

УДК 597.553.2.591.134.2

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ЭНЕРГЕТИКИ МОЛОДИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *PARASALMO (ONCORHYNCHUS) MYKISS* ПРИ ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ И ЕЁ КРАТКОВРЕМЕННЫХ ПЕРИОДИЧЕСКИХ ОТКЛОНЕНИЯХ В ВЕРХнюю СУБОПТИМАЛЬную ЗОНУ

© 2011 г. В. В. Зданович*, В. Я. Пушкарь*, М. З. Келехсаев**

* *Московский государственный университет*

** *Российский государственный аграрный университет – РГАУ, Москва*

E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.2010 г.

Показано, что кратковременные периодические колебания температуры в пределах верхней субоптимальной для роста молоди радужной форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* температурной зоны оказывают благоприятное влияние на рост и энергетику рыб. В переменном температурном режиме наблюдается повышение темпа роста, улучшение энергетических и продукционных показателей молоди форели по сравнению с оптимальным для роста постоянным терморежимом. Повышается эффективность конвертирования пищи, снижается расход кислорода на прирост единицы массы тела. Оптимизация жизнедеятельности и энергетики радужной форели, наблюдаемые в переменных температурных условиях, указывает на необходимость дальнейшего обсуждения и уточнения понятия экологического оптимума относительно температурного фактора для рыб и других пойкилотермных гидробионтов.

Ключевые слова: радужная форель, постоянная температура, кратковременные колебания температуры, рост, интенсивность дыхания, эффективность конвертирования пищи.

Радужная форель, или микижа *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*, широко распространена в водах Америки от Аляски до Калифорнии. В Азии обитает главным образом в водоёмах Камчатки, единично встречается в водоёмах материкового побережья Охотского моря, в Амурском лимане и на Командорских о-вах. В Северной Америке описаны подвиды и географические формы, различающиеся по внешнему виду, районам обитания, экологическим особенностям. Как наиболее эвритермный представитель среди лососевых рыб радужная форель в результате ширококомасштабного расселения завезена на все континенты и стала в аквакультуре одним из наиболее популярных объектов полноциклического культивирования. Форель также широко используется как модельный объект в различных эколого-физиологических исследованиях (Боровик, 1969; MacCrimmon, 1971; Канидьев, 1984; Павлов, 1989; Gall, Crandell, 1992; Павлов и др., 2001).

В пределах зоны температурной толерантности при условии наличия достаточного количества пищи и нормального содержания кислорода в воде форель хорошо растёт при 14–19°C. Повышение температуры до 22–23°C вызывает некоторое снижение темпа её роста, а при 24–25°C отмечается уменьшение интенсивности питания и

резкое падение скорости роста. Граница верхней летальной температуры 25–26°C (Hokanson et al., 1977; Голованов, Валтонен, 2000; Myrick, Cech, 2000; Spina, 2007). В некоторых реках в летнее время при наличии холодноводных рефугий форель встречается при температуре свыше 28°C (Кауа et al., 1977). При насыщающем рационе статичным температурным оптимумом для роста резидентной молоди радужной форели является 17°C (Hokanson et al., 1977; Wurtsbaugh, Davis, 1977; Jobling, 1981), тогда как у анадромной молоди – 19°C (Myrick, Cech, 2005). В зависимости от температуры акклимации (6–24°C) предпочитаемые значения температуры у радужной форели варьируют от 11.6 до 22.0°C (Cherry et al., 1975).

Несмотря на довольно большое число работ по исследованию влияния температуры на рост и метаболизм лососевых рыб, в частности радужной форели, один из аспектов – влияние на рыб колебаний температуры в пределах верхней субоптимальной температурной зоны – остаётся неясным. В летнее время температурный режим форелевых рек и озёр в течение суток может в значительной степени варьировать, а температура воды достигать субоптимальных и даже летальных для рыб значений (Finlay et al., 2001; Caissie, 2006). Так, в реках юго-западной части штата Ай-

дахо, где обитает *O. mykiss gairdneri*, суточные перепады температуры составляют 3.6–7.8°C, а температура воды достигает 22–26°C (Zoellick, 2004). В реках южной Калифорнии в июле температура воды в течение суток варьирует от 19.0 до 26.5°C (Spina, 2007). В горных реках западной части США суточные перепады температуры достигают 10–13°C, а максимальная дневная температура воды – 24–27°C (Johnstone, Rahel, 2003). При достижении в реках субоптимального уровня температуры форель начинает перемещаться на участки, где температура воды ниже (холодноводные притоки, глубокие ямы, выход родниковых вод) и приближается к оптимальному для рыб уровню (Ebersole et al., 2001; Tate et al., 2007). Значительным суточным перепадам температуры молодь форели может подвергаться на нерестилищах (Кузищин и др., 2002), а также при перемещении в температурно стратифицированных садках и прудах при выращивании (Бугров и др., 1987).

Цель настоящего исследования – выяснение особенностей роста, энергетики и продукционных показателей молоди радужной форели при постоянной температуре, а также при кратковременных периодических колебаниях температуры в пределах верхней субоптимальной части зоны температурной толерантности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Молодь радужной форели массой 0.3–7.6 г была получена из лаборатории Всероссийского НИИ прудового рыбного хозяйства (пос. Рыбное, Московская обл.). До начала опытов рыб содержали в аквариальных условиях при температуре 15–16°C и 100%-ном насыщении воды кислородом. До начала опытов и в течение них рыб кормили живым мотыльём. Суточный рацион (30% массы тела) приближался к насыщающему. Корм рыбам давали два раза в сутки (утром и вечером), такая частота кормления является оптимальной для роста форели при постоянной температуре и насыщающем рационе (Grayton, Beamish, 1977). Все опыты проводили в двух повторностях в аквариумах объёмом 20 л.

В первом опыте с целью выяснения статичного температурного оптимума роста у молоди радужной форели разной массы исследовали скорость её роста при постоянных значениях температуры – 15, 17, 19 и 21°C. В аквариумы сажали по 10 экз. массой от 0.3 до 2.8 г и по 5 экз. средней массой 7.6 г; их выращивали в течение 12 сут. Во втором опыте (продолжительность 13 сут.) выясняли границы верхней субоптимальной температурной зоны. Молодь форели средней массой 6.3 г (по 4 экз. в каждом аквариуме) выращивали при постоянных значениях температуры – 17, 19, 21 и 23°C. Рыб индивидуально метили путём разной комбинации надрезания плавников. В конце опыта оце-

нивали скорость роста, энергетические и продукционные показатели форели. В третьем опыте (длительность 13 сут.) в сравнительном плане исследовали эти показатели у особей средней массой 8.05–10.0 г при постоянных (17, 19 и 21°C) и переменных (17 ± 2 и 19 ± 2 °C) терморегимах. В каждый аквариум сажали по четыре индивидуально меченные рыбы.

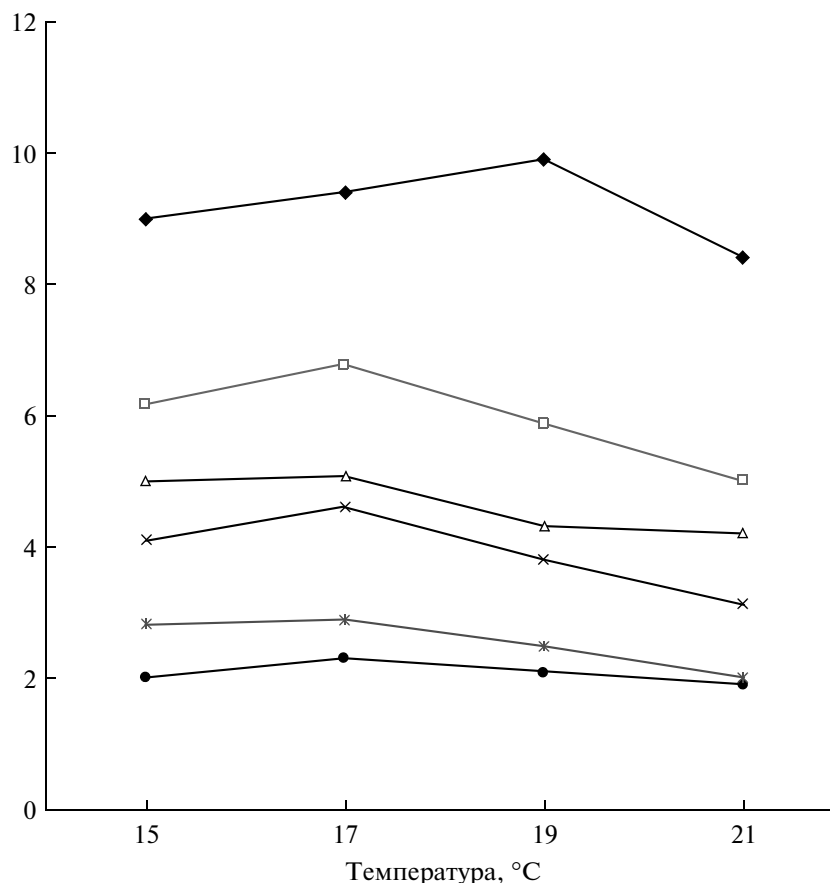
Постоянную температуру воды в аквариумах поддерживали при помощи терморегуляторов с точностью ± 0.5 °C. Синусоидальные колебания температуры (переменные терморегимы) осуществлялись в автоматическом режиме с периодом 3 ч. Содержание кислорода в воде поддерживалось на уровне 90–95% насыщения за счёт принудительной аэрации. Ежедневно треть объёма воды в каждом аквариуме заменяли свежей той же температурой.

В начале и конце опытов рыб взвешивали с точностью 0.01 г. Для каждой рыбы оценивали среднесуточный прирост массы тела, удельную скорость роста массы по формуле: $C = (\ln W_2 - \ln W_1) / t \times 100\%$, где W_1 и W_2 – масса рыбы в начале и конце опыта, г; t – длительность опыта, сут. Для оценки эффективности использования пищи на рост рассчитывали кормовой коэффициент как отношение массы потреблённого за опыт корма к приросту массы рыбы. Скорость продуцирования рыб оценивали по суточному P/B-коэффициенту (отношение прироста массы рыб к средней массе за время опыта). Интенсивность дыхания молоди радужной форели в разных температурных условиях измеряли методом прерванного потока (Кляшторин, Саликзянов, 1979) при помощи оксиметра (Oxi330i) с точностью 0.01 мг O₂/л. Оценивали также величину расхода кислорода на прирост 1 г массы тела форели.

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программы Статистика 5 с использованием критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рисунке приведены результаты опыта по исследованию влияния постоянной температуры на скорость роста молоди радужной форели массой от 0.3 до 7.6 г. Видно, что наибольшая скорость роста молоди форели массой 0.3 г наблюдается при 19°C, у рыб массой от 1.0 до 7.6 г – при 17°C. Полученные данные указывают, что при насыщающем рационе оптимальной температурой для роста молоди радужной форели массой 1.0–7.6 г является 17°C. В дальнейших опытах это значение температуры принимали за стационарный температурный оптимум её роста. Результаты наших опытов хорошо согласуются с литературными данными, в которых также указывается, что статичный температурный оптимум роста молоди



Скорость роста (% в сут.) при постоянной температуре молоди радужной форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* разной массы: (◆) — 0.3, (□) — 1.0, (△) — 1.5, (×) — 2.8, (*) — 7.6, (●) — 11.0 г.

радужной форели лежит в пределах 17–18°C (Hokanson et al., 1977; Jobling, 1981; Голованов, Валтонен, 2000).

По мере увеличения массы тела наблюдается закономерное снижение скорости роста молоди форели при всех исследованных постоянных значениях температуры. С увеличением средней массы тела форели от 1.0 до 7.6 г скорость роста при 15, 17, 19 и 21°C уменьшается соответственно в 2.8, 2.9, 2.8 и 2.6 раза (в среднем в 2.8 раза). Относительно постоянное снижение темпа роста с увеличением массы тела отмечено и для других представителей лососевых рыб (Бретт, 1983).

В табл. 1 приведены экспериментальные данные о скорости роста, продукционных и энергетических показателях молоди радужной форели при постоянной температуре в диапазоне 17–23°C. Видно, что наибольшая скорость роста, лучшие энергетические, продукционные показатели, а также эффективность конвертирования пищи наблюдаются при 17°C, т.е. при статичном температурном оптимуме роста. Повышение температуры до 19 и 21°C приводит к снижению

среднесуточного прироста массы тела соответственно на 17.3 и 18.3% ($p < 0.05$), скорости роста — на 11.9 и 20.6% ($p < 0.05$) по сравнению с 17°C. Дальнейшее повышение температуры до 23°C вызывает более выраженное снижение этих показателей — соответственно на 38.0 и 39.5% ($p < 0.01$). Величина суточного Р/В-коэффициента при повышении температуры до 19, 21 и 23°C сокращается соответственно на 9.5, 19.0 и 33.7% по сравнению с 17°C. Отмечается также и снижение эффективности конвертирования пищи при температуре выше 17°C. Величина кормового коэффициента при 19, 21 и 23°C превышает таковую при 17°C соответственно в 1.1, 1.3 и 1.6 раза. Интенсивность дыхания рыб с повышением температуры до 19, 21 и 23°C закономерно возрастает относительно её уровня при 17°C (0.519 мг $O_2/г \cdot ч$) соответственно в 1.2 ($p < 0.05$), 1.3 ($p < 0.01$) и 1.4 ($p < 0.01$) раза. В результате этого увеличивается расход кислорода на прирост единицы массы тела форели — соответственно в 1.4, 1.6 и 2.1 раза.

Полученные данные указывают, что повышение температуры от 17°C до 19°C приводит к не-

Таблица 1. Скорость роста, продукционные и энергетические показатели ($M \pm m$) молоди[#] радужной форели *Parasalmo mykiss* при постоянной температуре (продолжительность опыта 13 сут.)

Показатели	Температура, °С			
	17	19	21	23
Масса, г:				
– начальная	6.29 ± 0.59	6.29 ± 0.52	6.34 ± 0.52	6.27 ± 0.61
– конечная	9.00 ± 0.55	8.68 ± 0.60	8.46 ± 0.70	7.95 ± 0.93
Среднесуточный прирост, г/сут.	0.208 ± 0.016	0.172 ± 0.019	0.170 ± 0.021*	0.129 ± 0.028*
Скорость роста массы, %/сут.	2.86 ± 0.22	2.52 ± 0.31	2.27 ± 0.23*	1.73 ± 0.22*
Суточный Р/В-коэффициент	0.0273	0.0247	0.0221	0.0181
Потребление корма за опыт, г/экз.	26.2	25.8	25.9	26.0
Кормовой коэффициент	9.6	10.7	12.2	15.5
Интенсивность дыхания, мг O ₂ /г · ч	0.519 ± 0.006	0.600 ± 0.009**	0.690 ± 0.003**	0.745 ± 0.007**
Потребление кислорода за опыт, г/экз.	1.238	1.401	1.593	1.653
Расход кислорода на прирост 1 г массы тела, г	0.458	0.626	0.721	0.986

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; [#] число рыб в опыте – 8 экз.; отличия от варианта опыта 17°С достоверны при уровне значимости: * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$.

которому снижению скорости роста, изменению продукционных и энергетических показателей у форели. На основании этого диапазон постоянных значений температуры 17–19°С можно признать верхней субоптимальной температурной зоной для молоди радужной форели. Повышение температуры с 19 до 21°С вызывает достоверные изменения ростовых, энергетических и продукционных показателей рыб относительно их значений при статичном температурном оптимуме роста. Это позволяет считать диапазон постоянной температуры 19–21°С верхней супраоптимальной температурной зоной для молоди радужной форели. Дальнейшее повышение температуры (до 23°С) приводит к ещё более выраженному ухудшению регистрируемых показателей у опытных рыб, поскольку приближается к границе верхней сублетальной температурной зоны для молоди форели.

В табл. 2 представлены данные о темпе роста, энергетических и продукционных показателях форели при постоянных (17, 19, 21°С) и переменных (17 ± 2 и 19 ± 2°С) терморегимах. В первом переменном режиме температура периодически колебалась около уровня статичного температурного оптимума роста (17°С) – от 15°С до границы верхней субоптимальной температурной зоны (19°С). Во втором – периодические колебания температуры происходили от уровня статичного температурного оптимума роста (17°С) до верхней границы супраоптимальной температурной зоны (21°С).

Результаты этого опыта, как и предыдущего, показывают, что при постоянной температуре

наилучшие регистрируемые показатели у молоди форели отмечаются при 17°С. Повышение температуры до 19 и 21°С приводит к снижению среднесуточного прироста рыб соответственно на 9.4 и 4.9%, скорости роста – на 8.0 и 10.2% ($p < 0.05$) по сравнению с 17°С. При этом интенсивность дыхания возрастает соответственно в 1.1 и 1.4 раза ($p < 0.05$), а расход кислорода на прирост единицы массы тела – в 1.2 и 1.5 раза. Величина суточного Р/В-коэффициента при повышении температуры до 21°С снижается на 9.2%, а величина кормового коэффициента возрастает в 1.1 раза по сравнению с 17°С.

Сравнение полученных результатов в переменных и постоянных терморегимах указывает на несомненное превосходство всех регистрируемых показателей у молоди радужной форели в условиях колебаний температуры, несмотря на то что при осцилляции температура достигала суб- и супраоптимальных для рыб температурных зон. В переменных терморегимах 17 ± 2 и 19 ± 2°С среднесуточный прирост массы рыб оказался соответственно в 1.4 и 1.1 ($p < 0.05$) раза, а скорость роста – в 1.4 и 1.2 ($p < 0.05$) раза выше, чем при статичном температурном оптимуме роста молоди форели. Интенсивность дыхания рыб при первом переменном терморегиме была практически такой же, а при втором – на 16.2% ($p < 0.05$) ниже, чем при статичном температурном оптимуме роста. Расход кислорода на прирост единицы массы тела рыб в переменных терморегимах был соответственно на 35.3 и 28.1% меньше, чем при 17°С.

В переменных терморегимах по сравнению с постоянными заметно улучшаются характеристики

Таблица 2. Скорость роста, продукционные и энергетические показатели ($M \pm m$) молоди[#] радужной форели *Parasalmo mykiss* при постоянной и переменной температуре (продолжительность опыта 13 сут.)

Показатели	Температура, °C				
	постоянная			переменная	
	17	19	21	17 ± 2	19 ± 2
Масса, г:					
– начальная	9.35 ± 0.48	9.45 ± 0.84	10.00 ± 0.56	8.05 ± 0.66	8.53 ± 0.70
– конечная	12.80 ± 0.80	12.57 ± 0.96	13.29 ± 1.00	12.63 ± 0.84	12.34 ± 1.08
Среднесуточный прирост, г/сут.	0.265 ± 0.031*	0.240 ± 0.022*	0.252 ± 0.037*	0.352 ± 0.029	0.292 ± 0.036
Скорость роста массы, %/сут.	2.25 ± 0.22*	2.07 ± 0.18*	2.02 ± 0.21*	3.21 ± 0.28	2.65 ± 0.25
Суточный Р/В-коэффициент	0.0239	0.0217	0.0217	0.0341	0.0280
Потребление корма за опыт, г/экз.	36.5	36.5	36.5	36.5	36.5
Кормовой коэффициент	10.5	11.6	11.1	7.9	9.6
Интенсивность дыхания, мг O ₂ /г · ч	0.513 ± 0.018*	0.570 ± 0.012*	0.680 ± 0.018**	0.522 ± 0.25	0.430 ± 0.021
Потребление кислорода за опыт, г/экз.	1.772	1.958	2.471	1.684	1.399
Расход кислорода на прирост 1 г массы тела, г	0.513	0.627	0.754	0.332	0.369

Примечание: отличия от варианта опыта с соответствующим переменным терморежимом достоверны при уровне значимости: * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$; ост. обозначения см. в табл. 1.

суточного Р/В-коэффициента и эффективности использования пищи. При терморежиме $17 \pm 2^\circ\text{C}$ величина суточного Р/В-коэффициента молоди форели в 1.4 раза выше, а кормового коэффициента в 1.3 раза ниже, чем при оптимальной для роста рыб постоянной температуре 17°C . В условиях переменного терморежима $19 \pm 2^\circ\text{C}$ величины соответствующих показателей оказались в 1.2 раза больше и в 1.1 раза меньше, чем при 17°C .

Относительно воздействия абиотических факторов среды на организм принято считать, что на функционирующий организм определённое значение оказывает экологический фактор, например температура. В зоне оптимума адаптивные механизмы отключены, энергия расходуется только на фундаментальные жизненные процессы, что обеспечивает максимальную продуктивность организма. В случае отклонения абиотического фактора от оптимального значения включаются адаптивные механизмы, работа которых сопряжена с определёнными энергетическими тратами, которые тем выше, чем в большей степени абиотический фактор отклоняется от оптимального значения (Шилов, 1997).

Длительное время влиянию термических ритмов на рост, развитие, метаболизм пойкилотермных организмов, в частности, рыб, не придавалось большого значения. При исследовании влияния температуры на различные стороны жизнедеятельности рыб использовались в большинстве случаев постоянные её значения или мгновенные перепады, часто выходящие за пределы зоны оптимальных значений. В последнее время в ряде

работ показано, что результаты исследований, которые выполнены на содержащихся при постоянной температуре рыбах, значительно отличаются от регистрируемых у животных, находящихся в условиях осцилляции температуры. При переменных терморежимах с суточным периодом колебания температуры и амплитудой, не выходящей за пределы зоны температурного оптимума вида, наблюдаются улучшение роста, энергетики, физиологического состояния разных видов рыб (Diana, 1984; Константинов, Зданович, 1986, 2003; Константинов и др., 1987, 1989, 2005; Watanabe, 1992; Зданович, 1999, 2004; Sierra et al., 1999). Отмечено, что наибольший метаболический эффект у рыб наблюдается в переменных терморежимах при более частых колебаниях температуры с амплитудой $1\text{--}3^\circ\text{C}$ (Зданович, Пушкар, 2001). В ряде исследований, где сравниваются ответы лососевых рыб при переменных и постоянных условиях температуры, показано, что циклические температурные режимы также оказывают значительное влияние на рост, метаболизм, различные физиологические процессы в организме, могут повышать устойчивость рыб к стрессовым условиям окружающей среды.

По данным Хокансона с соавторами (Hokanson et al., 1977), статичным температурным оптимумом роста для молоди форели *Salmo gairdneri* является 17°C . Повышение температуры до 19 и 21°C сопровождается недостоверным снижением скорости роста, тогда как при 22°C наблюдается её резкое падение по сравнению с 17°C . При переменном терморежиме $15 \pm 3.8^\circ\text{C}$ с суточным

циклом колебания температуры молодь форели росла быстрее, чем при статичном температурном оптимуме роста. В терморегимах 17 ± 3.8 , 19 ± 3.8 и $21 \pm 3.8^\circ\text{C}$ скорость роста форели была практически одинаковой с отмечаемой при постоянных значениях температуры 17, 19 и 21°C , которые соответствуют их среднему уровню в переменных терморегимах, несмотря на то, что при колебаниях температура достигала уровня субоптимальных ($19\text{--}21^\circ\text{C}$) и даже летальных её значений (25°C). В терморегиме $22 \pm 3.8^\circ\text{C}$ отмечалась высокая смертность экспериментальных рыб.

Скорость роста кумжи *S. trutta* в переменном терморегиме $12.5 \pm 4.6^\circ\text{C}$ с суточным циклом колебания при насыщающем рационе оказалась в 1.54 раза выше, чем при оптимальной для роста постоянной температуре 13°C . Содержание липидов в теле и мышцах рыб при 13°C было соответственно на 37.7 и 73.1% ниже, чем в колебательном терморегиме (Spigarelli et al., 1982). В переменном терморегиме с суточным ритмом колебания температуры от 4.5 до 15.5°C , сходным с наблюдаемыми изменениями температуры при суточных вертикальных миграциях, у молоди нерки *O. nerka* при суточном рационе 4.0–6.9% сухой массы тела скорость роста и эффективность конвертирования пищи оказались намного лучше, чем отмечаемые у рыб при постоянных значениях температуры 6.2, 11.3, 15.3 и 15.9°C (Biette, Geen, 1980).

Интенсивность дыхания *S. gairdneri* в переменном терморегиме $10 \pm 4^\circ\text{C}$ с суточным циклом колебания оказалась сходной с таковой у рыб, содержащихся при 10°C (Henry, Houston, 1984). У молоди кижуча *O. kisutch* в переменном терморегиме $12 \pm 3^\circ\text{C}$ с периодом колебания 12 ч уровень газообмена составлял 85% от среднего потребления кислорода при постоянных значениях температуры 9, 12 и 15°C . В условиях осцилляции температуры в интервале $9\text{--}15^\circ\text{C}$ скорость газообмена рыб возрастала заметно слабее ($Q_{10} = 2.07$), чем с повышением постоянной температуры от 9 до 15°C ($Q_{10} = 2.40$) (Константинов и др., 1989).

В условиях суточной осцилляции температуры в пределах $10\text{--}13^\circ\text{C}$ скорость роста молоди кижуча была сходна с таковой при постоянной температуре 11°C . В переменных терморегимах, когда температура колебалась в пределах $9\text{--}15$ и $8\text{--}17^\circ\text{C}$, скорость роста рыб оказалась соответственно на 11.3 и 4.1% выше, чем при 11.0°C . Все рыбы выживали при суточных колебаниях температуры от 5 до 23°C , но погибали в течение суток в колебательном терморегиме $2\text{--}29^\circ\text{C}$. Содержание в плазме крови кортизола и глюкозы было значительно выше у рыб, находящихся в условиях суточных колебаний температуры $6.5\text{--}20.0^\circ\text{C}$, и не отличалось от контрольного уровня при 11°C в колебательных терморегимах $10\text{--}13$ и $9\text{--}15^\circ\text{C}$

(Thomas et al., 1986). Скорость роста молоди *O. clarki henshaw* в условиях циклического термального режима $12\text{--}24^\circ\text{C}$ с суточным периодом колебания и при постоянной температуре 24°C была достоверно ниже, чем при постоянных значениях температуры 12 и 18°C и при суточных колебаниях $15\text{--}21^\circ\text{C}$ (Meeuwing et al., 2004). В условиях циклических температурных режимов отмечается повышение уровня тепловой толерантности и резистентности лососевых рыб по сравнению с рыбами, акклиматизированными к постоянной температуре (Heath, 1963; Treader, Houston, 1983; Dickerson, Vinyard, 1999; Johnstone, Rahel, 2003).

Анализ литературных данных показывает, что в условиях переменных терморегимов повышение темпа роста молоди лососевых рыб отмечается при суточных колебаниях температуры, не выходящих за пределы статического температурного оптимума роста того или иного вида. Положительный эффект осцилляции температуры в таких случаях, по мнению ряда исследователей, является результатом сочетания более высокой скорости роста в зоне его температурного оптимума и лучшей эффективности конвертирования пищи, которая обычно отмечается при температуре несколько ниже температурного оптимума роста (Hokanson et al., 1977; Бретт, 1983; Elliott, Hurley, 2000; Boughton et al., 2007). Более значительная суточная вариабельность температуры воды, когда её уровень в водоёмах достигает сублетального и летального значений, при отсутствии рефугий вызывает стрессовое состояние, снижение темпа роста и даже гибель лососевых рыб (Голованов, Валтонен, 2000; Ebersole et al., 2001; Zoellick, 2004; Boughton et al., 2007). Однако при более частых отклонениях температуры от уровня стационарного температурного оптимума роста в верхнюю зону субоптимальных для роста её значений наблюдается не ухудшение, а наоборот, улучшение роста, энергетики и продукционных показателей молоди радужной форели. Как показали Селье (1979) и Аршавский (1982), в ответ на непродолжительные стрессоры слабой и средней величины возникает физиологический стресс (или эустресс), сопровождающийся увеличением интенсивности метаболических процессов и повышением неспецифической резистентности организма. Вероятно, несильные непродолжительные стрессовые воздействия, возникающие при колебаниях температуры, создают тот необходимый фон физиологических раздражителей, которые и оказывают стимулирующее действие на все жизненные процессы рыб.

Проведённые нами исследования показывают, что кратковременные периодические колебания температуры как в зоне оптимальных, так и верхних субоптимальных значений оказывают благоприятное влияние на рост и энергетику молоди радужной форели. В переменных терморегимах

наблюдается повышение скорости роста и эффективности конвертирования пищи, улучшение энергетических и продукционных показателей молоди форели по сравнению с оптимальным для роста постоянным терморежимом. Таким образом, при оценке влияния температуры на различные стороны жизнедеятельности рыб результаты, полученные на животных, акклиматизированных к постоянной температуре, не могут напрямую аппроксимироваться к природным условиям, поскольку показатели значительно отличаются от наблюдаемых при экологически более реальных переменных режимах температуры. В связи с этим применительно к водным пойкилотермным животным предлагается при определении температурного оптимума разделять понятия статического и динамического температурного оптимума (Вербицкий, 2008). Оптимизация жизнедеятельности и энергетики рыб и других гидробионтов, наблюдаемая в переменных терморежимах, позволяет говорить о том, что именно астатичность температурных условий является экологической нормой, тогда как статичность — её нарушением (Константинов, 1997; Зданович, Пушкарь, 2007, 2008).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Михаилу Ильичу Шатуновскому (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания при подготовке статьи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ариавский И. А. 1982. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М.: Наука, 276 с.
- Боровик Е.А. 1969. Радужная форель. Минск: Наука и техника, 154 с.
- Бретт Д.Р. 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб / Под ред. Хоара У. и др. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 275–346.
- Бугров Л.Ю., Михельсон С.В., Петренко Л.А. 1987. Результаты и перспективы использования переменного термального режима в форелеводстве // Тез. докл. Всесоюз. семинара по интенсификации форелеводства. М. С. 10–12.
- Вербицкий В.Б. 2008. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 1. С. 44–56.
- Голованов В.К., Валтонен Т. 2000. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биология внутр. вод. № 2. С. 106–115.
- Зданович В.В. 1999. Некоторые особенности роста молоди мозамбикской тилляпии *Oreochromis mossambicus* при постоянных и переменных температурах // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 105–110.
- Зданович В.В. 2004. Сопряженность изменения различных параметров метаболизма карпа *Cyprinus carpio* при колебаниях температуры // Вест. МГУ. Сер. 16, Биология. № 3. С. 45–49.
- Зданович В.В., Пушкарь В.Я. 2001. Влияние частых периодических колебаний температуры на метаболизм рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 429–432.
- Зданович В.В., Пушкарь В.Я. 2007. Температурная астатичность среды как экологический оптимум гидробионтов // Биол. науки Казахстана. № 4. С. 68–78.
- Зданович В.В., Пушкарь В.Я. 2008. Новый подход к пониманию температурного оптимума для пойкилотермных гидробионтов // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Современная экология — наука XXI века”. Рязань: РГУ. С. 391–396.
- Канидьев А.Н. 1984. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 216 с.
- Кляшторин А.Б., Саликзянов Р.Ф. 1979. Установка для автоматического измерения дыхания рыб и других гидробионтов при заданных температурных и кислородных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 3. С. 558–561.
- Константинов А.С. 1997. Статический и астатический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 221–222.
- Константинов А.С., Зданович В.В. 1986. Некоторые особенности роста рыб при переменных температурных режимах // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 3. С. 448–456.
- Константинов А.С., Зданович В.В. 2003. Влияние осцилляции температуры на рост и биохимический состав тела молоди рыб // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 2. С. 347–355.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Калашиников А.А. 1987. Влияние переменной температуры на рост эвритермных и стенотермных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 6. С. 971–977.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Тихомиров Д.Г. 1989. Влияние осцилляции температуры на интенсивность обмена и энергетику молоди рыб // Там же. Т. 29. Вып. 6. С. 1019–1027.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Пушкарь В.Я. 2005. Энергобюджет карпа *Cyprinus carpio* и золотой рыбки *Carassius auratus* в оптимальных стационарных и переменных терморежимах // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. № 1. С. 39–44.
- Кузицин К.В., Павлов С.Д., Груздева М.А. и др. 2002. Особенности нерестовой популяции и экологии размножения пресноводной микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек западной Камчатки в связи со смолтификацией // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 626–638.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Селье Г. 1979. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 352 с.
- Шилов И.А. 1997. Экология. М.: Высш. шк., 512 с.

- Biette R.M., Geen G.H.* 1980. Growth of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under constant and cyclic temperature in relation to live zooplankton ration size // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. № 2. P. 203–210.
- Boughton D.A., Gibson M., Yedor R., Kelley E.* 2007. Stream temperature and potential growth and survival of juvenile *Oncorhynchus mykiss* in a southern California creek // *Freshwat. Biol.* V. 52. № 7. P. 1353–1364.
- Caissie D.* 2006. The thermal regime of rivers: a review // *Ibid.* V. 51. № 7. P. 1389–1406.
- Cherry D.S., Dickson K.L., Cairns J.* 1975. Temperature selected and avoided by fish at various acclimation temperatures // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 32. № 3. P. 485–491.
- Diana J.S.* 1984. The growth of largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede), under constant and fluctuating temperatures // *J. Fish. Biol.* V. 24. № 2. P. 165–172.
- Dickerson B.R., Vinyard G.L.* 1999. Effects of high chronic temperatures and diel temperature cycles on the survival and growth of Lahontan cutthroat trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 128. № 3. P. 516–521.
- Ebersole J.L., Liss W.J., Frissell C.A.* 2001. Relationship between stream temperature, thermal refugia and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* abundance in arid-land streams in the northwestern United States // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 10. № 1. P. 1–10.
- Elliott J.M., Hurley M.A.* 2000. Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish // *Freshwat. Biol.* V. 44. № 5. P. 605–615.
- Finlay K.P., Cyr H., Shuter B.* 2001. Spatial and temporal variability in water temperatures in the littoral zone of a multibasin lake // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 58. № 3. P. 609–619.
- Gall G.A.E., Crandell P.A.* 1992. The rainbow trout // *Aquaculture.* V. 100. № 1–3. P. 1–10.
- Grayton B.D., Beamish F.W.H.* 1977. Effects of feeding frequency on food intake, growth and body composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Ibid.* V. 11. № 2. P. 159–172.
- Heath W.G.* 1963. Thermoperiodism in sea-run cutthroat trout (*Salmo clarki ckarki*) // *Science.* V. 142. № 3591. P. 486–488.
- Henry J.A.C., Houston A.H.* 1984. Absence of respiratory acclimation to diurnally-cycling temperature conditions in rainbow trout // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 77A. № 4. P. 727–734.
- Hokanson K.E.F., Kleiner C.F., Thorslund T.W.* 1977. Effects of constant temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri* // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 34. № 5. P. 639–648.
- Jobling M.* 1981. Temperature tolerance and the final preference – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // *J. Fish Biol.* V. 19. № 4. P. 439–455.
- Johnstone H.C., Rahel F.J.* 2003. Assessing temperature tolerance of Bonneville cutthroat trout based on constant and cycling thermal regimes // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 132. № 1. P. 92–99.
- Kaya C.M., Kaeding L.R., Burkhalter D.T.* 1977. Use of a cold-water refuge by rainbow trout in a geothermally heated stream // *Progr. Fish. Culturist.* V. 39. № 1. P. 37–39.
- MacCrimmon H.R.* 1971. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 28. № 5. P. 663–704.
- Meeuwing M.H., Dunham J.B., Hayes J.P., Vinyard G.L.* 2004. Effects of constant and cyclical thermal regimes on growth and feeding of juvenile cutthroat trout of variable sizes // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 13. № 3. P. 208–216.
- Myrick C.A., Cech J.J.* 2000. Temperature influences on California rainbow trout physiological performance // *Fish Physiol. Biochem.* V. 22. № 3. P. 245–254.
- Myrick C.A., Cech J.J.* 2005. Effects of temperature on the growth, food consumption, and thermal tolerance of age-0 Nimbus-strain steelhead // *North Amer. J. Aquaculture.* V. 67. № 4. P. 324–330.
- Sierra E., Diaz F., Espina S.* 1999. Energy budget of *Ictalurus punctatus* exposed to constant and fluctuating temperatures // *Riv. Ital. Acquac.* V. 34. P. 71–81.
- Spigarelli S.A., Thommes M.M., Prepejchal W.* 1982. Feeding, growth and fat deposition by brown trout in constant and fluctuating temperatures // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 111. № 2. P. 199–209.
- Spina A.P.* 2007. Thermal ecology of juvenile steelhead in a warm-water environment // *Environ. Biol. Fish.* V. 80. № 1. P. 23–34.
- Tate R.W., Laneaster D.L., Lite D.F.* 2007. Assessment of thermal stratification within stream pools as a mechanism to provide refugia for native trout in hot, arid rangelands // *Environ. Monit. Assess.* V. 124. № 1–3. P. 289–300.
- Thomas R.E., Gharrett J.A., Carls M.G. et al.* 1986. Effects of fluctuating temperature on mortality, stress and energy reserves of juvenile coho salmon // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 115. № 1. P. 52–59.
- Treader R.W., Houston A.H.* 1983. Heat tolerance and resistance in juvenile rainbow trout acclimated to diurnally cycling temperatures // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 75A. № 2. P. 153–155.
- Watanabe Y.* 1992. Effect of diel temperature alterations on specific growth of red sea bream // *Oceanis.* V. 18. № 1. P. 133–140.
- Wurtsbaugh W.A., Davis G.E.* 1977. Effects of temperature and ration level on the growth and food conversion efficiency of *Salmo gairdneri*, Richardson // *J. Fish. Biol.* V. 11. № 2. P. 87–98.
- Zoellick B.W.* 2004. Density and biomass of redband trout relative to stream shading and temperature in southwestern Idaho // *West. N. Amer. Natur.* V. 64. № 1. P. 18–26.