты при температуре 25°C – удельная скорость роста составил 0.8% и средняя конечная масса тела 1.6 г при начальной массе 0.08 г. Все другие режимы, синусоидальный с периодом 6 ч, ежесуточное повышение или понижение температуры в переменных режимах, чередование температуры каждые 12 ч в определенных режимах позволяли в отдельных случаях получить лучшие результаты. Так, например, при чередовании температуры каждые 12 ч в режиме 21°C – 25°C – 21°C была достигнута удельная скорость роста 12.8% и конечная масса тела 2.8 г. Однако максимальные результаты показаны у рыб, которые содержались в термоградиентном лотке в диапазоне температуры от 19 до 29°C и самопроизвольно выбирали те или иные участки установки. Удельная скорость роста у молоди осетра в таких условиях оказалась равной 14.0%, а конечная масса тела достигла 4.1 г.

Также лучше в термоградиентных условиях росла молодь карпа (увеличение по массе в 1.6 раза по сравнению с карпом из стационарных оптимальных условий) и тиляпии (увеличение в 1.2 раза). По мнению авторов, астатичность температурных условий не только ускоряет рост, но и оптимизирует энергетику рыб, повышает эффективность конвертирования пищи и жизнестойкость молоди.

В динамичных условиях температуры изменяются и показатели физиологического состояния рыб: повышается количество гемоглобина в крови, молодь более устойчива к снижению содержания кислорода в воде. Все эти показатели максимальны у рыб из условий термоградиентных лотков. В том случае, когда применяют методы интенсивного выращивания рыб (в садках, бассейнах, замкнутых

рециркуляционных системах), такие подходы крайне продуктивны. В перспективе они позволят обеспечивать стойкий экономический эффект

Таблица 28. Показатели роста и энергетики молоди русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* в разных температурных условиях (по Константинов и др., 1991)

Температурный режим	Параметры режима, °С	Удельная скорость роста, %	Средняя конечная масса, г
Стационарный	19	9.8	1.3.
	21	9.5	1.2
	23	10.1	1.4
	25	10.8	1.6
	27	9.9	1.3
	29	7.7	0.7
Синусоидальный с периодом 6 ч	23 ± 3	11.0	1.8
	23 ± 4	11.1	2.0
	25 ± 2	11.0	1.8
Ежесуточное повышение температуры в течение 2 ч	21–25–21	11.7	2.2
	21–26–21	9.7	1.2
	21–27–21	9.1	1.0
Ежесуточное понижение температуры в течение 2 ч	21–25–21	9.7	1.2
	21–26–21	10.6	1.6
	21–27–21	10.1	1.3
Чередование температуры каждые 12 ч	19–23–19	10.0	1.3
	19–24–19	9.1	1.0
	20–24–20	11.2	2.1
	20–25–20	11.9	2.4
	21–25–21	12.8	2.8
	21–26–21	9.3	1.1
Термоградиентный лоток	19–29	14.0	4.1

Примечание: начальная масса тела рыб составила 0.08 г; различия средних показателей в стационарных и эквивалентных им по сумме тепла перемешанных режимах достоверны при $p < 0.01$.

за счет уменьшения затрат кормов, высокой выживаемости и большей скорости роста рыб (Зданович, Пушкарь, 2008). При этом технически проще использовать астатические режимы температуры, нежели термоградиентные условия. Хотя технологии, основанные на применении метода наиболее эффективного выращивания рыб в градиенте температуры, уже существуют (Bugrov, 1996; Бугров, 2005а, б).

8. Взаимодействие двух основных факторов – температурного и трофического, формирующих показатели роста, развития и продуктивности рыб.

В то время как температура – один из важнейших абиотических факторов среды, трофический фактор – один из самых главных биотических факторов. Трудно представить себе оптимальный рост, развитие, размножение и осуществление всех жизненных функций без достаточной обеспеченности кормом. Хорошо известно, что отсутствие кормовых ресурсов существенно изменяет метаболизм и все поведенческие реакции рыб. Вопросам экологии питания рыб, в том числе в температурной неоднородности окружающей среды, посвящено огромное количество публикаций и обобщений (Ивлев, 1977; Михеев, 2001, 2006; Михеев и др., 2010; Герасимов, 2010, 2012 и др.). Питание, усвоение корма, перевариваемость, пищевые реакции пресноводных рыб, обитающих в широком диапазоне температуры среды, различны при высокой и низкой температуре, а также изменяются в разной степени при нагреве или охлаждении воды. Поведение сытой и голодной молоди рыб в термоградиентной среде позволяет четко оценить их физиологическое состояние при отсутствии корма.

Трофический фактор является одним из основных, среди определяющих выбор оптимальных условий у рыб в термоградиентной среде. Наличие или отсутствие корма существенно модифицирует реакцию термоизбирания молоди рыб в различные сезоны года, что приводит к изменению биотопов обитания в пределах температурного диапазона жизнедеятельности.

Экологический эффект голодания до 80-и суток у молоди различных видов рыб подробно изучен В.С. Ивлевым (1977). Были показаны видовые и возрастные различия в протекании процесса голодания, а также его влияние на действие отдельных биологических факторов. В целом отмечено, что голодание в большой степени определяет характер и интенсивность экологических реакций рыб. Вместе с тем, единой точки зрения на то, как влияет непродолжительное и продолжительное голодание на реакции рыб в термоградиенте среды, не существует (Javaid, Anderson, 1967b; Mac, 1985; Boltz et al., 1987; Сви́рский, Голованов, 1991, 1999; Голованов, 1996а, 2013; Голованов, Базаров.

2012). У некоторых видов рыб существенного изменения уровня окончательно избираемой температуры не отмечено, у других видов наблюдаются разнонаправленные реакции. При этом многие опыты проведены при непродолжительном пребывании молоди в термоградиентных условиях (минуты-часы), что не позволяет полноценно оценить степень влияния голодания на реакции термоизбирания.

Общая картина того, что происходит в термоградиентной среде у молоди рыб при отсутствии корма, представлена на рис. 24, иллюстрирующем реакцию выбора ИТ и ОИТ у молоди леща, плотвы и окуня в летний период времени. В условиях переменного режима кормления 14-суточное голодание существенно модифицирует поведение и распределение молоди карповых и окуневых видов рыб в термоградиенте. В летний сезон отсутствие корма вызывало расширение диапазона ИТ на 10–13°C у сеголетков леща и плотвы (с 26 до 14°C). При этом средние значения ИТ у голодных рыб были на 4.8°C ниже, чем у сытых. Сеголетки окуня более устойчивы к голоданию, уровень ИТ у них снижался лишь на 1.2°C. Возобновление кормления практически сразу приводило к повышению уровня ИТ, при этом у окуня и плотвы он достигал исходного уровня.

Влияние более продолжительного периода голодания на термоизбирание изучали на примере молоди леща в летний период. Поведение как сытых (контроль), так и голодных (опыт) особей, размещенных одновременно в двух каналах одной и той же установки в течение первых 8-и суток практически не отличалось (Рис. 25).

Все рыбы, помещенные в термоградиентные условия, на 3-и сутки ушли в более теплые отсеки градиента, и на протяжении последующих 5-и суток – в зону с температурой 28.1–30.8°C (сытые) и 29.6–29.9°C (голодные). Следует отметить тот факт, что реакция выбора ОИТ, т.е. зоны ЭФО (Jobling, 1981; Golovanov, 2006; Голованов и др., 2012; Голованов, 2013) проявляется в одинаковой степени и у сытых рыб, и у особей на начальной стадии голодания. Только после 8-дневного голодания обнаружена тенденция к уходу из области ОИТ 29.7°C в более холодные участки температурного градиента. В течение 15-и суток после выбора зоны ОИТ, величина ИТ у голодных особей постепенно снизилась до 15.3°C. При этом, если в период с 8-го по 24-й дни голодания значения ИТ неуклонно понижались, то с 24-х по 31-е сутки они то снижались, то повышались (до 22.3°C). После этого, с 32-го по 42-ой дни голодания величина ИТ снова уменьшилась до 15–16°C. На 43-и сутки эксперимента рыбам начали давать корм и они в течение первых же суток переместились в отсек с температурой 23.7°C, а затем в течение 5-и дней кормления (на 48-е сутки эксперимента) достигли температуры

27.7°C. На седьмые сутки кормления величина ИТ снизилась до 23,7°C, но затем до конца эксперимента оставалась в пределах значений

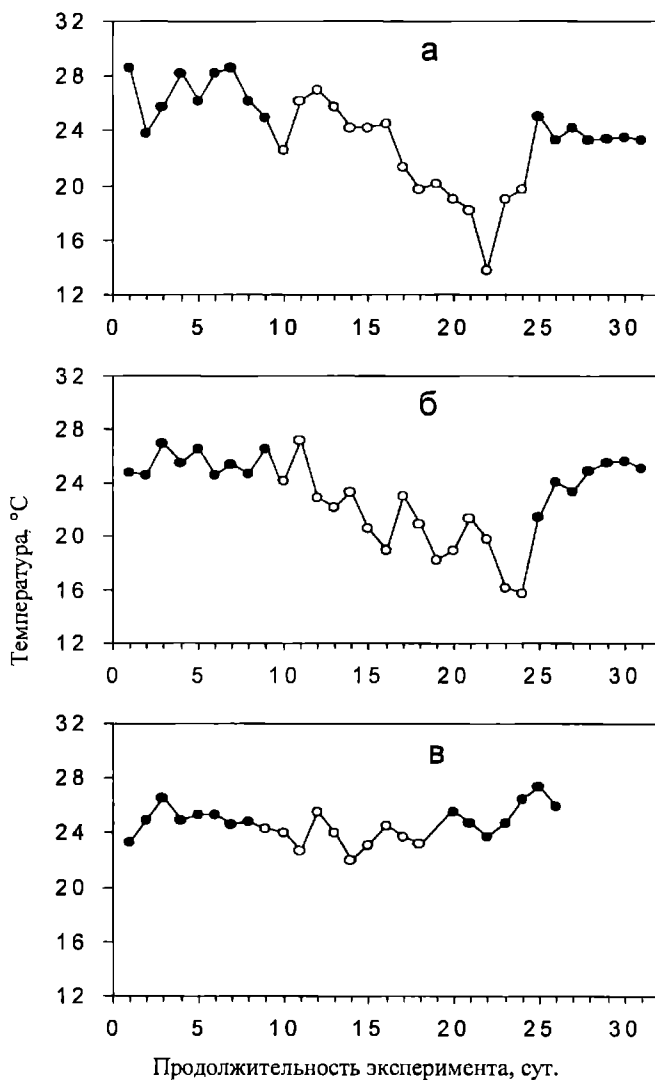


Рис. 24. Среднесуточная избираемая температура у молоди леща *Abramis brama* (а), плотвы *Rutilus rutilus* (б) и окуня *Perca fluviatilis* (в) в летний период при разном режиме кормления: (●) – олигохеты и дафнии, (○) – корм отсутствует.



Рис. 25. Среднесуточная избираемая температура ($^{\circ}\text{C}$) у молоди леща *Abramis brama* контрольной (а) и опытной (б) групп в летний период. 1 – корм отсутствует, 2 – рыб кормили два раза в сутки.

температуры от 25 до 26.7°C . Уровень ОИТ за весь период голодания составил 15.5°C , за период кормления, последующий за голоданием – 26.1°C . Физиологическое состояние рыб (степень накормленности) существенно влияло на характер и динамику реакции. Если в начале эксперимента как сытые, так и голодные рыбы (коэффициент упитанности по Фультону 1.56) избирали зону ОИТ на уровне $29\text{--}30^{\circ}\text{C}$, то после голодания в течение 43 -х суток и возобновления кормления (коэффициент упитанности по Фультону 1.15) соответствующий уровень был ниже на $\sim 4^{\circ}\text{C}$. Общий интервал ИТ у сытых особей был уже, а у голодных шире, что можно трактовать как поиск пищи даже в неблагоприятных температурных условиях и расширение зоны обитания при наличии температурной неоднородности среды.

Подобные термоградиентные опыты представляют своего рода экологическую модель, позволяющую моделировать и количественно определять ответную реакцию рыб на действие такого биотического

фактора, как голодание (Ивлев, 1977). Еще более интересные результаты получаются при изучении сезонных циклов голодания у карповых видов рыб. Некоторые из них будут приведены ниже при обсуждении сезонных особенностей роста, развития, поведения и функционирования рыб.

Таким образом, отсутствие корма в термоградиентной среде приводит к резкому расширению диапазона избираемой температуры у некоторых видов (лещ, плотва, синец) и незначительному – у других (сеголетки окуня). Высокая пищевая мотивация и поисковая активность позволяет рыбам выходить за пределы их постоянного местообитания (Павлов и др., 2007). Характерно, что вначале и сытые, и голодные особи выбирают одинаковую зону ОИТ, и только потом, уже по достижении этой зоны ОИТ, у голодных рыб происходит постепенное снижение уровня ИТ, у разных видов в разной степени. С появлением в среде корма рыбы после периода голодания возвращаются в ту же зону ОИТ или выбирают несколько меньшие значения температуры.

Распределение температуры и трофических ресурсов в естественной среде чаще всего неоднородно, вследствие чего как отдельные особи, так и внутривидовые группировки рыб стремятся перейти на участки с оптимальными значениями факторов. В условиях гомогенности температурной среды выбор между участками местообитания будет обуславливаться, при прочих равных условиях, наличием доступного корма. Однако в естественных водоемах, как правило, присутствуют вертикальные и горизонтальные температурные градиенты. Их образование происходит при стратификации вод в различные сезоны года, а также в зонах сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий. В таких условиях рыбы вынуждены постоянно выбирать участки с оптимальным значением температуры и осуществлять поиск мест, богатых кормом, комбинируя элементы терморегуляционного и пищевого поведения. Необходимо отметить, что оценка выбора определенной температуры или корма у отдельных особей или стаи рыб в естественных условиях затруднена. Решение таких вопросов как раз и возможно с помощью искусственного моделирования в экспериментальных условиях неоднородности среды с последующей оценкой поведения гидробионтов.

В природных условиях скопления рыб чаще наблюдают в зонах, по факторам среды приближенных к оптимальным для их максимального роста, питания и развития. Известно, что молодь рыб, как правило, обитает на мелководных побережьях водоемов, где быстро растет и набирает массу. В этих участках отмечают более высокие значения температуры воды, большое количество кормовых организмов и обилие укрытий в густой растительности. Однако в зонах с оптимальными значениями температуры корм может отсутствовать, либо быть

малодоступным, в частности, из-за присутствия хищников. В связи с этим возникает вопрос: как поведут себя рыбы в таких условиях? Для его решения изучали особенности распределения молоди речного окуня в экспериментальном температурном градиенте в зависимости от изменения местоположения корма (Смирнов, Голованов, 2011).

Молодь окуня отловлена в прибрежье Рыбинского водохранилища в августе (1-ый опыт) и октябре (2-ой опыт). До начала проведения эксперимента окуни содержались в лабораторных аквариумах. Возраст рыб в 1-ом опыте составил 4–5 месяцев, во 2-ом – 9–10 месяцев. Перед посадкой в температурный градиент рыб акклиматизировали в течение 10 суток к летним температурным условиям водоема (1-ый опыт – 17.0°C, 2-ой – 20.5°C). В начале эксперимента рыб помещали в отсек с температурой, равной температуре акклиматизации.

Эксперимент 1 (осень). С первых суток молодь окуня начала быстрое продвижение в отсеки с более высокой температурой (рис. 26а). Проявляя реакцию избыточного реагирования, рыбы постепенно достигли значений ОИТ на 8-е сутки. Это подтверждается отсутствием значимых колебаний избираемой температуры с 8-х по 10-е сутки эксперимента (разность среднесуточных показателей 0.1°C, $p > 0.05$). После достижения рыбами ОИТ 26.1°C, кормовые объекты стали постепенно сдвигать в сторону холодного конца температурного градиента.

Сразу после изменения местоположения корма последовало уменьшение среднесуточных значений избираемой температуры. Однако, достигнув определенного уровня, дальнейшее снижение замедлилось, и при последующем перемещении корма уже не наблюдалось. Начиная с 14-х по 26-е сутки опыта, значения избираемой температуры колебались в интервале от 22.7 до 24.5°C со средней за период величиной 23.6°C. Полученное значение достоверно отличается от ОИТ на 2.5°C, $p < 0.05$. Следует отметить, что даже в самых холодных отсеках рыбы продолжали активно питаться, заходя в них лишь на непродолжительное время.

Эксперимент 2 (зима-весна). Так же, как и в первом опыте, сразу после посадки в градиентную установку молодь окуня начала быстро продвигаться в сторону повышенной температуры (рис. 26б). Однако достижение ОИТ молодью продолжалось несколько дольше и произошло только на 13-е сутки. С 13-х по 16-е сутки значения среднесуточной избираемой температуры достоверно не различались. Значения ОИТ во втором опыте 25.1°C, несколько ниже, чем в первом.

Начиная с 17-х суток, кормовые объекты стали постепенно перемещать в сторону более высокой температуры. При этом молодь стала чаще появляться в более теплых отсеках установки. Вследствие

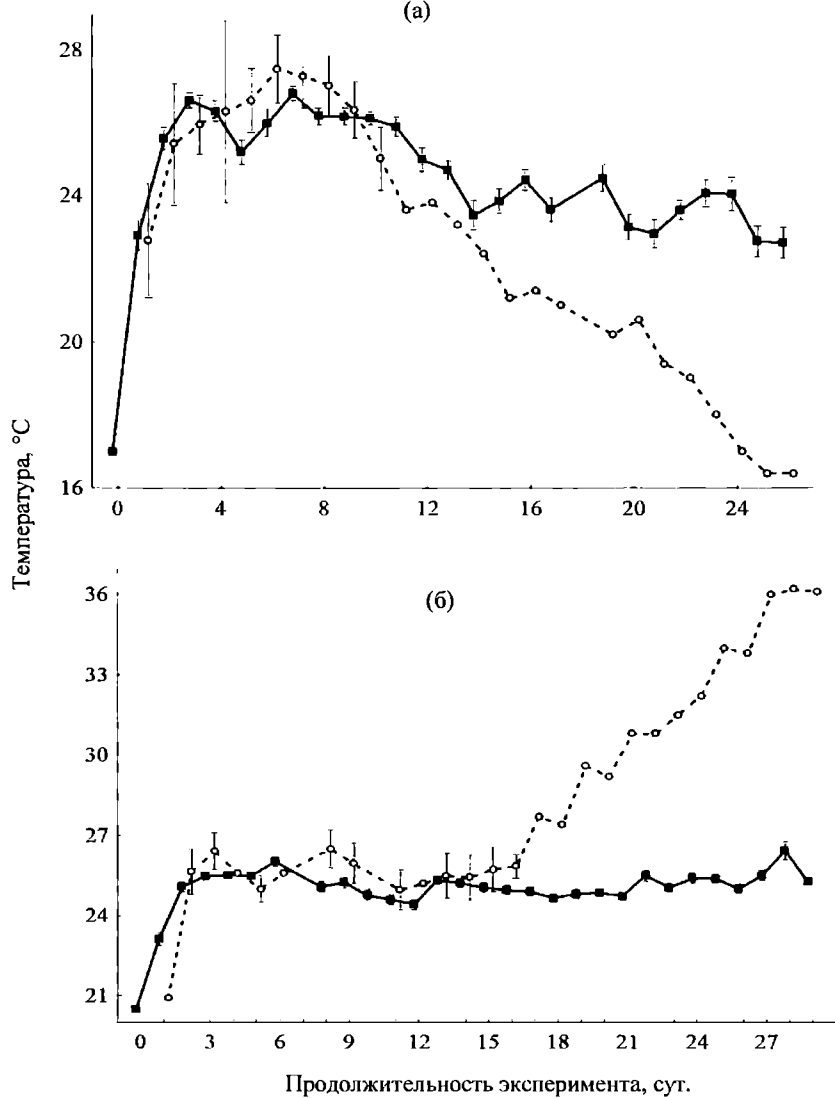


Рис. 26. Среднесуточная избираемая температура (■) у молоди окуня *Perca fluviatilis* при размещении корма в отсеки с более низкой (а) или более высокой (б) по сравнению с окончательно избираемой температурой; (○) – температура в отсеке с кормом.

этого средняя суточная избираемая температура с 22-х по 29-е сутки немного увеличилась и варьировала в диапазоне от 25.0°C до 26.4°C, достоверно не отличаясь от ОИТ. Исключение составил только предпоследний день эксперимента (ОИТ 26.4°C). Следует отметить, что молодь окуня продолжала питаться даже в отсеках с сублетальной температурой (максимум 36°C), заходя в них на непродолжительное время. При этом одна особь погибла в первый же день после внесения корма в отсек с самой высокой температурой. Причина летального исхода – потеря локомоторной способности, что стало препятствием к возвращению в более холодные отсеки установки. В дальнейшем гибели окуней больше не было, несмотря на то, что они продолжали выедать корм из данного отсека.

Таким образом, при перемещении корма в теплые отсеки установки заметных изменений в распределении и терморегуляционном поведении мальков окуня не установлено. Рыбы продолжали активно питаться даже в отсеках с сублетальной температурой, но при этом достоверных изменений ОИТ не отмечено.

Несмотря на то, что эксперименты проводились в разные сезоны года (осенью и зимой-весной), полученные значения ОИТ сравнительно близки – 26.1°C в первом и 25.1°C во втором опытах. В значительной мере это обусловлено предварительной акклимацией рыб к летним значениям температуры. Как известно, акклимация к летнему уровню температуры устраняет возможное влияние сезона года в опытах по определению ОИТ (Лапкин и др., 1979, 1981; Свирский, Лапкин, 1987; Свирский, 1996; Голованов, 1996а; Голованов, 1996; Golovanov, 2006). Кроме того, на исследованном отрезке онтогенеза сезонные уровни ОИТ у молоди окуня различаются незначительно (Лапкин и др., 1979, 1981; Свирский, Лапкин, 1987; Свирский, 1996; Голованов, 1996а, б; Golovanov, 2006).

Длительный, в течение 2–4 недель, промежуток наблюдения за поведением молоди рыб в градиентных условиях температуры позволяет выяснить динамику процесса выбора. Как следует из полученных данных, уже в первый день наблюдается продвижение молоди окуня в отсеки с более высокой по сравнению с акклимационной температурой. Уровень ОИТ достигается в течение 2-х суток, однако требуется достаточно длительное время, чтобы произошла реальная стабилизация избираемой температуры и достижение ОИТ (Голованов, 1996а; Golovanov, 2006). Время выбора ОИТ в первом (на 8-ые сутки) и втором (на 13-е сутки) опытах было несколько больше, нежели у сеголетков окуня летом и осенью (Лапкин и др., 1979; Свирский, 1996). В этих экспериментах зона ОИТ достигалась уже на 4–6 сутки в августе и сентябре при акклимации к температуре воды 15–20°C. Разница во

времени выбора могла быть вызвана конструктивными особенностями установок или иным сезоном года (второй опыт). Установленное нами значение ОИТ у сеголетков окуня (26.1°C) согласуется с данными (25.8–26.5°C), полученными ранее (Лапкин и др., 1981; Свирский, Лапкин, 1987; Голованов, 1996а). Этот уровень температуры соответствует значению эколого-физиологического оптимума молоди рыб, зоне их эффективного питания и роста (Jobling, 1981; Голованов и др., 1997; Голованов, 2010а).

Меньшее значение ОИТ 25.1°C у сеголетков окуня во втором опыте вероятнее всего связано с проявлением агрессивного поведения. Было отмечено, что две более крупных особи (длина тела ~64 мм и масса ~3.6 г), как правило, занимали отсек градиента с оптимальным значением температуры ~26°C. При этом они активно вытесняли остальных сеголетков как из этого отсека, так и из смежных, что приводило к появлению бимодального распределения рыб в установке. К концу эксперимента агрессивность окуней заметно снизилась, и молодь стала держаться более плотной группой.

Гибель одной из рыб во втором опыте при температуре 36°C также была вполне предсказуема. Так, ранее было показано, что сеголетки окуня, акклиматизированные к температуре 20°C, даже во время медленного нагрева воды со скоростью 1°C/сут, погибают в температуре, равной 35°C, а при скоростях нагрева от 4 до 50°C/ч уже при 33–34°C наблюдается реакция критического термического максимума (Голованов, Смирнов, 2005; Смирнов, Голованов, 2005). В то же время, оставшиеся в экспериментальной установке особи смогли в течение суток адаптироваться к питанию даже в отсеках с летальной температурой воды, проводя в них крайне непродолжительное время. Аналогичная гибель в термоградиентных условиях наблюдалась ранее у молоди синезаберного окуня *Lepomis macrochirus* Rafinesque в силу низкой температурной чувствительности на начальном этапе акклимации к высокой температуре (Beitinger, Magnuson, 1976).

Ранее было показано снижение значений избираемой температуры у голодных особей по сравнению с накормленными (Голованов, Базаров, 1981, 2012; Van Dijk et al., 2002; Зданович, 2005; Zdanovich, 2006). У речного окуня, например, в отсутствие пищи значения ОИТ уменьшались на 1.2°C (Голованов, Базаров, 1981). В наших экспериментах рыбы продолжали питаться даже в крайнем отсеке градиента с температурой 15°C, однако, не задерживались в нем надолго. При этом значения избираемой температуры при переносе корма в холодные отсеки были ниже таковых у голодных особей из вышеприведенных экспериментов. Полученные результаты показывают, что молодь окуня способна уйти из отсеков с оптимальной температурой, следуя за кормовыми объектами в

зону с более низкими значениями температуры. Однако смещение оптимума в более холодную сторону, вероятно, имеет некий предел. В нашем эксперименте уровень среднесуточной избираемой температуры не опускался ниже 22.7°C. Такой же уровень избираемой температуры (22.8°C) отмечен и у молоди плотвы, акклимированной к температуре 28°C. Рыбы выбирали этот уровень в ночное время, возвращаясь в более теплые отсеки с температурой 26.8°C, где их кормили (Van Dijk et al., 2002).

Терморегуляционное поведение синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus* (североамериканского теплолюбивого вида) массой 8–12 г и длиной тела 60–70 мм сходно с поведением сеголетков речного окуня (Wildhaber, Crowder, 1990). В экспериментальной установке годовики солнечника предпочитали держаться в зоне с температурой около 30°C, близкой к ОИТ. Ограничение рациона уменьшало уровень среднесуточной избираемой температуры на величину менее 1°C. Такое небольшое снижение вызвано отсутствием развитых термоадаптационных механизмов, что в свою очередь связано с особенностью местообитаний данного вида. Наиболее часто он встречается в прибрежье и в поверхностном слое воды, где температура в течение сезона роста близка к ОИТ, при этом литораль водоемов богата кормом и укрытиями от хищников. Таким образом, «тепличные» условия обитания не способствовали развитию адаптационных механизмов в ходе эволюции у данного вида, в отличие от лососевых видов рыб (Wildhaber, Crowder, 1990).

Натурные наблюдения за кормлением стальноголового лосося в садках показывают близкую реакцию (Герасимов, Герасимова, 1988). Так, при наличии вертикального градиента температуры на протяжении садка, рыбы в перерывах между кормлениями сосредотачивались в его нижней части, где температура воды составляла 12–14°C. Однако во время кормления большая часть из них поднималась в верхние, более теплые слои воды. С помощью гидроакустических наблюдений сходное поведение показано и у сига оз. Севан (Поддубный, Малинин, 1988; Малинин и др., 1996). Обитая в достаточно узком температурном диапазоне (4–9°C), сига совершали регулярные миграции в более теплые слои воды, богатые кормом. Такие же реакции отмечены и у молоди нерки из оз. Бэбин (Северная Америка), совершающей суточные вертикальные миграции в верхние теплые слои воды (Brett, 1971; Narver, 1970). На примере молоди нерки из оз. Дальнего (Камчатка) было показано, что подобные миграции из холодных нижних в теплые верхние слои водоема позволяют рыбам потреблять корма на треть меньше, чем было бы необходимо при постоянном нахождении ее в эпиплимнионе (Крогнус, 1974).

В отличие от миграций, непосредственно связанных с поиском корма, существуют и другие виды миграций, причина которых остается до конца не выясненной. Так, у взрослого леща, типичного бентофага, питающегося в придонных слоях воды, отмечены суточные вертикальные миграции от дна в толщу воды, где температура несколько выше (табл. 29) (Малинин и др., 1996; Голованов, 2013). Очевидно, что как вертикальные, так и горизонтальные миграции способствуют наиболее эффективному использованию рыбами температурного и трофического ресурса и приводят к оптимизации их жизнедеятельности.

Таблица 29. Диапазон суточных вертикальных (СВМ) миграций леща *Abramis brama* и температура воды в местах его обитания

Водохранилище	Глубина дна в местах исследования, м	Диапазон СВМ, м		Температура воды, °С	
		скопления рыб	отдельные особи	у поверхности	у дна
Рыбинское	8	1–2	7	19	17
	17	1–3	15	20	11
	22	1–3	18	18	15
Иваньковское	15	1–6	14	21	18
	18	1–7	17	20	18

Все приведенные примеры натуральных наблюдений хорошо согласуются с результатами наших экспериментов. Молодь окуня уходит в отсеки с более теплой водой для питания, но возвращается в зону оптимальной температуры. Выход рыб в зоны, богатые кормом, но с температурой выше оптимальной, и последующее возвращение их в диапазон оптимальных температур, по всей вероятности, позволяет снижать энергетические траты на поддержание жизнедеятельности. Один из наиболее ярких примеров использования температурной неоднородности среды – переваривание пищи у рыб в течение длительного времени в неоптимальных температурных условиях в том случае, когда пищевые ресурсы в водоеме ограничены, а численность рыб сравнительно велика (Brett, 1971b). В течение нескольких суток происходит чередование вертикальных миграций у двух группировок рыб, одна из которых питается, а вторая – переваривает съеденный корм (рис. 27).

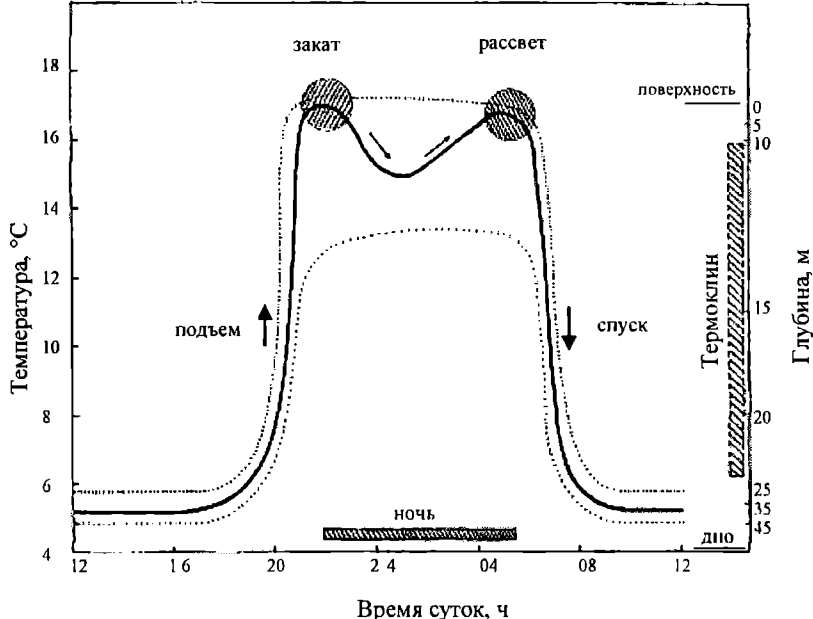


Рис. 27. Схема суточных вертикальных миграций молоди нерки в оз. Бэбин в летний период в широком диапазоне температуры. Питание происходит у поверхности в течение 1–2 ч на закате и рассвете. Прерывистые линии – возможные границы температуры обитания (по: Brett, 1971b).

Второй пример – суточные горизонтальные миграции мелкого окуня в оз. Плещеево в летнее время, которые рыбы совершали в направлении открытая часть озера – побережье (Малинин, Линник, 1983). В вечернее время стаи окуня перемещались ближе к мелководьям, где распределялись в прибрежных, более теплых по температуре участках с глубинами от 2 до 6 м, а утром они откочевывали на более глубокие участки. Важно и то, что такие миграции приводят к колебаниям температурных условий жизнедеятельности рыб, что способствует более эффективному росту животных (Зданович, 1987, 2005; Константинов, 1993).

Таким образом, при наличии неоднородных температурных условий в водоеме следует ожидать образования рыбных скоплений в зоне оптимальных значений температуры, благоприятных для роста, питания и развития рыб. Если в данных местах обитания запасы корма скудны, то рыбы, совершая краткосрочные миграции в зоны, богатые кормом, но неблагоприятные по температурным условиям, способны сохранять

относительно высокий темп роста и развития. В заключение можно подчеркнуть, что при выборе мест обитания доминирующую роль, вероятно, будет играть температура среды. Однако отсутствие корма может вносить некоторые коррективы в динамику избираемой температуры либо вызывать кратковременные миграции в зоны, богатые кормом.

Взаимоотношения двух основных факторов – температурного (абиотического) и трофического (биотического), обязательно следует учитывать при составлении прогноза поведения, распределения, роста и развития рыб, и, в конечном счете, в расчете величины рыбных ресурсов на конкретном участке водоема.

9. *Онтогенетические различия молоди, неполовозрелых и половозрелых рыб.*

Известно, что весь процесс индивидуального развития рыб разделяется на последовательные периоды жизненного цикла, отличающиеся специфичностью отношений организма и среды (Северцов, 1934; Расс, 1948; Крыжановский, 1949; Дрягин, 1961; Никольский, 1974; Шатуновский, 1980). Выделяют следующие основные периоды жизненного цикла рыб: эмбриональный (от момента оплодотворения до перехода на экзогенное питание); личиночный (с момента перехода на внешнее питание, внешний облик и внутреннее строение не взрослого организма); ювенильный (период роста и развития молоди до начала полового созревания); неполовозрелого организма или достижения половой зрелости (внешний облик близок к взрослому организму, половые органы недоразвиты); взрослого организма или половозрелого состояния (организм способен воспроизводить себе подобных) и старения (затухание половой функции, замедление и прекращение роста). Ювенильный период иногда рассматривают как мальковый, к нему относят рыб в возрасте до 2 лет, сеголетков, годовиков и двухлетков. Изучение особенностей экологии, физиологии, биохимии (Шульман, 1972; Шатуновский, 1980; Дгебуадзе, 2001) и поведения (Павлов, 1979; Гирса, 1981) позволяют полнее осветить процесс онтогенеза разных видов рыб.

Возрастным особенностям жизнедеятельности молоди, неполовозрелых и половозрелых пресноводных рыб посвящено большое количество работ. В ряде из них показано как изменяется термоустойчивость и термоизбирание у рыб в процессе онтогенеза (Spaas, 1960; Привольнев, 1965; Horoszewicz, 1969, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974; Barans, Tubb, 1974; Hokanson, 1977; McCauley, Huggins, 1979; Лапкин и др., 1981, 1990; Иванова, Лапкин, 1982; Голованов, 1984, 1996а, 2013; Свирский, Лапкин, 1987; Голованов, Валтонен, 2000; Beitinger et al., 2000 и др.). Вполне естественно, что поведение и

распределение рыб в градиенте температуры, а также их термоустойчивость вблизи верхней температурной границы существования также должны отражать возрастные особенности рыб разной экологии.

Как было показано ранее (гл. 3), максимальные значения и ОИТ, и ХЛМ в онтогенезе наблюдаются у молоди рыб в возрасте до 2 лет. Построить онтогенетическую динамику оптимальных значений температуры роста и развития, так же как и термоустойчивости вида в процессе онтогенеза, достаточно сложно. Во-первых, практически не существует работ, в которых данные для построения такой зависимости были бы определены одним и тем же методом. Поэтому для построения онтогенетических кривых температурного оптимума и пессимума используется набор разных показателей, характеризующих ЭФО и ЭФП (Озернюк, 2000а; Голованов, Валтонен, 2000). Во-вторых, таких работ явно недостаточно.

Приведем примеры, характеризующие динамику оптимальной температуры и верхней границы термоустойчивости холодолюбивого вида – радужной форели (табл. 30, 31). При изучении оптимальной температуры в различные периоды развития использованы следующие показатели – минимум суммарного потребления кислорода (Озернюк и др., 1987), минимум смертности, максимум скорости роста (Hokanson et al., 1977; Дахир, 1986), значения ОИТ при разных режимах освещенности (Garside, Tait, 1958; McCauley et al., 1977; Голованов и др., 1992, 1995; Голованов, 1997), избираемая температура (Мантельман, 1958), оптимальная температура для созревания половых продуктов (Титарев, 1980), а также избираемая температура, определяемая в естественных условиях (Sutterlin, Stevens, 1992).

Несмотря на использование разных методических подходов, перечисленные критерии характеризуют зону температуры в области эколого-физиологического оптимума в разные периоды онтогенеза и дополняют друг друга (Brett, 1971a; Jobling, 1981; Лапкин и др., 1990; Озернюк, 1992; Голованов, 1996а). Например, такой показатель, как минимум суммарного потребления кислорода (Озернюк и др., 1987), трудно использовать на поздних периодах развития рыб, в то время как ОИТ невозможно определить на ранних этапах эмбриогенеза, поскольку у эмбрионов отсутствует способность к выбору температуры (Лапкин и др., 1981; Голованов, 1996а). Кроме того, анализируя многочисленные экспериментальные данные, Дж. Бретт и М. Джоблинг пришли к заключению о высокой степени корреляции ряда физиологических функций (например, скорости роста) и значений окончательно избираемой рыбами температуры (Brett, 1971a; Jobling, 1981).

Таблица 30. Возрастная динамика оптимальной температуры у радужной форели (по Голованов, Валтонен, 2000)

Период развития	Размер, возраст, масса	ТА, °С и сезон	ОТ, °С	Критерий оптимальности	Источник
Эмбриональный	Стадия дробления	—	5.6	Минимум суммарного потребления кислорода	Озернюк и др., 1987
	Стадия соматогенеза	—	7.8	--	--
	Стадия вылупления	—	10.5	--	--
	При вылуплении l = 12.5 мм m = 62 мг	—	10-12	Минимум смертности (максимум размерно-весовых параметров)	Дахир, 1986
Личиночный	Этап эндогенного питания (8-16 сут)	—	12-14	Максимум скорости роста (минимум смертности)	--
	15-18 дней l = 23-28 мм	14-18 июнь-июль	16-18	ИТ (время опыта 1-2 ч)	Мантельман, 1958
	Этап смешанного питания (16-29 сут)	—	14	Максимум скорости роста (минимум смертности)	Дахир, 1986
Мальковый	Этап экзогенного питания (после рассасывания желточного мешка)	—	16-18	--	--
	1 мес	10-20	17.5	ОИТ (при интенсивности освещения 2200 люкс)	Kwain, McCauley, 1978
	1-3 мес	8-22	17.2	Максимум скорости роста	Hokanson et al., 1977
	1-4 мес l = 32-90 мм	9-22 июль-сентябрь	14-17	ИТ (время опыта 2-4 ч)	Мантельман, 1958
	4-5 мес l = 50-70 мм m = 2-5г	20 июль-август	17-18	ОИТ (единичные особи)	Голованов и др., 1992
	--	7 июль-август	13.7-17.2	ОИТ (группа из 3 рыб)	--

Таблица 30. (окончание)

Период развития	Размер, возраст, масса	ТА, °С и сезон	ОТ, °С	Критерий оптимальности	Источник
Мальковый	6 мес	10-20	16.9	ОИТ (при интенсивности освещения 2200 люкс)	Kwain, McCauley, 1978
	8 мес	10-20	15.8	ОИТ (при интенсивности освещения 2200 люкс)	- -
	8-8.5 мес l = 80-85 мм m = 5.3-7г	1-3 январь— февраль	14-17	ИТ (время опыта 2-9 ч)	Мантельман, 1958
Неполовозрелого организма	10 мес	10-20	14	ОИТ (при интенсивности освещения 2200 люкс)	Kwain, McCauley, 1978
	12 мес	10-20	11.4	- -	- -
	15 мес m = 205г	2-25	11.3	ОИТ (при полной темноте)	- -
	1.3-2.2 года l = 100-150 мм	5-20	13	ОИТ	Garside, Tait, 1958
Половозрелого организма	—	—	не выше 12.3-13.4	ОТ для созревания половых продуктов	Титарев, 1980
	l = 45-54 см m = 1154-2304 г	—	13-14	ИТ в естественных условиях	Sutterlin, Stevens, 1992

Примечание: ТА – температура акклимации, °С; ОТ – оптимальная температура, °С; l – длина тела, m – масса тела; “—” – данные отсутствуют; (- -) – то же самое.

Для построения возрастной динамики летальной температуры использованы значения верхней и нижней летальной температуры при 50 и 100% гибели в течение разного времени наблюдения – от 100 до 1000 мин и от 1 до 7 сут (Alabaster, Downing, 1966; Лебедева, Мешков, 1969; Charlon et al., 1970; Cavanagh, 1971; Дажо, 1975; Cherry et al., 1977a; Hokanson et al., 1977; Kaja, 1978; Kwain, McCauley, 1978; Алабастер, Ллойд, 1984), а также значения критического термического максимума (КТМ) при скоростях нагрева воды 0.04°С/ч и 5°С/ч (Becker, Genoway, 1979; Голованов и др., 1992).

Несмотря на различные методические особенности определения, используемые критерии дают сходные количественные значения, характеризующие границы термоустойчивости.

Таблица 31. Возрастная динамика границ термоустойчивости радужной форели (по Голованов, Валтонен, 2000)

Период развития	Размер, масса, возраст	ТА, °С	ЛТ, °С	Критерий летальности	Источник
Эмбриональный	Икра, (15 дней после оплодотворения)	—	20	ВЛТ (100% гибель)	Дахир, 1986
	Икра (бластула - образование и замыкание желточной пробки)	—	0.2	НЛТ (100% гибель эмбрионов)	Лебедева, Мешков, 1969
	Икра (начало дробления - выклев)	—	16	ВЛТ (100% гибель эмбрионов)	- -
Личиночный	Личинки m = 130-150 мг	8-18	24-24.5	ВЛТ (50% гибель особей)	Дахир, 1986
	Личинки	14	0.1	Нижняя переносимая температура	Алабастр, Ллойд, 1984 (по Яржомбек и др., 1986)
	- -	14	25	Верхняя переносимая температура	- -
Мальковый	Мальки	—	0	Нижняя переносимая температура	- -
	- -	—	26	Верхняя переносимая температура	- -
	Сеголетки l = 30.2 мм m = 245 мг	16	25.6	Верхняя пороговая ЛТ (50% погибших за 24 ч)	Hokanson et al., 1977
	2-3 мес l = 52 мм	24.5	26.2	Верхняя конечная пороговая ЛТ (7-дневный тест)	Каја, 1978
	4-5 мес l = 50-70 мм m = 2-5.3 г	15-16	28.5	КТМ (скорость нагрева 0.04°/ч)	Голованов и др., 1992
	- -	15-16	30.5	КТМ (скорость нагрева 5°/ч)	- -
	m = 3.0 г	20	25.5		
				ВЛТ (50% погибших за 96 ч)	Threader, Houston, 1983

Таблица 31. (окончание)

Период развития	Размер, масса, возраст	ТА, °С	ЛТ, °С	Критерий летальности	Источник
	Годовики l = 50-100 мм	18-23	25	ВЛТ (7-дневный тест)	Cherry et al., 1977
	Годовики l = 94 мм	11-20 циклическая	26.6	ВЛТ (50% гибель за 1000 мин)	Alabaster, Downing, 1966
	--	--	28.5	ВЛТ (50% гибель за 100 мин)	--
	6-7 мес l = 114 мм	24.5	26.2	Верхняя конечная пороговая ЛТ (7-сут. тест)	Kaja, 1978
Неполовозрелого организма	l = 15.5 см	15	25.3	ВЛТ (50% гибель за 1000 мин)	Alabaster, Downing, 1966
	l = 18-23 см m = 65-123 г	24	26.3	ВЛТ (50% гибель за 24 ч)	Charlon et al., 1970
Половозрелого организма	Половозрелые особи	22	0	Нижняя переносимая температура	Алабастер, Ллойд, 1984; Яржомбек и др., 1986
	--	22	26	Верхняя переносимая температура	--
	Взрослые особи (анадромные самцы и самки) m = 4000 г	19	21	Верхняя пороговая летальная температура	Coutant, 1970

Примечание: температура акклимации – ТА, °С; летальная температура – ЛТ, °С; l – длина тела, m – масса тела; “--” – данные отсутствуют; (- -) – то же самое.

Как известно, при определении границ термоустойчивости, значения которых, как правило, получают или методом «температурного скачка», или способом «критического термического максимума-минимума», величина показателя зависит от дозы, времени и скорости температурного воздействия (Becker, Genoway, 1979; Лапкин и др., 1990). Однако у рыб одной и той же возрастной группы разница значений летальной температуры в одинаковый сезон года при оценке различными методами, как правило, сопоставима с общей средней ошибкой методики, не превышающей величины $\pm 1-2^{\circ}\text{C}$ (Соколов, 1988).

Ранее при изучении динамики оптимальных характеристик жизнедеятельности радужной форели исследовались, как правило, лишь отдельные периоды онтогенеза. Такие данные, например, получены в

течение эмбрионального периода на основании критериев минимума суммарного потребления кислорода (Озернюк и др., 1987) и минимума смертности (Дахир, 1986), у личинок – на основании максимума скорости роста (Дахир, 1986) и избираемой температуры (Мантельман, 1958). В дальнейшем динамику оптимума оценивали обычно с использованием ОИТ и скорости роста рыб.

Анализ данных, приведенных в таблицах 30 и 31, позволил выявить следующие закономерности адаптаций радужной форели к температуре среды в ходе онтогенеза. Наиболее узкий температурный интервал жизнеобитания приходится на эмбриональный период – от 0.2 до 16–20°C с оптимумом от 6 до 12°C на различных стадиях развития. Эмбрионы радужной форели в состоянии выжить даже при кратковременном (20–40 мин) охлаждении до –10°C. Тем не менее, продолжительное пребывание при температуре ниже нуля приводит к росту смертности икры, увеличению тератологических изменений в эмбрионах и влияет на уровень выживаемости (Wawtzyński, 1996). Для личиночного периода характерно повышение оптимальной температуры до 14°C и расширение границ термоустойчивости от 0.1 до 25°C.

Максимальные значения оптимальной температуры (17–18°C) отмечены у форели в мальковый период в возрасте от 1 до 6 мес. В этот же период, по аналогии с другими видами умеренных широт (Лапкин и др., 1990), у нее, очевидно, происходит и наибольшее расширение границ толерантности от –0.5°C (температура замерзания внутренней жидкости пресноводных рыб) до 28.5–30.5°C. В мальковом периоде при естественном фоторежиме, а также в условиях постоянной освещенности у радужной форели отмечена суточная цикличность оптимальных значений температуры с амплитудой в 3°C: минимум в полдень и максимум в полночь. В режиме постоянной темноты суточных вариаций ОИТ не отмечено (Голованов и др., 1992).

Как известно, более четкая ориентация в гетеротермальной среде проявляется в экспериментах на единичных особях (McCauley et al., 1977). Группа особей радужной форели в термоградиентных условиях показывает ярко выраженное агрессивное поведение, ослабевающее в условиях постоянной темноты (Голованов и др., 1992). В результате зона оптимальной температуры для 3 рыб, в сравнении с одиночной особью, становилась более широкой, а среднее значение ОИТ уменьшалось.

Начало периода неполовозрелого организма характеризуется снижением величины температурного оптимума и, в меньшей степени, верхней границы термоустойчивости. С наступлением периода половозрелости эти термоадаптационные параметры принимают еще более низкие значения – 10–14 и 21°C, соответственно. Суточная цикличность реакций термоизбирания у взрослых особей, как и у молоди,

составляет 3–4°C с минимумом в утренние и максимумом в ночные часы (Sutterlin, Stevens, 1992).

Приведенный последовательный ряд значений оптимальной температуры в ходе индивидуального развития радужной форели – от эмбриона до состояния половозрелости – расценивается нами как креод, то есть основной путь развития, обусловленный температурным фактором и являющийся наиболее устойчивым, стабильным для данного вида (Waddington, 1942; Захаров, 1987; Шмальгаузен, 1982). Выявленная динамика значений температурного оптимума, расположенных внутри диапазона, ограниченного верхними и нижними границами термоустойчивости, очевидно, может отражать наилучшие режимы гаметогенеза, развития и роста форели. Траектория значений оптимальной температуры, начиная с 5°C в эмбриональном периоде, повышается в личиночном и достигает максимума в мальковом периоде – 17–18°C, у неполовозрелых особей температурный оптимум постепенно снижается, у половозрелых стабилизируется на значениях 12–14°C.

Динамика кривой верхней летальной температуры сходна с креодом оптимумов, но в период неполовозрелого организма снижения показателя по сравнению с мальковым периодом практически не происходит, оно характерно только для половозрелых особей. Траектория нижней летальной температуры представлена, по существу, прямой линией, близкой к нулевым значениям, в то время как у карповых видов рыб (Лапкин и др., 1990) она является зеркальным отражением кривой верхнего летального уровня. Более высокими значениями летальной температуры характеризуются эмбриональный и личиночный периоды, максимально низкими – мальковый период (табл. 31). Полное отсутствие данных не позволяет охарактеризовать динамику оптимальной и летальной температуры на более позднем этапе старения.

Главный вывод заключается в том, что, очевидно, у рыб существует определенная «программа» развития, при которой оптимальная температура эмбриогенеза и роста (по крайней мере, у холодолюбивых видов) минимальна в эмбриогенезе, достигает своего энергетического температурного максимума в мальковом периоде, затем понижается и, очевидно, стабилизируется в период половозрелого организма. Это предположение подтверждается и данными, полученными нами и на теплолюбивых видах рыб (табл. 32). Значения ОИТ для радужной форели даны в качестве сравнения. Отметим, что сведения о реакциях термоизбирания и ОИТ у половозрелых особей серебряного карася, синца, леща и плотвы в возрасте до 9, 8, 14 и 12 лет соответственно были получены впервые. Для взрослых самцов и самок радужной форели (массой 4 кг) они приведены по работе А. Саттерлина и Е. Стевенса

(Sutterlin, Stevens, 1992), которые содержали рыб в садках в природных термоградиентных условиях.

Таблица 32. Значения окончательно избираемой температуры (°C) у пяти видов рыб в разные периоды онтогенеза (летний сезон)

Вид	Периоды онтогенеза			
	эмбриональный*	мальковый	неполовозрелого организма	половозрелого организма
Карась золотой	19–21	27–28	25–26	24–25
Синец	10–20	27–28	25–26	23–24
Лещ	10–20	26–27	20–23 и 10–12	9–10
Плотва	11–22	25–26.5	23–24 и 10–11	20–23 и 10–11
Радужная форель	6–12	15–18	11–13	12–14*

Примечание: * – данные получены в естественных условиях (Sutterlin, Stevens, 1992).

Оптимальная температура эмбриогенеза у теплолюбивых видов рыб была существенно ниже значений ОИТ у молоди. Поведение и распределение неполовозрелых и взрослых особей теплолюбивых видов рыб в градиенте температуры было сходным с молодью этих видов, однако значения ОИТ у них всегда были ниже. У золотого карася, синца, прибрежной плотвы и радужной форели различия составляли 2–5°C. У леща в возрасте 3–4-х лет и у плотвы разных экологических групп, выявлено два уровня ОИТ. По всей вероятности, не только процесс полового созревания, но и смена преобладающего типа питания, меняют тенденцию предпочтения температуры в градиентных условиях. Потребность в более низкой температуре для созревания (Hokanson, 1977; Кошелев, 1984) и обитание в придонных слоях воды рядом с основными объектами питания могут быть основными причинами выбора более низкой температуры. Относительно низкие значения ОИТ у всех возрастных групп радужной форели отражают холодолюбивость вида и условия его обитания в естественной среде. А оптимальные значения роста и развития у теплолюбивых видов всегда выше и расположены в другой области температурного диапазона существования пресноводных рыб. Таким образом, динамика ЭФО теплолюбивых видов

в основном сходна с динамикой ЭФО в онтогенезе холодолюбивой радужной форели.

Как было показано ранее (гл. 3), аналогичный характер имеет и возрастная динамика ВЛТ у теплолюбивых видов рыб. Следует всегда учитывать, что молодь рыб наиболее устойчива к действию температуры и переносит самые высокие уровни температуры окружающей среды. В то же время эмбриогенез, очевидно, самое узкое место в онтогенезе рыб, поскольку диапазон оптимальной для этого периода температуры в природе выдерживается далеко не всегда, что часто приводит к отрицательным последствиям.

Рассмотрим на примере радужной форели возможные варианты использования полученных результатов с целью оптимизации воспроизводства. Как видно из обсуждения, стенотермность форелевых рыб сочетается с высокой степенью экологической пластичности. Это несоответствие становится понятным, при анализе температурных характеристик на протяжении всего цикла индивидуального развития данного вида. Диапазон температуры от 6 до 18°C, в котором отмечено наиболее эффективные питание, рост и воспроизводство форели, расположен в центре области толерантных значений температуры (0–30°C). Подобный диапазон температуры, отличающийся от оптимальных температурных условий питания и роста многих карповых, окуневых и других видов, позволяет форели занимать определенную термальную нишу в естественных условиях, а также успешно конкурировать с другими видами рыб (Magnuson et al., 1979).

Полученные данные вполне могут быть использованы для более эффективного воспроизводства форели. В водоемах с нерегулируемым температурным режимом, например, в случае интродукции и акклиматизации, а также при выращивании радужной форели в прудовых хозяйствах и садках, необходима предварительная экспертиза, включающая сравнительный анализ экологических особенностей вида (в частности, термоадаптационных характеристик) и многолетних среднестатистических сезонных значений температурного режима водной среды. Водоем в термическом отношении будет тем более благоприятным, чем меньше окажется разница между креодом температурного оптимума вида и сезонным ходом температуры среды его обитания. При этом желательно, чтобы температурный режим водоема большую часть года, хотя бы локально, имел градиент температуры в диапазоне от 6 до 18°C.

В регулируемом температурном режиме (при выращивании рыб в заводских условиях) наибольший прирост биомассы, жизнестойкость молоди и максимальная продуктивность маточного стада будут достигнуты при содержании животных в термоградиентной среде. При

выращивании рыб одного возраста для отдельных периодов онтогенеза температурный градиент может иметь достаточно узкий интервал – около 5°C. Очевидно, что только полиградиентный способ задания температуры может максимально удовлетворить суточные, сезонные, возрастные и индивидуальные особенности температурных предпочтений рыб. Теоретически обоснованный способ оптимизации взаимодействия организма с факторами внешней среды – выращивание в градиентных условиях одного или нескольких факторов (Cavanagh, 1971; Лапкин и др., 1986; Bugrov, 1996; Бугров, 2005а, б) по сравнению с постоянным или циклическим температурными режимами (Leitritz, 1973), в настоящее время подтвержден экспериментальными работами ряда авторов (Константинов и др., 1991; Зданович, 1997; Константинов, 1997). Данные Е. Лейтрица (Leitritz, 1973) о существовании двух уровней температуры, обеспечивающих продуктивный рост и быстрое созревание радужной форели на протяжении 16 мес. от начала выклева, не противоречат, а скорее подтверждают справедливость оптимальной траектории развития, которая состоит из последовательного ряда нескольких значений оптимальной температуры, соответствующей определенному периоду развития. Выращивание в гетеротермальной среде в равной степени будет максимально эффективным не только для молоди, но и для рыб в процессе всего индивидуального развития в результате самореализации по описанному креоду оптимальных температурных зон у радужной форели. Аналогичное рассуждение вполне применимо и к теплолюбивым видам рыб.

Таким образом, при экспертизе ответных реакций рыб на температурный фактор среды, а также оценке возможностей их роста, развития, питания, размножения и, в конечном счете, продуктивности всегда следует учитывать существование онтогенетических различий в температурных предпочтениях в период эмбриогенеза, у молоди, неполовозрелых и половозрелых рыб.

10. Сезонные особенности роста и развития рыб.

Ритмичность является общей чертой поведения позвоночных животных, в том числе и пресноводных рыб (Мончадский, 1962; Биологические ритмы..., 1984). В условиях естественных водоемов сезонная периодичность изменения факторов среды имеет особое значение для пресноводных рыб.

Процессы жизнедеятельности рыб – размножение, рост, развитие, питание, распределение и поведение в значительной мере подвержены сезонной ритмике (Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Miller, 1979; Шатуновский, 1980). Температурные адаптации рыб в полной мере отражают этот важный аспект жизнедеятельности (Шмидт-Нильсен,

1982; Алабастер, Ллойд, 1984; Озернюк, 2000а). Однако ранее сезонные ритмы распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях, а также изменения верхней летальной температуры были исследованы недостаточно.

Ранее (гл. 3) было показано, что у пресноводных видов, обитающих в водоемах России, существует два типа сезонной динамики ОИТ (Поддубный и др., 1978; Лапкин и др., 1979, 1981; Голованов, 1984, 1996а). Первый тип – выбор во все сезоны одного уровня ОИТ, второй – выбор двух уровней ОИТ, более высокого летом и низкого зимой. Аналогичные данные получены и на других видах из различных семейств (Barans, Tubb, 1973; Reutter, Herdendorf, 1974; Иванова, Лапкин, 1982; Свирский, Лапкин, 1987; Голованов, 2013).

В ряде работ было установлено, что избираемая температура повышается с увеличением температуры акклимации (Мантельман, 1958; Fry, 1947; Ferguson, 1958; Javai, 1967а, 1972). Такая закономерность выявлена у гиреллы (Doudoroff, 1938), леща (Lenkiewicz, 1964), карпа (Pitt et al., 1956), у личинок налима (Европейцева, 1944). Ряд авторов указывал на отсутствие такой закономерности (Brett, 1952; Zahn, 1963; De Vlaming, 1971). Так, радужная форель, независимо от температуры акклимации (5, 10, 15, 20°C) в различные сезоны выбирала температуру в диапазоне 11–16°C (Garside, Tait, 1958), а озерный голец *Salvelinus namaycush* (Walbaum), акклимированный к тем же значениям температуры, избирал 11.8°C (Mc Cauley, Tait, 1970). Однако все эти процессы выбора рассматривались безотносительно к сезону года, в который проводились исследования.

В связи с этим представляло интерес выяснить, как будет происходить выбор ОИТ у рыб, акклимированных к разным значениям температуры – от 2 до 30°C в разные сезоны года. Опыты по акклимация молоди леща к температуре 2, 4, 8, 10, 14, 16, 19, 22, 25 или 30°C в зимний и летний сезоны позволили выявить 4 уровня температуры, вблизи которой рыбы концентрировались в термоградиенте: 1-й уровень – $27.2 \pm 0.3^\circ\text{C}$, 2-ой – $13.6 \pm 0.5^\circ\text{C}$, 3-й – $6.3 \pm 0.4^\circ\text{C}$ и 4-й уровень $\sim 1^\circ\text{C}$. При этом 1 и 4-й уровни, по всей вероятности, отражали летнее и зимнее устойчивое состояние рыб, 3-й – весеннее и осеннее, а 2-ой – переходное (рис. 28).

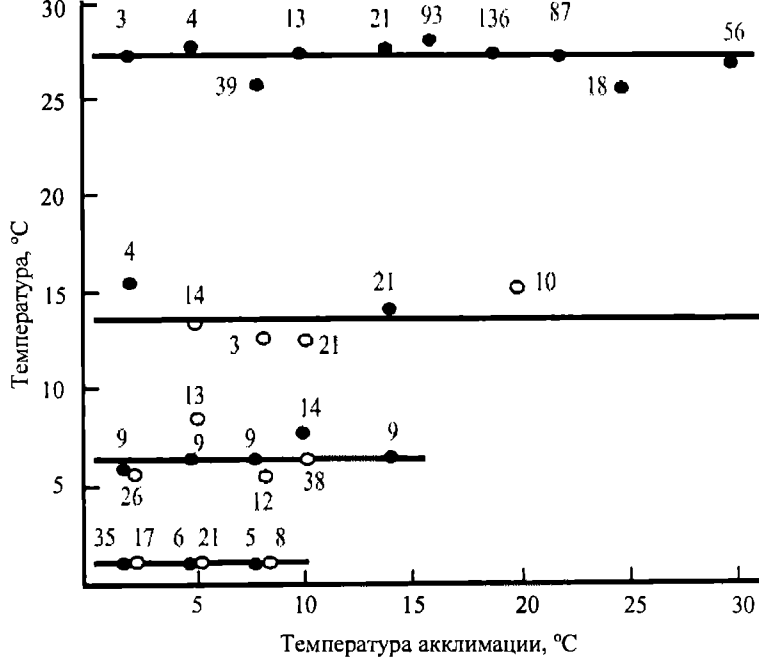


Рис. 28. Окончательно избираемая температура (ОИТ) у молоди леща *Abramis brama* при разной температуре акклимации: (—) – уровни ОИТ, (●) – значения ОИТ при наличии корма, (○) – значения ОИТ в отсутствие корма, цифры – количество исследованных рыб, экз.

Выбор зоны ОИТ определялся взаимодействием трех факторов – температурой акклимации, наличием корма и степенью «упитанности» рыб. Известно, что интенсивность потребления пищи зависит от температуры окружающей среды и есть так называемая пороговая температура прекращения питания – температура, ниже которой питание прекращается (Краюхин, 1955; Иванова, Свирская, 1991).

Молодь леща, акклимированная к температуре выше температурного порога питания, который варьирует от 2 до 15°C, находилась в летнем состоянии, ниже – в зимнем. В летнем состоянии рыбы избирали температуру около 27 °C либо 14°C, в зимнем – около 6°C либо 1°C. При акклимации к температуре выше 14°C и наличии корма сеголетки леща в любой сезон выбирали самый высокий 1-й уровень, если их прекращали кормить, они переходили на 2-ой. При акклимации к

температуре ниже 14°C выбор ОИТ зависел не только от наличия пищи, но и от сезона года.

Температура прекращения питания связана с «упитанностью» рыб (Краюхин, 1955). При минимальной «упитанности» (со второй половины марта по вторую половину июля), когда порог прекращения питания ниже 6°C, распределение и терморегуляционное поведение молоди леща не зависит от температуры акклимации. В этот период интервал акклимационной температуры, из которой лещ избирает летний уровень, является самым широким и охватывает практически весь температурный диапазон от 0 до 35°C. Рыбы, акклимированные к температуре ниже 6°C, по всей видимости, были способны впадать в спячку, поскольку в термоградиентных условиях сосредотачивались в зоне самой низкой температуры ~1°C и находились в пассивном состоянии.

В период с сентября по декабрь, когда «упитанность» леща максимальна, выбор летнего уровня ограничен снизу значениями акклимационной температуры порядка 12–14°C (рис. 29). Акклимация рыб к температуре ниже или равной температуре прекращения питания приводит к тому, что большая их часть (47%) предпочитает зимний уровень, а 38% особей – самую низкую температуру. Лишь 14% из всех исследованных рыб независимо от температуры акклимации выбрали промежуточный уровень.

Очевидно, что 4-е уровня ОИТ отражают сезонные перестройки в организме молоди рыб и, вероятно, свидетельствуют в пользу того, что каждый сезон (продуктивный летний, переходные весенний и осенний, зимний сезон переживания неблагоприятных условий) характеризуется своим оптимальным уровнем. Означает ли это, что сезонные значения ЭФО подвержены динамике и действительно отличаются в разные сезоны года, еще предстоит уточнить и исследовать. Однако этот сезонный аспект должен обязательно учитываться при оценке реакций рыб, их поведения, распределения, особенностей роста, развития и размножения. Таким образом, для одних видов предпочтительнее небольшое изменение температуры в разные сезоны года (например, выращивание молоди лососевых или весьма теплолюбивых карповых видов), для других, вероятно, требуется существенное изменение температуры окружающей среды в условиях аквакультуры. В данном случае на примере молоди теплолюбивого вида – леща, были рассмотрены сезонные изменения уровня ОИТ. Возникает вопрос, насколько эта динамика будет аналогичной в том случае, когда в термоградиентных условиях выбор температуры будет осуществляться более взрослыми особями.

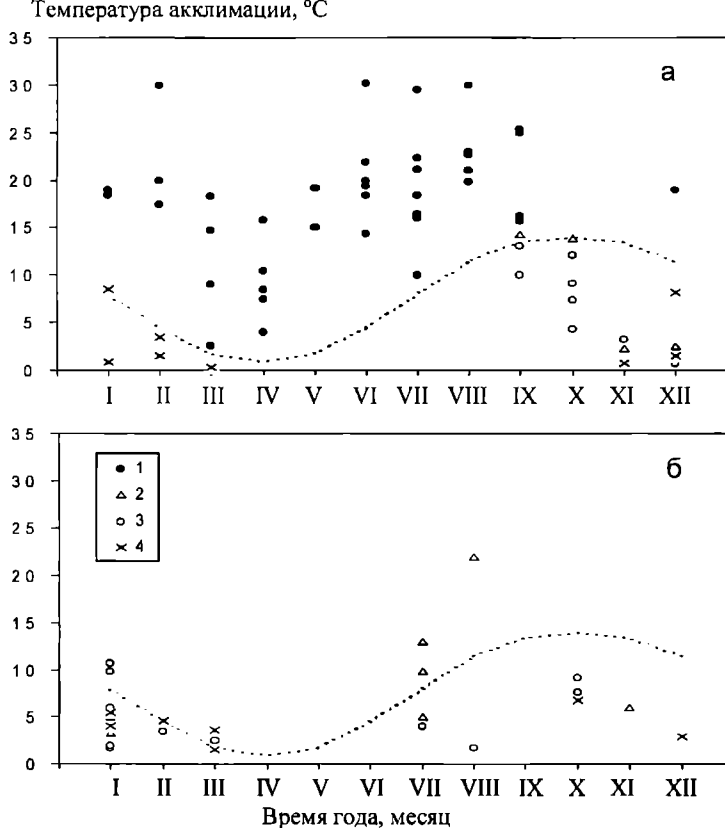


Рис. 29. Температура акклимации, из которой молодь леща на протяжении года выбирает летнюю (1), промежуточную (2), зимнюю (3) и самую низкую (4) температуру в присутствии (а) и в отсутствии (б) корма. Пунктирная линия – пороговая температура прекращения питания.

Выбор зоны ОИТ определялся взаимодействием трех факторов – температурой акклимации, наличием корма и степенью «упитанности» рыб. Известно, что интенсивность потребления пищи зависит от температуры окружающей среды и есть так называемая пороговая температура прекращения питания – т.е. температура, ниже которой питание прекращается (Краюхин, 1955; Иванова, Свирская, 1991).

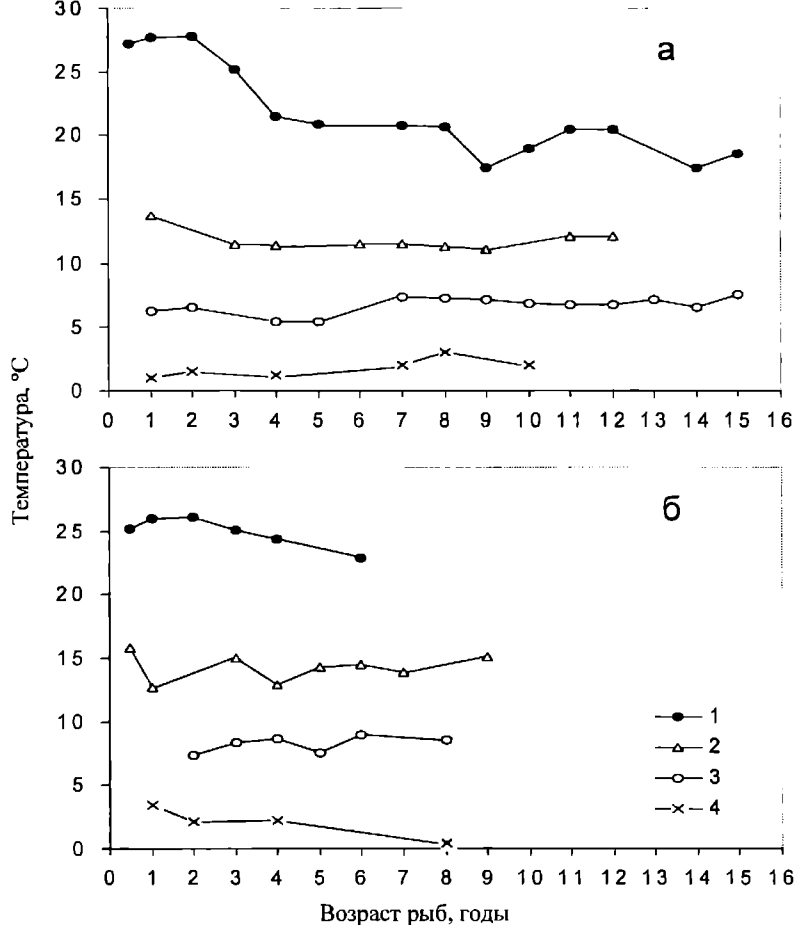


Рис. 30. Уровни окончательно избираемой температуры у перча (а) и окуня (б), акклиматизированных к температуре сезона: (●) летний, (Δ) промежуточный, (○) весенне-осенний, (x) зимний.

Анализ многолетних данных показал, что при акклиматизации к сезонным значениям температуры у рыб разного возраста выявлены аналогичные уровни термоизбирания (рис. 30). Более детально выявленная закономерность описана в работах А.М. Свирского и В.К. Голованова (1991, 1999).

Следует подчеркнуть тот факт, что один из уровней практически совпадает с температурной границей, выше которой у многих карповых, окуневых, щуковых и, очевидно, и других видов рыб, начинается продуктивный рост и активное массонакопление. Так, именно при температуре выше 14°C в естественных условиях отмечена высокая корреляция между численностью отдельных поколений карповых, окуневых, а также щуковых видов рыб и температурными условиями обитания (Le Cren, 1958; Broughton, Jones, 1978; Casselman, 1978; Karjalainen et al., 1996).

При рассмотрении верхней летальной температуры (ВЛТ) в качестве показателя ЭФП, следует учитывать, каким методом получены значения – методом ХЛМ при низкой скорости нагрева, или методом КТМ при более высоких скоростях нагрева воды. В последнем случае важно также знать точную величину исходной температуры акклимации рыб или их термальное прошлое.

Как было показано ранее, в разные сезоны при низкой скорости нагрева и постепенной акклимации рыб к изменяющейся температуре значительной разницы в значениях ХЛМ у молоди рыб не обнаружено (гл. 3). Действительно, различия ХЛМ зимой и летом у молоди окуня и плотвы статистически недостоверны, у карпа и караса составляют 1.5–2.9°C при акклимации рыб к средней температуре сезона, $p < 0.05$ (рис. 31).

Сублетальные значения температуры (по КТМ) у всех исследованных видов ниже, чем ХЛМ, в большей мере зимой, в меньшей – летом. Значения ЛТ при средних (4–18°C/ч) и высоких (32–56°C/ч) скоростях нагрева воды зимой на 7–11°C ниже, чем летом ($p < 0.05$), весной и осенью занимают промежуточное положение.

Таким образом, у молоди исследованных видов рыб обнаружены общие закономерности, проявляющиеся в характере зависимости ВЛТ от скорости нагрева воды и температуры акклимации. При медленной скорости нагрева 1°C/сут рыбы успевают акклимироваться к изменению температуры, поэтому ХЛМ слабо зависит от температуры акклимации и сезона года. Значения КТМ в диапазоне скоростей нагрева воды от 4 до 50°C/ч в значительной мере зависят от сезона. Минимальные значения показателя у всех изученных видов отмечены зимой, свидетельствуя о снижении термоустойчивости рыб. Летом значения КТМ максимальны и в меньшей степени зависят от скорости нагрева воды.

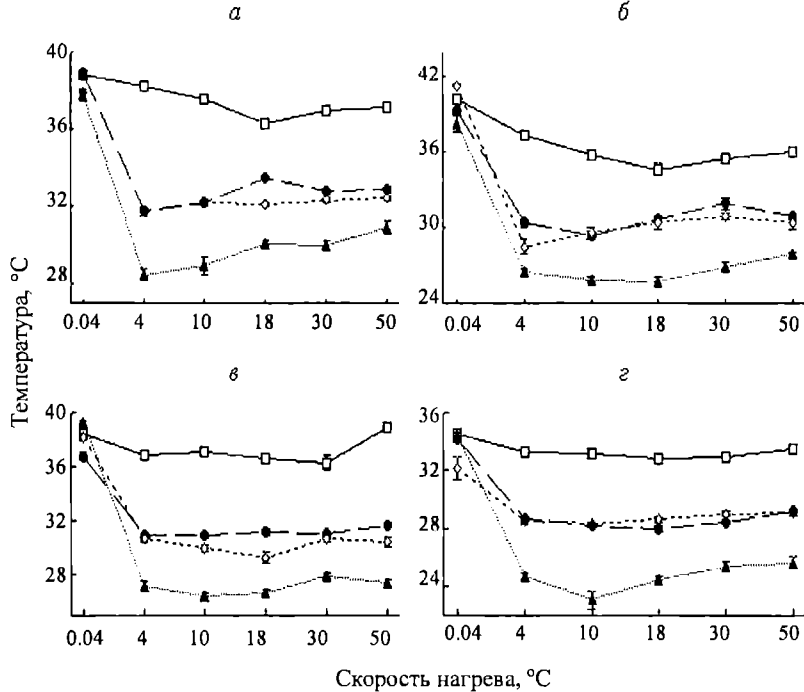


Рис. 31. Сезонная зависимость верхней летальной температуры у молоди серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (а), карпа *Cyprinus carpio* (б), плотвы *Rutilus rutilus* (в) и окуня *Perca fluviatilis* (г) от скорости нагрева воды; рыбы акклиматизированы к температуре 1–5°C зимой (▲), 10–12°C весной (◊) и осенью (●), 18–22°C летом (□).

Совместное применение методов ХЛМ и КТМ позволяет более полно исследовать термоадаптационный потенциал рыб, при этом ХЛМ, по всей вероятности, отражает видовой максимум ЛТ, а КТМ – физиологическую пластичность организма рыб.

Еще до проведения полного цикла исследований по определению ВЛТ (ХЛМ и КТМ) можно было предположить, что термоустойчивость этих пресноводных рыб будет выше летом и ниже зимой. Однако только подход, основанный на воздействии хроническим (низкие скорости нагрева, ХЛМ) и динамическим способом (высокие скорости нагрева, КТМ) позволил выявить полную картину сезонных особенностей термоустойчивости рыб (Михайленко, 2002). Во всяком случае, становится ясным, при каких изменениях температуры внешней среды и с

какой скоростью верхний температурный лимит жизнедеятельности претерпит те или иные изменения. Такие данные представляют особую ценность при расчете уровня тепловой нагрузки на водоемы в районах влияния подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий.

Относительно показателя ОИТ следует сделать еще одно замечание. Расчет показателей роста в сезонных исследованиях достаточно трудоемок и не исключает больших погрешностей (Яржомбек, 2011). В данном случае, поскольку показатели ОТР, ЭФО и ОИТ чаще всего совпадают, выявление сезонной динамики значения ОИТ как возможной составляющей в оптимизации роста в процессе сезонных перестроек организма, существенно вырастает.

11. Требования к условиям размножения пресноводных рыб.

Период подготовки к нересту, непосредственно нерест, развитие икры, вылулление и развитие личинок до перехода на внешнее питание, а также последующие рост и развитие – самые сложные и непредсказуемые по температурному фону процессы в жизненном цикле пресноводных рыб. Чтобы процесс протекал нормально, необходимо своевременное повышение температуры до определенного уровня, выше которого начинается и осуществляется нерест. Нужно также, чтобы после нереста температура оставалась благоприятной, не понижалась, а еще лучше, постепенно повышалась. При этом должны быть соблюдены и другие условия для нормального нереста. В условиях водохранилища это подходящий уровень и залитая водой растительность, на которой большинство фитофильных рыб откладывает икру. Если благоприятных условий нет, а температура воды не повышается или падает, нерест откладывается и возможна резорбция икры с последующим попуском нереста. Несмотря на ряд работ (Володин, 1976, 1979, 1980; Володин и др., 1974), остается невыясненным до конца, какие значения температуры, в какой последовательности, и в какой промежуток времени необходимы, чтобы весь процесс нереста и эмбриогенеза протекал с максимальной эффективностью.

Оценить нерестовое поведение рыб в условиях температурного градиента, который, как правило, присутствует в естественных условиях, в эксперименте достаточно сложно в силу больших размеров половозрелых особей. Во-вторых, обеспечить надлежащие условия нереста прямо в термоградиенте также задача практически невыполнимая. Тем не менее, нам удалось провести несколько таких экспериментов (Голованов, Кирсипуу, 2000).

Для выяснения особенностей термоизбирания в преднерестовый период (с конца апреля по начало мая) были проведены 12-и суточные

опыты на неполовозрелых и зрелых особях леща и плотвы. При этом оценивали физиолого-биохимическое состояние рыб – биохимические показатели определяли как у экспериментальных особей, так и у рыб, отловленных из водоема в этот же период времени.

Значения ИТ, сопоставимые с температурой нереста и естественной среды, у неполовозрелых (возраст 7+, III стадия зрелости) и половозрелых (возраст 11+, IV стадия зрелости) особей леща были различны. Неполовозрелые лещи, отловленные в водоеме с температурой воды около 8°C, уже на 2-ой день опыта перешли в температуру 19–22°C (рис. 32).

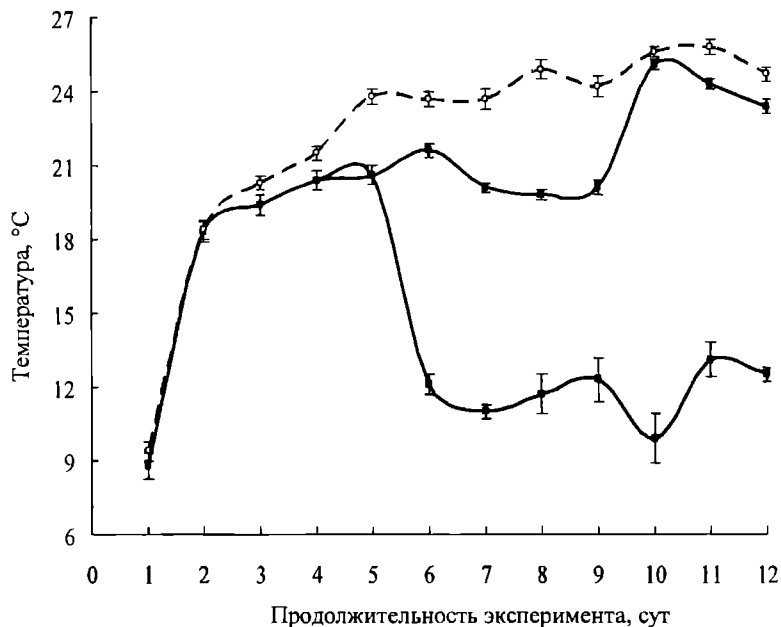


Рис. 32. Избираемая температура у половозрелых (■) и неполовозрелых (○) особей леща *Abramis brama* в весенний преднерестовый период.

Аналогично вели себя и половозрелые лещи, однако после 4-х суток опыта часть особей вернулась в температуру 10–13°C. На 10-е сутки все половозрелые рыбы сконцентрировались в отсеках с температурой 11°C, а неполовозрелые – в отсеках с температурой 24–25°C. Реакция выбора весной более теплых термозон проявилась, но крупный размер

половозрелых особей, очевидно, не позволил им остаться в зоне высокой температуры.

Все особи плотвы – неполовозрелые (возраст 6+, III стадия зрелости) и половозрелые (возраст 12+, IV стадия зрелости) – на 2-й день опыта перешли в температуру 19–21°C. Однако, на 6-е сутки опыта одна половозрелая особь вернулась в температуру 9–13°C. Большая часть менее крупной в сравнении с лещом половозрелой плотвы, наряду с неполовозрелыми особями плотвы, на 10–12-е сутки выбирала температуру 24–27°C (рис. 33). Более крупные особи продвигались по градиенту температуры медленнее. Плотва в эксперименте по показателям белкового обмена была почти готова к нересту.

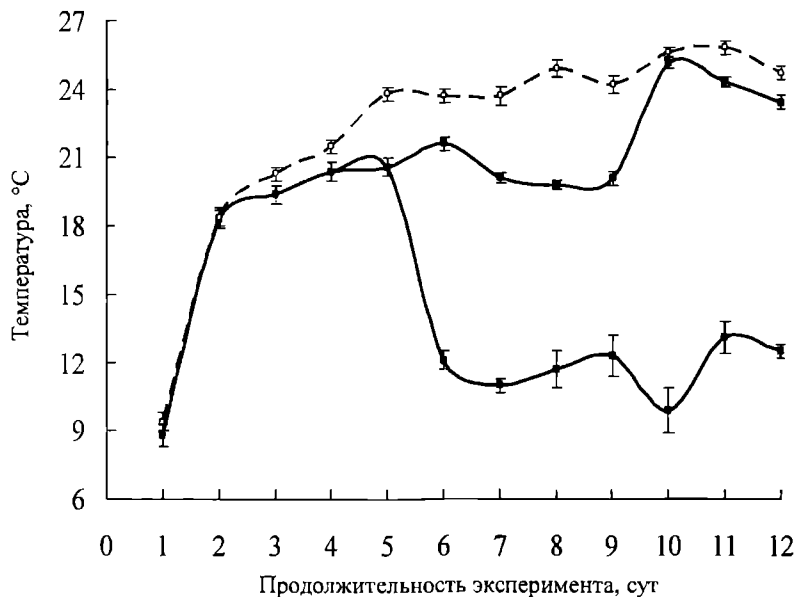


Рис. 33. Избираемая температура у половозрелых (■) и неполовозрелых (●) особей плотвы *Rutilus rutilus* в весенний преднерестовый период.

Полученные данные свидетельствуют о соответствии ОИТ у рыб их физиолого-биохимическому состоянию. Неполовозрелый лещ, израсходовав зимние запасы жира, стремится в теплые воды раньше, чем половозрелые особи. У половозрелого леща в случае готовности к нересту наблюдается устойчивый выбор высокой температуры, в отсутствие готовности или

подходящих условий для нереста – возврат в более прохладные зоны. Половозрелая плотва избирает теплую воду скорее, чем половозрелый лещ.

Как известно, выбор пониженной температуры, по всей вероятности, необходим для созревания гонад (Кошелев, 1984). Действительно, у американского желтого окуня – вида, близкого речному окуню, созревания половых продуктов не происходит, если уровень зимней температуры не опускается ниже 12°C (Hokanson, 1977). С нашей точки зрения, идеальными по температурным условиям для роста и питания взрослого и созревающего леща, а также прибрежной формы плотвы того же возраста, являются температуры от 22 до 13–15°C. Американский лещ *Notemigonus crysoleucas* (Mitchill), созревающий раньше, в возрасте после 3 лет, и питающийся зоопланктоном, а не бентосными организмами, выбирает примерно этот же (17–24°C) диапазон температуры (Reutter, Herdendorf, 1974).

В то же время у леща с возраста 3–4 лет происходит смена объектов питания: от кормовых объектов в прибрежье к придонному бентосу на прирусловых склонах и в руслах затопленных рек Рыбинского водохранилища. Аналогичная смена объектов питания наблюдается и у пойменно-придонной плотвы в возрасте от 4 лет и старше при длине тела 15–16 см (Ланге, 1967; Касьянов и др., 1981; Касьянов, Изюмов, 1997). Плотва открытых участков водоема, начиная с данного возраста и далее, начинает питаться моллюском дрейссеной *Dreissena polymorpha*.

Таким образом, температура 9–13°C, очевидно, не являющаяся полностью оптимальной для роста и питания, скорее всего, необходима для более эффективного созревания. А градиент температуры выступает в качестве директивного фактора, направляющего рыб к местам созревания и основному объекту питания. Не случайно, в естественных термоградиентных условиях отнерестившиеся особи леща уходят для последующего нагула на более прохладные участки водоема с меньшей температурой в сравнении с температурой сбросных вод.

Так, лещ, обитающий на прирусловых участках Волги вблизи Костромской ГРЭС, в мае нерестится в зоне подогретых вод раньше, нежели обитающий выше или ниже по руслу Волги (Голованов, Базаров, 2008). Таким образом, участки подогретых вод, на которые лещ мигрирует по градиенту температуры, используются для более раннего нереста и увеличения периода роста. Общий характер распределения взрослых (половозрелых) особей леща – одного из самых массовых видов на исследованном участке – отличен от молодежи и неполовозрелых рыб. Взрослые рыбы в весенний период года – конец апреля или начало мая – используют воспроизводственный биотоп р. Кешки (водоем-охладитель или 2-ой тепловой сброс) и, отнерестившись, возвращаются на русловые участки, прилегающие к Костромской ГРЭС. Большинство особей, отловленных на русле в мае, уже имели половые продукты не на IV–V, а на V–VI стадии

развития. Результаты мечения леща, проведенные А.С. Сулимовым (Сулимов, 1977; Сулимов, Хижинская, 1977) в районе Костромской ГРЭС, определили возможный диапазон миграций разновозрастных особей: лещи в возрасте 1+ – 4+ в основном постоянно обитают в тепловых сбросах, более старые рыбы в возрасте 4+ – 7+ мигрируют на расстояния до 10–12-км, и, наконец, рыбы в возрасте 7+ – 12+ были обнаружены на расстоянии до 20–100 км от мест первоначального выпуска. К сожалению, проведенных опытов и наблюдений в естественных условиях было недостаточно, чтобы полностью охарактеризовать нерестовые миграции карповых видов – леща и плотвы – в весенний период года.

Температурные критерии могут быть исключительно полезны при оценке возможности нереста и его успешности. Так, в случае, если температура воды на нерестилищах налима поднимается выше уровня 2°C, это приводит к уродствам икры и в перспективе большей смертности личинок. Об этом свидетельствует ряд экспериментальных данных (Европейцева, 1944; Володин, 1960а). У сиговых – пеляди, сибирского сига, чира, муксуна, омуля и сибирской ряпушки температурный порог нереста несколько выше, он не превышает 4°C (Дрягин, 1949). В то же время у теплолюбивых видов рыб – карповых окуневых, щуковых, осетровых и других нерест наступает в том случае, когда температура становится выше определенных значений.

Необходимо дальнейшее накопление данных, как полевых, так и экспериментальных, характеризующих оптимальные, сублетальные и летальные значения температуры у рыб в эмбриональный период. Это позволит не только сравнивать динамику температурных реакций рыб в процессе онтогенеза, но и использовать полученные количественные показатели для разработки норм сброса подогретой воды ГРЭС и АЭС в естественные водоемы.

12. Специфические особенности некоторых систематических и региональных групп рыб.

Используя температурные критерии жизнедеятельности рыб, даже при наличии отрывочной информации и сравнительно небольшого числа данных, можно охарактеризовать или экспертно оценить определенную группу рыб, например, сиговых. Принято считать, что сиговые виды рыб – одни из наиболее ценных в промысловом отношении. Вместе с лососевыми видами они представляют существенный интерес не только для эксплуатации, но и сохранения и воспроизводства естественных популяций рыб в водоемах России. При этом особенно важно знать особенности их адаптаций к различным абиотическим и биотическим факторам среды.

Дополнительный интерес ученых и специалистов рыбного хозяйства к ним возникает еще и потому, что, в отличие от карповых, окуневых, щуковых и других видов рыб, сиговые и лососевые на температурной шкале

жизнедеятельности занимают совершенно другие температурные ниши. Если верхняя температурная граница жизнедеятельности карповых расположена в диапазоне от 30 до 40°C, а зона эколого-физиологического температурного оптимума – между 20 и 30°C, то соответствующие значения для лососевых и сиговых видов рыб существенно ниже. При этом лососевые в количественном отношении изучены на порядок больше, чем сиговые виды. Таким образом, каждый сиговый вид рыб как модельный объект эколого-физиологического исследования – уникален и неповторим.

К сожалению, количество данных, характеризующих температурные адаптации сиговых видов рыб, исключительно мало и исчисляется редкими работами, выполненными сравнительно давно. В середине прошлого века несколько работ было проведено Г.Л. Шкорбатовым (1966) и И.И. Мانتельман (1958). Существует несколько публикаций, в которых рассмотрены особенности экологического оптимума, термоизбирание и летальная температура у нескольких видов (Jobling, 1981; Cherry, Cairns, 1982; Козлова, Вещева, 1988; Козлова, 1997; Свирский, 2002).

Нами проведены исследования терморегуляционного поведения и верхней летальной температуры у сеголетков пеляди *Coregonus peled* Gmelin, безуспешная акклимация которой в Рыбинское водохранилище проходила в конце прошлого века (Голованов, 2013). Более того, большие сводки по термоизбиранию (термопреферендуму), а также верхней и нижней летальной температуре у рыб, опубликованные за рубежом, практически не включают в себя данных об эколого-физиологическом температурном оптимуме (ЭФО) и верхней температурной границе жизнедеятельности (верхняя летальная температура – ВЛТ) у сиговых видов рыб (Cherry, Cairns, 1982; Beitinger et al., 2000).

Была предпринята попытка свести единичные разрозненные данные такого профиля и кратко их проанализировать (табл. 33). Из 24 видов сиговых, представленных в пятиязычном словаре названий животных (рыбы) (Пятиязычный ..., 1989) и 14 видов, отмеченных в атласе пресноводных видов рыб России (Атлас, ... 2002) в таблице перечислены всего восемь. Отметим, что латинские названия, за исключением чивыркуйского сига, приведены по системе вышеуказанного атласа.

Значения ЭФО и данные об избираемой температуре – ИТ, а также окончательно избираемой температуре – ОИТ даны в одной графе, поскольку значения ЭФО и ОИТ у многих видов рыб практически совпадают (Jobling, 1981; Голованов, 2013). Данные в принципе немногочисленны. Обращает на себя внимание тот факт, что результаты получены разными методами, кроме того, они фрагментарны. Не хватает информации о температуре предварительной акклимации рыб. Мало данных по ростовым показателям личинок и молоди. Эксперименты в термोगradientных условиях часто проведены непродолжительное время

Таблица 33. Эколого-физиологический температурный оптимум
и температурные границы жизнедеятельности личинок и молоди сиговых рыб.

Вид	Возраст	ТА, °С	ЭФО, °С	ВЛТ, °С	Источник
<i>Coregonus autumnalis</i> Pallas	10 сут	–	7.5*	26.7	Козлова, Вещева, 1988; Козлова, 1997
	50 сут	–	16.7*	30.6	--
	90 сут	–	13.0*	–	--
	140 сут		8*	–	--
	1.5–4 мес		12–13 (9–17)*	–	Мантельман, 1958
	> 4 мес		10–11 (7–17)*	–	--
Сиг чивыркуйский	5 сут	–	9–14	–	Козлова, Вещева, 1988
	10–30 сут	–	14–18	24–28	--
	70 сут		7–14	–	--
<i>Coregonus peled</i> Gmelin	Молодь	–		27–30	Козлова, Вещева, 1988
	1–15 сут	7–8	11*		Шкорбатов, 1966
	--	10–10.5	13*		--
	--	12–13	15*		--
	0+	15	16–18**	30–32	Голованов, 2013
<i>Coregonus muksun</i> Pallas	Годовики	–	15 (день)**	–	Свирский, Валтонен, 1982
	--		9 (ночь)**	–	--
<i>Coregonus albula ladogensis</i> Pravdin (уральский)	1–15 сут	3–4	11*	–	Шкорбатов, 1966
	--	8–10	13*	–	--
	--	12–13	15*	–	--
<i>Coregonus albula ladogensis</i> Pravdin (ладожский)	8–20 сут	12–13	15*	–	Шкорбатов, 1966
	30–32 сут	15–16	18*	–	--
<i>Coregonus lavaretus maraenoides</i> Poliakov (Псков)	20–22 сут	12–13	15–17*	–	Шкорбатов, 1966
	30–32 сут	15–16	17*	–	--

Таблица 33. (окончание)

Вид	Возраст	ТА, °С	ЭФО, °С	ВЛТ, °С	Ссылка
<i>Coregonus lavaretus maraenoides</i> Poliakov (Харьков)	20–22 сут	12–13	15*	–	Шкорбатов, 1966
	30–32 сут	15–16	17*	–	--
<i>Coregonus artedii</i> Lesueur	Молодь	–	18.1	26.2	по: Jobling, 1981
	--		18.5**		
<i>Coregonus clupeiformes</i> Mitchell	Молодь	–	13.5–16.8		по: Jobling, 1981
	--		12.7**	26.6	--

Примечание: * – избираемая температура в коротких экспериментах (минуты, часы); ** – окончательно избираемая температура в длительных экспериментах или перерасчет коротких опытов.

(минуты), что могло исказить полученные результаты по ОИТ (Голованов и др., 2012; Голованов, 2013). Очевидно также, что представлены далеко не все материалы, которые имеются в настоящее время в научной литературе. Иногда та или иная зависимость, например, рост значения ЭФО у байкальского омуля, не совпадает у разных авторов. Тем не менее, можно сделать некоторые выводы.

Для омуля показано, что значения ЭФО, определенные в коротких опытах по термоизбиранию, вначале возрастают, затем, к 4–5 месяцам развития, вновь снижаются. Отметим, что количественные показатели в двух приведенных работах несколько различаются. Максимальные значения ЭФО по данным Н.И. Козловой (1997) приходится на возраст около 2 месяцев. Летальная температура у омуля также возрастает, начиная с возраста 10 суток до 2 месяцев, несколько превышая в итоге уровень в 30°C.

Интересны данные по окончательно избираемой температуре у годовиков муксуна, которые свидетельствуют о наличии суточного ритма ОИТ у молоди данного вида.

Две популяции рипуса, выращенные на Урале и на Ладоге, по результатам Г.Л. Шкорбатова (1966), в самом начале своего развития показали увеличение значений ИТ с повышением уровня температуры акклимации. Такое же повышение ИТ было отмечено в возрасте до 32 суток и у двух групп рыб чудского сига из северных и южных регионов (Псков и Харьков). Следует также отметить совпадение данных по ЭФО и ОИТ у молоди озерной ряпушки, а также аналогичное совпадение данных у молоди американского сига (по: Jobling, 1981). Для этих двух видов единичные данные указывают на верхний порог ЛТ, равный 26–27°C.

У пеляди, исходя из экспериментов по определению избираемой температуры в непродолжительных опытах Н.И. Козловой (1997) и значений ОИТ, полученных у сеголетков в длительных опытах (Голованов, 2013), показано постепенное увеличение значений ЭФО до 16–18°C, а также рост показателей ЛТ с 27–30°C до 30–32°C у сеголетков в течение первого лета жизни. Суммируя приведенные выше данные можно заключить, что, у сиговых, как и у других видов рыб (лососевых, карповых, окуневых и щучковых) в начальный период развития, начиная от выклева и до возраста в 4–5 месяцев, характерно или постепенное возрастание значений ЭФО, или возрастание с последующим снижением, как это показано у радужной форели (Голованов, Валтонен, 2000; Голованов, 2013). Очевидно, оптимальной зоной для роста и развития можно считать температуру в диапазоне от 8 до 18°C, что требует дополнительной экспериментальной проверки. Отметим, что такие данные в принципе совпадают с показателями ЭФО развития на первом году жизни для лососевых видов рыб. Судя по небольшому количеству приведенных в таблице данных, значение верхней летальной температуры у сиговых (до 32°C) может несколько превышать уровень температуры в 30°C, что близко показателям, полученным для лососевых видов рыб. Можно констатировать, что количество экспериментальных данных, характеризующих ЭФО и верхнюю температурную летальную границу жизнедеятельности сиговых видов рыб, явно недостаточно. Необходимо расширение исследований подобного рода и сопоставление их с уже имеющимися результатами исследований на видах из других семейств рыб, как теплолюбивых, так и холодолюбивых.

Второй пример – *анализ температурных характеристик рыб, обитающих в северо-западном регионе европейской части России*. Температурный диапазон жизнедеятельности рыб, обитающих в северо-западных водоемах России, достаточно широк, от 0°C (и возможно минусовых значений температуры воды в морях) до 43–44°C. Однако представители разных семейств используют, как правило, не весь диапазон температуры, а только определенные его интервалы. Аналогично тому, как популяции одного и того же вида обитают на юге, севере или в центре своего ареала, так и особи в водоеме могут существовать вблизи нижних или верхних границ жизнедеятельности, соответствующих значениям летальной температуры. Возможно также эффективное обитание в том интервале температуры, который наиболее оптимален для нереста, последующего развития, питания, роста и воспроизводства. Такой анализ позволяет сформулировать определенные температурные критерии, позволяющие оценить эффективность функционирования и каждой особи, и популяций рыб в неоднородных температурных условиях. Для каждого вида может быть определен конкретный, наиболее эффективный, температурный сценарий прохождения сезонных жизненных циклов в зависимости от тех

условий, которые предложены популяциям естественной средой (Алабастер, Ллойд, 1984; Голованов, 2007, 2008, 2012).

Были проанализированы некоторые температурные характеристики 11 видов рыб из пяти водоемов Северо-Запада России, различающихся по географическому положению, размерам, статусу и термическому режиму. Среди них – Рыбинское водохранилище (одно из водохранилищ Верхней Волги), Белое озеро, Ладожское и Онежское озера, а также Белое море.

Аборигенная ихтиофауна водоемов всей Европейской части России насчитывает 117 видов (Атлас..., 2002). После целенаправленных интродукций, а также в результате саморасселения она пополнилась 17 новыми видами, ее состав в настоящее время насчитывает 134 вида (Кудерский, 2005). Вместе с тем, в бассейнах крупных рек и морей северо-запада России общее количество видов сравнительно невелико. Так, например, в бассейне Верхней Волги в конце прошлого века отмечено присутствие 69 видов рыб и рыбообразных, относящихся к 23 семействам, в том числе среди них: карпообразных – 36, окунеобразных – 9 и лососеобразных – 8 видов (Экологические..., 2001). Непосредственно в Рыбинском водохранилище, а также в его притоках обитает 38 видов рыб (Терещенко, Стрельников, 1997), преимущественно карповых – 20 видов, окуневых – 4 вида, вьюновых – 3 вида. Обращает на себя внимание тот факт, что присутствуют такие холодолюбивые виды как налим, европейская корюшка (численность которой существенно сократилась), европейская ряпушка, пелядь, а также ряд видов-вселенцев, в том числе черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris*, несколько видов бычков и головешка-ротан.

В Белом озере количество видов несколько меньше. По материалам Н.В. Болотовой и А.Ф. Коновалова (2002), в озере обитают от 20 до 24 видов, преимущественно карповых – 12 видов и окуневых – 4 вида. Из холодолюбивых видов присутствуют налим, ряпушка и корюшка.

Ладожское озеро населяют 43 вида рыб, больше чем в Белом или Онежском (36) озерах. По данным Л.А. Кудерского и А.С. Печникова (2002), среди этих видов 18 – карповых, 3 окуневых и 3 вьюновых. Кроме холодолюбивых видов – налима, корюшки и ряпушки, следует отметить присутствие 3 видов лососевых – озерного лосося, форели озерной и палии, а также сига (7 форм). Показано также наличие 2 видов миног, угря, 2 видов колюшек и 2 – подкаменщиков.

Онежское озеро. Из 36 видов, обитающих в озере, 10-12 видов – карповые, 3 – окуневые. Как и в Ладожском озере, распространены холодолюбивые виды: 3 вида лососевых – форель, озерный лосось и палия, разные формы сегов и ряпушка, налим, корюшка (Кудерский, 2009; Кудерский, Печников, 2002).

По данным С.М. Калюжина (2003), в бассейне Белого моря известно всего 68 видов из 29 семейств, в том числе карповых – 7, а окуневых – 2. В отличие от предыдущих водоемов, число видов сравнительно больше. Отмечено 5 видов лососевых – семга, кумжа, голец, нельма и горбуша; 3 вида сиговых – беломорская ряпушка, омуль и ледовитоморский сиг; 2 вида корюшковых – беломорская корюшка и мойва; 5 видов тресковых, 2 – колюшковых, 4 бельдюговых вида и др. Присутствует и атлантическая сельдь.

Отобранные нами для анализа 11 видов – золотой или обыкновенный карась, лещ, плотва, речной окунь, обыкновенная щука, атлантическая сельдь *Clupea harengus*, корюшка, атлантический лосось или семга, радужная форель, налим и атлантическая треска *Gadus morhua morhua* – представляют 7 семейств теплолюбивых и холодолюбивых рыб. Данные виды обитают практически во всех указанных выше водоемах. Исключение составляют 3 вида – сельдь, семга и атлантическая треска, обитающие только в Белом море. Используются критерии – температура нереста, оптимальная температура эмбриогенеза, оптимальная температура роста, окончательно избираемая температура и верхняя летальная температура (Голованов, 2013).

Таблица 34. Температурные характеристики молоди рыб, °С

Вид	Температура нереста	Оптимум эмбриогенеза	ОТР	ОИТ	ВЛТ
Карась	14–22.5	17–22	28–30	28–29	38–39
Лещ	13–20	10–20	< 28	26–27	36–38
Плотва	10–20	11–22	< 28	24–26	35.5–37
Окунь	4–17	12–18	26	25–26.5	35–36
Щука	7.5–14	7–15	19–26	24–24.5	35–36
Сельдь	0–9	3–15	3–15	20–23	31–33
Корюшка	5–12	3.5–13	3.5–13	12–13	26–27
Семга	0–8	3–12	12–18	14–18	28–30
Форель	3–8	5–10	16–17	14–17	29–30
Налим	0–2	0.3–2	10–16	14–16	28–30
Треска	0.5–8	4–8	4–8	6–12	19–22

Примечание: оптимальная температура роста – ОТР, °С; окончательно избираемая температура – ОИТ, °С; верхняя летальная температура – ВЛТ, °С; использованы данные научных публикаций: Алабастер, Ллойд, 1984; Атлантический лосось..., 1998; Баклашова, 1980; Белое море..., 1995; Веселов, Калюжин, 2001; Голованов, 2012; Голованов и др., 1997; Голованов, Валтонен, 2000; Иванова, Лапкин, 1982; Калюжин, 2003; Татьянкин, 1974; Cherry, Cairns, 1982; Jobling, 1981; Володин, Иванова, 1968.

У сеголетков и годовиков выявлена прямая зависимость между значениями нерестовой температуры, оптимальной температуры роста и питания в раннем онтогенезе, а также значением ОИТ (табл. 34). В период 1–6 месяцев после нереста наблюдается рост значений температурных характеристик у всех видов рыб, а значения оптимума роста и питания практически совпадают с характеристиками ОИТ (коэффициент корреляции выше 0.9). Также выявлена и определенная зависимость между значением ЭФО, ОИТ и ВЛТ (по показателю ХЛМ) рыб. Показано, что значения ВЛТ превышают значение ЭФО и ОИТ на определенную величину. Интервал температуры нереста и эмбриогенеза или совпадает, или эмбриогенез протекает при температуре несколько выше нерестовой. Оптимум роста у сеголетков и годовиков указанных видов рыб соответствует температуре эмбриогенеза, или, как правило, несколько выше. В то же время, ОИТ, как показатель эколого-физиологического оптимума (Jobling, 1981; Голованов, 1996а, 2012; Golovanov, 2006), чаще совпадает с оптимальной температурой роста и, очевидно, питания рыб. Представленные результаты, безусловно, требуют последующей детализации. Однако в этой таблице впервые приведены данные по пресноводным рыбам совместно с морскими (семга, треска и сельдь). Количество экспериментальных данных по термоадаптационным характеристикам морских рыб, обитающих в морях на побережье России, незначительно (Татьянкин, 1966, 1972, 1974; Christiansen et al., 1997; Карамушко, 2007 и др.).

Два показателя – окончательно избираемая температура (ОИТ) и верхняя летальная температура (ВЛТ) у рыб с учетом общей амплитуды температурного диапазона жизнедеятельности ранее стали основой классификации рыб по их отношению к температурному фактору среды (Голованов, 2008, 2012). Для видов, обитающих в пресноводных водоемах северо-запада России, было выделено несколько групп. Первая – наиболее эвритермные, теплолюбивые (каarp, карась серебряный и золотой, головешка-ротан). Вторая – эвритермные, теплолюбивые (лещ, плотва и окунь). Третья – умеренно эвритермные теплолюбивые (щука и осетр). Четвертая – stenотермные, холодолюбивые (семга, кумжа, пелядь, корюшка и налим). Исходя из показателей, представленных в таблице 34, в настоящее время трудно отнести атлантическую сельдь к определенной группе ввиду недостатка данных. В то же время, атлантическую треску можно охарактеризовать как представителя 5-ой группы – наиболее stenотермных, холодолюбивых видов рыб.

Полученные новые данные для рыб, обитающих в водоемах на северо-западе Европейской части России, а также установленное соотношение оптимальных и пессимальных температурных характеристик у молоди разных видов важны как для разработки теории адаптаций водных животных, так и в практике рыбного хозяйства.

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОГНОЗИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ КРИТЕРИЕВ

Существует несколько областей, в рамках которых возможно то или иное применение температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб. Во-первых, рыбохозяйственные прогнозы разного уровня, во-вторых, возможные изменения климатических условий. В-третьих, аномально высокие значения температуры воды в летнее время года, в-четвертых, термальное загрязнение и тепловые нагрузки на водоемы, в-пятых, прочие экологические риски. В-шестых, вселение чужеродных видов рыб и, наконец, возможности аквакультуры. В наши задачи не входил подробный анализ всех этих направлений, каждое из которых вполне могло бы стать предметом отдельного рассмотрения. Остановимся лишь на том, каким образом следует применять уже известные данные о температурных адаптациях рыб.

В предыдущих главах проанализированы результаты многолетних экспериментальных и полевых исследований, касающиеся температурных характеристик пресноводных рыб России, сопредельных стран, Европы и Северной Америки. Приведены количественные значения температурных критериев жизнедеятельности – температура нереста, температура оптимального эмбриогенеза, оптимальная температура роста, окончательно избираемая температура, верхняя летальная температура (критический термический максимум и хронический летальный максимум) – более чем у 50 видов пресноводных рыб из многих семейств.

Напомним, что значения оптимальной температуры роста (ОТР) и окончательно избираемой температуры (ОИТ), полученные самыми разными методами, высоко коррелируют между собой и определяют эколого-физиологический оптимум рыб (ЭФО). Значения верхней летальной температуры (ВЛТ), полученные разными методами, характеризуют эколого-физиологический пессимум рыб (ЭФП). При этом значения критического термического максимума (КТМ, высокие скорости нагрева воды) определяют зону сублетальной высокой температуры, а значение хронического летального максимума (ХЛМ, низкая скорость нагрева) – зону летальной температуры.

При определении ВЛТ для получения сравнимых результатов желательно использовать стандартную температуру акклимации – 20°C для теплолюбивых и 10–15°C для холодолюбивых видов рыб. Следует учитывать, что иная температура акклимации значительно меняет уровень ВЛТ. При определении ХЛМ, как правило, используют скорость

нагрева 1–2°С/сут. При определении КТМ предпочтительнее скорости нагрева порядка 2–12°С/ч, более соответствующие возможным изменениям температуры воды в зонах сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий. При отсутствии таких данных, в виде исключения, можно использовать и результаты, полученные при скорости нагрева 18°С/ч.

Кроме фактических количественных данных по разным критериям, при каждой экспертной оценке важно учитывать: 1) значительные отличия температурных адаптаций у теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб; 2) значимость каждого °С и конкретное место на температурной шкале жизнедеятельности рыб; 3) возможность существования в зоне низкой и высокой сублетальной температуры в течение непродолжительного времени без последствий; 4) возможность увеличения времени пребывания в оптимальных или близких к оптимальным условиям; 5) количество градусо-дней или сумму тепла, получаемой за период роста; 6) возможность эффективного роста и развития в раннем онтогенезе; условия роста пресноводных рыб (постоянные, астатичные, градиентные); 7) взаимодействие температурного и трофического факторов, формирующих показатели роста, развития и продуктивности рыб; 8) онтогенетические различия молоди, неполовозрелых и половозрелых рыб; 9) сезонные особенности роста, развития и функционирования рыб; 10) требования к условиям размножения пресноводных рыб; 11) специфические особенности рыб некоторых систематических и региональных групп (гл. 5, раздел 5.3).

Первые два пункта фактически ориентируют исследователя, эксперта или специалиста рыбного хозяйства на то, с какой именно группой рыб (тепло- или холодолюбивой) приходится иметь дело, и в какой области температурного диапазона жизнедеятельности происходит та или иная оценка. Пункты с третьего по пятый дают возможность примерно оценить время выживания в зоне предельно высокой температуры и максимальное время существования в оптимальных или приближенных к оптимальным условиям. Пункты с 6-го по 11-й определяют абиотические и биотические условия оптимизации роста, развития, питания и размножения рыб. Наконец, следует учитывать возможность примерной качественной и количественной оценки температурных возможностей у рыб некоторых систематических или региональных групп.

Данные могут быть востребованы по одному конкретному виду, группе близкородственных видов (в пределах одного семейства), группе теплолюбивых или холодолюбивых видов, а также одной из четырех групп, на которые были разделены пресноводные рыбы, обитающие в европейской части России, по отношению к температурному фактору

среды (Голованов, 2013). Вполне применимы для экспертной оценки температурных возможностей рыб и результаты зарубежных авторов, в особенности по тем видам, которые активно используются в отечественной аквакультуре или интродуцированы в пресные водоемы России.

6.1. РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЙ ПРОГНОЗ

Такой важный биологический ресурс пресноводных водоемов, как запасы рыб, их сохранение и приумножение, определяется множеством факторов, включая и естественные, и антропогенные. Никто не отрицает, что температура, один из важнейших абиотических факторов, влияющих на все жизненные процессы пойкилотермных организмов, обитающих в водной среде (Никольский, 1974; Шмидт-Ниельсен, 1982).

Рассмотрим несколько конкретных примеров. Анализируя уровень развития кормовой базы и рост рыб, А.И. Баканов с соавторами (1987) на примере леща в возрасте 4–10 лет и ерша из 35-и водохранилищ СССР (в настоящее время – России и сопредельных стран) сделали несколько выводов, главным из которых был следующий: «В водохранилищах на рост рыб, прежде всего, влияет температурный режим». Что позволило авторам придти к такому заключению? Хорошо известны случаи хорошего роста рыб и в водоемах с бедной кормовой базой. Так, коэффициенты корреляции между длиной и массой тела леща с одной стороны и биомассой бентоса были сравнительно невысоки (максимум 0.26–0.27) и недостоверны. Был проанализирован и второй фактор, который мог влиять на рост рыб, – географическая широта водохранилищ, с которой непосредственно связан температурный режим. Корреляция была достоверной и более высокой – до 0.59. Множественный коэффициент корреляции (рост леща в зависимости от совокупности действия факторов, биомассы бентоса и широты водоема) достигал уже величины 0.78. По мнению А.И. Баканова с соавторами (1987) это означает, что рост леща в водоемах на 70–80% определяется температурным и кормовым факторами, а все остальные факторы действуют слабее. Отмечено также, что лещ Рыбинского водохранилища имеет темп роста, характерный для водохранилищ данной климатической зоны.

О том, что географическая широта (и напрямую связанная с ней температура) существенно влияет на рост рыб, свидетельствуют и данные многих других авторов (Танасийчук, Танасийчук, 1979; Дгебуадзе, 1979; Крыжановский, 1982; Шевцова, 1983). А по результатам В.Н. Коваля и А.Б. Казанского (1984), корреляция между термическим режимом водоемов и рыбопродуктивностью достигает еще большей величины 0.808–0.853.

При рыбохозяйственной оценке рыбных ресурсов с точки зрения температурных критериев жизнедеятельности следует рассматривать несколько позиций. Среди них: весенний прогрев воды в водоеме ко времени нереста и позднее, способствующий выживанию и росту личинок. Важно оценить возможную урожайность поколений того или иного вида в многолетнем аспекте. Необходимо оценить продолжительность теплого времени года для хорошего роста и последующей зимовки, а также количество градусо-дней в течение этого периода. Кроме того, для большинства карповых и окуневых видов, а также щуки и некоторых важных промысловых видов рыб желательна информация о том, какая часть времени роста приходится на период с температурой выше 14°C, когда рост, питание и массонакопление этих рыб максимально эффективны.

В той или иной степени некоторые из этих вопросов были подробно рассмотрены в работе Л.К. Ильиной и Н.А. Гордеева (1980) на примере такого важного промыслового вида Рыбинского водохранилища как лещ. Оценивалась численность поколений леща в Рыбинском водохранилище (в условных единицах, за единицу принято малочисленное поколение 1950 г.) с 1941 по 1973 гг. За период с 1950 по 1973 гг. были рассмотрены уровень воды, приток воды к Рыбинскому водохранилищу и суммарное тепло (градусо-дни). Сравнивалась также среднемесячная температура воды в годы с разной урожайностью поколений леща (высокой, средней и низкой в двух вариантах).

Приводя данные о численности поколений и температуре воды в весенне-летний период, авторы отметили, что годам с урожайными поколениями предшествовали периоды с наиболее высокой температурой. Даже в 1954 и 1960 гг., несмотря на низкий уровень, небольшие площади нерестилищ, большое количество самок с резорбирующей икрой, малой исходной численностью молоди, высокая урожайность поколения была обеспечена хорошей жизнестойкостью молоди, высокой температуры среды и повышенной концентрацией кормовых организмов. Эти данные косвенно подтверждают наш вывод о том, что для молоди рыб (аналогично поведению личинок в термоградиенте) для эффективного роста в начале онтогенеза необходимо постепенное повышение температуры окружающей среды после нереста. Интересно в связи с этим и положение авторов о том, что: «В природе фактически очень важен сам ход процесса, например, весеннее прогревание мелководий (быстрое, медленное, с краткосрочными или длительными похолоданиями, размах суточных колебаний температуры)».

Известно, что у леща Рыбинского водохранилища численность урожайных и неурожайных поколений различается в среднем, в 10–13 раз

и более (Ильина, Гордеев, 1980). Ни уровень воды – высокий или низкий, ни площади залитого мелководья, в отдельности или вместе, не объясняли возникновение урожайных поколений. Из рассматриваемых 24 лет 6 лет дали высокоурожайные поколения (табл. 35).

Таблица 35. Среднемесячные значения температуры воды в годы с разной урожайностью поколений леща (по: Ильина, Гордеев, 1980)

Урожайность	Годы данной группы урожайности	Средняя температура воды по месяцам, °С				Число лет
		Май	Июнь	Июль	Август	
Высокая	1953, 1954, 1955, 1959, 1960, 1966	12.0	18.0	21.6	19.0	6
Средняя	1956, 1957, 1958, 1961, 1967, 1970,	10.7	17.0	19.1	18.5	6
Низкая 1	1950, 1951, 1952, 1962, 1965, 1968, 1969, 1971	10.0	15.7	17.4	17.4	8
Низкая 2	1963, 1964, 1972, 1973	13.3	18.2	21.7	19.2	4

Эти шесть лет отличались хорошим весенним прогревом воды и сравнительно высоким уровнем температуры в течение всего лета. Другие шесть лет были средние по урожайности, очевидно, за счет естественного сочетания благоприятных факторов. Восемь малоурожайных лет (группа низкая 1) совпадали с очень низким температурным режимом, при котором любое изменение водного уровня не улучшало ситуации. Низкая урожайность (17% от максимальной) в течение 4-х лет (группа 2), несмотря на высокую температуру, была, скорее всего, обусловлена малым притоком воды. Это наглядный пример совместного действия факторов среды. Таким образом, даже высокий температурный уровень весной, летом и осенью не обеспечивает появления урожайного поколения, если другие факторы среды не являются благоприятными. К такому же выводу пришли и Ф.М. Шакирова и Ю.А. Северов (2012), рассматривая влияние температуры воды и уровня режима в период нереста на эффективность естественного воспроизводства промысловых видов рыб (щука, лещ, густера, синец, судак, берш, плотва, сазан, окунь) Куйбышевского водохранилища.

Проанализируем суммарное тепло или количество градусо-дней за 4 месяца года: май, июнь, июль и август, приведенные в табл. 35. Для высокоурожайных лет оно составляет в среднем 2117 градусо-дней, т.е. несколько выше 2100. Для среднеурожайных лет это значение равно 1993 градусо-дня, ~2000. Несколько ниже количество градусо-дней в группе с низкой (1) урожайностью – 1908. Даже такая сравнительно небольшая разница градусо-дней, накопленная за один весенний и три летних месяца при прочих равных условиях, видимо, сказывается на урожайности рыб. Количество градусо-дней для группы с низкой (2) урожайностью максимально – 2167, однако, как уже упоминалось выше, в данном случае лимитирующими оказались другие факторы – низкий уровень и малая водность.

Температура выше 14°C способствует лучшему росту и развитию многих карповых видов рыб, в том числе и леща (Голованов, 2013). По данным таблицы 35 сумма значений температуры в летние месяцы превышала уровень 14°C на 16.6, 12.6 и 8.5 соответственно в годы с высокой, средней и низкой (1) урожайностью. Даже такой примерный анализ показывает, что не просто общее суммарное тепло, но тепло выше определенного продуктивного уровня определяет вероятность появления урожайного поколения и эффективный рост молоди леща. Однако, это превышение может быть достаточно большим (16.1°C) и в годы с низкой урожайностью (2), указывая на неблагоприятное сочетание других факторов. Уровень средних значений летней температуры с июня по август, как и по данным А.С. Литвинова и В.Ф. Рошупко (1993), низок и составляет менее 22°C (от 15.7 до 21.7°). Такие значения температуры воды, ниже 20°C, недостаточны для эффективного роста молоди карповых и окуневых видов рыб, а также щуки.

Кроме влияния промысла, в первую очередь, в рыбохозяйственных прогнозах по водохранилищам и другим водоемам, следует учитывать воздействие колебаний уровня, кормовой базы и, безусловно, температуры (Ильина, Гордеев, 1980; Баканов и др., 1987; Северов и др., 2012; Шакирова, Северов, 2012; Шакирова и др., 2012, 2013). Мы не касались многих других аспектов взаимодействия абиотических и биотических факторов среды, обеспечивающих охрану и воспроизводство популяций пресноводных рыб (Герасимов и др., 2013).

Примеры из двух приведенных работ (Баканов и др., 1987; Ильина, Гордеев, 1980) – вариант краткого анализа воздействия температурного фактора на рыбохозяйственные показатели. Однако количество таких работ сравнительно невелико. Очевидно, что использование температурных критериев жизнедеятельности рыб, в первую очередь, характеризующих их ЭФО и ЭФП в эмбриогенезе, раннем и более позднем онтогенезе в целях рыбохозяйственного прогноза позволит

6.2. ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Изменение климата на Земле и в отдельных ее регионах существенно изменяет условия обитания пресноводных рыб. Глобальное потепление отчетливо сказывается на динамике популяций рыб, изменяет их численность, структуру и особенности функционирования рыбного населения, приводит к вселению чужеродных видов (Клиге и др., 1998; Изменения ..., 2002; Кляшторин, Любушин, 2005). Потепление климата в ряде случаев приводит к возникновению аномально высокой температуры в летнее время (2010 г.) и мягких по температурным условиям зимних периодов. Вопрос о том, каким образом связаны изменения климата с продуктивностью морских и пресных водоемов, сложен и многообразен так же, как и методы расчета этой зависимости (Пузаченко, 2004; Кляшторин, Любушин, 2005). Такая оценка исключительна важна еще и потому, что проливает свет на давно обсуждаемый вопрос, что же, в конце концов, является причиной долговременных колебаний запасов основных промысловых видов рыб – рыболовство или климат. Достаточно сложно прогнозировать изменение состояния популяций и отдельных видов рыб еще и потому, что их температурные адаптации изучены не в полной мере. Разработка методологии и накопление информации в области температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб призваны решить некоторые из таких вопросов.

В настоящее время существуют разные точки зрения на то, закончился или продолжается процесс потепления (Farmer, Cook, 2013). По некоторым из них, с учетом результатов экстраполяции средняя температура на Земле будет возрастать, по крайней мере, до 2040 г., после чего наступит похолодание (Пузаченко, 2004). По мнению других, процесс потепления практически заканчивается, а грядущее похолодание наступит в самое ближайшее время (Кляшторин, Любушин, 2005).

Средняя температурная аномалия приземного слоя воздуха (Глобальная dT) рассматривается как наиболее важный индекс, характеризующий долгопериодные флуктуации климата Земли в целом (Bell et al., 2001). Именно этот индекс служит главной характеристикой динамики глобального потепления. Динамика Глобальной dT приземного слоя воздуха за 140 лет наблюдений представлена на рис. 34. На фоне межгодовых вариаций проявляется повышающийся межвековой линейный тренд (около 0.06°C за каждые 10 лет), на фоне которого



Рис. 34. Динамика глобальной температурной аномалии (Глобальной dT) приземного слоя воздуха, 1861–2000 гг. (по: Кляшторин, Любушин, 2005).

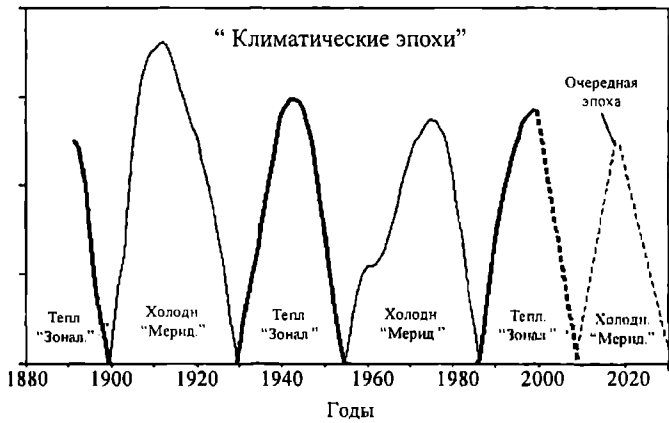


Рис. 35. Чередование климатических эпох, выделяемых по периодическим флуктуациям температуры (Глобальной dT) и индекса Атмосферной циркуляции (ACI) (по: Кляшторин, Любушин, 2005).

Глобальная dT испытывает флуктуации продолжительностью около 60 лет (Кляшторин, Любушин, 2005). Схема на рис. 35 наглядно демонстрирует чередование теплых (зональных) и холодных (меридиональных) эпох приблизительно с 30-летней периодичностью на протяжении последних 110 лет. Исходя из этого, можно предположить, что текущая теплая климатическая эпоха, начавшаяся в 1970-х годах, вероятно, закончится в первой декаде 2000-х, а очередная холодная эпоха продлится с 2010-х по 2030-е годы ((Кляшторин, Любушин, 2005).

Рассмотрим влияние климата на температурный режим Рыбинского водохранилища. За период интенсивного потепления с 1976 по 2005 гг. на побережье водохранилища скорость повышения температуры воздуха составила $0.46\text{--}0.52^{\circ}\text{C}/10$ лет (Литвинов, Рошупко, 2010). Аномально теплыми были 1999, 2001 и 2007 гг. Как известно, особой температурной аномалией отличался 2010 г.

По данным А.С. Литвинова и А.В. Законновой (2012), термический режим Рыбинского водохранилища за период с 1948 по 2008 гг. под влиянием глобального потепления существенно изменился (рис. 36). Вполне очевидно, что это должно сказываться и на температурных условиях обитания водных организмов в водоеме, а также их продуктивности.

Как видно из рисунка, температура поверхностного слоя воды Рыбинского водохранилища в годы с 1945 по 2010 устойчиво повышалась. Авторы отмечают, что продолжительность периода с температурой выше определенного предела $\geq 20^{\circ}\text{C}$ в период потепления также возросла. Так, количество таких декад увеличилось во 2-ой декаде июня до 6, в период максимального прогрева до 20–22. В этот период потепления была выявлена тенденция повышения температуры поверхностного слоя воды в течение всего безледного периода. Средняя скорость повышения температуры в июле составила $0.67^{\circ}\text{C}/10$ лет, а максимальная – $0.89^{\circ}\text{C}/10$ лет.

Такие многолетние ряды представляют существенный интерес, поскольку выявляют общую тенденцию и позволяют оценить хотя бы приблизительно, насколько повышается температура в определенные годы или за ряд лет. Ранее, при анализе данных по урожайности поколений леща в Рыбинском водохранилище (Ильина, Гордеев, 1980) отмечалась важность увеличения температуры выше уровня 14°C для эффективного роста молоди карповых и окуневых видов рыб. Необходимо отметить, что эти исследования были проведены в период, когда потепление не отмечалось. А в период потепления с 1976 и далее количество таких значений температуры, по данным А.С. Литвинова и А.В. Законновой (2012) существенно выросло, что в принципе, должно было положительно сказаться на росте и развитии молоди рыб.

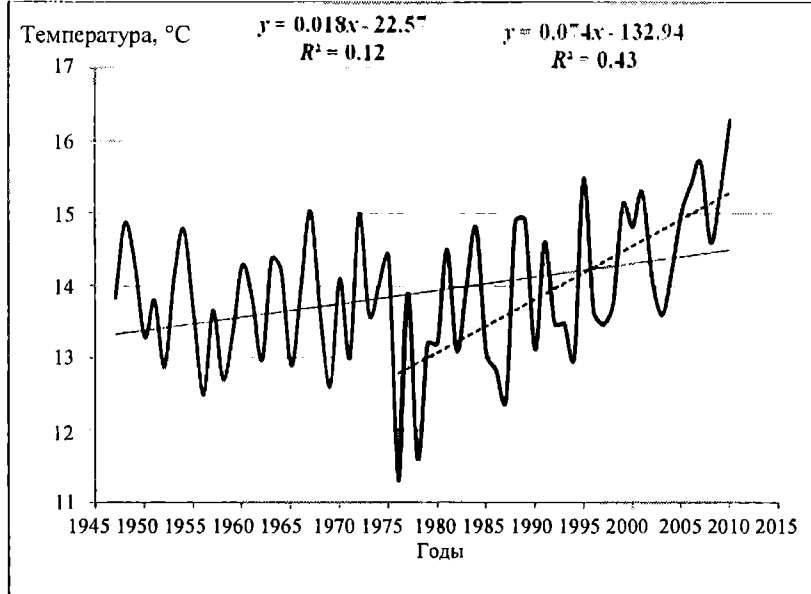


Рис. 36. Многолетние изменения средней температуры поверхностного слоя воды за май-октябрь в Рыбинском водохранилище (по: Литвинов, Законнова, 2012).

В настоящее время в Европе (Швеция, Норвегия, Финляндия, Франция и др.) и Северной Америке (США и Канада) широко развернуты исследования по оценке влияния возможных изменений климата, в особенности потепления, на жизнедеятельность разных видов пресноводных рыб (Lehtonen, 1996; Lappalainen, Lehtonen, 1997; Elliott, Elliott, 2010; Lynch et al., 2010; Lyons et al., 2010; Magnuson, 2010; Nunn et al., 2010; Pörtner, Peck, 2010; и др.). Количество таких работ постоянно растет, и в основу рассуждений о пользе или вреде климатических изменений для рыбного населения положены, в том числе, и экспериментальные данные по температурным адаптациям пресноводных рыб. К сожалению, публикации на подобную тему в отечественных журналах практически отсутствуют. Основной суммарный вывод этих исследований заключается в том, что повышение температуры воды на несколько градусов должно положительно сказаться на большинстве карповых и окуневых видов рыб (в зависимости от географической широты), но может привести к ряду проблем для лососевых видов в

южных регионах их обитания. Даже небольшое, но устойчивое многолетнее повышение температуры воды, в особенности в малых водотоках, может привести к серьезным последствиям для отдельных видов рыб, в зависимости от степени их теплолюбивости (Lynch et al., 2010). Для лососевых видов – семги, кумжи и американского гольца – повышение температуры на 2.5°C зимой и весной благоприятно. В то же время увеличение температуры воды на 4°C зимой и на 3°C летом негативно скажется на росте кумжи (Elliott, Elliott, 2010). В аквакультуре все будет зависеть от того, насколько специалисты рыбного хозяйства смогут скорректировать новые условия среды для выращивания традиционных объектов прудового, садкового и интенсивного рыбоводства, либо смогут заменить их на новые объекты аквакультуры.

При оценке возможных последствий среднесуточного потепления, к примеру, на 2–3°C, следует выполнить стандартные процедуры. Оценить, насколько более благоприятным будет весенний режим нереста и температурный режим после нереста данного вида. Выяснить, насколько увеличится период теплого времени года и количество дней с температурой выше 14°C для соответствующих видов рыб, например, карповых и окуневых, а также щуки.

Как соотносятся оптимальные температуры роста для молоди в период до потепления и после в сравнении со значениями ОТР и ОИТ у данных видов. Для молоди теплолюбивых карповых, щуки и окуневых видов в Рыбинском водохранилище ситуация постепенного потепления, в целом, благоприятна. Однако для налима, корюшки, ряпушки и, возможно, других менее теплолюбивых видов, такое повышение чревато негативными последствиями.

Повторим, что следует использовать также упомянутые выше (гл. 5) критические уровни температуры для лососевых и сиговых видов – выше ~24°C, для осетровых и щуковых – выше ~28°C, для окуневых и карповых видов – выше ~32°C. Если эти значения температуры держатся достаточно длительный промежуток времени в летнее время возможны негативные последствия.

Хорошо известен факт замены корюшки – основного объекта питания судака Рыбинского водохранилища – на тюлька в период с 1997 гг. по настоящее время (Slynko et al., 2010; Slynko, Kiyashko, 2012). Независимо от ряда причин, объясняющих вселение и распространение тюльки, вытеснившей корюшку, отметим, что верхняя летальная температура у корюшки составляют всего 26–27°C (Иванова, Лапкин, 1982). И поскольку в начале XXI-го века было несколько подряд теплых лет, этого оказалось достаточно, чтобы популяция корюшки практически потеряла промысловое значение, не смогла восстановиться и почти исчезла. В случае, когда сценарий изменения климата будет другим, в

сторону уменьшения температуры воды в летнее время и сокращения периода продуктивного роста для рыб Рыбинского водохранилища, некоторое преимущество, хотя в начале и незначительное, получают холодолюбивые виды рыб.

Определенное отрицательное значение для зимовки (лещ на зимовальных ямах) и нереста налима в январе-феврале может иметь и некоторое повышение придонной температуры воды в зимнее время (Литвинов, Рощупко, 1993). Более резкое потепление климата может воздействовать на участки термального загрязнения и рыб, обитающих непосредственно в тепловых сбросах, или выращиваемых в садках на теплых подогретых водах. Превышение уровня температуры 30°C негативно отразится, в первую очередь, на осетровых видах рыб (молоди и производителей), уровни ВЛТ у которых лишь ненамного превосходят значения 30–33°C.

Очевидно, что необходима хотя бы предварительная оценка того, как грядущее потепление (или похолодание) повлияет на запасы основных промысловых и ценных видов рыб, обитающих в пресных водоемах России.

6.3. АНОМАЛЬНО ВЫСОКАЯ ТЕМПЕРАТУРА В ЛЕТНЕЕ ВРЕМЯ ГОДА

При обсуждении данного вопроса следует уточнить, что считать аномалией температурного режима. По данным А.С. Литвинова и А.В. Законновой (2012), аномалии средней температуры воздуха за теплый период года (с апреля по октябрь) в период с 1947 по 2010 гг., как правило, не превышали значения ± 0.5 – 1.5°C при общем тренде повышения температуры воды в водоеме (рис. 37).

В то же время, в экстремальные годы значения температуры отличались от средних показателей на -2.2°C (1976 г.) и $+2.3^\circ\text{C}$ (2010). Ранее годы 1997, 2001 и 2007 были обозначены как одни из самых теплых за период наблюдения. Превышение температуры выше средней составляло в эти годы всего $+1.0$ – 1.5°C . Отметим еще одну особенность наблюдений – устойчивый тренд положительной аномалии температуры выше средней многолетней за период с 1998 по 2010 г. За этот период не было ни одного года с отрицательной аномалией температуры воздуха. Даже с учетом того, что данные приведены по температуре воздуха, это весьма показательно.

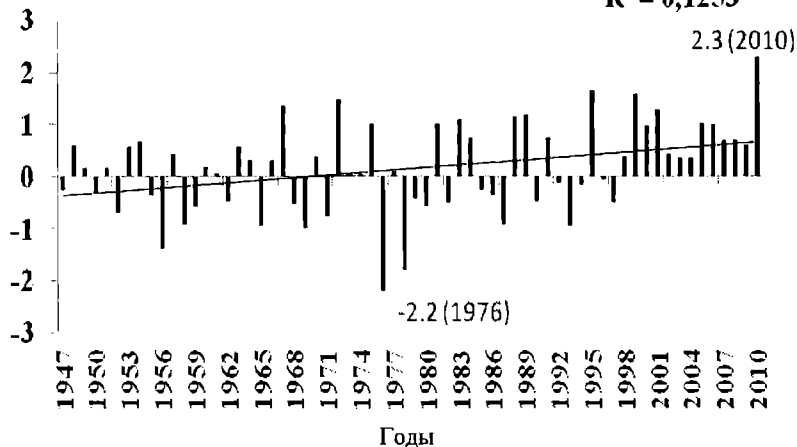


Рис. 37. Аномалии средней температуры воздуха за теплый период года с апреля по октябрь, данные метеостанции г. Рыбинск, ГМО (по: Литвинов, Законнова, 2012).

В отличие от интерпретации гидрологов резко аномальной для водоема в целом и всех пресноводных рыб следует признать ситуацию 2010 г. в летний период (июнь, июль, август) в регионе Верхней Волги. Более полутора месяцев держалась высокая, на уровне 30–38°C, температура воздуха. В результате вода в прибрежье Рыбинского водохранилища и других водохранилищ Верхней Волги прогрелась до 29–32°C, а на мелководьях вдоль берегов была еще выше. За все время технической эксплуатации водохранилища такой уровень температуры был достигнут впервые. В водохранилищах Верхней Волги впервые наблюдали столь мощное цветение синезеленых водорослей, усиление всех процессов эвтрофикации и возникновение придонных зон с малым содержанием кислорода или его полным отсутствием (Лазарева и др., 2013). Впоследствии, вплоть до 2013 г. такие зоны с низким содержанием кислорода отмечали в верхневолжских водохранилищах даже при нормальной (19–20°C) температуре воды.

Поскольку температура воды выше 30°C, по мнению Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1975) представляет тот верхний предел, выше которого начинают проявляться негативные последствия, такая аномальная ситуация не могла не сказаться и на некоторых видах рыб. После периода высокой летней температуры в пресных водоемах средней

полосы России наблюдали снижение интенсивности роста и питания рыб, уменьшение видового разнообразия, а также существенное ухудшение качества воды при сокращении числа кормовых организмов. Несколько окуневых видов – речной окунь и особенно обыкновенный ерш – не смогли приспособиться летом 2010 г. к столь высокой температуре, а возможно, и к дефициту кислорода в воде. Многочисленные случаи гибели разноразмерных особей ерша и окуня отмечены в конце июля и в начале августа 2010 г. в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища (собственные наблюдения).

Уже упоминалось, что в диапазоне температуры от 34 до 38°C тепловой шок становится генотоксичным, вызывая увеличение частоты aberrаций хромосом в метафазе и числа однопочечных повреждений ДНК (Anitha et al., 2000). Эти данные получены для серебряного карася, который, по нашей оценке, является одним из самых теплоустойчивых пресноводных видов рыб России (Голованов, 2013). Учитывая, что в прибрежье и на мелководьях такие высокие значения температуры в 2010 г. были обычным явлением, не исключено, что подобные негативные последствия могли иметь место и у молоди менее термоустойчивых видов – леща, плотвы, синца, густеры, окуня, судака и щуки. Не случайно, что именно в этом году в ряде рыбоводных садковых хозяйств России, расположенных на подогретых водах ГРЭС и АЭС, наблюдали случаи гибели производителей осетровых видов рыб.

Такая высокая температура опасна еще и тем, что может усиливаться действие других факторов среды, абиотических и биотических, при этом не всегда в положительную сторону. Проблемы, возникающие при аномально высокой температуре водной среды, в отношении пресноводных рыб изучены явно недостаточно. Существующие температурные критерии жизнедеятельности рыб (ОТР, ОИТ и ВЛТ), конечно, могут экспертно подсказать, где тот опасный предел, выше которого необходимо принимать конкретные меры. Однако это тот вопрос, который нуждается в разработке и дальнейшем детальном исследовании.

6.4. ТЕРМАЛЬНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ И ТЕПЛОВЫЕ НАГРУЗКИ

Пожалуй, ни одна область применения температурных критериев жизнедеятельности рыб не является столь актуальной, как термальное загрязнение пресных водоемов и оценка тепловой нагрузки. Массовое изучение этой насущной проблемы в 60-е – 90-е годы прошлого века в США, Канаде, Англии, Франции и СССР сменилось более планомерным. После этого научное сообщество сосредоточилось на проблемах влияния

глобального потепления на биологические процессы в морских и пресных водоемах, рассматривая термальное загрязнение как более частный вопрос. Немаловажно и то, что во многих случаях вывод о влиянии подогретых вод ГРЭС и АЭС на биоту был однозначен – это влияние локально и ограничивается небольшими участками водоема. В небольших по площади водоемах опасность влияния тепловой или атомной станции существенно возрастает. В связи с возможным вкладом глобального потепления в процессы термального загрязнения водоемов рассмотрим данный вопрос подробнее на примере влияния двух тепловых электростанций, Конаковской и Костромской ГРЭС, расположенных соответственно в акватории Иваньковского и Горьковского водохранилищ.

Для определения влияния тепловых нагрузок (т.е. уровня, продолжительности и скорости температурного воздействия) на рыб и беспозвоночных, необходимо учитывать общие закономерности воздействия температурного фактора на биоту пресноводных водоемов. Кроме того, для оценки биологической значимости температуры, исследований, проводимых только в естественных водоемах, явно недостаточно. Результаты экспериментов, в ходе которых детально оцениваются температурные нормы жизнедеятельности различных видов рыб, могут существенно дополнить данные натурных наблюдений. Сравнение материалов, собранных в полевых и экспериментальных условиях, однозначно показывает, что реализация имеющихся у отдельной особи, популяции или вида потенциала роста, развития и размножения далеко не всегда происходит в оптимальном режиме (Голованов, 1996б, 2008; 2013; Голованов и др., 1997). Рыбы часто вынуждены обитать в температурных условиях, которые заметно отличаются от оптимума, а иногда даже близки к пессимальным. Экспериментальные исследования, с учетом полевых данных, позволяют не только выявить непосредственное участие температурного фактора в жизнедеятельности водных организмов, но и оценить его роль при совместном действии нескольких разных по природе факторов в районах сброса подогретых вод тепловых и атомных электростанций.

Необходимо отметить, что с середины 80-х годов прошлого века, в особенности после распада СССР, на территории России, а также в странах ближнего зарубежья (Украине, Молдавии, Беларуси, Грузии, Азербайджане и др.) практически прекратились многолетние исследования влияния подогретых вод на рыб и беспозвоночных. До недавнего времени исключение составляли лишь исследования влияния подогретых вод Литовской ГРЭС и Игналинской АЭС на биоту водоемов-охладителей в Литве. Ситуация усугубляется и тем, что практически прерван ряд многолетних исследований экологии, биологии,

поведения и распределения рыб и в российских водоемах, в частности – на водохранилищах Верхней Волги. Эпизодические экспедиции в отдельные годы, а также программа изучения видов-вселенцев, выполняемая в последние годы рядом институтов РАН (ЗИН, ИПЭЭ, ИБВВ и ИЭВБ), не спасает положения. Систематических многолетних наблюдений по влиянию подогретых вод на ихтиоценозы ни на одной из 90 тепловых электростанций России или атомных электростанций не проводится. Между тем, сброс подогретых вод представляет собой уникальный природный эксперимент, сотворенный руками человека, в рамках которого (с начала 60-х годов прошлого века) можно выяснить, как водная среда и населяющие ее биологические организмы реагируют на присутствие дополнительной постоянно действующей тепловой нагрузки.

Как уже отмечалось, экспериментальные и полевые исследования по проблеме так называемого термального загрязнения, выполненные в США, Канаде, Франции, других странах дальнего и ближнего зарубежья (гл. 1), позволили выявить основные аспекты воздействия ГРЭС, АЭС и промышленных предприятий на рыбное население водоемов-охладителей, озер, рек и водохранилищ. Это прохождение личинок, молоди и взрослых рыб через различные технические системы тепловых и атомных электростанций, а также промышленных предприятий; биологическое действие повышенной температуры в зонах сброса и на смежных участках водоемов; влияние критически высоких (в диапазоне от 30°C и выше) уровней температуры на жизнедеятельность молоди и взрослых рыб (поведение, распределение и выживаемость) в различные сезоны года; совместное действие различных факторов и температуры.

В бассейне Верхней Волги расположены 3 крупных источника теплового загрязнения – Калининская АЭС и Конаковская ГРЭС на Ивановском водохранилище, а также Костромская ГРЭС на Горьковском водохранилище. За период с 1965 по 2010 гг. наиболее изучены районы сброса подогретых вод обеих тепловых электростанций, а также смежные районы водохранилищ. Кроме того, существует информация о точечных источниках термального загрязнения, появляющихся в результате работы крупных промышленных предприятий (например, Череповецкого промышленного комплекса на Рыбинском водохранилище, отдельных ТЭЦ вблизи крупных городов – Калинина и Ярославля), однако подробных исследований тепловых сбросов в этих районах фактически не проводилось.

Общие вопросы влияния подогретых вод АЭС, ГРЭС, ТЭЦ и промышленных предприятий различного типа на рыбное население водохранилищ Верхней Волги исследованы достаточно полно (Симпозиум по влиянию..., 1971; Никаноров, 1973, 1974, 1977; Влияние

тепловых электростанций..., 1974; Мордухай-Болтовской, 1975; Биологический режим...1977; Сулимов, 1977; Голованов, 2001; Голованов и др., 2005; Голованов, 2013). Различные аспекты влияния подогретых вод на жизнедеятельность молоди и взрослых рыб будут рассмотрены по результатам исследований, выполненных за период с 1970 по 1995 гг. и проведенных в акваториях, прилежащих к Конаковской (Никаноров, 1974, 1977; Бергельсон, 1977; Бойцов, 1977; Ефимова, 1977; Саппо, 1977; Филон, 1977; Поддубный А.Г. и др., 1995) и Костромской ГРЭС (Сулимов, 1977; Житенева, 1976 б; Сулимов, Хижинская, 1977; Кияшко и др., 1985; Поддубный, 1991; Комплексная оценка..., 1992 а, б; Поддубный А.Г. и др., 1985, 1995; Поддубный С.А. и др., 1995; Барышев, Болдаков, 2002; Болдаков, 2003).

Следует отметить, что из 69 видов рыб, обитающих в верхневолжских водохранилищах – Ивановском, Угличском, Рыбинском, Шекснинском и Горьковском, большинство представлено теплолюбивыми и эвритермными видами семейства карповых. Лещ, синец и плотва – виды с высокой численностью, имеющие важное промысловое значение. Встречаемость других карповых рыб – уклейки, густеры, золотого и серебряного карасей, язя и чехони – значительно ниже, прочие виды карповых в уловах встречаются реже. Вторым по обилию считается семейство окуневых, в котором наиболее важное промысловое значение имеют судак и окунь.

Среди других ценных видов рыб заметную роль в промысле играет щука. Новый для верхневолжских водохранилищ вид-вселенец тюлька относится к числу сравнительно теплолюбивых. Особо следует отметить виды, резко отличающиеся по своим температурным требованиям от эвритермных, а также более теплолюбивых карповых и окуневых рыб. К ним относятся представители сиговых (ряпушка, а также редко встречающаяся пелядь), корюшковых (снеток, численность которого резко упала в последние годы) и тресковых (налим). Значения оптимальной и верхней летальной температуры у данных видов существенно ниже в сравнении с карповыми и окуневыми видами, обитающими в верхневолжских реках, озерах и водохранилищах.

Из 35 видов рыб, населяющих Ивановское водохранилище, 25 встречаются в уловах вблизи участка сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС (Никаноров, 1977). Из 40 видов, обитающих в Горьковском водохранилище, в уловах вблизи Костромской ГРЭС отмечены до 38 видов в 1991 г. (Поддубный, 1991) и до 32 видов в 2002 г. (Барышев, Болдаков, 2002). Ввиду отсутствия детальных исследований в последние 10–15 лет, восстановить многолетнюю динамику ихтиофауны участков, прилегающих к сбросам подогретых вод данных двух теплоэлектростанций, не представляется возможным.

Конаковская ГРЭС, расположенная на берегу Иваньковского водохранилища вблизи г. Конаково, для охлаждения своих агрегатов мощностью 2400 МВт использует воду, забираемую двумя береговыми насосными станциями с подачей воды по 45 м³/с каждая. За год эти две станции перекачивают в общей сложности до трех объемов всего Иваньковского водохранилища. Теплоэлектростанция вступила в эксплуатацию с 1967 г. На рис. 38 приведены зоны сильно, умеренно и слабо подогретых вод, сбрасываемых в акваторию Иваньковского водохранилища (Курдина, 1976).



Рис. 38. Акватория сильно (1), умеренно (2) и слабо (3) подогретых вод в районе Конаковской ГРЭС в июле 1970 г. (Курдина, 1976); 4 – отводящий канал, 5 – русло р. Волги.

Согласно Ю.И. Никанорову (1977), выделяют зону сильного подогрева, включающую сбросной канал и Мошковицкий залив (длина залива 3 км, площадь 70 га), а также зону слабого (переменного) влияния подогретых вод (длина летом до 15, зимой до 25 км, площадь от 1000 до 1500 га в зависимости от метеорологических условий). В летний сезон в самом заливе значения температуры воды достигают 31–32°C, превышая контрольные значения почти на 8°C (зимой на 11°C), тогда как летом в зоне слабого влияния повышение температуры в сравнении с участками водохранилища без нагрева равно 2–5°C (Никаноров, 1977). Нарушения гидрологического и гидрохимического режима в зонах подогрева

сопровожаются также сравнительно резкими изменениями кормовой базы рыб (Поддубная, 1974).

В течение 15-летнего периода, с 1965 по 1980 гг., проведены комплексные исследования по проблеме влияния тепловых станций на экосистему Иваньковского водохранилища (Мордухай-Болтовской, 1975; Никаноров, 1977). Изучение теплового загрязнения проводили в основном сотрудники Института биологии внутренних вод АН СССР и Верхневолжского отделения ГосНИОРХ. Многолетние исследования рыбных скоплений, поведения и распределения рыб, а также их роста и урожайности на участках теплового сброса (Бойцов, 1977), половых циклов рыб (Ефимова, 1977), эффективности и экологии нереста рыб (Бергельсон, 1977), физиологических показателей плотвы при повышенной температуре (Филон, 1977), а также численности и биологии леща под влиянием теплых вод (Саппо, 1977) позволили Ю.И. Никанорову (1977) сформулировать основные закономерности влияния сбросных подогретых вод Конаковской ГРЭС на рыбные сообщества Иваньковского водохранилища.

По свидетельству Ю.И. Никанорова (1977), изменяется видовой состав рыб, обитающих на подогреваемых участках, при этом увеличивается относительная численность рыб бореально-равнинного и понтокаспийского пресноводных фаунистических комплексов. Существенно возрастает численность малоценных теплолюбивых рыб, таких как красноперка, густера, плотва и уклейка. В подогретых водах Иваньковской ГРЭС в уловах, как правило, присутствуют лещ, плотва, окунь – типичные обитатели районов термального загрязнения. Именно эти виды Ю.Б. Вирбицкас (1988) относит к так называемым видам-индикаторам подогретых вод, на основе изучения которых моделируются основные закономерности воздействия температурного фактора на популяции рыб.

В районе сброса теплых вод Иваньковской ГРЭС существуют зимние и весенние скопления, состоящие как из молодежи, так и взрослых особей. Отдельные реофильные виды – язь, жерех и голавль – присутствуют в уловах круглогодично. Увеличивается численность ценных промысловых видов судака и леща, возрастает численность карпа, сома и карася. Характерно, что в сбросных водах и на смежных участках водохранилища образуются локальные группировки рыб, аналогичные тем, которые Ю.Б. Вирбицкас (1988) наблюдал в водоемах-охладителях Литовской ГРЭС и Игналинской АЭС (Литва).

По данным Г.Б. Саппо (1977), в подогретых водах половая зрелость у многих рыб (например, у леща и плотвы) наступает в более раннем возрасте и при меньших размерах. Ускоряется созревание половых продуктов, а сроки нереста становятся более ранними. В отдельных

случаях неблагоприятные температурные условия для развития икры щуки, язя и окуня, а также холодолюбивых видов (налима, сиговых и снетка) приводят к угнетению, либо полному исчезновению этих видов из рыбных сообществ.

По данным О.В. Халатян (1971, 1972) у плотвы и окуня, обитающих в зоне влияния теплых вод Конаковской ГРЭС, под влиянием повышенной (летом на 4–6, а зимой на 8–10°C) температуры происходят резкие нарушения воспроизводительной системы. Сдвигаются сроки наступления, а также продолжительность отдельных стадий зрелости. Ооциты старшей генерации вступают в период трофоплазматического роста неодновременно, асинхронность сохраняется и до конца созревания половых желез. Данное явление рассматривается как патологическое.

В зоне сильного и слабого подогрева, как правило, увеличивается период нагула. Рыбы младших возрастных групп растут быстрее, а иногда отмечают резкое усиление или ослабление роста рыб в течение года. При температуре воды выше 28°C рост рыб (например, леща) замедляется (Саппо, 1977). Благоприятные условия сложились в зоне теплых водах для такого теплолюбивого вида, как плотва (Филон, 1977). Характер питания и упитанность рыб, которые обитают на прогреваемых участках водохранилища, существенно отличаются от таковых у рыб из смежных участков с обычными температурными условиями. Однако, более высокая температура воды приводит к резкому усилению заражения рыб различными видами паразитов, в частности отмечены массовые случаи лигулеза.

Наблюдения за поведением половозрелых особей леща, помеченных ультразвуковыми передатчиками, были проведены летом 1991 г. в районе Конаковской ГРЭС, Ивановское водохранилище (Голованов, 2013). Половозрелые особи, выпущенные в районе сброса теплых вод в Мошковичском заливе (температура воды 25–27°C), уже через 1–4 дня перемещались на русловые участки водохранилища с температурой воды 21–23°C. Эти результаты подтверждают тенденцию выбора взрослым лещом более прохладных участков, выявленную в экспериментальных условиях.

Как показали исследования А.Г. Поддубного с соавторами (1995), водозаборы Конаковской ГРЭС оказывают негативное влияние на численность молоди различных видов. В основном в водозаборы попадает молодь карповых и окуневых видов рыб с воспроизводственных участков вышерасположенного Шошинского плеса. В результате покатной миграции молодь оказывается в районе подогретых вод с июня по октябрь (пики в начале и конце лета). По расчетам в урожайный год через створ водозаборов Конаковской ГРЭС проходит не менее 154 млн. экз. молоди рыб, а в неурожайный – всего 2.1 млн. экз. В первом

случае на водозаборах обнаруживается около 2–2.5 млн. экз. погибшей молоди (1.6% от общей численности поклатников), во втором – около 0.5 млн. экз. (примерно 24%). Таким образом, в неурожайный год при дефиците численности молоди в водохранилище ущерб от работы водозаборов ГРЭС резко возрастает.

При оценке степени влияния тепловых сбросов Конаковской ГРЭС на рыбные популяции следует учитывать тот факт, что Ивановское водохранилище относительно небольшой водоем с площадью зеркала всего 327 км². В связи с этим при расчете рыбопродуктивности и других общих ихтиологических показателей необходимо учитывать различные аспекты воздействия существующего термального загрязнения.

В последние десятилетия экологический мониторинг Конаковской ГРЭС и ее влияния на экосистему Ивановского водохранилища, проводимый сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН и Верхневолжским отделением ГосНИОРХа, был прерван. Отдельные исследования не позволяют восстановить многолетнюю динамику изменений в поведении, распределении и жизнедеятельности рыб, обитающих в измененных температурных условиях на протяжении 40-летнего периода.

Костромская ГРЭС. Одна из самых крупных тепловых электростанций России и Европы, Костромская ГРЭС расположена на правом берегу Горьковского водохранилища, площадь зеркала которого составляет 1591 км². КГРЭС находится вблизи г. Волгореченска, ниже по течению относительно двух крупных промышленных городов – Ярославля и Костромы, в 55 км ниже Костромского расширения, являющегося важным участком для воспроизводства различных видов рыб.

Общая мощность станции составляет 3600 МВт, строительство ее осуществлялось в 3 очереди. С 1969 по 1973 гг. были введены 1-я и 2-я очереди из 8 энергоблоков мощностью по 300 МВт (по два в 1969 и 1970 гг. и по одному в 1971 и в 1973 гг.). Сброс подогретых вод с этих агрегатов осуществляется в устьевую часть р. Шачи, откуда они с большой скоростью попадают непосредственно в русло Волги (рис. 39).

Головной энергоблок с мощностью 1200 МВт (с возможной перегрузкой до 1300 МВт) – один из самых больших в мире – был введен в эксплуатацию в декабре 1980 г. Сброс подогретых вод 3-й очереди КГРЭС осуществляется не в русло Волги, а в водоем-охладитель, искусственно сформированный из старицы и устьевого участка р. Кешки, площадью около 520 га, протяженностью около 7 км и шириной 500–800 м, с последующим выходом теплых вод через узкий канал (шириной всего 20–30 м) в Волгу на участке несколько выше водозабора. С 1975 по 1980 гг. на компенсационной основе в строй было введено

Волгореченское производственно-экспериментальное рыбоводное хозяйство для выращивания товарной рыбы и рыбопосадочного материала (один участок на р. Шача и еще один – на водоеме-охладителе р. Кешка). Забор воды для нужд станции осуществляется с помощью глубинного технического устройства и 3 береговых насосных станций.

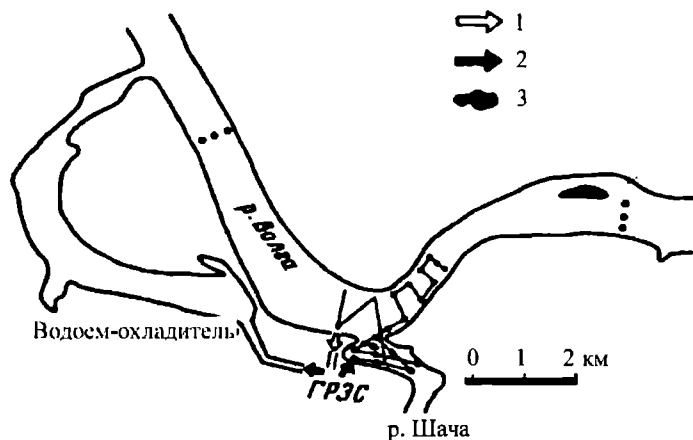


Рис. 39. Карта-схема расположения сбросов вод с повышенной температурой в районе Костромской ГРЭС (Поддубный С.А. и др., 1995): 1 – водозабор ГРЭС, 2 – сбросы подогретых вод, 3 – острова.

Костромская ГРЭС – единственная в России, а возможно, и в мире, при разработке которой использовано принципиально новое технологическое и конструктивное решение. Фактически, в районе КГРЭС существует не один, а целых два сброса вод повышенной температуры, различающихся по характеру действия и сопутствующим факторам. Система охлаждения агрегатов станции при максимальной нагрузке обеспечивается забором воды из русла Волги с расходом примерно $120 \text{ м}^3/\text{с}$. Сбросы распределяются следующим образом: в водоем-охладитель р. Кешка (с расходом воды $40 \text{ м}^3/\text{с}$) и в устьевой участок р. Шачи (с расходом воды $80 \text{ м}^3/\text{с}$).

Наиболее подробно влияние теплового загрязнения на гидрологию и гидрохимию водохранилища, а также биологию гидробионтов изучалось в период с 1965 по 1973, с 1976 по 1981 гг. и в отдельные годы до 1992 г. научными коллективами Института биологии внутренних вод АН СССР, Горьковского отделения «Теплопроект» и ГосНИОРХа. Связано это было как с проектированием, так и с пуском соответствующих очередей

электростанции, а также в связи с возникшей проблемой попадания большого количества молоди и личинок рыб на заградительные решетки водозаборных устройств КГРЭС. В 1987–1988 гг. сотрудниками ГосНИОРХа проведен цикл исследований, направленных на разработку рекомендаций по повышению рыбопродуктивности водоема-охладителя путем вселения на нагул растительноядных и других ценных видов рыб, а также рекомендаций по рациональной эксплуатации рыбных запасов. В 1992 г. в мае и августе учеными ИБВВ РАН было выполнено комплексное обследование участка Горьковского водохранилища от п. Красный Профинтерн (выше г. Костромы) до г. Плес, включая район воздействия подогретых вод КГРЭС (Комплексная оценка..., 1992 а, б).

В последние годы ни академические, ни рыбохозяйственные организации систематических исследований влияния подогретых вод на рыбные популяции Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС не проводили. Эпизодические полевые исследования поведения, распределения и биологии рыб, обитающих в зонах сброса подогретой воды КГРЭС, а также на смежных участках, в 2000–2003 гг. выполняли сотрудники кафедры зоологии Костромского госуниверситета и Костромского филиала военного университета радиационной, химической и биологической защиты.

Влияние повышенной температуры на экосистему водохранилища ограничивается участком протяженностью от 17 (летом) до 30 км (зимой). Подробные гидротермические исследования района Костромской ГРЭС (Поддубный С.А. и др., 1995) показали, что наибольшее тепловое влияние на речной участок Горьковского водохранилища оказывает сброс теплых вод в устье р. Шачи. В летний сезон распространение подогретых вод по руслу Волги прослеживается на расстоянии до 6 км вниз по течению. Ширина шлейфа достигает 500 м, наибольшие горизонтальные перепады температуры наблюдаются в мае и составляют 7.3°C. Летом в заливе р. Шачи (район сброса) повышение температуры воды по сравнению с контрольными участками на русле достигает 5–7°C, зимой – от 2 до 10°C.

Исследования, выполненные разными авторами за период с 1965 по 1992 гг. (Сулимов, 1974, 1977; Житенева, 1976 б; Сулимов, Хижинская, 1977; Кияшко и др., 1985; Поддубный А.Г. и др., 1985; Поддубный, 1991; Комплексная оценка..., 1992 а, б; Поддубный С.А. и др., 1995; Барышев, Болдаков, 2002; Болдаков, 2003), позволяют сделать некоторые выводы о степени влияния подогретых вод Костромской ГРЭС на ихтиофауну, видовой состав, особенности нереста, рост, питание, распределение, численность и поведение рыб.

В целом, сброс подогретых вод Костромской ГРЭС не оказывает негативного воздействия на условия обитания рыб в смежных русловых

участках Волги. Разница температуры воды в 5–8°C, которая существует между русловыми участками, прилегающими к Костромской ГРЭС, и зонами непосредственных тепловых сбросов, создает условия для привлечения по градиенту фактора в водоем-охладитель р. Кешка и устьевой участок р. Шачи молоди и неполовозрелых особей рыб. Видовой состав сеголетков в зоне подогретых вод в целом сходен с составом сеголетков на смежных неотепляемых участках Волги. Однако в летние месяцы при подъеме температуры воды до 28–29°C иногда отмечают падение численности молоди леща. Одной из возможных причин этого является сокращение биомассы и гибель зоопланктона, по аналогии с тем, как это происходит в зоне действия Конаковской ГРЭС (Ривьер, 1975).

Соотношение численности взрослых рыб в зоне теплых вод КГРЭС, как и в районе Конаковской ГРЭС, изменилось в сторону увеличения численности эвритермных (лещ, плотва) и теплолюбивых (уклейка, густера, красноперка) видов. В первую очередь это вызвано привлечением указанных видов из смежных неотепляемых участков водохранилища. Кроме того, соотношение видов рыб в подогретых водах существенно изменилось в сезонном аспекте. Так, в период максимальных значений температуры в летние месяцы резко увеличивалась численность малоценных теплолюбивых видов, например уклейки (первое место по численности в уловах), плотвы (второе место), лещ (третье), а также густеры и окуня. В русловых участках водохранилища вне зоны теплового воздействия в летний и осенний периоды в уловах преобладал лещ. Значение доминирующих по численности видов рыб – леща, плотвы, окуня, ерша и уклейки – составляло в 1982 г.: 89% – в районе Костромской ГРЭС (р. Шача); 91% – в районе подводного канала; 73% – на сетках насосных сооружений. При определении видового состава рыб по данным 2000–2002 гг. было установлено, что в зоне подогретых вод основу уловов составляют плотва, лещ, густера, окунь и красноперка (Болдаков, 2003). Достаточно часто встречались чехонь и уклейка. Сравнительно меньшая численность отмечена для следующих видов: сазан, голавль, язь, снеток, верховка, пескарь, тюлька, белый амур, карп, стерлядь, щука и форель. В общей сложности на биотопах подогретых вод встречается молодь 28–32 видов рыб (Барышев, Болдаков, 2002; Болдаков, 2003). Следует отметить, что промысловая рыбопродуктивность на данном участке Горьковского водохранилища формируется в основном за счет рыб-бентофагов, доля которых в уловах приближается к 80%.

При действии более высокой температуры происходит смещение сроков нереста у большинства видов рыб – он происходит на 1–3 недели раньше, чем на смежных участках Волги с естественным термическим

режимом (Сулимов, 1977). Необычно теплый температурный режим в заливе р. Шачи и водоеме-охладителе р. Кешки способствует более раннему нересту большинства промысловых рыб. Установлено, что лещ, плотва, уклейка, густера, карп, красноперка, толстолобик, а также окунь и ерш нерестятся здесь на 12–40 дней раньше, чем на русловых участках Волги и в ее притоках (Болдаков, 2003). Доля половозрелых особей леща, выловленных в водоеме-охладителе, достигает к пяти годам 67.5%, а к шести-семи – все рыбы становятся половозрелыми (Болдаков, 2003; Барышев, Болдаков, 2002). Для сравнения, на русле Волги (фоновые биотопы) половозрелые лещи встречаются лишь с четырехлетнего возраста (до 13.4%), а к пяти годам их число не превышает 24.8%.

В зоне влияния сбросных подогретых вод, как правило, наблюдается более интенсивный рост молоди большинства видов (Сулимов, 1977; Сулимов, Хижинская, 1977). Более продолжительный вегетативный период в подогретых водах по сравнению с фоновыми участками Волги способствует не только скоплению молоди эвритермных и теплолюбивых видов рыб, но и их более интенсивному росту за счет лучшего развития кормовой базы (Болдаков, 2003). Однако эта закономерность не всегда проявляется, поскольку при прогреве воды до 28–30°C угнетается развитие планктона и, как следствие, рост молоди рыб. Например, рост леща в возрасте 2–5 лет в зоне подогретых вод (р. Шача) по сравнению с участками водохранилища вне зоны теплового воздействия замедлен, что может быть связано с неудовлетворительным состоянием кормовой базы леща или зараженностью младших возрастных групп рыб паразитами. Высокая интенсивность заражения леща и плотвы лигулезом обнаружена и в заливе р. Шача, и в водоеме-охладителе р. Кешка, и на смежных русловых участках. В возрасте до 5 лет эта зараженность носит практически массовый характер, достигая на участках подогретых вод 80% от общей численности рыб (Комплексная оценка..., 1992а, б). При этом определение возраста лещей из зоны подогретых вод затруднено в результате нарушения структуры чешуи в зимний период и после лигулезной инвазии (Житенева, 1976б).

Как и Конаковская ГРЭС, Костромская тепловая электростанция наносит большой ущерб рыбным запасам в результате попадания молоди и личинок рыб в водозаборные сооружения. Существующие технические методы и экологические разработки не позволяют полностью предотвратить попадание личинок и молоди в водозаборные устройства станции. По некоторым данным (Поддубный, 1991), на сетках водозабора КГРЭС встречаются более 38 видов рыб, при этом численность погибших особей колебалась от 103 тыс. экз. в 1986 г. до 70 млн. экз. в 1978. Чаще других гибнут судак, окунь, лещ, плотва; реже – снеток, ерш, уклейка. В отдельные годы погибает до 9% от общего числа личинок и молоди рыб

(Сулимов, 1977). Без сомнения, в настоящее время вместо исчезнувшего в уловах на Рыбинском и Горьковском водохранилищах снетка в водозаборы КГРЭС в массовом количестве начнет попадать молодь тюльки.

В районе тепловых сбросов КГРЭС посредством мечения рыб был выявлен необычный характер распределения рыб, в частности неполовозрелых и половозрелых особей леща (Сулимов, 1974, 1977). Согласно данным этого автора, взрослые лещи заходят в водоем-охладитель на нерест, после чего скатываются для нагула на близлежащие участки русла Волги. В непосредственной близости от сброса подогретых вод обитают группы леща в возрасте до 5 лет. Более старшие особи откочевывают на русловые участки, используя их для нагула.

Половозрелые и созревающие лещи, выловленные в русле водохранилища на участке влияния подогретых вод, существенно отличаются от лещей, выловленных на выше- и нижерасположенных участках по ряду биологических показателей (соотношение числа самцов и самок; длина тела, жирность и упитанность одновозрастных особей; зависимость упитанности от возраста рыб (Голованов, Базаров, 2008). Наши исследования подтвердили, что взрослые лещи в весенний период года используют водоем-охладитель в качестве воспроизводственного участка, где возможен более ранний нерест. Так, в середине мая 1992 г. в траловых уловах на русле Волги у Костромской ГРЭС при температуре воды около 10°C (на 5–6°C ниже, чем в водоеме-охладителе) преобладали уже отнерестившиеся самцы и самки. Следует отметить особую роль сбросов подогретой воды в формировании локальных популяций леща и плотвы аналогично тому, как это происходит в теплых водах Литовской ГРЭС и Игналинской АЭС (Вирбицкас, 1988) и, очевидно, вблизи Конаковской ГРЭС в Ивановском водохранилище.

Как известно, отловы сетями, неводом и мальковой волокушей дают представление о характере распределения рыб и видовом составе рыбных популяций. В то же время, применение современных гидроакустических методов позволяет получать более точные количественные характеристики плотности популяций и картину распределения рыб. Судя по траловым (Голованов, Базаров, 2008), сетным и неводным уловам на смежных к станции участках Волги, непосредственно в зоне подогретых вод уменьшения численности рыб не происходит, напротив, концентрация рыб тут довольно высока. Так, в 1982 г. плотности рыбных скоплений в районе Костромской ГРЭС (Кияшко и др., 1985; Поддубный и др., 1985) достигали 172 кг/га, в том числе 164 кг/га у донных рыб. Вместе с тем, весной и летом 1992 г. расчетные плотности рыб придонного комплекса не превышали величины в 24 кг/га. Более высокие

плотности рыбных скоплений отмечены на участках несколько выше и ниже Костромской ГРЭС (Поддубный С.А. и др., 1995; Голованов, Базаров, 2008).

При комплексном гидрологическом, гидроакустическом и траловом обследовании (Поддубный С.А. и др., 1995; Голованов, Базаров, 2008) русловой зоны в среднем участке Горьковского водохранилища (от Костромского расширения до г. Плес) установлено, что для стрежневой части обследованной зоны характерны очень низкие плотности рыб пелагического комплекса, менее 2 кг/га.

Высокие скорости течения воды на стрежне и смежных с ним участков русла р. Волги образуют зону транзитного переноса, определяя характерные особенности распределения рыб пелагического комплекса. Плотность скоплений рыб придонного комплекса (биомасса на единицу площади) на обследованном участке на один–два порядка выше, чем плотность пелагических рыб. Основу придонного комплекса составляет лещ. В зоне влияния стока подогретых вод в р. Шаче плотность рыб в толще воды оказалась значительно выше, чем на русловой части смежных районов Горьковского водохранилища.

Характер распределения рыбных скоплений на русле и в районах сбросов различен: на русле наблюдается увеличение плотности скоплений вдоль берегов, в зонах сбросов – привлечение рыб, особенно более мелких особей, в водоеме-охладителе распределение более равномерно (рис. 40).

На участках термальных сбросов с высокой скоростью течения распределение скоплений рыб (например, на устьевом участке р. Шачи и смежном русловом участке р. Волги) приобретает мозаичный характер: отдельные пятна с высокой плотностью рыбного населения чередуются с пустыми участками.

Отметим также, что в районе подогретых вод Костромской ГРЭС возникает четкая возрастная дифференциация популяций теплолюбивых рыб. Молодь (сеголетки и годовики), а также неполовозрелые особи привлекаются в район сброса теплых вод и используют эти участки для нагула. Взрослые рыбы, напротив, используют теплые воды только для более раннего нереста, а в качестве нагульных зон им служат смежные участки с более слабым прогревом или без него.

По результатам подобных комплексных гидрологических и гидроакустических исследований достаточно просто установить степень и характер воздействия термических условий среды на жизнедеятельность популяций рыб, обитающих в районах сброса подогретых вод и на прилегающих участках. Речь идет не только о положительном (концентрация и привлечение), но и о нейтральном, и отрицательном (избегание) воздействии.

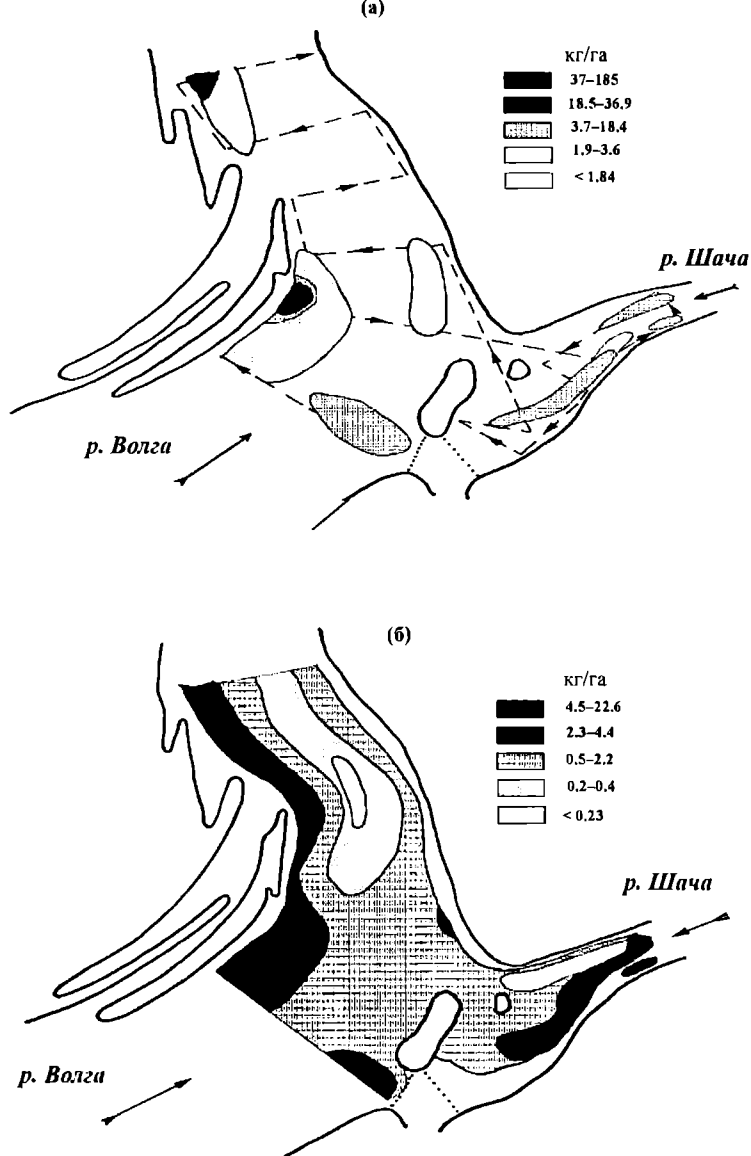


Рис. 40. Карта-схема распределения крупных (а) и мелких (б) эхотишеней в р. Волга у Костромской ГРЭС: (•••) плавающие мостки, (← -) трансекты эхолотной съемки, (→) направление течения рек. Масштаб: 500 м

Можно выделить основные стереотипы распределения рыбных сообществ в местах возможного термального загрязнения: привлечение и концентрация скоплений, избегание зон неблагоприятной температуры, ленточно-мозаичное и равномерное распределение рыб.

Сравнительно новой проблемой в плане термального загрязнения пресных водоемов стало наблюдающееся в последнее время, особенно в два последних десятилетия, потепление климата. По данным лаборатории гидрологии и гидрохимии Института биологии внутренних вод РАН в бассейне Верхней Волги (Рыбинское водохранилище) такая тенденция установлена. Кроме того, отмечено как существенное потепление придонной воды зимой, так и очень жаркие (до 2–4 недель) периоды в летний сезон года. В теплые летние месяцы (обычно июль–август) температура воды в мелких реках и побережье водохранилищ, а также в районах сбросов подогретых вод ГРЭС на короткие промежутки времени (дни или недели) иногда превышает порог «заколдованных» 30–33°C (Мордухай-Болтовской, 1974). Так, например, в районе Костромской ГРЭС на русле Волги в августе 2001 г. температура воды достигла уровня 28°C. В итоге, после продолжительного периода жары в августе, когда температура воды в садках рыбоводного хозяйства держалась на уровне 31–33°C, а затем в результате аварии поднялась еще выше, произошла массовая гибель маточного стада осетровых в рыбоводном хозяйстве, расположенном на подогретых водах Костромской ГРЭС. В 1992 г. в осенний период при резком снижении температуры воды с 11 до 2°C в садках рыбоводного хозяйства отмечена гибель карпа. Аналогичные случаи, в результате которых был нанесен большой экономический ущерб, известны и для других рыбхозов на территории Европейской части России.

В связи с широкомасштабным проникновением видов-вселенцев, в частности каспийской тюльки, в водоемы Верхней Волги значительный интерес представляет выявление не только температурных предпочтений этих видов, но и оценка роли участков тепловых сбросов в качестве возможных биотопов-резерватов для обитания теплолюбивых и эвритермных видов, а также районов формирования внутривидовых группировок рыб. Присутствие практически в каждом крупном городе, расположенном на берегах Волги и верхневолжских водохранилищ, слабо изученных точечных участков термального загрязнения (районы ТЭЦ и крупных промышленных предприятий) свидетельствует о наличии в бассейне Верхней Волги целого ряда объектов для дальнейших исследований по указанной проблеме.

Суммируя вышесказанное, можно констатировать, что влияние подогретых вод Конаковской и Костромской ГРЭС в основном локально, хотя негативные последствия водозабора и высокой температуры воды в

летнее и зимнее время могут существенно сказываться на рыбном населении водохранилищ. Поскольку значения ОИТ у многих теплолюбивых карповых и окуневых видов рыб (молодь и неполовозрелые особи) находятся в диапазоне температуры от 23 до 30°C, привлечение этих видов рыб по градиенту температуры вполне объяснимо. Однако, в случае сильного прогрева воды, выше температуры 30°C, в летнее время рыбы могут оказаться в зоне сублетальных значений температуры. Это особенно опасно для осетровых, выращиваемых в садках на подогретых водах.

В любом случае, при наличии градиента температуры амплитудой от 2–4°C и выше, а такие значения характерны для зоны сбросных теплых вод ГРЭС и АЭС, следует ожидать передвижений теплолюбивых видов рыб, в особенности молоди, в более теплую зону, даже если условия в ней отягощены присутствием хищников, загрязнением, вероятностью заболевания. Это просто проявление терморегуляционного поведения – врожденной реакции, которая может быть отнесена к наиболее общим и древним адаптациям водных животных (Голованов, 2013).

Потепление климата постепенно становится новым фактором, который значительно меняет ситуацию, связанную с термальным загрязнением водоемов. Существующие нормы сброса подогретых вод, согласно которым летняя температура воды в результате сброса сточных вод не должна повышаться более чем на 5°C по сравнению со среднемесячной температурой воды самого жаркого месяца года за последние 10 лет (Правила охраны..., 1975), возможно, должны быть пересмотрены с учетом новой температурной ситуации в пресных водоемах России.

Основанием для разработки новых нормативов по оценке уровня тепловых нагрузок на пресноводные водоемы могут послужить результаты многолетних экспериментальных исследований по температурной устойчивости рыб при различных скоростях нагрева, проводимых в лаборатории экологии рыб Института биологии внутренних вод РАН (Голованов и др., 1997; Голованова и др., 2002; Голованов, Смирнов, 2004; Смирнов, Голованов, 2004; Голованов, Смирнов, 2007; Голованов, 2013; Капшай, Голованов, 2013). Установлено, что температура водной среды от 27 до 35°C в летний сезон года близка к сублетальной зоне жизнедеятельности многих видов рыб. В зависимости от продолжительности и дозы воздействия температурного фактора такая температура может оказывать как негативное, так и летальное воздействие на рыб, обитающих в зоне подогретых вод ГРЭС и АЭС. При разработке вышеупомянутых критериев обязательно должны быть учтены разнообразие и экологическая специфика температурных

требований тепло- и холодолюбивых рыб, обитающих в районах термальных сбросов, их сезонно-возрастные особенности, а также региональные условия расположения тепловых и атомных электростанций.

Какие соображения, исходя из температурных критериев жизнедеятельности (ОТР, ОИГ и ВЛТ) могут быть положены в основу разработки уровня тепловых нагрузок на водоемы? Существует приказ Росрыболовства от 04.08.2009 № 695 «Об утверждении методических указаний по разработке нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения». В приказе регламентация температурных условий обитания рыб применительно к тепловым сбросам ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий звучит следующим образом: «Температура воды не должна повышаться более чем на 5°C по сравнению с естественной температурой водного объекта, с общим повышением температуры не более, чем до 20°C летом и 5°C зимой для водных объектов, где обитают холодолюбивые рыбы (лососевые и сиговые) и не более чем до 28°C летом и 8°C зимой в остальных случаях. В местах нерестилищ налима запрещается повышать температуру воды зимой более чем на 2°C».

Указанные значения основаны на многолетнем опыте эксплуатации объектов сброса тепловой энергии в водоемы, частичном понимании того, что опасно для холодолюбивых рыб в разные сезоны года и, возможно, для теплолюбивых рыб (что не оговорено специально). Для налима предусматривается отдельная строка-условие повышения температуры воды зимой, поскольку этот вид нерестится, как известно, в зимнее время. В Рыбинском водохранилище это конец января и февраль. Значения представляют своего рода компромисс энергетиков, ихтиологов и специалистов рыбного хозяйства, а также природоохранных организаций.

Следует признать правильным разделение норм тепловой нагрузки по лету и зиме, хотя переходные сезоны, весна и осень, иногда не попадают в указанные рамки. В средней полосе России весна – это повышение температуры с ~3–5 до 15°C за довольно непродолжительный период времени. Снижение температуры воды осенью – более медленный процесс. Очевидно, что разделение норм по принципу – для холодолюбивых и теплолюбивых – правильное, но разница должна быть сформулирована более четко. Кроме того, должен быть постоянно обновляемый перечень пресноводных видов рыб, относимых к той или иной группе. Известно, что у в семействе карповых есть виды и весьма теплолюбивые (каarp, серебряный и золотой карась), и теплолюбивые

(лещ, уклея, густера), и менее теплолюбивые (пескарь, голянь). Существующая информация о возможном разделении пресноводных видов России на группы по отношению к температурному фактору, предложенная нами, может в данном случае оказаться полезной (Голованов, 2013).

К сожалению, нормы тепловой нагрузки не затрагивают разницу температурных критериев (ОТР, ОИТ и ВЛТ) между такими периодами онтогенеза рыб, как эмбриональный, мальковый (сеголетки, годовики и двухлетки) и период половозрелости. В каждом из этих периодов рыбам присуща разная термоустойчивость, свои пределы значений ОТР, ОИТ и ВЛТ. Для налима, например, регламентируется период размножения: «... запрещается повышать температуру воды зимой более чем на 2°C». В то же время, известно, что температура 2°C является верхней границей, за пределами которой эмбриогенез нарушается (Европейцева, 1944; Володин, 1960а). Для всех остальных рыб – холодолюбивых и теплолюбивых – регламентируются нормы и для молодежи, и для взрослых рыб, очевидно, и в период размножения, и в период нагула.

Существуют и технические трудности таких регламентов. Например, для какого участка сброса подогретых вод – сильного нагрева, умеренного нагрева, слабого нагрева дают какой норматив? Наконец, очевидно, необходимы какие-то нормативы, общие для групп рыб или определенных семейств, аналогично тем, которые были предложены нами выше: критические уровни температуры для лососевых и сиговых видов – выше ~24°C, для осетровых и шуковых – выше ~28°C, для окуневых и карповых видов – выше ~32°C. В ряде случаев, они соответствуют тем положениям, которые уже есть – в летний период температура не должна превышать 28°C. Для карповых она несколько занижена, но подходит, например, для осетровых и шуковых. Действующие нормативы по тепловой нагрузке на пресные водоемы в целом следует признать разумными и целесообразными, однако необходимо учесть те рассуждения, которые были приведены выше. Основой для этого могут послужить температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб, получение новой информации на других видах, в первую очередь, лососевых, сиговых и лососевых. Совместными усилиями практиков, специалистов рыбного хозяйства и природоохранных организаций, а также теоретиков, исследователей температурных адаптаций нормативы тепловой нагрузки на естественные водоемы безусловно могут быть изменены с учетом новых экспериментальных данных и существующей информации по температурным адаптациям рыб.

Приведем пример расчета уровня теплового сброса в районе Костромской ГРЭС (Поддубный С.А. и др., 1995). Наряду с выявленными

особенностями гидрофизического режима рассматриваемого участка водоема и распределения рыб в зоне распространения тепловых сбросов чрезвычайно важно и то, по каким критериям оценивается соблюдение требований к тепловому загрязнению сбросами ГРЭС рассматриваемого участка водохранилища. Как известно, в настоящее время для рыбохозяйственных водоемов при точечном выпуске сточных вод Правилами (1975) допускается повышение температуры воды (ΔT) не более чем на 5°C по сравнению с естественной на расстоянии от выпуска не более 500 м. Вместе с тем, В.А. Кякк и Л.Е. Ларцина (1994), проведя критический анализ нормативных требований к режиму водоемов, используемых для охлаждения оборудования ТЭС и АЭС, рекомендовали внести в действующие Правила (1975) следующие изменения: повышение температуры воды в поверхностном слое за пределами зоны смешения разнотемпературных потоков не должно составлять более 3°C относительно естественной для рек при расходе, большем или равном циркуляционному расходу ТЭС (АЭС); расстояние до границы зоны смешения не должно превышать 1 км вниз по течению.

Оценка соблюдения при работе Костромской ГРЭС указанных выше требований и рекомендаций на исследуемом участке Горьковского водохранилища затруднена по следующей причине. Неясно, принимать ли устьевую область р. Шачи за своеобразный миниводоем-охладитель и рассматривать превышение фоновой температуры и протяженность шлейфа только в русловой зоне Волги ниже по течению от устья р. Шачи (табл. 36, вариант 1) или же определять протяженность шлейфа непосредственно от места сброса теплых вод, а превышение фоновой температуры в русле – в пределах устьевой области р. Шачи (табл. 36, вариант 2).

Сопоставление полученных нами данных с требованиями Правил (1975) и рекомендациями (Кякк, Ларцина, 1994) со всей очевидностью выявило неоднозначность выводов относительно воздействия подогретых вод ГРЭС на речной участок водохранилища. В одних случаях требования Правил и рекомендаций соблюдаются, в других они нарушаются. Обращает на себя внимание, что для рассматриваемого участка водохранилища применительно к весеннему периоду более

Кроме того, необходимо отметить, что разнообразие и специфика требований к температурным условиям жизнедеятельности рыб, обитающих непосредственно в районах сброса, при нормировании воздействия ГРЭС и АЭС не учитываются. Приведенный пример еще раз показывает, насколько неоднозначен и сложен выбор норм тепловой нагрузки на пресноводные водоемы.

Таблица 36. Нормативные и фактические превышения температуры воды и протяженность шлейфа теплых вод в зоне влияния Костромской ГРЭС (по: Поддубный и др., 1995)

Параметр	Значения по вариантам			
	1	2	1	2
	Май		Август	
T_c , °C	16.0	16.0	26.2	26.2
T_{ϕ} , °C	9.0	9.0	21.3	21.3
ΔT , °C:				
допустимое по (3)	5.0	5.0	5.0	5.0
фактическое	6.0	6.5	4.0	4.9
допустимое по (4)	3.0	3.0	3.0	3.0
фактическое	3.0	6.3	2.3	4.4
L, км:				
допустимая по (3)	0.5	0.5	0.5	0.5
фактическая	0.7	1.5	<0.5	<0.5
допустимая по (4)	1.0	1.0	<1.0	1.0
фактическая	1.0	1.8	1.0	1.5
Соблюдение требований по (3):				
ΔT	–	–	+	+
L	–	–	+	+
Соблюдение требований по (4)				
ΔT	+	–	+	–
L	+	–	+	–

Примечание: T_c – температура сбросных вод, °C; T_{ϕ} – фактическая температура в водоеме, °C; ΔT – превышение фоновой температуры, °C; L – максимальная протяженность шлейфа; (+) – выполнение требований; (–) – невыполнение требований; цитируется по: (3) – Правила ..., 1975, (4) – Кякк, Ларцина, 1994.

6.5. ПРОЧИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РИСКИ

Экологический риск в результате пребывания в зоне высокой температуры (нарушения жизненных функций, гибель, проявление отдаленных последствий) наиболее вероятен, когда к повреждающему действию самой температуры добавляется влияние того или иного фактора среды – биотического или абиотического, естественного или антропогенного. Рассмотрим влияние некоторых из них, в частности, *реакции рыб на токсические вещества в зоне высокой температуры у границ жизнедеятельности.*

Учитывая возможные климатические тренды (потепление или похолодание), увеличение количества зон термального загрязнения

пресных и морских вод, а также природные климатические аномалии (например, жаркое лето 2010 г.), исследование термоадаптационных особенностей рыб, а также влияния загрязняющих веществ на процессы их жизнедеятельности в зоне высокой температуры становится все более актуальным.

Верхняя летальная температурная граница у карповых и окуневых расположена на уровне 35–43°C, у осетровых – несколько ниже, а у лососевых и сиговых – на уровне ~30°C. Соответственно, оптимальная область жизнедеятельности для указанных групп рыб располагается в интервалах температуры: 23–30, 20–24 и 13–19°C (Голованов и др., 1997; Голованов, 2010а, 2013).

В таблице 37 приведены сравнительные данные по верхней летальной температуре, полученные методом КТМ при скорости нагрева воды 4°C/ч, и методом ХЛМ при скорости нагрева воды 1°C/сут. в разные сезоны года. При определении КТМ выбрана минимальная скорость нагрева для того, чтобы была возможность сравнить результаты экспериментов с данными натурных наблюдений, полученных в зоне термального загрязнения в условиях резкого подъема температуры при сбросе подогретых вод ГРЭС и АЭС.

Таким образом, зона высокой температуры для таких важных промысловых видов как карповые и окуневые, с одной стороны, и лососевые и сиговые, с другой, расположена в диапазоне температуры от 30°C и выше (в первом случае) и 20°C и выше – во втором.

Таблица 37. Соотношение оптимальной (окончательно избираемой) и верхней летальной температуры у молоди некоторых видов рыб из различных семейств

Вид	ОИТ, °C	ВЛТ, °C			
		КТМ, нагрев 4°C/ч		ХЛМ, нагрев 1°C/сут	
		Лето	Зима	Лето	Зима
Лещ	27	33–34	29–30	36–37	36–37
Плотва	23–26	32	23	35–36	35–36
Карп	29–31	37	26	39–40	37–38
Серебряный карась	27–28	38	28	38–38	37–38
Речной окунь	25–26	33–34	24–25	35	34–35
Радужная форель	14–17	28.5–30.5	~27	26.5–28.5	26–27

Каковы особенности влияния температуры на рыб в присутствии токсических веществ в водной среде? В первую очередь, действие повышенной температуры зависит от вида и концентрации загрязняющего вещества. В общем случае повышение температуры уменьшает период выживания рыб при летальной концентрации токсиканта. Однако пороговая концентрация токсиканта при высокой температуре может и не снижаться. Более того, она может оставаться неизменной или даже возрастать, т. е. с увеличением температуры токсичность может даже понижаться. Так, время выживания радужной форели при острых летальных концентрациях Zn может возрастать при температуре ниже 15°C, при этом летальное пороговое значение Zn снижается. Близкие результаты получены при изучении влияния Cu в диапазоне температуры от 14 до 27°C на радужную форель и серебряного карася, хотя на других 6 видах североамериканских рыб особых различий не обнаружено. Токсичность Cd увеличивалась с повышением температуры (Алабастер, Ллойд, 1984).

Сходные результаты отмечены и при действии токсикантов органической природы, например, фенола. Существует мнение, что увеличение температуры на 10°C сокращает среднее время выживания рыб в растворах токсиканта. По все вероятности, это связано с увеличением интенсивности обмена и проницаемости тканей у рыб при высокой температуре среды. Свой вклад в реакцию на токсические вещества вносит и сезон года, летний или зимний (Лукьяненко, 1967), а также физиолого-биохимический и иммунологический статус рыб. В общем виде, изменение температуры в заданном направлении может увеличивать или уменьшать токсичность веществ в зависимости от вида химической природы токсиканта, видовой специфики рыб, а также конструктивных особенностей экспериментальной установки (Sprague, 1985).

В обзоре Е. Матерна (Materna, 2001) приведены сведения о влиянии ряда токсических веществ, таких как аммоний, тяжелые металлы, цианиды и хлориды при различной температуре среды. Радужная форель более чувствительна к аммонии при низкой температуре (в вариантах опыта при 3 и 14°C, 5 и 18°C, 12 и 19°C), аналогичная тенденция характерна и для некоторых теплолюбивых видов рыб. При действии органических веществ установлены разнонаправленные эффекты. Так, большая токсичность полихлорированных бифенилов (ПХБ) отмечена при низкой температуре, в то время как для фосфорорганических соединений выявлена противоположная тенденция (Rattner, Heath, 1995). Особенно подчеркивается роль температуры в аккумуляции тяжелых металлов у рыб. Токсичность ртути увеличивается в диапазоне температуры от 5 до 20°C, по всей вероятности, за счет увеличения

проницаемости мембран и общей скорости метаболизма. Увеличение или уменьшение температуры модифицирует токсичность Zn, Cu, Cd и Ni. Повышение температуры снижает резистентность и время выживания молоди лососевых при действии цианидов. В отношении хлора известно, что он более токсичен при высокой температуре (Materna, 2001).

Обычно действие токсиканта проверяют, выдерживая рыб в растворах то или иное время при разных значениях температуры. Существует и другой способ оценки влияния токсиканта, когда воду в аквариуме с рыбами нагревают с определенной скоростью, одновременно оценивая температуру, при которой наступает или потеря равновесия, или гибель. Применение данной методики (КТМ или ХЛМ) позволяет получить дополнительную информацию о совместном действии температуры и токсиканта. Хорошо известны факты, свидетельствующие о роли температуры как стрессора при токсическом воздействии, а также о роли осцилляций температуры в устойчивости рыб к загрязняющим веществам. Экспозиция в сублетальных концентрациях токсических веществ может снижать устойчивость рыб к повышению температуры. Ниже даны примеры, характеризующие значения КТМ у тепло- и холодолюбивых видов рыб при воздействии различных загрязняющих веществ.

Экспозиция в растворах Ni концентрацией 1.5 мг/л снижала значения КТМ (по потере равновесия при скорости нагрева 6°C/ч) у радужной форели *Salmo gairdneri* Richardson, акклимированной к 8°C, с 27.4 до 20.3°C. Аналогичные результаты были получены при экспозиции в растворах с хлором (концентрация 0.06 мг/л), значения КТМ снизились на 4.7°C – с 27.2 до 22.5°C. В 4-х разных сериях опытов с кижучем *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) при экспозиции в растворах Ni концентрацией 4.5–16.0 мг/л уровень КТМ (при температуре акклимации 15°C) с 28.4–28.9°C понижался на 0.3–3.0°C (Becker, Wolford, 1980).

Детальное исследование было проведено на 4 видах австралийских пресноводных рыб – серебряном окуне *Bidyanus bidyanus*, меланотении серебристой *Melanotaenia duboulayi*, гипсэлектрисе *Hypseleotris klunzingeri* и радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum (Patra, Chapman, Lim, Gehrke, 2007). Рыб предварительно в течение 10–14 суток выдерживали в растворах эндосульфана 0.3–1.0 мкг/л, хлорпирифоса 3.5–5 мкг/л и фенола 5 мг/л при температуре акклимации 20°C. У всех исследованных видов показано снижение значений КТМ (по критерию потери равновесия при скорости нагрева 48°C/ч). При действии эндосульфана снижение уровня КТМ составило 2.8, 4.1, 3.0 и 4.8°C для серебряного окуня, меланотении серебристой, гипсэлектриса и радужной форели, при действии хлорпирифоса – 3.8, 2.5, 4.2 и 5.8°C и фенола – 0.3,

0.0, 0.0 и 0.7°C соответственно. Таким образом, наименьшее снижение КТМ у исследованных видов рыб отмечено при экспозиции с фенолом.

Выдерживание канального сомика *Ictalurus punctatus* (Rafinesque) в растворах нитрита от 0 до 1.4 мг NO₂/л приводило к постепенному понижению уровня КТМ (по критерию потери равновесия, при скорости нагрева 18°C/ч и температуре акклимации 20°C) с 38.0 (контроль) до 35.8°C (Wattenpaugh et al., 1985). Еще большее падение уровня КТМ – на 6°C у данного вида отмечено при воздействии Se (Wattenpaugh, Beitinger, 1985). Экспозиция к токсичным растворам Cd снижала КТМ (по критерию потери равновесия, при скорости нагрева 18°C/ч и температуре акклимации 20°C) у красного нотрописа *Notropis lutrensis* (Baird et Girard) на 2.3–4.4°C и тупоносого толстоголова *Pimephales promelas* Rafinesque на 4.2–5.7°C (Carrier, Beitinger, 1988).

Опыты по определению токсичности фенола и его влиянию на уровень КТМ (по критерию потери равновесия, при скорости нагрева 60°C/ч и температуре акклимации 23°C) у необычной кампостомы *Campostoma anomalum* (Rafinesque) выявили зависимость эффекта от концентрации токсиканта. При концентрации фенола от 6 до 8 мг/л значения КТМ практически не изменялись, при концентрации 10 мг/л уровень КТМ понизился с 35.5–35.3°C до 34.7°C, но особенно резкое падение термоустойчивости проявилось при содержании рыб в растворе фенола с концентрацией 12 мг/л. В данном случае показатели КТМ снизились до 32.9°C (Chagnon, Hlohowskyj, 1989).

Приведенные данные демонстрируют, что присутствие токсикантов в водной среде в большинстве случаев приводит к снижению уровня верхней летальной температуры, определенной методом КТМ (по критерию потери равновесия). Известно, что при температуре 34–38°C даже у теплолюбивого серебряного караса развивается тепловой шок, который является генотоксичным (Anitha et al., 2000). Снижение верхней температурной границы жизнедеятельности в естественных условиях только усугубляет возможность рыб нормально функционировать. Критерий КТМ четко показывает, насколько меняется (чаще – понижается) температурный предел жизнеобитания рыб в токсичной среде. Накопление информации о верхней летальной температуре у рыб, подвергшихся токсическому воздействию, позволит внести вклад в оценку отношений между химическими составляющими окружающей среды и естественными стрессорами (Holmstrup, Bindesbol, Oosting et al., 2010).

Таким образом, в случае, когда повышение температуры с той или иной скоростью, приводит к значительному снижению значений КТМ, происходит сужение температурного диапазона жизнедеятельности в его верхней части. Рыбы в таком случае «предрасположены» погибать в той

температуре, в которой они при прочих нормальных условиях продолжали бы расти, питаться и развиваться. Такие ситуации вполне возможны в районах сброса подогретых вод АЭС, ГРЭС и крупных промышленных предприятий. Дальнейшее изучение взаимовлияния температуры и токсических веществ на термоадаптационные характеристики рыб позволит прогнозировать возможные негативные эффекты, а в ряде случаев, и предотвращать их. С другой стороны, сочетание разных методик определения верхней летальной температуры позволит оценить экологически опасные уровни присутствия токсикантов.

За последние 70 лет собран огромный массив данных, характеризующих различные стороны влияния температуры на жизнедеятельность гидробионтов (Хочачка, Сомеро, 1977; Avtalion, 1981; Бретт, 1983; Алабастер, Ллойд, 1984; Уголев, Кузьмина, 1993; а, 1996; Голованов и др., 1997; Beitinger et al., 2000). При этом показано, что физиолого-биохимический и иммунологический статус особей изменяет реакции и чувствительность рыб к температуре.

Достаточно подробно изучены закономерности формирования иммунитета у различных видов рыб (Avtalion, 1981; Лукьяненко, 1989; Микряков, 1991). Исследована межвидовая, внутривидовая и возрастная изменчивость иммунитета рыб, его механизмы. Проанализировано влияние различных абиотических и биотических факторов водной среды, а также антропогенных воздействий на устойчивость рыб к инфекционным заболеваниям. Вместе с тем некоторые аспекты влияния температуры как важного экологического фактора среды на способность рыб противостоять болезни изучены недостаточно.

Кратко охарактеризуем *модифицирующее влияние температуры на восприимчивость рыб к инфекционным болезням*. При этом выделим несколько аспектов проблемы, а также приведем ряд примеров, характеризующих взаимоотношение «температура водной среды – заболевания рыб».

Температурный диапазон жизнедеятельности рыб. Вся область температуры, в которой обычно обитают рыбы, разделяется на ряд поддиапазонов. Нижний участок – от нижних летальных и сублетальных температуры на 5–10°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 и ряда других видов рыб. Наконец, поддиапазон выше зоны оптимума до верхней сублетальной и летальной температуры.

В процессе прохождения сезонных жизненных циклов рыбы периодически обитают в разных температурных поддиапазонах, а в

условиях аквакультуры их выращивают в определенных режимах. В связи с этим они сталкиваются с набором значений температуры, неодинаково влияющих на эффективность их роста, развития и питания. Кроме того, они по-разному реагируют и на заражение. В этой связи важно отметить, что температурный предел активности комплемента у рыб колеблется от 0–4 до 40–56°C (Грищенко и др., 1999). В свою очередь болезни, вызываемые различными видами возбудителей, проявляются у рыб и в узком, и в широком интервале температуры среды обитания (Бауер, 1959; Schäperclaus, 1979).

Влияние сезона года. Приуроченность наиболее эффективного действия различных видов возбудителей к температуре от 10–15 до 30°C приводит к ярко выраженному сезонному характеру заболеваний с максимумом весной и летом и затуханием в осенне-зимний сезон (Щербина, 1973; Кеннеди, 1978). Это положение касается в основном карповых и сходных с ними по температурным реакциям рыб. Массовость вспышек инфекционных заболеваний у рыб (краснуха карпа, фурункулез лососевых и др.) в определенный сезон года, очевидно, определяется как особенностями эколого-физиологического состояния рыб, так и напряженностью их врожденного иммунитета, которые в свою очередь зависят от температуры окружающей среды (Микряков, 1978, 1991; Лукьяненко, 1989). Сезонное изменение температуры в естественных водоемах и в условиях прудовых хозяйств значительно влияет на численность паразитов, сдвигает сроки прохождения ими жизненных циклов, в результате чего увеличивается или уменьшается количество зараженных 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. 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 в выходе из нее.

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 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 переход из зимы в весну, когда

сказывается длительная зимовка, в результате которой рыбы обычно ослаблены. Резкий нагрев или охлаждение болезненны сами по себе, но кроме того, они еще снижают способность противостоять болезням. Показано также, что при воздействии стресс-факторов, таких как перепады температуры и кислорода, а также загрязнения воды и корма в условиях аквакультуры бактериозы рыб возникают более часто (Исаева, Козиненко, 1999).

Соотношение температурного оптимума и пессимума у рыб и возбудителей болезни. Выявление соотношения температурных критериев жизнедеятельности рыб и возбудителей разных болезней позволит использовать температуру в целях предотвращения и лечения многих заболеваний рыб. Температурный оптимум для большинства лососевых, осетровых, окуневых и карповых видов рыб расположен в диапазонах: 13–18°C, 20–24°C, 22–28°C и 24–30°C соответственно, а верхняя граница жизнедеятельности для тех же видов соответствует 23–28°C, 31–35°C, 32–37°C и 34–41°C (Голованов, 1996а; Голованов и др., 1997; Голованов, 2013). В свою очередь оптимальные условия для развития вирусов, которые чаще вызывают заболевания у холодолюбивых лососевых рыб, отмечены при 10–12°C, а у теплолюбивых карповых – при 20–25°C (Ведемейер и др. 1981). Дополнительный анализ 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 и тот факт, что вспышки заболеваний не всегда связаны с оптимальными температурными условиями размножения возбудителя (Ведемейер и др. 1991).

В то же время для многих возбудителей болезни (весенняя виремия карпа, ихтиофтириоз, хиллдонеллез, триходиноз, дактилогироз) температура воды на уровне 32–34°C в течение нескольких суток приводит к подавлению заболевания у рыб. Использование для аналогичных целей температуры ниже 4°C (в случае вирусной геморрагической септицемии и дактилогироза) иногда также успешно, но чаще оно просто замедляет проявление болезни. Видимо, температурные оптимумы у рыб и возбудителей болезни не всегда совпадают, что дает возможность использовать определенную температуру для лечения, оздоровления и профилактики заболеваний у рыб. Наиболее перспективным для этих целей представляется использование диапазона между зоной оптимума и верхней летальной температурой.

Реакция поведенческой лихорадки у рыб. Многие виды (каarp, лещ, плотва, серебряный карась, большеротый окунь, обыкновенный и длиннопёрый солнечники) проявляют реакцию поведенческой

лихорадки, избирая после инъекции возбудителя более высокую (на 2–6°C) температуру по сравнению с ОИТ (Reynolds et al., 1976b; Kluger, 1979; Голованов, Микряков, 1985, 2000). Экспериментально показано, что отдельные представители карповых и ушастых окуней, искусственно задержанные в зоне оптимальной температуры, после инъекции аналогичных доз возбудителя погибают (Голованов, Микряков, 2000; Kluger, 1979). Данная реакция проявляется в широком диапазоне температуры и не зависит от метода определения ОИТ, а также вида возбудителя болезни – *Aeromonas hydrophila*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Saprolegnia* – (Голованов, Микряков, 2000). Выявлены дозозависимые эффекты реакции поведенческой лихорадки, ослабление ее со временем после инокуляции возбудителя, а также более слабое проявление при повторной инъекции (Голованов, Микряков, 1985, 2000). Поведенческая лихорадка имеет защитный характер, усиливает сопротивляемость организма рыб и способствует их большей выживаемости в процессе протекания болезни. Показано, что при более высокой по сравнению с ОИТ температуре механизмы иммунной защиты у рыб действуют более эффективно (Kluger, 1979; Голованов, Микряков, 1985, 2000).

В наших опытах изучено влияние заболеваний, вызванных *Aeromonas punctata* и *Saprolegnia* sp. на уровень ОИТ у молоди карпа. Общий характер выбора ОИТ у здоровых и больных рыб существенно не различался (рис. 41).

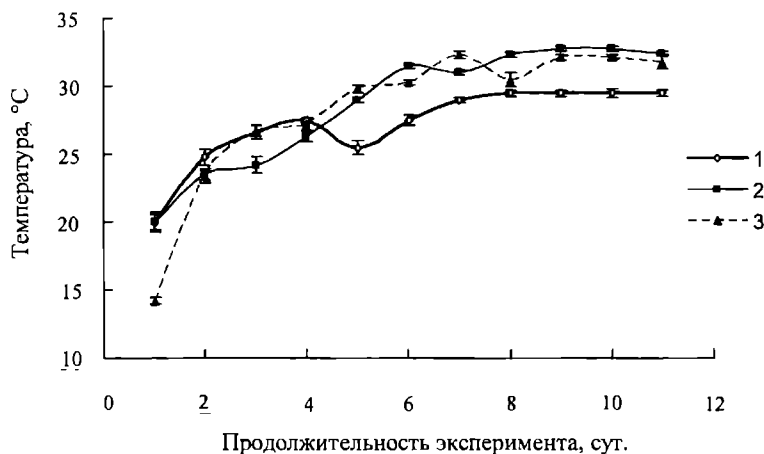


Рис. 41. Значение избираемой температуры у здоровых (1) и больных (2 – введение *Aeromonas punctata* до опыта, 3 – на 5 сутки опыта) сеголетков карпа.

В то же время у рыб контрольной группы выбор ОИТ происходил только на 8–9-е сут. опыта, у больных рыб быстрее – в течение 4–5 сут. (табл. 38).

Таблица 38. Окончательно избираемая температура (ОИТ, °С)
у здоровых и больных сеголетков карпа *Cyprinus carpio*

Возбудитель	Период выбора ОИТ, сут. опыта		
	5 – 6	8 – 9	10 – 11
Контроль	25.5 – 27.5	29.5 – 29.5	29.5 – 29.5
<i>Aeromonas punctata</i>	29.0 – 31.5	32.3 – 32.8	32.8 – 32.4
<i>A. punctata</i> *	29.8 – 30.3	30.5 – 32.1	32.1 – 31.8
<i>Saprolegnia</i> sp.*	30.0 – 31.0	32.4 – 32.0	33.0 – 32.3

Примечание: * инъекция возбудителя происходила на 5-е сутки пребывания в термоградиенте.

Разница значений ОИТ у здоровых и больных особей в целом составляла 1.0–3.1°С. Принудительная задержка больных особей в оптимальной температуре приводила к гибели рыб, в то время как особи, ушедшие в более высокую температуру, благодаря реакции поведенческой лихорадки выживали.

Разница реакций у теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб. Для карпа и серебряного караса установлено, что повышение температуры содержания (или самопроизвольный выбор температуры в гетеротермальных условиях в диапазоне от 28 до 33°С) на 2–4°С выше оптимальных значений, останавливает болезнь. Такая же реакция показана и у канального сомика при заражении бактерией *Edwardsiella ictaluri* (Francis-Floyd, 1987). Рыб заражали кишечной септицемией в диапазоне температуры от 17 до 32°С. Сомики чувствительны к заражению при любой температуре, но наибольшая опасность заражения находится в пределах температуры 22–28°С, выше она минимизирована. поведенческая лихорадка усиливает сопротивляемость организма и способствует выживаемости рыб. Интересно, что золотой карась и карп для переживания болезни уходят в зону запредельно высокой температуры (от 30–32 до 34–35°С), где их существование, питание и рост явно угнетены, а возможность повреждающих и летальных последствий весьма велика (Anitha et al., 2000). Таким образом, для теплолюбивых видов для борьбы с болезнью необходима температура воды, несколько выше оптимальной.

А как обстоит дело у лососевых видов рыб? Оказалось, что развитие инфекционного некроза гемопозитической 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 температуре в течение 4–6 суток (Amend, 1970). После этого заболевание не рецидивирует, но рыба остается восприимчивой к вирусу при повторном введении возбудителя. Предполагают, что положительное действие повышенной температуры обусловлено образованием интерферона клетками организма. Однако у молоди радужной форели с этим же возбудителем, но в диапазоне температуры от 3 до 21°C этого не происходит (Hetrick et al., 1979). Напротив, было продемонстрировано, что заражение радужной форели возможно как при температуре 3–12°C, так и при более высокой температуре 15–21°C. И предлагаемое повышение температуры воды до 18°C, как метод борьбы со вспышками инфекционного некроза гемопозитической ткани не имеет практического значения. Исходя из этих и ряда других результатов, можно сделать вывод о том, что для холодолюбивых видов рыб необходимы дополнительные экспериментальные исследования.

Таким образом, температура как экологический фактор значительно модифицирует устойчивость рыб к болезни. Несмотря на противоречивость некоторых результатов и недостаток экспериментальных данных, приведенные примеры свидетельствуют о том, что с использованием особенностей влияния температуры на иммунитет рыб можно эффективно противостоять инфекционным заболеваниям.

В условиях сбросных подогретых вод (и в естественных условиях, и в рыбоводных хозяйствах) возможность заражения рыб значительно возрастает. Не исключается и массовая гибель рыб в результате, например, лигулеза. Такие случаи были отмечены ранее в водоемоохладителе р. Кешка у Костромской ГРЭС для леща в возрасте от 3 до 6 лет ((Комплексная оценка..., 1992а, б). Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб (ОТР, ОИТ и ВЛТ) и в данном случае могут быть основой экспертной оценки оптимальных и пессимальных условий существования больных рыб.

Еще один важный фактор, который в непосредственной связи с температурой воды может существенно изменять поведение, распределение и выживаемость рыб и объектов их питания является *летний дефицит растворенного кислорода* (Лазарева и др., 2013).

Анализируя динамику численности велигеров и материнских популяций дрейссенид в верхневолжских водохранилищах в период с 2010 г. по настоящее время, В.И. Лазарева с соавторами (2013) обратили внимание на низкое содержание растворенного в воде кислорода или его

полное отсутствие в придонных слоях воды. Хорошо известно, что с ростом температуры растворимость кислорода в воде снижается, и это может оказывать свое влияние на гидробионтов в зоне сброса подогретых вод. Другие причины снижения его концентрации – длительность и интенсивность вертикального плотностного расслоения вод, трофический статус водоема и уровень его загрязнения легкоокисляемым органическим веществом. Авторы пришли к выводу, что кислородный режим придонного горизонта вод верхневолжских водохранилищ в последние годы катастрофически ухудшается, что может быть связано как с усилением прогрева воды, так и интенсивным развитием синезеленых водорослей.

Например, в августе 2013 г. на затопленных руслах рек Ивановского и Рыбинского водохранилищ температура воды у дна достигала 20°C, а в Угличском – 21°C (Лазарева и др., 2013). В результате этого процессы минерализации органического вещества протекали более интенсивно, а содержание кислорода в слое 1–3 м над дном (а на отдельных станциях и до 5 м) снизилось до значений <4 мг/л (<50% насыщения). Самый мощный слой с дефицитом кислорода (<30% насыщения) и амплитудой до 7 м над дном сформировался в приплотинном участке Ивановского водохранилища. В Рыбинском водохранилище ситуация была несколько лучше, однако аналогичные явления наблюдались уже в первой декаде июля. Авторы отмечают, что такого дефицита растворенного кислорода ранее не было, а впервые его ухудшение зарегистрировали в июле и августе 2010 г. Тогда температура воды у дна достигла рекордной температуры 25°C в Рыбинском водохранилище и 27°C – в Горьковском и Чебоксарском (Лазарева и др., 2012).

Очевидно, что высокая температура в толще воды верхневолжских водохранилищ создает неблагоприятные условия по содержанию кислорода не только для дрейссенид, но и для рыб придонного комплекса, прежде всего, леща. Очевидна необходимость уточнения кислородных потребностей рыб в изменившихся условиях естественной среды на основании уже имеющихся данных и новых исследований (Кляшторин, 1982; Алабастер, Ллойд, 1984). Ряд факторов, абиотических и биотических, которые усугубляют действие высокой температуры на жизнедеятельность пресноводных рыб, может быть продлен и дальше. Главное при этом – учитывать возможность изменения количественных значений температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб при действии сопутствующих факторов.

В конце XX-го и начале XXI веков морские и пресные водоемы Земли вплотную столкнулись с проблемой инвазии чужеродных видов – животных и растений. В принципе, процесс расселения видов и расширения их ареала существовал всегда. Однако в последнее время все чаще отмечают его негативные последствия. За последние 50 лет в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна – Волги, Дона и Днепра, появилось более 50-ти новых видов рыб, и 25 из них можно признать натурализовавшимися (Slynko et al., 2010). По числу видов преобладают южные вселенцы. Авторы приходят к мнению, что на рубеже тысячелетий экспансия чужеродных видов рыб в бассейнах крупнейших рек восточной части Понто-Каспийского региона приобрела массовый взрывной характер. Стремительно меняется и видовое разнообразие, и таксономический состав рыбного населения рек Волги, Дона и Днепра (Slynko et al., 2010). Факторы глобального потепления в эти годы совпали с зарегулированием стока, что обеспечило превращение крупных рек в цепочку озеровидных водоемов – водохранилищ. Определенную роль в распространении видов-вселенцев сыграл и тот факт, что в бассейнах этих рек были построены мощные ГРЭС и АЭС, создавшие многочисленные участки сброса подогретых вод с повышенной температурой (Slynko et al., 2010).

Биология и экологические особенности видов-вселенцев, состав, векторы, инвазионные пути и темпы инвазий изучены достаточно хорошо (Элтон, 1960; Экологическая безопасность ...2002; Invasive aquatic ..., 2002; Инвазии ..., 2003; Биологические инвазии..., 2004; Issues in Bioinvasion ..., 2007; Biological invasions, ...2008). Три института системы РАН – Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова, Зоологический институт и Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина инициировали ряд программ и проектов по изучению инвазии чужеродных видов в России и сопредельных странах. Регулярно, на базе ИБВВ РАН в п. Борок, Ярославской области, проводятся международные симпозиумы, последний из которых – IV международный симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике (Борок – 4)» прошел в сентябре 2013 г.

Огромное количество исследований посвящено взаимоотношениям видов-вселенцев и видов-аборигенов. Однако сравнительные аспекты эколого-поведенческих и физиолого-биохимических особенностей у чужеродных и нативных видов рыб изучены слабо. Фрагментарно исследованы и адаптации различных видов-вселенцев к температуре водной среды – одному из наиболее важных экологических факторов, определяющих все этапы жизни рыб. В последние десятилетия увеличение количества зон термального загрязнения, аномально высокие

температуры в летний сезон и потепление климата вносят свой вклад в изменение температурной среды обитания рыб. Поэтому крайне необходимой стала информация об оптимальной и верхней летальной температуре обитания не только аборигенных, но и расселяющихся видов рыб.

В связи с этим были проанализированы температурные характеристики жизнедеятельности у 15 видов рыб, обитающих в регионе Верхней Волги, в частности, их верхняя летальная температура (ВЛТ), окончательно избираемая температура (ОИТ) и амплитуда температуры обитания (Голованов, 2013). Семь видов относятся к аборигенным видам (лещ, плотва, окунь, ерш, голянь обыкновенный и усатый голец, налим), восемь – к видам-вселенцам или условным вселенцам – сазан (каarp), серебряный и золотой караси, головешка-ротан, тюлька, корюшка, бычки цуцик и головач. Все виды, обитающие в данном регионе, по указанным температурным характеристикам подразделяются на 4 группы – наиболее теплолюбивые (1), теплолюбивые (2), умеренно теплолюбивые (3) и холодолюбивые (4). Виды-вселенцы отмечены в составе 1-ой группы (каarp, золотой и серебряный карась, головешка-ротан и тюлька), 3-ей группы (бычок-цуцик и бычок-головач, а также стерлядь) и 4-ой (корюшка), но отсутствуют в составе 2-ой группы. Кроме того, такой вид, как обыкновенный ерш из 2-ой группы рассматривается как вид-вселенец в американские Великие озера. Многие виды – пестрый *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1846) и белый *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) толстолобики, белый *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) и черный *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846) амурь, горчак *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776), амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846), короткорылый *Ictiobus bubalus* (Rafinesque, 1819), длиннорылый *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844) и черный *Ictiobus niger* (Rafinesque, 1820) буффало, гамбузия *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859), гуппи *Poecilia reticulata* Peters, 1859, полосатый окунь *Morone saxatilis* (Walbaum, 1792), большеротый *Micropterus salmoides* (Lacepede, 1802) и солнечный *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) окуни, тиляпия *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852), различные виды бычков, американский *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur, 1819) и канальный *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) сомики – или уже присутствуют в бассейнах рек Волги, Днепра и Дона, или в перспективе могут здесь появиться. Большинство из них – теплолюбивые виды с предполагаемым значением ОИТ от 25 до 32°C и ВЛТ на уровне 33–40°C.

Рост температуры воды в Рыбинском водохранилище летом и осенью 1997–2010 гг. (Литвинов, Законнова, 2012), по всей видимости, способствовал вселению и натурализации тюльки. Тюлька заняла

экологическую нишу корюшки, практически исчезнувшей из Рыбинского водохранилища в начале XXI века вследствие относительно высоких значений температуры воды летом. Верхняя граница обитания корюшки расположена на уровне ~27–28°C, что частично объясняет резкое уменьшение ее численности.

Аномально высокая температура в течение длительного периода летом 2010 г., очевидно, привела к угнетению холодолюбивых видов, например, налима. При этом было отмечено, что ерш и окунь, чувствительные к недостатку кислорода, в этих условиях выживали с трудом. Температурная граница, выше которой жизнедеятельность теплолюбивых видов нарушается, расположена на уровне ~30–32°C, для холодолюбивых она еще ниже – ~23–25°C. Следует отметить, что различные болезни рыб, а также воздействие ряда антропогенных факторов приводят к снижению значений ВЛТ у рыб. В зонах термального загрязнения – сбросах подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий, количество которых в пресных водах постоянно растет, экологический риск воздействия аномально высокой температуры резко усиливается. Изменяющиеся температурные условия среды обитания пресноводных рыб следует учитывать при оценке взаимоотношений видов-аборигенов и видов-вселенцев.

Рассмотрим, как соотносятся некоторые температурные критерии жизнедеятельности видов-аборигенов (лещ, карп, золотой карась, плотва, окунь, щука) и видов-вселенцев (корюшки, головешки-ротана и каспийской тюльки), обитающих в бассейне Верхней Волги (табл. 39).

Таблица 39. Соотношение некоторых температурных критериев жизнедеятельности видов-аборигенов и видов-вселенцев бассейна Верхней Волги

Виды	Температура, °C		
	оптимум нереста	ОИТ	ВЛТ
Карп	15.5–22.0	29.0–31.0	38.0–40.0
Золотой карась	14.0–22.5	27.0–29.0	38.0
Лещ	13.0–20.0	27.0	36.0–37.0
Каспийская	15.0–24.0	~26.0–29.0	~36.0–38.0
Головешка-ротан	15.0–22.0	~27.5–28.5	~38.0
Плотва	10.0–20.0	25.0–26.5	36.0
Окунь	4.0–17.0	25.0–26.0	35.0
Щука	7.5–14.0	23.0–26.0	33.0–34.0
Корюшка	5.0–12.0	11.0–14.0	26.0–28.0

Примечание: для каспийской тюльки значения ОИТ и ВЛТ – прогнозные данные на основе соотношения критериев и оптимальной температуры нереста.

Интересно, что значения ОИТ и ВЛТ для тюльки и ротана были спрогнозированы нами несколько лет назад, а впоследствии подтверждены экспериментально для головешки-ротана (Голованов, 2013). Для корюшки использованы экспериментальные данные М.Н. Ивановой и В.В. Лапкина (1982). Судя по оптимальной температуре нереста для теплолюбивых видов рыб, следовало ожидать значений ОИТ для тюльки ~26.0–29.0 и головешки-ротана ~27.5–28.5°C. Значения ВЛТ должны были составить для тюльки ~36.0–37.0°C и головешки-ротана ~38.0°C. В связи с трудностью работы с тюлькой в экспериментальных условиях, таких данных пока не получено. Для головешки-ротана значения ОИТ, определенные опытным путем, составили 27.0–29.0°C, ВЛТ – 37.0–39.0°C, что можно считать удовлетворительным совпадением экспертной оценки и результатов лабораторного эксперимента. Обращают на себя внимание низкие значения ОИТ и ВЛТ у холодолюбивой корюшки.

Анализируя эффективность инвазий пелагических видов рыб в водохранилища Волги, Ю.В. Слышко и В.И. Кияшко (Slynko, Kiyashko, 2012) сравнили двух потенциально конкурентных видов Рыбинского водохранилища снетка (озерной формы корюшки) и пресноводной формы тюльки. Установлено, что после длительного периода расширения ареала и наращивания численности снетка в прохладный период с 1940-х гг. до середины 70-х гг. XX-го века его численность в бассейне Волги в настоящее время упала до минимума, произошло почти полное сокращение ареала. Южный вид тюлька в это время смог расселиться только по южным водохранилищам нижнего участка Волги (Волгоградское, Саратовское и Куйбышевское). С началом периода современного потепления (первая половина 1980-х гг.) тюлька возобновила свое расселение в более северные водохранилища Волги. В 1984 г. тюлька отмечена в Горьковском водохранилище, в 1994 г. – в Рыбинском, в 2002 г. в Угличском, Ивановском и Шекснинском. Многочисленная популяция тюльки сформировалась в Рыбинском водохранилище, а численность снетка сведена к минимуму (Slynko, Kiyashko, 2012).

Интересно отметить, что скорость и успешность инвазии тюльки была намного выше, чем у снетка (рис. 42) (Slynko, Kiyashko, 2012). Возможно, это объяснимо динамикой температурного фона водной среды. При этом протяженность перемещения и холодолюбивого снетка, и теплолюбивой тюльки достигала 2800 км.

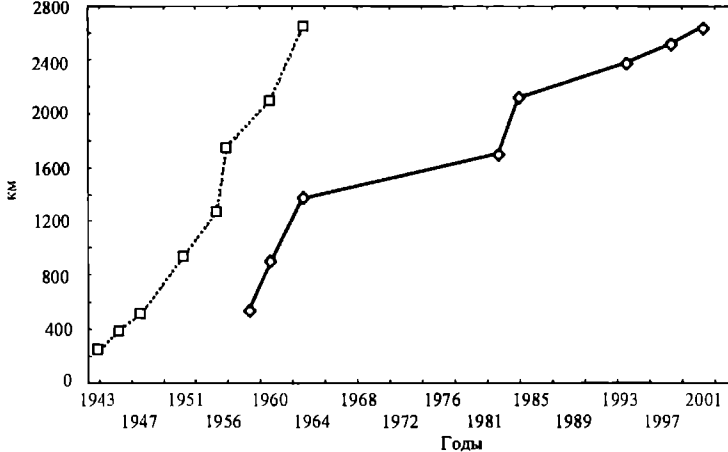


Рис. 42. Скорость расселения снетка (□) и тюльки (◆) по каскаду волжских водохранилищ (по: (Slynko, Kiyashko, 2012).

Авторы приходят к выводу, что основной столь значимых изменений в структуре рыбного населения верхневолжских водохранилищ является температурный фактор. Остается предполагать, что в следующем периоде похолодания, если он наступит, может снова начаться экспансия снетка в Рыбинское водохранилище и ниже, а тюльке придется отступить на прежние позиции вплоть до Куйбышевского водохранилища. Однако для этого должны произойти многолетние изменения температуры воды в водохранилищах, сравнимые с уровнем прохладного периода с 40-х по 70-е гг. прошлого века.

Таким образом, температурные критерии жизнедеятельности пресноводных видов рыб могут быть полезны для решения многих вопросов этой интересной проблемы – инвазии чужеродных видов. Для этого необходимы новые данные по термоизбиранию и термоустойчивости как можно большего числа видов-вселенцев, обитающих в пресноводных и в морских водоемах.

6.7. ВОЗМОЖНОСТИ АКВАКУЛЬТУРЫ

В настоящее время накоплен огромный массив данных и научной литературы, где обсуждаются теоретические и практические аспекты эффективного выращивания пресных видов рыб. Ранее в гл. 5 некоторые из этих вопросов были затронуты. В первую очередь, нас интересует

температурная составляющая и ее учет при содержании и подращивании рыб в прудах, садках, установках интенсивного выращивания и т.п.

В принципе, исходя из приведенных выше температурных критериев жизнедеятельности пресноводных видов рыб, с нашей точки зрения, возможны три варианта. Первый, когда, начиная с подготовки к нересту или оплодотворению икры, и позднее, во время эмбриогенеза, подращивания личинок, активного роста и развития молоди и более старших особей температурный режим находится в определенных границах, определяемых как оптимальные для каждого отдельно взятого периода онтогенеза. Тем самым становится возможным соблюдение температурного креода развития рыб в процессе онтогенеза (Голованов, Валтонен, 2000). Достаточно сложно практически применить весь набор значений оптимальной температуры для всех периодов эффективного выращивания различных видов рыб. Однако накопленный опыт, существующие данные и богатая производственная практика обеспечивают конечный успех. При этом далеко не всегда экономически выгодно использовать абсолютные значения оптимальной температуры роста, как это уже отмечалось в случае с молодью карпа. Иногда для экономии технических средств и корма вполне достаточно использовать условия, которые близки к оптимальной температуре, например, на 2–4°C ниже.

Второй вариант – выращивание в условиях колеблющегося температурного режима с различной амплитудой. Подбор наилучшего режима осцилляции для конкретного вида рыб на разных этапах и периодах развития возможен или с использованием данных, приводимых в многочисленных работах А.С. Константинова и его учеников, или должен устанавливаться каждый раз заново в экспериментальных или производственных условиях. Очевидно, что существуют определенные сложности применения таких режимов в производственных условиях аквакультуры. Тем более, что, как показали работы А.С. Константинова и его научной школы, для успешного роста рыб требуется осцилляция не только температуры, но и других факторов среды.

Третий вариант – выращивание в условиях предоставленного выбора оптимальной температуры (Лапкин и др., 1986; Константинов и др., 1991; Бугров, 1985а,б; Bugrov, 1996; Бугров, 2005 и др.). Несмотря на то, что существуют производственные образцы – морские садки с регулируемым погружением на глубину в толще воды, данный вариант, видимо, следует считать скорее перспективным, нежели широко используемым в настоящее время. Действительно, в градиентных условиях температуры зафиксирован максимальный рост рыб, самопроизвольно выбирающих эти условия. Смоделировать ситуацию, при которой происходит выбор не просто одного фактора среды, а

нескольких, т.е. оценить влияние 2-4-х и более факторов среды на поведение рыб в градиентных условиях, чрезвычайно сложно (Reynolds et al., 1974; Pavlov et al., 2000). Очевидно, требуется время, накопление экспериментальных данных, разумные экономические и технические решения, которые в совокупности позволят в будущем использовать этот наилучший вариант роста и развития рыб в условиях аквакультуры.

В качестве справочных материалов, характеризующих оптимальную температуру роста и развития пресноводных видов рыб можно рекомендовать в первую очередь обобщенные данные А.А. Яржомбека (2011) и уникальную серию «Справочные материалы по росту рыб» (1998, 2000, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008), а также ряд других первоисточников (Jobling, 1981; Алабастер, Ллойд, 1984 и др.). Большое количество экспериментальных данных по выращиванию рыб отражено в работах А.С. Константинова с соавторами и В.В. Здановича (в списке источников). Приводимые в настоящей монографии значения оптимальной температуры роста и окончательно избираемой температуры, как температурных критериев эколого-физиологического оптимума, у многих видов рыб также могут быть использованы для предварительной и экспертной оценки.

Всякий раз, когда решается вопрос о том, насколько условия конкретного водоема, например, пруда для фермерского хозяйства, или конкретного биотопа, подходят для целей рыборазведения целесообразно соотнести оптимальную температуру эмбриогенеза, оптимальную температуру роста или окончательно избираемую температуру выбранных видов рыб с температурными условиями среды в разные сезоны года. Для этого могут быть использованы средние многолетние данные по водоему или хотя бы приблизительные значения. Успешность акклиматизации или вселения того или иного вида в большой степени зависит от того, насколько совпадут эти два ряда данных – температурные критерии жизнедеятельности рыб и температурная характеристика водоема (Карпевич, 1992).

Применение температурных критериев жизнедеятельности пресноводных рыб в практике рыбного хозяйства и для природоохранных целей в перспективе будет способствовать решению многих вопросов, связанных с воспроизводством водных биоресурсов, в первую очередь рыбных ресурсов.

Влияние температуры как важнейшего абиотического фактора среды на биологические водные ресурсы, в том числе и на рыбные, сложно и многообразно. Используя разные формы температурных адаптаций, рыбы чутко реагируют на долговременные и резкие изменения температуры воды, обеспечивая эффективный рост, развитие и воспроизводство посредством оптимизации жизненных процессов, а также успешное выживание в неблагоприятных условиях среды. Количественные данные, характеризующие оптимальную температуру эмбриогенеза и роста, окончательно избираемую температуру и верхнюю летальную температуру у пресноводных рыб, представляют собой температурные критерии жизнедеятельности, которыми можно оперировать при решении как теоретических вопросов (роль, причины и механизмы адаптаций животных), так и практических (для нужд рыбного хозяйства и природоохранных мероприятий).

Несмотря на большое количество данных по термоадаптациям рыб, до последнего времени они не были систематизированы. В отечественной литературе явно недостаточно материалов, доступно характеризующих отношение пресноводных рыб к температурному фактору среды. Единственная переводная книга – *Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984*, в которой приведены такие данные, вышла 30 лет назад. В публикациях зарубежных авторов из Европы и Северной Америки результаты российских исследователей за последние 30 лет не отражены. В настоящей монографии впервые собраны и систематизированы результаты публикаций российских и зарубежных авторов за последние 70 лет, а также данные собственных многолетних исследований термоадаптаций у 27 пресноводных видов рыб России.

Эти материалы позволяют рекомендовать температурные критерии жизнедеятельности рыб (оптимальную температуру роста, окончательно избираемую температуру и верхнюю летальную температуру) в качестве сравнительной информации, позволяющей анализировать, прогнозировать и выполнять экспертную оценку при решении различного рода научных, природоохранных и рыбохозяйственных задач. Климатические изменения, термальное загрязнение водоемов, аномально высокая температура в летний период года, инвазии чужеродных видов, перспективные технологии выращивания рыб, расчет тепловой нагрузки на водоемы – краткий перечень направлений и проблем, в которых представленные температурные данные о жизнедеятельности рыб могут стать полезными, востребованными и актуальными.

- Авакян А.Б., Поддубный А.Г. Водохранилища Волжско-Камского каскада ГЭС и пути улучшения их экологического состояния // Изв. АН СССР. 1994. № 3. С.38–48.
- Авакян А.Б., Саганкин В.И., Шаронов В.А. Водохранилища. М., Мысль, 1987. 325 с.
- Алабастер Дж., Люйд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 384 с.
- Александров В.Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975.
- Артева О.Н., Ручин А.Б. 2009. Некоторые сведения о распространении и биологии ротана *Perccottus glenii* в Саранске // Вестн. Мордовск. гос. ун-та. № 1. С. 105–106.
- Астраускас А. С. Результаты мечения леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в водохранилище-охладителе Литовской ГРЭС // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11. № 1. С. 171–174.
- Астраускас А., Вирбишас Ю. Видовой состав и пространственное распределение [популяций] рыб в водоеме-охладителе Литовской ГРЭС // Теплоэнерг. и окружа. среда (Вильнюс), 1984. Т. 4. С. 72–78.
- Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. 575 с.
- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Том 1. (Под ред. д.б.н. Ю.С. Решетникова). М.: Наука, 2002. 379 с.
- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Том 2. (Под ред. д.б.н. Ю.С. Решетникова). М.: Наука, 2002. 253 с.
- Багрова Ш.М. Эколого-морфологические особенности развития молоди леща, сазана и воблы в Усть-Курином перестово-вырастном хозяйстве. Автореф. канд. дисс. Баку, 1964.
- Баканов А.И., Княшко В.И., Сметанин М.М., Стрельников А.С. Уровень развития кормовой базы и рост рыб // Вопр. ихтиол. 1987. Т. 27. Вып. 1. С. 609–617.
- Баклашова Т.А. Ихтиология. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 324 с.
- Баранова В.П. Температура воды, рациональная для выращивания личинок карпа в управляемых условиях // Выращивание молоди рыб на теплых водах / Сб. научн. тр. ГосИИОРХ. Л.: ГосИИОРХ, 1979. Вып. 143. С. 21–26.
- Барышев А.А., Болдаков А.М. Поведение различных видов рыб при термовоздействии на гидроекосистему водотоков // Вестник Костромского ГУ им. Н.А. Некрасова. Кострома: КГУ, 2002. № 3. С. 39–45.
- Бауэр О. Н. Экология паразитов пресноводных рыб (взаимоотношения паразита со средой обитания) // Изв. ГосИИОРХ. 1959. Т. 49. С. 5–206.
- Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Изд-во «Иностранная литература», 1962. 260 с.
- Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. II. / В серии: Исследование фауны морей. Вып. 42(50). СПб, 1995. 250 с.
- Бельи П.Д. Некоторые наблюдения за сомом Каховского водохранилища // Рыбн. хоз-во. 1966. № 11. С. 22–23.
- Бергельсон Б.О. Эффективность и экология нереста рыб Ивальковского водохранилища и влияние на них подогретых вод Конаковской ГРЭС // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 83–93.
- Битти М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Биологические шпации в водных и наземных экосистемах (под ред. А.Ф. Алимova, Н.Г. Богущкой). М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Бойцов М.Л. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на распределение и рост молоди Ивальковского водохранилища // Вопр. ихтиол. 1971. Т. 11. Вып. 2. С. 325–331.
- Бойцов М.П. Распределение, рост и урожайность молоди рыб Ивальковского водохранилища // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 94–107.
- Болдаков А.М. Влияние подогретых вод Костромской ГРЭС на поведение и пространственное распределение рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ярославль, 2003. 24 с.
- Болотова Н.Ф., Коновалов А.Ф. Гл. 6. Рыбное население Шекснинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 211–279.

Бретт Дж. Р. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. Гл. 5. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. С. 275–346.

Бутров Л.Ю. Особенности терморегуляционного поведения молоди лососевых рыб в лабораторных и природных условиях применительно к задачам аквакультуры // Автореф. канд. дисс. Л., 1985а. 22 с.

Бутров Л.Ю. Особенности термопреферендума молоди кижуча при естественной температурной стратификации в водоеме // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. Л., 1985б. № 68. С. 43–46.

Бутров Л.Ю. Подводная рыбоводная система «Садко». Технология аквакультуры // Подводные технологии и мир океана. 2005. № 3. С. 12–23.

Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., Наука, 1969. 322 с.

Буторин Н.В., Гордсев Н.А., Ильина Л.К. Рыбинское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Изв. Госнидорх. 1975. Т. 102. С. 39–68.

Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., Наука, 1982. 222 с.

Буторин Н.В., Поддубный А.Г., Стрельников А.С. Современное состояние и пути рыбохозяйственного использования водохранилищ ГЭС // Материалы конф. и совещ. по гидротехн. Влияние водохранилищ ГЭС на хозяйственные объекты и природную среду. Л., 1980. С. 58–81.

Недесмeyer 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 животных // Журн. общей биологии. 2008. Т. 69. № 1. С. 44–56.

Вербицкий В.Б., Гибенко И.В., Свирский А.М. Окончательно избираемые температуры каспийских рыб-вселенцев (бычков головача и цуцика) в сравнении с двумя аборигенными видами (пескарем и голытьком) // Поведение рыб. Материалы докладов Международной конф. 1–4 ноября 2005 г. Борок, Россия. М.: АКВАРОС, 2005. С. 58–62.

Веселов А.Е., Каложин С.М. Экология, поведение и распределение атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Виленикин Б. Я. Влияние температуры на морских животных // Океанол. Биол. океана. Т. 1. Биол. структура океана. М.: Наука, 1977. С. 18–26.

Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белгосуниверситета им. В.И. Ленина, 1956. 251 с.

Вирбицкас Ю. Б. Структура и динамика популяций и рыбного населения пресноводных водоемов под влиянием теплового воздействия. Автореф. дисс. докт. биол. наук. Москва, 1988. 46 с.

Владимиров В.И., Сухойван П.Г., Бугай К.С. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока рек (на примере Днепра). Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 395 с.

Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов // Материалы Второго Симп., Борок, 26–28 августа 1974 г. Борок. 1974. 206 с.

Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. М.: Наука, 1980. 227 с.

Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.

Вологдин Н.В. Экологические аспекты гидроэнергетики // Зеленый крест. 1994. № 2. С. 12–25.

Володин В.М. Влияние температуры и pH на эмбриональное развитие налима // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1960а. № 7. С. 26–30.

Володин В.М. Влияние температуры и растворенной углекислоты на эмбриональное развитие леща // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1960б. № 7. С. 31–34.

Володин В.М. Влияние температуры на эмбриональное развитие щуки, синца и густеры // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1960в. Вып. 3(6). С. 231–237.

Володин В.М. Влияние резорбции на последующий уровень плодовитости и качество икры леща // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 155–163.

Володин В.М. Влияние условий пагула и зимовки на продолжительность резорбции икры и развитие очередной генерации осетров у леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. Вып. 2. С. 359–362.

Володин В.М. Влияние температуры на процессы резорбции близкой к зрелости икры и развитие очередной генерации осетров у синца *Abramis balaictus* L. Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 1(120). С. 73–78.

Володин В.М., Иванова М.Н. Образ жизни, рост и питание молотки палма в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. Вып. 17(20). Л., 1968. С. 230–241.

Володин В.М., Кышко В.И. Влияние температуры на эмбриональное развитие ерша // Биол. внутр. вод. Информ. биол. Л., 1982. № 54. С. 39–42.

Володин В.М., Межиг Ф.И., Кузьмина В.В. Экспериментальное изучение резорбции икры леща *Abramis brama* (L.) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 2(85). С. 249–263.

Галковская Г.А., Сушеня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 1978. 130 с.

Герасимов Ю.В. Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов. Автореф. дисс. на соиск. уч. степени докт. биол. наук. Москва, 2010. 50 с.

Герасимов Ю.В., Герасимова В.В. Интенсивность питания рыб при садковом выращивании. // Сб. науч. трудов «Корма и методы кормления объектов маринкультуры». 1988. С. 127–136.

Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скопления рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: ЯрГУ, 1999. 171 с.

Герасимов Ю.В., Столбунов И.А. Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 2. С. 253–261.

Герасимов Ю.В. Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52. № 1. С. 96–115.

Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Бражник С.Ю. Динамика и состояние запасов рыб Рыбинского водохранилища в период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53. № 4. С. 465–478.

Гершанович А.Д., Петасов В.А., Шатуновский М.И. Экология и физиология молоди осетровых. М.: Агропромиздат, 1987. 215 с.

Гирса И.И. Освещенность и поведение рыб. М.: Наука, 1981. 164 с.

Голованов В.К. Распределение леща, плотвы и карася в термоградиентных условиях. Дисс. канд. биол. наук. 1984. Борок. 222 с.

Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всерос. совещ. «Поведение рыб». Борок. 1996а. С. 16–40.

Голованов В.К. Температурные критерии в жизненных циклах пресноводных гидробионтов // VII Съезд Гидробиол. общ-ва РАН. Т. 1. Казань, 1996б. С. 44–47.

Голованов В.К. Динамика температурных оптимумов и границ жизнедеятельности в онтогенезе лососевых, сиговых и карповых рыб // «Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование». Материал. Научн. конф., посв. 50-летию деят. Новосибирского отд. Сибирьбл ИИПроек. Новосибирск. 1997. С. 133–134.

Голованов В.К. Влияние доклиматического тепла. Рыбы // Экологические проблемы Верхней Волги. Гл. 9. Биологические последствия антропогенного воздействия. Изменения структурно-функциональных характеристик биологических сообществ. Ярославль: Изд-во ЯрГУ, 2001. С. 295–302.

Голованов В.К. Температурная акклимация и поведенческая терморегуляция рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб. Физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 255–265.

Голованов В.К. Оценка температурного оптимума и температурных границ жизнедеятельности у пресноводных рыб // Рациональное использование пресноводных экосистем – перспективное направление реализации национального проекта «Развитие АПК» (2007, Москва). Международная научно-практическая конференция, 17–19 декабря 2007 г. Материалы и доклады / ГНУ ВНИИР Россельхозакадемии. М.: Изд-во Россельхозакадемии, 2007. С. 112–116.

Голованов В.К. Температурные требования пресноводных рыб в водоемах Северо-Запада России // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения разнообразия. Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда. 2008. С. 25–28.

Голованов В. К. Температурные критерии для пресноводных рыб Северо-Запада России // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: материалы

Голованов В.К. Термоадаптация – критерии поведения и распределения рыб в естественной и экспериментальной среде // Поведение рыб. Матер. IV Всеросс. конференции с междунар. участием. 19–21 октября 2010 г. Борок, Россия. М.: АКВАРОС, 2010а. С. 43–49.

Голованов В.К. Температурные критерии качества воды для пресноводных рыб // Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб. Тез. докладов Международной конференции. СПб.: Нестор-История, 2010б. С. 45–48.

Голованов В.К. Температура среды – фактор, определяющий эффективность роста и питания молоди рыб // Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России. Всеросс. научн. конф. с междунар. участием, посвященная 80-летию Татарского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ». Казань, 18–20 октября 2011 г. С. 99–103.

Голованов В.К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградентных условиях // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53. № 3. С. 286–314.

Голованов В.К., Базаров М.И. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биол. внутр. вод. Информ. биол. Л., 1981. № 50. С. 42–45.

Голованов В.К., Базаров М.И. Гидроакустические исследования поведения и распределения рыб в районе подогретых вод Костромской ПРЭС и на смежных участках Горьковского водохранилища // Гидроакустические исследования на внутренних водоемах. Материалы докладов Всероссийской конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 2–4 декабря 2008 г. Ярославль: Издательство ООО «Принтхауз», 2008. С. 26–39.

Голованов В.К., Базаров М.И. Влияние продолжительных периодов голодания на терморегуляцию у молоди леща в различные сезоны года // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2012. № 2. С. 28–32.

Голованов В.К., Валтонен Т. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биол. внутр. вод. 2000. № 2. С. 106–115.

Голованов В.К., Вербицкий В.Б., Капшаев Д.С., Маврин А.С., Власова И.А. Особенности терморегуляции некоторых видов рыб, обитающих в водоемах Верхней Волги // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 91–97.

Голованов В.К., Вербицкий Ю.Б. Распределение молоди пресноводных рыб в естественных и экспериментальных условиях // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., ИОМЖ АН СССР. 1991. С. 75–83.

Голованов В.К., Кирякову А.И. Эколого-биохимические особенности терморепрезентума карповых видов рыб в весенний период года // Экологическая физиология и биохимия рыб. Т. 1. Тез. докл. IX Всероссийской конференции. Ярославль, 2000. С. 64–66.

Голованов В.К., Лалкин В.В., Валтонен Т. Реакция молоди радужной форели в градиенте температур при различных режимах освещенности // Тез. докл. VIII Науч. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб. Петрозаводск. 1992. Т. 1. С. 70–71.

Голованов В.К., Лалкин В.В., Валтонен Т. Оптимальные температурные режимы в жизненном цикле радужной форели // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск. 1995. С. 234–235.

Голованов В.К., Лилин В.Д. Избираемые температуры у молоди рыб // Биол. внутр. вод. Информ. биол. Л., 1981. № 59. С. 45–47.

Голованов В.К., Миняков В.Р. Реакция карпа в градиенте температур после инокуляции возбудителями бактериальной инфекции // Экол. физиология и биохимия рыб. Вильнюс: Ин-т экологии и паразитологии Лит. АН, 1985. С. 50–51.

Голованов В.К., Миняков 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., Смирнов А.М., Исаев Е.И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1997. С. 92–123.

Голованов В.К., Смирнов А.К. Верхние летальные температуры плотвы *Rutilus rutilus* (L.), злостерного вида-индикатора теплового загрязнения водоемов, в различные сезоны года // Рыбное хозяйство (Киев). Вып. 63. С. 39–42.

Голованов В.К., Смирнов В.К. Влияние скорости нагрева на термоустойчивость карпа *Cyprinus carpio* в различные сезоны года // Вопр. ихтиологии. 2007. № 47. № 4. С. 555–561.

Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М. Воздействие термального загрязнения водохранилищ Верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 59–81.

Голованов В.К., Смирнов А.К., Голованова И.Л. Влияние скорости нагрева на термоустойчивость и пищеварительные карбогидразы карпа *Cyprinus carpio* L. // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2011. № 1. С. 82–86.

Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшаев Д.С. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры у молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Эксперим. биология. 2012. № 2. С. 70–75.

Голованова И.Л., Кузьмина В.В., Голованов В.К. Воздействие высоких температур на пищеварительные гидролазы серебряного караса *Carassius auratus* L. // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 1. С. 121–128.

Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Тр.ИВВВ АН СССР. Л., Наука. 1978. Вып. 32(35). С. 8–21.

Грищенко Л.И., Акбаев М.Ш., Васильков Г.В. Болезни рыб и основы рыбоводства. М.: Колос, 1999. 456 с.

Гулдилов М.В., Попова К.С. Динамика выгулления и морфологические особенности выгуллившихся зародышей плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от температур инкубации // Вопр. ихтиол. 1979. Т. 19. Вып. 5(118). С. 868–873.

Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.

Дахир Халиб Дахир. Характеристика температурных адаптационных возможностей радужной форели в связи с акклиматизацией ее в озерах Ирака. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 1986. 24 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. Рост леща в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 74–92.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с. Деглаф Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 2001. 211 с.

Дрягин П.А. Основные направления в изучении жизненных циклов рыб // Научн.техн. бюлл. ГосНИОРХ. 1961. Вып. 13–14. С. 113–117.

Дрягин П.А. Половые циклы и нерест рыб // Известия Всесоюз. научно-исслед. ин-та озерн. речн. рыбн. х-ва. 1949. Т. 28. С. 3–113.

Дрягин П. А. Экологическая классификация рыб по температурному фактору // Лимнология Сев.-Запада СССР. 1. А–И. Таллин. 1973. СССР. ГосНИОРХ. С. 167–170.

Европейцева Н.В. Предпочитаемые температуры у личинок рыб // ДАН СССР. 1944. Т. 42. № 3. С. 143–146.

Европейцева Н.В. Личиночный период налима. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей. 1947. Т. 69. № 4. С. 70–87.

Еськов Е. К. Экология. Закономерности, правила, принципы, теории, термины и понятия. М.: Высшая школа. 2013. 584 с.

Еськов Е.К. Эволюционная экология. Принципы, закономерности, теории, гипотезы, термины и понятия. М.: ПЭР СЭ, 2009. 672 с. 62844.

Ефимова Т.А. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на половые циклы рыб Иваньковского водохранилища // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 63–82.

Жигенева Т.С. Влияние тепловых электросталлий на гидробиологический режим и ихтиофауну водоемов // Проблемы развития водного хозяйства и защиты окружающей среды: Тр. Гидропроекта. Сб. 53. Москва, 1976а. С. 144–153.

Жигенева Т.С. О влиянии вод, сбрасываемых Костромской ГРЭС, на ихтиофауну Горьковского водохранилища // Проблемы развития водного хозяйства и защиты окружающей среды: Тр. Гидропроекта. Сб. 53. М., 1976б. С. 154–160.

Зайцев Г. Ф. Теория автоматического управления и регулирования. Киев: Впша школа. 1975. 422 с.

Зайцева И.С. Многолетние колебания стока Волги и глобальные изменения климата // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1996. № 5. С. 45–54.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М., Наука. 1987. 216 с.

Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». М., Л., 1955. Вып. 2. С. 200–265.

Зданович В.В. Влияние осцилляции температуры на рост и физиологическое состояние молоди рыб // Автореферат дисс. канд. биол. наук. М., 1987. 24 с.

Зданович В.В., Рост и поведение мальков рыб в условиях температурного радиента // I Конгр. ихтиологов России, Астрахань, сент., 1997: Тез. докл. Астрахань. 1997. С. 277.

Зданович В.В. Некоторые особенности термонреферентного поведения молоди рыб, акклиматизированной к постоянным и переменным температурам // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 686–690.

Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Двигательная активность и энергоободжет молоди стерляди *Acipenser ruthenus* в термонрадиентном поле // Поведение рыб. Мат-лы докл. Междунац. конф. М.: Акварос, 2005. С. 167–170.

Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Астатичность температурной среды как фактор оптимизации метаболизма гидробионтов // Современные аспекты экологического образования. 2007а. Назрань: Пальгирим. С. 104–111.

Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Температурная астатичность среды как экологический оптимум гидробионтов // Биологические науки Казахстана. 2007б. № 4. С. 68–78.

Зданович В.В., Пушкарь В.Я. Биологическая продуктивность и метаболизм гидробионтов в рециркуляционной аквакультуральной системе при постоянных и переменных терморегимах // Вопр. рыболовства. 2008. Т. 9. № 3. С. 724–735.

Зотин А.И., Озернов Н.Д. Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц выхух // Докл. АН СССР. 1966. Т. 171. № 4. С. 1001–1004.

Иванов Д.И., Алымов С.И., Мамонтов Ю.П., Муравьев С.Н. Словарь-справочник по пресноводной аквакультуре. СПб.: Нестор-История, 2010. 304 с.

Иванова М.П. Популяционная изменчивость пресноводной корюшки. Рыбинск, 1982. 144 с.

Иванова М.Н., Лапкин В.В. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биол. внутр. вод. Информ. биол. Л., 1982. № 55. С. 37–41.

Ивановы М.П., Свиристая А.Н. Питание и рост молоди щуки *Esox lucius* при выращивании в условиях измененного температурного режима // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 1. С. 115–122.

Ивлев В.С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды // Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР. Вып. 8. М., 1958. С. 288–296.

Ивлев В.С. Методы определения избираемой температуры // Руководство по методике исслед. физиол. рыб. М. 1962. С. 344–353.

Ивлев В.С. Элементы физиологической гидробиологии // Физиология морских животных. М.: Наука, 1966. С. 3–45.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 1977. 272 с.

Ивлев В.С., Лейзерович Х.А. Экологический анализ распределения животных в градиентных температурных условиях // Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Вып. 1(5). С. 3–27.

Ипатьяева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М., Наука, 1979. 175 с.

Изменения климата и их последствия. Материалы специальной сессии Ученого совета Центра международного сотрудничества по проблемам окружающей среды, посвященной 80-летию академика Михаила Ивановича Будыко (19–20 мая 1999 г.). СПб.: Наука, 2002. 269 с.

Изын Л.К., Гордеев Н.А. Значение уровня режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Водн. ресурсы. 1980. № 2. С. 123–136.

Инвазии чужеродных видов в Голарктике (под ред. Д.С. Павлова и др.). Борок, 2003. 571 с.

Исаева Н.М., Козиненко И.И. Иммуномодулирующее действие бактерий (их продуктов) на рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 527–534.

Каложин С.М. Атлантический лосось Белого моря. Проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: «Петро-Пресс», 2003. 264 с.

Калитонюва И.Г. Рыбоводная и биохимическая характеристика молоди карпа, выращенной при разной температуре // Выращивание молоди рыб на теплых водах / Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ, 1979. Вып. 143. С. 61–74.

Калшап Д.С., Голованов В.К. Верхняя летальная температура у молоди теплолюбивых видов рыб в зависимости от температуры акклимации // Труды Карел. НЦ РАН. Сер. Эксперим. биология. 2013. № 3. С. 185–189.

Карамушко Л.И. Биконвергентика рыб северных морей М.: Наука, 2007. 253 с.

Карамушко Л.И., Шагуновский М.И., И.Ш. Христиансен. Скорость метаболизма и метаболические адаптации у рыб разных широт // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 5. С. 692–699.

Кариевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пизц. промышленность, 1975. с.

Кариевич А.Ф. Биологичность и теплоемкость рыб // VIII Научн. конф. экол. физиол. и биохим. рыб. Петрозаводск, 1992. Т. 1. С. 135–136.

Касьянов Р.Ю. Изменения соотношения к свету и температуре у некоторых видов куриных осетровых в раннем онтогенезе // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 65–68.

Касьянов А.Н., Исаюмов Ю.Г. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Современное состояние Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯГТУ, 1997. С. 132–152.

Касьянов А.Н., Исаюмов Ю.Г., Касьянова Н.В. 1995. Линейный рост плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в водоемах России и сопредельных стран // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 6. С. 772–781.

Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Исаюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н. Изменчивость плоточных тубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопр. ихтиол. 1981. Т. 21. Вып. 4. С. 595–599.

Кауфман Б.З. Преферентное поведение экотермных позвоночных. Петрозаводск: Изд-во УОП Карельского филиала АН СССР, 1989. 149 с.

Кашкаров Д.И. Основы экологии животных. М.: Учпедгиз, 1945. 383 с.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.

Клиге Р.К., Дашитов И.Д., Коилдеев В.Н. История гидросферы. М.: Научный мир, 1998. 368 с.

Князико В.И. Экология и трофические связи ерша *Acerina cernua* L. Рыбинского водохранилища. Дис. канд. биол. наук. Борок, 1982. 199 с.

Князико В.И., Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Стрельников А.С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плесах водохранилищ Волги и Дона // Вод. ресурсы. 1985. № 3. С. 92–101.

Кляшторин Л.Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. 168 с.

Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. 235 с.

Коблицкая А.Ф. Значение низовьев дельты Волги для нереста рыб // Вопр. ихтиологии. 1957. Вып. 9. С. 29–54.

Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.

Коваль В.Н., Казанский А.Б. Эмпирический подход к прогнозированию рыбопродуктивности проектируемых водохранилищ // Сб. научн. тр. ГосИИОРХ. 1984. Вып. 215. С. 119–134.

Козлова Н.И. Экология байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)) в раннем онтогенезе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1997. 18 с.

Козлова Н.И., Вещева Т.Н. Оптимальная и летальная температура воды для молоди некоторых сиговых рыб (омуль, сиг, пелядь) // Пробл. экол. Прибайкалья. Тез. докл. и 3 Всес. науч. конф., Иркутск, 5–10 сент., 1988. Ч. 3. Иркутск, 1988. С. 121.

Комплексная оценка влияния Костромской ГРЭС на экосистему Горьковского водохранилища (за I этап, январь–июнь 1992 г.) Отчет по теме. 73 с.

Комплексная оценка влияния Костромской ГРЭС на экосистему Горьковского водохранилища (за II этап, июль–декабрь 1992 г.) Отчет по теме. 183 с.

Комфорт А. Биология старения. М.: Мир, 1967. 395 с.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1972. 472 с.

Константинов А.С. Рост молоди рыб в постоянных и переменных кислородных условиях // Вестн. МГУ. 1988. Сер. 16. Биология. № 4. С. 3–7.

Константинов А.С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 1. С. 55–63.

Константинов А.С. Стапический и астапический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // I Конгр. ихтиологов России, Астрахань, сент., 1997. Тез. докл. Астрахань, 1997. С. 221–222.

Константинов А.С., Зданович В.В. Влияние осцилляций температуры на рост и физиологическое состояние карпа // ДАН СССР. 1985. Т. 282. № 3. С. 760–764.

Константинов А.С., Зданович В.В. Некоторые особенности роста рыб при переменных температурах // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 3. С. 448–454.

Константинов А.С., Зданович В.В. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестн. Моск. ун-та. 1993. Сер. 16. Биология. № 1. С. 32–38.

Константинов А.С., Зданович В.В. Влияние колебаний температуры на процессы рыбопродуктивности // Водн. ресурсы. 1996. Т. 23. № 6. С. 760–766.

Константинов А.С., Зданович В.В., Калашников. Влияние переменной температуры на рост эвригермных и стеногермных рыб // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 971–977.

Константинов А.С., Зданович В.В., Пушкар В.Я., Речинский В.В., Костосев Т.Н. Рост и энергетика молоди стерляди *Acipenser ruthenus* в оптимальном стационарном терморегиме и в

- термоградиентности пространства в зависимости от наклонности // Вopr. иxтoлoгии. 2005. Т. 45. № 6. С. 831–836.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Тихомиров Д.Г. Влияние осцилляции температуры на интенсивность обмена и энергетику молоди рыб // Вopr. иxтoлoгии. 1989. Т. 29. Вып. 6. С. 1019–1027.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Шолохов А.М. Астатичность температурных условий как фактор оптимизации роста, энергетики и физиологического состояния молоди рыб // Вестн. Моск. ун-та. 1991. Сер. 16. Биология. № 2. С. 38–44.
- Константинов А.С., Шолохов А.М. Влияние осцилляции температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди русского осетра // Экология. 1990. № 4. С. 69–75.
- Королюкова М.С. Эффективность использования поликультуры растительноядных рыб и карпа в условиях нечерноземной полосы России. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1994. 27 с.
- Копелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 307 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С. Экология «в законе» (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. 248 с.
- Краюхин Б.В. Влияние низких температур на пищевую реакцию сеголетков карпа // Вopr. иxтoлoгии. 1955. Вып. 5. С. 28–33.
- Крыжановский С.Г. Многолетняя динамика численности и биологических показателей перестового стада леща Кременчугского водохранилища // Гидробиологические исследования водоемов юго-западной части СССР. Киев: Наук. думка. 1982. С. 69–70.
- Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, выловных и сомовых рыб (Cyprinidae и Siluridae) // Тр. Ин-та морф. Животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–332.
- Кудерский Л.А. Изменения рыбного населения водоемов Европейской части России в XX столетии // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). II Междун. Симп. Борок, 27 сентября – 1 октября 2005 г. 2005. С. 156–157.
- Кудерский Л.А. Изменение состояния рыбного населения Онежского озера с 60-х годов XIX столетия по 2000-й год // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции, 5–8 октября 2009 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск: КарЛЦ РАН, 2009. С. 316–321.
- Кудерский Л.А., Печников А.С. 7.6. Динамика рыбного населения озера // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее / Биологические сообщества как индикаторы состояния Ладожского озера. СПб: Наука, 2002. С. 224–237.
- Кулиничский С.Б., Баранов С.А., Резников В.Ф. Радужная форель *Salmo irideus* (Gibbons) – предварительные параметры стандартной модели массонакопления // Сб. научн. трудов ВНИИПРХ. 1983. № 38. С. 140–149.
- Курдина Т.Н. Акватория и объем подогретых вод в Ивановском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. биол. Л., 1976. № 31. С. 56–59.
- Кякк В.А., Ларилла Л.Е. О нормировании температурного режима водоема и водотоков, используемых для охлаждения циркуляционной воды // Водн. Ресурсы. 1994. Т. 21. № 6. С. 604–608.
- Лазарева В.И., Копылов А.И., Соколова Е.А., Пряничникова Е.Г. Велигеры дрейссены в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссены: эволюция, систематика, экология: лекции и материалы докладов II-ой Международной школы-конференции / Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина (11–15 ноября 2013 г.). Колл. Авторы; ред. колл. А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 18–35.
- Лазарева В.И., Минсена Н.М., Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжск. экол. журнал. 2012. № 4. С. 399–412.
- Лаккин Г.Ф. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Ланге О.Н. Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии // Морфо-экологический анализ развития рыб. М.: Наука, 1967. С. 163–177.
- Лашкин В.В., Поддубный А.Г., Пятницкий И.И. Способы выращивания рыб в искусственных условиях // Биол. внутр. вод. Информ. биол. Л., 1986. № 71. С. 62–66.
- Лашкин В.В., Голованов В.К., Сырский А.М., Соколов В.А. Термоадаптивные характеристики леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск. 1990. С. 37–85.
- Лашкин В.В., Сырский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика итбрасных и летальных температур рыб // Зоол. журнал. 1981. Т. 40. № 12. С. 1792–1801.

- Литвин В.В., Сопов Ю.П., Сивирский А.М. Избираемая температура акклимации рыб // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659–1670.
- Лебедева О.А., Мещков М.М. Изменение сроков закладки органов и продолжительности эмбриогенеза у радужной форели (*Salmo irideus* Gib.) в зависимости от температуры // Физиологические основы разведения радужной форели. Изв. ГосНИОРХ. 1969, Т. 68. С. 136–155.
- Лейзерович Х.А. Использование регулирования температуры при выращивании молоди атлантического лосося // Известия ГосНИОРХ. 1980. Т. 112. С. 83–95.
- Лекявичус Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 276 с.
- Литвинов А.С. Временная и пространственная изменчивость полей температур в водохранилищах // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М., Наука, 1985. С. 279–283.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 91–96.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Термическая характеристика водохранилищ Волжского каскада // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование / Тр. ИБВВ РАН. 1993. Вып. 63(66). С. 3–38.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Экологические условия в Рыбинском водохранилище в экстремальные по влажности годы // Вода, химия и экология. 2010а. № 3. С. 2–5.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Метеорология и гидрология. 2010б. № 7. С. 65–75.
- Лукашенко В.И. Токсикология рыб. М.: Изд-во «Пищ. промышленность», 1967. 216 с.
- Лукашенко В.И. Иммунобиология рыб. Врожденный иммунитет. Изд. 2-е, переработанное и дополненное. Москва: ВО «Агропромиздат», 1989. 271 с.
- Мак-Фарленд Д. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. 520 с.
- Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. Перевод со 2-го, дополненного английского издания. М.: Мир, 1965. 375 с.
- Малинин Л.К., Базаров М.И., Головашов В.К., Линник В.Д. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всесоюз. совещ. «Поведение рыб». Бюрок. 1996. С. 103–118.
- Малинин Л.К., Линник В.Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ РАН. Вып. 51(54). Рыбинск, 1983. С. 125–159.
- Мангельман И.И. О распределении молоди некоторых видов рыб в термоградиентных условиях // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 47. Вып. 1. С. 1–62.
- Медников Б. М. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. М., Наука, 1977. С. 7–52.
- Меликова И.К. Биология размножения и состояние запасов основных промысловых рыб Мингечурского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Баку, 1969 24 с.
- Мельников В.Н. Биологические основы промышленного рыболовства. М., Пищ. пром-сть, 1973. 392 с.
- 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. Рыбинск, 1991. 153 с.
- Миша М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Михайленко В.Г. Неоднозначность резистентности организмов // Усп. соврем. биологии. 2002. Т. 122. № 4. С. 334–341.
- Михеев В.Н. Роль неоднородности среды в пищевом поведении молоди рыб. Автореф. дисс. докт. биол. наук Москва, 2001. 47 с.
- Михеев В.Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. 191 с.
- Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 3. С. 378–387.
- Мончадский А.С. О классификации факторов окружающей среды // Зоол. журнал. 1958. Т. 37. Вып. 5. С. 680–692.
- Мончадский А.С. Понятие о факторах в экологии // Зоол. журнал. 1961. Т. 40. Вып. 9. С. 1299–1303.
- Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации // Ж. общ. биол. 1962. Т. 23. № 5. С. 370–380.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Формы воздействия тепловых и атомных электростанций на жизнь водоемов // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологич. водоемов. Материалы второго симп. Борск. 26–28 августа 1974 г. Борск. 1974. С. 106–110.
- 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.
- Мутян С.Н. Влияние постоянных температур инкубации на ход вытупления и морфологические особенности эмбрионов судак // Обмен веществ и биохимия рыб. М., Наука, 1967. С. 135–139.
- Мутян С.Н., Ретивченко П.Н. Влияние постоянных температур инкубации на выживаемость судак // Обмен веществ и биохимия рыб. М., Наука, 1967. С. 140–143.
- Немова Н.Н., Высокая Р.У. Биохимическая индикация состояния у рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.
- Никаноров Ю.И. Икхнофауна и рыбное хозяйство Ивильковского водохранилища // Влияние Ивильковского водохранилища на природу и хозяйство прибрежных территорий. Калинин, 1973. С. 95–114.
- Никаноров Ю.И. О некоторых закономерностях формирования икхнофауны в водоемах под влиянием сбросных вод тепловых электростанций // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Материалы Второго Симп. Борск. 26–28 августа 1974 г. Борск. 1974. С. 112–115.
- Никаноров Ю.И. Экологические условия формирования икхнофауны и прогнозирование ее состава в водохранилищах-охладителях тепловых электростанций // Водн. ресурсы. 1976. № 3. С. 114–123.
- Никаноров Ю. И. Влияние сбросных вод тепловых электростанций на икхнофауна и рыбное хозяйство водоемов – охладителей // Тр. Всес. гидробиол. о-ва. 1977. Т. 21. С. 135–156.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1963. 368 с.
- Никольский Г.В. Частная икхнология. М.: Высш. школа, 1971. 471 с.
- Никольский Г.В. Экология рыб. 3-е изд. М.: Высшая школа, 1974. 357 с.
- Никольский Г.В. Избранные труды. 2 том. М.: Издательство ВНИРО, 2013. 600 с.
- Никольский Г.В. Структура видов и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 184 с.
- Новиков Г.Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.
- Одум Ю. Основы экологии. Перевод с 3-го англ. издания. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю. Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 176 с.
- Озернюк Н.Д. Механизмы адаптации. М.: Наука, 1992. 272 с.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во Московского ун-та, 2000а. 205 с.
- Озернюк Н.Д. Биохимическая онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000б. 264 с.
- Озернюк Н.Д. Феноменология и механизмы адаптивных процессов. М.: Изд-во МГУ, 2003. 215 с.
- Озернюк Н.Д. Онтогенетические температурные адаптации ферментов пойкилотермных животных // Усп. соврем. биологии. 2004. Т. 124. № 6. С. 534–541.
- Озернюк Н.Д. Экологическая энергетика животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 168 с.
- Озернюк Н.Д., Алексеева Т.А., Зиничев А.И., Зотин А.И. Об оптимальных температурных условиях инкубации икры // Рыбн. хоз-во. 1987. № 7. С. 44–47.
- Оруджев А.М. Влияние температуры на эмбриональное развитие воблы, леща и сазана // Рыбн. хоз-во. 1975. № 9. С. 21–22.
- Остроумова Е.А. Белки низкотемпературной адаптации на примере организмов Байкальского региона. Дисс. соиск. уч. степ. канд. биол. наук Иркутск, 2000. 121 с.
- Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
- Павлов Д. С. Миграция рыб во внутренних водоемах и их связь с течениями // Ж. общ. биол. 1986. Т. 47. № 2. С. 173–182. Библи. 18.
- Павлов Д.С., Лупанин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007. 213 с.
- Павлов Д., Садовский Р.В., Костин В.В., Лупанин А.И. Влияние фото-, термо- и бароградиентов на поведение и вертикальное распределение молоди карповых рыб // Вопр. икхнол. 1997. Т. 37. № 1. С. 72–77. Библи. 20.
- Паша Е. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Поддубная Т.Л. Состояние донной фауны Ивильковского водохранилища на 32-й год ее существования // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 143–153.

- Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 309 с.
- Поддубный А.Г. Рыбоводно-биологическое обоснование рыбоохранного устройства на Костромской ГРЭС // Бюрок, 1991. 59 с.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В. Поведение рыб в термоградентных условиях в зависимости от сезона года // Биол. внутр. вод. Информ. биол. 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. ИБВВ АН СССР. Л., 1978. Вып. 32(35). С. 151–167.
- Поддубный А.Г., Юданов К.И., Малахов Л.К., Стрельников А.С., Лапкин И.И. Плотность рыбного населения открытых плесов водохранилищ Волги и Дона // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 129–137.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: ВО «Агропромиздат», 1988. 224 с.
- Поддубный А.Г., Ряховская Г.Н., Бойцов М.П. и др. РЗУ экологического принципа действия и методика определения его рыбоохранной эффективности (на примере Копановской ГРЭС) // Экогр. строительство. 1995. № 5. С. 20–26.
- Поддубный С.А., Голованов В.К., Базаров М.И., Кудряков С.В. Влияние термогидродинамических условий в зоне сбросных расходов Костромской ГРЭС на распределение рыб // Экогр. строительство. 1995. № 6. С. 38–41.
- Познанин Л.П. 1982. Состояние относительного пессимума как основа органической эволюции // Журн. общ. биол. Т. 43. № 1. С. 14–29.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Правила охраны поверхностных вод от загрязнения сточными водами. М.: Министерство мелiorации и водного хозяйства СССР, 1975. 161 с.
- Праздничкова Н.В. Высшая нервная деятельность рыб // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 36–68.
- Практическая аквакультура (разработка ЮНЦ РАН и ММБИ КНЦ РАН) / акад. Г.Г. Матшов, Е.Н. Пономарева, Н.Г. Журавлев и др. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2011. 284 с. 281 шт.
- Привольнев Т.И. Влияние сбросных вод тепловых электростанций на организмы и поведение рыб // Тр. координац. совещ. по гидротехнике. 1965. Вып. 24. С. 39–50.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967. 788 с.
- Проссер Л. Температура // Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. С. 84–209.
- Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии / А.А. Протасов. Киев.: Академперіодіка, 2011. 704 с.
- Протасов В.Р. Поведение рыб. (Механизмы ориентации рыб и их использование в рыболовстве). М.: Пищевая пром-сть, 1978. 296 с.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.
- Путырник А.В. Сезонные изменения в питании и росте молоди щуки // Тр. ВНИРО. 1953. Т. 24. С. 338–345.
- Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы. (Латинский, русский, английский, немецкий, французский). Около 11 700 названий. М.: Русский язык, 1989. 734 с.
- Расс Т.С. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1948. № 3. С. 295–306.
- Резниченко П.Н. Преобразование и смена механизмов функций в онтогенезе низших позвоночных животных. М.: Наука, 1982. 216 с.
- Резниченко П.Н., Гулидов М.В. Зависимость выживания зародышковой леща *Abramis brama* (L.) от температуры акклимации // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования размножения рыб. М.: Наука, 1978. С. 108–114.
- Резниченко П.Н., Котляревская Н.В., Гулидов М.В. Выявление экологической специфики икры щуки к температурному фактору методом инкубации при постоянных температурах // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967. С. 144–148.
- Резниченко П.Н., Котляревская Н.В., Гулидов М.В. Влияние постоянной температуры инкубации на выживаемость икры плотвы // Особенности развития некоторых рыб и амфибий в связи с экологией. Труды Ин-та морф. животных АН СССР. 1962. Вып. 40. С. 247–253.
- Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1990. 544 с.

Рязев А.Е. Изучение распределения молоди некоторых видов чистиковых рыб р. Куры в термоградисных условиях // Тр. Азербайдж. отд. ЦНИИ осетр. хоз-ва Баку, 1972. Т. VII. С. 113–118.

Ривьер И.К. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Кошкоровской ГЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. М.–Л.: Наука, 1975. С. 220–244.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Рутковский В.И. Температурный режим Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1963. Вып. 5(8). С. 132–238.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., Наука, 1972. 364 с.

Рыбы в заповедниках России. В двух томах. Том 1. Пресноводные рыбы (под ред. д.б.н., профессора Ю.С. Решетникова). Т. 1. М.: Т-во научных изданий КМК 2010. 627 с.

Рыжков Л.П. Морфо-физиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1976. 288 с.

Салпов Г.Б. Влияние теплых вод на биологию и численность леща Иваньковского водохранилища // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 108–119.

Сви́рский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всеросс. совещ. Ярославль: ЯрГУ, 1996. С. 140–152.

Сви́рский А.М., Валтонен Т. Влияние освещенности на распределение годовиков муксуна в температурном градиенте // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы Пятого всеросс. совещ. С-Пб, 1994. С. 124–125.

Сви́рский А.М., Валтонен Т. Суточный ритм терморегуляционного поведения молоди муксуна *Coregonus moxanus* // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42. № 6. С. 811–819.

Сви́рский А.М., Голованов В.К. Влияние температуры акклимации на терморегуляционное поведение молоди леща *Abramis brama* (L.) в различные сезоны года // Вопр. ихтиол. 1991. Т. 31. Вып. 6. С. 974–980.

Сви́рский А.М., Голованов В.К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее возможные причины // Усп. совр. биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 259–264.

Сви́рский А.М., Лавкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биол. внутр. вод. Информ. биол. 1987. № 76. С. 45–49.

Сви́рский А.М., Терещенко В.Г. Точность определения температуры, избираемой рыбами в установке с горизонтальным термоградиентом // Биол. внутр. вод. Информ. биол. 1992. № 92. С. 85–88.

Северов Ю.А., Шакирова Ф.М., Львов Д.В., Удичин С.А. Видовой состав, численность и выживаемость молоди рыб в Куйбышевском водохранилище в 2010–2012 гг. // Заочная Всероссийская научная конференция «Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсов; пути решения» (к 55-летию образования Куйбышевского водохранилища), Ульяновск, 14 декабря 2012 года. С. 61–67.

Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М.–Л.: Биомедгиз, 1934. 149 с.

Симпониум по влиянию подогретых вод теплоэлектростанций на гидрологию и биологию водоемов, 24–26 марта 1971 г. (Тез. докл.). Борок, 1971. 71 с.

Слоим А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 448 с.

Смирнов А.К. Избираемая температура молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII Международной конференции, 5–8 октября 2009 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 511–514.

Смирнов А.К. Влияние наличия укрытий на избираемые температуры молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 173.

Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биол. внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.

Смирнов А. К., Голованов В. К. Сезонная динамика верхних летальных температур у молоди карповых и окуневых видов рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: матер. IV (XXVII) Междунар. конф. Ч. 2. (Вологда, 5–10 дек. 2005 г.). Вологда, 2005. С. 145–148.

Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯГТУ, 1997. 232 с.

Соколов В.А. Возрастные изменения нижних летальных температур леща (*Abramis brama* L.) // Биол. внутр. вод. Информ. биол. 1987. № 76. С. 37–40.

- Соколов В.А. Оценка точности определения летальных температур рыб методом критического термического максимума КТМ. Институт биологии внутренних вод АН СССР. Борок. 1988. 24 с. Деп. в ВИНТИ. 08.12.1988. N 8697-Б88.
- Соколов В.П. Биология леща *Abramis branka* L. верховья Оби // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 5(64). С. 790–796.
- Спекторова Л.В. Закономерности питания и роста молоди калкана (научный отчет). М.: Изд-во ВНИРО, 1974. 20 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Тресковые рыбы / Сост. А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 44 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Лососевые рыбы / Сост. А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. 110 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Сельдевые и миктофиды / Сост.: Г. Богданов, А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. 96 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Осетровые рыбы / Сост.: С.В. Горспкин и А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 74 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Ставридовые, скумбриявые, меч-рыбы, шарусики / Сост.: Г.А. Богданов, А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2004. 92 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Камбалы / Сост. А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. 78 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Перкоидные рыбы / Сост. А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2006.
- Справочные материалы по росту рыб: Карповые и другие мягкоперые / Сост.: В.Е. Ведущева, А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 99 с.
- Справочные материалы по росту рыб: Хрящевые и мляпои / Сост.: В.Е. Ведущева и А.А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2008. 64 с.
- Стрельникова А.П., Стрельников А.С., Ляшенко Г.Ф. Условия воспроизводства рыб в Рыбинском водохранилище и его притоках // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯрГТУ, 1997. С. 38–91.
- Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во Московского университета, 1962. 444 с.
- Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 60 (63). Рыбинск, 1990. 208 с.
- Сулaimов А.С. Размножение, распределение и рост рыб Горьковского водохранилища в районе влияния Костромской ГРЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с.
- Сулaimов А.С. О влиянии теплых сбросных вод Костромской ГРЭС на ихтиофауну речной части Горьковского водохранилища // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Материалы Второго симп. Борок, 26–28 августа 1974 г. Борок, 1974. С. 176–180.
- Сулaimов А.С., Хидиянкая Л.И. Мечение леща в районе Костромской ГРЭС // Рыбохозяйственное исследование внутренних водоемов. Л., 1977. Вып. 21. С. 13–15.
- Сушеня Л.М. Рост животных в условиях колеблющихся температур / Элементы водных экосистем // Тр. ВГБО. Т. 22. С. 140–150.
- Танасийчук В. С., Танасийчук Л. Н. Адаптивные возможности леща // Сб. науч. тр. ИНИ озери. и речн. рыб. х-ва. 1979. № 141. С. 100–118.
- Татьянкин Ю.В. Верхний температурный порог у сеголетков трески и сайды и его зависимость от температуры адаптации // Докл. АН СССР. 1966. Т. 167. № 5. С. 1159–1161.
- Татьянкин Ю.В. Распределение молоди трески *Gadus morhua morhua* L., сайды *Pollachius virens* L. и пикши *Melanogrammus aeglefinus* L. в термоградисных условиях // Вопр. ихтиол. 1972. Т. 12. Вып. 6. С. 1104–1113.
- Татьянкин Ю.В. Влияние температуры предварительной адаптации на распределение молоди трески *Gadus morhua morhua* L. и сайды *Pollachius virens* L. в температурном градиенте // Вопр. ихтиол. 1974. Т. 14. Вып. 5. С. 869–874.
- Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Многолетние изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯрГТУ, 1997. С. 21–37.
- Тимофеев-Ресовский И.В., Воронцов П.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Титарев Е.Ф. Форелеводство. М., Ленг. и пищ. пром-сть. 1980. 167 с.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. Санкт-Петербург: Гидрометеонадг., 1993. 238 с.
- Ушаков Б.П. Физиология клетки и проблема вида у пойкилотермных животных. Избранные труды. Л.: Наука, 1989. 232 с.

- Федорова Е.А., Богданова Л.С. Рост и развитие личинок горбуши в условиях разных температур и режима кормления // Вopr. ихтиологии. 1978. Т. 18. Вып. 4. С. 566–569.
- Фернандес Р.Х.Н. Разведение и выращивание растительноядных рыб в условиях тропиков (на примере республики Куба). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук М., 1991. 24 с.
- Филон В.В. Изменение верхнего температурного порога выживания плотвы, окуня и красноперки под влиянием тепловых вод Конаковской ГРЭС // Гидробиол. ж. 1971. Т. 7. № 4. С. 81–85.
- Филон В.В. Некоторые показатели физиологического состояния плотвы при повышенных температурах и состоянии ее запасов в Ивальковском водохранилище // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 20–134.
- Халатян О.В. Влияние повышенной температуры на развитие семенников плотвы Ивальковского водохранилища // Изв. ИИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. 1971. Вып. 75. С. 127–135.
- Халатян О.В. Смещение отдельных этапов развития половых желез окуня под влиянием температурного фактора // Рыбохозяйственное изучение водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1972. № 8. С. 22–26.
- Хлебович В.В. Аклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 136 с.
- Хлебович В.В. Адаптация особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Усп. соврем. биологии. 2002. Т. 122. № 1. С. 16–25.
- Хочачка П.Л., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
- Цыплаков В.П. Биология, сезонное распределение, рыбохозяйственное значение леща Куйбышевского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Казань, 1966. 24 с.
- Черникова В.В. Интенсивность дыхания мукунди чира (*Coregonus nissus*), отношение ее к температуре, содержанию кислорода и углекислоты в воде // Изв. ГосНИОРХ. 1964. Т. 58. С. 117–122.
- Шагговский С.В. Биотехника и практический опыт формирования и эксплуатации маточных стад, выращивающих посадочного материала растительноядных рыб. Автореф. канд. дисс. М., 1998. 24 с.
- Шакиров Ф.М., Северов Ю.А. Влияние абиотических факторов (уровенный режим и температура) для естественного воспроизводства промысловых рыб Куйбышевского водохранилища // Материалы докладов всероссийской конференции «Бассейн Волги в 21 веке: структура и функционирование экосистем водохранилища», Борок, 22–26 октября 2012 г. С. 345–348.
- Шакирова Ф.М., Таиров Р.Г., Северов Ю.А. Влияние уровня режима Куйбышевского водохранилища на формирование его рыбных запасов // Рыбн. хоз-во. 2012. Вып. 1. С. 40–43.
- Шакирова Ф.М., Таиров Р.Г., Шашуловский В.А., Северов Ю.А., Ермолин В.П. Влияние уровня режима водохранилища на формирование запасов рыб (на примере Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ) // Тр. Татарск. отд. ФГБНУ «ГосНИОРХ». 2013. № 13. С. 22–34.
- Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 288 с.
- Шевцова Т.М. Темп роста леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) в озерах разного типа // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 23. Вып. 5. С. 753–759.
- Шилев И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997. 512 с.
- Шкорбатов Г.Л. Аклиматизация сиговых рыб в водоемах Харьковской области // Труды Всес. гидробиол. общества. 1963. Т. 13. С. 242–254.
- Шкорбатов Г.Л. Избирательная температура и фототаксис личинок сигов // Зоол. ж., 1966. Т. 45. № 10. С. 1515–1525.
- Шкорбатов Г.Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1973. 200 с.
- Шкорбатов Г.Л. К построению общей теории адаптации // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43. № 6. С. 775–787.
- Шкорбатов Г.Л. Эпиды общей теории адаптации // Эколого-физиологические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. Иваново, 1986. С. 3–24.
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. Т. 1. М.: Мир, 1982. 416 с.
- Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 368 с.
- Щербина А.К. Болезни рыб. Киев: Урожай, 1973. 404 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Экологическая безопасность и инвазия чужеродных организмов (под ред. Ю.Ю. Дребудке, С.С. Ижевского, О.Н. Кревер). М.: МСОП, 2002. 118 с.
- Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М.: Иностранная литература, 1960. 230 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высш. школа, 1981. 343 с.

- Яржомбек А.А. Закономерности роста промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО. 2011. 182 с.
- Яржомбек А.А., Лиманский В.В., Щербила Т.В. и др. Справочник по физиологии рыб. М.: Лекс. и лит. пром-сть. 1986. С. 192 с.
- Alabaster J.S. Effect of heated effluents on fish // Int. J. Air and Water Poll. 1963. Vol. 7. N 6/7. P. 541–563.
- Alabaster J.S., Downing A.L. The behaviour of roach (*Rutilus rutilus* L.) in temperature gradients in a large outdoor tank // Proc. 8th Session Indo-Pacific Fish Coun. Dec. 1958. Section III - Symposium on fish behavior. 1958. P. 49–71.
- Alabaster J.S., Downing A.L. A field and laboratory investigation of the effect of heated effluents on fish // Fishery Investigations. Min. Agr. Fish. Food (Gt. Brit.). 1966. Ser. I. V. VI. N 4. P. 1–42.
- Alabaster J.S., Lloyd R. Water quality criteria for freshwater fish. L.: FAO and Butterworth Scientific., 1980. 344 p.
- Alabaster J.S., Welcomme R.L. Effect of concentration of dissolved oxygen on survival of trout and roach in lethal temperatures // Nature. 1962. V. 194. N 4823. P. 107.
- Allen, Strawn, 1968 Allen K.O., Strawn K. Heat tolerance of channel catfish *Ictalurus punctatus* // Proc. 21st Ann. Conf. Southeast. Assoc. Game Fish Comm. 1967. 1968. P. 399–411.
- Amend D. F. Control of infectious hematopoietic necrosis virus disease by elevating the water temperature // J. Fish. Res. Board Can. 1970. V. 27. N 2. P. 265–270.
- Ananthakrishnan K.R., Srinivasan K. Effect of dilutions of sea-water on the upper lethal temperature of the cichlid fish, *Tilapia mossambica* // Comp. Physiol. Ecol. 1977. V. 2. P. 154–157.
- Andrews J.W., Knight L.H., Murai T. Temperature requirements for high density rearing of channel catfish from fingerling to market size // Progr. Fish. Cult. 1972. V. 34. P. 240–241.
- Angilletta J.S., Jr. Niewiarowski P.H., Navas C.A. The evolution of thermal physiology in ectotherms // J. Therm. Biology. 2002. V. 27. N 4. P. 249–268.
- Angilletta M.J. Thermal adaptation. A theoretical and empiric synthesis. Oxford New York: University Press, 2009. 289 p.
- 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. V. 469. N 1. P. 1–8.
- Anon. Annual report of the laboratory for experimental limnology // Res. Rep. Lab. Exp. Limnol. Ont. 1951.
- Audige P. Sur la croissance des poissons maintenus en milieu de temperature constant // C.r.. 1921. V. 172. P. 287.
- Avalion R.R. Environmental control of the immune response in fish // CRC Crit. Rev. Environm. Contr. 1981. V. 11. N 2. P. 163–188.
- Bacon E.J., McNeill W.H., Kilambi R.V. Temperature selection and heat resistance of the mosquitofish, *Gambusia affinis* // Proc. 21st Ann. Conf. Southeast. Game Fish Commn. V. 21. P. 411–416.
- Badenhuizen T.R. Temperature selected by *Tilapia mossambica* (Peters) in a test tank with a horizontal temperature gradient // Hydrobiologia. 1967. V. 30. N 3-4. P. 541–554.
- Baldwin N.S. Food consumption and growth of brook trout at different temperatures // Trans. Amer. Fish. Soc. 1956. V. 86. P. 323–328.
- Banks J.L., Fowler L.G., Elliott J.W. Effects of rearing temperature on growth, body form and hematology of fall Chinook salmon fingerlings // Progr. Fish. Cult. 1971. V. 33. N 1. P. 20–26.
- Banner A., van Arman J.A. Thermal effects on eggs, larvae and juveniles of bluegill sunfish // U.S. Env. Prot. Agency, Ecol. Res. Ser. EPA R3-73-041.
- Baranescu P.M. Vicariant pattern and dispersal in European freshwater fishes // Spixiana. 1989. Vol. 1. N 3. P. 91–103.
- Barans C.A., Tubb R.A. Temperatures selected seasonally by four fishes from western Lake Erie // J. Fish. Res. Bd. Can. 1973. V. 30. N 11. P. 1697–1703.
- Bardach, J.E., Bjorklund R.G.. 1957. The temperature sensitivity of some American freshwater fishes // Amer. Naturalist. 1957. V. 91. P. 233–251.
- Barila T.Y., Stauffer J.R. Jr. Temperature behavioral responses of the american eel, *Anguilla rostrata* (Lesueur) from Maryland // Hydrobiol. 1980. Vol. 74. N 1. P. 49–51.
- Beamish F.W.H. Influence of temperature and salinity acclimation on temperature preferenda of the euryhaline fish, *Tilapia nilotica* // J. Fish. Res. Board Can. 1970. V. 27. N 7. P. 1209–1214.
- Becker C.D., Genoway R.G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Env. Biol. Fish. 1979. V. 4. N 3. P. 245–256.

- Becker C.D., Genoway R.G., Schneider M.J. Comparative cold resistance of three Columbia river organisms // Trans. Amer. Fish. Soc. 1977. V. 106. P. 178–184.
- Becker C.D., Wolford M.G. Thermal resistance of juvenile Salmonids sublethally exposed to nickel determined by the critical thermal maximum method // Environ. Pollut. 1980. V. 21. N 3. P. 181–189.
- Beitinger T.L. Thermoregulatory behavior and diel activity patterns of bluegill, *Lepomis macrochirus*, following thermal shock // U.S. Fish. Res. Wldl. Serv. Fish. Bull. 1974. Vol. 72. N 3. P. 1087–1093.
- Beitinger T.L. Thermopreference behavior of bluegill (*Lepomis macrochirus*) subjected to restrictions in available temperature range // Copeia. 1977. N 3. P. 536–541.
- Beitinger T.L., Bennett W.A. Quantification of the role of acclimation temperature in temperature tolerance of fishes // Environ. Biol. Fish. 2000. V. 58. N 3. P. 277–288.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. V. 58. N 3. P. 237–275.
- Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. Amer. Zool. 1979. V. 19. N 1. P. 319–329.
- Beitinger T.L., Magnuson J.J. Low thermal responsiveness in bluegill, *Lepomis macrochirus* // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. N 2. P. 293–295.
- Beitinger T.L., Magnuson J.J. Growth rates and temperature selection of bluegill, *Lepomis macrochirus* // Trans. Amer. Fish. Soc. 1979. V. 108. N 1. P. 378–382.
- Beitinger T.L., Magnuson J.J., Neil W.H., Shaffer W.R. Behavioral thermoregulation and activity patterns in green sunfish, *Lepomis cyanellus* // Anim. Behav. 1975. V. 23. N 1. P. 222–229.
- Bell G., Halpert M., Schnell R., Higgins R., Lavrimor J., Kousky V., Tinker R., Thiaw W., Chelliah M., Artusa A. Climat assessment for 1999 // Bull. Amer. Meteorol. Soc. 2001. V. 81. N 6. P. 1328–1350.
- Bennett D.I. Behavioral thermoregulation of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in a reservoir receiving thermal effluent // Arch. Hydrobiol. 1979. V. 86. N 2. P. 193–203.
- Bennett W.A., Beitinger T.L. Temperature tolerance of sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus* // Copeia. 1997. P. 77–87.
- Bennett W.A., McCauley R.W., Beitinger T.L. Rates of gain and loss of heat tolerance in channel catfish // Trans. Amer. Fish. Soc. 1998. V. 127. N 127. P. 1051–1058.
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // Comp. Biochem. Physiol. A. 2007. V. 147. P. 616–639.
- Bidgood B.F., Bersi A.H. Lethal temperatures for Great Lakes rainbow trout // J. Fish. Res. Board Can. 1969. V. 26. N 2. P. 456–459.
- Biological invasions – from Ecology to Conservation (W. Rabitsch, F. Essl & F. Kingenstein eds.). NEOBIOTA. V. 7. Berlin, 2008. 277 p.
- Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats (F. Gherari ed.). Springer, 2007. 733 p.
- Bishai H.M. Upper lethal temperatures for larval salmonids // J. Int. Explor. Mer. 1960. V. 25. P. 129–133.
- Black E.C. Upper lethal temperatures of some British Columbia freshwater fishes // J. Fish. Res. Board Ca. 1953. V. 10. P. 196–210.
- Boltz J.M., Siemen N.J., Stauffer J.R. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis mossambicus* (Peters) // Arch. Hydrobiol. 1987. V. 110. N 1. P. 143–146.
- Brandt S.B., Magnuson J.J., Crowder L.B. Thermal habitat partitioning by fishes in Lake Michigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 37. N 10. P. 1557–1564.
- Brett J.R. Some lethal temperature relations of Algonquin Park fishes // Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 52. 1944. P. 5–49.
- Brett J.R. Rate of gain of heat-tolerance in goldfish (*Carassius auratus*) // Univ. Toronto Stud., Biol. Ser. 53. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 64. 1946. P. 9–28.
- Brett J.R. Temperature tolerance in young Pacific salmon, Genus *Oncorhynchus* // J. Fish. Res. Board Can. 1952. V. 9. N 6. P. 265–309.
- Brett J.R. Some principles in the thermal requirements of fishes // Quart. Rev. Biol. 1956. V. 31. N 2. P. 75–87.
- Brett J.R. Temperature. Animals. Fishes. Functional responses // Marine ecology. Vol. 1. Environmental factors. Part 1. Ch.3. New York. 1971a. P. 513–616 (Ed. O. Kinne).
- 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*) // Am. Zool. 1971b. V. 1. N 11. P. 99–113.

- Brett J.R., Shelbourn J.E. Growth rate of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation of fish size and ration level // J. Fish. Res. Board Can. 1975. V. 32. N 11. P. 2103-2110.
- Brett J.R., Shelbourn J.E., Shoop C.T. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size // J. Fish. Res. Board Can. 1969. V. 26. N 9. P. 2363-2394.
- Broughton N.M., Jones N.V. An investigation into growth of 0-group roach (*Rutilus rutilus* L.) with special reference to temperature // J. Fish. Biol. 1978. V. 12. N 4. P. 345-357.
- Brown J.H., Feldmeth C.R. Evolution in constant and fluctuating environments thermal tolerances of desert pupfish // Evolution. 1971. V. 25. N 3. P. 390-398.
- Bugrov L. Yu. Underwater fish-farming technology for open sea areas: review of a 10-year experience // Open Sea Aquaculture. Proceedings of an international conference. Portland, Maine, May 8-10, 1996. P. 269-295.
- Bulger A.J., Schultz R.J. Heterosis and interclonal variation in thermal tolerance in unisexual fishes // Evolution. 1979. V. 33. P. 848-859.
- Bulger A.J., Schultz R.J. Origin of thermal adaptation in northern versus southern populations of a unisexual hybrid fish // Evolution. 1982. V. 36. P. 1041-1050.
- Bulger A.J., Tremaine S.C. Magnitude of seasonal effects on thermal tolerance in *Fundulus heteroclitus* // Physiol. Zool. 1985. V. 58. P. 197-204.
- Bull H.O. Studies on conditioned responses in fishes. VII. Temperature perception in teleosts // J. Mar. Biol. Ass. 1936. V. 21. N 21. P. 1-27.
- Campbell P.D., Branson B.A. Ecology and population dynamics of black bullhead, *Ictalurus melas* Rafinesque, in central Kentucky // Tulane Stud. Zool. Bot. 1978. V. 20. P. 99-136.
- Carrier R., Beilinger T.L. Reduction in thermal tolerance of *Notropis lutrensis* and *Pimephales promelas* exposed to cadmium // Water Res. 1988. V. 22. N 4. P. 511-515.
- Casselman J.M. Effects of environmental factors on growth, survival and exploitation of northern pike // Spec. Publ. Am. Fish. Soc. 1978. V. VII. P. 114-128.
- Casterlin M.E., Reynolds W.W. Thermoregulatory behavior of a tropical marine fish: *Canthiagaster jactator* (Jenkins) // Hydrobiol. 1980. V. 70. N 3. P. 269-270.
- Cavanagh P.E. Har. 357229 (CUIA). Method and apparatus for growing fish. 1971. 4 p.
- Changon N., Hlohowskyj I. Effects of phenol exposure on the thermal tolerance ability of the central stoneroller minnow // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1989. V. 42. N 4. P. 614-619.
- Charlon N., Barbier B., Bonnet C. Resistance de la truite Arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) a des variations brusques de temperature // Ann. Hydrobiol. 1970. V. 1. N 1. P. 73-89.
- Cheetham L.J., Garten C.T. Jr., King C.L., Smith M.H. Temperature tolerance and preference of immature channel catfish, (*Ictalurus punctatus*) // Copeia. 1976. N 3. P. 609-612.
- Cherry D.S., Cairns J.Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // Water Res. 1982. V. 16. N 3. P. 263-301.
- Cherry D.S., Dickson K.L., Cairns J.Jr. The use of a mobile laboratory to study temperature response of fish // Purdue Univ. Engng. Bull. 1974. V. 1. P. 129-140.
- Cherry D.S., Dickson K.L., Cairns J.Jr. Temperature selected and avoided by fish at various acclimation temperatures // J. Fish. Res. Board Can. 1975. V. 32. N 4. P. 485-491.
- Cherry D.S., Guthrie R.K., Rodgers J.H., Cairns J.Jr., Dickson K.L. Responses of mosquitofish (*Gambusia affinis*) to ash effluent and thermal stress // Trans. Am. Fish Soc. 1976. V. 105. P. 696-694.
- Cherry D.S., Dickson K.L., Cairns J.Jr., Stauffer J.R. Preferred, avoided and lethal temperatures of fish during rising temperature conditions // J. Fish. Res. Board Can. 1977a. V. 34. N 2. P. 239-246.
- Cherry D.S., Larrick S.R., Cairns J. Jr., Dickson K.L. Response of eurythermal and stenothermal fish species to chlorinated discharges // Trace substances in environmental health (Ed. by Hemphill D.D.) University of Missouri, Columbia, MO. 1977b. P. 413-418.
- Chung K.S. Rate of acclimation of the tropical saltmarsh fish *Cyprinodon dearborni* to temperature changes // Hydrobiologia. 1981. N 78. C. 177-181.
- Christiansen J.S., Schumann H., Karamushko L.I. Thermal behaviour of polar fish: a brief survey and suggestions for research // Cybium 1997. V. 21. N 4. P. 353-362.
- Coutant C.C. Thermal resistance of adult coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and jack chinook (*O. tshawytscha*) salmon and steelhead trout *Salmo gairdneri* from Columbia River. AEC Rep. No BNWL-1580, Batelle Northwest, Richland, Wash. 16 p.
- Coutant C.C. Temperature selection by fish - a factor in power-plant impact assessments // Environ. Eff. Cooling Syst. Nucl. Power Plants [IAEA]. Oslo. 1974. Vienna. 1975. P. 575-595. Discuss. P. 595-597.

- Coutant C.C., Cox D.K. Growth rates of subadult largemouth bass 24–33.5°C // Env. Sci. Div., Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tennessee. 1975.
- Cox D.K. Effects of three heating rates on the critical thermal maximum of bluegill // J.W. Gibbons and R.R. Sharitz (ed.) Thermal Ecology, CONF-730505, Nat. Tech. Inf. Serv., Springfield, VA. 1974. P. 158–163.
- Cox D.K. Acclimation states of juvenile striped bass held in constant and fluctuating temperature regimes // Energy and environmental stress in aquatic systems / Eds. Thorp J.H., Gibbons J.H. Georgia: Tech. Inform. Center. U.S. Dep. Energy. P. 703–713.
- Crawshaw L.J. Attainment of the final thermal preferendum in brown bullheads acclimated to different temperatures // Comp. Biochem. Physiol. 1975. V. 52A. N 1. P. 171–173.
- Crawshaw L.J. Effect of rapid temperature changes on mean body temperature and gill ventilation in carp // Am. J. Physiol. 1976. V. 23. N 4. P. 837–841.
- 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. V.34. N 5. P. 730–734. [Ed. Richards F.P., Reynolds W.W., McCauley R.W.]
- Crawshaw L.J., Hammel H.T. Behavioral thermoregulation in two species of antarctic fish // Life Sci. 1971. V. 10. Part I. P. 1009–1020.
- Crawshaw L.J. Responses to rapid temperature change in vertebrate ectotherms // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 / Amer. Zool. 1979. V. 19. N 1. P. 225–237.
- Crowder L.B., Magnuson J.J. Thermal habitat shifts by fishes at the thermocline in Lake Michigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. V. 39. N 7. P. 1046–1050.
- Crowder L.B., Magnuson J.J., Brandt S.B. Complementarity in the use of food and thermal habitat by lake Michigan fishes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. N 6. P. 662–668.
- Currie R.J., Bennett W.A., Beitinger T.L. Critical thermal minima and maxima of three freshwater gamefish species acclimated to constant temperatures // Env. Biol. Fish. 1998. V. 51. N 1. P. 187–200.
- Davies P.L., Hew C.L., Fletcher G.L. Fish antifreeze proteins: physiology and evolutionary biology // Can. J. Zool. 1988. V. 66. N 12. P. 2611–2617.
- Davies W.D. Rates of temperature acclimation for hatchery reared striped bass fry and fingerlings. // Prog. Fish-Cult. 1973. N 35. C. 214–217.
- De Vries A.L. Biological antifreeze and survival in freezing environments // Animals and environmental fitness. Ed. R. Gilles. New York: Pergamon Press, 1980. P. 583–607.
- De Vries A.L. Biological antifreeze in coldwater fishes // Comp. Biochem. Physiol. 1982. V. 73A. N 4. P. 627–640.
- Doudoroff P. Reactions of marine fishes to temperature gradients // Biol. Bull. 1938. V. 75. N 3. P. 494–509.
- Eaton J.G., Scheller R.M. Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of United States // Limnol. Oceanogr. 1996. V. 41. N 5. P. 1109–1115.
- Edsall T.A., Colby P.J. Temperature tolerance of young-of-the-year cisco, *Coregonus artedii* // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. V. 99. P. 526–531.
- Edsall T.A., Rottiers D.V. Temperature tolerance of young-of-the-year lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* // J. Fish Res. Bd. Can. 1976. V. 33. N 1. P. 177–180.
- Elliott J.M. The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations // J. Anim. Ecol. 1975. V. 44. N 3. P. 805–821.
- Elliott J.M. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts // Stress in fish. London: Academic Press, 1981. P. 209–241.
- Elliott J.M. Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // Freshwat. Biol. 1991. N 25. P. 61–70.
- Elliott J.M., Elliott J.A. The effect of the rate temperature increase on the critical thermal maximum for part of Atlantic salmon and brown trout // J. Fish. Biol. 1995. V. 47. P. 917–919.
- Elliott J.M., Elliott J.A. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo*

- trutta and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change // J. Fish. Biol. 2010. V. 77. N 8. P. 1793–1817.
- Fanner G.T., Cook J. Climate Change Science: A Modern Synthesis. Vol. 1. The Physical Climate. Springer Dordrecht Heidelberg New York London, 2013. 564 p.
- Farr J., Travis J. The effect of ontogenetic experience on variation in growth *Pecilia latipinna* // Env. Biol. Fish. 1989. V. 26. N 1. P. 39–48.
- Feldmuth C.R., Stone E.A., Brown J.H. An increased scope for thermal tolerance upon acclimating pupfish (*Cyprinodon*) to cycling temperatures // J. Comp. Physiol. 1974. V. 89. P. 39–44.
- Ferguson R.G. The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperate lakes and streams // J. Fish. Res. Board. Can. 1958. V. 15. N 4. P. 607–624.
- Fields R., Lowe S.S., Kaminski C., Whitt G.S., Philipp D.P. Critical and chronic thermal maxima of northern and Florida largemouth bass and their reciprocal F1 and F2 hybrids // Trans. Amer. Fish. Soc. 1987. V. 116. N 6. P. 856–863.
- Fisher K.C., Elson P.F. The selected temperature of Atlantic salmon and speckled trout and the effect of temperature on the response to an electric stimulus // Physiol. Zool. 1950. V. 23. N 1. P. 27–34.
- Fischer R.U. Jr., Standora Edward A., Spotila James R. Predator-induced changes in thermoregulation of bluegill, *Lepomis macrochirus*, from a thermally altered reservoir // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1987. V. 44. N 9. P. 1629–1634.
- Ford T., Beilinger T.L. Temperature tolerance in the goldfish, *Carassius auratus* // J. Therm. Biol. 2005. V. 30. N 2. P. 147–152.
- 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. V. 191. N 11. P. 1413–1416.
- Frank L.H. A technique for measuring thermoregulatory behaviour in the fish // Behav. Res. Neth. Instrum. 1971. No 3. P. 250.
- Frank L.H., Meyer M.E. Behavioral thermoregulation in hypophysectomized and sham-operated rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Behav. Biol. 1974. N 11. P. 101–108.
- Fry F.E.J. Effects of the environment on animal activity // Univ. Toronto Stud., Biol. Ser., 1947. No 55. Publ. Ontario Fish. Res. Lab., No 68. 62 p.
- Fry F.E.J. The experimental study of behavior in fish // Proc. Indo-Pacif. Fish. Coun. (III). 1958. P. 37–42.
- Fry F.E.J. Animals in aquatic environments: fishes // Handbook Physiol. Wash. 1964. Sect. 4. Chapt. 44. P. 715–728. [Ed. Dill D.B., Adolph E.P., Wilber G.C.]
- Fry F.E.J. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature // Thermobiology. / Ed. A.H. Rose. N.Y.: Acad. press, 1967. P. 375–410
- Fry F.E.J. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish physiol. Vol. VI. N.Y. 1971. P. 1–98.
- Fry F.E.J., Brett J.R., Clawson G.H. Lethal limits of temperature for young goldfish // Rev. Can. Biol. 1942. V. 1. P. 50–56.
- Fry F.E.J., Hart J.S., Walker K.F. LXVI. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) // Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 54. 1946. N 66. P. 1–35.
- Fukuda M., Sako H., Shigeta T., Shibata R. Effects of body size and temperature on relationship between growth and ration of young Japanese flounder, based on the laboratory experiments // Bul. Fish. Res. Agen. 2002. N 4. P. 11–18.
- Fukuhara O. Development and growth of laboratory reared *Engraulis japonica* larvae // J. Fish. Biol. 1996. V. 94. N 3. P. 422–451.
- Gammon J.R. The response of fish populations in Wabash River to heated effluents // Proceedings 3rd National Symposium Radioecology. AEC Symp. Ser., CONF-710501P1. 1971. P. 513–523.
- Garside E.T., Chin-Yuen-Kee Z.K. Influence of osmotic stress on upper lethal temperatures in the cyprinodontid fish *Fundulus heteroclitus* (L.) // Can. J. Zool. 1972. V. 50. P. 787–791.
- Garside E.T., Heinze D.G., Barbour S.E. Thermal preference in relation to salinity in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., with an interpretation of its significance // Can. J. Zool. 1977. V. 55. N 3. P. 590–594.
- Garside E.T., Morrison G.C. Thermal preference of mummichog, *Fundulus heteroclitus* L. and banded killifish *F. diaphanus* (LeSueur) (Cyprinodontidae) in relation to thermal acclimation and salinity // Can. J. Zool. 1977. V. 55. N 7. P. 1190–1194.
- Garside E.T., Tait J.S. Preferred temperature of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) and its unusual relationship to acclimation temperature // Can. J. Zool. 1958. V. 36. N 4. P. 563–567.

- Ghosh R., Sen S., Ray A. Growth and survival of rohu *Labeo rohita* spawn fed diets fermented with intestine // *Acta Ich. Pisc.* 2004. V. 34. N 2 P. 175–185.
- Giattina J.D., Garton R.R. Graphical model of thermoregulatory behavior by fishes with a new measure of eurothermality // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. V. 39. N 3. P. 524–528.
- Gibson M.B. Upper lethal temperature relation of the guppy, *Lebistes reticulatus* // *Can. J. Zool.* 1954. V. 6. N. P. 393–402.
- Gibson M.B., Hirst B. The effect of salinity and temperature on the pre-adult growth of guppies // *Copeia*. 1955. N 3. P. 241–243.
- Goddard C.J., Lilley J.W., Tait J.S. Effects of M.S.222 anesthetization on temperature selection in lake trout, *Salvelinus namaycush* // *J. Fish. Res. Board Can.* 1974. V. 31. N 1. P. 100–103.
- Goddard C.J., Tait J.S. Preferred temperatures of F₁ to F₃ hybrids of *Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush* // *J. Fish. Res. Board Can.* 1976. V. 33. N 2. P. 197–202.
- Golovanov V.K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // *J. Ichthyology*. 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S180–S187.
- Golovanova I. L., Golovanov V. K., Sviridov A. K., Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amyloid activity in freshwater fish // *Fish Physiol. Biochemistry*. 2013. V. 39. Iss. 6. P. 1497–1504.
- Grande M., Andersen S. Critical thermal maxima for young salmonids // *J. Freshwat. Ecol.* 1991. P. 275–279.
- Great Lakes Fishery Laboratory. Physical and ecological effects of waste heat on Lake Michigan // U.S. Dept. Inter. Fish. Wildl. Ser. 1979. 101 p.
- Guest W.C. Temperature tolerance of Florida and northern largemouth bass: effects of subspecies, fish size and season // *Tex. J. Sci.* 1985. V. 37. P. 75–81.
- Hall L.W., Hocutt C.H., Stauffer J.R. Implication of geographic location on temperature preference of white perch, *Morone americana* // *J. Fish. Res. Board Can.* 1978. V. 35. N 11. P. 1464–1468.
- Hall L.W., Hocutt C.H., Stauffer J.R. Temperature preference of the white perch, *Morone americana*, collected in the Wicomico River, Maryland // *Estuarine*. 1979. V. 2. P. 129–132.
- Hassan K.C., Spotila J.R. The effect of acclimation on the temperature tolerance of young muskellunge fry // *Thermal Ecology*. Springfield. 1976. P. 136–140.
- Hart J.S. Lethal temperature relations of certain fish of the Toronto region // *Trans. Royal Soc. Can.* 1947. N 41. C. 57–71.
- Hart J.S. Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater fish // *Univ. Toronto Stud., Biol. Ser.* 60. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 72. 1952. 78 p.
- Hathaway E.S. Quantitative study of the changes produced by acclimatization on the tolerance of high temperatures by fishes and amphibians // *Bull. U.S. Bur. Fish.* 1927. N 3. P. 169–192.
- Heath S., Bennett W.A., Kennedy J., Beiting T.L. Heat and cold tolerance of the fathead minnow, *Pimephales promelas*, exposed to the synthetic pyrethroid cyfluthrin // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. V. 51. N. P. 437–440.
- Heller H.C., Crawshaw L.I., Hammel H.T. The thermostat of vertebrate animals // *Scientific American*. 1978. V. 239. N 2. P. 88–97.
- Herzig A., Winkler H. Der einfluß der temperatur und die embryonale einwicklung der *Cypriniden*. *Ost. Fish.* 1985. Bd. 38. S. 182–196.
- 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. V. 2. N 3. P. 253–257.
- Hickman G.D., Dewey M.R. Notes of the upper lethal temperature of the dusky stripe shiner, *Notropis pilsbryi*, and the bluegill, *Lepomis macrochirus* // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1973. V. 102. P. 838–840.
- Hlobovskiy I., Wissing T.E. Seasonal changes in the critical thermal maxima of fantail (*Etheostoma flabellare*), greenside (*Etheostoma blennioides*), and rainbow (*Etheostoma caeruleum*) darters // *Can. J. Zool.* 1985. V. 63. N 7. P. 1629–1633.
- Hoagman W.J. Vital activity parameters as related to the early life history of larval and post larval lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) // *The early life history of fish* (Ed. By Bloxter J.H.S.) Springer-Verlag, New York. P. 547–558.
- Hoar W. C. Seasonal variations in the resistance of goldfish to temperature // *Trans. Roy. Soc. Canada*. 1955. Sec. 5. V. 49. P. 25–34.
- Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution // Oxford-New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.

- Ockett C.T., Mundtuhl N.D. Effects of black spot disease on thermal tolerances and condition factors of three cyprinid fishes // J. Freshwater Ecol. 1988. V. 5. P. 67–72.
- Hokanson K.E.F., McCormick J.H., Jones B.R. Temperature requirements for maturation, spawning and embryo survival of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* // Trans. Amer. Fish. Soc. 1973a. V. 102. P. 89–100.
- Hokanson K.E.F., McCormick J.H., Jones B.R. Temperature requirements for embryos and larvae of the northern pike, *Esox lucius* (Linnaeus) // J. Fish. Res. Board Can. 1973b. V. 30. P. 975–984.
- Hokanson K.E.F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Board Can. 1977. V. 34. N 10. P. 1524–1550.
- Hokanson K.E.F., Kleiner C.F., Thorslung T.W. Effects of constants temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Fish. Res. Board Canada. 1977. V. 34. N 5. P. 639–648.
- Holmstrup M., Bindsbol A-M., Oosting G.J. et al. Interactions between effects of environmental chemicals and nature stressors: a review // Science of the total environment. 2010. V. 408. P. 3746–3762.
- Horning W.B., Pearson R.E. Growth temperature requirements and lower lethal temperature for juvenile smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1977. V. 30. P. 1226–1230.
- Horoszewicz L. Oddziaływanie podwyższonych temperatur na ryby // Ekol. Polska. Ser. B. 1969. V. XV. N 4. P. 299–321.
- Horoszewicz L. Lethal and «disturbing» temperatures in some fish species from lakes with normal and artificially elevated temperature // J. Fish Biol. 1973. V. 5. N 2. P. 165–181.
- Hoyland J., Cossins A.R., Hill M.W. Thermal limits for behavioural function and resistance-adaptation of goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Physiol. 1979. V. 129. P. 241–246.
- Hurley D.A., Woodall W.L. Responses of young pink salmon to vertical temperature and salinity gradients // Intern. Pacific Salm. Fish. Commis. Progress. Rep. N 19. New Westm. 1968. 80 p.
- Hutchison V.H. Factors influencing thermal tolerance of individual organisms. ERDA (Energy Res. Dev. Adm.) Symp. Ser. 1976. CONF750425. P. 10–26.
- Hutchison V.H., Maness J.D. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms / Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 // Amer. Zool. 1979. V. 19. N 1. P. 367–384.
- Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management (Leppäkoski E., Olenin S., Gollasch S. eds.). 2002. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 583 p.
- Issues in Bioinvasion Science (L. Capdevila-Argüelles, B. Zillett). Springer, 2005. 147 p.
- Jacobs D., Esmond F.F., Melisky E.L., Hocutt C.H. Morphological changes in gill epithelia of heat-stressed rainbow trout, *Salmo gairdneri*: evidence in support of a temperature-induced surface area change hypothesis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. N 1. P. 16–22.
- Javadi M.Y., Anderson J.M. Thermal acclimation and temperature selection in Atlantic salmon, *Salmo salar* and rainbow trout, *S. gairdneri* // J. Fish. Res. Board Can. 1967a. V. 24. N 7. P. 1507–1513.
- Javadi M.Y., Anderson J.M. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids // J. Fish. Res. Board Can. 1967b. V. 24. N 7. P. 1515–1519.
- Jennings D.P. Behavioral aspects of cold tolerance in blackchin tilapia, *Sarotherodon melanotheron*, at a different salinities // Env. Biol. Fish. 1991. V. 3. P. 185–195.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. V. 19. N 4. P. 439–455.
- Johansen P.H., Cross J.A. Effects of sexual maturation and sex hormones treatment on the temperature selection of guppy, *Poecilia reticulata* (Peters) // Can. J. Zool. 1980. V. 58. N 4. P. 586–588.
- Jones T.C., Irwin W.I. Temperature preference by two species of fish and the influence of temperature on fish distribution // Proc. 26th Ann. Conf. Southeast. Assoc. Game Fish Comm. 1962. V. 26. P. 323–333.
- Jordan C.M., Garside E.T. Upper lethal temperatures of three-spine stickle-back, *Gasterosteus aculeatus* (L.) in relation to thermal and osmotic acclimation, ambient salinity and size // Can. J. Zool. 1972. V. 50. P. 1404–1411.
- Kaja C.M. Thermal resistance of rainbow trout from a permanently heated stream, and of two hatchery strains // Progr. Fish-Cult. 1978. V. 40 to N 4. P. 138–142.
- Karas P., Neuman E. First year growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) and roach (*Rutilus rutilus* (L.) in a heated Baltic Bay // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1981. No. 59. P. 48–63.
- Karjalainen J., Lehtonen H., Turunen T. Variation in the relative year-class strength of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in two Finnish lakes at different latitudes // Ann. Zool. Fennici. 1996. V. 33. N 3-4. P. 437–442.
- Kepshire B.M. Growth of pink, chum and fall Chinook salmon in heated seawater // Proc. Acad. NW Fish Cult. Conf. 1971. V. 50. P. 25–26.

- Kleerekoper H., Waxman J.B., Matis J. Interaction of temperature and copper ions as orienting stimuli in the locomotor behavior of the goldfish (*Carassius auratus*) // J. Fish. Res. Board Can. 1973. V. 30. N 6. P. 725–728.
- Kluger M.J. The evolution and adaptive value of fever // Amer. Scient. 1978. V. 66. N 1. P. 38–43.
- Kluger M.J. Fever in ectotherms: evolutionary implications // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 / Amer. Zool. 1979. V. 19. N 1. P. 295–304.
- Kokurewicz B. The influence of temperature on the embryonic development of the perches *Perca fluviatilis* L. and *Lucioperca lucioperca* (L.) // Zool. Polon. 1969. V. 19. F. 1. P. 47–68.
- Konecki J.T., Woody C.A. Critical thermal maxima of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry under field and laboratory acclimation regimes // Can. J. Zool. 1995. V. 73. P. 993–996.
- Krenkel P.A., Parker F.L. Biological aspects of thermal pollution. Nashville: Vanderbilt Univ. Press, 1969. 407 p.
- Kvavn Wen-hwa, McCauley W.W. Effects of age and overhead illumination on temperature preferred by underyearling rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in a vertical temperature gradient // J. Fish. Res. Board Can. 1978. V. 35. N 11. P. 1430–1433.
- Lappalainen J., Lehtonen H. Temperature habitats for freshwater fishes in warming climate // Boreal Env. Research. 1997. V. 2. P. 69–84.
- Lenkiewicz Z. Temperature preferendum of some freshwater fishes // Folia biol. Polska. 1964. V. 12. N 1. P. 95–140.
- Le Cren E.D. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density // J. Anim. Ecol. 1958. V. 27. N 2. P. 287–334.
- Lee R.M., Rinne J.N. Critical thermal maxima of five trout species in the southwestern United States // Trans. Amer. Fish. Soc. 1980. V. 109. N 6. P. 632–635.
- Lehtonen H. Potential effects of global warming on northern European freshwater fish and fisheries // Fisheries Management Ecology. 1996. V. 3. P. 59–71.
- Leitritz E. Trout and salmon culture // Fish. Bull. 1973. V. 71. N 1. P. 107–169.
- Lelek A. Threatened fishes of Europe // The Freshwater fishes of Europe. Vol. 9. AULA-Verlag Wiesbaden. 1987. 343 p.
- Lemke A.E. Optimum temperature for growth of juvenile bluegills // Progr. Fish Cult. 1977. V. 39. P. 55–57.
- Liebig J. Chemistry in its application to agriculture and physiology. London: Taylor and Walton, 1840 (4th ed., 1847).
- Liebig J. Die chemie in ihrer anwendung auf physiologie und pathologie. Braunschweig. 1843.
- Liebig J. Die organische chemie in ihrer anwendung auf physiologie und pathologie. Braunschweig. 1842.
- Lohr S.C., Byorth P.A., Kaya C.M., Dwyer W.P. High temperature tolerances of fluvial Arctic grayling and comparisons with summer river temperatures of the Big Hole River, Montana // Trans. Amer. Fish. Soc. 1996. V. 125. N 6. P. 933–939.
- Lutterschmidt W.L., Hutchison V.H. The critical thermal maximum: data to support the onset of spasm as the definitive end point // Can. J. Zool. 1997a. N 75. 1553–1560.
- Lutterschmidt W.L., Hutchison V.H. The critical thermal maximum: history and critique // Can. J. Zool. 1997b. N 75. P. 1561–1574.
- Lynch A.J., Taylor W.W., Smith K.D. The influence of changing climate on the ecology and management of selected Laurentian Great Lakes fisheries // J. Fish Biol. 2010. V. 77. N 8. P. 1764–1782.
- Lyons J., Stewart J.S. and Mitro M. Predicted effects of climate warming on the distribution of 50 stream fishes in Wisconsin, U.S.A. // J. Fish. Biol. 2010. V. 77. N 8. P. 1867–1898.
- Mac M.J. Effects of ration size on preferred temperature of lake charr *Salvelinus namaycush* // Env. Biol. Fish. 1985. V. 14. N 2/3. P. 227–231.
- Magnuson J.J. History and heroes: the thermal niche of fishes and long-term lake ice dynamics // J. Fish. Biol. 2010. V. 77. N 8. P. 1731–1744.
- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. Temperature as an ecological resource // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 / Amer. Zool. 1979. V. 19. N 1. P. 331–343.
- Materna E. Temperature interaction. Issue paper 4. Prepared as a part of EPA Region 10 temperature water Quality criteria guidance development project // US Environmental protection agency/ EPA-910-D-01-004 / 2001. May. 33 p.

- Mathes M.T., Hinch S.S., Cooke S.J., Crossin G.T., Patterson D.A., Lottio A.G., Farrell A.P. Effect of water temperature, timing, physiological condition, and lake thermal refugia on migrating adult Weaver Creek sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2010. V. 67. N 1. P. 70-84.
- McCauley R.W. Laboratory methods for determining temperature preference // 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. V. 34. N 5. P. 749-752. [Ed. Richards F.P., Reynolds W.W., McCauley R.W.]
- McCauley R.W., Elliott J.R., Read L.A. Influence of acclimation temperature on preferred temperature in the rainbow trout *Salmo gairdneri* // Trans. Amer. Fish. Soc. 1977. V. 106. P. 363-365.
- McCauley R.W., Huggins N.W. Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preference of fish // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978. / 1979. Amer. Zool. V. 19. N 1. P. 267-271.
- McCauley R.W., Pond W.L. Temperature selection of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fingerlings in vertical and horizontal gradients // J. Fish. Res. Board Can. 1971. V. 28. N 11. P. 1801-1804.
- McCauley R.W., Read L.A.A. Temperature selection by juvenile and adult yellow perch (*Perca flavescens*) acclimated to 24°C // J. Fish. Res. Board Can. 1973. V. 30. N 8. P. 1253-1255.
- McCauley R.W., Tail J.S. Preferred temperatures of yearling lake trout, *Salvelinus namaycush* // J. Fish. Res. Board Can. 1970. V. 27. No 10. P. 1729-1735.
- McCormick J.H. Temperature effects on young yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill) // U.S. Environ. Prot. Agency, Ecol. Res. Ser. EPA-600/3-76-057. 1976. 18 p.
- McCormick J.H., Hokanson K.E.F., Jones B.R. Effects of temperature on growth and survival of young brook trout, *Salvelinus fontinalis* // J. Fish. Res. Board Can. 1972. V. 29. N 8. P. 1107-1112.
- McCormick J.H., Jones B.R., Hokanson K.E.F. White sucker (*Catostomus commersoni*) embryo development and early growth and survival at different temperatures // J. Fish. Res. Board Can. 1977. V. 34. N 7. P. 1019-1025.
- McCormick J.H., Jones B.R., Syrett R.F. temperature requirements for growth and survival of larval ciscos (*Coregonus artedii*) // J. Fish. Res. Board Can. 1971. V. 28. N 6. P. 924-927.
- McCormick J.H., Kleiner C.E. Growth and survival of young-of-the-year emerald shiners (*Notropis atherinoides*) at different temperatures // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. N 4. P. 839-842.
- McFarlane R.W., Moore B.C., Williams S.E. Thermal tolerance of stream cyprinid minnows // G.W. Esch, R.W. McFarlane (ed.). Thermal Ecology II. Nat. Tech. Inform. Serv., Springfield. P. 141-144.
- Medvick P.A., Miller J.M. Behavioral thermoregulation in three Hawaiian reef fishes // Env. Biol. Fish. 1979. V. 4. N 1. P. 23-28.
- Meldrim J.W., Gift J.J. Temperature preference, avoidance and shock experiments with estuarine fishes // Ichthyol. Ass. Bull. 1971. V. 7. P. 1-76.
- Melisky E.L., Stauffer J.R., Hocutt C.H. Temperature preference of banded killifish, *Fundulus diaphanus* from southwestern Pennsylvania // Copeia. 1980. N 2. P. 346-349.
- Meuwis A.L., Heuts M.J. Temperature dependence of breathing rate of carp // Biol. Bull. 1957. V. 112. N 1. P. 97-107.
- Miller P.J. A concept of fish phenology // Int. Fish Phenol. Anabolic Adaptiveness Teleosts. Proc. Symp., London, 1978. 1979. P. 1-28.
- Mitscherlich E.A. Das gesetz des minimums und das gesetz des abnehmenden bodenertrags // Landw. Jahrb. 1909. H. 38.
- Müller R. Temperature selection of goldfish (*Carassius auratus* L.) and brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitch.) after heterogeneous temperature acclimation // J. Therm. Biol. 1977. V. 2. N 1. P. 5-7.
- Müller R., Fry F.E.J. Preferred temperature of fish: a new method // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. N 8. P. 1815-1817.
- Narver D.M. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and limnetic zooplankton in Babine Lake // J. Fish. Res. Bd. Can. 1970. V. 27. N 2. P. 281-316.
- Neill W.H. Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a stream-electric power plant (Lake Monona, Wisconsin). Ph. D. Dissertation. University of Wisconsin. WI.
- Neill W.H. Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments // Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978 / Amer. Zool. 1979. V. 19. N 1. P. 305-317.

- Neill W.H., Magnuson J.J., Chipman G.G. Behavioral thermoregulation by fishes: a new experimental approach // Science. 1972. V. 176. N 4042. P. 1443–1445.
- Niimi A.J., Beamish F.W.H. Bioenergetic and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature // Can. J. Zool. 1974. V. 52. P. 447–456.
- Norris K.S. The functions of temperature in the ecology of percoid fish *Girella nigricans* (Ayres) // Ecol. Monogr. 1963. V. 33. N 1. P. 23–62.
- Nunn A.D., Frear P.A., Lee M., Cowx I.G. Is there evidence for a shift in fish growth and recruitment success linked to climate change? // J. Fish Biol. 2010. V. 77. N 8. P. 1780–1792.
- Ogilvie D.M., Anderson J.M. Effect of DDT on temperature selection by young Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Res. Board Can. 1965. V. 22. N 2. P. 503–512.
- Ogilvie D.M., Fryer J.N. Effect of sodium pentobarbital on the temperature selection response of guppies (*Poecilia reticulata*) // Can. J. Zool. 1971. V. 49. P. 949–951.
- Opuszynski K. Temperature preference of fathead minnow *Pimephales promelas* (Rafinesque) and its changes induced by copper salt CuSO_4 // Pol. Arch. Hydrobiol. 1971. V. 18. N 4. P. 401–408.
- Orton G.H. Sea temperature, breeding and distribution in marine animals // J. Marine Biol. Assoc. U.K. 1920. V. 12. P. 339–366.
- Otto G.R. Temperature tolerance of the mosquitofish, *Gambusia affinis* (Baird and Girard) // J. Fish. Biol. 1973. V. 5. N 5. P. 575–585.
- Otto R.G. The effects of acclimation to cyclic thermal regimes on heat tolerance of the western mosquitofish // Trans. Amer. Fish. Soc. 1974. V. 103. P. 331–335.
- Otto R.G., Gerking S.D. Heat tolerance of a Death Valley pupfish (genus *Cyprinodon*) // Physiol. Zool. 1973. V. 46. P. 43–49.
- Paladino F.V., Spotila J.R., Schubauer J.P., Kowalski K.T. The critical thermal maximum: a technique used to elucidate physiological stress and adaptation in fishes // Rev. Can. Biol. 1980. V. 39. N 2. P. 115–122.
- Papoutsoglou S.E., Paparaskewa-Papoutsoglou E. Effect of water temperature on growth rate and body composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) fry fed on maximum ration in closed system // Thalassographica. 1978. V. 2. P. 83–97.
- Patra W.R., Chapman J.C., Lim R.P., Gehrke P.C. The effects of three organic chemicals on the upper thermal tolerances of four freshwater fishes // Environ. Toxicol. Chem. 2007. V. 26. N 7. P. 1454–1459.
- Pavlov D.S., Sadkovskii R.V., Kostin V.V., Lupandin A.I. Experimental study of young fish distribution and behaviour under combined influence of baro-, photo- and thermo-gradients // J. Fish. Biol. 2000. V. 57. N 1. P. 69–81.
- Pavlov D.S., Vilenkin B.Ya. Present state of the environmental biota and fisheries of the Volga river // Proceed. of the Internat. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 106. P. 504–514.
- Pentelov F.T.K. The relation between growth and food consumption in the brown trout (*Salmo trutta*) // J. Exp. Biol. 1939. V. 16. P. 446–473.
- Pessah E., Powles P.M. Effect of constant temperature on growth rates of the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) // J. Fish. Res. Board Can. 1974. V. 31. N 10. P. 1678–1682.
- Peterson G. Method for finding temperature environments for fish. [Richard E. Fowles]. Pat. USA. Cl. 43–4.5, (A 01 K 73/02) N 3968586, Sugg. 6.01. 1975 N 538714, Publ. 13.07.1976.
- Peterson M.S. Thermal tolerance of Iowa and Mississippi populations of juvenile walleye, *Stizostedion vitreum* // Copeia. 1993. P. 890–894.
- Peterson R.H. Temperature selection of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) as influenced by various chlorinated hydrocarbons // J. Fish. Res. Board Can. 1973. V. 30. N 6. P. 1091–1097.
- Peterson R.H., Metcalfe J.L. Responses of Atlantic salmon alevins to temperature gradients // Can. J. Zool. 1979. V. 57. N 7. P. 1424–1430.
- Pitt T.K., Garside E.T., Hepburn R.L. Temperature selection of the carp (*Cyprinus carpio* Linn.) // Can. J. Zool. 1956. V. 34. P. 555–557.
- Poddubny A.G., Galat D.L. Habitat associations of upper Volga river fishes: effects of reservoirs // Regulat. Rivers: research and managements. 1995. Vol. 11. P. 62–84.
- Power plants. Effects on fish and shellfish behavior. N.Y.-London-Toronto-Sydney-San Francisco: Academic Press, 1980. 346 p.

- Pörtner H.O., Peck M.A. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding // J. Fish Biol. 2010. V. 77. N 8. P. 1745–1779.
- Predt H., Christophersen J., Hensel H., Larcher W. Temperature and life. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg-New York, 1973. 779 p.
- Purcell L.J., Shrode J.B. Vertical temperature preference tank for larval and juvenile fish // Progr. Fish. Cult. 1983. V. 45. N 1. P. 27–29.
- Rattner B.A., Heath A.G. Environmental factors affecting contaminant toxicity in aquatic and terrestrial vertebrates // Handbook of ecotoxicology. Boca Raton, FL: CRC Press, 1995. P. 519–535.
- Reutter J.M., Herdendorf C.E. Laboratory estimates of the seasonal final temperature preference of some Lake Erie fish // Proceedings of the 17th. Conference on Great Lakes Reseach. Hamilton. 1974. Part 1. Ann. Arbor, Mich. 1974. P. 59–67.
- Reutter J.M., Herdendorf C.E. Thermal discharge from a nuclear power plant: predicted effects on Lake Erie fish // Ohio J. Sci. 1976. V. 76. N 1. P. 39–45.
- Reynolds W.W. Orientation responses of laboratory-reared larval and juvenile Gulf grunion (*Leuresthes sardina*) to artificial gradients // Ph. D. Diss., Univ. Arizona, Tucson. 1973. 185 p.
- Reynolds W.W. Temperature as proximate factor in orientation behavior // 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. V. 34. N 5. P. 734–739. [Ed. Richards F.P., Reynolds W.W., McCauley R.W.]
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermal preference and behavioral thermoregulation in three centrarchid fishes // Thermal Ecology (Ed. By Esch G.W., McFarlane R.W.). National Technical Information Service, Springfield, VA. 1976.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. Behavioral fever in teleost fishes // Nature. 1976. V. 259. N 5538. P. 41–42.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Temperature preference of four fish species in an electronic thermoregulatory shuttlebox // Progr. Fish-Cult. 1977a. V. 39. N 3. P. 123–125.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Circadian rhythm in the goldfish *Carassius auratus* L.: preliminary observations and possible implications // Rev. Can. Biol. 1977b. V. 36. N 4. P. 355–356.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm / Thermoregulation in ectotherms. Symp. Richmond. 1978a // Amer. Zool. 1979a. V. 19. N 1. P. 211–224.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Complementary of thermoregulatory rhythms in *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu* // Hydrobiologia. 1978b. V. 60. N 1. P. 89–91.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Ontogenetic change in preferred temperature and diel activity of the bullhead, *Ictalurus natalis* // Comp. Biochem. Physiol. 1978c. V. A59. N 4. P. 409–411.
- Reynolds J.M., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation by ammocoete larvae of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in an electronic shuttlebox // Hydrobiologia. 1978d. V. 61. N 2. P. 145–147.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and diel activity in white sucker (*Catostomus commersoni*) // Comp. Biochem. Physiol. 1978f. V. 59a. P. 261–262.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. The role of temperature in the environmental physiology of fishes // Environ. Physiol. Fishes. Lect. NATO Adv. Study Inst., Lennoxville, 12–25 Aug. 1979. New-York, London, 1979b. P. 497–518. [ed. by A.M. Ali].
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory rhythm in juvenile muskellunge (*Esox masquinongy*): evidence of a diel shift in the lower set-point // Comp. Biochem. Physiol. 1979c. V. 63A. N 4. P. 523–525.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulation and locomotor activity of *Percu flavescens* // Can. J. Zool. 1979d. V. 57. N 11. P. 2239–2242.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo trutta* // Hydrobiol. 1979e. V. 62. N 1. P. 79–80.
- Reynolds W.W., Casterlin M. E. Effect of temperature on locomotor activity in the goldfish (*Carassius auratus*) and the bluegill (*Lepomis macrochirus*): presence of an «activity well» in the region of the final preferendum // Hydrobiologia. 1979f. V. 65. N 1. P. 3–5.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. Behavioral thermoregulatory abilities of tropical coral reef fishes: a comparison with temperate freshwater and marine fishes // Env. Biol. Fish. 1981. N 3/4. P. 347–349.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Covert J.B. Behavioral fever in teleost fishes // Nature. 1976b. V. 259. N 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. 1978a. V. 3. N 1. P. 129–130.

- Amia calva, a primitive holostean fish // Comp. Biochem. Physiol. 1978c. V. 60A. P. 107–109.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Millington S.T. Circadian rhythm of preferred temperature in the bowfin // Comp. Biochem. Physiol. 1978f. V. 60A. P. 107–109.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E., Matthey J.K., Millington S.T., Ostrowski A.C. Diel patterns of preferred temperature and locomotor activity in the goldfish, *Carassius auratus* // Comp. Biochem. Physiol. 1978f. V. 60A. P. 107–109.
- Reynolds W.W., Covert J.B. Behavioral fever in aquatic ectothermic vertebrates // Drugs, biogenic amines and body temperature: Proc. 3rd International Symposium Pharmacology and Thermoregulation. Karger, Basel. 1977. P. 14–17.
- Reynolds W.W., Covert J.B., Casterlin M. E. Febrile responses of goldfish *Carassius auratus* (L.) to *Aeromonas hydrophila* and to *Escherichia coli* endotoxin // J. Fish. Diseases. 1978b. N.1. P. 271–273.
- Reynolds W.W., McCauley R.W., Casterlin M.E., Crawshaw L.J. Body temperatures of behaviorally thermoregulating largemouth blackbass (*Micropterus salmoides*) // Comp. Biochem. Physiol. 1976a. V. 54A. P. 461–463.
- Reynolds W.W., Thomson D.A. Responses of young gulf grunion, *Leuresthes sardina*, to gradient of temperature, light, turbulence and oxygen // Copeia. 1974. N.3. P. 747–758.
- Richards V.I., Beiting T.I. Reciprocal influences of temperature and copper on survival of fathead minnows, *Pimephales promelas* // Bull. Env. Contam. 1995. V. 55. P. 330–336.
- Richards F.P., Ibara R.M. The preferred temperature of the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus*, with reference to its orientation to the discharge canal of a nuclear power plant // Trans. Am. Fish. Soc. 1978. V. 107. N.2. P. 288–294.
- Richards F.P., Reynolds W.W., McCauley R.W., Crawshaw L.I., Coutant C.C. 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. V.34. N.5. P. 728–761.
- Ried K.H. The temperature preference of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces), collected at different seasons // Sarsia. 1979. V.64. N.3. P. 137–141.
- Ross N.J. Temperatures selected in a power plant thermal effluent by adult yellow perch (*Perca flavescens*) in winter // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. V. 39. N.2. P. 346–349.
- Ross J., Powles P.M., Berril M. Thermal selection and related behavior in larval yellow perch (*Perca flavescens*) // Can. Field-Natur. 1977. V. 91. N.4. P. 406–410.
- Roy A.W., Johansen P.H. The temperature selection of small hypophysectomized goldfish (*Carassius auratus* L.) // Can. J. Zool. 1970. V. 48. P. 323–326.
- Rozin P.N., Mayer J. Thermal reinforcement and thermoregulatory behavior in the goldfish, *Carassius auratus* // Science. 1961. V. 134. N.3483. P. 942–943.
- Ruff P.W., Zippel W. Beeinflussung der Vorzugstemperatur von *Lebistes reticulatus* Peters durch stoffwechselwirksame Substanzen // Acta Biol. Med. Ger. 1966. Bd. 16. S. 395–403.
- Runnestrom S. Die anpassung der fortpflanzung und entwicklung mariner tiere an der temperaturverhältnisse der verschiedenen verbreitungsgebiete. Berlin: 1936.
- Ruttner F. Fundamentals of limnology. Toronto: University of Toronto Press, 1963. 295 p.
- Shaklee J.B., J.A. Christiansen, B.D. Sidell, C.L. Prosser, and G.S. Whitt. Molecular aspects of temperature acclimation in fish: contributions of changes in enzyme activities and isozyme patterns to metabolic reorganization in the green sunfish // J. Exp. Zool. 1977. V. 201. N.1. P. 1–20.
- Schäperclaus W. Fisch-krankheiten. Teil 1 and 2. Berlin: Akademie-Verlag, 1979. 1089 s.
- Schmeling-Engberding F. Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfische und ihre physiologische Bedeutung // Z. Fisch. 1953. Bd. 3. N.1–2. S. 125–155.
- Schmidt-Nielsen K. Animal Physiology. Adaptation and Environment. Cambridge (U.K.): Cambridge University, 1979. 416 p.
- Schneider J.C. Influence of diet and temperature on food consumption and growth by yellow perch with supplemental observations on bluegill // Mich. Dept. Nat. Res.: Fish. Res. Rep. 1973. V. 1802. P. 1–25.
- Scott D.P. Thermal resistance of pike (*Esox lucius* L.) muskellunge (*E. masquinongy* Mitchill) and their F₁ hybrid // J. Fish Res. Board Can. 1964. V. 21. N.5. P. 1043–1049.
- Shaffland P.L., Pestrak J.P. Lower lethal temperatures for fourteen non-native fishes in Florida // Env. Biol. Fish. 1982. V. 7. N.2. P. 149–156.
- Shelford V.E. Animal communities in temperature America. Chicago: Univ. Chicago Press, 2013a. 368 p.
- Shelford V.E. The reactions of certain animals to gradients of evaporating power and air. A study in experimental ecology // Biol. Bull. 1913b. V. 25. N.2. P. 79–120.
- Shelford V.E. Laboratory and field Ecology. Baltimore: William and Wilkins Co., 1929. 276 p.

- Shelford V.E., Allee W.C. The reactions of fishes to gradient of dissolved atmospheric gases // J. Exp. Zool. 1913. V. 14. P. 166–207.
- Shulman G.E., Love R.M. The biochemical ecology of marine Fishes. Advances in marine biology. V. 36. 1999. London: Academic Press, 1999. 374 p.
- Slynko Yu.V., Dgebuadze Yu.Yu., Novitskiy R.A., Khrstov O.A. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian Basin: Composition, vectors, invasion routes, and rates // Rus. J. Biol. Invasions. 2011. V. 2. Iss. 1. P. 49–59.
- Slynko Yu.V., Kiyashko V.I. Analysis of effectiveness of pelagic fish species invasions into the Volga River reservoirs // Rus. J. Biol. Invasions. 2012. V. 3. Iss. 2. P. 129–138.
- Smale M.A., Rabeni C.F. Hypoxia and hyperthermia tolerances of headwater stream fishes // Trans. Amer. Fish. Soc. 1995. V. 124. N 5. P. 698–710.
- Smith L.L. Jr., Koerst W.M. Temperature effects on eggs and fry of percoid fishes // U.S. Environ. Prot. Agency, Ecol. Res. Ser. EPA-660/3-75-017. 91 p.
- Sokal R. R., Rolf F. J. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman and Co. 1995. 887p.
- Spaas J.T. Contribution to the comparative physiology and genetics of the european salmonidae. III. Temperature resistance at different ages // Hydrobiologia. 1960. V. 15. N 1–2. P. 78–88.
- Spigarelli S.A. Behavioral responses of Lake Michigan fishes to a nuclear power plant discharge // Environmental effects of cooling systems at nuclear power stations. International Atomic Energy Agency, Vienna. P. 479–498.
- Spigarelli S.A., Goldstein R.M., Prepeichal W., Thommes M.M. Fish abundance and distribution near three heated effluents to Lake Michigan // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. V. 39. N 2. P. 305–315.
- Spigarelli S.A., Thommes S. Temperature selection and estimated thermal acclimation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in a thermal plume // J. Fish. Res. Board Can. 1979. V. 36. N 4. P. 366–376.
- Spotila J.R., Terpin K.M., Koons R.R., Bonati R.L. Temperature requirements of fishes from eastern Lake Erie and the upper Niagara River: a review of the literature // Env. Biol. Fish. 1979. V. 4. N 3. P. 281–307.
- Sprague J.B. Factors that modify toxicity // Fundamentals of aquatic toxicology. Washington, DC: Hemisphere Publishing, 1985. P. 123–163.
- Stauffer J.R., Dickson K.L., Cairns J.J., Cherry D.S. The potential and realized influences of temperature on the distribution of fishes in the Ner River, Glen Lyn, Virginia // Wldl. Monogr. 1976. V. 40. P. 1–40.
- Stauffer J.R., Kaesler R.L., Cairns J.J., Dickson K.L. Selecting groups of fish to optimize acquisition of information on thermal discharges // Water Resour. Bull. 1980. V. 16. N 6. P. 1097–1101.
- Strawn K. Growth of largemouth bass fry at various temperatures // Trans. Amer. Fish. Soc. 1961. V. 90. P. 334–335.
- Sullivan C.M. Temperature reception and responses in fish // J. Fish. Res. Board Can. 1954. V. 11. N 2. P. 153–170.
- Sullivan C.M., Fisher K.C. Seasonal fluctuations in the selected temperature of speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) // J. Fish. Res. Board Can. 1953. V. 10. N 4. P. 187–195.
- Sullivan C.M., Fisher K.C. The effects of light on temperature selection in speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) // Biol. Bull. 1954. V. 107. N 2. P. 278–288.
- Sumner F.B., Doudoroff P. Some experiments upon temperature acclimatization and respiratory metabolism in fishes // Biol. Bull. 1938. N 74. P. 403–429.
- Sutterlin A.M., Stevens E.D. Thermal behaviour of rainbow trout and arctic char in cages moored in stratified water // Aquaculture. 1992. V. 102. N 1–2. P. 65–75.
- Swain D.P., Kramer D.L. Annual variation in temperature selection by atlantic cod *Gadus morhua* in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada and its relation to population size // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1995. V. 116. N 1–3. P. 11–23.
- Swift D.R. The annual growth rate cycle in brown trout (*Salmo trutta* Linn.) and its cause // J. Exp. Biol. 1961. V. 38. P. 595–604.
- Symons P.E.K., Metcalfe J.L., Harding G.D. Upper lethal and preferred temperatures of the slimy sculpin, *Cottus cognatus* // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. N 1. P. 180–183.
- Takle J.C.C., Beitinger T.L., Dickson K.L. Effect of the aquatic herbicide endothal on the critical thermal maximum of red shiner, *Notropis lutrensis* // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1983. V. 31. P. 512–517.
- Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations. // J. Fish. Res. Board Can. 1977. V. 34. N 5. P. 728–761.
- Thermoregulation in ectotherms. // Amer. Zool. 1979. V. 19. N 1. P. 191–384.

- Olvestad D.A., Zair J.I. Preferred temperature of the common shiner, *Notropis cornutus* in relation to age, size, season and nutritional state // Ohio J. Sci. 1977. V. 77. N 4. P. 170–173.
- Tyler A.V. Some lethal temperature relations of two minnows of the genus *Chrosomus* // Can. J. Zool. 1966. V. 44. N 3. P. 349–364.
- Van der Veer H., Dapper R., Witte J. The nursery function of the intertidal areas in the western Wadden Sea for 0-group sole *Solea solea* // J. Sea Res. 2001. V. 45. Iss. 3–4. P. 271–279.
- Van Dijk P.L.M., Staaks G., Hardewig I. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. 2002. V. 130. N 4. P. 496–504.
- Vasal S., Sundararaj B.J. Thermal tolerance and preference of the Indian catfish *Heteropneustes fossilis* // Env. Biol. Fish. 1978. V. 3. N 3. P. 309–315.
- Venables B.J., Fitzpatrick L.C., Pearson W.D. Laboratory measurement of preferred body temperature of adult largemouth bass (*Micropterus salmoides*) // Hydrobiologia. 1978. V. 58. N 1. P. 33–36.
- Vivert R., Lagler R.F. Pêches continentales: biologie et aménagement. Paris: Dunod ed., 1961. 720 p.
- Waddington C.H. Canalization of development and inheritance of acquired characters // Nature. 1942. Vol. 150. N 3776. P. 563–65.
- Wagner C.P., Wahl D.H. Evaluation of temperature-selection differences among juvenile muskellunge originating from different latitudes // Environ. Biol. Fish. 2007. V. 79. N 1–2. P. 85–98.
- Wattenpaugh D.E., Beitinger T.L. Se exposure and temperature tolerance of fathead minnows, *Pimephales promelas* // J. Therm. Biol. 1985. V. 10. N 2. P. 83–86.
- Wattenpaugh D.E., Beitinger T.L., Huey D.W. Temperature tolerance of nitrite-exposed channel catfish // Trans. Am. Fish. Soc. 1985. V. 114. N 2. P. 274–278.
- Wawrzyniak W. A potential of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) eggs to survive at below-zero temperatures // Zesz. nauk. Ryb. i technol. Zryw / AR Szczecine. 1996. Vol. 22. P. 45–50.
- Weathley A.H. Thermal stress and interregal tissue in the perch, *Perca fluviatilis* (Linnaeus) // Proc. Zool. Soc/London. 1963. V. 141. N 3. P. 527–555.
- West B.W. Growth, food conversion, food consumption and survival at various temperatures of the channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque) // M. Sc. Thesis, University of Arkansas, Fayetteville.
- Wetherley A., Gill V. Growth dynamics of white myotomal muscle fibres in the blintnose *Pimephales notatus* in comparison with rainbow trout *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1984. V. 25. N 1. P. 13–24.
- Wetherley A., Gill V. Growth // Pacific salmon life history / Ed. Groot C., Margolis L. Vancouver: UBC-Press, 1995. P. 103–158.
- Wieser W. Physiological energetics and ecophysiology // Cyprinid Fishes. Systematics, Biology and exploitation (ed. I.J. Winfield, J.S. Nelson). 1991. L.-N.-Y.-T.-Melb.-Madras. P. 427–453.
- Wildhaber M.L., Crowder L.B. Testing a bioenergetics-based habitat choice model: bluegill (*Lepomis macrochirus*) responses to food availability and temperature // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 47. N 6. P. 1664–1671.
- Willemsen J. Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands // J. Fish. Res. Bd. Can. 1977a. V. 34. N 10. P. 1710–1719.
- Willemsen J. The influence of temperature on feeding, growth and mortality of pikeperch and perch // Verh. Int. Verein Theor. Angew. Limnol. 1977b. V. 20. P. 2127–2133.
- Wingfield C.A. The effect of certain environmental factors on the growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) // J. Exp. Biol. 1940. V. 17. P. 435–448.
- Winkler P. Thermal preference of *Gambusia affinis affinis* as determined under field and laboratory conditions // Copeia. 1979. N 1. P. 60–63.
- Wollmuth L.P., Crawshaw L.I., Panayiotides-Djaferis H. Thermoregulatory effects of intracranial norepinephrine injections on goldfish // Amer. J. Physiol. 1987. V. 253. (Regul. Integrative Comp. Physiol. 22). R821–826.
- Wurtsbaugh W.A., Davis G.E. Effects of temperature and ration level in the growth and food conversion efficiency of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish. Biol. 1977. V. 11. P. 87–98.
- Young R.V. Effects of temperature and salinity on the thermal preference and feeding efficiency of the cichlid fish *Sarotherodon mossambica*. M.A. Thesis, California State University, Fullerton, CA. 1978.
- Zahn M. Jahreszeitliche Veränderungen der Vorzugstemperaturen von Scholle (*Pleuronectes platessa* Linne) and Bitterling (*Rhodeus sericeus* Pallas) // Verhandl. Dt. Zool. Ges. 1963. S. 562–580.

Предисловие	3
Глава 1. Роль температуры среды в жизнедеятельности пресноводных рыб	5
1.1. Температура как ведущий экологический фактор водной среды	6
1.2. Температурные адаптации рыб	12
1.3. Температурные критерии жизнедеятельности рыб	16
Глава 2. Критерии оценки эколого-физиологического оптимума и пессимума	33
2.1. Эколого-физиологический оптимум и пессимум жизнедеятельности рыб	33
2.2. Методы определения зоны эколого-физиологического оптимума и пессимума	42
2.3. Методы определения окончательно избираемой температуры у рыб	51
2.4. Методы определения верхней летальной температуры у рыб	71
Глава 3. Температурные характеристики рыб, обитающих в водоемах Северо-Запада России	81
3.1. Окончательно избираемая температура у молоди и взрослых рыб	81
3.2. Верхняя летальная температура у молоди и взрослых рыб	93
Глава 4. Температурные критерии обитания пресноводных рыб	102
4.1. Температура нереста и эмбриогенеза у пресноводных рыб	103
4.2. Оптимальная температура роста рыб	109
4.3. Верхняя и нижняя летальная температура у рыб	111
4.4. Окончательно избираемая температура у рыб	130
Глава 5. Оптимизация жизнедеятельности рыб с использованием температуры	138
5.1. Соотношение показателей температурного оптимума и пессимума	138
5.2. Классификация пресноводных рыб по отношению к температурному фактору среды	150
5.3. Особенности применения температурных критериев при экспертной оценке адаптивных способностей пресноводных рыб	153
Глава 6. Гидробиологическое прогнозирование на основе температурных критериев	218
6.1. Рыбохозяйственный прогноз	220
6.2. Изменение климатических условий	224
6.3. Аномально высокая температура в летнее время года	229
6.4. Термальное загрязнение и тепловые нагрузки	231
6.5. Прочие экологические риски	251
6.6. Вселение чужеродных видов рыб	263
6.7. Возможности аквакультуры	267
Заключение	270
Литература	271

Introduction	3
Chapter 1. The role of ambient temperature in the life of freshwater fish	5
1.1. Temperature as the leading ecological factor of the aquatic environment	6
1.2. Temperature adaptations of fish	12
1.3. Temperature criteria of the vital activity of fish	16
Chapter 2. Criteria for assessment of environmental and physiological optimum and pessimum	33
2.1. Ecological and physiological optimum and pessimum of the life activity of fish	33
2.2. Methods for determination of the zone of ecological and physiological optimum and pessimum	42
2.3. Methods for determination of finally selected temperature of fish	51
2.4. Methods for determination of the upper lethal temperature of fish	71
Chapter 3. Temperature characteristics of fish living in waters of the North-Western Russia	81
3.1. Finally selected temperatures of juveniles and adult fish	81
3.2. Upper lethal temperature of juveniles and adult fish	93
Chapter 4. Temperature criteria for habitats of freshwater fish	102
4.1. Temperature of spawning and embryogenesis of freshwater fish	103
4.2. Optimum temperature of fish growth	109
4.3. Upper and lower lethal temperatures of fish	111
4.4. Finally selected temperatures of fish	130
Chapter 5. Optimization of the vital activity of fish using temperature	138
5.1. Ratio of temperature criteria of pessimum and optimum conditions	138
5.2. Classification of freshwater fish in relation to the temperature factor of the environment	150
5.3. Features of the application of temperature criteria for expert evaluation of adaptive abilities of freshwater fish	153
Chapter 6. Hydrobiological predictions based on temperature criteria	218
6.1. Prediction of the fishery potential	220
6.2 . Changes in climatic conditions	224
6.3 . Abnormally high temperatures	229
6.4. Thermal pollution and thermal loads	231
6.5. Other environmental risks	251
6.6. Introduction of alien species	263
6.7. Opportunities of aquaculture	267
Conclusions	270
References	271

Голованов Владимир Константинович

**Температурные критерии жизнедеятельности
пресноводных рыб**

Утверждено к печати

*Ученым советом Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
Российской Академии наук (ИБВВ РАН)*

Редактирование и компьютерная верстка
И.Л. Голованова

Общероссийский классификатор продукции
ОК-005-93, том 2; 95300 – книги, брошюры

Подписано к печати 10.12.2013 г.
Формат 60×90 1/16. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 19.2. Печ. л. 12.0.
Тираж 420 экз. Заказ от 10.12.2013.

Издательство ПОЛИГРАФ-ПЛЮС
Почтовый адрес: 125438, г. Москва, ул. Автомоторная,
дом 76, подъезд 2, офис 312.
Адрес электронной почты: rostest-iv@inbox.ru
Телефон: (499) 408-01-16

Отпечатано в ООО «Костромской печатный дом»,
156000, г. Кострома, ул. Мясницкая, 43-а, корп. Б