

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.442:574.22

В. К. Голованов, И. Л. Голованова

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ОПТИМУМ И ВЕРХНЯЯ ТЕМПЕРАТУРНАЯ ГРАНИЦА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОСЕТРОВЫХ ВИДОВ РЫБ¹

На основании результатов экспериментов и данных литературы проанализированы температурный оптимум и верхние температурные границы жизнедеятельности 13 видов осетровых рыб и некоторых их гибридов. Приведены характеристики по оптимальной температуре роста, окончательно избираемой температуре и верхней летальной температуре осетровых рыб. Используются методы определения оптимальной температуры роста и развития, конечного термопреферендума, критического термического максимума и хронического летального максимума. Оптимальная температура роста, окончательно избираемая температура и верхняя летальная температура у осетровых несколько ниже в сравнении с теплолюбивыми и эвритермными карповыми и окуневыми видами, но выше, чем у холодолюбивых stenothermных лососевых и сиговых рыб. Зона эколого-физиологического оптимума осетровых видов (сеголетки и годовики) расположена в диапазоне температуры от 18 до 26 °С, верхняя температурная граница жизнедеятельности – в диапазоне 31–35 °С. Полученные сведения могут быть использованы в аквакультуре, для целей искусственного и естественного воспроизводства, при оценке потенциальных возможностей осетровых рыб, оптимизации их роста, развития и воспроизводства.

Ключевые слова: рыбы, осетровые, оптимальная температура роста, окончательно избираемая температура, верхняя летальная температура, критический термический максимум, хронический летальный максимум, эколого-физиологический оптимум, прогноз, экспертная оценка.

Введение

Задачи охраны, естественного и искусственного воспроизводства осетровых рыб требуют знания особенностей их биологии, в том числе эколого-физиологических особенностей конкретных видов. Работы, в которых суммируется информация об отношении осетровых видов рыб к температурному фактору среды, полученная в естественных и экспериментальных условиях, практически отсутствуют. В двух основополагающих монографиях, изданных в последнее время, вопросы температурных адаптаций осетровых освещены недостаточно полно [1, 2]. Более подробно изучены эмбриональный и личиночный периоды развития некоторых видов осетровых [3, 4]. В работах А. С. Константинова и В. В. Здановича с соавторами в период с 1985 по 2014 г. детально разобраны вопросы оптимального температурного диапазона роста молоди осетровых в постоянных, колеблющихся и градиентных условиях среды. Сравнительно большой объем справочных данных о росте 20-ти видов осетровых и 6-ти их гибридов приведен в сводке С. В. Горсткина и А. А. Яржомбека [5]. В экспериментальных условиях исследовано термоизбирание (термопреферендум) молоди некоторых видов осетровых [6–11]. Данные о верхних температурных границах жизнедеятельности выявлены лишь для отдельных видов на начальных этапах онтогенеза [3, 12–14]. В последние два десятилетия в России и за рубежом (Италия, США и др.) проведено несколько конференций по проблемам охраны и биологии осетровых. Однако в обзорах, вышедших в США, Канаде и Европе, сравнительно редко приводятся данные об оптимальной, окончательно избираемой и верхней летальной температуре для от-

¹ Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-2666.2014.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

дельных видов осетровых рыб [15–18]. Учитывая, что осетровые – уникальные промысловые виды и перспективные объекты аквакультуры, актуальность оценки их температурного оптимума, а также температурных границ жизнедеятельности возрастает с каждым годом. Эти данные особенно важны в связи с усиливающимся термальным загрязнением водной среды и глобальным потеплением климата.

Цель нашего исследования состояла в систематизации и анализе данных, характеризующих температурный оптимум роста, термоизбирание (термопреферендум) и верхнюю температурную границу жизнедеятельности осетровых видов рыб.

Материалы и методики

В общей сложности проанализированы данные для 13 видов осетровых и некоторых их гибридов. В их числе: сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt, 1869; русский осетр *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833; шип *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828; стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758; севрюга *Acipenser stellatus* Pallas, 1869; атлантический (европейский) осетр *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758; белый осетр *Acipenser transmontanus* (Richardson); тупорылый (малый) или коротконосый осетр *Acipenser brevirostrum* Lesueur; зеленый осетр *Acipenser medirostris* Ayres; амурский осетр *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869; белуга *Huso huso* (Linnaeus, 1758); гибрид белуги и стерляди – бестер; гибрид русского осетра и шипа; веслонос *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792) и обыкновенный лопатонос *Scaphirhynchus platyrhynchus* (Rafinesque, 1820). Использованы собственные экспериментальные данные по определению окончательно избираемой температуры (ОИТ) и критического термического максимума (КТМ) сибирского осетра и стерляди. Данные по другим видам (оптимальная температура роста (ОТР), избираемая температура (ИТ) и ОИТ, верхняя летальная температура (ВЛТ)) взяты из научных публикаций за период с 1959 г. по настоящее время. В качестве показателя ВЛТ использованы характеристики, полученные стандартными методами КТМ (нагрев воды со скоростью 4–32 °С/ч), хронического летального максимума (ХЛМ) (нагрев воды со скоростью 1–2 °С/сут) [18–20]. Стандартные методы определения ОТР, ИТ и ОИТ подробно описаны ранее [19–21].

Результаты исследования и их обсуждение

Установлено, что для русского и сибирского осетров, а также севрюги в возрасте до 40 суток значение ОТР составляет 23 °С. Выявлено также, что в переменных терморегимах 23 ± 4 °С рыбы растут лучше, а наиболее эффективно – в термоградиентных условиях [22]. Наибольшее ускорение роста для молоди сибирского осетра в сравнении с постоянными температурными условиями отмечено в режимах 25 ± 2 и 23 ± 4 °С [23], что хорошо согласуется с данными об оптимальной температуре роста и развития (23 °С) для данного вида. Близкое значение температурного оптимума (24 °С) характерно и для молоди стерляди [24]. Выращивание молоди севрюги в возрасте от 7 дней после выклева до 1–2 месяцев в постоянных и переменных температурных режимах выявило более высокие значения температурного оптимума (25 ± 2 °С) в сравнении с другими видами [25]. Рекомендательный оптимальный температурный режим для подрачивания личинок и молоди бестера составляет 18–24 °С, для двухлетков гибридов осетров массой 500–1000 г – 21–24 °С, для молоди бестера и сибирского осетра – от 20 до 22 °С [26, 27]. Для шести видов осетровых получены сведения об оптимуме роста в раннем онтогенезе [28]. Так, для белуги в возрасте 10 суток (масса 0,13–0,4 г) ОТР составляет 19–20 °С, а в возрасте 25 суток (масса 1,0–7,0 г) – 23–24 °С; для шипа в возрасте 5 суток (масса 0,04–0,12 г) ОТР была равна 20 °С, а в возрасте 30 суток (масса 0,9–1,7 г) – 24 °С; для севрюги в возрасте 10 суток (масса 0,06–1,0 г) – 25 °С, а в возрасте 20 суток (масса 0,3–0,8 г) – 27 °С; для русского осетра в возрасте 5 суток (масса 0,06–0,11 г) – 20–23 °С, а в возрасте 15–25 суток (масса 0,1–0,7 г) – 24–25 °С. Таким образом, значения ОТР несколько увеличивались по мере роста у всех 4-х видов. В то же время для веслоноса массой 1,0–3,6 г значение ОТР составило 21–23 °С, а для стерляди массой от 0,02 до 500 г – 20–21 °С.

Подробно исследованы рост, развитие и потребление пищи у сеголетков обыкновенного лопатоноса (длина тела 65–258 мм, масса 0,9–67,0 г, средняя масса 22,9 г) в течение 80 суток непрерывных наблюдений [29]. Рост и развитие происходили во всем диапазоне температуры – от 12 до 30 °С, однако ОТР составила 22,4 °С. Отмечена более высокая смертность в диапазоне температуры 28–30 °С и ухудшение показателей роста и развития при температуре, превышаю-

щей 24 °С. Оптимальным для выращивания признан диапазон температуры несколько ниже оптимального значения – в пределах 18–20 °С [29]. По данным Г. Г. Матишова, Е. Н. Пономарёвой и др. [30], для осетровых рыб оптимальным для роста и развития является температурный режим в пределах от 19 до 24 °С, т. к. именно в этом диапазоне происходит интенсивное потребление и усвоение корма, а также увеличение скорости роста [5, 30].

Во время эмбриогенеза оптимальная температура, необходимая для нормального развития осетровых, несколько ниже по сравнению с таковой у молоди рыб. В частности, для икры белуги значения температурного оптимума составляют от 8 до 15 °С, шипа – от 11 до 18 °С, русского осетра – от 9 до 21 °С и севрюги – от 15 до 25 °С [3], для икры, предличинок и личинок веслоноса – 14–18, 18–22 и 22–24 °С соответственно [12]. Нормальной температурой для эмбрионального развития сибирского осетра признана температура в диапазоне от 8 до 20 °С, но оптимальными являются значения от 12,5 до 20 °С [4]. Рост амурского осетра ускоряется в диапазоне от 17 до 25 °С [31].

Вывод о том, что ОТР молоди осетровых видов находится в диапазоне температуры 18–26 °С подтверждается и экспериментальными данными по термоизбиранию рыб, и результатами полевых наблюдений. Например, у молоди сибирского осетра (14–15 см) в 10-дневных опытах значение ОИТ составило 20,8–22,7 °С [9]. Молодь русского осетра массой 4 г после 2–3 дней пребывания в градиенте выбирала температуру 23,8 °С [8]. У 4-месячной стерляди значение ОИТ в длительном 17-суточном термоградиентном опыте составило 23,6 °С [32]. Даже в кратковременных опытах 2–3-месячные особи русского осетра, шипа и их гибридов избирали зоны с температурой 20,1, 19,2 и 19,4–20,9 °С [6], а 15-дневные особи белуги и шипа – 16–20 и 17–23 °С соответственно [7]. В длительных 80-суточных опытах по определению ИТ и ОИТ у европейского осетра в возрасте 1+ (длина тела 27 см, масса 125 г) при предварительной акклимации к температуре воды 21 °С было показано избирание сравнительно широкого диапазона температуры – от 8–10 до 22–24 °С (мода – 16–18 °С) [33].

В естественных условиях Северного Каспия оптимизация процессов жизнедеятельности у осетра различных возрастов отмечена при температуре 20–23 °С в летние месяцы [34]. Эти результаты, наряду с данными Г. Ф. Металлова [35] о предпочтении осетром в летний период температуры не выше 24 °С в Северном Каспии, свидетельствуют о том, что ОТР для молоди и взрослых особей осетра, очевидно, довольно близки.

На выбор ОИТ у молоди рыб существенно влияет наличие в среде корма. Даже кратковременное голодание в течение 2-х суток молоди стерляди и сибирского осетра массой 1,3–1,5 г снижает значение ОИТ у стерляди с 23,0 до 20,1 °С, у сибирского осетра – с 24,4 до 22,3 °С [10]. В то же время значение ИТ у взрослых особей белого осетра массой ~2,5 кг в кратковременных опытах практически не изменялось (с 18,4 до 18,1 °С) [11]. Молодь стерляди 7–8-месячного возраста, несмотря на низкую температуру акклимации (12 °С), в зимний сезон года выбрала зону ОИТ, равную 22,5 °С (выращена в пруду) и 19,0 °С (выращена в бассейне) [9].

Зона сублетальных значений температуры для молоди и взрослых осетровых составляет от 29 до 34–35 °С. Верхняя пороговая температура для икры несколько ниже: для белуги 20–21 °С, шипа – 22,5 °С, осетра – 27 °С и севрюги – 29–30 °С [3]. Для икры веслоноса она составляет 21–25 °С, предличинок и личинок веслоноса – 25 и 29–30 °С соответственно [12]. В справочнике по физиологии рыб [36] температура в 32 °С приводится как переносимая для личинок осетра и севрюги. У молоди сибирского, русского осетров и севрюги в возрасте от 7 до 40 суток верхний порог температуры равен 31–32,5; 33,5 и 33–34,5 °С соответственно [22, 25]. Критической в летний период года для молоди белуги является температура 30,2–31,0 °С [37], для молоди стерляди – выше 30 °С [38], что, впрочем, не приводит к летальному исходу. У двух групп молоди стерляди 7–8-месячного возраста, выбравших зону ОИТ, равную 22,5 °С (выращена в пруду) и 19,0 °С (выращена в бассейне), КТМ при скорости нагрева воды 9 °С/ч не отличался и составил 32,8 °С [21].

У молоди коротконосого осетра в возрасте от 2 до 4,5 месяцев значение КТМ (при скорости нагрева 6 °С/ч) возрастало от 33,7 до 35,1 °С по мере увеличения температуры предварительной акклимации от 19,5 до 24,1 °С [14]. При продолжении нагрева были зафиксированы и максимальные значения КТМ (прекращение движения жаберных крышек) – соответственно 34,8 и 36,1 °С, что может быть связано с исключительно высокой температурой акклимации рыб – 24,1 °С. Экстраполируя значения КТМ, мы, тем не менее, относительно безопасной для обита-

ния коротконосого осетра считаем зону температуры от 28,7 до 31,1 °С. У сеголетков зеленого осетра средней массой 58,4 г при нагреве со скоростью 18 °С/ч и акклимации к температуре воды 18 °С значение КТМ составило от 33,7 до 34,2 °С в воде разной солености [39].

Для молоди сибирского осетра и бестера повышение температуры воды до 34–35 °С приводит к гибели рыб [27]. Вместе с тем для взрослых рыб, у которых летальная температура ниже, чем у молоди (например, у осетровых в Северном Каспии), даже значения температуры 26–28 °С [35] могут стать экстремальными. Температура воды 30–31 °С, сохранявшаяся в течение нескольких дней, привела к массовой гибели производителей осетровых в рыбном хозяйстве на теплых водах [40]. Подобные случаи были отмечены в аномально жаркое лето 2010 г. по всей Европейской части России во многих рыбоводных хозяйствах, которые оказались ни технически, ни информационно не подготовлены к такой ситуации.

Очевидно, что приведенные данные не исчерпывают всей имеющейся в настоящее время информации. Поиск, систематизация и анализ характеристик температурного оптимума роста, ОИТ и ВЛТ, отражающих границу жизнедеятельности рыб, несомненно, должны быть продолжены. Тем не менее уже имеющаяся информация позволяет сделать некоторые выводы. В таблице приведены температурные характеристики для трех из 13 видов осетровых, а также для других видов рыб, представителей семейств: карповые Cyprinidae – сазан (обыкновенный карп *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758); окуневые Percidae – речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758; сиговые Coregonidae – пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789); лососевые Salmonidae – радужная форель *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792).

Сравнительный анализ показал, что для всех видов рыб, и теплолюбивых, и холодолюбивых, значения ОТР и ОИТ, отражающие эколого-физиологический оптимум жизнедеятельности, практически совпадают. Ранее высокая корреляция между этими показателями была отмечена для 49-ти видов разных видов рыб [16], а также для 13-ти пресноводных видов рыб, обитающих в Европейской части России [19, 20]. Зоной эколого-физиологического оптимума для осетровых видов вполне уверенно можно признать диапазон температуры от 18 до 26 °С.

Характеристики температурного оптимума роста, окончательно избираемой температуры и верхней летальной температуры у некоторых видов пресноводных рыб

Вид	ОТР, °С	ОИТ, °С	ВЛТ, °С	Источник
Сазан (каrp)	29,0–30,0	29,0–30,0	39,5	[19, 20]
Плотва	26,0–27,0	26,0	35,5–37,0	[19, 20]
Речной окунь	25,7	26,0	35,0–36,0	[19, 20]
Русский осетр	20,0–25,0	23,8	33,5	[8, 22, 25, 28]
Сибирский осетр	20,0–25,0	20,8–22,7	31,0–35,0	[9, 19, 20, 22, 23, 25–27]
Стерлядь	24,0	22,5–23,6	32,8	[10, 21, 24, 28, 32, 38]
Пелядь	8,0–18,0	17,0	30,0–32,0	[19, 20]
Радужная форель	16,0–17,0	15,5	29,0–30,0	[19, 20]

Примечание. Данные по ВЛТ у осетровых видов получены методом КТМ, для остальных видов – методом ХЛМ.

Разница значений ОИТ и ВЛТ составляет ~10 °С у карповых и окуневых видов, столько же у осетровых, однако она несколько больше у холодолюбивых видов рыб. Высокая корреляция отмечена и между показателями ОИТ и ВЛТ [16, 19, 20]. Следует учесть, что значения ВЛТ, полученные при помощи разных методов – КТМ при средней скорости нагрева воды и ХЛМ – при низкой скорости нагрева, в принципе отражают верхнюю температурную границу жизнедеятельности рыб и зону их эколого-физиологического пессимума. Отметим, что значения КТМ в случае акклимации рыб к температуре 20–25 °С для теплолюбивых видов и 10–15 °С для холодолюбивых, как правило, на несколько градусов ниже, чем значения ХЛМ, которые являются максимальной предельной летальной температурой для рыб. Зоной эколого-физиологического пессимума и, следовательно, возможной верхней границей существования для осетровых видов на первом и втором году жизни можно признать диапазон температуры от 31 до 35 °С. Тем не менее температура воды выше 28 °С для молоди и 25–26 °С для взрослых рыб является уже критической [35, 40]. Очевидно, что для осетровых рыб в возрасте 2+ и выше, как и для остальных тепло- и холодолюбивых видов, значения ОТР, ОИТ и ВЛТ будут несколько ниже. Судя по приведенным данным, осетровые виды занимают иную термальную нишу по сравнению с рыбами других семейств [19, 20, 41].

Заключение

Таким образом, сравнительный анализ результатов экспериментов и данных литературы показал, что оптимальная температура роста, окончательно избираемая температура и верхняя летальная температура у осетровых несколько ниже в сравнении с теплолюбивыми и эвритермными карповыми и окуневыми видами, но выше, чем у холодолюбивых stenothermных лососевых и сиговых рыб.

Осетровые виды могут быть важным модельным объектом при изучении термоадаптаций, в первую очередь потому, что их термальная ниша в диапазоне температуры жизнедеятельности не совпадает с термальными нишами многих других пресноводных видов рыб. Изучение температурных адаптаций осетровых видов рыб, в первую очередь температурного оптимума и верхних температурных границ жизнедеятельности, исключительно важно для нужд аквакультуры, а также для решения вопросов и естественного, и искусственного воспроизводства осетровых стад.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рубан Г. И. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология) / Г. И. Рубан. М.: Геос, 1999. 236 с.
2. Ходоревская Р. П. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна / Р. П. Ходоревская, Г. И. Рубан, Д. С. Павлов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. 242 с.
3. Никольская Н. Г. Сравнительный анализ действия постоянных температур на эмбриональное развитие разных видов осетровых / Н. Г. Никольская, Л. А. Сытина // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 1 (108). С. 101–116.
4. Gisbert E. Advances in the larval rearing of Siberian sturgeon / E. Gisbert, P. Williot // J. Fish Biology. 2002. Vol. 60, no. 5. P. 1071–1092.
5. Справочные материалы по росту рыб: Осетровые рыбы / сост.: С. В. Горсткий, А. А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 74 с.
6. Дзян Яо Цин. Изменения предпочитаемых температур у некоторых видов осетровых рыб при разном уровне пищевого насыщения / Дзян Яо Цин // Науч. сообщ. Ин-та физиол. АН СССР. 1959. Вып. 1. С. 125–127.
7. Касимов Р. Ю. Изменение отношения к свету и температуре у некоторых видов курунских осетровых в раннем онтогенезе / Р. Ю. Касимов // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65–68.
8. Константинов А. С. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле / А. С. Константинов, В. В. Зданович // Вестн. Моск. гос. ун-та. 1993. Сер. 16, Биология. № 1. С. 32–38.
9. Голованов В. К. Термопреферендум сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt / В. К. Голованов, И. Г. Гречанов, А. С. Маврин, В. М. Обухова // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. С. 136–138.
10. Zdanovich V. V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level / V. V. Zdanovich // J. Ichthyology. 2006. Vol. 46, suppl. 2. P. 188–193.
11. Gräns A. Effects of feeding on thermoregulatory behaviours and gut blood flow in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) using biotelemetry in combination with standard techniques / A. Gräns, C. Olsson, K. Pitsillides, N. E. Nelson, J. J. Cech, M. Axelsson // J. Exp. Biology. 2010. Vol. 213, no. 18. P. 3198–3206.
12. Бреденко М. В. Реакции зародышей веслоноса на экстремальное температурное воздействие / М. В. Бреденко // Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. 2-й Междунар. симп. (октябрь, 4–7, 1999, Адлер, Россия): материалы докл. Краснодар, 1999. С. 18–19.
13. Мельченков Е. А. Биологические основы разведения и выращивания веслоноса *Polyodon spathula* (Walbaum) / Е. А. Мельченков // Избр. тр. ВНИИПРХ: в 4 т. Кн. 1. Т. I–II. Дмитров: Изд. дом «Север Подмосковья», 2002. С. 107–119.
14. Ziegeweid J. R. Thermal maxima for shortnose sturgeon acclimated to different temperatures / J. R. Ziegeweid, C. A. Jennings, D. L. Peterson // Env. Biol. Fish. 2008. Vol. 82, no. 3. P. 299–307.
15. Алабастер Дж. Критерии качества воды для пресноводных рыб / Дж. Алабастер, Р. Ллойд. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1984. 384 с.
16. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature / M. Jobling // J. Fish. Biol. 1981. Vol. 19, no. 4. P. 439–455.
17. Cherry D. S. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies / D. S. Cherry, J. Jr. Cairns // Water Res. 1982. Vol. 16, no. 3. P. 263–301.
18. Beitinger T. L. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature / T. L. Beitinger, W. A. Bennet, R. W. McCauley // Env. Biol. Fish. 2000. Vol. 58, no. 3. P. 237–275.
19. Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб / В. К. Голованов. М.: Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.
20. Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях / В. К. Голованов // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 3. С. 286–314.

21. Голованов В. К. Термоизбирание и термоустойчивость молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L., выращенной в различных условиях / В. К. Голованов, Ю. В. Герасимов, Д. С. Капшай, О. Л. Васюра // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2014. № 1. С. 62–68.
22. Константинов А. С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб / А. С. Константинов // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 1. С. 55–63.
23. Зданович В. В. Переменный терморегим как фактор оптимизации биотехнологии выращивания молоди рыб / В. В. Зданович, В. Я. Пушкарь // Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. 2-й Международный симп. (октябрь, 4–7, 1999, Адлер, Россия): материалы докл. Краснодар, 1999. С. 37–38.
24. Константинов А. С. Рост и энергетика молоди стерляди *Acipenser ruthenus* в оптимальном стационарном терморегиме и в термоградиентном пространстве в зависимости от накормленности / А. С. Константинов, В. В. Зданович, В. Я. Пушкарь, В. В. Речинский, Т. Н. Костоева // Вопр. ихтиологии. 2005. Т.45, № 6. С. 831–836.
25. Константинов А. С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди севрюги *Acipenser stellatus* Pallas / А. С. Константинов, А. М. Шолохов // Вестн. Моск. гос. ун-та. 1993. Сер. 16, Биология. № 2. С. 43–47.
26. Стеффенс В. Индустриальные методы выращивания рыбы / В. Стеффенс. М.: Агропромиздат, 1985. 384 с.
27. Корнеев А. Н. Биологические основы индустриального рыбоводства на базе теплых вод энергетических объектов / А. Н. Корнеев // Избр. тр. ВНИИПРХ: в 4 т. Кн. 2. Т. III–IV. Дмитров: Изд. дом «Север Подмосковья», 2002. С. 127–132.
28. Гершанович А. Д. Экология и физиология молоди осетровых / А. Д. Гершанович, В. А. Пегасов, М. И. Шатуновский. М.: Агропромиздат, 1987. 215 с.
29. Карпенман К. М. Effect of temperature on growth, condition, and survival of juvenile shovelnose sturgeon / К. М. Карпенман, W. C. Fraser, M. Toner, J. Dean, M. A. H. Webb // Trans. Amer. Fish. Soc. 2009. Vol. 138, no. 4. P. 927–937.
30. Матишов Г. Г. Практическая аквакультура: разработки ЮНЦ РАН и ММБИ КНЦ РАН / Г. Г. Матишов, Е. Н. Пономарёва, Н. Г. Журавлева, В. А. Григорьев, В. А. Лужняк. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2011. 284 с.
31. Ping Zh. Biology and aquaculture of Amur sturgeon in China / Zh. Ping, B. Kynard, Zh. Longzhen, Zh. Tao, Zh. Zheng // 4-th Int. Symp. On sturgeon (poster papers). Oshosh, USA. P. 110.
32. Смирнов А. К. Избираемая температура молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. / А. К. Смирнов // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: материалы XXVIII Междунар. конф. (5–8 октября 2009 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 511–514.
33. Staaks G. Experimental studies on thermal behaviour and diurnal activity rhythms of juvenile European sturgeon (*Acipenser sturio*) / G. Staaks, F. Kirschbaum, P. Willott // J. Appl. Ichthyol. 1999. Vol. 15, no. 4–5. P. 243–247.
34. Шелухин Г. К. Физиологическая характеристика осетровых в связи с особенностями их летнего распределения в Северном Каспии / Г. К. Шелухин // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. С. 206–208.
35. Металлов Г. Ф. Эколого-физиологический подход в обосновании распределения осетра в Северном Каспии / Г. Ф. Металлов // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. С. 78–80.
36. Яржомбек А. А. Справочник по физиологии рыб / А. А. Яржомбек, В. В. Лиманский, Т. В. Щербина, Е. Н. Бекина, П. В. Лысенко. М.: Агропромиздат, 1986. 192 с.
37. Еловенко В. Н. Выращивание осетровых в непроточных, крупных производственных водоемах / В. Н. Еловенко // Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России: материалы совещ. (Ростов-на-Дону, август 1996 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 1996. С. 96–100.
38. Суховерхов Ф. М. Особенности выращивания и зимнего содержания стерляди в прудах / Ф. М. Суховерхов, В. М. Королева, А. С. Писаренкова // Избр. тр. ВНИИПРХ: в 4 т. Кн. 1. Т. I–II. Дмитров: Изд. дом «Север Подмосковья», 2002. С. 41–48.
39. Sardella B. A. The acute temperature tolerance of green sturgeon (*Acipenser medirostris*) and the effect of environmental salinity / B. A. Sardella, E. Sanmarti, D. Kültz // J. Exp. Zoology. 2008. Vol. 309, no. 8. P. 477–483.
40. Голованов В. К. Воздействие термального загрязнения водохранилищ Верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы / В. К. Голованов, А. К. Смирнов, А. М. Болдаков // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во «ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 59–81.
41. Голованов В. К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб / В. К. Голованов // Поведение и распределение рыб: докл. 2-го Всерос. совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996. С. 16–40.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Голованов Владимир Константинович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской Академии наук; г-р биол. наук, старший научный сотрудник; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии рыб; vkgolovan@mail.ru.

Голованова Ирина Леонидовна – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской Академии наук; г-р биол. наук, старший научный сотрудник; главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб; golovanova5353@mail.ru.



V. K. Golovanov, I. L. Golovanova

TEMPERATURE OPTIMUM
AND UPPER TEMPERATURE LIMIT
OF STURGEONS VITAL ACTIVITY

Abstract. Based on the experimental results and the data of literature, the temperature optimum and upper temperature limits of the life cycle of 13 sturgeon species and some of their hybrids were analyzed. The optimal temperature characteristics of growth, finally selected and upper lethal temperature of sturgeons, were shown. The methods of determining the optimum temperature of growth and development, the final thermal preferendum, critical thermal maximum and chronic lethal maximum were used. The growth optimum temperature, finally selected temperature and upper lethal temperature of the sturgeon is slightly lower compared with thermophilic and eurythermic carp and percid species, but higher than that of cold-stenothermal salmon and whitefish. The zone of ecological and physiological optimum of sturgeon species (fingerlings and yearlings) is in the range of 18 to 26 °C, the upper temperature limit of life – in the range of 31–35 °C. The resulting information can be used in aquaculture for the purposes of artificial and natural reproduction, while assessing the potential of sturgeons, optimization of their growth, development and reproduction.

Key words: fish, sturgeon, optimal temperature of growth, finally selected temperature, upper lethal temperature, critical thermal maximum, chronic lethal maximum, ecological and physiological optimum, forecast, expert evaluation.

REFERENCES

1. Ruban G. I. *Sibirskii osetr Acipenser baerii Brandt (struktura vida i ekologiya)* [Siberian sturgeon *Acipenser baerii* Brandt (structure of the species and ecology)]. Moscow, Geos Publ., 1999. 236 p.
2. Khodorevskaya R. P., Ruban G. I., Pavlov D. S. *Povedenie, migratsii, raspredelenie i zapasy osetrovyykh ryb Volgo-Kaspiiskogo basseina* [Behavior, migration, distribution and stocks of sturgeon in the Volga-Caspian basin]. Moscow, Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2007. 242 p.
3. Nikol'skaya N. G., Sytina L. A. *Sravnitel'nyi analiz deistviya postoiannykh temperatur na embrional'noe razvitiye raznykh vidov osetrovyykh* [Comparative analysis of the effect of the constant temperature on the embryo development of the different sturgeon species]. *Voprosy ikhtiologii*, 1978, vol. 18, iss. 1 (108), pp. 101–116.
4. Gisbert E., Williot P. Advances in the larval rearing of Siberian sturgeon. *J. Fish Biology*, 2002, vol. 60, no. 5, pp. 1071–1092.
5. *Spravochnye materialy po rostu ryb: Osetrovye ryby* [Reference on fish growth: Sturgeon]. Sostaviteli: S. V. Gorstkin, A. A. Iarzhombek. Moscow, Izd-vo VNIRO, 2003. 74 p.
6. Dzian Iao Tsin. *Izmeneniya predpochitaemykh temperatur u nekotorykh vidov osetrovyykh ryb pri raznom urovne pishchevogo nasyshcheniya* [Changes in preferable temperatures of some sturgeon fishes at different level of food saturation]. *Nauchnye soobshchestva Instituta fiziologii AN SSSR*, 1959, iss. 1, pp. 125–127.
7. Kasimov R. Iu. *Izmeneniye otnosheniya k svetu i temperaturu u nekotorykh vidov kurinskikh osetrovyykh v rannem ontogeneze* [Change of the attitude to light and temperature of some sturgeon fish at the early ontogenesis]. *Osetrovoe khoziaistvo v vodoemakh SSSR*. Moscow, Izd-vo AN SSSR, 1963. P. 65–68.
8. Konstantinov A. S., Zdanovich V. V. *Nekotorye kharakteristiki povedeniya molodi ryb v termogradientnom pole* [Some characteristics of juvenile behavior within the thermogradient range]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya*, 1993, no. 1, pp. 32–38.

9. Golovanov V. K., Grechanov I. G., Mavrin A. S., Obukhova V. M. Termopreferendum sibirskogo osetra *Acipenser baeri* Brandt [Thermopreferences of Siberian sturgeon *Acipenser baerii* Brandt]. *Tezisy докладov Mezhdunarodnoi konferentsii «Osetrovye na rubezhe XXI veka»*. Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2000. P. 136–138.
10. Zdanovich V. V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // *J. Ichthyology*, 2006, vol. 46, suppl. 2, pp. 188–193.
11. Gräns A., Olsson C., Pitsillides K., Nelson N. E., Cech J. J., Axelsson M. Effects of feeding on thermoregulatory behaviours and gut blood flow in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) using biotelemetry in combination with standard techniques. *J. Experiment. Biology*, 2010, vol. 213, no. 18, pp. 3198–3206.
12. Bredenko M. V. Reaktsii zarodyshei veslonosa na ekstremal'noe temperaturnoe vozdeistvie [Responses of embryos to extreme temperature effect]. *Resursosberegaiushchie tekhnologii v akvakul'ture. 2-i Mezhdunarodnyi simpozium (oktiabr', 4–7, 1999. Adler, Rossiia). Materialy докладov*. Krasnodar, 1999. P. 18–19.
13. Mel'chenkov E. A. Biologicheskie osnovy razvedeniia i vyrashchivaniia veslonosa *Polyodon spathula* (Walbaum) [Biological bases of breeding and growing of *Polyodon spathula* (Walbaum)]. *Izbrannye trudy VNIIPRKh. V 4 t. Kn. 1. Vol. I–II. Dmitrov, Izdatel'skii dom «Sever Podmoskov'ia»*, 2002. P. 107–119.
14. Ziegeweid J. R., Jennings C. A., Peterson D. L. Thermal maxima for shortnose sturgeon acclimated to different temperatures. *Env. Biol. Fish.*, 2008, vol. 82, no. 3, pp. 299–307.
15. Alabaster Dzh., Lloid R. *Kriterii kachestva vody dlia presnovodnykh ryb* [Criteria of the water quality for freshwater fish]. Moscow, Legkaia i pishchevaia promyshlennost' Publ., 1984. 344 p.
16. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature. *J. Fish. Biol.*, 1981, vol. 19, no. 4, pp. 439–455.
17. Cherry D. S., Cairns J. Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies. *Water Res.*, 1982, vol. 16, no. 3, pp. 263–301.
18. Beitinger T. L., Bennet W. A., McCauley R. W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Env. Biol. Fish.*, 2000, vol. 58, no. 3, pp. 237–275.
19. Golovanov V. K. *Temperaturnye kriterii zhiznedeiatel'nosti presnovodnykh ryb* [Temperature criteria of freshwater fish life activity]. Moscow, Poligraf-Plius Publ., 2013. 300 p.
20. Golovanov V. K. Ekologo-fiziologicheskie zakonomernosti raspredeleniia i povedeniia presnovodnykh ryb v termogradientnykh usloviakh [Ecological and physiological dependencies of distribution and behavior of freshwater fish in thermogradient conditions]. *Voprosy ikhtiologii*, 2013, vol. 53, no. 3, pp. 286–314.
21. Golovanov V. K., Gerasimov Iu. V., Kapshai D. S., Vasiura O. L. Termoizbiranie i termoustoichivost' molodi sterliadi *Acipenser ruthenus* L., vyrashchennoi v razlichnykh usloviakh [Thermogradiance and thermostability of starlet juvenile *Acipenser ruthenus* L., grown in different conditions]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2014, no. 1, pp. 62–68.
22. Konstantinov A. S. Vliianie kolebanii temperatury na rost, energetiku i fiziologicheskoe sostoianie molodi ryb [Influence of changes in temperature on the growth, life activity and physiological state of fish juvenile]. *Izvestiia Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaiia*, 1993, no. 1, pp. 55–63.
23. Zdanovich V. V., Pushkar' V. Ia. Peremennyi termorezhim kak faktor optimizatsii biotekhnologii vyrashchivaniia molodi ryb [Variable thermomode as a factor of optimization of biotechnology of breeding fish juvenile]. *Resursosberegaiushchie tekhnologii v akvakul'ture. 2-i Mezhdunarodnyi simpozium (oktiabr', 4–7, 1999. Adler, Rossiia). Materialy докладov*. Krasnodar, 1999. P. 37–38.
24. Konstantinov A. S., Zdanovich V. V., Pushkar' V. Ia., Rechinskii V. V., Kostoeva T. N. Rost i energetika molodi sterliadi *Acipenser ruthenus* v optimal'nom stacionarnom termorezhime i v termogradientnom prostranstve v zavisimosti ot nakormlenosti [Growth and energy of juvenile of sterlet *Acipenser ruthenus* at optimal stationary thermomode and while swimming in thermogradient area depending on fish saturation]. *Voprosy ikhtiologii*, 2005, vol. 45, no. 6, pp. 831–836.
25. Konstantinov A. S., Sholokhov A. M. Vliianie kolebanii temperatury na rost, energetiku i fiziologicheskoe sostoianie molodi sevriugi *Acipenser stellatus* Pallas [Influence of temperature fluctuations on growth, energetics and physiological state of sterlet juvenile *Acipenser stellatus* Pallas]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya*, 1993, no. 2, pp. 43–47.
26. Steffens V. *Industrial'nye metody vyrashchivaniia ryby* [Industrial methods of fish breeding]. Moscow, Agropromizdat, 1985. 384 p.
27. Korneev A. N. Biologicheskie osnovy industrial'nogo rybovodstva na baze teplykh vod energeticheskikh ob'ektov [Biological bases of industrial fishery on the basis of warm waters of power engineering entities]. *Izbrannye trudy VNIIPRKh. V 4 t. Kn. 2. Vol. III–IV. Dmitrov, Izdatel'skii dom «Sever Podmoskov'ia»*, 2002. P. 127–132.
28. Gershanovich A. D., Pegasov V. A., Shatunovskii M. I. *Ekologiya i fiziologiya molodi osetrovnykh* [Ecology and physiology of sturgeon juvenile]. Moscow, Agropromizdat, 1987. 215 p.
29. Kappenman K. M., Fraser W. C., Toner M., Dean J., Webb. M. A. H. Effect of temperature on growth, condition, and survival of juvenile shovelnose sturgeon. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2009, vol. 138, no. 4, pp. 927–937.
30. Matishov G. G., Ponomareva E. N., Zhuravleva N. G., Grigor'ev V. A., Luzhniak V. A. *Prakticheskaiia akvakul'tura: razrabotki IuNTs RAN i MMBI KNTs RAN* [Practical aquaculture: researches of YSC of the Russian Academy of Sciences and MMBI Kola Scientific Center of Russian Academy of Sciences]. Rostov-on-Don, Izd-vo IuNTs RAN, 2011. 284 p.

31. Ping Zh., Kynard B., Longzhen Zh., Tao Zh., Zheng Zh. *Biology and aquaculture of Amur sturgeon in China. 4-th Int. Symp. On sturgeon (poster papers)*. Oshosh, USA. P. 110.
32. Smirnov A. K. Izbiraemaia temperatura molodi sterliadi *Acipenser ruthenus* L. [Selected temperature of sterlet juvenile]. *Biologicheskie resursy Belogo moria i vnutrennikh vodoemov Evropeiskogo Severa. Materialy XXVIII Mezhdunarodnoi konferentsii (5–8 oktiabria 2009 g., g. Petrozavodsk, Respublika Kareliia, Rossiia)*. Petrozavodsk, KarNTs RAN, 2009, pp. 511–514.
33. Staaks G., Kirschbaum F., Williot P. Experimental studies on thermal behaviour and diurnal activity rhythms of juvenile European sturgeon (*Acipenser sturio*). *J. Appl. Ichthyol.*, 1999, vol. 15, no. 4–5, pp. 243–247.
34. Shelukhin G. K. Fiziologicheskaia kharakteristika osetrovyykh v sviazi s osobennostiami ikh letnego raspredeleniia v Severnom Kaspii [Physiological characteristics of sturgeon with relation to the peculiarities of their summer distribution in the Northern Caspian]. *Tezisy докладov Mezhdunarodnoi konferentsii «Osetrovye na rubezhe XXI veka»*. Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2000. P. 206–208.
35. Metallov G. F. Ekologo-fiziologicheskii podkhod v obosnovanii raspredeleniia osetra v Severnom Kaspii [Ecological and physiological approach to the explanation of sturgeon distribution in the Northern Caspian]. *Tezisy докладov Mezhdunarodnoi konferentsii «Osetrovye na rubezhe XXI veka»*. Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2000. P. 78–80.
36. Iarzhombek A. A., Limanskii V. V., Shcherbina T. V., Bekina E. N., Lysenko P. V. *Spravochnik po fiziologii ryb* [Reference of fish physiology]. Moscow, Agropromizdat, 1986. 192 p.
37. Elovenko V. N. Vyrashchivanie osetrovyykh v neprotochnykh, krupnykh proizvodstvennykh vodoemakh [Sturgeon breeding in large standing commercial water basins]. *Sostoianie i perspektivy nauchno-prakticheskikh razrabotok v oblasti marikul'tury Rossii. Materialy soveshchaniia (Rostov-na-Donu, avgust 1996 g.)*. Moscow, Izd-vo VNIRO, 1996. P. 96–100.
38. Sukhoverkhov F. M., Koroleva V. M., Pisarenkova A. S. Osobennosti vyrashchivaniia i zimnego soderzhanii sterliadi v prudakh [Peculiarities of breeding and winter stocking of sterlet in ponds]. *Izbrannye trudy VNIIPRKh. V 4 t. Kn. 1. Vol. I–II*. Dmitrov, Izdatel'skii dom «Sever Podmoskov'ia», 2002. P. 41–48.
39. Sardella B. A., Sanmarti E., Kültz D. The acute temperature tolerance of green sturgeon (*Acipenser mediodistis*) and the effect of environmental salinity. *J. Exp. Zoology*, 2008, vol. 309, no. 8, pp. 477–483.
40. Golovanov V. K., Smirnov A. K., Boldakov A. M. Vozdeistvie termal'nogo zagriazneniia vodokhranilishch Verkhnei Volgi na rybnoe naselenie: sovremennoe sostoianie i perspektivy [Influence of thermal pollution of water reservoirs in the Upper Volga on the fish population: present state and prospects]. *Aktual'nye problemy ratsional'nogo ispol'zovaniia biol. resursov vodokhranilishch*. Rybinsk, Izd-vo «OAO «Rybinskii Dom pečati», 2005. P. 59–81.
41. Golovanov V. K. Ekologo-fiziologicheskie aspekty termoregulatsionnogo povedeniia presnovodnykh ryb [Ecological and physiological aspects of thermal regulatory behavior of freshwater fishes]. *Povedenie i raspredelenie ryb. Doklady 2-go Vserossiiskogo soveshchaniia «Povedenie ryb»*. Borok, 1996. P. 16–40.

The article submitted to the editors 8.05.2015

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Golovanov Vladimir Konstantinovich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Institute of Biology of Inland Waters named after I. D. Papanin, Russian Academy of Sciences; Doctor of Biology, Senior Researcher; Leading Research Scientist of the Laboratory of Fish Ecology; vkgolovan@mail.ru.

Golovanova Irina Leonidovna – Russia, 152742, Yaroslavl Region, Borok; Institute of Biology of Inland Waters named after I. D. Papanin, Russian Academy of Sciences; Doctor of Biology, Senior Researcher; Leading Research Scientist of the Laboratory of Fish Ecology; golovanova5353@mail.ru.

