

ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ НА ИЗБИРАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ МОЛОДИ РЕЧНОГО ОКУНЯ

А. К. Смирнов

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru*

Проанализировано влияние пищевого и оборонительного поведения на температурные предпочтения сеголеток окуня. Выявлено снижение температур, избираемых молодью окуня, на 4–5°C после 10 дневного периода голодания. При отсутствии пищи в зоне избираемых температур исследованные рыбы были способны питаться в очень широком температурном диапазоне, иногда выходящем за пределы термостойкости (до 36.2°C). При этом у них наблюдался определенный стереотип поведения: непродолжительное посещение кормовых пятен на периферии градиента температур для поиска пищи и питания, и более длительное нахождение в зоне температурного оптимума, особенно после насыщения. Показано, что при отсутствии хищников укрытия слабо влияют на величины окончательно избираемой температуры молоди окуня. В то же время присутствие укрытий несколько снижало реакцию рыб на стрессорные ситуации (вмешательство в экспериментальную среду). Полное отсутствие укрытий при появлении хищника в зоне температурного оптимума делало ее, а также ассоциированные с ней кормовые ресурсы, малодоступными для молоди окуня. При совместном расположении кормовых пятен и укрытий за пределами зоны температурного оптимума, рыбы концентрировались около них. Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что, несмотря на определяющую значимость терморегуляционного поведения для жизни рыб, его реализация может быть существенно скорректирована воздействием других факторов. Однако и в лабораторных, и в полевых условиях многие виды рыб с помощью взаимодействия различных форм поведения могут получать значительные выгоды, используя температурную неоднородность среды как важный экологический ресурс.

Ключевые слова: терморегуляционное поведение, молодь рыб, окончательно избираемая температура, предпочитаемая температура, температурный оптимум, пищевое поведение, оборонительное поведение.

ВВЕДЕНИЕ

Большинство живых организмов в процессе своей жизнедеятельности так или иначе сталкивается с температурной неоднородностью среды обитания. Для эктотермных животных это особенно актуально, так как от окружающей температуры в значительной мере зависит интенсивность протекания большинства их жизненных функций. В процессе эволюционного развития данная группа животных выработала определенный комплекс адаптационных реакций, направленных на поддержание относительного постоянства внутренней среды организма на фоне изменяющихся внешних условий [Озернюк, 2000 (Ozernyuk, 2000); Golovanov, 2013]. Данные реакции затрагивают множество процессов, протекающих на различных уровнях, от биохимического до поведенческого. В то же время, в ответ на колебания температуры в среде обитания, большинство эктотермных организмов реагирует, в первую очередь, сменой поведения [Viciego, 2007]. Эффективность поведенческих реакций, направленных на поддержание относительного постоянства температуры внутренней среды организма, может отличаться у различных групп эктотермов. Наибольшего совершенства в данной области достигли многие рептилии, при этом точность их поведенческого терморегулирования может составлять десятые доли градуса [Черлин, 2014 (Cherlin, 2014)].

Водная среда значительно меньше подвержена колебаниям температуры по сравнению с воздушной, но и здесь возможны довольно сильные перепады температур. В частности, они характерны для относительно глубоких водоемов, расположенных в умеренных и высоких широтах. В период летней стратификации температуры поверхностного и придонного слоя воды могут различаться на 10 и более градусов. С другой стороны, в подавляющем большинстве водоемов всегда существуют более или менее выраженные суточные колебания температур. Например, в течение дня температура мелководий может значительно отличаться от температуры основной массы воды. То же самое можно сказать о различии температуры нижних и верхних участков рек. Многие виды гидробионтов, и в частности рыбы, с успехом используют подобные условия для оптимизации процессов собственного роста и развития [Крогиус, 1974 (Kroggius, 1974); Поддубный, Малинин, 1988 (Poddubnyj, Malinin, 1988); Narver 1970; Brett, 1971; Neverman, Wurtsbaugh, 1994; Garner et al. 1998 и др.].

Таким образом, температурную неоднородность среды обитания можно рассматривать как некий экологический ресурс, который эктотермные организмы используют с очевидной для себя выгодой. При этом неравномер-

ность распределения температурных зон в пространстве водоема может обуславливать скопление животных в той или иной его точке на текущий момент времени. Это хорошо демонстрируется экспериментами по определению избираемых или предпочитаемых температур [Smirnov, Golovanov, 2011; Golovanov, 2013]. В лабораторных условиях различные виды живых организмов, способных к самостоятельному перемещению, при предоставлении им градиента температур самопроизвольно выбирают те температурные зоны, в которых их организм работает наиболее сбалансированно [Jobling, 1981]. Однако в отличие от лабораторного эксперимента, в природе на выбор животными температурного оптимума постоянно сказывается значительное давление других факторов абиотического, а в еще большей мере биотического характера. При этом каждая особь вынуждена постоянно принимать решения, что для нее более выгодно на текущий момент времени. Например, можно находиться на теплых, но бедных кормом участках водоема или перейти в локацию, богатые

кормовыми организмами, но с неоптимальными температурными условиями.

Решение этих задач молодью сиговых и лососевых видов рыб в условиях летней стратификации водоемов достаточно хорошо изучено [Крогиус, 1974 (Krogius, 1974); Поддубный, Малинин, 1988 (Poddubnyj, Malinin, 1988); Brett, 1971 и др.]. В то же время появляются сведения, что рыбы и других систематических групп также способны с успехом использовать температурную неоднородность среды обитания [Малинин и др., 1996 (Malinin et al., 1996); Wurtsbaugh, Neverman, 1988; Neverman, Wurtsbaugh, 1994; Garner et al. 1998; Bazarov, 2011]. Несмотря на это, на настоящий момент достаточно слабо изучен вопрос изменения терморегуляционного поведения молодежи речных видов рыб под воздействием других поведенческих реакций. В связи с этим целью настоящей работы было лабораторное исследование влияния пищевого и оборонительного поведения на выбор температур сеголетками речного окуня.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспериментальный материал был получен путем неводного вылова сеголетков (0+) окуня из канала п. Борок (прибрежье Рыбинского водохранилища) в 2012–2015 гг. Отловленная молодежь до начала экспериментов содержалась в акклимационных аквариумах. В зависимости от времени проведения опытов акклимационная температура изменялась в диапазоне 14–21°C. Кормление осуществлялось один раз в сутки с использованием личинок хирономид. Всего было исследовано более 120 сеголетков окуня. Средняя длина молодежи составляла 62.8 ± 1.9 мм, средняя масса – 4.3 ± 0.4 мм.

Эксперименты по оценке влияния пищевого и оборонительного поведения (присутствие укрытий) были выполнены в двухканальной горизонтальной термоградиентной установке (детальное устройство см. Голованов и др., 2012 [Golovanov et al., 2012]). Воздействие хищника изучалось в одноканальной горизонтальной термоградиентной установке. Она представляла собой лоток с внешними размерами 315×45×30 см, и была разделена перегородками на 7 отсеков объемом около 60 л каждый. В перегородках имелись проходы размером 8×4 см, закрытые крупной металлической сеткой. Такая конструкция позволяла молодежи окуня беспрепятственно проникать из отсека в отсек, но препятствовала перемещению хищника. Каждый из рабочих отсеков имел встроенные системы терморегуляции, фильтрации и

аэрации воды. Фиксация распределения рыб по отсекам установок проводилась от 18 до 24 раз в сутки с использованием видеоаппаратуры с последующей обработкой записей на компьютере. Во всех экспериментах температура воды в отсеках измерялась с использованием электронных термометров. Световой режим составлял 12:12 ч.

В первом эксперименте исследовалось изменение температурных предпочтений молодежи окуня в температурно-неоднородной среде в ответ на прекращение кормления. Поле температурного градиента составляло 15.0°C, от 15.0°C в холодном конце лотка до 30.0°C в теплом. Жесткость градиента – 3.5°C м⁻¹. В начале эксперимента две группы по 10 рыб помещали в каждый из каналов термоградиентной установки в отсек с температурой, близкой к акклимационной (20.6°C). Кормление осуществлялось ежедневно в отсеки, где на тот момент находилось большинство рыб. После достижения молодежью зоны окончательно избираемой температуры (отсутствие достоверных различий между двумя последовательными значениями среднесуточных температур) кормление прекращали. Спустя 10 сут рыбам снова предлагалась пища, и опыт продолжался до момента достижения одной из экспериментальных групп температур, близких к ранее установленным значениям. Общая продолжительность эксперимента 25 сут.

В ходе **второго эксперимента** прослеживалась реакция молоди окуня на постепенное удаление кормовых объектов от зоны окончательно избираемой температуры. При этом отсеки, в которые помещался корм, смещались в сторону низких (группа I) или высоких (группа II) температур (подробнее см. [Smirnov, Golovanov, 2011]. Продолжительность экспериментов 26–29 сут.

В **третьем эксперименте** молоди окуня предоставлялась возможность выбора температуры в условиях, когда пища помещалась в отсеки, где на тот момент находились рыбы (контрольные группы) или, когда кормовые объекты присутствовали только в “холодной” (15–19°C) части термоградиентной установки (опытные группы) (подробнее см. [Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013)]. Продолжительность опытов составляла 8–10 сут.

В **четвертом эксперименте** исследовалось влияние укрытий на терморегуляционное поведение молоди окуня. В одном опыте в каждый из отсеков термоградиентной установки содержал укрытия (группа I), в другом – укрытия отсутствовали (группа II). На момент достижения рыбами первой группы значений окончательно избираемых температур (отсутствие достоверных различий в температурах за несколько последовательных суток) укрытия изымались. Для этого были выбраны три отсека с температурами, близкими к окончательно избираемой. В опыте со второй группой укрытия добавлялись в отсеки, соседствующие с зоной окончательно избираемых температур (подробнее см.: [Смирнов, Смирнова, 2013 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. Продолжительность эксперимента 16 сут.

Пятый эксперимент был посвящен оценке влияния хищников на процессы выбора молодью окуня оптимальной температуры. Было исследовано две группы рыб, в отсутст-

вии (группа I) и присутствии (группа II) укрытий. Поле температурного градиента составляло 12.0°C, от 18.0°C в холодном конце лотка до 30.0°C в теплом. Жесткость градиента – 3.8°C м⁻¹. В начале эксперимента рыб помещали в отсек термоградиентной установки с температурой, близкой к акклимационной (около 18°C). Далее молоди обеих групп предоставлялась возможность выбрать оптимальную температурную зону. В это время кормление производили один раз в сутки в отсеки с максимальным присутствием рыб. После завершения процесса выбора в отсек с окончательно избираемой температурой помещался хищник (щука 0+) и наблюдения продолжались еще несколько суток. Кроме этого, корм помещался только в этот отсек. Продолжительность опытов составляла 12–13 сут.

В **шестом эксперименте** исследовалось совместное влияние пищевого и оборонительного поведения на терморегуляторные поведенческие реакции молоди окуня. Две группы рыб (по 10 особей) помещали в отсеки двухканальной термоградиентной установки с температурами, сходными с акклимационными (15°C). Поле температурного градиента составляло 15.0°C, от 15.0°C в холодном конце лотка до 30.0°C в теплом. Жесткость градиента – 3.5°C м⁻¹. Четыре крайних «холодных» отсека каждого из каналов установки содержали укрытия (диапазон температур 15–20°C). В течение всего эксперимента кормление производили в отсеки с температурами 17–19°C. Продолжительность опытов составляла 10 сут.

На основе полученных данных были рассчитаны среднее суточные и окончательно избираемые температуры сеголеток окуня. Статистическое сравнение выборок проводилось с использованием критериев Стьюдента и Вилкоксона. Для статистических расчетов использовался программный пакет Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе первого эксперимента молодью окуня после помещения в термоградиентную установку постепенно (в течение 7 суток) скапливалась в зоне окончательно избираемой температуры (группа I – 26.2±0.1°C, группа II – 26.0±0.1°C). Прекращение кормления вызывало постепенное перераспределение рыб в температурном поле в сторону снижения температуры (рис. 1). По истечении 9–10 сут с момента прекращения питания значения температур, предпочитаемых молодью окуня, достоверно (p<0.05) снижались до 21.8±0.1°C (группа I) и 20.5±0.2°C (группа II). В то же время рыбы регулярно предпринимали попытки поиска кормовых объектов в большинстве

отсеков термоградиентной установки. В ответ на возобновление кормления наблюдался достаточно быстрый рост значений избираемых температур до уровня, предшествующего голоданию (26.1±0.1°C – группа I, различия недостоверны при p>0.05), или относительно близкому к нему (24.2±0.1°C – группа II, различия достоверны при p<0.05).

Данные второго эксперимента продемонстрировали, что не только полное отсутствие пищи в среде, но и смена ее пространственного расположения относительно температурного оптимума может влиять на процессы выбора молодью окуня тех или иных температур [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov,

Golovanov, 2011)]. При последовательном перемещении кормовых объектов из зоны окончательно избираемой температуры в сторону их понижения избираемые окунем температу-

ры достоверно ($p < 0.05$) снижались с 26.1 ± 0.2 (10-е сут) до $22.7 \pm 0.4^\circ\text{C}$ (26-е сут). Следует отметить, что даже когда пища помещалась в самые “холодные” отсеки (около 16°C),

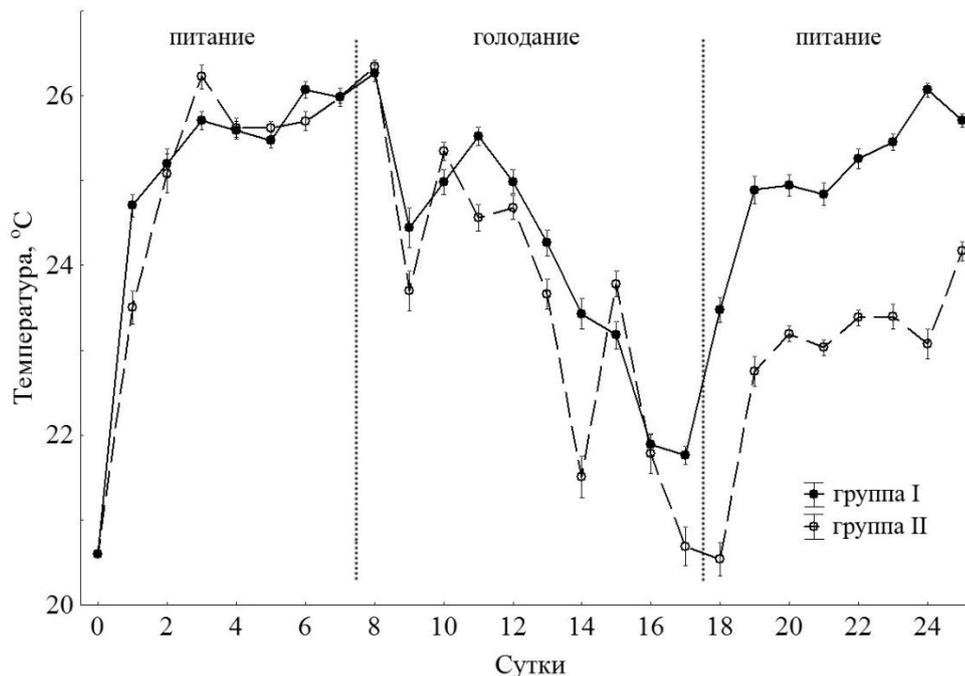


Рис. 1. Динамика избираемых температур у молоди окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего) в сытом и голодном состоянии, а также при возобновлении питания.

Fig. 1. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM) at fed and fasted state, as well as refeeding.

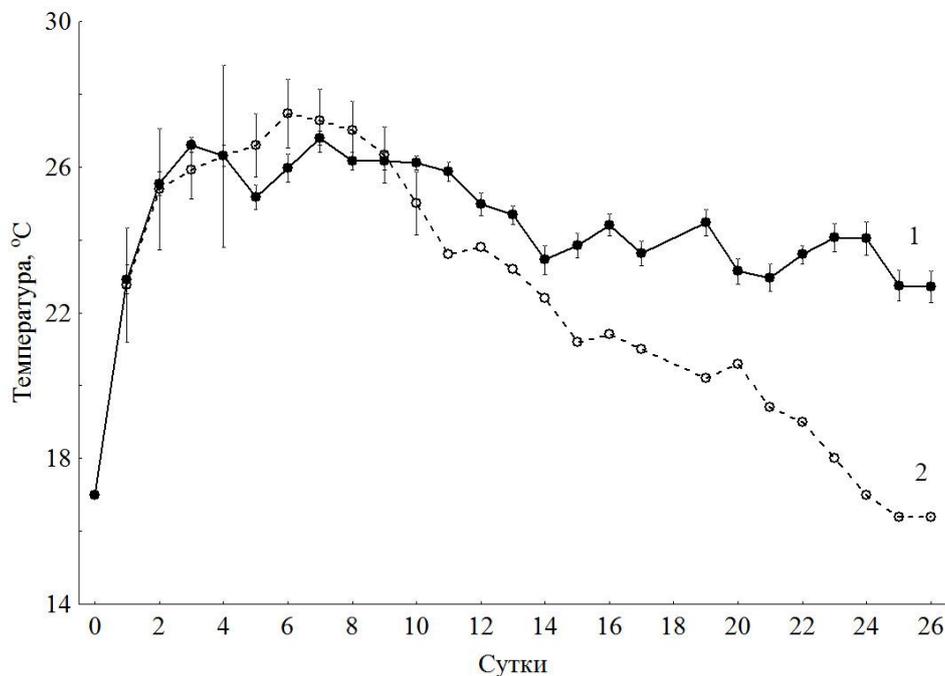


Рис. 2. Динамика температур, избираемых молодью окуня при постепенном удалении кормовых объектов от зоны оптимума в сторону снижения температуры. 1 – избираемые температуры рыб (среднее за сутки \pm ошибка среднего) и 2 – температуры, в которых помещался корм (по: Смирнов, Голованов, 2011).

Fig. 2. Mean selected temperature as function of time for young perch while gradually shifting food from the optimum area to low temperatures zone. 1 – selected temperature (mean \pm SEM) and 2 – food place temperature (by: Smirnov, Golovanov, 2011).

рыбы продолжали активно питаться, заходя в них на непродолжительное время (рис. 2).

В опыте по перемещению кормовых объектов из зоны температурного оптимума в

сторону повышения температуры результаты несколько отличались (рис. 3). При помещении пищи в отсеки, в которых на тот момент присутствовали рыбы, окончательно избираемая

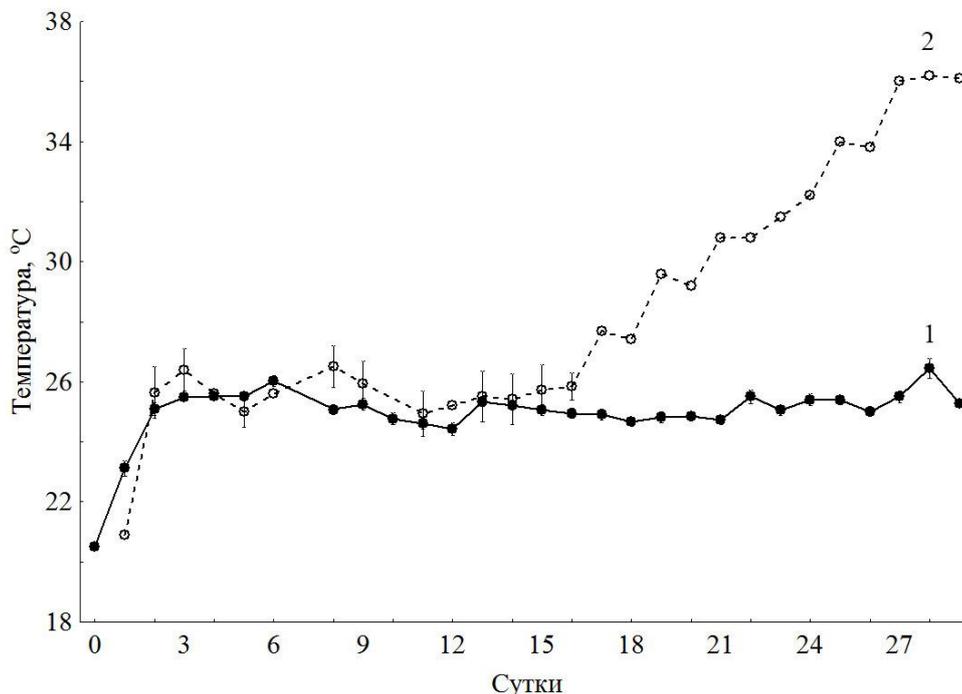


Рис. 3. Динамика температур, избираемых молодью окуня при постепенном удалении кормовых объектов от зоны оптимума в сторону повышения температуры. 1 – избираемые температуры рыб (среднее за сутки \pm ошибка среднего) и 2 – температуры, в которых помещался корм (по: Смирнов, Голованов, 2011).

Fig. 3. Mean selected temperature as function of time for young perch while gradually shifting food from the optimum area to high temperatures zone. 1 – selected temperature (mean \pm SEM) and 2 – food place temperature (by: Smirnov, Golovanov, 2011).

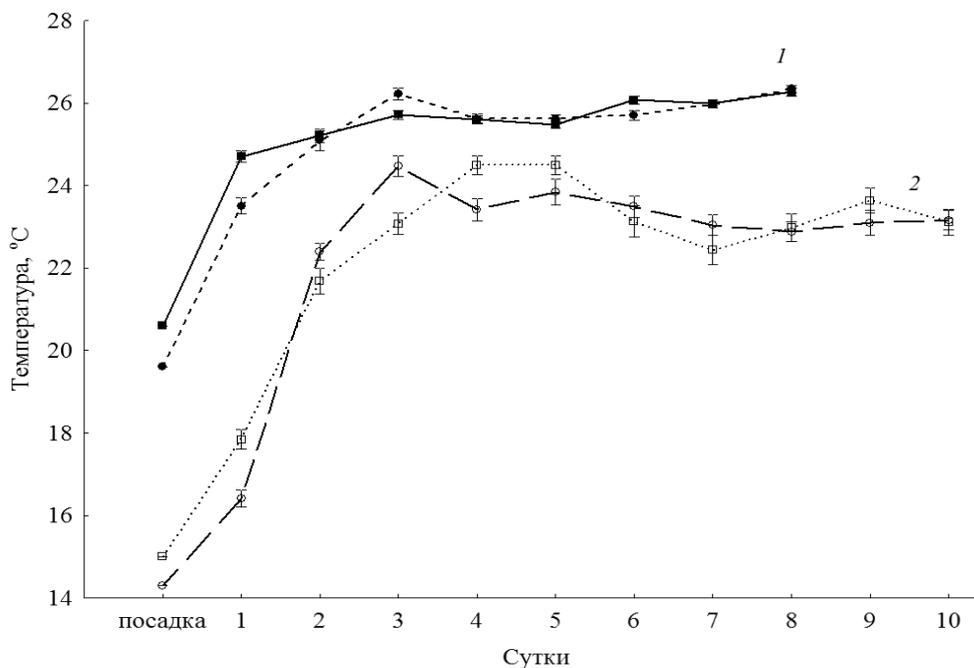


Рис. 4. Динамика температур, избираемых молодью окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего). 1 – контрольные группы и 2 – опытные группы (по: Смирнов, 2013).

Fig. 4. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM). 1 – control group and 2 – experimental group (by: Smirnov, 2013).

температура составила $25.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Постепенное передвижение кормовых объектов сторону увеличения температуры не вызывало ответного достоверного ($p > 0.05$) роста температурного предпочтения ($25.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$). Исключение было зафиксировано только на 28-е сут опыта ($26.4 \pm 0.3^\circ\text{C}$, различия достоверны при $p < 0.05$). При этом молодь окуня продолжала питаться даже в очень “теплых” отсеках с летальными значениями температуры (максимум 36.2°C), заходя в них на крайне непродолжительное время.

Данные третьего эксперимента показали, что постоянное расположение кормовых объектов в зоне низких температур снижает температурные предпочтения молоди окуня [Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013)]. На протяжении всего эксперимента рыбы опытных групп выбирали более низкие температуры ($23.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$, конец опыта) в сравнении с контролем ($26.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, конец опыта) (рис. 4). Установленные различия были статистически достоверны ($p < 0.05$). При этом как в опытных, так и контрольных группах рыбы активно питались.

В ходе четвертого эксперимента было показано, что наличие или отсутствие в окружающей среде укрытий может определенным образом отразиться на терморегуляционном поведении молоди окуня [Смирнов, Смирнова, 2013 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. В присутствии укрытий рыбы, вероятно, были менее подвержены стрессам и быстрее осваивали экспериментальную среду, а также меньше реагировали на изменения, происходящие в ней

(рис. 5). При этом молодь окуня и в среде с укрытиями, и без таковых на 9–11 сутки эксперимента предпочитала относительно близкие ($24.3 \pm 0.1^\circ\text{C}$ для I-ой группы и 23.7 ± 0.1 для II-ой группы), но достоверно различающиеся ($p < 0.05$) значения температуры. Только на 12-е сут температуры, избираемые молодь I-ой группы неожиданно возросли до $25.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ($p < 0.05$), в то время как рыбы из второй группы сохранили их значения $23.8 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ($p > 0.05$). Изъятие на 13-е сут укрытий из отсеков термодифференцированной установки, ближайших к зоне температурного выбора, вызывало снижение частоты встречаемости в них рыб (группа I), с последующим постепенным восстановлением в течение нескольких суток (рис. 6). Однако это фактически не оказало влияния на значения предпочитаемых молодь окуня температур ($25.0 \pm 0.3^\circ\text{C}$ на 14-е сут опыта, $p > 0.05$). Добавление укрытий в экспериментальную среду, где они до этого отсутствовали (группа II), приводило к более выраженной реакции рыб. При этом резко возрастало число посещений “холодных” отсеков установки, вследствие чего величина избираемых молодь температур достоверно ($p < 0.05$) снижалась до $21.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (рис. 5, 7). Однако, как и в случае с первой группой, спустя несколько суток частота встречаемости рыб в отсеках установки с ранее предпочитаемыми значениями температур постепенно возрастала. Кроме того, следует отметить, что посещаемость молодью обеих групп отсеков, ближайших к зоне оптимума и в то же время содержащих укрытия, была чаще всего достаточно высокой (рис. 6, 7).

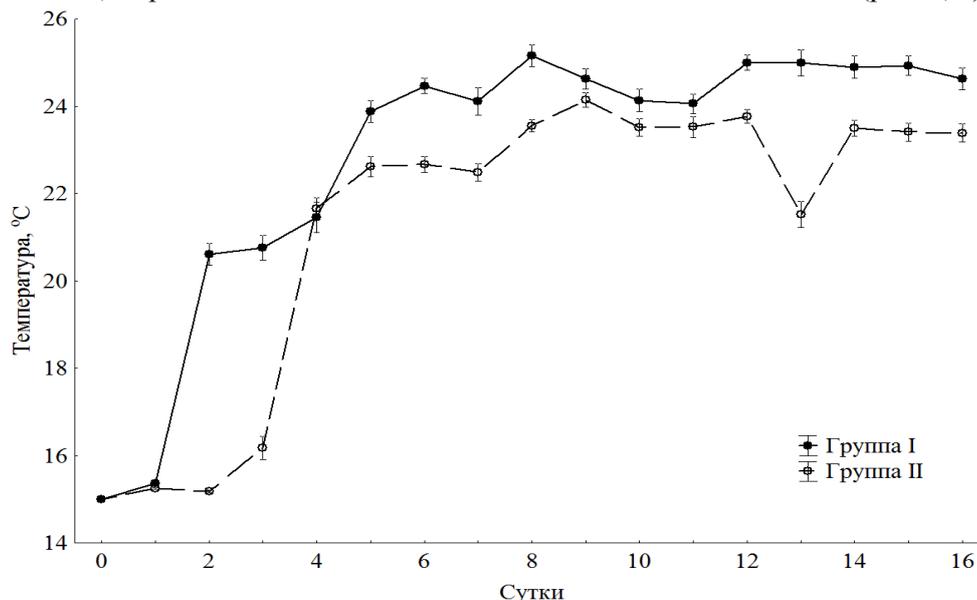


Рис. 5. Динамика температур, избираемых молодью окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего). Группа I – укрытия присутствуют; группа II – укрытия отсутствуют.

Fig. 5. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM). The group I – shelter was present and the group II – shelter was missing (by: Smirnov, 2013).

Результаты пятого эксперимента показали, что присутствие хищника в экспериментальной среде может накладывать существенный отпечаток на терморегуляционное поведение сеголеток окуня. Если в экспериментальной среде отсутствовали укрытия (группа I), то

появление хищника в зоне температурного оптимума вызывало резкое и достоверное ($p < 0.05$) снижение значений избираемых температур в связи с быстрым переходом рыб в соседние отсеки (с $24.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ до $23.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ в течение первых суток). В дальнейшем рыбы

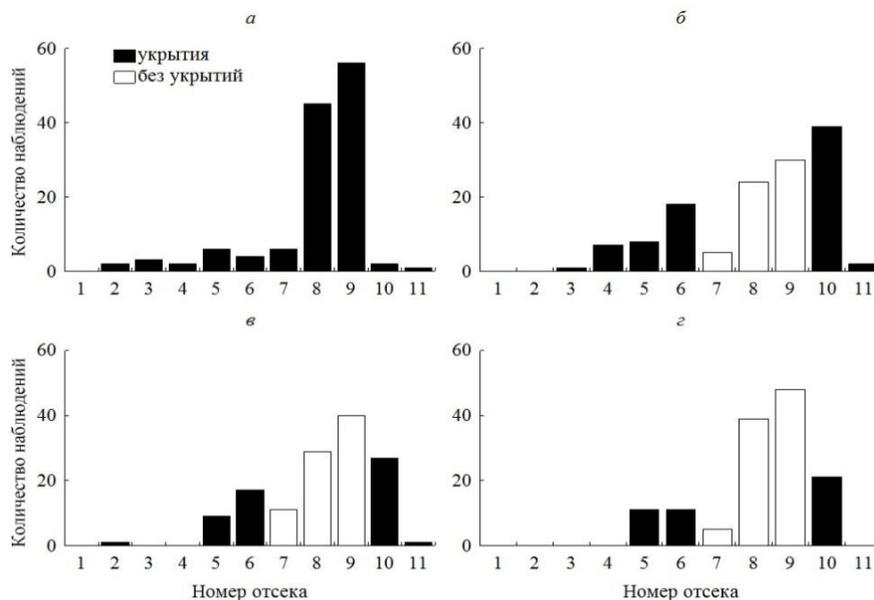


Рис. 6. Распределение молоди I-ой группы в отсеках экспериментальной установки: а – 12-е сут; б – изъятие укрытий из 7, 8 и 9-го отсеков (13-е сут); в – 14-е сут; г – 15-е сут (по: Смирнов, Смирнова, 2013).

Fig. 6. Distribution of young fish from the group I in compartments of the experimental apparatus (No of obs.): а – at 12th day; б – remove shelters from 7, 8 and 9th compartments (at 13th day); в – at 14th day; г – at 15th day (Smirnov, Smirnova, 2013).

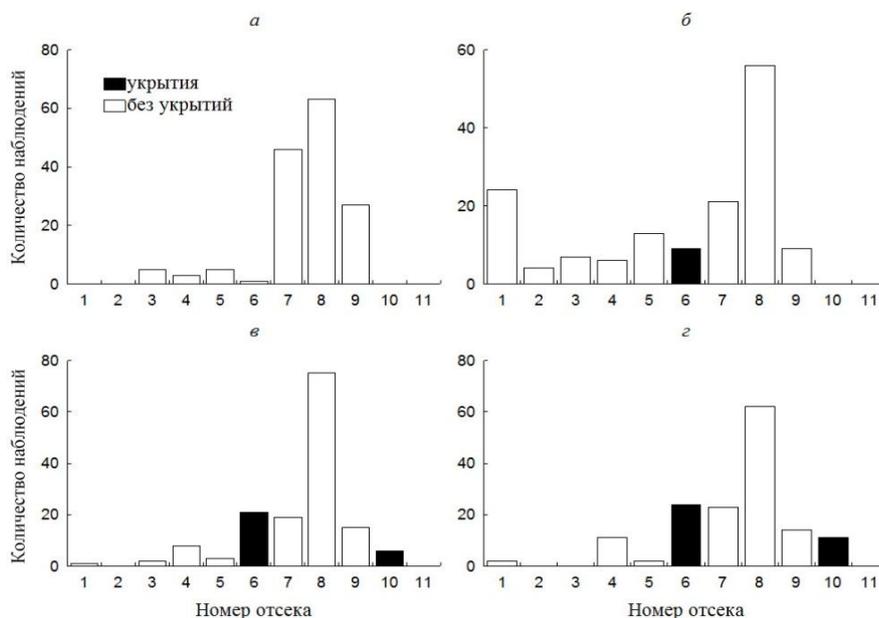


Рис. 7. Распределение молоди II-ой группы в отсеках экспериментальной установки: а – 12-е сут; б – добавлении укрытий в 6-ой и 10-ый отсеки (13-е сут); в – 14-е сут; г – 15-е сут (по: Смирнов, Смирнова, 2013).

Fig. 7. Distribution of young fish from the group II in compartments of the experimental apparatus (No of obs.): а – at 12th day; б – addition shelters to 6 and 10th compartments (at 13th day); в – at 14th day; г – at 15th day (Smirnov, Smirnova, 2013).

старались максимально дистанцироваться от хищника, концентрируясь в крайних отсеках установки с температурой менее 20°C (предпочитаемая температура на 4-е сут составила 19.2±0.4°C). При этом, так как корм помещался только в отсек, в котором присутствовал хищник, рыбы фактически не питались (рис. 8). В случае, когда в отсеках установки находились укрытия (группа II), поведенческие реакции молоди окуня значительно менялись. Так, несмотря на появления хищника в зоне избираемой температуры, частота встречаемости в ней рыб снижалась незначительно

(рис. 8). Вследствие этого, значения температур, предпочитаемых молодью, не претерпевали значимых ($p > 0.05$) изменений (с 24.6±0.4°C до и 24.4±0.4°C в течение первых суток после добавления хищника). В дальнейшем молодь все же постепенно покинула данный отсек установки, вследствие чего величины избираемых температур на третьи сутки достоверно ($p < 0.05$) снизились до 22.2±1.2°C. Следует отметить, что в отличие от ситуации отсутствия укрытий, рыбы второй группы достаточно регулярно заходили в отсек с хищником для питания.

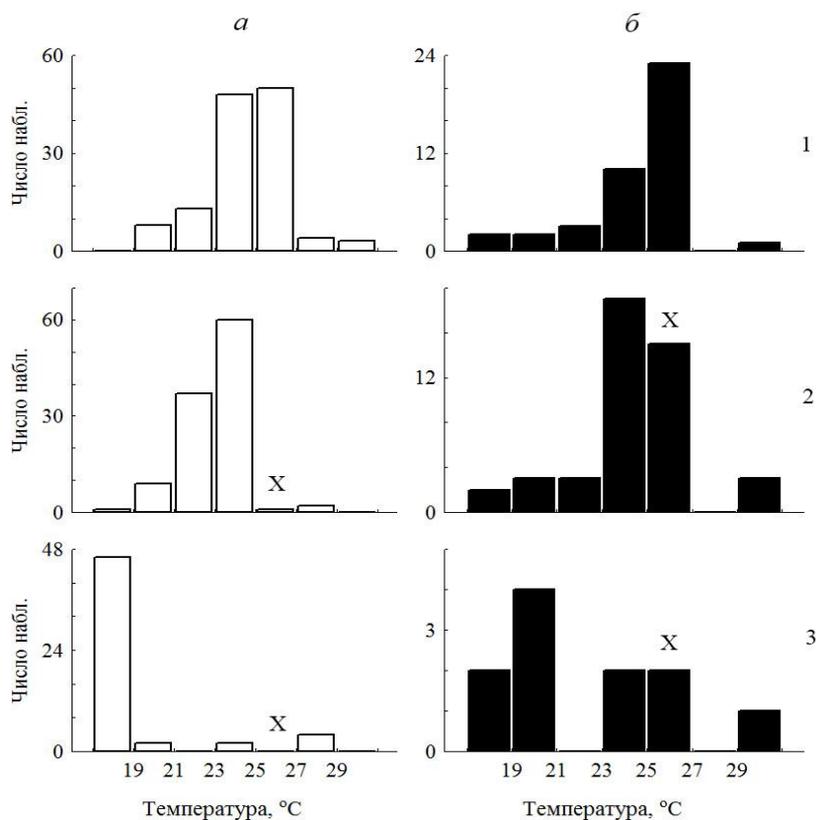


Рис. 8. Воздействие хищников на распределение молоди окуня в градиенте температур в условиях отсутствия (а) и присутствия (б) укрытий. 1 – до посадки хищника, 2 – первые сутки после посадки хищника и 3 – спустя несколько суток после посадки хищника (X – отсек, в котором находился хищник).

Fig. 8. Impact predators to distribution of perch fry in the temperature gradient (No of obs.) when a shelters was missing (a) and attended (b). 1 – before placing of predator, 2 – the first day after placing of predator and 3 – a few days after placing of predator (X – predator compartment).

Результаты шестого эксперимента показали, что при постоянном расположении укрытий и кормовых пятен в зоне температур 15–20°C, молодь окуня, помещенная в установку (отсек с температурой 15°C), на четвертые сутки скапливалась в температурах со значениями, достаточно близкими к ранее установленному оптимуму (рис. 9). Избираемая температура рыб на этот период достоверно ($p < 0.05$) отличалась от акклимационной, составив 23.2±0.4°C (группа I) и 24.9±0.3°C (группа II).

Однако затем рыбы постепенно сместились в “холодную” зону экспериментальной установки, где располагались укрытия и присутствовал корм. Распределение рыб по отсекам термоградиентной установки на 10-е сут эксперимента имело пик в самом “теплом” из отсеков, содержащих укрытия (18–20°C), а значение предпочитаемой температуры составило 18.8±0.3°C (группа I) и 20.5±0.3°C (группа II). Данные значения достоверно ($p < 0.05$) отличались от установленных на 4-е сут опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось выше, температура окружающей среды – один из важнейших факторов для успешной жизнедеятельности экто-термных животных. Вероятно, поэтому рыбы способны четко ориентироваться в температурных полях и находить те температурные

зоны, в которых затраты энергии на поддержание жизнедеятельности будут минимальны, а скорость роста и развития максимальна. Действительно, фактически с момента появления способности к самостоятельному перемещению личинки окуня отчетливо демонстрируют

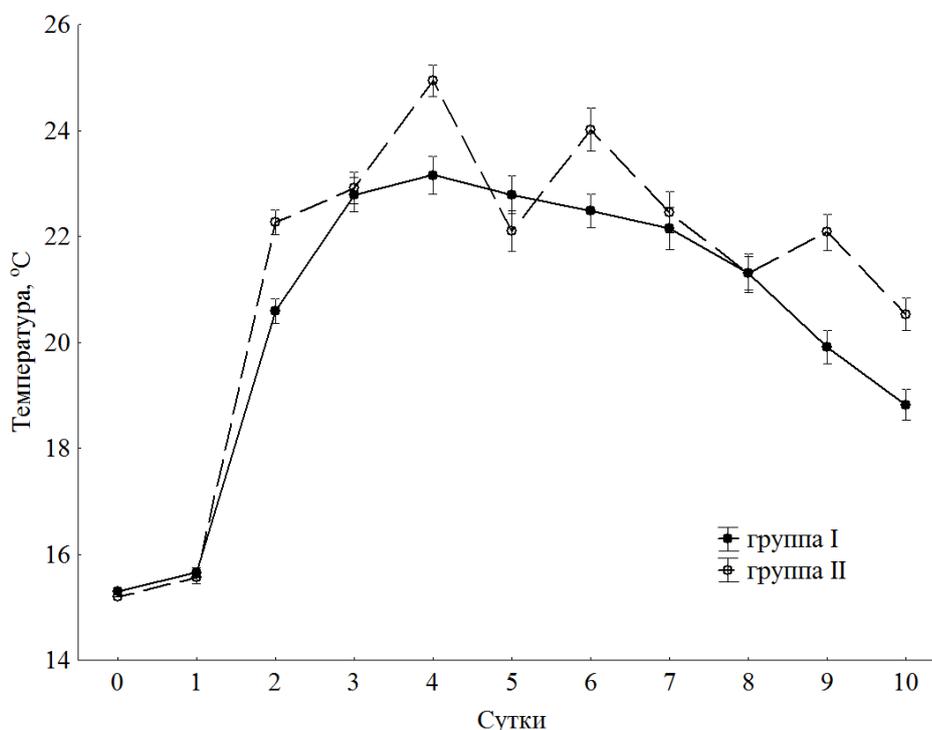


Рис. 9. Динамика температур, избираемых молодью окуня (среднее за сутки \pm ошибка среднего) при расположении укрытий и пищи вне зоны температурного оптимума (отсеки установки с температурой 15–20°C).

Fig. 9. Mean selected temperature as function of time for young perch (mean \pm SEM) at the location of shelters and food outside the optimum temperature zone (compartments with a temperature of 15–20°C).

реакции поведенческой терморегуляции. Помещенные в температурно-неоднородную среду, они неуклонно стремятся в сторону повышенных температур [Смирнов, Смирнова, 2012 (Smirnov, Smirnova, 2012)]. При этом данная реакция настолько сильно выражена, что в течение первой недели жизни наблюдается массовая гибель личинок от перегрева, из-за попадания в излишне высокие температуры ($>26^\circ\text{C}$). Сходная ситуация была отмечена также для молоди плотвы (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)) [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov, Golovanov, 2011)]. Все это свидетельствует о том, что, начиная с самых ранних этапов постэмбрионального развития, молодь окуня, а возможно и других видов речных рыб, обладает четко выраженным положительным термотаксисом. При этом диапазон температур, в который она стремится попасть, значительно отличается от инкубационного. Экспериментальные данные показывают, что в течение

первого месяца жизни величина избираемой молодью окуня температуры достигает максимального значения (около 26°C) и начинает изменяться только с началом полового созревания [Свирский, Лапкин, 1987 (Svirskij, Lapkin, 1987), Смирнов, Смирнова, 2012 (Smirnov, Smirnova, 2012)].

Однако естественная среда чаще всего накладывает определенные ограничения на реализацию терморегуляционного поведения либо в силу отсутствия необходимых температурных условий, либо воздействия других не менее важных для нормальной жизнедеятельности рыб факторов. В связи с этим, выявление взаимосвязи поведенческой терморегуляции с другими формами поведения важно для понимания вопросов пространственно-временного распределения молоди рыб в естественных водоемах. К сожалению, изучение терморегуляционного поведения в природе связано с массой трудностей, в первую оче-

редь из-за сложности оценки перемещения рыб в температурном поле водоема. Поэтому чаще всего данный вопрос изучался в лабораторных условиях [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov, Golovanov, 2011); Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013); Bevelhimer, 1996; Krause et al., 1998; van Dijk et al., 2002; Zdanovich, 2006; Golovanov, 2013 и др.]

Взаимосвязь терморегуляционного и пищевого поведения. Данные экспериментов свидетельствуют о том, что в температурно-неоднородной среде при прекращении корм-

ления окуни скапливалась в зоне пониженных температур в сравнении с ситуацией нормального питания (рис. 10). Значения температур, избираемых рыбами обеих экспериментальных групп, снижались на 4–5°C, а пик встречаемости молоди в отсеках установки смещался из температурного диапазона 25–27°C в интервал 21–22°C. С момента возобновления питания рыбы достаточно быстро восстанавливали прежние температурные предпочтения, а максимальная частота встречаемости рыб возвращалась в диапазон 25–27°C (рис. 10).

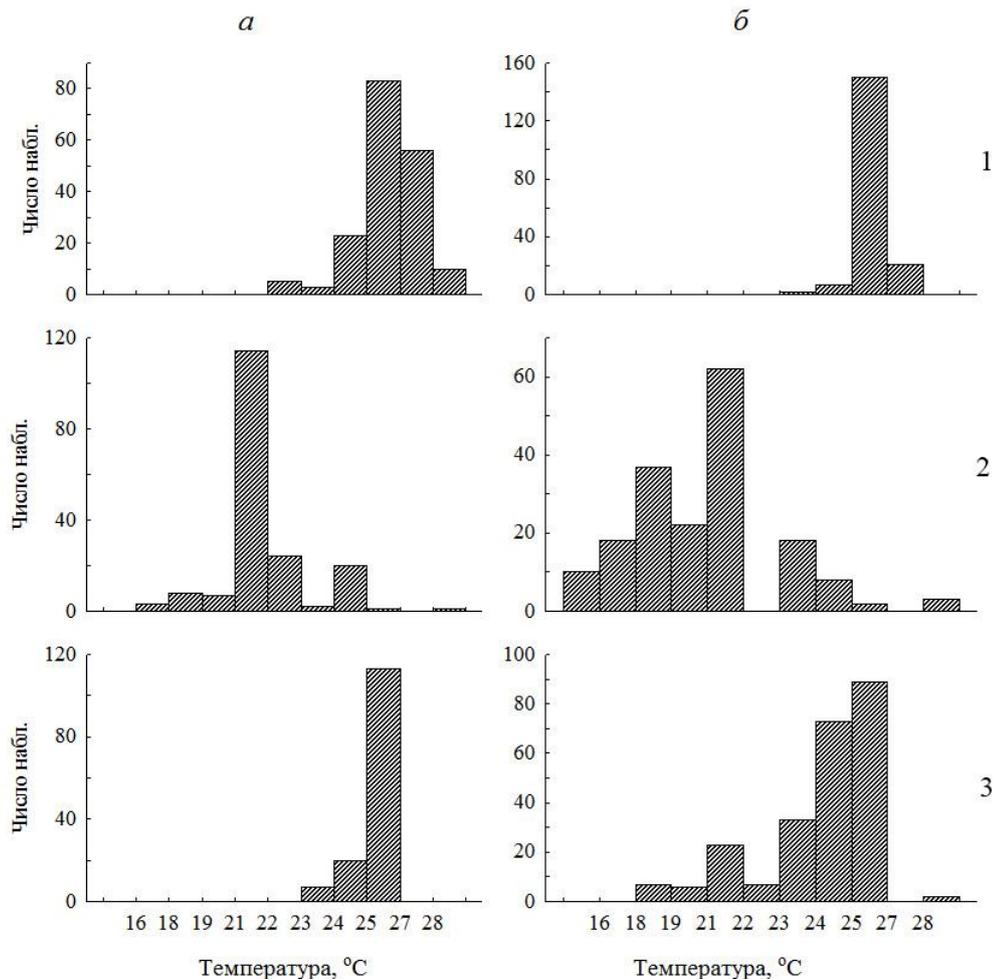


Рис. 10. Распределение молоди окуня из двух экспериментальных групп (а и б) в градиенте температур на разных этапах эксперимента. 1 – на момент достижения зоны окончательно избираемых температур при нормальном питании (7-е сут), 2 – на заключительном этапе голодания (17-е сут) и 3 – на конец эксперимента (24-25-е сут) после возобновления кормления.

Fig. 10. Distribution of perch fry of the two experimental groups (a and b) in temperature gradient (No of obs.) during the different stages of experiment. 1 – moment of reaching the final preferendum zone under normal diet (7th day), 2 – in the final stage of starvation (17th day) and 3 – the end of experiment (24-25th day) after refeeding.

Полученные данные соответствуют общей тенденции, заключающейся в перемещении голодных особей в область пониженных температур, и продемонстрированной у целого ряда пресноводных и морских видов рыб [Javaid, Anderson, 1967; Stuntz, Magnuson,

1976; Mac, 1985; van Dijk et al., 2002; Golovanov, 2013 и др.]. Одно из первых исследований данного факта было выполнено на молоди лососевых [Javaid, Anderson, 1967]. В этой работе мальки американской палии (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814)) и радуж-

ной форели (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)) после прекращения кормления резко снижали диапазон предпочитаемых температур на 2–4°C. Возобновление кормления вызвало быстрый возврат (в течение суток) к прежним значениям. В другой работе в условиях плавного вертикального градиента температур голодная молодь минтая (*Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814) выбирала температуры на 3–4°C ниже, чем в сытом состоянии [Sogard, Olla, 1996]. Сеголетки плотвы и леща (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758)) в ответ на прекращение кормления снижали величины избираемых температур на 4.8°C, в то время как молодь речного окуня только на 1.2°C [Golovanov, 2013]. Примечательно, что последняя цифра заметно отличается от установленной нами, несмотря на сходные сроки периода голодания. Более сложная поведенческая реакция была показана в другой работе, выполненной на молоди плотвы [Van Dijk et al., 2002]. Голодные рыбы демонстрировали четкую циркадную схему терморегуляционного поведения, переходя в темное время суток в отсеки с холодной водой (22.8°C), а днем возвращаясь в зону оптимальных температур (26.8°C). При возобновлении питания разница между дневными и ночными температурами постепенно снижалась. Даже относительно непродолжительное голодание, в течение суток, достоверно снижало температуры, избираемые молодь стерляди (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758) на 2.2°C, сибирского остетра (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) на 1.9°C и серебряного карася (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)) на 1.3°C [Zdanovich, 2006]. При этом отмечалось расширение диапазона встречаемости рыб в температурном поле, особенно в области пониженных температур, что хорошо согласуется с нашими данными по окуню (рис. 10).

Переход голодных рыб в пониженные температуры, как правило, объясняется соображениями снижения энергетических затрат на поддержание жизнедеятельности вследствие замедления обменных процессов [Crowder, Magnuson, 1983]. Ранее было показано, что в диапазоне температур от 5 до 23°C, коэффициенты Q_{10} для обменных процессов леща и плотвы составляют величины от 1.9 до 2.8 [Hölker, 2006]. Вместе с этим, снижение энергетических затрат в течение неблагоприятного голодного периода может достигаться как непосредственно изменением терморегуляционного поведения организма, так и/или уменьшением его двигательной активности [Van Dijk et al., 2002]. И, как это было показано в

опытах с молодь плотвы, последнее даже более эффективно. В то же время снижение двигательной активности зависит, вероятно, от продолжительности периода голодания, так как в течение первых нескольких суток после прекращения кормления данный показатель наоборот возрастает [Zdanovich, 2006]. Скорее всего, это связано с заметным увеличением поисковой активности рыб в начале периода голодания, и ее снижением через определенный период времени в случае отсутствия кормовых объектов в доступном пространстве.

В то же время были установлены виды рыб, у которых голодное состояние не сопровождалось снижением температурных предпочтений [Javaid, Anderson, 1967; Bolz et al., 1987; Morgan, 1993; Pulgar et al., 1999; Morgan, Metcalfe, 2001]. Отсутствие изменений в температурах, избираемых голодными рыбами, было зафиксировано для молоди камбалы-ерша (*Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780)) и *Girella laevis* (Tschudi, 1846) [Morgan, 1993; Pulgar et al., 1999]. Голодная молодь атлантического лосося (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) выбирала температуры на 2°C выше в сравнении с обычным состоянием [Javaid, Anderson, 1967; Morgan, Metcalfe, 2001]. Голодание неполовозрелых особей мозамбикской тилляпии в течение 20 дней эксперимента приводило к увеличению предпочитаемых температур на 0.5°C [Bolz et al., 1987]. Как возможное объяснение такого поведения, авторы данных работ указывают на то, что для таких видов будущие энергетические выгоды от перехода голодных рыб в более теплую воду, важнее их текущего состояния. Другими словами, перемещаясь в более теплые зоны, голодные особи повышают вероятность своей встречи с кормовыми объектами. Также отмечается, что с ростом температуры воды повышаются показатели двигательной активности рыб, что может способствовать повышению эффективности пищедобывательного поведения [Morgan, Metcalfe, 2001].

Различная степень пищевой депривации также может вызывать определенные подвижки в терморегуляционном поведении рыб. Уменьшение рациона с 5.5 до 0.3% служило причиной заметного снижения температур, избираемых озерным гольцом-крестивомером *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792) с 12.6 до 9.2°C [Mac, 1985]. Сходная реакция была продемонстрирована и у молоди камбалы-ерша при сокращении рациона с 3 до 1.5%. Однако величина такого снижения у данного вида рыб была относительно невелика, с 1.8 до 1.2°C [Morgan, 1993]. Как выяснилось, не только са-

мо по себе количество пищи, но и ее качественный состав могут влиять на температурные предпочтения некоторых видов рыб. Так в работе, выполненной на молоди *Girella laevis* (Tschudi, 1846) было показано, что рыбы, получающие высококалорийный рацион (двустворчатые моллюски), выбирали более теплую воду (16–18°C), в то время как, особи получающие низкокалорийный рацион (водоросли) переходили в пониженные температуры (10–12°C) [Pulgar et al., 2003].

В естественной среде редко бывают ситуации, когда пища полностью отсутствует на всех участках водоема. В то же время случаи несовпадения в пространстве скоплений кормовых объектов и зон с оптимальными для рыб значениями температур встречаются относительно часто. Примером этого может служить летняя стратификация озер холодного и умеренного климата. Моделирование подобных условий в опытах показало высокую поведенческую пластичность молоди окуня. Рыбы продолжали питаться, преодолевая достаточно высокие скачки температур, составлявшие 10°C. При этом, температура могла достигать летальных значений, что приводило к гибели отдельных особей [Смирнов, Голованов, 2011 (Smirnov, Golovanov, 2011)]. В тоже время, смертность наблюдалась только в течение первых суток после размещения пищи в температуре 36.2°C. Далее рыбы успешно адаптировались к подобным условиям, и посещали данный отсек лишь на считанные секунды, что было достаточно для схватывания кормового объекта. Любопытно, что установленная ранее

для молоди окуня летальная температура была несколько ниже и составляла диапазон от 32 до 33.5°C в зависимости от интенсивности нагрева [Голованов и др., 2012 (Golovanov et al., 2013)].

Способность питаться в температурах со значениями, близкими к границам жизнедеятельности, была также ранее установлена для некоторых морских и пресноводных видов рыб. Молодь радужной форели, в условиях лабораторного эксперимента, преодолевала температурный порог в 12–15°C, питаясь в температурах, доходивших вплоть до сублетальных значений, однако при этом гибли значительное число особей [Munson et al., 1980]. Молодь угольной рыбы (*Anoplopoma fimbria* (Pallas, 1814)) питалась в эксперименте, преодолевая порог в 10°C (с 12 до 2°C), но могла потерять пространственную ориентацию и погибнуть, если находилась более 60 сек. в холодном слое воды [Sogard, Olla, 1998]. Более успешно использовала для питания пограничные температурные зоны молодь луфаря (*Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766)), заходя для питания в зону сублетальных температур на крайне непродолжительное время [Olla Bori et al., 1985]. Гибели рыб при этом не наблюдалось. Все эти данные отчетливо демонстрируют невероятно высокую температурную пластичность некоторых видов гидробионтов, диапазон которой может выходить даже за пороговые значения температур, что достигается посредством поведенческих реакций.

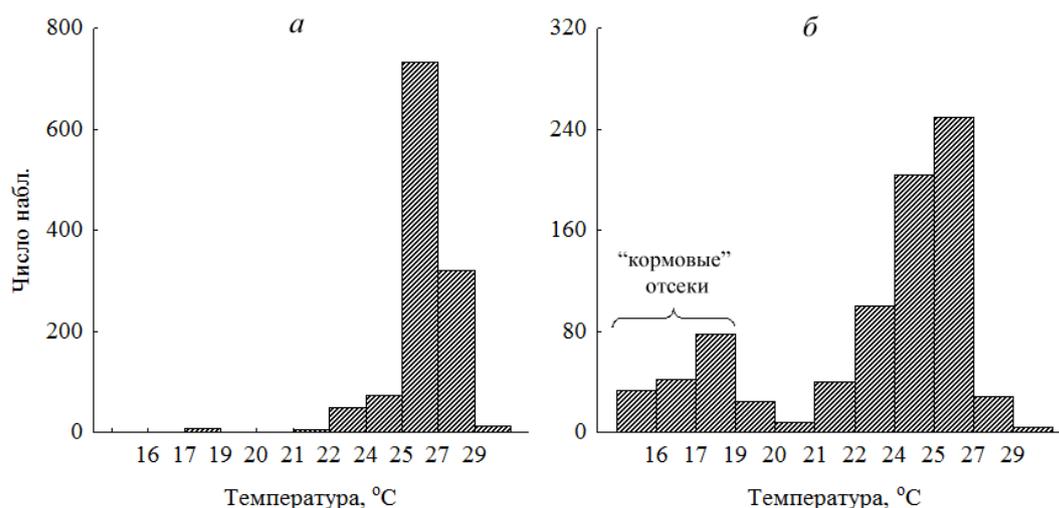


Рис. 11. Распределение молоди окуня в экспериментальной термоградиентной установке на момент достижения ею зоны окончательно избираемой температуры: а – контрольные группы и б – опытные группы (по: Смирнов, 2013).

Fig. 11. Distribution of young perch in compartments of the experimental apparatus (No of obs.) at the moment of reaching final preferendum zone: а – control group and б – experimental group (by: Smirnov, 2013).

Несовпадение в пространстве зоны температурного оптимума и доступных объектов питания может оказать влияние на величины температур, избираемых молодью окуня (рис. 2–4). При этом, если рассматривать средние за сутки значения, то разница может быть достаточно существенной и составлять величины 2.9–3.4°C ($p < 0.05$). Опираясь только на эти данные, можно констатировать, что рыбы стремятся занять температурные зоны, расположенные между кормовыми пятнами и температурным оптимумом. Однако анализ распределения рыб по отсекам термоградиентной установки показал более сложный характер данной поведенческой реакции. В тех случаях, когда кормовые объекты присутствовали в зоне окончательно избираемой температуры, рыбы чаще всего регистрировались именно в ней, без стремления ее покинуть (рис. 10а). Однако, если пища была размещена вне этой зоны, то распределение рыб по отсекам установки приобретало два пика, наибольший в зоне температур 25–27°C, и значительно меньший в отсеках с кормовыми объектами (рис. 11б).

Дальнейший анализ характера распределения молоди окуня в отсеках термоградиент-

ной установки выявил его выраженную зависимость от времени суток, а точнее от времени кормления [Смирнов, 2013 (Smirnov, 2013)]. В первой половине дня голодные рыбы достаточно часто регистрировались в «холодных» отсеках, где они получали корм накануне. Как и следовало ожидать, еще чаще это происходило в момент кормления (рис. 12а). Однако, насытившись, рыбы чаще отмечались в зоне окончательно избираемой температуры, а частота посещения «холодных» отсеков резко снижалась (рис. 12б). При этом среднее значение избираемой температуры молоди до и во время кормления составляло 22.4°C, а после – 24.9°C ($p < 0.05$). Следует подчеркнуть, что последнее значение близко к оптимальному для молоди данного вида диапазону температур (25–26°C). Таким образом, наблюдаемое в этих экспериментах снижение диапазона температурных предпочтений было следствием регулярных перемещений рыб из зоны оптимума в отсеки с кормом. При этом время нахождения рыб вне зоны температурного оптимума было относительно недолгим и использовалось лишь для поиска пищи и непосредственно питания.

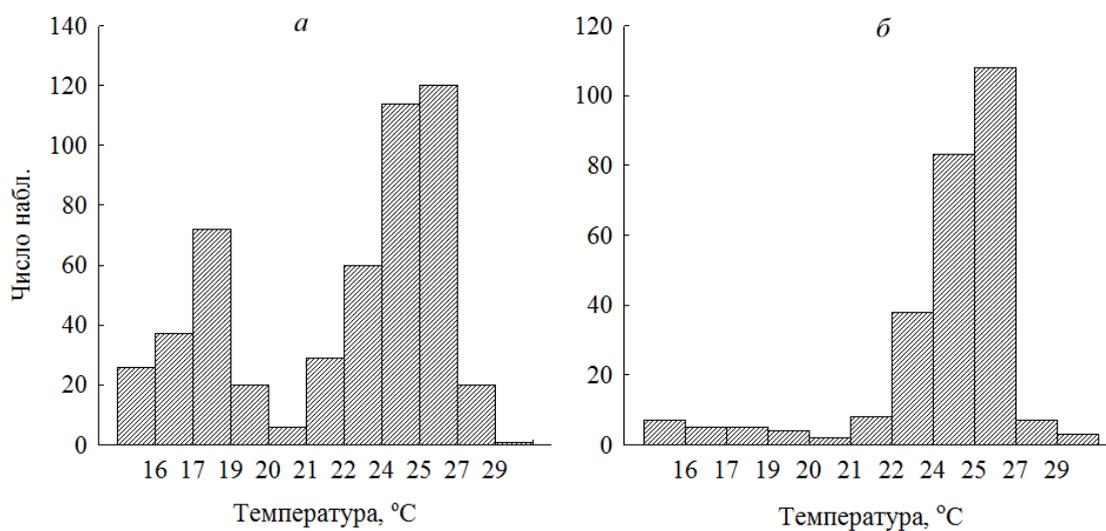


Рис. 12. Распределение молоди окуня опытных групп в экспериментальной термоградиентной установке при размещении кормовых объектов в температурах 15–19°C: а – до и во время кормления и б – после кормления (по: Смирнов, 2013).

Fig. 12. Distribution of juvenile perch from experimental group in compartments of the experimental apparatus (No of obs.) when food was placing in temperature 15–19°C: а – before and during feeding and б – after feeding (by: Smirnov, 2013).

Подобная схема взаимодействия терморегуляционного и пищевого поведения была также отмечена в экспериментах на молоди плотвы [Смирнов, Смирнова, 2015 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. Рыбы, получавшие корм в зоне окончательно избираемой температуры,

выбирали приблизительно одинаковую температуру воды – 24.5–25.1°C ($p > 0.05$) в течение всего светлого времени суток. Однако если корм помещали в «холодные» отсеки, то в отрезок времени, предшествующий кормлению и во время него, молодь часто регистрировалась

именно в них. Вследствие этого диапазон избираемых температур достоверно ($p < 0.05$) снижался и составлял 21.1–23.0°C. Однако, так же как и молодь окуня, насытившись, плотва чаще регистрировалась в более “теплых” отсеках установки (23.2–24.5°C). Разница температур до и после кормления также была зафиксирована для одного из видов скатов-хвостоколов (*Dasyatis sabina* (Lesueur, 1824)). Сытая молодь данного вида выбирала чуть более теплые (на 1.2°C) температурные зоны, чем до питания [Wallman, Bennett, 2006]. Перемещение в более теплые слои воды сразу после питания было также продемонстрировано для молодых и взрослых особей трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758), а также голяна (*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)) [Ward et al., 2010]. Таким образом, как видно из приведенных примеров, насытившись, рыбы стараются занять более теплые участки, что должно приводить к ускорению процессов пищеварения и улучшению условий роста.

Установленные в лабораторных экспериментах схемы взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения вполне согласуются с данными по суточной миграционной активности рыб в естественной среде. Поведенческие реакции, связанные с решением задач по оптимизации взаимодействия трофического и температурного факторов, были впервые отмечены у рыб, обитающих в водоемах с сильной температурной стратификацией. Большинство этих данных было получено в ходе полевых наблюдений за поведением лососевых и сиговых видов рыб [Крогиус, 1974 (Krogius, 1974); Поддубный, Малинин, 1988 (Poddubnyj, Malinin, 1988); Малинин и др., 1996 (Malinin et al., 1996); Narver 1970; Brett, 1971; Vazarov, 2011 и др.] и лишь малая часть на представителях других семейств [Wurtsbaugh, Neverman, 1988; Neverman, Wurtsbaugh, 1994]. В период летней стратификации молодь лососевых и сиговых видов проводит большую часть времени ниже термоклина в температурах 6–10°C, совершая суточные вертикальные миграции в верхние теплые слои воды для питания. Как правило, это приурочено к темному времени суток. Энергетические преимущества такого поведения наглядно продемонстрированы на примере молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) из оз. Дальнего (Камчатка). Было подсчитано, 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 в эпилимнионе [Крогиус, 1974 (Krogius, 1974)]. Таким образом, подобные поведенческие реакции позволяют значительно снизить внутривидовую конкуренцию, что особенно актуально для рыб, обитающих в олиготрофных водоемах. Однако указанная схема взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения способна решать и другие важные задачи, например, увеличение темпов роста. В течение лета молодь североамериканского подкаменщика (*Cottus extensus* Bailey & Bond, 1963) днем питается бентосом в придонном слое воды с температурой 5°C, а ночью устремляется в приповерхностные слои с температурами 13–16°C. Как показали лабораторные исследования, такой поведенческий механизм позволяет ей увеличить скорость роста на 300% по сравнению с постоянным нахождением в холодном, но богатом пищей слое воды [Wurtsbaugh, Neverman, 1988; Neverman, Wurtsbaugh, 1994].

В последнее время накапливается все больше полевых наблюдений, доказывающих существование у рыб подобных поведенческих механизмов также в случае отсутствия в водоеме четко выраженной вертикальной стратификации [Garner et al., 1998; Armstrong et al. 2013]. Несмотря на то, что водная среда обитания в температурном плане более однородна в сравнении с воздушной, в большинстве водоемов есть участки, температуры в которых могут отличаться от температуры общей массы вод. Даже если такая разница невелика, она успешно используется гидробионтами для улучшения условий роста [Garner et al., 1998]. В данной работе было показано, что в темное время суток молодь голяна отмечалась ближе к русловым участкам рек, там же в утренние часы она находила пищу. Однако днем, как только температура мелководий начинала повышаться, рыбы устремлялись туда. При этом на данных участках водоема голяны фактически не питались, а лишь переваривали ранее съеденную пищу. Несмотря на казалось бы небольшие различия в температурах мелководий и основной толщи реки (1–4°C), такие ежедневные миграции позволяли рыбам получать на 0.46°C·сут больше, чем если бы они постоянно находились на глубоких участках [Garner et al., 1998]. Некоторые виды рыб с успехом используют различия в температурных характеристиках удаленных друг от друга на значительные расстояния (350–1300 м) участков речных систем [Armstrong et al., 2013]. Молодь кижуча (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)) питалась в низовьях реки при температурах 6–7°C в течение темного време-

ни суток, однако на рассвете она перемещалась выше по течению на более прогретые участки (9–11°C). Особи, демонстрировавшие подобное поведение, росли заметно быстрее в сравнении с теми, у кого оно отсутствовало [Armstrong et al., 2013].

Приведенные выше примеры полевых и лабораторных наблюдений подтверждают гипотезу о том, что многие виды рыб способны использовать температурную неоднородность среды как важный экологический фактор для оптимизации и ускорения процессов собственного роста и развития. Кроме этого, регулярные миграции из одних температурных зон в другие, наблюдаемые в экспериментальных и природных условиях, приводят к астатичности температурных условий, что, как было неоднократно показано, способствует более эффективному росту гидробионтов [Kuznetsov et al., 2016]. Например, экспериментальные наблюдения свидетельствуют о том, что регулярные колебания температуры до 6°C могут вызвать существенное (от 10 до 40%) ускорение роста эвритермных видов рыб. Так как подобного рода реакция была отмечена для множества групп организмов при воздействии различных факторов среды, то, по мнению некоторых авторов, это может служить основанием для рассмотрения экологического оптимума не как статической величины, а как периодического колебания значения воздействующего фактора в пределах экологической нормы [Kuznetsov et al., 2016].

Взаимосвязь терморегуляционного и оборонительного поведения. Укрытия играют важную роль в защите молоди многих видов рыб от хищников [Christensen and Persson, 1993; Bevelhimer, 1996]. В естественной среде в качестве укрытий молодь рыб часто использует заросли макрофитов, расположенных на прогреваемых участках литорали. Кроме того, некоторые виды, например мальки окуня, способны эффективно эксплуатировать пищевые ресурсы, ассоциированные с зарослями растений [Persson, 1993]. Эксперименты показали, что в присутствии укрытий молодь окуня смелее осваивала пространство термоградиентной установки и быстрее переходила в зону температур, близких к оптимальным (рис. 5). Однако значения избираемой температуры, как при наличии укрытий, так и при их отсутствии, были относительно близкими (разность 0.6°C) [Смирнов, Смирнова, 2013 (Smirnov, Smirnova, 2013)]. Вмешательство в экспериментальную среду, связанное с изъятием или добавлением укрытий, вызывало значительные перестройки распределения рыб в термоградиентной уста-

новке, особенно заметные в среде, бедной укрытиями (рис. 6, 7). Как правило, после этого заметно возрастала частота встречаемости рыб в отсеках, содержащих укрытия и при этом ближайших к зоне предпочитаемых ранее температур. В то же время, так как в обоих опытах отсутствовали хищники, то молодь окуня постепенно возвращалась в отсеки с температурами 24–27°C даже при отсутствии там укрытий (рис. 6, 7). Однако посещаемость отсеков ближайших к зоне температурного оптимума и содержащих укрытия продолжала сохраняться на достаточно высоком уровне.

Данная схема поведения молоди окуня претерпевала сильные изменения при введении в экспериментальную среду хищника. Помещение сеголетка щуки в отсек установки, предварительно выбранный молодью окуня, в отсутствие укрытий приводило к фактически полному его избеганию (рис. 8). Несмотря на то, что только в этот отсек установки помещался корм, рыбы не проявляли желания в нем питаться. Спустя несколько суток все они скапливались в крайнем “холодном” отсеке установки, максимально дистанцировавшись от хищника. Таким образом, присутствие хищника в зоне температурного оптимума при отсутствии укрытий делало ее, а также ассоциированные с ней кормовые ресурсы, слабо доступными для молоди окуня. Ранее было показано, что высокий пресс хищников может снижать доступность кормовых организмов даже при их обилии [Fraser, Gilliam, 1987]. Однако, если в среде находились укрытия, то влияние хищника на температурные предпочтения сеголеток окуня значительно ослабевало. В течение первых суток после посадки щуки, рыбы неохотно покидали отсек с избираемыми температурами (рис. 8). Однако спустя трое суток посещение данного отсека окунями все же значительно сократилось, в связи с чем, значение предпочитаемой температуры достоверно снизилось (до 22.2°C). В то же время рыбы продолжали регулярно в нем питаться. Как это ни парадоксально, но наличие в данном эксперименте укрытий повышало количество съеденной хищником молоди. Данный эффект объяснялся тем, что, когда укрытия отсутствовали, рыбы быстро покидали отсек с хищником и в дальнейшем фактически туда не заплывали. С другой стороны, возможно, что предложенные укрытия не смогли обеспечить надежную защиту молоди окуня, но, вероятно, воспринимались ею как достаточно безопасные.

Совместное воздействие пищевого и оборонительного поведения может также за-

метно отразиться на выборе рыбами тех или иных температурных зон. Так, укрытия и кормовые ресурсы, расположенные за пределами зоны температурного оптимума, сильнее привлекали молодь окуня (рис. 9). При постоянном расположении укрытий и кормовых объектов в зоне температур 15–20°C, молодь окуня, распределялась в отсеках термоградиентной установки таким образом, что пик встречаемости рыб приходился на диапазон температур 18–20°C (рис. 13). Вследствие этого значение избираемой молодью температуры было значительно ниже обычного (18.8–20.5°C против характерных для данного вида 25–26°C). Однако, следует отметить, что произошло это не сразу, и рыбы после посадки в термоградиентную установку какое-то время чаще регистрировались в температурах 23–25°C (рис. 9). Но так как там отсутствовали укрытия и пища, молодь постепенно сместились в “холодную” зону термоградиентной установки, где располагались данные ресурсы. При этом остальные отсеки установки с температурами до 28°C, хоть и редко, но продолжали посещаться рыбами.

Литературные данные, рассматривающие взаимосвязь оборонительного и терморегуляционного поведения рыб, немногочисленны. В единственной найденной нами работе, было показано, что малоротый окунь (*Micropterus dolomieu* Lacepède, 1802) при наличии в экспериментальной среде укрытий проводил около них большую часть времени, даже если они были расположены вне зоны температурного оптимума [Bevelhimer, 1996]. Это согласуется с данными нашего исследования, выполненного на молоди речного окуня. К сожалению, в работе на малоротом окуне продолжительность нахождения укрытий в той или иной зоне температурного градиента составляла одни сутки, что не позволило отследить дальнейшие тенденции в поведении рыб.

Так как результаты экспериментов с молодью окуня в основном совпадают с данными полевых и лабораторными наблюдений, выполненных на различных видах рыб, то, с определенной долей вероятности, можно говорить об универсальности установленных поведенческих реакций. Попытка графически изобразить взаимодействие различных форм

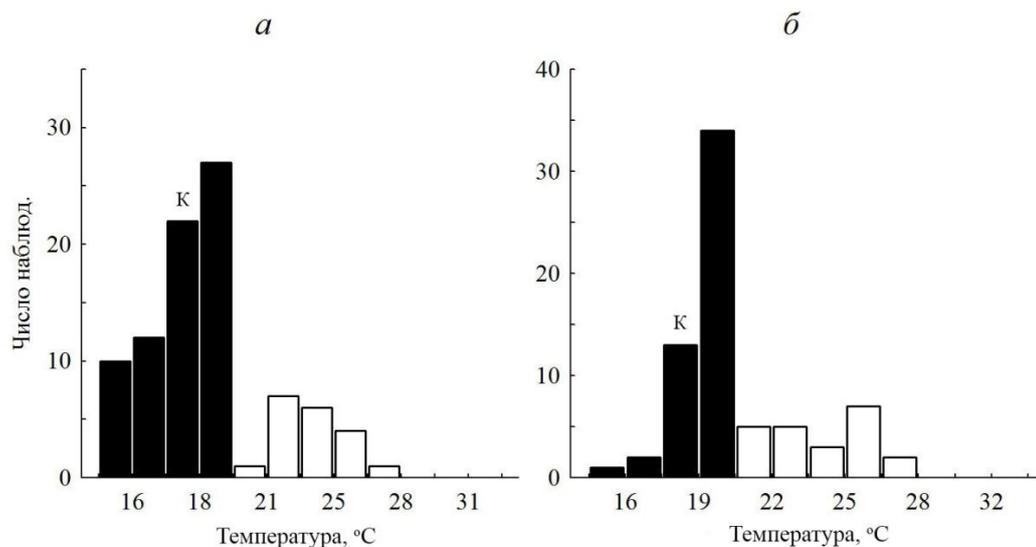


Рис. 13. Распределение двух групп (а и б) молоди окуня в отсеках термоградиентной установки за последние сутки эксперимента при расположении укрытий и кормовых пятен вне зоны температурного оптимума. Черным цветом выделена встречаемость рыб в отсеках с укрытиями. К – отсек, в который помещался корм.

Fig. 13. Distribution of two groups (a and b) juvenile perch in compartments of the experimental apparatus (No of obs.) at last day of the experiment when a shelters and food spots were outside from optimum temperature zone. The black color was highlighted fish occurrence in the compartments with shelters. К – compartment where food was placed.

поведения рыб, находящихся в неоднородной по температуре среде, представлена на рис. 14.

Данная схема охватывает лишь только самые основные поведенческие реакции, возникающие у рыб в ответ на физическую и температурную неоднородность среды. Однако

спектр таких реакций, так же как и количество факторов, их определяющих в естественных условиях, безусловно, шире. Между тем, температура, обеспеченность пищей и защита от хищников – это основные лимитирующие факторы для успешного выживания молоди рыб.



Рис. 14. Схема взаимодействия терморегуляционного (ТП), пищевого (ПП) и оборонительного (ОП) поведения молоди окуня в температурно-неоднородной среде в зависимости от наличия пищи, хищников и укрытий в зоне температурного оптимума.

Fig. 14. Interaction pattern of thermoregulation (TB), food (FB) and defensive (DB) behavior of perch fry in a temperature-inhomogeneous medium, depending on the availability of food, predators and shelters within optimum temperature area.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненная экспериментальная работа позволяет выделить поведенческую терморегуляцию как преобладающую форму поведения молоди окуня. С этими вполне согласуется исследование, выполненное на плотве [Krause et al., 1998]. В нем было показано, что даже небольшие отличия в температуре, порядка 1.5°C, оказывали значительно большее влияние на распределение молоди плотвы в экспериментальной среде, чем различающаяся в четыре раза доступность кормовых ресурсов. Наиболее вероятное объяснение этого состоит в том, что температура, непосредственно воздействуя на скорости химических реакций, протекающих в организме эктотермных животных, определяет общий уровень метабо-

лизма особей и, как следствие этого, детерминирует темпы их роста и развития [Jobling, 1994]. В то же время, как было показано ранее, зона окончательно избираемой температуры соответствует оптимуму роста различных видов рыб [Jobling, 1981]. Таким образом, отмеченное в экспериментах стремление молоди окуня сосредотачиваться на участках с температурами 25–26°C, отражает, вероятно, генетически детерминированный температурный оптимум данного вида.

Следует отметить, что температуры местообитаний организмов, особенно на северных границах ареала, далеко не всегда достигают оптимальных значений, демонстрируемых животными в эксперименте. Также зоны

температурного оптимума могут не совпадать с таковым для других факторов. Однако и в таких, казалось бы, неблагоприятных условиях, гидробионты способны оптимизировать процессы роста и развития, используя выработанные в ходе эволюции адаптивные схемы поведения. При этом, могут эффективно использоваться как небольшие различия в температурах между сопряженными участками реки, так и большие перепады температур вплоть до сублетальных значений.

Однако в пределах большинства пресноводных водоемов все же имеются локальные зоны, где необходимые для роста молоди экологические ресурсы расположены в пространстве достаточно компактно. Наиболее яркий пример этого – мелководное побережье. Такие участки в дневные часы хорошо прогреваются, и их температура может заметно превышать таковую для остального водоема. Также здесь, чаще всего, отмечаются более высокие кон-

центрации растворенного в воде кислорода. Плотности планктонных и бентосных организмов в побережье могут быть заметно выше, чем на глубоких участках. Кроме этого, как правило, в литорали в значительных количествах присутствуют укрытия (заросли макрофитов, корни деревьев и др.). Вероятно, именно поэтому молодь многих пресноводных видов рыб в первые месяцы жизни сосредотачивается в побережье, где одновременно в достаточном количестве присутствуют все наиболее важные для ее жизнедеятельности экологические ресурсы. При этом скорость ее роста будет близка к максимально возможной в текущих условиях каждого конкретного водоема. В свою очередь, высокие темпы роста создают определенные преимущества, как во внутривидовой, так и межвидовой конкуренции, а также повышают шанс на более быстрый выход из-под пресса хищников.

Исследование выполнено при поддержке Программы Президиума РАН: 1.21П Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга. 2.5. Влияние антропогенного регулирования уровня режима водохранилищ и температуры на динамику численности рыб различной экологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды КНЦ РАН. Сер. Эксперимент. биол. 2012. № 2. С. 70–75.
- Крогиус Ф.В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 39–48.
- 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.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд. Моск. ун-та. 2000. 205 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.
- Свирский А.М., Лапкин В.В. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1987. № 76. С. 45–49.
- Смирнов А.К. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хоз-во. 2013. № 1. С. 75–82.
- 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.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Динамика избираемых и летальных температур молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. в течение первого месяца жизни // Фунд. исслед. 2012. № 11. С. 313–316.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Зависимость температуры, предпочитаемой молодью окуня (*Perca fluviatilis* L.), от наличия укрытий в экспериментальной среде // Фунд. исслед. 2013. № 10. С. 2882–2886.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Реакция молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) на неоднородность кормовых ресурсов в температурном градиенте // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хоз-во. 2015. № 3. С. 44–52.
- Черлин В.А. Рептилии: температура и экология. LAP LAMBERT ACAD. PUBL. 2014. 442 с.
- Armstrong J.B., Schindler D.E., Ruff C.P., Brooks G.T., Bentley K.E., Torgersen C.E. Diel horizontal migration in streams: juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources // Ecology. 2013. Vol. 94, № 9. P. 2066–2075.
- Bazarov M.I. Diurnal vertical migrations of bream *Abramis brama* // J. of Ichthyology. 2011. Vol. 51, № 9. P. 794–798. DOI: 10.1134/S0032945211050031
- Bevelhimer M.S. Relative importance of temperature, food, and physical structure to habitat choice by smallmouth bass in the field and laboratory. // Trans. Amer. Fish. Society, 1996. Vol. 125. P. 274–283
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // Comp. Biochem. Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2007. Vol. 147. P. 616–639.
- Boltz J.M., Siemen N.J., Stauffer J.R. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis mossambicus* (Peters) // Arch. Hydrobiol. 1987. Vol. 110, № 1. P. 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*) // Amer. Zoologist. 1971. Vol. 1, № 11. P. 99–113.
- Christensen B., Persson L. Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats // Behav. Ecol. Sociobiol. 1993. Vol. 32. P. 1–9.
- Crowder, L.B., Magnuson, J.J. Cost benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with an example from the fishes // Aspey, W.P., Lustick, S.I. (Eds.). Behavioral Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates. Ohio State University Press, Columbus, OH, 1983. P. 189–221.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. Feeding under predation hazard – response of the guppy and hart rivulus from sites with contrasting predation hazard // Behav. Ecol. Sociobiol. 1987. Vol. 21 P. 203–209.
- Garner P., Clough S., Griffiths S.W., Deans J.D., Ibbotson A. Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? // J. Fish Biology. 1998. Vol. 52. P. 600–609.
- Golovanov V.K. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // J. of Ichthyology. 2013. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Specific features of thermoregulation behavior in early juveniles of roach *Rutilus rutilus* under thermogradient conditions // J. of Ichthyology. 2011. Vol. 51, № 6. P. 466–473. DOI: 10.1134/S0032945211040047
- Hölker F. Effects of body size and temperature on metabolism of bream compared to sympatric roach // Animal Biology. 2006. Vol. 56. № 1. P. 23–37.
- Javaid M.Y., Anderson J.M. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids // J. Fish. Res. Bd. Can. 1967. Vol. 24, № 7. P. 1515–1519.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish Biology. 1981. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Jobling M. Fish Bioenergetics. London: Chapman and Hall, 1994. 309 p.
- Krause J., Staaks G., Mehner T. Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate // J. Fish Biology. 1998. Vol. 54. P. 377–386.
- Kuznetsov V.A., Zdanovich V.V., Lobachov E.A., Lukiyanov S.V. Revisiting the problem of astatic ecological optima // Biol. Bull. Reviews. 2016. Vol. 6, № 2. P. 164–176. DOI: 10.1134/S2079086416020043
- Mac M.J. Effects of ration size on preferred temperature of lake charr *Salvelinus namaycush* // Environ. Biol. Fish. 1985. Vol. 14. P. 227–231.
- Morgan I.J., Metcalfe N.B. The influence of energetic requirements on the preferred temperature of overwintering juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. Vol. 58, № 4. P. 762–768.
- Morgan M.J. Ration level and temperature preference of American plaice // Mar. Behav. Physiol. 1993. Vol. 24, № 2. P. 117–122.
- Munson B.H., McCormick J.H., Collins H.L. Influence of thermal challenge on conditioned feeding forays of juvenile rainbow trout // Trans. Amer. Fish. Soc. 1980. Vol. 109. P. 116–121.
- Narver D.W. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zoo-plankton in Babine Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1970. Vol. 27, № 2. P. 281–316.
- Neverman D., Wurtsbaugh W.A. The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus* // Oecologia. 1994. Vol. 98, № 3–4. P. 247–256.
- Olla B.L., Studholme A.L., Bejda A.J. Behavior of juvenile bluefish *Pomatomus saltatrix* in vertical thermal gradients: influence of season, temperature acclimation and food // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 23. P. 165–177.
- Persson L. Predator-mediated competition in prey refuges: the importance of habitat dependent prey resources // Oikos. 1993. Vol. 68, № 1. P. 12–22.
- Pulgar J.M., Aldana M., Bozinovic F., Ojeda F.P. Does food quality influence thermoregulatory behavior in the intertidal fish *Girella laevis*? // J. Therm. Biology. 2003. Vol. 28, № 8. P. 539–544.
- Pulgar J., Bozinovic F., Ojed F.P. Behavioral thermoregulation in the intertidal fish *Girella laevis* (KY-PHOSIDAE): The effect of starvation // Mar. Freshwater Behav. Physiol. 1999. Vol. 32, № 1. P. 27–38.
- Sogard S.M., Olla B.L. Behavior of juvenile sablefish, *Anoplopoma fimbria* (Pallas), in a thermal gradient // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 222. P. 43–58.
- Sogard S.M.; Olla B.L. Food deprivation affects vertical distribution and activity of a marine fish in a thermal gradient. Potential energy-conserving mechanisms // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. Vol. 133. P. 43–55.
- Stuntz W.E., Magnuson J.J. Daily ration, temperature selection, and activity of bluegill // Esch G.W., McFarlane R.W. (Eds.), Thermal Ecology II, ERDA Symposium Series CONF-750425. Technical Information Series, Springfield, VA, 1976. P. 180–184.
- Van Dijk P., Staaks G., Hardewig I. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. 2002. Vol. 130, № 4. P. 496–504.
- Wallman H.L., Bennett W.A. Effects of parturition and feeding on thermal preference of atlantic stingray, *Dasyatis sabina* (Lesueur) // Environ. Biol. Fish. 2006. Vol. 75, № 3. P. 259–267.
- Ward A.J.W., Hensor E.M.A., Webster M.M., Hart P.J.B. Behavioural thermoregulation in two freshwater fish species // J. Fish Biol. 2010. Vol. 76, № 10. P. 2287–2298.
- Zdanovich V.V. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. of Ichthyology. 2006. Vol. 46. Suppl. S2. P. S188–S193. DOI: 10.1134/S0032945206110087

REFERENCES

- Armstrong J.B., Schindler D.E., Ruff C.P., Brooks G.T., Bentley K.E., Torgersen C.E. 2013. Diel horizontal migration in streams: juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources // *Ecology*. Vol. 94, № 9. P. 2066–2075.
- Bazarov M.I. 2011. Diurnal vertical migrations of bream *Abramis brama* // *J. of Ichthyology*. Vol. 51, № 9. P. 794–798. DOI: 10.1134/S0032945211050031
- Bevelhimer M.S. 1996. Relative importance of temperature, food, and physical structure to habitat choice by small-mouth bass in the field and laboratory. // *Trans. Amer. Fish. Society*. Vol. 125. P. 274–283.
- Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. 2007. Physiology of temperature regulation: comparative aspects // *Comp. Biochem. Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology*. Vol. 147. P. 616–639.
- Boltz J.M., Siemen N.J., Stauffer J.R. 1987. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis mossambicus* (Peters) // *Arch. Hydrobiol.* Vol. 110, № 1. P. 143–146.
- Brett J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Amer. Zoologist*. Vol. 1, № 11. P. 99–113.
- Cherlin V.A. 2014. Reptilii: temperatura i ehkologiya [Reptiles: temperature and ecology] // LAP LAMBERT ACAD. PUBL. 442 p. [In Russian]
- Christensen B., Persson L. 1993. Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 32. P. 1–9.
- Crowder, L.B., Magnuson, J.J. 1983. Cost benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with an example from the fishes // Aspey, W.P., Lustick, S.I. (Eds.). *Behavioral Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates*. Ohio State University Press, Columbus, OH. P. 189–221.
- Fraser D.F., Gilliam J.F. 1987. Feeding under predation hazard – response of the guppy and hart rivulus from sites with contrasting predation hazard // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 21. P. 203–209.
- Garner P., Clough S., Griffiths S.W., Deans J.D., Ibbotson A. 1998. Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? // *J. Fish Biology*. Vol. 52. P. 600–609.
- Golovanov V.K. 2013. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // *J. of Ichthyology*. Vol. 53, № 4. P. 252–280. DOI: 10.1134/S0032945213030016
- Golovanov V.K., Smirnov A.K. 2011. Specific features of thermoregulation behavior in early juveniles of roach *Rutilus rutilus* under thermogradient conditions // *J. of Ichthyology*. Vol. 51, № 6. P. 466–473. DOI: 10.1134/S0032945211040047
- Golovanov V.K., Smirnov A.K., Kapshaj D.S. 2012. Okonchatel'no izbiraemye i verhnie letal'nye temperatury molodi nekotoryh vidov presnovodnyh ryb [Finally selected and the upper lethal temperature of juvenile freshwater fish species] // *Trudy KNC RAN*. № 2. P. 70–75. [In Russian]
- Hölker F. 2006. Effects of body size and temperature on metabolism of bream compared to sympatric roach // *Animal Biology*. Vol. 56, № 1. P. 23–37.
- Javaid M.Y., Anderson J.M. 1967. Influence of starvation on selected temperature of some salmonids // *J. Fish. Res. Bd. Can.* Vol. 24, № 7. P. 1515–1519.
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // *J. Fish Biology*. Vol. 19, № 4. P. 439–455.
- Jobling M. 1994. *Fish Bioenergetics*. London: Chapman and Hall. 309 p.
- Krause J., Staaks G., Mehner T. 1998. Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate // *J. Fish Biology*. Vol. 54. P. 377–386.
- Krogus F.V. 1974. Znachenie vertikal'nyh migracij v ehnergeticheskom balanse molodi krasnoj v oz. Dal'nem [The value of vertical migrations in the energy balance of the juvenile sockeye in the lake Dal'nem] // *Izv. TINRO*. V. 90. P. 39–48]. [In Russian]
- Kuznetsov V.A., Zdanovich V.V., Lobachov E.A., Lukyanov S.V. 2016. Revisiting the problem of astatic ecological optima // *Biol. Bull. Reviews*. Vol. 6, № 2. P. 164–176. DOI: 10.1134/S2079086416020043
- Mac M.J. 1985. Effects of ration size on preferred temperature of lake charr *Salvelinus namaycush* // *Environ. Biol. Fish.* Vol. 14. P. 227–231.
- Malinin L.K., Bazarov M.I., Golovanov V.K., Linnik V.D. 1996. Vlijanie temperatury vody na diapazon sutochnykh vertikal'nyh migracij ryb [Influence of water temperature on the range of vertical diurnal fish migrations] // *Povedenie i raspredelenie ryb. Dokl. 2-go Vserossijsk. soveshh. «Povedenie ryb»*. Borok. P. 103–118. [In Russian]
- Morgan I.J., Metcalfe N.B. 2001. The influence of energetic requirements on the preferred temperature of overwintering juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 58, № 4. P. 762–768.
- Morgan M.J. 1993. Ration level and temperature preference of American plaice // *Mar. Behav. Physiol.* Vol. 24, № 2. P. 117–122.
- Munson B.H., McCormick J.H., Collins H.L. 1980. Influence of thermal challenge on conditioned feeding forays of juvenile rainbow trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 109. P. 116–121.
- Narver D.W. 1970. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine Lake, British Columbia // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. Vol. 27, № 2. P. 281–316.
- Neverman D., Wurtsbaugh W.A. 1994. The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus* // *Oecologia*. Vol. 98, № 3–4. P. 247–256.

- Olla B.L., Studholme A.L., Bejda A.J. 1985. Behavior of juvenile bluefish *Pomatomus saltatrix* in vertical thermal gradients: influence of season, temperature acclimation and food // Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 23. P. 165–177.
- Ozernyuk N.D. 2000. Temperaturnye adaptacii [Thermal adaptation] // M.: Izd. Mosk. un-ta. 205 p. [In Russian]
- Persson L. 1993. Predator-mediated competition in prey refuges: the importance of habitat dependent prey re-sources // Oikos. Vol. 68, № 1. P. 12–22.
- Poddubnyj A. G., Malinin L. K. 1988. Migracii ryb vo vnutrennih vodoemah [Migrations of fish in inland waters] // M.: Agropromizdat. 224 p. [In Russian]
- Pulgar J.M., Aldana M., Bozinovic F., Ojeda F.P. 2003. Does food quality influence thermoregulatory behavior in the intertidal fish *Girella laevis*? // J. Therm. Biology. Vol. 28, № 8. P. 539–544.
- Pulgar J., Bozinovic F., Ojeda F.P. 1999. Behavioral thermoregulation in the intertidal fish *Girella laevis* (KY- PHOSIDAE): The effect of starvation // Mar. Freshwater Behav. Physiol. Vol. 32, № 1. P. 27–38.
- Smirnov A.K. 2013. Vliyanie nalichiya pishchi v zone temperaturnogo optimuma na povedenie molodi rechnogo okunya *Perca fluviatilis* L. [Influence of presence of food in the temperature optimum area on the behavior of juvenile perch *Perca fluviatilis* L.] // Vestnik AGTU. Ser.: Rybnoe hoz-vo. № 1. P. 75–82. [In Russian]
- Smirnov A.K., Golovanov V.K. 2011. Povedenie molodi rechnogo okunya v temperaturnom gradiente v zavisimosti ot mestopolozheniya korma [Behavior of juvenile perch in temperature gradient, depending on the location of feed] // Voprosy rybolovstva. Vol. 12, № 4(48). P. 730–740. [In Russian]
- Smirnov A.K., Smirnova E.S. 2012. Dinamika izbiraemyh i letal'nyh temperatur molodi rechnogo okunya *Perca fluviatilis* L. v techenie pervogo mesyaca zhizni [Dynamics of elected and lethal temperatures of juvenile perch *Perca fluviatilis* L. during the first month of life] // Fund. issled. № 11. P. 313–316. [In Russian]
- Smirnov A.K., Smirnova E.S. 2015. Reakciya molodi plotvy *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) na neodnorodnost' kormovyh resursov v temperaturnom gradiente [The response of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) on the heterogeneity of food resources in the temperature gradient] // Vestnik AGTU. Ser.: Rybnoe hoz-vo. № 3. P. 44–52. [In Russian]
- Smirnov A.K., Smirnova E.S. 2013. Zavisimost' temperatury, predpochitaemoj molod'yu okunya (*Perca fluviatilis* L.), ot nalichiya ukrytij v ehksperimental'noj srede [Temperature dependence, the preferred juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.), the availability of shelters in the experimental environment] // Fund. issled. № 10. P. 2882–2886. [In Russian]
- Sogard S.M., Olla B.L. 1996. Food deprivation affects vertical distribution and activity of a marine fish in a thermal gradient. Potential energy-conserving mechanisms // Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 133. P. 43–55.
- Sogard S.M., Olla B.L. 1998. Behavior of juvenile sablefish, *Anoplopoma fimbria* (Pallas), in a thermal gradient // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 222, № 1–2. P. 43–58.
- Stuntz W.E., Magnuson J.J. 1976. Daily ration, temperature selection, and activity of bluegill // Esch G.W., McFarlane R.W. (Eds.), Thermal Ecology II, ERDA Symposium Series CONF-750425. Technical Information Series, Springfield, VA. P. 180–184.
- Svirskij A.M., Lapkin V.V. 1987. Sezonnaja i vozrastnaja izmenchivost' izbiraemyh temperatur u ryb Rybinskogo vodohranilishha: 1. Okun' (*Perca fluviatilis* L.) [Seasonal and age variability of selected temperatures of fishes in Rybinsk Reservoir: 1. Perch (*Perca fluviatilis* L.)] // Biol. vnutr. vod: Inform. bjul. № 76. P. 45–49. [In Russian]
- Van Dijk P., Staaks G., Hardewig I. 2002. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* // Oecologia. Vol. 130, № 4. P. 496–504.
- Wallman H.L., Bennett W.A. 2006. Effects of parturition and feeding on thermal preference of atlantic stingray, *Dasyatis sabina* (Lesueur) // Environ. Biol. Fish. Vol. 75, № 3. P. 259–267.
- Ward A.J.W., Hensor E.M.A., Webster M.M., Hart P.J.B. 2010. Behavioural thermoregulation in two freshwater fish species // J. Fish Biol. Vol. 76, № 10. P. 2287–2298.
- Zdanovich V.V. 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. of Ichthyology. Vol. 46. Suppl. S2. P. S188–S193. DOI: 10.1134/S0032945206110087

INFLUENCE OF FEEDING AND DEFENSIVE BEHAVIOR ON THE SELECTED TEMPERATURE OF JUVENILE PERCH

A. K. Smirnov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia
e-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru

The effect of feeding and defensive behavior on the temperature preferences of perch fingerlings was analyzed. A reduction preferred temperature of perch fry at 4–5°C after a 10-day fasting period was showed. In absence of food in the preferred temperatures area, studied fish were able to feed over a very wide temperature range, sometimes falling outside the tolerance limits (up to 36.2°C). At same time, they demonstrated a certain stereotype behavior: short visit to food spots on the periphery of the temperature gradient to search for food and nutrition, and a longer stay in the area of temperature optimum, especially after saturation. It is shown little effect covers on the final selected temperature of the perch fry in the absence of predators. Simultaneously, covers presence was slightly reduced the response of fish to stressful situations (interference in the experimental envi-

ronment). Appearance of predator in optimum temperature zone in the total lack of cover has made it little accessible for young perch, as well as it associated food resources. In a united position of food spots and covers at outside the optimum temperature zone, the fish were concentrated around them. The experimental data was indicating that despite the determinant importance of thermoregulatory behavior for fish, its implementation can be significantly corrected under influence of other factors. However, in laboratory and in field conditions, many fish species achieve significant benefits by using thermal heterogeneity of environment as an important environmental resource by means of interaction various forms of behavior.

Keywords: thermoregulation behavior, juvenile fish, final selected temperature, preferred temperature, temperature optimum, feeding behavior, defensive behavior