

УДК 574.22 : 591.524.1
ББК 28.901.24:28.693.324

А. К. Смирнов

**ВЛИЯНИЕ НАЛИЧИЯ ПИЩИ
В ЗОНЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ОПТИМУМА
НА ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ РЕЧНОГО ОКУНЯ
PERCA FLUVIATILIS L.¹**

A. K. Smirnov

**INFLUENCE OF FOOD PRESENCE
IN THE ZONE OF TEMPERATURE OPTIMUM
UPON BEHAVIOR OF YOUNG PERCH
PERCA FLUVIATILIS L.**

В экспериментальных условиях показано, что отсутствие кормовых объектов в зоне оптимальных значений температуры может привести к изменению терморегуляционного поведения молоди окуня. Так, при внесении корма в отсеки экспериментальной установки, в которых находилась рыба на момент кормления (контрольная группа), значения окончательно избираемых температур (ОИТ) составили 26,0 °С. При помещении кормовых объектов в отсеки с низкими значениями температуры (15,0–19,0 °С) значения ОИТ были достоверно ($p < 0,05$) ниже на 2,9 °С (23,1 °С) (опытная группа). Такое снижение ОИТ было вызвано регулярными «кормовыми миграциями» молоди из зоны оптимума в отсеки с пищей. При этом время нахождения рыб на «кормовых» участках было непродолжительным. Таким образом, при наличии в среде температурной неоднородности молодь окуня будет чаще встречаться в локациях с температурой наиболее близкой к оптимуму для данного вида. В то же время, при отсутствии на этих участках пищи, рыбы способны совершать непродолжительные «кормовые миграции» в близлежащие районы для поиска корма. По-видимому, такое взаимодействие терморегуляционного и пищевого поведения позволяет молоди поддерживать более высокие темпы роста, чем темпы роста при ее постоянном нахождении на «кормовых» участках в условиях воздействия низких температур.

Ключевые слова: избираемая температура, терморегуляционное поведение, пищевое поведение.

In experimental conditions it has been shown that absence of food objects in the zone of optimal temperatures may lead to change in thermoregulatory behavior of perch young. Thus, at addition of food into the chambers of the experimental installation where fish was present at the moment of feeding (control group) the values of the final preferred temperatures (FPT) were 26.0 °C. At addition of food objects into the chambers with low temperatures (15.0–19.0 °C) the values of FPT were significantly ($p < 0.05$) lower by 2.9 °C (23.1 °C) (experimental group). Such reduction of FPT was caused by regular "foraging migrations" of young from the optimum zone to the chambers with food. Besides, fish did not stay long in the "foraging" areas. Therefore, perch young would stay in locations with temperature closest to their species' optimum most of time in a thermally heterogeneous environment. At the same time, absence of food in these areas encourages fish to perform short "foraging migrations" into adjacent areas. It seems, that such interaction of thermoregulatory and feeding behavior allows fish young to maintain higher growth rate than they would be if fish constantly stayed in the "foraging" areas with lower-than-optimal temperatures.

Key words: preferred temperature, thermoregulatory behavior, feeding behavior.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 12-04-31285 мол_a.

Введение

Выбор организмами тех или иных местообитаний чаще всего определяется совокупностью множества абиотических и биотических факторов. При этом, как правило, главенствующую роль отводят температуре окружающей среды. Она влияет на множество жизненных функций организмов, начиная с обмена веществ и заканчивая нерестовыми температурами, определяющими успешность существования вида в целом [1]. В окружающей среде факторы, чаще всего, не распределены равномерно, а образуют своего рода скопления и градиенты.

Рыбы, как и множество других организмов, способны четко ориентироваться в температурных градиентах, отличая разницу в температуре менее $0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ [2]. Это позволяет им самопроизвольно выбирать те температурные зоны, которые соответствуют их текущему физиологическому состоянию. Вопросам изучения избираемых (предпочитаемых) температур рыб уделялось и продолжает уделяться большое внимание [3–7 и др.]. В то же время публикаций, посвященных выявлению взаимосвязи терморегуляционного и пищевого поведения, относительно немного [8–12]. В большинстве случаев авторы указанных работ ограничиваются сравнением температурных предпочтений сытых и голодных особей. К сожалению, такого рода исследования не могут полностью раскрыть сложное взаимодействие двух наиболее важных факторов окружающей среды, таких как температура и пища.

Цель исследований заключалась в изучении терморегуляционного поведения молоди окуня *Perca fluviatilis* L. при наличии и отсутствии пищи в зоне температурного оптимума.

Материал и методы исследования

Экспериментальный материал получен путем неводного вылова сеголетков (0+) окуня из канала п. Борок (прибрежье Рыбинского водохранилища) в сентябре 2012 г. Далее молодь содержалась в общем акклимационном аквариуме. Кормление осуществлялось один раз в сутки с использованием личинок хирономид. На начало эксперимента средняя длина молоди опытной группы составляла $66,2 \pm 1,0$ мм, средняя масса – $5,1 \pm 0,3$ г. На конец эксперимента средняя длина молоди опытной группы равнялась $67,3 \pm 1,2$ мм, средняя масса – $4,8 \pm 0,3$ г. Средняя длина молоди контрольной группы на начало эксперимента составляла $63,9 \pm 1,2$ мм, средняя масса – $4,5 \pm 0,2$ г. На конец эксперимента средняя длина молоди опытной группы равнялась $63,1 \pm 1,1$ мм, средняя масса – $4,4 \pm 0,2$ г. Всего было исследовано 36 сеголетков окуня.

Эксперименты были выполнены в горизонтальной термоградиентной установке, состоящей из двух лотков. На противоположных концах каждого из лотков располагались нагревательные и охлаждающие приборы, подключенные к 4-канальному терморегулятору. Рабочий отдел каждого лотка имел протяженность 4,25 м и был разделен неполными перегородками на 11 отсеков. Для выравнивания температуры воды внутри отсеков, а также для устранения вертикальной стратификации температур в каждом из них располагалось по два аэратора. Температурный градиент составлял $15,0\text{ }^{\circ}\text{C}$, от $15,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в холодном конце лотка до $30,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в теплом. Жесткость градиента составляла $3,5\text{ }^{\circ}\text{C м}^{-1}$. Температура воды в отсеках измерялась 2-мя электронными термометрами с 11-ю датчиками. Световой режим составлял 12 : 12.

Было проведено два типа экспериментов. В первом (контрольная группа) рыб в начале опыта помещали в отсек экспериментальной установки с температурой равной температуре их акклимации ($20\text{ }^{\circ}\text{C}$). Наблюдения за рыбами производились в светлое время суток с использованием видеосъемки с последующей ее обработкой на компьютере. Распределение рыб в отсеках термоградиентной установки отмечалось 18 раз в течение светлого времени суток. Молодь кормили один раз в сутки (в 12.00), при этом корм помещался в отсеки, в которых находилась рыба на момент кормления.

Второй эксперимент (опытная группа) отличался тем, что корм помещался только в первые три отсека экспериментальной установки начиная с холодной стороны (диапазон значений температуры от 15 до $19\text{ }^{\circ}\text{C}$). Температура акклимации рыб составляла $15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Так как установка имела два лотка, то каждый эксперимент (опыт и контроль) имел две повторности. Опыты про-

должались до момента достижения значений ОИТ. Эта величина определялась при отсутствии достоверных различий между среднесуточными значениями избираемых температур в течение нескольких последующих суток наблюдений.

На основе полученных данных были рассчитаны средняя суточная избираемая температура сеголеток окуня, а также окончательно избираемая температура (ОИТ). Статистическое сравнение выборок проводилось с использованием критерия Стьюдента. Для статистических расчетов использовался программный пакет Statistica.

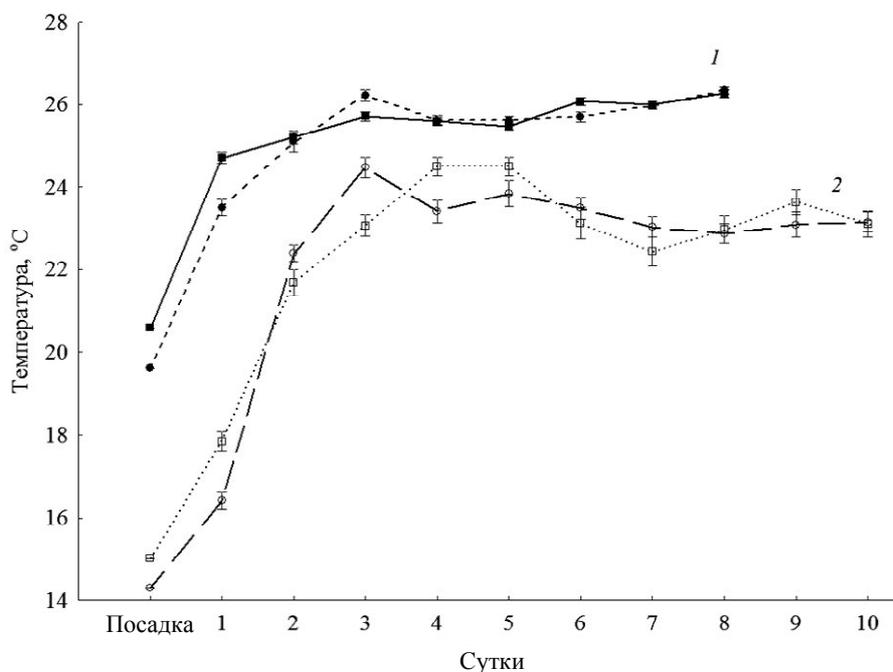


Рис. 1. Динамика значений температуры, предпочитаемых молодью окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего). Для каждой группы приведены данные по двум лоткам экспериментальной установки: 1 – контрольная группа; 2 – опытная группа

Результаты исследования

Молодь окуня контрольной и опытной групп после помещения ее в отсеки экспериментальной установки со значениями температуры близкими к температуре акклимации (20 и 15 °C) начала быстро продвигаться в направлении повышения температуры (рис. 1). Так, рыбы контрольной группы уже в течение первых суток показали значения избираемых температур равные 24,7 и 23,5 °C в двух лотках соответственно. Наблюдавшийся дальнейший рост этих значений на 3 сутки достиг значений близких к ОИТ (25,7 °C в первом лотке, 26,2 °C – во втором). Затем последовали небольшие колебания избираемых температур и их стабилизация на значениях 26,0–26,3 °C для первого лотка и 25,7–26,3 °C для второго. Данные значения среднесуточных избираемых температур можно считать ОИТ, т. к. различия между несколькими последними сутками были недостоверны ($p > 0,05$). Различия между ОИТ, полученными в обоих лотках, были также недостоверны ($p > 0,05$).

Динамика изменений избираемых температур у рыб опытной группы была сходной с таковой в контроле (рис. 1). Так, в течение первых суток избираемая температура выросла до 17,8 °C в первом лотке и 16,4 °C – во втором. Как и в контрольной группе, рост среднесуточных значений избираемых температур продолжился, и максимального значения они достигли на 5-е сутки в первом лотке – 25,1 °C и на 3-е сутки во втором лотке – 24,5 °C. Далее наблюдались постепенное снижение и стабилизация значений в диапазоне 23,0–23,6 °C в первом лотке и 22,9–23,2 °C во втором. Так как достоверных различий между значениями избираемых температур за последние трое суток в каждом лотке не установлено ($p > 0,05$), то данные значения можно считать ОИТ. Различия между ОИТ, полученными в обоих лотках, были также недостоверны ($p > 0,05$).

При сравнении ОИТ опытной и контрольной групп данные из двух лотков каждого эксперимента были объединены, т. к. достоверных различий между ними установлено не было. Разность ОИТ опытной и контрольной групп была достоверна ($p < 0,05$) и составила $2,9^\circ\text{C}$ ($23,1$ и $26,0^\circ\text{C}$ соответственно). Несмотря на различия в температуре акклимации опыта и контроля (15 и 20°C соответственно), такое сравнение вполне правомерно, т. к. ОИТ молоди окуня фактически не зависят от температуры предварительного содержания [4].

Построенные диаграммы распределения рыб в температурном градиенте на момент достижения ими ОИТ выявили заметные различия в терморегуляционном поведении молоди из двух экспериментальных групп (рис. 2). Так, рыбы контрольной группы занимали отсеки с оптимальными для вида значениями температуры, а также ближайšie к ним, лишь случайно отмечаясь в других отсеках, в то время как распределение рыб опытной группы по отсекам имело два пика – один в зоне оптимума, а второй – в зоне «кормовых» отсеков с низкой температурой ($15\text{--}19^\circ\text{C}$).

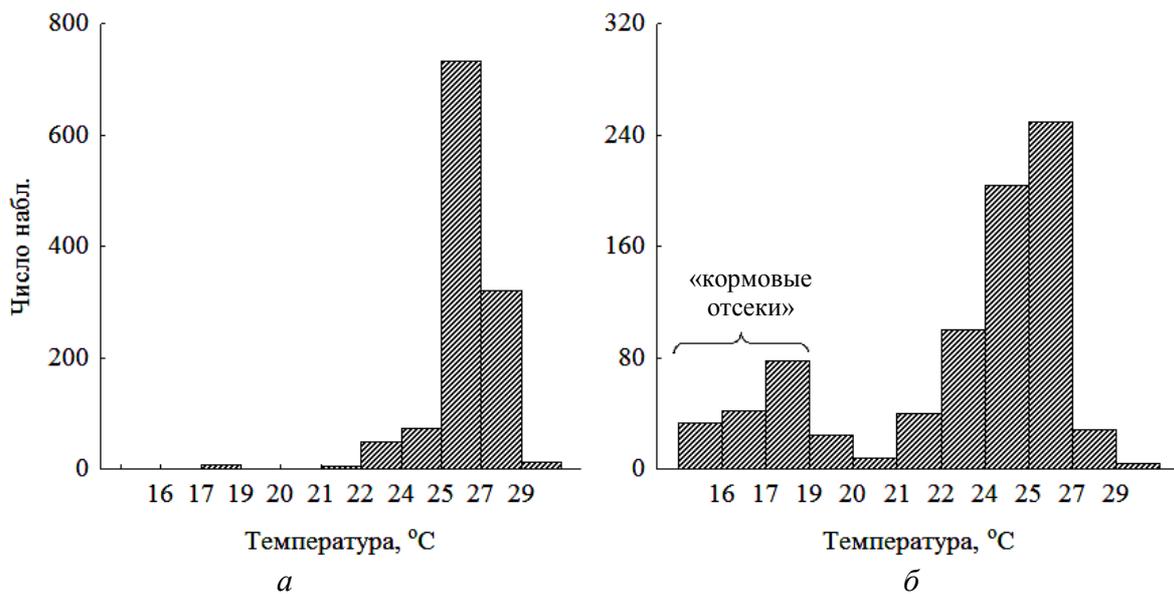


Рис. 2. Распределение молоди окуня в экспериментальной термоградиентной установке на момент достижения ею окончательно избираемых температур (данные по лоткам объединены): а – контрольная группа; б – опытная группа

Обсуждение

Как видно из представленных данных, в обоих экспериментах была отмечена общая тенденция к достаточно быстрому переходу молоди в отсеки экспериментальной установки со значениями температуры, оптимальными для данного вида. Это отражает общий стереотип терморегуляционного поведения различных видов рыб на предоставленные им термоградиентные условия [4, 6]. Полученные нами значения ОИТ в контрольной группе хорошо согласуются с ранее опубликованными исследованиями. Так, ОИТ у сеголеток окуня достигает своего максимума в течение первого года жизни и составляет $\approx 26,5^\circ\text{C}$ [3].

В то же время изменение распределения кормовых ресурсов на фоне градиента температур оказало заметное влияние на терморегуляционное поведение молоди окуня. Так, отсутствие пищи в отсеках, близких к температурному оптимуму, привело к снижению значений ОИТ у опытной группы. Это было вызвано тем, что рыбы, достигнув в термоградиентной установке зоны оптимальных температур и не найдя там пищи, постепенно стали проверять остальные отсеки на присутствие корма. После нахождения кормовых объектов в первых трех отсеках установки они стали регулярно их посещать. Таким образом, частота встречаемости молоди в диапазоне значений температуры $15\text{--}19^\circ\text{C}$ в течение светлого времени суток заметно выросла, и, как следствие этого, снизилось значение среднесуточной избираемой температуры. У рыб контрольной группы посещения данных отсеков на момент достижения ОИТ фактически не наблюдалось, т. е. чаще всего особи данной группы фиксировались в зоне с оптимальными значе-

ниями температуры. Следует также отметить, что рыбы опытной группы надолго не задерживались в отсеках с пищей и постоянно возвращались в зону температурного оптимума. В связи с этим наблюдаемое распределение рыб по температурному градиенту имело два пика: больший в области температурного оптимума и меньший в «кормовых» отсеках (рис. 2).

Сходная ситуация была продемонстрирована на молоди окуня в экспериментах с постепенным удалением кормовых объектов от зоны оптимума в сторону понижения и повышения температуры [13]. Так, постепенное смещение корма в сторону холодных отсеков привело к достоверному снижению среднесуточного значения избираемых температур с 26,1 до 23,6 °С. Такое снижение значений избираемых температур хорошо согласуется с результатами настоящей работы. В то же время смещение кормовых объектов в сторону повышения температуры не привело к достоверному росту среднесуточных значений избираемых температур, что, вероятно, связано с меньшим интервалом значений температуры между оптимумом и верхней сублетальной зоной. Хотя и в данном случае «кормовые миграции» также наблюдались, но они были еще менее продолжительными.

Ранее было показано, что температурные предпочтения рыб могут изменяться под воздействием голода [8–12]. Как правило, голодные особи перемещаются в зоны с температурами на несколько градусов ниже оптимума [8–11]. Однако бывают исключения. Так, молодь семги (*Salmo salar*), после прекращения кормления, предпочитала температуру на 2 °С выше по сравнению с сытым особями [10]. В то же время следует отметить, что в нашем случае голодовки у рыб опытной группы не наблюдалось, т. к. они регулярно питались в «кормовых» отсеках. Это косвенно подтверждается и тем, что масса рыб опытной группы, измеренная до и после эксперимента, не имела достоверных различий ($p > 0,05$). Отмеченное в опыте снижение среднесуточных значений избираемых температур было вызвано не переходом молоди в более низкие температуры на длительный период времени – оно является следствием частых, но непродолжительных посещений рыбами холодных «кормовых» отсеков. Об этом свидетельствует также высокое значение моды избираемых температур опытной группы – 26,2 °С.

При наблюдении характера «кормовых миграций» было выявлено, что чаще всего отсеки с кормом посещались в первой половине дня до и в течение часа после кормления. Голодные особи активно искали корм на участках, где он присутствовал накануне. После насыщения частота посещаемости «кормовых» отсеков заметно снижалась, а рыбы проводили больше времени в диапазоне оптимальных температур (рис. 3). Таким образом, насытившись, молодь предпочитала находиться в температурах близких к оптимальным, что, вероятно, позволяло ей лучше усваивать съеденную пищу и получать определенный энергетический выигрыш.

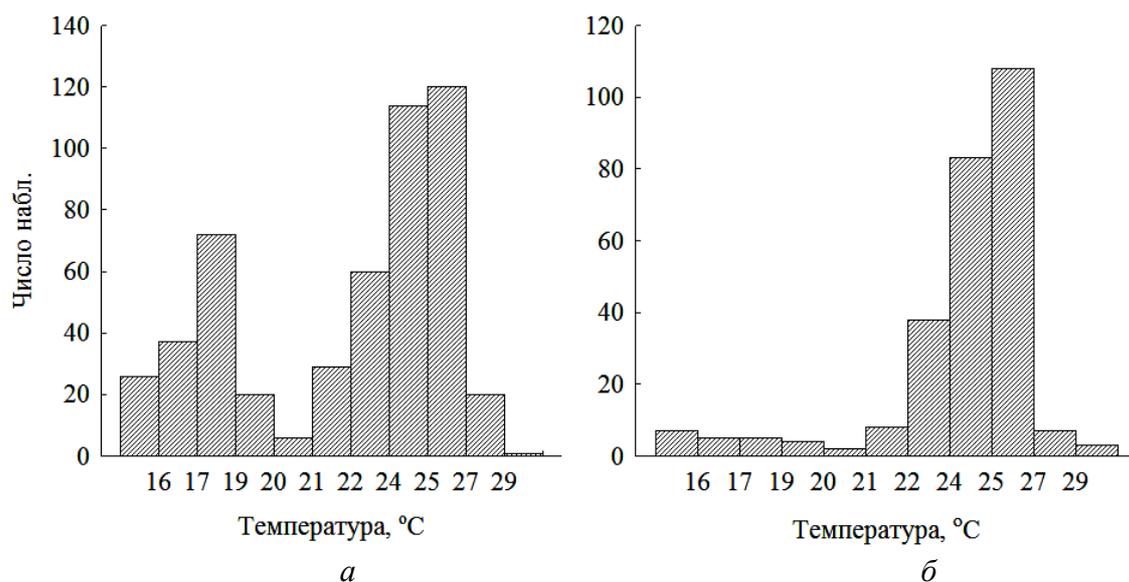


Рис. 3. Распределение молоди окуня опытной группы в экспериментальной термоградиентной установке на момент достижения ею ОИТ (данные по лоткам объединены):
 а – до и во время кормления; б – после кормления

Подобные кормовые миграции, но уже при натуральных наблюдениях, были отмечены для некоторых видов лососевых и сиговых рыб [6, 14, 15]. Так, было показано, что молодь лососей и сигов совершает регулярные перемещения из холодных слоев воды, находящихся ниже термоклина, в более теплые верхние, которые богаты пищей. Как и в нашем случае, рыбы большую часть времени проводят в зонах с низким кормовым ресурсом, но более выгодных с точки зрения температурных условий. Энергетические преимущества от таких перемещений были продемонстрированы на примере молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*) из оз. Дальнего (Камчатка). Показано, что кормовые миграции из холодных нижних в теплые верхние слои водоема позволяют рыбам потреблять корма на треть меньше, чем было бы необходимо при постоянном нахождении их в эпилимнионе [14]. Хорошо согласуется с результатами нашего исследования работа, выполненная на североамериканском подкаменщике (*Cottus extensus*) [16]. Молодь данного вида, питаясь бентосом в придонном слое воды с температурой 5 °С, совершает суточные вертикальные миграции в приповерхностные слои с температурой 13–16 °С. Как показали дальнейшие исследования, такое поведение позволяет ей ускорить собственный рост на 300 % в сравнении с постоянным нахождением в холодном, но богатом пищей слое воды. Таким образом, отмеченное в экспериментальных условиях взаимодействие терморегуляционного и пищевого поведения присуще различным группам рыб и в естественной среде, однако наиболее заметно оно проявляется у тех видов, которые обитают в сильно стратифицированных по температуре водоемах.

Заключение

Анализируя полученные данные, можно сделать вывод, что встречаемость молоди окуня в тех или иных местообитаниях в течение длительного периода будет определяться прежде всего их температурными характеристиками. По-видимому, такая тенденция в выборе макробиотопов присуща и другим видам рыб, например синежаберному солнечнику (*Lepomis macrochirus*) [12]. Это, вероятно, объясняется тем, что температура, непосредственно воздействуя на скорость биохимических реакций, определяет общий уровень метаболизма особей и, как следствие этого, оказывает влияние на темп роста молоди. Как было показано ранее, зона ОИТ соответствует температурному оптимуму роста и развития различных видов рыб [7]. Таким образом, выбирая локации с температурами близкими к оптимальным, молодь окуня максимально увеличивает скорость роста до наступления зимнего похолодания. Можно также предположить, что высокие темпы роста отдельной особи снижают риск ее поедания сверстниками и другими хищниками. Вместе с тем краткосрочный выбор микробиотопов в большей мере зависит от других факторов, например таких, как наличие доступной пищи и присутствие хищников [12]. Так, в случае отсутствия пищи в локациях с оптимальными температурами воды молодь окуня способна совершать «кормовые миграции» в близлежащие районы для поиска корма в температурах на 10 °С (возможно, и более) ниже температурного оптимума. Однако и в данном случае температура продолжает оказывать большое воздействие, поэтому рыбы, найдя такие «кормовые» участки, не остаются в них, а регулярно возвращаются в локации с оптимальными значениями температур, проводя в них большую часть времени. По-видимому, такая форма взаимодействия терморегуляционного и пищевого поведения позволяет молоди окуня поддерживать более высокие темпы роста, чем если бы она постоянно находилась на «кормовых» участках в условиях воздействия низких температур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Одум Ю. Экология: в 2 т. – М.: Мир, 1986. Т. 1 – 328 с.; Т. 2 – 376 с.
2. *Temperature discrimination by captive free-swimming tuna, *Euthynnus affinis** / S. Steffel, A. E. Dizon, J. J. Magnuson, W. H. Neill // Transactions of the American Fisheries Society. – 1976. – Vol. 105. – P. 588–591.
3. 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.
4. Свирский А. М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб: докл. 2-го Всерос. совещ. – Борок, 1996. – С. 140–152.
5. Свирский А. М., Голованов В. К. Изменчивость терморегуляционного поведения рыб и ее вероятные причины // Успехи современной биологии. – 1999. – Т. 119, № 3. – С. 259–264.
6. 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*) // American Zoologist. – 1971. – Vol. 11. – P. 99–113.

7. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // *Journal of Fish Biology*. – 1981. – Vol. 19, N 4. – P. 439–455.
8. Базаров М. И., Голованов В. К. Влияние голодания на избираемые температуры леща, плотвы и окуня // *Биология внутренних вод: информ. бюл.* – Л.: Наука, 1981. – № 50. – С. 42–45.
9. Зданович В. В. Некоторые характеристики термопreferендного поведения молоди осетровых рыб в зависимости от накормленности // *Поведение рыб: материалы докл. Междунар. конф.* – М.: Акварос, 2005. – С. 163–166.
10. Javald M. Y., Anderson J. M. Influence of starvation on selected temperatures of some salmonids // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. – 1967. – Vol. 24. – P. 1515–1519.
11. Morgan M. J. Ration level and temperature preference of American plaice // *Marine Behavior & Physiology*. – 1993. – Vol. 24. – P. 117–122.
12. Wildhaber M. L., Crowder L. B. Testing a Bioenergetics-Based Habitat Choice Model: Bluegill (*Lepomis macrochirus*) Responses to Food Availability and Temperature // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1990. – Vol. 47 (9). – P. 1664–1671.
13. Смирнов А. К., Голованов В. К. Поведение молоди речного окуня в температурном градиенте в зависимости от местоположения корма // *Вопросы рыболовства*. – 2011. – Т. 12. – № 4 (48). – С. 730–740.
14. Крогиус Ф. В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // *Изв. ТИНРО*. – 1974. – Т. 90. – С. 39–48.
15. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах. – М.: Агропромиздат, 1988. – 224 с.
16. Wurtsbaugh W. A., Neverman D. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish // *Nature*. – 1988. – Vol. 333. – P. 846–848.

REFERENCES

1. Odum Iu. *Ekologiya* [Ecology]: v 2 t. Moscow, Mir Publ., 1986. Vol. 1, 328 p.; vol. 2, 376 p.
2. Steffel S., Dizon A. E., Magnuson J. J., Neill W. H. Temperature discrimination by captive free-swimming tuna, *Euthynnus affinis*. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1976, vol. 105, pp. 588–591.
3. Lapkin V. V., Svirskii A. M., Golovanov V. K. Vozrastnaia dinamika izbiraemykh i letal'nykh temperatur [Aging dynamics of preferred and lethal temperatures]. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, iss. 12, pp. 1792–1801.
4. Svirskii A. M. Povedenie ryb v geterotermal'nykh usloviakh [Fish behavior in heterothermal conditions]. *Povedenie i raspredelenie ryb: doklady 2-go Vserossiiskogo soveshchaniia*. Borok, 1996, pp. 140–152.
5. Svirskii A. M., Golovanov V. K. Izmenchivost' termoregulatsionnogo povedeniia ryb i ee veroiatnye prichiny [Variability of thermoregulatory behavior of fish and its probable reasons]. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1999, vol. 119, no. 3, pp. 259–264.
6. 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*). *American Zoologist*, 1971, vol. 11, pp. 99–113.
7. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature. *Journal of Fish Biology*, 1981, vol. 19, no. 4, pp. 439–455.
8. Bazarov M. I., Golovanov V. K. Vliianie golodaniia na izbiraemye temperatury leshcha, plotvy i okunia [Influence of hunger on the preferred temperatures of bream, roach and perch]. *Biologiya vnutrennikh vod: informatsionnyi biulleten'*. Leningrad, Nauka Publ., 1981, no. 50, pp. 42–45.
9. Zdanovich V. V. Nekotorye kharakteristiki termopreferendnogo povedeniia molodi osetrovnykh ryb v zavisimosti ot nakormlennosti [Some characteristics of thermopreferent behavior of sturgeon fry depending on the stomach fullness]. *Povedenie ryb. Materialy dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii*. Moscow, Akvaros Publ., 2005, pp. 163–166.
10. Javald M. Y., Anderson J. M. Influence of starvation on selected temperatures of some salmonids. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1967, vol. 24, pp. 1515–1519.
11. Morgan M. J. Ration level and temperature preference of American plaice. *Marine Behavior & Physiology*, 1993, vol. 24, pp. 117–122.
12. Wildhaber M. L., Crowder L. B. Testing a Bioenergetics-Based Habitat Choice Model: Bluegill (*Lepomis macrochirus*) Responses to Food Availability and Temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990, vol. 47 (9), pp. 1664–1671.
13. Smirnov A. K., Golovanov V. K. Povedenie molodi rechnogo okunia v temperaturnom gradiente v zavisimosti ot mestopolozheniia korma [Behavior of river perch fry in temperature gradient depending on the feed placement]. *Voprosy rybolovstva*, 2011, vol. 12, no. 4 (48), pp. 730–740.
14. Krogius F. V. Znachenie vertikal'nykh migratsii v energeticheskom balanse molodi krasnoi v oz. Dal'nem [Meaning of vertical migrations in energy balance of red fry in the lake Dalniy]. *Izvestiia TINRO*, 1974, vol. 90, pp. 39–48.

15. Poddubnyi A. G., Malinin L. K. *Migratsii ryb vo vnutrennikh vodoemakh* [Fish migration in internal water basins]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1988. 224 p.

16. Wurtsbaugh W. A., Neverman D. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature*, 1988, vol. 333, pp. 846–848.

Статья поступила в редакцию 1.03.2013

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Смирнов Алексей Константинович – Институт биологии внутренних вод Российской академии наук, Ярославская область, поселок Борок; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; Smirnov@ibiw.yaroslavl.ru.

Smirnov Alexey Konstantinovich – Institute of Biology of Internal Waters of Russian Academy of Sciences, Yaroslavl region, Borok; Candidate of Biological Sciences; Senior Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; Smirnov@ibiw.yaroslavl.ru.