

УДК 597.556.15.591.512.14.591.16

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ ГУППЫ *POECILIA RETICULATA* (POECILIIDAE) ПРИ ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ И В ГЕТЕРОТЕРМАЛЬНОЙ СРЕДЕ

© 2023 г. В. В. Зданович*

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2022 г.

После доработки 24.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

В экспериментальных условиях получены данные, характеризующие половое поведение самцов и репродуктивный успех гуппи *Poecilia reticulata* в условиях гетеротермального поля 24–28°C и постоянной температуры 26°C. Интенсивность ухаживания самцов за самками в термоградиенте была в 1.6 раза выше, чем при 26°C, при этом изменялась структура полового поведения самцов – повышалась частота проявления демонстративных форм поведения и копуляций. Индивидуальная плодовитость самок в гетеротермальном поле в среднем была на 19.0% выше, чем в постоянном терморежиме. Колебания температуры, которым подвергались рыбы при плавании в условиях термоградиентного пространства, оказали стимулирующее влияние на интенсивность ухаживания самцов и репродуктивный успех гуппи.

Ключевые слова: гуппи *Poecilia reticulata*, постоянная температура, термоградиентное пространство, половое поведение, репродуктивный успех.

DOI: 10.31857/S004287522305020X, **EDN:** WEZAQX

Температура окружающей среды оказывает прямое влияние на все стороны жизни рыб – скорость развития, рост, интенсивность питания, поведение, в том числе и на репродуктивный успех, который зависит как от успеха размножения родителей, так и от выживаемости молоди. Экспериментальные исследования, выявляющие закономерности влияния температурных условий на размножение рыб, в основном выполнены при постоянных температурах, тогда как в естественной среде экологически реальны переменные. Рыбы постоянно подвергаются суточным, сезонным изменениям температуры, испытывают перепады температуры при перемещениях в водоёмах, гетеротермальных как в вертикальном, так и горизонтальном направлениях.

Выявлен феномен благоприятного влияния небольших периодических колебаний температуры в пределах экологической пластичности вида на жизнедеятельность пойкилотермных организмов. В частности, показано, что колебания температуры оптимизируют рост, энергобюджет, физиологическое состояние молоди коловраток (Rotifera), ракообразных (Crustacea), амфибий (Amphibia), рыб (Кузнецов и др., 2015). Особенно ярко стимуляция жизнедеятельности рыб наблюдается в условиях термоградиентного поля, когда рыбы, свободно пе-

ремещаясь в нём, создают для себя флуктуирующий терморежим, обеспечивающий оптимальные для существования температурные условия (Константинов и др., 2004, 2005). В связи с этим изучение полового поведения и репродуктивного успеха рыб в гетеротермальном пространстве представляется весьма важными.

Гуппи *Poecilia reticulata* – пресноводный живородящий вид рыб, обитающий в Тринидаде и Тобаго и водоёмах северо-восточной части Южной Америки. В местах обитания гуппи температура воды в течение суток может изменяться до 10°C в пределах от 23 до 32°C (Reeve et al., 2014). Вид акклиматизирован на всех континентах, за исключением Антарктиды, для борьбы с личинками малярийных комаров (род *Anopheles*) и расселён по тёплым водоёмам всего мира (Magurran et al., 1995; Deacon et al., 2011). Имеет короткий цикл развития, хорошо культивируется в лабораторных условиях. Как модельный объект гуппи широко используют при проведении поведенческих, физиологических, генетических исследований. Для жизнедеятельности вида благоприятен температурный интервал 24–29°C, в котором наибольшая скорость роста, успех размножения, выживаемость молоди и индивидуальная плодовитость самок отмечены при 25–27°C (Laudien,

Schlieker, 1981; Dzikowski et al., 2001; Karayucel et al., 2008; Shah et al., 2017). При 30°C повышается уровень смертности мальков и взрослых самок, усиливаются процессы дегенерации яичников, снижается индивидуальная плодовитость (Karayucel et al., 2008; Muñoz et al., 2012). Длительность эмбрионального периода развития у гуппи составляет 18–22 сут при 27°C и уменьшается до 12 сут при 30°C. Половозрелыми рыбы становятся в возрасте 2–3 мес. (Arfah et al., 2007).

Цель настоящего исследования — изучить влияние постоянной температуры и условий термоградиентного пространства на интенсивность ухода, структуру полового поведения самцов и репродуктивный успех гуппи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лабораторную популяцию гуппи содержали в аквариальных условиях при $24.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ и постоянной аэрации воды, искусственное освещение аквариумов отсутствовало. Кормили рыб ежедневно мелкими личинками Chironomidae до полного насыщения. Беременных самок отсаживали по 1 экз. в 4-литровые ёмкости и содержали при температуре 26°C, принудительной аэрации воды и ежесуточном кормлении личинками Chironomidae до насыщения. Рождённых от разных самок в течение 10 сут мальков отсаживали в 20-литровый аквариум и выращивали при 26°C. Кормили молодь хлопьевидным кормом Tetra Min (Германия) (химический состав: белок 46%, липиды 11%, клетчатка 3%) и трубочником *Tubifex tubifex*. При появлении у рыб половых различий (возраст ~ 1 мес.) самок и самцов рассаживали отдельно в 20-литровые аквариумы, в которых они росли до наступления половозрелости (возраст 3 мес.).

Половое поведение и репродуктивный успех гуппи при постоянной температуре и в термоградиентном пространстве исследовали в двух лотках из прозрачного оргстекла размером $120 \times 15 \times 20$ см. Лотки были разделены неполными перегородками на пять одинаковых отсеков. Сверху лотки освещали люминесцентными лампами (40 Вт, 3000 лк, суточный фотопериод 12 : 12 ч). В качестве укрытий для мальков в отсеки лотка помещали яванский мох *Vesicularia dubyana*. В каждом отсеке размещали распылитель воздуха, аэрирующий и перемешивающий воду, что исключало возникновение в лотке вертикальной температурной стратификации. В одном лотке терморегуляторами поддерживали температуру 26°C, признаваемую как оптимальную постоянную температуру для роста и размножения гуппи (Dzikowski et al., 2001; Karayucel et al., 2008; Голованов, 2013; Shah et al., 2017). В другом лотке создавали горизонтальный градиент температуры от 24 до 28°C, регулируя нагрев и охлаждение на противоположных концах лотка. Такой температурный интер-

вал лежит в пределах термального диапазона, благоприятного для жизнедеятельности гуппи (Karayucel et al., 2008; Голованов, 2013).

В каждый лоток помещали молодых половозрелых рыб в возрасте 3–4 мес. (пять самок и восемь самцов), взятых из аквариумов, в которых находились однополые группы. Индивидуальная масса тела самок составляла 640 ± 5 , самцов — 230 ± 5 мг. Чтобы исключить предпочтения при половом выборе самок и самцов гуппи по размеру (Dosen, Montgomerie, 2004; Herdman et al., 2004) и окраске тела (Karino, Shinjo, 2004; Pilastro et al., 2004), подбирали рыб одного пола и одинакового размера, все самцы имели оранжево-красную окраску тела и плавников, флаговую форму хвостового плавника.

Проведено два опыта продолжительностью 56 (опыт 1) и 131 сут (опыт 2). В течение опыта каждую неделю в дневное время визуально регистрировали распределение рыб в лотках. Для каждого отсека термоградиентного лотка отмечали число особей и температуру воды на момент наблюдения. На основании полученных данных рассчитывали среднее значение избираемой температуры гуппи в термоградиентном поле.

Половое поведение гуппи исследовано и описано довольно подробно в ряде работ (Clark, Aronson, 1951; Baerends et al., 1955; Magurran et al., 1995; Houde, 1997). В процессе ухода самцов гуппи за самками выделяют несколько хорошо выраженных демонстративных элементов, которые поддаются количественной оценке и в совокупности служат хорошим показателем интенсивности ухода, позволяя оценить структуру полового поведения самцов гуппи (Baerends et al., 1955; Ohlyan et al., 2012; Guevara-Fiore, Endler, 2018).

При исследовании влияния постоянной температуры и термоградиентного поля на интенсивность ухода и структуру полового поведения у самцов гуппи регистрировали следующие его элементы: 1 — пощипывание, которое выражается в том, что самец активно преследует самку и “клюёт” в преанальную область брюшка, в каудальную часть хвостового стебля или в хвостовой плавник; 2–3 — демонстративные формы полового поведения: 2) максимальное сжатие хвостового плавника — самец активно преследует самку и, заходя вперёд по ходу её движения, изгибает тело и максимально сжимает свой хвостовой плавник; 3) максимальное расправление хвостового и спинного плавников, S-образное изгибание тела — самец заплывает вперёд по ходу движения самки, совершает судорожные подёргивания всем телом, S-образно изгибается и максимально расправляет хвостовой и спинной плавники; 4) копуляция (Флеров, 1969; Laudien, Schlieker, 1981; Назарова, Креславский, 2000; Ohlyan et al., 2012).

Наблюдения за половым поведением самцов гуппи проводили раз в неделю в дневное время.

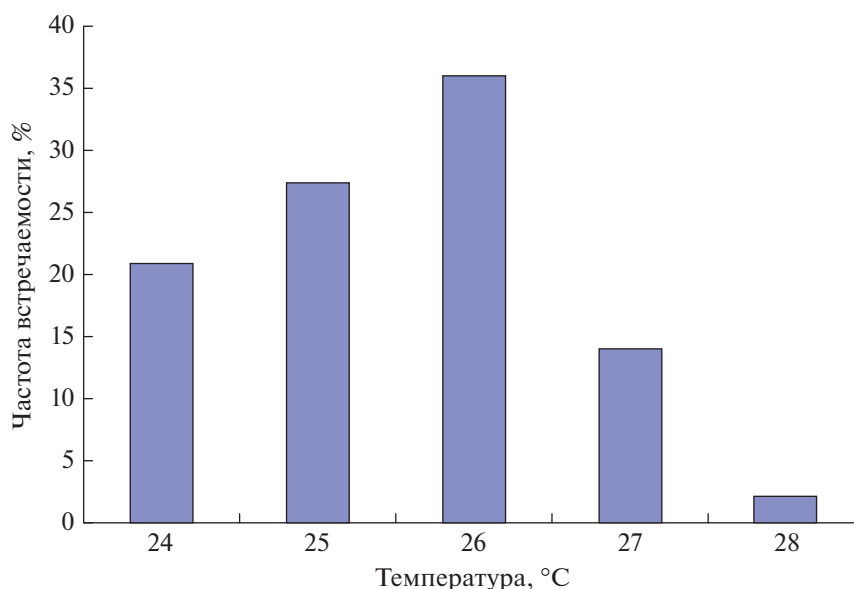


Рис. 1. Частота встречаемости гуппи *Poecilia reticulata* при разной температуре в условиях термоградиентного поля.

Регистрацию различных элементов при ухаживании самцов за самками вели в течение 10 мин, наблюдая за поведением отдельного самца. Всего проведено по 15 сеансов наблюдений за половым поведением самцов гуппи при постоянной температуре и в условиях гетеротермального поля. В каждом сеансе регистрировали поведение трёх разных самцов. В конце каждого опыта подсчитывали общее число исследуемых элементов поведения как показатель интенсивности ухаживания, рассчитывали частоту проявления каждого регистрируемого элемента для оценки структуры полового поведения самцов. В качестве показателя репродуктивного успеха гуппи при постоянной температуре и в гетеротермальном пространстве каждые 7–14 сут в лотках отлавливали родившихся мальков, подсчитывали их число. В конце опытов рассчитывали среднюю индивидуальную плодовитость самок в исследуемых термальных условиях.

Результаты экспериментов представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Статистический анализ выполнен с применением непараметрического критерия Вилкоксона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В лотке с постоянной температурой на протяжении опыта частота встречаемости гуппи в разных отсеках была одинаковой. В условиях термоградиентного поля рыбы наиболее часто (85.0%) находились в температурном диапазоне 24–26°C, в котором отсек с температурой 26°C был наиболее предпочтительным (35.9%) (рис. 1). Значительно реже (16.0%) рыбы встречались в отсеках лотка с температурой 27–28°C. Не отмечено раз-

личий между самками и самцами в температурной предпочтении в условиях экспериментального гетеротермального пространства. Избираемая температура в условиях термоградиентного поля в среднем составляла 25.5°C.

В условиях термоградиентного поля интенсивность ухаживания самцов гуппи за самками оказалась выше, чем при постоянной температуре (таблица). Общее число проявлений регистрируемых элементов полового поведения самцов в гетеротермальных условиях было в 1.6 раза больше ($p < 0.05$), чем при 26°C, — в среднем 28.3 против 17.6. Отмечено увеличение числа проявления всех элементов полового поведения у самцов в гетеротермальных условиях по сравнению с постоянным терморегимом. На 17.5% ($p > 0.05$) возрастало число пощипываний; на 63.0% ($p > 0.05$) и 109.8% ($p < 0.05$) — число демонстративных форм полового поведения: соответственно максимального сжатия хвостового плавника и S-образного изгиба тела, максимального расправления хвостового и спинного плавников; и на 211.1% ($p < 0.05$) — число копуляций. В зависимости от температурных условий неоднозначно изменялась структура полового поведения самцов гуппи. В гетеротермальной среде по сравнению с постоянным терморегимом у самцов в 1.4 раза снижалась частота проявления пощипываний; возрастала в 1.3 раза частота случаев проявления S-образного изгиба тела и максимального расправления хвостового и спинного плавников; в 1.9 раза — частота копуляций. С одинаковой частотой в термоградиенте 24–28°C и при 26°C самцы проявляли максимальное сжатие хвостового плавника.

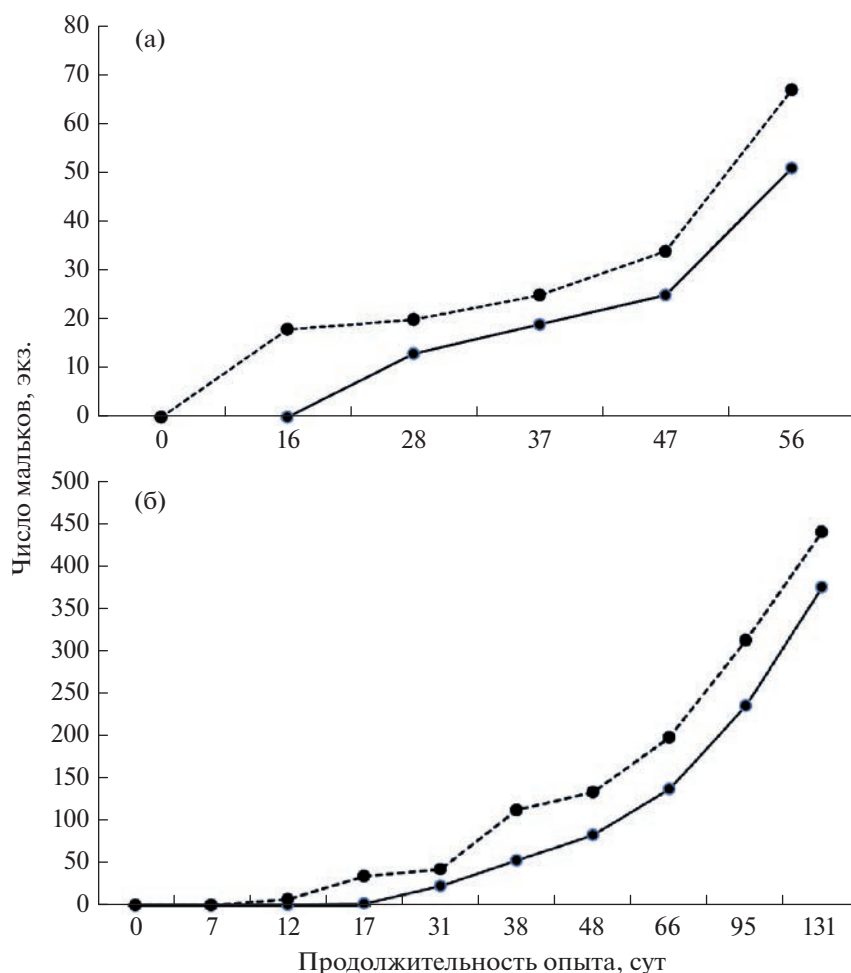


Рис. 2. Увеличение числа родившихся мальков группы *Poecilia reticulata* на протяжении опытов 1 (а) и 2 (б) при постоянной температуре 26°C (—●—) и в термоградиентном поле 24–28°C (---●---).

Динамика изменения числа родившихся мальков группы на протяжении двух опытов отражена на рис. 2. Видно, что в условиях термоградиентного поля самки начали рожать мальков на 16 (опыт 1) и 12 (опыт 2) сут раньше по сравнению с самками, содержащимися при постоянной температуре. Общее число мальков, родившихся у самок в термоградиентном поле 24–28°C, оказалось в опытах 1 и 2 соответственно в 1.3 ($p < 0.05$) и 1.2 ($p < 0.05$) раза больше по сравнению с числом молоди, родившейся у самок при постоянной температуре 26°C (соответственно 67 и 51, 440 и 375 экз.). Среднее значение индивидуальной плодовитости самок в константных и градиентных температурных условиях в опыте 1 составляло соответственно 10.2 и 13.4 экз. ($p < 0.05$), в опыте 2 – 75.0 и 88.0 экз. ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших исследований показывают, что в условиях термоградиентного пространства

избираемый группой уровень температуры в среднем составляет 25.5°C.

Полученные данные хорошо согласуются с результатами опытов, показывающими, что оптимальной для роста и размножения группы является температура 26°C (Laudien, Schlieker, 1981; Dziukowski et al., 2001; Karayucel et al., 2008; Shah et al., 2017). Вместе с тем имеются данные литературы, показывающие, что в условиях термоградиентного поля группы выбирают несколько иные температурные зоны. При исследовании терморегуляционного поведения в термоградиентном поле молодь группы в возрасте 34 ± 11 сут наиболее часто находилась в диапазоне 28–32°C, средняя избираемая температура составила $30.0 \pm 2.4^\circ\text{C}$ (Williams, Brauer, 1987). Когда в термоградиентном пространстве находились рыбы одного пола, самцы выбирали более низкий уровень температуры (23.5°C), чем самки (27.4°C). При нахождении в температурном градиенте обоих полов самцы выбирали тот же уровень температуры, что и самки

Число и частота проявления отдельных элементов полового поведения у самцов гуппи *Poecilia reticulata* при постоянной температуре и в условиях термоградиентного пространства (опыт 2)

Терморегим, °C	Пощипывание		Максимальное сжатие хвостового плавника		S-образное изгибание тела, максимальное расправление хвостового и спинного плавников		Копуляция	
	$M \pm m$	Ч	$M \pm m$	Ч	$M \pm m$	Ч	$M \pm m$	Ч
26	8.0 ± 1.9	45.2	4.6 ± 1.2	26.1	4.1 ± 0.9	23.5	0.9 ± 0.3	5.2
24–28	9.4 ± 2.1	33.2	7.5 ± 2.1	26.6	$8.6 \pm 1.8^*$	30.4	$2.8 \pm 0.6^*$	9.8

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; Ч – частота проявления, %; * отличия от терморегима с температурой 26°C достоверны при $p < 0.05$.

(Johansen, 1985). В других опытах (Ogilvie, Fryer, 1971) предпочитаемая температура для взрослых особей гуппи составляла 29°C. Некоторые различия в значениях предпочитаемой гуппи температуры могут быть связаны с физиологическим состоянием рыб и с отличием методических подходов.

Как показали проведённые ранее исследования на других видах, за счёт терморегуляторного поведения, осуществляемого рыбами в гетеротермальном пространстве, создаётся такая динамика температурных воздействий, которая в наибольшей степени соответствует физиологическим и энергетическим потребностям организма. В условиях термоградиента наблюдается значительное ускорение темпа роста рыб, повышается эффективность использования потреблённой пищи на рост, снижаются энерготраты на прирост массы тела (Константинов и др., 2004, 2005; Кузнецов и др., 2015). Наблюдаемые в наших опытах более раннее рождение мальков и большая индивидуальная плодовитость самок в условиях термоградиентного поля указывают на положительное влияние гетеротермальной среды на развитие и выживаемость эмбрионов и личинок гуппи. Необходимо отметить, что оптимизационный эффект термоградиентного поля проявляется не только на организменном, но и на популяционном уровне. За счёт более раннего созревания и повышения плодовитости самок возрастает пополнение популяции (Кузнецов и др., 2015).

Повышение выживаемости, темпа роста молоди, индивидуальной плодовитости самок в гетеротермальных условиях отмечено и для других видов рыб. При инкубации икры *Ptychocheilus lucius* в переменных терморегимах 18 ± 2.5 , 22 ± 2.5 и 26 ± 2.5 °C выживаемость личинок в возрасте 7 сут оказалась на 10–30% выше, а переход на экзогенное питание произошёл на 31 ч раньше по сравнению с наблюдаемыми при постоянных температурах 18, 22 и 26°C. В момент выклева и

через 7 сут длина тела личинок в переменных терморегимах была больше, чем регистрируемая при стабильной температуре (Bestgen, Williams, 1994). Продолжительность жизни и абсолютная плодовитость самок *Nothobranchius furzeri* в переменном терморегиме с суточной флуктуацией температуры 20–35°C были выше, чем при стабильной температуре 27.5°C. Переменный терморегим оказал положительное влияние на выживаемость и воспроизводство *N. furzeri*, несмотря на то что при колебаниях температура достигала субоптимальных значений (Žák, Reichard, 2020). В переменных терморегимах, не выходящих за пределы экологического оптимума, с амплитудой и периодом колебания температуры соответственно 1–3°C и 2 ч достоверно увеличивалась длина тела предличинок вьюна *Misgurnus fossilis*, повышалась выживаемость на разных стадиях эмбрионально-личиночного развития, уменьшалась частота встречаемости аномальных эмбрионов по сравнению с эквивалентными по сумме тепла постоянными температурами (Зданович и др., 2001). Скорость эмбрионального развития, выживаемость и темп роста эмбрионов и личинок данио *Danio rerio* с момента оплодотворения и до 30 сут после оплодотворения в суточном термоцикле 24–28°C оказались достоверно выше, чем при постоянной температуре 26°C (Alba et al., 2022).

ВЫВОДЫ

В условиях гетеротермального поля в пределах температурного диапазона 24–28°C, наиболее благоприятного для жизнедеятельности гуппи, в 1.6 раза возрастает интенсивность ухаживания самцов гуппи за самками по сравнению с наблюдаемой в условиях постоянной температуры 26°C. В условиях термоградиента изменяется структура полового поведения самцов по сравнению с регистрируемой при постоянном терморегиме. Повышается частота проявления демонстративных

форм поведения и в 1.9 раза возрастает частота копуляций. Индивидуальная плодовитость самок в термоградиентном пространстве оказалась в среднем на 19.0% выше, чем при постоянных температурных условиях. Более раннее рождение мальков у самок в термоградиентных условиях свидетельствует о том, что эмбрионально-личиночное развитие гуппи проходило быстрее в гетеротермальной среде, чем при стабильном терморежиме. Колебания температуры, которым подвергались рыбы при перемещении в термоградиентном пространстве, оказали стимулирующее влияние на интенсивность ухаживания самцов и репродуктивный успех гуппи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.
- Зданович В.В., Аверьянова О.В., Пушкар В.Я. 2001. Эмбрионально-личиночное развитие выюна *Misgurnus fossilis* при постоянных и периодически изменяющихся температурах // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 2. С. 41–45.
- Константинов А.С., Пушкар В.Я., Зданович В.В. и др. 2004. Энергобюджет молоди осетровых при свободном плавании в термоградиентном пространстве // Там же. № 1. С. 38–43.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Пушкар В.Я. и др. 2005. Рост и энергетика молоди стерляди *Acipenser ruthenus* в оптимальном стационарном терморежиме и при плавании в термоградиентном пространстве в зависимости от накормленности рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 831–836.
- Кузнецов В.А., Зданович В.В., Лобачев Е.А., Лукиянов С.В. 2015. К вопросу об астатическом экологическом оптимуме // Успехи соврем. биологии. Т. 135. № 5. С. 437–452.
- Назарова А.В., Креславский А.Г. 2000. Сравнение полового поведения самцов гуппи *Poecilia reticulata* разного происхождения // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 263–268.
- Флеров Б.А. 1969. Влияние субтоксических концентраций фенола на сексуальное поведение гуппи // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 19 (22). С. 66–69.
- Alba G., Carrillo S., Sánchez-Vázquez F.J., López-Olmeda J.F. 2022. Combined blue light and daily thermocycles enhance zebrafish growth and development // J. Exp. Zool. A. Ecol. Integr. Physiol. V. 337. № 5. P. 501–515. <https://doi.org/10.1002/jez.2584>
- Arfah H., Mariam S., Alimuddin A. 2007. Effect of temperature on reproduction and sex ratio of guppy (*Poecilia reticulata* Peters) // J. Akuakultur Indonesia. V. 4. № 1. P. 1–4. <https://doi.org/10.19027/jai.4.1-4>
- Baerends G.P., Brouwer R., Waterbolk H.T. 1955. Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters). I. An analysis of the male courtship pattern // Behaviour. V. 8. № 4. P. 249–334. <https://doi.org/10.1163/156853955x00238>
- Bestgen K.R., Williams M.A. 1994. Effects of fluctuating and constant temperatures on early development and survival of Colorado squawfish // Trans. Am. Fish. Soc. V. 123. № 4. P. 574–579. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1994\)123%3C0574:EO-FACT%3E2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1994)123%3C0574:EO-FACT%3E2.3.CO;2)
- Clark E., Aronson L.R. 1951. Sexual behavior in the guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters) // Zoologica. V. 36. № 1. P. 49–66. <https://doi.org/10.5962/p.203475>
- Deacon A.E., Ramnarine I.W., Magurran A.E. 2011. How reproductive ecology contributes to the spread of a globally invasive fish // PLoS ONE. V. 6. № 9. Article e24416. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024416>
- Dosen L.D., Montgomerie R. 2004. Female size influences mate preferences of male guppies // Ethology. V. 110. № 3. P. 245–255. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.00965.x>
- Dzikowski R., Hulata G., Karplus I., Harpaz S. 2001. Effect of temperature and dietary L-carnitine supplementation on reproductive performance of female guppy (*Poecilia reticulata*) // Aquaculture. V. 199. № 3–4. P. 323–332. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00561-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00561-0)
- Guevara-Fiore P., Endler J.A. 2018. Female receptivity affects subsequent mating effort and mate choice in male guppies // Anim. Behav. V. 140. P. 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.007>
- Herdman E., Kelly C., Godin J. 2004. Male mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): do males prefer larger females as mates? // Ethology. V. 110. № 2. P. 97–111. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2003.00960.x>
- Houde A.E. 1997. Sex, color, and mate choice in guppies. Princeton: Princeton Univ. Press, 224 p.
- Johansen P.H. 1985. Female pheromone and the behaviour of male guppies (*Poecilia reticulata*) in a temperature gradient // Can. J. Zool. V. 63. № 5. P. 1211–1213. <https://doi.org/10.1139/z85-181>
- Karayucel S., Orhan A.K., Karayucel S. 2008. Effect of temperature on some reproductive parameters of gravid females and growth of newly hatched fry in guppy, *Poecilia reticulata* (Peters, 1860) // J. Anim. Vet. Adv. V. 7. № 10. P. 1261–1266. <https://medwelljournals.com/abstract/?doi=javaa.2008.1261.1266>
- Karino K., Shinjo S. 2004. Female mate preference based on male orange spot patterns in the feral guppy *Poecilia reticulata* in Japan // Ichthyol. Res. V. 51. № 4. P. 316–320. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0234-6>
- Laudien H., Schlieker V. 1981. Temperature dependence of courtship behaviour in the male guppy // J. Therm. Biol. V. 6. № 4. P. 307–314. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(81\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0306-4565(81)90019-X)
- Magurran A.E., Seghers B.H., Shaw P.W., Carvalho G.R. 1995. The behavioral diversity and evolution of guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad // Adv. Stud. Behav. V. 24. P. 155–202. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60394-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60394-0)

- Muñoz N.J., Breckels R.D., Neff B.D. 2012. The metabolic, locomotor and sex-dependent effects of elevated temperature on Trinidadian guppies: limited capacity for acclimation // J. Exp. Biol. V. 215. № 19. P. 3436–3441. <https://doi.org/10.1242/jeb.070391>
- Ogilvie D.M., Fryer J.N. 1971. Effect of sodium pentobarbital on the temperature selection response of guppies (*Poecilia reticulata*) // Can. J. Zool. V. 49. № 6. P. 949–951. <https://doi.org/10.1139/z71-139>
- Ohlyan S., Sihag R.C., Yadava N.K. 2012. Courtship behaviour and mate choice in guppies: Tactics and strategies // J. Nat. Sci. Sustain. Technol. V. 6. № 3. P. 151–167.
- Pilastro A., Simonato M., Bisazza A., Evans J.P. 2004. Cryptic female preference for colorful males in guppies // Evolution. V. 58. № 3. P. 665–669.
- Reeve A.J., Ojanguren A.F., Deacon A. et al. 2014. Interplay of temperature and light influences wild guppy (*Poecilia reticulata*) daily reproductive activity // Biol. J. Linn. Soc. V. 111. № 3. P. 511–520. <https://doi.org/10.1111/bij.12217>
- Shah T.K., Saini V.P., Ojha M.L., Raveender B. 2017. Effect of temperature on growth and survival of guppy (*Poecilia reticulata*) // J. Exp. Zool. India. V. 20. № 1. P. 505–510.
- Williams E.E., Brauer R.W. 1987. Thermoregulatory behavior and temperature gradient perception in a juvenile fish (*Poecilia reticulata*) // Can. J. Physiol. Pharmacol. V. 65. № 6. P. 1389–1394. <https://doi.org/10.1139/y87-218>
- Žák J., Reichard M. 2020. Fluctuating temperatures extend median lifespan, improve reproduction and reduce growth in turquoise killifish // Exp. Gerontol. V. 140. Article 111073. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2020.111073>