

А. К. Смирнов, Е. С. Смирнова

**РЕАКЦИЯ МОЛОДИ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (LINNAEUS, 1758)
НА НЕОДНОРОДНОСТЬ КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ
В ТЕМПЕРАТУРНОМ ГРАДИЕНТЕ¹**

Исследована поведенческая реакция молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) на отсутствие пищи в зоне температурного оптимума. Размещение кормовых объектов в отсеках экспериментальной установки с температурой воды 15–18 °С вынуждало молодь плотвы совершать краткосрочные перемещения для поиска пищи в отсеки с температурными диапазонами на 7–10 °С ниже оптимума. Однако большую часть времени рыбы продолжали находиться в отсеках со значениями температуры близкими к оптимальным. Это привело к снижению среднесуточных значений избираемой температуры на 1,2–3,1 °С (с 24,7–24,9 °С в контрольной группе до 21,8–23,5 °С в опытных группах). В течение суток сытые особи плотвы предпочитают держаться в зонах со значениями температуры близкими к оптимальным, в отличие от голодных, которые чаще отмечаются в зонах возможного нахождения корма. Вероятно, отмеченные в эксперименте регулярные кормовые перемещения молоди плотвы из зоны оптимума и обратно позволяют сохранять высокие темпы роста даже при отсутствии кормовых объектов в зоне температурного оптимума. Это особенно актуально для молоди рыб, т. к. позволяет преодолевать различные неблагоприятные факторы окружающей среды.

Ключевые слова: избираемая температура, терморегуляционное поведение, температурный оптимум, молодь рыб.

Введение

С помощью сложного комплекса поведенческих реакций живые организмы способны наиболее полно использовать необходимые для их жизнедеятельности ресурсы, распределенные в неоднородной среде обитания. Выбор животными тех или иных местообитаний чаще всего определяется совокупностью множества абиотических и биотических факторов. Следует отметить, что если речь идет об эктотермных организмах, главенствующую роль играет температура окружающей среды. Она влияет на множество жизненных функций, начиная с обмена веществ и заканчивая нерестовыми температурами, определяющими успешность существования вида в целом [1]. В течение длительного эволюционного периода у рыб, как и у многих других животных, выработались определенные схемы поведения, позволяющие видам существовать в достаточно сложных для них условиях. Ярким примером может служить взаимодействие пищевого и терморегуляционного поведения у рыб, обитающих в северных олиготрофных озерах [2]. Оптимальный баланс между терморегуляторными и пищевыми поведенческими реакциями – это залог быстрого роста и развития организмов, что, в свою очередь, неминуемо отразится на успешности популяции в целом. Особенно остро этот вопрос стоит для молодых особей, т. к. от этого напрямую зависит преодоление ими различных неблагоприятных факторов (выход из-под пресса хищников, первая зимовка, скорейшее созревание и др.).

При изучении взаимосвязи терморегуляционного и пищевого поведения большинство исследователей ограничиваются рассмотрением температурных предпочтений сытых и голодных особей [3–7 и др.]. Однако для более полного понимания возникающих при этом процессов этого явно недостаточно. В [2, 8–10] описан целый ряд наблюдений, выполненных в естественной среде, в которых показано наличие у рыб более сложных поведенческих реакций [2, 8–10]. Как правило, это было отмечено для водоемов, в которых присутствует летняя стратификация и где гидробионты выработали тонкие механизмы взаимодействия пищевого и терморегуляционного поведения. Реализация таких механизмов способствует более успешному решению отдельных проблем существования данных видов в естественной среде. Например, определенная совокупность пищевых и терморегуляторных реакций может снизить внутривидовую конкуренцию за кормовые ресурсы, возникающую в олиготрофных водоемах, а также влиять на темпы роста особей в популяции [8, 10].

Цель нашего исследования заключалась в изучении изменений терморегуляционного поведения молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) при отсутствии пищи в зоне температурного оптимума.

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

Материал и методы исследования

Экспериментальный материал был получен путем неводного вылова сеголетков (0+) плотвы 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 опытных групп составляла $39,2 \pm 0,8$ мм, средняя масса – $1,0 \pm 0,1$ г, на конец эксперимента – $42,9 \pm 0,6$ мм и $1,1 \pm 0,1$ г соответственно. Средняя длина молоди контрольной группы на начало эксперимента составляла $43,0 \pm 1,0$ мм, средняя масса – $1,1 \pm 0,1$ г. На конец эксперимента средняя длина молоди контрольной группы равнялась $42,8 \pm 0,7$ мм, средняя масса – $1,1 \pm 0,1$ г. Всего было исследовано 30 сеголетков плотвы.

Эксперименты были выполнены в горизонтальной термоградиентной установке. На противоположных концах ее лотка располагались нагревательные и охлаждающие приборы, подключенные к 4-канальному терморегулятору. Рабочий отдел установки 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 температуры в каждом из них располагалось по два аэратора. Температурный градиент составлял $15,0$ °С – от $15,0$ °С в холодном конце лотка до $30,0$ °С в теплом. Жесткость градиента составляла $3,5$ °С · м⁻¹. Температура воды в отсеках измерялась с использованием 2-х электронных термометров с 11-ю датчиками. Световой режим составлял 12 : 12.

Было проведено два эксперимента. В первом из них, после посадки группы рыб в отсек с температурой равной температуре акклимации (17 °С), на протяжении всего эксперимента корм помещался только в отсеки, в которых на момент кормления присутствовало наибольшее количество рыб (**контрольная группа**). Во втором эксперименте, выполненном в двух повторностях, корм помещался только в первые три отсека экспериментальной установки, начиная с холодной стороны, в диапазон температур от 15 до 18 °С (**опытные группы 1 и 2**). Температура акклимации рыб составляла 15 °С.

На основе полученных данных была рассчитана средняя суточная избираемая температура сеголетков плотвы. Статистическое сравнение выборок проводилось с использованием критериев Стьюдента и Фишера. Для статистических расчетов использовался программный пакет *Statistica*.

Результаты исследования

Молодь плотвы контрольной группы после создания температурного градиента начала постепенно перемещаться в направлении повышения температуры (рис. 1). Так, уже на вторые сутки значения избираемой температуры повысились до $25,9$ °С. После некоторых колебаний они стабилизировались в диапазоне $24,7$ – $24,9$ °С с 11-х по 14-е сутки эксперимента. Так как достоверных различий в значениях среднесуточной избираемой температуры обнаружено не было ($p > 0,05$), то эти значения можно считать окончательной избираемой температурой.

Динамика значений избираемой температуры у рыб опытных групп была несколько иной (рис. 1).

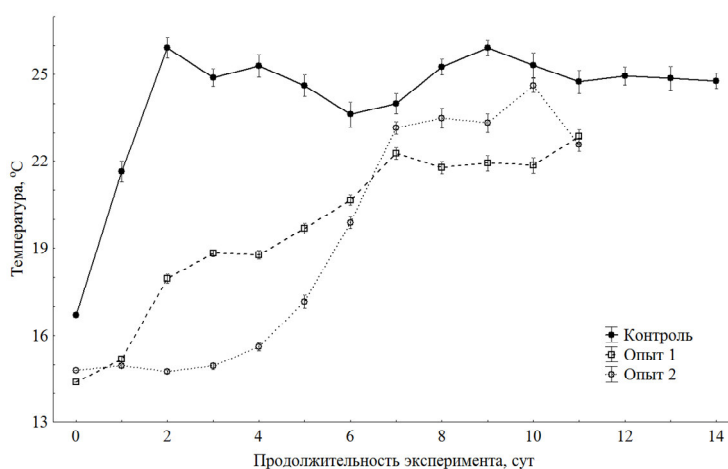


Рис. 1. Динамика значений температуры, предпочитаемых молодь плотвы (среднее за сутки \pm ошибка среднего)

Скорость продвижения опытных групп по отсекам температурного градиента была гораздо ниже, чем в контроле. Рыбы, посаженные в начале эксперимента в отсек с температурой равной температуре акклимации, долгое время находились в нем, фактически не предпринимая попыток выплыть за его пределы. Особенно это было заметно во второй опытной группе, где в течение первых 3-х суток значения избираемой температуры оставались на одном уровне (14,8–15,0 °С). Постепенное увеличение значений избираемой температуры в обеих опытных группах продолжалось до 7-х суток, после чего наметилась тенденция к стабилизации данного параметра. Так, с 7-х по 11-е сутки эксперимента среднесуточные колебания значений температуры, предпочитаемых рыбами первой опытной группы, укладывались в диапазон 21,8–22,8 °С; достоверных различий между данными значениями избираемой температуры установлено не было ($p > 0,05$). Для рыб второй опытной группы в течение указанного периода времени диапазон температурных предпочтений составил 22,6–23,5 °С, что было несколько выше, чем для первой опытной группы. Только 10-е сутки эксперимента «выпали» из общей тенденции, когда температурные предпочтения рыб второй опытной группы неожиданно повысились до 24,6 °С. Различия между значениями избираемой температуры за 7, 8, 9 и 11-е сутки были недостоверны ($p > 0,05$). Сравнение средних значений избираемой температуры в период их стабилизации показало достоверное различие ($p < 0,05$) между данными, полученными в контрольной и опытных группах.

Дальнейший анализ экспериментальных данных выявил различия в температурных предпочтениях молоди плотвы контрольной и опытных групп в течение дня (рис. 2).

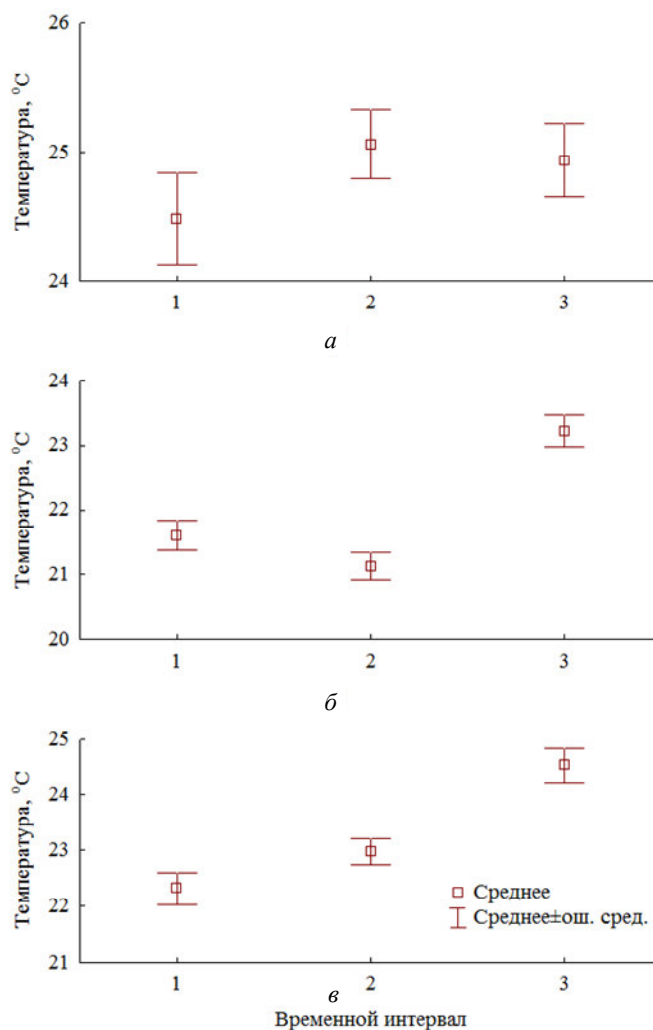


Рис. 2. Динамика температурных предпочтений молоди плотвы в течение светлого времени суток (1 – до кормления; 2 – во время кормления; 3 – после кормления): а – контрольная группа; б, в – опытные группы

Для удобства интерпретации было выделено три периода времени: до кормления (первая половина дня – рыбы голодные), кормление (обеденное время – рыбы активно питаются) и после кормления (вторая половина дня – рыбы сыты). Молодь из контрольной группы в течение дня предпочитала приблизительно одинаковую температуру воды – 24,5–25,1 °C ($p > 0,05$). В то же время рыбы опытных групп в различные периоды времени показали существенные различия между значениями избираемой температуры ($p < 0,05$). В отрезок времени, предшествующий кормлению, и во время него рыбы часто посещали «холодные» отсеки, в которых они питались днем ранее. Вследствие этого средние значения избираемой температуры достоверно снижались (21,1–21,6 °C для первой и 22,3–23,0 °C для второй опытной группы). Насытившись, рыбы предпочитали находиться в более прогретых отсеках (первая опытная группа – 23,2 °C, вторая – 24,5 °C). Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) показал достоверную зависимость значений избираемой температуры в опытных группах от времени суток ($p < 0,05$), для рыб контрольной группы данная зависимость не установлена ($p > 0,05$).

Обсуждение результатов исследований

Терморегуляционное поведение – это один из важнейших механизмов поддержания температуры тела у эктотермных животных [11]. Неудивительно, что рыбы, помещенные в температурные градиент, как и многие другие организмы, постепенно сосредотачиваются в зонах с температурой, при которой скорость протекания физиолого-биохимических реакций внутри организма наиболее сбалансирована. При данном значении температуры наблюдается оптимальное соотношение между энергетическими тратами на поддержание жизнедеятельности и свободной энергией, выделяемой на рост и развитие [12]. Однако все эти процессы невозможны, если в окружающей среде отсутствует пища. Ранее было показано, что голодание негативно влияет на величину избираемой температуры. Так, в ответ на отсутствие в течение некоторого времени пищи рыбы перемещаются в зоны с более низкой температурой [3, 4, 6, 7]. Считается, что таким образом происходит сохранение энергетических запасов вследствие замедления обменных процессов [12]. В таком состоянии рыбы находятся до появления в среде кормовых объектов, после чего их температурные предпочтения быстро возвращаются к норме.

Полученные нами экспериментальные данные демонстрируют, что раскладка корма в отсеки термоградиентной установки, в которых на момент кормления находилась рыба, способствует более быстрому ее переходу в зону с температурой, близкой к температурному оптимуму (см. рис. 1). При этом процесс температурного выбора происходит по обычной схеме переходного процесса [13]. Установленные значения окончательно избираемой температуры (24,7–24,9 °C) близки к таковым, полученным другими исследователями [6, 14, 15]. Это свидетельствует о том, что при наличии пищи в зоне оптимума значения температуры близкие к 25 °C будут оптимальными для роста и развития неполовозрелых особей данного вида.

Анализ данных, полученных в опытных группах, показал заметное изменение терморегуляционного поведения рыб (см. рис. 1) – процесс выбора оптимальной температуры протекал гораздо медленнее, а ее величина была достоверно ниже, чем в контроле. Так, рыбы контрольной группы достигли зоны со значениями температуры близкими к оптимальному уже на 3-и сутки, а рыбы опытных групп – только на 7-е сутки. Сравнивая значения избираемой температуры в периоды стабилизации (11–14-е сутки в контроле, 7–11-е сутки – первая и 7–9, 11-е сутки – вторая опытная группы), можно отметить их достоверно снижение в опытных группах на 1,2–3,1 °C. Это было вызвано в первую очередь более частым посещением рыбами «кормовых» холодных отсеков в опыте (рис. 3). В то же время наиболее посещаемые рыбами опытных групп отсеки сместились в температурную зону 22–26 °C (в контроле – 26–28 °C). Таким образом, молодь плотвы опытных групп предпочитала держаться ближе к «кормовым» отсекам, при этом мода выборки составила 23,2 и 23,8 °C для первой и второй групп соответственно. Мода для выборки рыб из контрольной группы составила 26,5 °C.

Анализ температурных предпочтений рыб контрольной и опытных групп в течение суток выявил определенные различия (см. рис. 2). Разбив светлое время суток на три временных отрезка, как было указано выше, и рассчитав для них средние значения избираемой температуры, мы установили, что молодь из контрольной группы предпочитала держаться в зонах с температурой 24,5–25,1 °C в течение всего дня. В то же время в опытных группах колебания значений

средней избираемой температуры в течение суток составили 1,5–2,0 °С. Очевидно, это связано с тем, что в отрезок времени, предшествующий кормлению, рыбы часто посещали «холодные» отсеки, в которых они питались до этого, вследствие чего среднее значение избираемой температуры снижалось. После насыщения рыбы опытных групп предпочитали находиться в зонах со значениями температуры близкими к оптимуму. Так, мода выборки до кормления составляла 23,2 и 21,9 °С для первой и второй опытных групп соответственно. Мода выборки сытых рыб равнялась 25,2 и 25,6 °С соответственно. На наш взгляд, совершая такие перемещения, рыбы опытных групп должны сохранять такой же темп роста, как если бы они постоянно находились и питались при значениях температуры близких к оптимуму. К сожалению, продолжительность данных экспериментов слишком мала, для того чтобы оценить темп роста молоди.

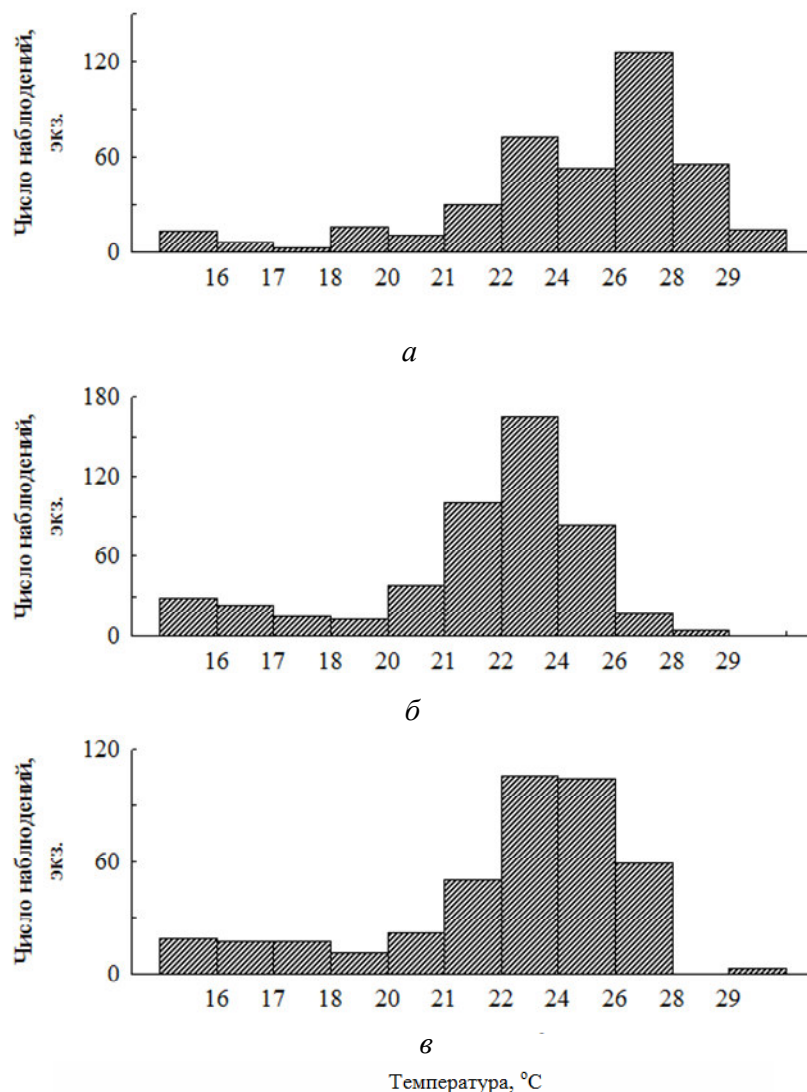


Рис. 3. Распределение молоди плотвы в экспериментальной термоградиентной установке на момент достижения ею устойчивых значений избираемых температур:
а – контрольная группа; б – первая; в – вторая опытные группы

Сравнивая результаты данного исследования с полученными ранее при исследованиях окуня, можно отметить определенное сходство в реакции этих двух видов рыб на отсутствие корма в зоне температурного оптимума, однако есть и некоторые отличия [16]. У молоди обоих видов при размещении кормовых объектов в зоне значений температуры 15–18 °С средние значения избираемой температуры снижались до сходных величин – 1,5–3,0 °С. Зависимость температурных предпочтений окуня от времени суток носила даже более выраженный характер. Отличия в пове-

дении данных видов в условиях температурного градиента заключались в том, что двигательная активность молоди окуня была заметно ниже. Вследствие этого, при нахождении кормовых объектов в зоне температурного оптимума, зоны с остальными температурными диапазонами рыбами фактически не посещались. В то же время плотва даже в контрольном эксперименте посещала все доступные отсеки термоградиентной установки (рис. 3). В опытных группах плотвы рост частоты встречаемости в «кормовых отсеках» был менее выражен по сравнению с окунем. Следует отметить, что пики встречаемости молоди плотвы смещались в сторону понижения температуры, в то время как у окуня фактически совпадали с контрольными значениями.

Исходя из сходства поведенческих реакций молоди плотвы и окуня, можно предположить, что при отсутствии пищи в зоне температурного оптимума подобное поведение будет присуще и другим эвритермным видам рыб, обитающим в условиях температурной неоднородности среды. В целом данную поведенческую реакцию можно описать следующим образом. Сталкиваясь с температурным градиентом, молодь рыб стремится перейти в зону, которая наиболее близка к генетически детерминированному видовому температурному оптимуму. Если кормовые ресурсы в среде не лимитированы и распределены равномерно, этот процесс происходит достаточно быстро, как правило в течение нескольких суток. Если же пища в зоне температурного оптимума отсутствует либо недоступна в силу каких-либо факторов (например, пресс хищников), то молодь способна питаться в зонах со значениями температуры достаточно отдаленными от оптимума. Однако насытившись, рыбы вновь стараются переместиться в зоны со значениями температуры близкими к оптимальным.

В природных условиях такие «кормовые» миграции, как правило, имеют суточную периодичность и чаще всего отмечаются для лососевых и сиговых видов рыб в период летней температурной стратификации водоемов [2, 8]. 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 их постоянном нахождении в эпилимнионе [8]. Хорошо согласуются с результатами нашего исследования результаты, полученные при изучении североамериканского подкаменщика (*Cottus extensus*) [10]. Молодь данного вида, питаясь бентосом в придонном слое воды с температурой 5 °С, совершает суточные вертикальные миграции в приповерхностные слои, температура которых составляет 13–16 °С. Как показали дальнейшие исследования, такое поведение позволяет ей ускорить собственный рост на 300 % по сравнению с ростом при постоянном нахождении в холодном, но богатом пищей слое воды. Любопытно отметить, что в случае лабораторных экспериментов жесткой привязки «кормовых» миграций ко времени суток не отмечалось. Однако до момента кормления рыбы чаще посещали отсеки, в которых они питались ранее, а насытившись, предпочитали находиться в зонах со значениями температуры близкими к оптимуму. Однако и после этого рыбы могли заплывать в «кормовые» отсеки, проверяя их на наличие пищи. Вероятно, в природных условиях на периодичность кормовых миграций влияют дополнительные факторы, например активность хищников (как водных, так и воздушных) или скопление кормовых объектов в отдельных слоях воды в определенное время суток.

Выводы

1. При отсутствии кормовых объектов в зоне температурного оптимума молодь плотвы способна совершать краткосрочные перемещения для поиска пищи в температурные диапазоны на 7–10 °С ниже оптимума. Однако большую часть времени она продолжает находиться в зонах со значениями температуры близкими к оптимальным.

2. Сытые особи плотвы предпочитают держаться в зонах со значениями температуры близкими к оптимальным, в отличие от голодных, которые чаще отмечаются в зонах возможного нахождения корма. Таким способом, скорее всего, происходит ускоренное усвоение пищи.

3. Вероятно, отмеченные нами в эксперименте регулярные кормовые перемещения молоди плотвы из зоны оптимума и обратно позволяют сохранять высокие темпы роста даже при отсутствии кормовых объектов в зоне температурного оптимума. Это особенно актуально для молоди рыб, т. к. позволяет преодолевать различные неблагоприятные факторы окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Одум Ю. Экология: в 2 т / Ю. Одум. М.: Мир, 1986. Т. 1: 328 с. Т. 2: 376 с.
2. 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*) / J. R. Brett // American Zoologist. 1971. Vol. 11. P. 99–113.
3. Javaid M. Y. Influence of starvation on selected temperatures of some salmonids / M. Y. Javaid, J. M. Anderson // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1967. Vol. 24. P. 1515–1519.
4. Голованов В. К. Влияние голодания на избираемые температуры леща, плотвы и окуня / В. К. Голованов, М. И. Базаров // Биология внутренних вод: информ. бюл. Л.: Наука, 1981. № 50. С. 42–45.
5. Morgan M. J. Ration level and temperature preference of American plaice / M. J. Morgan // Marine Behavior & Physiology. 1993. Vol. 24. P. 117–122.
6. Van Dijk P. L. M. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus* / P. L. M. Van Dijk, G. Staaks, I. Hardewig // Oecologia. 2002. Vol. 130. P. 496–504.
7. Зданович В. В. Некоторые характеристики термопреферендного поведения молоди осетровых рыб в зависимости от накормленности / В. В. Зданович // Поведение рыб: материалы докл. Междунар. конф. М.: Акварос, 2005. С. 163–166.
8. Крогиус Ф. В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем / Ф. В. Крогиус // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 39–48.
9. Поддубный А. Г. Миграции рыб во внутренних водоемах / А. Г. Поддубный, Л. К. Малинин. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.
10. Wurtsbaugh W. A. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish / W. A. Wurtsbaugh, D. Neverman // Nature. 1988. Vol. 333. P. 846–848.
11. Bicego K. C. Physiology of temperature regulation: comparative aspects / K. C. Bicego, R. C. H. Barros, L. G. S. Branco // Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2007. Vol. 147. P. 616–639.
12. Crowder L. B. Cost-benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with examples from the fishes / L. B. Crowder, J. J. Magnuson // Behavioural energetics: the cost of survival in vertebrates. Edited by W. P. Aspey and S. I. Lustick. Ohio State University Press, Columbus, Ohio. 1983. P. 189–221.
13. Свирский А. М. Поведение рыб в гетеротермальных условиях / А. М. Свирский // Поведение и распределение рыб: докл. 2-го Всерос. совещ. Борок, 1996. С. 140–152.
14. Голованов В. К. Особенности терморегуляционного поведения ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus* в термоградиентных условиях / В. К. Голованов, А. К. Смирнов // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 4. С. 551–558.
15. Гарина Д. В. Влияние серотонинотропного препарата флуоксетина на избираемые температуры молоди плотвы *Rutilus rutilus* L. / Д. В. Гарина, А. К. Смирнов // Поведение рыб: материалы докл. IV Всерос. конф. с междунар. участием (19–21 октября 2010 г. Борок, Россия). М.: Акварос, 2010. С. 32–36.
16. Смирнов А. К. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. / А. К. Смирнов // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 75–82.

Статья поступила в редакцию 3.04.2015

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Смирнов Алексей Константинович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова Российской академии наук; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; Smirnov@ibiw.yaroslavl.ru.

Смирнова Екатерина Сергеевна – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова Российской академии наук; научный сотрудник; Smirnova@ibiw.yaroslavl.ru.



A. K. Smirnov, E. S. Smirnova

**RESPONSE OF JUVENILE ROACH
RUTILUS RUTILUS (LINNAEUS, 1758)
TO THE HETEROGENEITY OF FOOD RESOURCES
IN A TEMPERATURE GRADIENT**

Abstract. Behavioural response of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) to the absence of food in the area of temperature optimum is investigated. Placing the food in temperatures 15–18 °C forced juvenile roach to make short-term movements to find food in the temperature range 7 to 10 °C below the optimum. However, fish favoured to stay in temperatures close to optimal most of the time. This resulted in a decrease of average daily values of the selected temperatures by 1.2–3.1 (from 24.7–24.9 °C in the control group up to 21.8–23.5 °C in the experimental groups). During a day, satiated individuals of roach prefer to stay in temperatures close to the optimum, in contrast to the hungry ones, which are frequently observed in the areas, where food would be possibly present. Apparently, regular feeding migrations of juvenile roach from the zone of optimum and back observed in our experiment allow maintaining high growth rate even in the absence of forage reserve in the temperature optimum area. This is especially pressing for young fish because it allows overcoming various unfavorable environmental factors.

Key words: preferred temperature, thermoregulatory behavior, temperature optimum, fish fry.

REFERENCES

1. Odum Iu. *Ekologiia* [Ecology]. V 2 t. Moscow, Mir Publ., 1986. Vol. 1: 328 p. Vol. 2: 376 p.
2. 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.
3. Javard 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.
4. Golovanov V. K., Bazarov M. I. Vliianie golodaniia na izbiraemye temperatury leshcha, plotvy i okunia [Influence of hunger on the preferred temperatures of bream, roach and perch]. *Biologiia vnutrennikh vod*. Informatsionnyi biulleten'. Leningrad, Nauka Publ., 1981, no. 50, pp. 42–45.
5. Morgan M. J. Ration level and temperature preference of American plaice. *Marine Behavior & Physiology*, 1993, vol. 24, pp. 117–122.
6. Van Dijk P. L. M., Staaks G., Hardewig I. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus*. *Oecologia*, 2002, vol. 130, pp. 496–504.
7. Zdanovich V. V. Nekotorye kharakteristiki termopreferentnogo povedeniia molodi osetrovnykh ryb v zavisimosti ot nakormlenosti [Some characteristics of thermoprefered behavior of sturgeon juvenile with dependence on feeding]. *Povedenie ryb. Materialy dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii*. Moscow, Akvaros, 2005. P. 163–166.
8. Krogus F. V. Znachenie vertikal'nykh migratsii v energeticheskom balanse molodi krasnoi v oz. Dal'nem [Role of vertical migrations in the energy balance of red juvenile in the lake Dalniy]. *Izvestiia Tikhokeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khoziaistva i okeanografii*, 1974, vol. 90, pp. 39–48.
9. Poddubnyi A. G., Malinin L. K. *Migratsii ryb vo vnutrennikh vodoemakh* [Fish migration in inland water reservoirs]. Moscow, Agropromizdat, 1988. 224 p.
10. Wurtsbaugh W. A., Neverman D. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature*, 1988, vol. 333, pp. 846–848.
11. Bicego K. C., Barros R. C. H., Branco L. G. S. Physiology of temperature regulation: comparative aspects. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2007, vol. 147, pp. 616–639.
12. Crowder L. B., Magnuson J. J. *Cost-benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with examples from the fishes*. In *Behavioural energetics: the cost of survival in vertebrates*. Edited by W. P. Aspey and S. I. Lustick. Ohio State University Press, Columbus, Ohio. 1983, pp. 189–221.
13. Svirskii A. M. Povedenie ryb v geteroterma'nykh usloviakh [Fish behavior in hetero-thermal conditions]. *Povedenie i raspredelenie ryb: doklady 2-go Vserossiiskogo soveshchaniia*. Borok, 1996. P. 140–152.
14. Golovanov V. K., Smirnov A. K. Osobennosti termoreguliatsionnogo povedeniia rannei molodi plotvy *Rutilus rutilus* v termogradientnykh usloviakh [Peculiarities of thermoregulatory behavior of the young roach juvenile in the thermogradient conditions]. *Voprosy ikhtiologii*, 2011, vol. 51, no. 4, pp. 551–558.

15. Garina D. V., Smirnov A. K. Vliianie serotoninotropnogo preparata fluoksetina na izbiraemye temperatury molodi plotvy *Rutilus rutilus* L. [Influence of serotoninotropic medicine of fluoxetine on the preferred temperatures of roach juvenile]. *Povedenie ryb. Materialy докладов IV Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (19–21 oktiabria 2010 g. Borok, Rossiia)*. Moscow, Akvaros Publ., 2010. P. 32–36.

16. Smirnov A. K. Vliianie nalichiia pishchi v zone temperaturnogo optimuma na povedenie molodi rechnogo okunia *Perca fluviatilis* L. [Influence of food presence in the zone of temperature optimum on the behavior of river perch juvenile]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2013, no. 1, pp. 75–82.

The article submitted to the editors 3.04.2015

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Smirnov Alexey Konstantinovich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Senior Research Scientist of the Laboratory of Fish Ecology; Smirnov@ibiw.yaroslavl.ru.

Smirnova Ekaterina Sergeevna – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences; Senior Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; Smirnova@ibiw.yaroslavl.ru.

