

**ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ РЕЧНОГО ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS*
В ТЕМПЕРАТУРНОМ ГРАДИЕНТЕ В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ МЕСТОПОЛОЖЕНИЯ КОРМА**

© 2011 г. А.К. Смирнов, В.К. Голованов

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

пос. Борок, Ярославской обл. 152742

Поступила в редакцию 28.03.2011 г.

Окончательный вариант получен 14.06.2011 г.

В условиях температурного градиента показано взаимодействие терморегуляционного и пищевого поведения у сеголетков окуня. Постепенный перенос кормовых объектов из зоны оптимума в сторону понижения температур на 10 °С вызывал небольшое, но достоверное снижение значений среднесуточных избираемых температур на 2,5 °С ($p < 0,05$). В то же время смещение кормовых объектов в сторону повышения температур на 10 °С не приводило к достоверному изменению терморегуляционного поведения. Таким образом, молодь окуня при выборе мест обитания ориентируется, прежде всего, по температурному фактору.

Ключевые слова: речной окунь, температура, термоградиентные условия, корм, избираемые и окончательно избираемые температуры, терморегуляционное поведение.

ВВЕДЕНИЕ

Распределение температур и трофических ресурсов в естественной среде чаще всего неоднородно, вследствие этого 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 те или иные градиенты температур, как вертикальные, так и горизонтальные. Образование температурных градиентов в водоемах происходит при стратификации вод в различные сезоны года, а также в зонах сброса подогретых вод ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий. В этой ситуации у рыб происходит постоянное взаимодействие терморегуляционного (направленного на выбор местообитаний с оптимальными значениями температур) и пищевого (поиск местообитаний, богатых кормом) поведения.

В термоградиентной среде рыбы, как и другие водные организмы, способны самопроизвольно выбирать более высокие или низкие температуры. Этот выбор обусловлен взаимодействием абиотических и биотических факторов среды, таких как сезон года, время суток, возраст животных и их физиологическое состояние (Голованов, 1996). Такая реакция представляет собой одну из форм температурных адаптаций – терморегуляционное поведение, широко распространенное среди пресноводных и морских видов рыб.

Оценка того, каким образом у отдельных особей или стай рыб происходит выбор температуры или корма в естественных условиях, затруднена. Решение таких вопросов возможно с помощью искусственного моделирования в экспериментальных условиях неоднородности среды и последующей оценки

поведения гидробионтов. Как известно, корм является одним из важных факторов, влияющих на температурные предпочтения и оптимизацию метаболизма у рыб (Wildhaber, Crowder, 1990; Голованов, 1996; Zdanovich, 2006). Ранее было показано, что голодные особи выбирают зоны с более холодной водой (Голованов, Базаров, 1981; Свирский, Голованов, 1999; Van Dijk et al., 2002; Zdanovich, 2006). Такая поведенческая реакция позволяет сокращать энергетические затраты на поддержание жизнедеятельности при полном отсутствии корма. Избираемые температуры у некоторых видов рыб незначительно понижаются и с уменьшением рациона (Wildhaber, Crowder, 1990).

В природных условиях скопления рыб чаще наблюдаются в зонах, которые по факторам среды оптимальны 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 отмечаются более высокие значения температуры воды, большое количество кормовых организмов и обилие укрытий в густой растительности. Однако в таких биотопах возможно возникновение ситуаций, при которых в зонах с оптимальными температурами для молоди рыб корм или отсутствует, или малодоступен, в частности, из-за присутствия хищников. В связи с этим возникает вопрос: перейдут ли рыбы в зоны, богатые кормом, но не оптимальные по температуре, или будут лишь кратковременно их посещать, каждый раз возвращаясь назад.

К настоящему времени известно, что при возникновении вертикальных градиентов температур в условиях температурной стратификации водоемов молодь лососевых, а также взрослые особи сига совершают регулярные миграции между эпилимнионом и гиполимнионом (Narver, 1970; Brett, 1971; Крогиус, 1974; Бутров, 1985; Герасимов, Герасимова, 1988; Поддубный, Малинин, 1988; Малинин и др., 1996). Аналогичные суточные миграции между русловыми участками водохранилищ или озер и мелководьями побережья показаны для некоторых карповых и окуневых видов рыб (Малинин, Линник, 1983; Экологические факторы ..., 1993). Известно и то, что теплые воды антропогенного происхождения, изобилующие доступными кормовыми объектами, привлекают молодь и неполовозрелых рыб, температурный оптимум жизнедеятельности которых выше в сравнении с взрослыми особями (Мордухай-Болтовской, 1975; Никаноров, 1977; Голованов и др., 2005). Кроме того, экспериментальные данные по терморегуляционному поведению могут быть востребованы при выращивании молоди окуневых видов рыб в искусственных условиях, а также при прогнозировании поведения и распределения рыб в естественных условиях.

Цель данной работы – выявить особенности распределения молоди речного окуня *Perca fluviatilis* в температурном градиенте среды в зависимости от изменения местоположения корма. В связи с этим, в задачи исследования входило оценить поведение и распределение молоди окуня при перемещении корма в холодные участки градиента температур (1), а также поведение и распределение молоди окуня при перемещении корма в более теплые участки градиента температур (2).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Молодь окуня была отловлена 15-ти метровой мальковой волокушей в побережье Рыбинского водохранилища в августе (1-ый опыт) и октябре (2-ой опыт) 2009 г. До начала проведения эксперимента окуни содержали в лабораторных аквариумах. Перед посадкой в температурный градиент рыб акклимировали в

течение 10 суток к летним температурным условиям водоема (1-ый опыт – 17,0 °С, 2-ой – 20,5 °С). Время проведения 1-го опыта – с 15 сентября по 9 октября 2009 г., 2-го – с 9 февраля по 9 марта 2010 г. Возраст рыб в первом опыте – 4-5 месяцев, во втором – 9-10 месяцев. В каждом опыте было исследовано по 10 сеголетков окуня (1-ый опыт – сеголетки средней массой $1,8 \pm 0,2$ г и длиной тела $42,3 \pm 1,8$ мм; 2-ой опыт – сеголетки средней массой $2,5 \pm 0,3$ г и длиной тела $54,8 \pm 2,4$ мм).

Эксперименты проведены в горизонтальной термоградиентной установке, состоящей из прозрачного лотка длиной 320 см, шириной 23 см и высотой 17 см, а также двух камер – нагревательной и охлаждающей, расположенных на противоположных концах лотка. По длине установка разделялась неполными перегородками на 12 отсеков. Для выравнивания температуры воды внутри отсеков, а также для устранения вертикальной стратификации температур в каждом отсеке располагалось по два аэратора. Распределение и поведение молоди окуня исследовано в двух опытах. Температурный градиент в первом опыте составлял 15,0 °С, от 15,0 °С в холодном конце лотка до 30,0 °С в теплом. Во втором опыте температурный градиент составлял 15,5 °С, от 20,5 °С до 36,0 °С. Жесткость градиента в обоих экспериментах составляла $0,05$ °С см⁻¹.

В качестве кормовых объектов использовались личинки хирономид. Кормление осуществляли один раз в сутки. Корм продолжали вносить в отсеки с максимальным сосредоточением молоди до момента достижения ею окончательно избираемых температур (ОИТ). Если на момент кормления рыбы располагались не в одном, а в двух-трех отсеках, корм вносился в каждый из них. Далее в первом опыте корм помещался во все более холодные отсеки, во втором – в более теплые отсеки. При этом скорость перемещения корма составляла 1 отсек в каждые двое суток, корм выедался полностью. Все эксперименты проведены в условиях естественного фотопериода.

В начале эксперимента рыб помещали в отсек с температурой, равной температуре акклимации особей. Регистрацию рыб в отсеках проводили 10 раз в течение светлого времени суток. Фиксировали количество сеголетков в каждом отсеке, а также температуру воды (с точностью до 0,1 °С) в центральной части отсеков, в которых находились окуни. На основе полученных данных рассчитывали среднесуточную избираемую температуру. За ОИТ (стабильный участок выбора) принимали среднюю величину из тех среднесуточных значений избираемой температуры, которые не отличались статистически на протяжении не менее чем 3 суток. Статистическую обработку данных выполняли в программе STATISTICA с применением критерия Стьюдента для сравнения независимых выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1-й опыт. С первых суток молодь окуня начала быстрое продвижение в отсеки с более высокими температурами (рис. 1). Продемонстрировав реакцию избыточного реагирования, рыбы постепенно достигли значений ОИТ на 8-е сутки. Это подтверждается отсутствием значимых колебаний избираемых температур с 8-х по 10-е сутки эксперимента (разность среднесуточных показателей $0,1$ °С, $p > 0,05$). После достижения значений ОИТ – 26,1 °С, кормовые объекты стали постепенно сдвигать в сторону холодного конца температурного градиента.

Сразу после изменения местоположения корма последовало уменьшение среднесуточных значений избираемых температур (рис. 1). Однако, достигнув

определенного уровня, дальнейшее их снижение замедлилось, и при последующем перемещении корма уже не наблюдалось. Начиная с 14-х по 26-е сутки опыта, значения избираемых температур колебались в интервале от 22,7 до 24,5 °С со средней величиной за период 23,6 °С. Полученное значение достоверно отличается от ОИТ (на 2,5 °С, $p < 0,05$). Следует отметить, что даже в самых холодных отсеках рыбы продолжают активно питаться, заходя в них лишь на непродолжительное время.

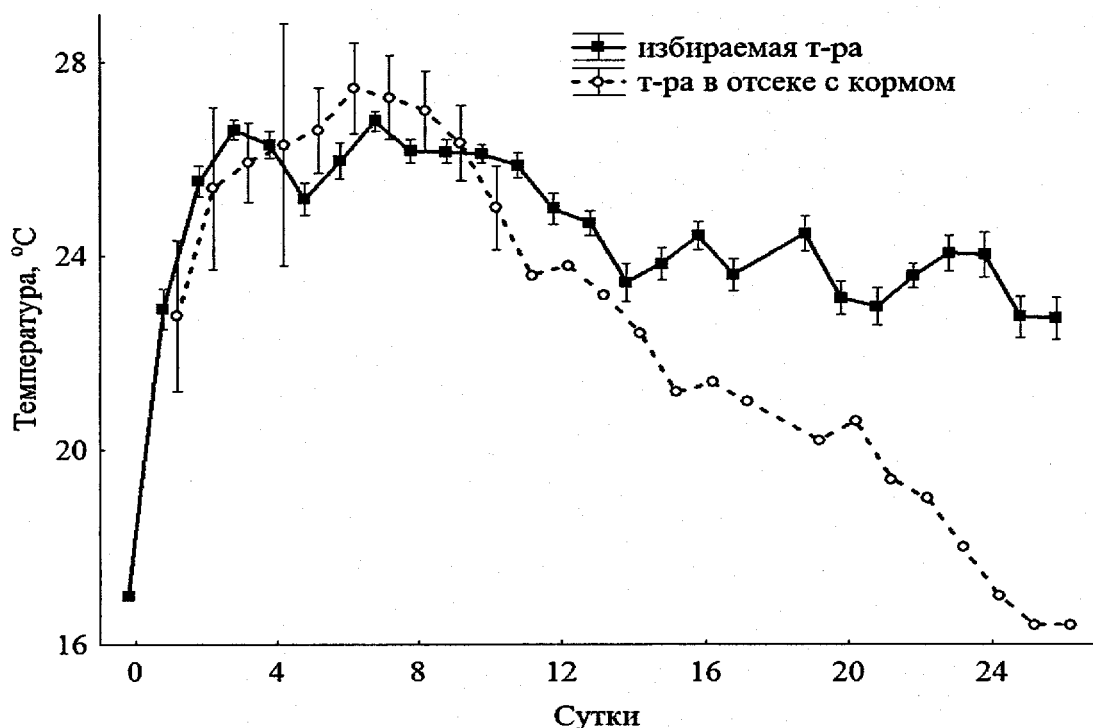


Рис. 1. Среднесуточная избираемая температура молоди окуня при перемещении кормовых объектов в отсеки с более низкой температурой.

Fig. 1. Daily mean selected temperature of the juvenile perch during moving feed objects to lower temperature compartments.

2-ой опыт. Так же, как и в первом опыте, сразу после посадки в градиентную установку молодь окуня начала быстро продвигаться в сторону повышенных температур (рис. 2). Однако достижение значений ОИТ молодь продолжало несколько дольше и произошло только на 13-е сутки. С 13-х по 16-е сутки достоверных отличий (разность 0,3 °С, $p > 0,05$) в значениях среднесуточных избираемых температур не установлено. Показатели ОИТ во втором опыте (25,1 °С) несколько ниже, чем в первом.

Начиная с 17-х суток, кормовые объекты постепенно стали перемещать в сторону увеличения температуры (рис. 2). При этом молодь стала несколько чаще появляться в более теплых отсеках. Вследствие этого средняя суточная избираемая температура с 22-х по 29-е сутки немного увеличилась и колебалась в диапазоне от 25,0 °С до 26,4 °С. Однако достоверных различий с ОИТ не установлено ($p > 0,05$). Исключение составляет только предпоследний день эксперимента (26,4 °С). Следует отметить, что молодь окуня продолжала питаться даже в отсеках с сублетальными значениями температуры (максимум 36 °С), заходя в них на очень 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 наблюдалось, 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 сублетальных температурах, но при этом достоверных изменений значений оптимальных температур не отмечено.

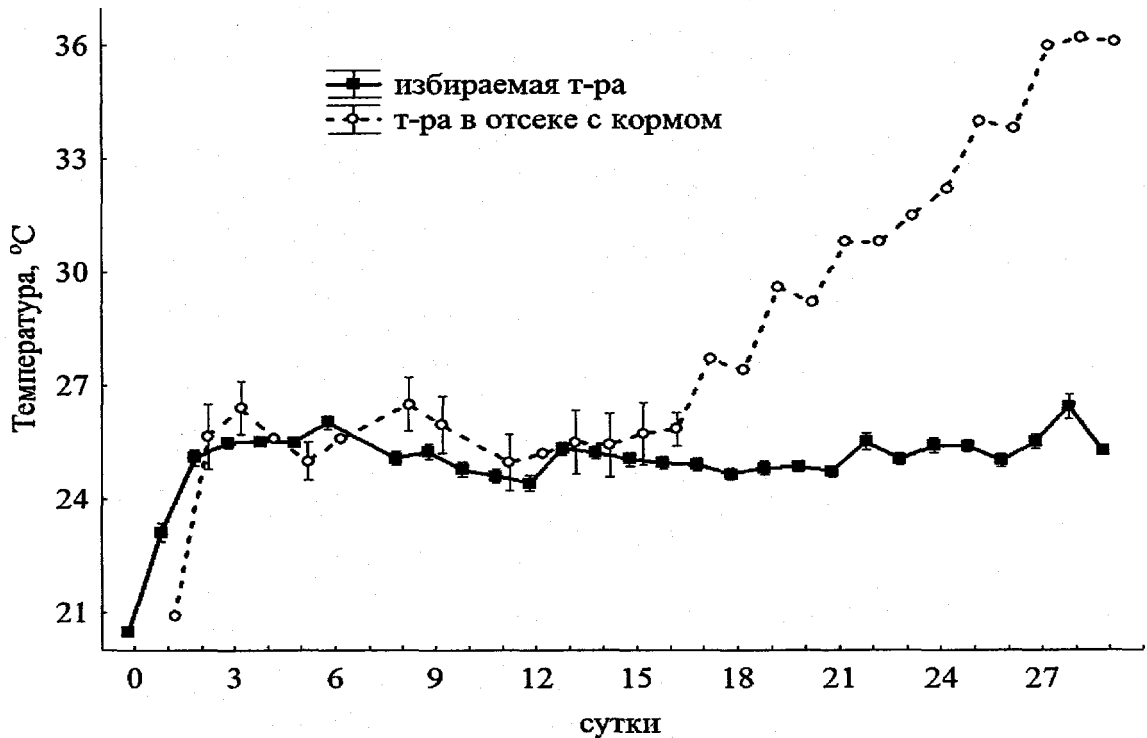


Рис. 2. Среднесуточная избираемая температура молоди окуня при перемещении кормовых объектов в отсеки с более высокой температурой.

Fig. 2. Daily mean selected temperature of the juvenile perch during moving feed objects to higher temperature compartments.

Подробные диаграммы распределения молоди окуня в обоих опытах в течение первого дня, на участке ОИТ, а также при сдвиге корма в отсеки с более низкой и высокой температурой приведены на рисунке 3.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что эксперименты проводились в разные сезоны года (осенью и зимой-весной), полученные уровни ОИТ сравнительно близки – 26,1 °С в первом и 25,1 °С во втором опытах. В значительной мере это обусловлено предварительной акклимацией рыб к летним температурам. Как известно, акклимация к летним уровням температуры устраняет возможное влияние сезона года в опытах по определению зон ОИТ (Лапкин и др., 1979, 1981; Свирский, Лапкин, 1987; Свирский, 1996; Голованов, 1996; Golovanov, 2006). Кроме того, в исследованном отрезке онтогенеза сезонные уровни ОИТ молоди окуня различаются незначительно.

Длительный, в течение 2-4 недель, промежуток наблюдения за распределением и поведением молоди рыб в градиентных условиях температуры позволяет выяснить динамику процесса выбора температур. Как следует из полученных данных (рис. 1, 2, 3), уже в первый день наблюдается существенное

продвижение молоди окуня в отсеки с температурой выше, чем акклимационная. Значение температуры, соответствующей ОИТ, достигается в течение дву-х суток, однако требуется достаточно длительное время, чтобы произошла реальная стабилизация избираемых температур и достижение ОИТ (Голованов, 1996; Golovanov, 2006). Время выбора ОИТ в первом (на 8-е 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 температурам воды 15-20 °С. Разница показателей времени выбора могла быть вызвана конструктивными особенностями установок или иным сезоном года (второй опыт). Установленное нами значение ОИТ у сеголетков окуня (26,1 °С) согласуется с ранее полученными данными, 25,8-26,5 °С (Лапкин и др., 1981; Свирский, Лапкин, 1987; Голованов, 1996). Этот уровень соответствует значениям эколого-физиологического оптимума молоди рыб, зоне их эффективного питания и роста (Jobling, 1981; Голованов и др., 1997; Голованов, 2010).

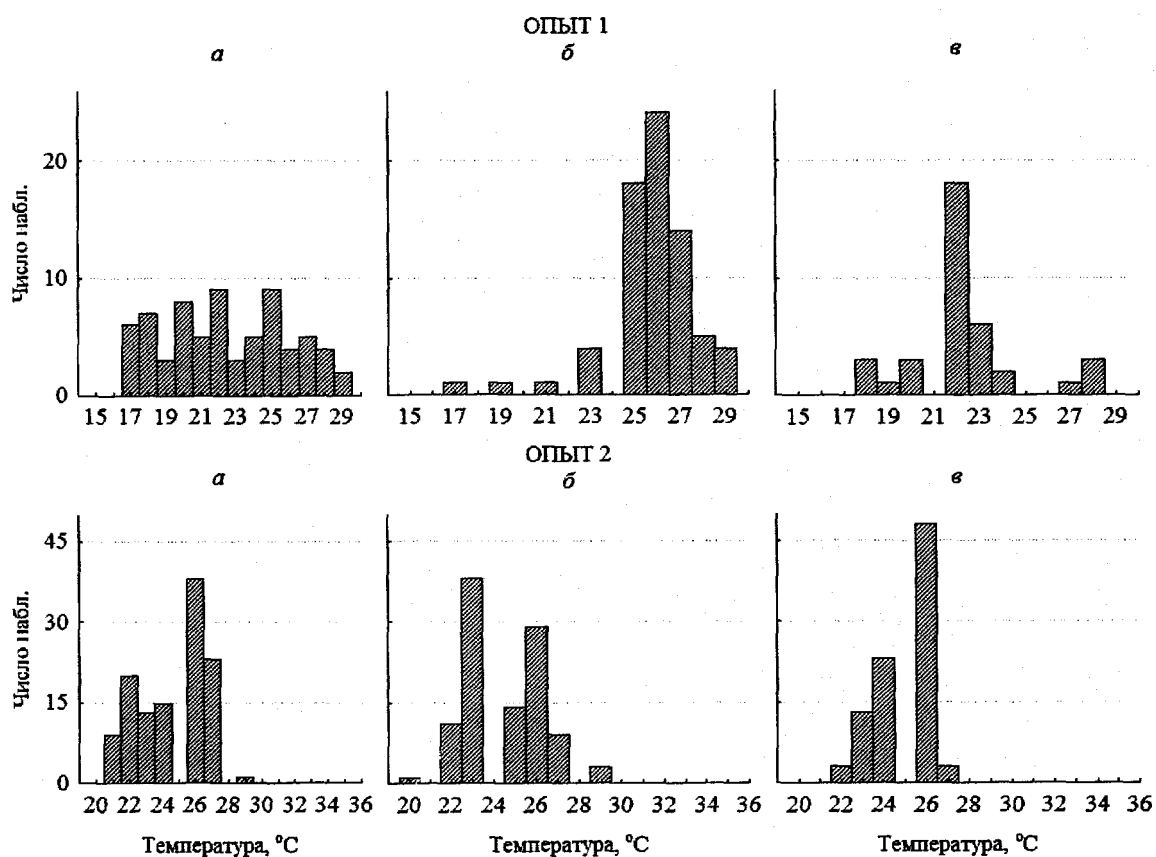


Рис. 3. Распределение температур, избираемых молодью окуня в процессе двух опытов. Опыт 1: а – первые сутки, б – на участке ОИТ (8-10 сут.), в – при сдвиге корма в более низкие температуры (14-26 сут.). Опыт 2: а – первые сутки, б – на участке ОИТ (13-16 сут.), в – при сдвиге корма в более высокие температуры (22-29 сут.).

Fig. 3. Distribution of selected temperatures of the juvenile perch during two trials. Trial 1: а – first day, б – on an area of final selected temperature (8-10 day), в – in at shift of a forage to lower temperatures (14-26 day). Trial 2: а – first day, б – on an area of final selected temperature (13-16 day), в – in at shift of a forage to higher temperatures (22-29 day).

Меньшее значение ОИТ – 25,1 °С во втором опыте вероятнее всего объясняется проявлением у сеголетков окуней 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 °С. При этом они активно вытесняли остальных сеголетков как из этого отсека, так и из смежных, что приводило к появлению бимодального распределения рыб в установке (рис. 3). К концу эксперимента агрессивность окуней заметно снизилась, и молодь стала держаться более плотной группой.

Гибель одной из рыб во втором опыте при температуре 36 °С была вполне предсказуема. Так, ранее было показано, что сеголетки окуня, акклимированные к температуре 20 °С, даже во время медленного нагрева воды со скоростью 1 °С/сут, погибают в температуре, равной 35 °С, а при скоростях нагрева от 4 до 50 °С/ч уже при 33-34 °С 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 летальных температурах, проводя в них крайне непродолжительное время. Аналогичная гибель в термоградиентных условиях наблюдалась ранее у молоди синежаберного окуня *Lepomis macrochirus* в силу низкой температурной чувствительности на начальном этапе акклимации к более высоким температурам (Beitinger, Magnuson, 1976).

Ранее было показано снижение значений избираемой температуры у голодных особей по сравнению с накормленными (Голованов, Базаров, 1981; Van Dijk et al., 2002; Зданович, 2005; Zdanovich, 2006). Так, молодь стерляди *Acipenser ruthenus* при отсутствии корма в течение 1-3 суток снижает избираемую температуру на 2,9 °С, сибирского осетра *A. baerii* – на 2,1 °С, серебряного карася *Carassius auratus* – на 1,3 °С (Зданович, 2005; Zdanovich, 2006). Более сильное уменьшение значений избираемой температуры после 10-ти дневного голодания было продемонстрировано у карповых видов – леща *Abramis brama* и плотвы *Rutilus rutilus*, оно составило 4,8 °С и 4,7 °С соответственно (Голованов, Базаров, 1981). У речного окуня в отсутствие пищи значения ОИТ уменьшались на 1,2 °С (Голованов, Базаров, 1981). Превышение уровня избираемых температур у голодных рыб в сравнении с сытыми (на 0,5 °С) показано только у нильской тилляпии *Oreochromis mossambicus*. Однако продолжительность опытов с тилляпией не превышала 40 мин., в течение которых определяются, как правило, только избираемые температуры (Boltz et al., 1987; Свирский, 1996).

В наших экспериментах рыбы продолжали питаться даже в крайнем отсеке градиента (температура 15 °С), 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 данные показывают, что молодь окуня способна уйти из оптимальных температур, 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 среднесуточных избираемых температур не опускался ниже значений 22,7 °С. Такой же уровень избираемых температур (22,8 °С) отмечен и у молоди плотвы, акклимированной к температуре 28 °С. Особи избирали этот уровень в ночное время, возвращаясь в более теплые отсеки с температурой 26,8 °С, где их кормили (Van Dijk et al., 2002).

Терморегуляционное поведение североамериканского теплолюбивого вида – солнечного окуня *Lepomis macrochirus*, 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 со значениями температуры, близкими к ОИТ, около 30 °С. Ограничение рациона уменьшало уровень среднесуточных избираемых температур на величину менее 1 °С. Такое небольшое снижение вызвано отсутствием развитых термоадаптационных механизмов, что в свою очередь связано с особенностью местообитания солнечного окуня. Наиболее часто данный вид 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 рыб (Wildhaber, Crowder, 1990).

Натурные наблюдения за кормлением стальноголового лосося в садках показывают близкую реакцию (Герасимов, Герасимова, 1988). Так, при наличии вертикального градиента температур на протяжении садка, рыбы в перерывах между кормлениями сосредотачивались в его нижней части, где температура воды составляла 12-14 °С. 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 диапазоне температур (4-9 °С), сиги 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 эпилимнионе (Крогиус, 1974).

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

Все приведенные примеры натурных наблюдений хорошо согласуются с данными наших экспериментов. Молодь окуня уходит в отсеки с более теплой водой для питания, но возвращается в зону оптимальных температур. 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, 1971). В течение нескольких суток происходит чередование вертикальных миграций у двух группировок рыб, одна из которых питается, а вторая – переваривает съеденный корм. 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 водоемах следует ожидать образования рыбных скоплений в зоне оптимальных температур, благоприятных для их роста, питания и развития. Если в данных местах обитания запасы корма скудны, то рыбы, совершая краткосрочные миграции в зоны, богатые кормом, но неблагоприятные в плане температуры, 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 избираемых температур (первый опыт), либо вызывать кратковременные миграции в зоны, богатые кормом (второй опыт). Полученные экспериментальные данные могут быть использованы при оптимизации методов выращивания молоди окуневых рыб в искусственных условиях или составлении прогноза поведения и распределения рыб в естественных условиях.

ВЫВОДЫ

1. Постепенное перемещение кормовых организмов из зоны температурного оптимума в более низкую температуру приводит к некоторому снижению значений ОИТ у молоди окуня.

2. Перемещение корма в зону температуры выше оптимальной, вплоть до сублетальных значений, не вызывает каких-либо значительных изменений в ОИТ сеголетков окуня.

3. При выборе мест обитания температура представляет более значимый фактор для молоди окуня, нежели наличие корма и его расположение.

4. В градиентных условиях среды молодь окуня, благодаря хорошо развитой адаптационной способности, может питаться даже в зоне сублетальной температуры, совершая краткосрочные кормовые миграции и возвращаясь в зону оптимума.

Работа выполнена в рамках Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугров Л.Ю. Особенности термопреферендума молоди кижуча при естественной температурной стратификации в водоеме // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. 1985. №68. С. 43-46.

Герасимов Ю.В., Герасимова В.В. Интенсивность питания рыб при садковом выращивании // Сб. научн. тр. «Корма и методы кормления объектов марикультуры». 1988. С. 127-136.

Голованов В.К. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996. С. 16-40.

Голованов В.К. Термоадаптации – критерии поведения и распределения рыб в естественной и экспериментальной среде // Поведение рыб. Мат. докл. IV Всерос. конф.

с международным участием. 19-21 октября 2010 г. Борок, Россия. М.: АКВАРОС, 2010. С. 43-49.

Голованов В.К., Базаров М.И. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. 1981. №50. С. 42-45.

Голованов В.К., Свирский А.М., Извеков Е.И. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбн. запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ЯрГТУ, 1997. С. 92-123.

Голованов В.К., Смирнов А.К. Термоустойчивость речного окуня *Perca fluviatilis* (L.) при различных скоростях нагрева воды // Мат. Междунар. научно-практ. конф. «Актуальные проблемы аквакультуры и рационального использования водных биоресурсов». Киев, 26-30 сентября 2005 г. С. 161-162.

Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М. Воздействие термального загрязнения водохранилищ верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы. В кн.: Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. С. 59-81.

Зданович В.В. Некоторые характеристики термопреферендного поведения молоди осетровых рыб в зависимости от накормленности // Поведение рыб. Мат. докл. Междунар. конф. М.: Акварос, 2005. С. 163-166.

Константинов А.С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб // Изв. РАН. Сер. Биол. 1993. №1. С. 55-63.

Крогуз Ф.В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 39-48.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. Возрастная динамика избираемых и летальных температур // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. Вып. 12. С. 1792-1801.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Сопов Ю.Н. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоологический журнал. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1659-1670.

Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всероссийск. совещ. «Поведение рыб». Борок, 1996. С. 103-118.

Малинин Л.К., Линник В.Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево. В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. С. 125-159.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор). В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 7-69.

Никаноров Ю.И. Влияние сбросных вод тепловых электростанций на ихтиофауну и рыбное хозяйство водоемов-охладителей. В кн.: Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. С. 120-134.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.

Свирский А.М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб. Докл. 2-го Всерос. совещ. «Поведение рыб». Борок: ЯрГТУ, 1996. С. 140-152.

Свирский А.М., Голованов В.К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее возможные причины // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. №3. С. 259-264.

Свирский А.М., Лапкин А.М. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. 1987. №76. С. 45-49.

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. IV (XXVII) Международная конференция, посвященная памяти профессора Л.А. Жакова (1923-2005). Сборник материалов. Часть 2. Вологда, 5-10 декабря 2005 г., Россия. Вологда, 2005. С. 145-148.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. С-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. 336 с.

Beitinger T.L., Magnuson J.J. Low thermal responsiveness in bluegill, *Lepomis macrochirus* // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. №2. Pp. 293-295.

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. №1. Pp. 143-146.

Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Am. Zool. 1971. V. 1. №11. Pp. 99-113.

Golovanov V.K. The ecological and evolutionary aspects of thermoregulation behavior of fish // J. Ichthyology. 2006. V. 46. Suppl. 2. Pp. 180-187.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum - rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. 1981. V. 19. №4. Pp. 439-455.

Narver D.M. Diel vertical movements and feeding underyearling sockeye salmon and limnetic zooplankton in Babine Lake // J. Fish. Res. Bd. Can. 1970. V. 27. №2. Pp. 281-316.

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. №4. Pp. 496-504.

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. №6. Pp. 1664-1671.

Zdanovich V.V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. 2006. V. 46. Suppl. 2. Pp. S188-S193.

DISTRIBUTION OF THE RIVER PERCH *PERCA FLUVIATILIS* IN A TEMPERATURE GRADIENT DEPENDING ON A FORAGE SITE

© 2011 y. A.K. Smirnov, V.K. Golovanov

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Yaroslavl province

The interaction thermoregulatory and feeding behavior in perch fingerlings in conditions of a temperature gradient is shown. The gradual carry of feed objects from a zone of an optimum in the party of downturn of temperatures on 10 °C caused small, but authentic decrease of daily average selected temperatures on 2,5 °C ($p < 0,05$). At the same time displacement of feed objects in the party of increase of temperatures on 10 °C did not result in authentic change of thermoregulatory behavior. Thus, the juvenile of the perch at a choice of habitation is guided, first of all, under the temperature factor.

Key words: the river perch, temperature, thermogradient condition, forage, selected and finally selected temperature, thermoregulatory behavior.