

УДК 597.421.591.524.13.591.173.57.084.1

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ИНТАКТНОГО И ЗРИТЕЛЬНО ДЕПРИВИРОВАННОГО СЕНЕГАЛЬСКОГО МНОГОПЁРА *POLYPTERUS SENEGALUS* (CLADISTIA) ПРИ РАЗНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ВОДЫ

© 2024 г. А. О. Касумян¹, В. В. Зданович^{1, *}, В. В. Сатаева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2023 г.

После доработки 11.09.2023 г.

Принята к публикации 12.09.2023 г.

Впервые оценена двигательная активность интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* при разной температуре воды (20, 25, 30 и 34°C). С использованием метода “открытое поле” показано, что у интактных рыб с ростом температуры двигательная активность повышается (наиболее быстро в интервале 20–25°C) и достигает максимума при температуре 30°C, которая может быть близкой к температурному оптимуму (или соответствовать ему) для сенегальского многопёра. У зрительно депривированных рыб двигательная активность максимальна при 20°C и с повышением температуры монотонно снижается, все показатели двигательной активности (частота пересечений тест-линий; время, затраченное на пересечение тест-линии; проплываемое рыбой расстояние, скорость плавания) у зрительно депривированных рыб варьируют слабее, чем у интактных. Обнаруженные различия в поведении интактных и зрительно депривированных рыб указывают на наличие функциональной взаимосвязи между зрением и двигательной активностью у эволюционно древних Cladistia.

Ключевые слова: сенегальский многопёр *Polypterus senegalus*, Cladistia, температура воды, двигательная активность, зрительная депривация.

DOI: 10.31857/S0042875224030097 **EDN:** FNNMMH

Изменение двигательной активности в ответ на меняющиеся внешние условия является важнейшей адаптацией, обеспечивающей успешное существование рыб и других эктотермных гидробионтов в природной среде (Holyoak et al., 2008; Cooke et al., 2022). К абиотическим факторам, оказывающим наиболее сильное воздействие на пространственные перемещения и многие другие показатели поведения рыб, относится температура воды. Изменения температуры влияют на поведение рыб в потоке и скорость их плавания, инициируют или прерывают миграции, модулируют внутривидовые контакты, изменяют распределение рыб в водоёмах и двигательные реакции на различные стимулы (Reynolds, 1977; Beamish, 1978; Павлов, 1979; Goniea et al., 2006; Childs et al., 2008; Edeline et al., 2009; Welsch, Liller, 2013; Касумян, Павлов, 2018; Andrzejaczek et al., 2019; Neuer et al., 2021).

В природной обстановке влияние меняющейся температуры воды на рыб обычно совмещено

с воздействием многих факторов и сигналов — освещённости, солёности, pH и мутности воды, течений, запахов, звуков, наличия опасности или пищи и др. Одновременно с перемещениями и распределением рыб влиянию температуры воды подвержены различные функции, имеющие непосредственное отношение к плаванию и ориентации (Linløkken et al., 2010; Forsythe et al., 2012; Schlaff et al., 2014; Nakayama et al., 2018; Cooke et al., 2022; García-Vega et al., 2023). Показано, в частности, что рыбы, находящиеся в воде с разной температурой, различаются не только по плавательной способности, но и по способности к зрительной ориентации — по параметрам оптомоторной реакции, а также по таким характеристикам зрительной рецепции, как критическая частота мельканий зрительных ориентиров и пороговая освещённость, достаточная для проявления оптомоторной реакции (Павлов, 1979). Зрение является ведущей сенсорной системой при пространственной ориентации

рыб в условиях естественных водоёмов (Smith, 1985; Reese, 1989; Braithwaite, 1998; Mazeroll, Montgomery, 1998; New et al., 2001; Odling-Smee, Braithwaite, 2003; Standen et al., 2004).

Изучению влияния температуры воды на двигательную активность рыб посвящено большое число работ. Однако полученные сведения касаются преимущественно рыб, населяющих водоёмы бореальной зоны, где естественные изменения температуры воды, например сезонные, могут быть значительными. Данных по рыбам тропической зоны, особенно пресноводным, известно меньше. Среди исследованных видов доминируют представители костистых рыб (Teleostei) — эволюционно наиболее продвинутой группы в классе лучепёрых (Actinopterygii). Менее исследованы более древние хрящевые ганоиды (Chondrostei). Многопёры (Cladistia), представляющие базальную группу в классе Actinopterygii, не изучены вовсе. Несмотря на то что многопёры, сохранившие многие примитивные признаки, привлекают внимание многих биологов в связи с проблемами происхождения и филогении древних групп позвоночных, поведение и другие стороны жизни этих тропических пресноводных рыб остаются слабо исследованными.

Цель настоящей работы — изучить влияние температуры воды и зрительной депривации на двигательную активность сенегальского многопёра *Polypterus senegalus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенегальских многопёров приобрели в зоомагазине “Аквариф” (Москва). После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких месяцев содержали в аквариумах объёмом 100 л (по 5 экз. на аквариум), температуру воды поддерживали терморегулируемыми нагревателями AquaEL EH-25W (AquaEL, Польша) в пределах 23–25°C. Грунт в аквариумах отсутствовал, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Для аэрации использовали микрокомпрессоры. Рыб кормили ежедневно до насыщения живыми или свежемороженными личинками хирономид (Chironomidae). Частичную замену воды в аквариумах проводили еженедельно.

Для экспериментов использовали 10 рыб абсолютной длиной тела (TL) 7.5–9.0 см, массой 5.2–6.9 г. У пяти из них предварительно удалили хрусталики, что приводило к потере рыбами предметного зрения (частичная зрительная де-

привация). Перед энуклеацией для обездвиживания и уменьшения стрессового воздействия рыб подвергали холодовой анестезии — переносили в охлаждённую воду (0°C) до потери ими равновесия. Хрусталик удаляли через узкий крестообразный надрез роговицы. Смертность в послеоперационный период отсутствовала, пищевая поисковая активность полностью восстанавливалась через 4–6 нед. Опыты на зрительно депривированных рыбах проводили через 3 мес. после энуклеации.

Двигательную активность оценивали при рассеянном дневном свете у одиночных рыб методом “открытое поле” в экспериментальном аквариуме (размеры дна 48 × 36 см, уровень воды 15 см). Дно аквариума расчерчивали тест-линиями на квадраты со стороной 12 см (всего 12 квадратов). Боковые стенки аквариума закрывали серой ширмой для исключения внешнего воздействия на поведение рыб. За 1 сут перед опытом рыб прекращали кормить. Случайно отобранную особь переносили в экспериментальный аквариум с температурой воды 24°C, которую далее терморегулируемыми нагревателями изменяли и поддерживали на требуемом уровне — 20, 25, 30 или 34°C. Регистрацию двигательной активности начинали через 24 ч акклимации рыбы. Каждый опыт (регистрация) продолжался 30 мин, в течение которых визуально подсчитывали число пересечений рыбой тест-линий. В течение дня проводили пять–шесть опытов с интервалами в 1 ч. После их окончания рыбу реакклимировали к температуре 24°C и возвращали в прежний аквариум. Повторно для опытов рыб использовали не менее чем через 2–3 нед.

Всего выполнено 85 и 60 опытов соответственно с интактными и зрительно депривированными рыбами. Для количественной оценки двигательной активности принимали, что каждое пересечение рыбой тест-линии соответствует 0.12 м пройденного пути. Рассчитывали расстояние, пройденное за 1 ч; среднее время, затрачиваемое на пересечение одной тест-линии; скорость плавания рыб, а также величину температурного коэффициента (Q_{10}) как меру температурной чувствительности параметров двигательной активности по формуле: $Q_{10} = (K_2/K_1)^{10/(t_2-t_1)}$, где K_2 и K_1 — значения двигательной активности при температуре t_2 и t_1 (Pesc et al., 2006). Статистический анализ проводили с применением непараметрического U -критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У интактных рыб двигательная активность усиливается с повышением температуры в диапазоне 20–30°C. Наиболее резкий рост двигательной активности происходит при повышении температуры от 20 до 25°C – число пересечений тест-линий становится больше в 4.1 раза (рисунок). Столь же сильно изменяются и все расчётные показатели двигательной активности – время, затрачиваемое на пересечение одной тест-линии, скорость плавания и проплываемое рыбой расстояние. Статистические различия по всем четырём показателям высоко достоверны ($p < 0.001$). Q_{10} двигательной активности для этого интервала имеет максимальное значение – 16.7. Различия двигательной активности при температуре 25 и 30°C аналогичны, но менее выражены – примерно в 1.2 раза ($p < 0.05$ для всех показателей) (табл. 1). Q_{10} двигательной активности для этого диапазона равен 1.4, для 20–30°C – 4.8. При температуре воды 34°C двигательная активность становится ниже в 1.4 раза относительно 30°C, Q_{10} снижается до 0.4.

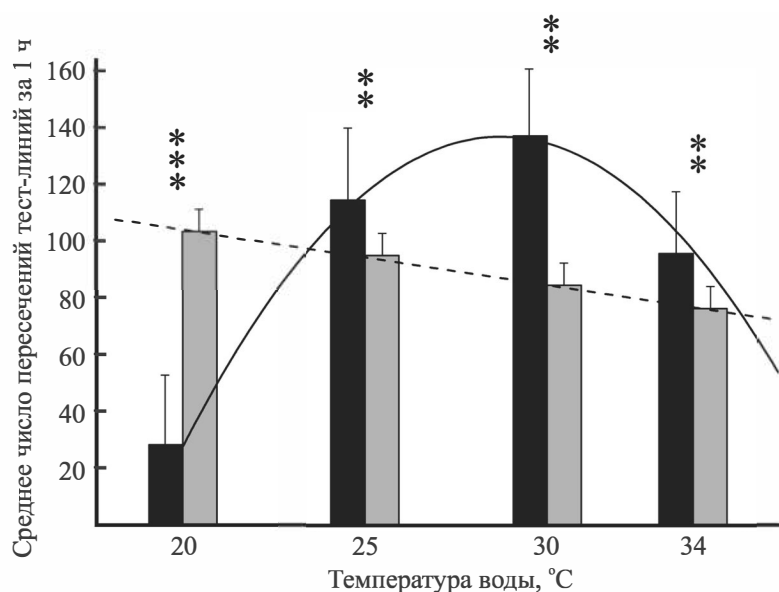
У зрительно депривированных рыб зависимость двигательной активности от температуры иная. Частота пересечений тест-линий, совершаемых зрительно депривированными рыбами при использованных значениях температуры воды, различается слабо – не более чем в 1.4 раза. Наиболее высокая частота пересечений тест-линий наблюдается при температуре 20°C,

что превышает соответствующий показатель у интактных рыб почти в 4 раза ($p < 0.001$). По мере увеличения температуры воды двигательная активность депривированных рыб медленно и равномерно снижается, и при температуре 25, 30 и 34°C частота пересечений тест-линий ниже, чем у интактных особей, соответственно в 1.2, 1.6 и 1.3 раза ($p < 0.01$) (рисунок). При повышении температуры воды у депривированных особей также последовательно и равномерно изменяются величины значений всех расчётных показателей двигательной активности – уменьшаются скорость плавания и проплываемое рыбой расстояние, возрастает время, затраченное на пересечение тест-линии ($p < 0.01$). Слабее, чем у интактных рыб, выражено также и варьирование всех показателей (табл. 2). Q_{10} двигательной активности для диапазонов 20–25, 25–30, 30–34 и 20–34°C одинаков и равен 0.8.

Интактные и зрительно депривированные рыбы перемещаются в аквариуме преимущественно по дну и лишь изредка поднимаются в толщу воды или к её поверхности. Такие подъёмы наблюдаются чаще при высоких значениях температуры воды. Плавание рыб может прерываться разными по длительности остановками на дне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Интактные рыбы. Сенегальский многопёр распространён почти по всей экваториальной Африке от Гамбии и Сенегала на западе до бас-



Зависимость двигательной активности интактного (■) и зрительно депривированного (■) сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* в тесте “открытое поле” при разной температуре воды: (Т) – ошибка средней; (—), (---) – полиномиальные линии трендов. Различия в числе пересечений тест-линий интактными и зрительно депривированными рыбами по U-критерию Манна–Уитни достоверны при p : ** < 0.01 , *** < 0.001 .

Таблица 1. Показатели ($M \pm m$) двигательной активности интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* в тесте “открытое поле” при разной температуре воды

Температура воды, °C	Расстояние, проплываемое рыбой за 1 ч, м	Время, затраченное на пересечение тест-линии, с	Скорость плавания, м/мин	Число опытов
Интактные рыбы				
20	3.4 ± 0.7	129.0 ± 37.1	0.06 ± 0.01	17
25	13.7 ± 2.4	31.5 ± 11.2	0.23 ± 0.04	18
30	16.4 ± 1.1	26.3 ± 2.1	0.27 ± 0.02	25
34	11.4 ± 0.5	37.7 ± 1.4	0.19 ± 0.01	25
Зрительно депривированные рыбы				
20	$12.4 \pm 0.7^{***}$	$34.9 \pm 2.1^{***}$	$0.21 \pm 0.01^{***}$	15
25	$11.4 \pm 0.6^*$	$38.0 \pm 2.0^{**}$	$0.19 \pm 0.01^{**}$	15
30	$10.1 \pm 0.2^{**}$	$42.7 \pm 1.0^{**}$	$0.17 \pm 0.00^{**}$	15
34	$9.1 \pm 0.2^{**}$	$47.4 \pm 0.9^{**}$	$0.15 \pm 0.00^{**}$	15

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка. Отличия от соответствующего показателя у интактных рыб по U -критерию Манна–Уитни достоверны при p : * < 0.05 , ** < 0.01 , *** < 0.001 .

Таблица 2. Коэффициент вариации числа пересечений тест-линии интактным и зрительно депривированным сенегальским многопёром *Polypterus senegalus* в тесте “открытое поле” при разной температуре воды, %

Температура воды, °C	Рыбы	
	интактные	зрительно депривированные
20	77.0	21.3
25	72.9	19.9
30	34.7	9.6
34	20.7	7.9

сейна р. Нил на востоке (Moritz, Britz, 2019). В реках и стоячих водоёмах в районах обитания вида (Верхняя Вольта) температура воды варьирует в течение года от 22 до 30°C, температура меняется и в течение суток (Pekkola, 1919; Arnoult, 1964). Сенегальский многопёр держится у дна в прибрежных участках, заросших водной растительностью и изобилующих другими укрытиями, в середине дня предпочитает подниматься вверх в хорошо прогретый слой воды и задерживаться здесь у кромки водных зарослей (Froese, Pauly, 2023). Эта особенность указывает на важную роль температурного фактора в поведении сенегальского многопёра. Результаты наших исследований подтверждают, что температура воды является важным внешним раздражителем для этого вида рыб. Впервые показано, что повышение температуры воды приводит к значительному усилению двигательной активности сенегальского многопёра. Подвижность интактных рыб возрастает особенно быстро в диапазоне температур 20–25°C, когда наблюдается наиболее высокое значение температурного коэффициента ($Q_{10} = 16.7$). С дальнейшим ро-

стом температуры двигательная активность продолжает повышаться, но медленнее ($Q_{10} = 1.4$), этот процесс завершается при температуре воды 30°C, когда показатели двигательной активности достигают максимальных значений – рыбы демонстрируют наиболее быстрое плавание. При более высокой температуре (34°C) двигательная активность снижается ($Q_{10} = 0.4$). Полученные значения двигательной активности сенегальского многопёра при разной температуре воды хорошо аппроксимируются параболической зависимостью (рисунок).

Сходная по характеру зависимость двигательной активности от температуры воды выявлена и для других видов рыб. У молоди плотвы *Rutilus rutilus* с повышением температуры воды от 7°C скорость плавания и длина пройденного пути возрастают в 2.2 раза, достигая максимальных значений при 25°C, но при более высокой температуре (28 и 31°C) эти показатели ниже (Смирнов, Смирнова, 2020). В других опытах с плотвой скорость плавания рыб в диапазоне температур от 4 до 20°C также закономерно возрастала (Linløkken et al., 2010). У молоди гуппи

Poecilia reticulata скорость плавания повышается при росте температуры от 17 до 29°C в 1.5 раза, но снижается при дальнейшем повышении температуры до 32°C (Kent, Ojanguren, 2015). Скорость плавания молоди стерляди *Acipenser ruthenus* при повышении температуры воды от 5 до 15°C становится выше в 1.7 раза и несколько снижается при её дальнейшем повышении до 25°C (Mandal et al., 2016). Положительная связь между плавательной способностью и температурой воды выявлена и у других рыб (Alsop et al., 1999; Jain, Farrell, 2003; Lee et al., 2003; Claireaux et al., 2006; Pang et al., 2011). Полагают, что повышение плавательных способностей рыб с ростом температуры может быть обусловлено снижением вязкости воды (Lutek, Standen, 2021).

Согласно имеющимся данным, температура воды, при которой двигательная активность рыб достигает максимума, соответствует температурному оптимуму жизнедеятельности вида – температурному оптимуму роста у молоди стерляди или максимальной плавательной способности молоди плотвы (Mandal et al., 2016; Смирнов, Смирнова, 2020). Поскольку сенегальский многопёр наиболее подвижен и проявляет максимальную скорость плавания при температуре 30°C, можно предположить, что это значение температуры близко или соответствует температурному оптимуму этого вида рыб. Косвенно справедливость предположения подтверждают сведения о том, что успешная инкубация икры сенегальского многопёра проходит при температуре воды 28°C (Arnoult, 1964; Bartsch et al., 1997). Однако для строгого обоснования значения температурного оптимума необходимы дополнительные исследования.

Метод “открытое поле” не позволяет получать точные значения скорости плавания, однако даёт возможность для сравнительных оценок этого параметра у рыб разных видов. Поскольку абсолютные значения скорости плавания зависят от размеров рыб, мы для такого анализа использовали показатель TL/c , который у интактного сенегальского многопёра при температуре 30°C равен 0.055. Это существенно ниже, чем у других рыб, скорость плавания которых также определена методом “открытое поле” – 1.3–1.9 TL/c у плотвы при 16–25°C, 2.1–2.2 у молоди гуппи при 23–26°C, 1.3–1.6 у молоди стерляди при 24°C и разном суточном рационе, 0.5–2.0 у нескольких видов черноморских рыб при температуре 20°C (Белокопытин, 1993; Зданович, Пушкар, 2004; Kent,

Ojanguren, 2015; Смирнов, Смирнова, 2020). Однако по результатам другого исследования скорость плавания сенегальского многопёра TL 12.8 см при 25–26°C оказалась значительно выше, чем в нашей работе – 0.837 TL/c , это может быть обусловлено использованием иного метода регистрации плавания (Hainer et al., 2023).

Депривированные рыбы. Влияние температуры воды на двигательную активность сенегальского многопёра существенным образом меняется после потери рыбами предметного зрения в результате энуклеации. В отличие от интактных зрительно депривированные особи наиболее подвижны при 20°C, т.е. при самой низкой температуре воды из использованных. С повышением температуры двигательная активность не усиливается, а монотонно снижается ($Q_{10} = 0.8$) и достигает наименьших значений при 34°C. По сравнению с интактными скорость плавания депривированных рыб характеризуется низкой вариабельностью (табл. 2), это может быть обусловлено отсутствием или ограниченным объёмом поступающей зрительной информации. Возможности зрительной рецепции у интактных многопёров слабые и соответствуют преимущественно сумеречно-ночному образу жизни этих рыб и низкой прозрачности воды в местах обитания, а также особенностям их пищевого поведения (Pfeiffer, 1968; Znotinas, Standen, 2019; Sataeva, Kasumyan, 2022). Тем не менее выявленные нами различия в двигательной активности интактных и зрительно депривированных рыб указывают на то, что зрение имеет, по-видимому, весьма важное значение в поведении многопёров. На это может указывать также, например, сложный нерестовый ритуал, характерный для сенегальского многопёра (Bartsch et al., 1997; Britz, Bartsch, 1998). Зрение может быть важным для многопёра при ориентации в пространстве, в частности при совершаемых этими рыбами в дневные часы подъёмах в верхние хорошо прогретые и более освещённые слои воды (Pekkola, 1919; Arnoult, 1964).

Зрительно депривированных рыб мы использовали для опытов спустя 3 мес. после энуклеации. Согласно существующим данным, этого времени достаточно для частичного замещения потерянных функций за счёт компенсаторного развития сенсорных систем, оставшихся неповреждёнными. Показано, что хроническая билатеральная аносмия вызывает гипертрофированное развитие вкусовой рецепции у рыб,

обладающих наружными вкусовыми почками. Спустя 1.5–2.0 мес. после полной потери обоняния у аносмированных рыб частично восстанавливаются способности реагировать на пищевые запахи и успешно находить их источник (Девигина, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). Вызывает ли энуклеация у многопёра развитие подобных процессов викарирования в других сенсорных системах, остаётся неизвестным. Различия в двигательной активности, обнаруженные нами у интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра, убедительно свидетельствуют о наличии у рыб этого вида и скорее всего у остальных *Cladistia* сложных взаимоотношений и связей между зрением и другими сенсорными системами и мозговыми функциями, имеющими отношение к контролю и регуляции двигательных реакций и перемещений рыб в пространстве. Результаты недавнего исследования, выполненного на интактных и сенсорно депривированных особях сенегальского многопёра (Hainer et al., 2023), показывают, что раздельное или совместное блокирование работы зрения и боковой линии нарушает параметры локомоции этих рыб. Авторы предполагают, что обратная связь, обеспечиваемая этими, а возможно, и другими сенсорными системами, необходима рыбам для поддержания оптимального режима плавания в меняющихся внешних условиях. Вывод о важности получения разнообразной сенсорной информации о плавании для эффективной локомоции рыб ранее был получен с помощью математических моделей (Lutek, Standen, 2021).

Аналогичные результаты ранее были получены и для *Teleostei*. Тетрагоноптерус *Psalidodon anisitsi* (= *Hemigrammus caudovittatus*) (Characidae) после зрительной депривации, совмещённой с аносмией, перемещался в термоградиентном поле в более широком диапазоне температур, чем интактные рыбы, — соответственно 23–31 и 22–26°C (Зданович, 2017). При этом сенсорно депривированные особи, в отличие от интактных, могли подолгу задерживаться в любых зонах термоградиентного поля. Сенсорно депривированные и интактные рыбы достоверно различались по средней предпочитаемой температуре — соответственно 25.7 и 22.9°C. Различалась и подвижность этих рыб — расстояние, проплываемое интактными особями тетрагоноптеруса в условиях термоградиентного поля, было в 2.6 раза больше, чем у сенсорно депривированных. Это хорошо соотносится с результатами настоящего исследо-

вания — расстояние, проплываемое за 1 ч при температурах воды, предположительно близких к избираемым (25 и 30°C), у интактного сенегальского многопёра в 1.2–1.6 больше, чем у сенсорно депривированного (табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлено, что температура воды является важным абиотическим фактором, влияющим на двигательную активность сенегальского многопёра и скорее всего всех остальных современных *Cladistia* (14 видов), несмотря на то что эти рыбы населяют тропические пресноводные водоёмы, в которых изменения температуры выражены в значительно меньшей степени, чем в водоёмах умеренной зоны. Зависимость двигательной активности от температуры воды у сенегальского многопёра и исследованных *Teleostei* сходна и носит куполообразный характер с экстремумом в точке, соответствующей, по-видимому, значению температурного оптимума для изученных видов рыб. Хроническая зрительная депривация (лишение рыб предметного зрения) изменяет влияние температуры воды на двигательную активность сенегальского многопёра. Это указывает на то, что функциональная взаимосвязь между зрительной рецепцией и двигательной активностью является свойством, присущим не только эволюционно продвинутым *Teleostei*, но и более древним *Cladistia*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Е.А. Марусову (МГУ), выполнившему энуклеацию рыб и высказавшему ценные замечания по тексту статьи, и А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в содержании рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена в рамках научных проектов государственного задания МГУ № 121032300100-5 и 121032300102-9 в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белокопытин Ю.С. 1993. Энергетический обмен и двигательная активность морских рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 55 с.
- Девигина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие хемосенсорных систем и пищевое поведение рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 4. С. 327–395.

- Зданович В.В. 2017. Поведение и двигательная активность интактного и сенсорно депривированного тетрагоноптеруса *Hemigramus caudovittatus* в термоградиентном поле // Тез. докл. VI Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 57.
- Зданович В.В., Пушкарёв В.Я. 2004. Влияние потребления пищи на интенсивность дыхания и двигательную активность молоди стерляди *Acipenser ruthenus* // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 567–569.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2007. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // Там же. Т. 47. № 5. С. 684–693.
- Касумян А.О., Павлов Д.С. 2018. Стайное поведение рыб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 273 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2020. Влияние температуры на двигательную активность и плавательную способность молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 219–228. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020228>
- Alsop D.H., Kieffer J.D., Wood C.M. 1999. The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 72. № 4. P. 474–483. <https://doi.org/10.1086/316686>
- Andrzejaczek S., Gleiss A.C., Pattiaratchi C.B., Meekan M.G. 2019. Patterns and drivers of vertical movements of the large fishes of the epipelagic // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 29. № 2. P. 335–354. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09555-1>
- Arnoult J. 1964. Comportement et reproduction en captivité de *Polypterus senegalus* Cuvier // *Acta Zool.* V. 46. № 3. P. 191–199. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1964.tb00719.x>
- Bartsch P., Gemballa S., Piotrowski T. 1997. The embryonic and larval development of *Polypterus senegalus* Cuvier, 1829: its staging with reference to external and skeletal features, behaviour and locomotory habits // *Ibid.* V. 78. № 4. P. 309–328. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1997.tb01014.x>
- Beamish F.W.H. 1978. Swimming capacity // *Fish Physiol.* V. 7. P. 101–187. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60164-8](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60164-8)
- Braithwaite V.A. 1998. Spatial memory, landmark use and orientation in fish // *Spatial representations in animals*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 86–102.
- Britz R., Bartsch P. 1998. On the reproduction and early development of *Erpetichthys calabaricus*, *Polypterus senegalus*, and *Polypterus ornatipinnis* (Actinopterygii: Polypteridae) // *Ichthyol. Explor. Freshw.* V. 9. № 4. P. 325–334.
- Childs A.-R., Cowley P.D., Næsje T.F. et al. 2008. Do environmental factors influence the movement of estuarine fish? A case study using acoustic telemetry // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 78. № 1. P. 227–236. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.12.003>
- Claireaux G., Couturier C., Groison A.-L. 2006. Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) // *J. Exp. Biol.* V. 209. P. 3420–3428. <https://doi.org/10.1242/jeb.02346>
- Cooke S.J., Bergman J.N., Twardek W.M. et al. 2022. The movement ecology of fishes // *J. Fish Biol.* V. 101. № 4. P. 756–779. <https://doi.org/10.1111/jfb.15153>
- Edeline E., Dufour S., Elie P. 2009. Proximate and ultimate control of eel continental dispersal // *Spawning migration of the European eel*. Dordrecht: Springer. P. 433–461. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9095-0_18
- Forsythe P.S., Scribner K.T., Crossman J.A. et al. 2012. Environmental and lunar cues are predictive of the timing of river entry and spawning-site arrival in lake sturgeon *Acipenser fulvescens* // *J. Fish Biol.* V. 81. № 1. P. 35–53. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03308.x>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2023).
- García-Vega A., Ruiz-Legazpi J., Fuentes-Pérez J.F. et al. 2023. Effect of thermo-velocity barriers on fish: influence of water temperature, flow velocity and body size on the volitional swimming capacity of northern straight-mouth nase (*Pseudochondrostoma duriense*) // *J. Fish Biol.* V. 102. № 3. P. 689–706. <https://doi.org/10.1111/jfb.15310>
- Gonia T.M., Keefer M.L., Bjornn T.C. et al. 2006. Behavioral thermoregulation and slowed migration by adult fall chinook salmon in response to high Columbia River water temperatures // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 135. № 2. P. 408–419. <https://doi.org/10.1577/T04-113.1>
- Hainer J., Lutek K., Maki H., Standen E.M. 2023. Sensorimotor control of swimming *Polypterus senegalus* is preserved during sensory deprivation conditions across altered environments // *J. Exp. Biol.* V. 226. № 9. Article jeb245192. <https://doi.org/10.1242/jeb.245192>
- Heuer R.M., Stieglitz J.D., Pasparakis C. et al. 2021. The effects of temperature acclimation on swimming performance in the pelagic mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) // *Front. Mar. Sci.* V. 8. Article 654276. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.654276>
- Holyoak M., Casagrandi R., Nathan R. et al. 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology // *PNAS.* V. 105. № 49. P. 19060–19065. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800483105>
- Jain K.E., Farrell A.P. 2003. Influence of seasonal temperature on the repeat swimming performance of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // *J. Exp. Biol.* V. 206. № 20. P. 3569–3579. <https://doi.org/10.1242/jeb.00588>

- Kent M., Ojanguren A.F. 2015. The effect of water temperature on routine swimming behaviour of new born guppies (*Poecilia reticulata*) // Biol. Open. V. 4. № 4. P. 547–552.
<https://doi.org/10.1242/bio.20149829>
- Lee C.G., Farrell A.P., Lotto A. et al. 2003. The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks // J. Exp. Biol. V. 206. № 18. P. 3239–3251.
<https://doi.org/10.1242/jeb.00547>
- Linløkken A.N., Bergman E., Greenberg L. 2010. Effect of temperature and roach *Rutilus rutilus* group size on swimming speed and prey capture rate of perch *Perca fluviatilis* and *R. rutilus* // J. Fish Biol. V. 76. № 4. P. 900–912.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02545.x>
- Lutek K., Standen E.M. 2021. Increasing viscosity helps explain locomotor control in swimming *Polypterus senegalus* // Integr. Org. Biol. V. 3. № 1. Article obab024.
<https://doi.org/10.1093/iob/obab024>
- Mandal P., Cai L., Tu Z. et al. 2016. Effects of acute temperature change on the metabolism and swimming ability of juvenile sterlet sturgeon (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus 1758) // J. Appl. Ichthyol. V. 32. № 2. P. 267–271.
<https://doi.org/10.1111/jai.13033>
- Mazeroll A.I., Montgomery W.L. 1998. Daily migrations of a coral reef fish in the Red Sea (Gulf of Aqaba, Israel): initiation and orientation // Copeia. V. 1998. № 4. P. 893–905.
<https://doi.org/10.2307/1447336>
- Moritz T., Britz R. 2019. Revision of the extant Polypteridae (Actinopterygii: Cladistia) // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 29. № 2. P. 97–192.
<https://doi.org/10.23788/IEF-1094>
- Nakayama D., Doering-Arjes P., Linzmaier S. et al. 2018. Fine-scale movement ecology of a freshwater top predator, Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), in response to the abiotic environment over the course of a year // Ecol. Freshw. Fish. V. 27. № 3. P. 798–812.
<https://doi.org/10.1111/eff.12393>
- New J.G., Fewkes L.A., Khan A.N. 2001. Strike feeding behavior in the muskellunge, *Esox masquinongy*: contributions of the lateral line and visual sensory systems // J. Exp. Biol. V. 204. № 6. P. 1207–1221.
<https://doi.org/10.1242/jeb.204.6.1207>
- Odling-Smee L., Braithwaite V. 2003. The influence of habitat stability on landmark use during spatial learning in three-spine stickleback // Anim. Behav. V. 65. № 4. P. 701–707.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2082>
- Pang X., Cao Z.-D., Fu S.-J. 2011. The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*) // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 159. № 3. P. 253–260.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.03.013>
- Peck M.A., Buckley L.J., Bengtson D.A. 2006. Effects of temperature and body size on the swimming speed of larval and juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): implications for individual-based modelling // Environ. Biol. Fish. V. 75. № 4. P. 419–429.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-0031-3>
- Pekkola W. 1919. Notes on the habits, breeding and food of some White Nile fish // Sudan Notes Rec. V. 2. № 2. P. 112–121.
<https://www.jstor.org/stable/41715836>
- Pfeiffer W. 1968. Retina und Retinomotorik der Dipnoi und Brachiopterygii // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. V. 89. № 1. P. 62–72.
<https://doi.org/10.1007/BF00332652>
- Reese E.S. 1989. Orientation behaviour of butterflyfishes (family Chaetodontidae) on coral reefs: spatial learning of route specific landmarks and cognitive maps // Environ. Biol. Fish. V. 25. № 1–3. P. 79–86.
<https://doi.org/10.1007/BF00002202>
- Reynolds W.W. 1977. Temperature as a proximate factor in orientation behavior // J. Fish. Res. Board Can. V. 34. № 5. P. 734–739.
<https://doi.org/10.1139/f77-114>
- Sataeva V.V., Kasumyan A.O. 2022. Orosensory preferences and feeding behavior of Cladistia: a comparison of gray bichir *Polypterus senegalus* and saddle bichir *P. endlicherii* (Polypteridae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1501–1520.
<https://doi.org/10.1134/S003294522204021X>
- Schlaff A.M., Heupel M.R., Simpfendorfer C.A. 2014. Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use: a review // Rev. Fish Biol. Fish. V. 24. № 4. P. 1089–1103.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9364-8>
- Smith R.J.F. 1985. The control of fish migration. Heidelberg: Springer-Verlag, 243 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-82348-0>
- Standen E.M., Hinch S.G., Rand P.S. 2004. Influence of river speed on path selection by migrating adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 6. P. 905–912.
<https://doi.org/10.1139/f04-035>
- Welsch S.A., Liller H.L. 2013. Environmental correlates of upstream migration of yellow-phase American eels in the Potomac River drainage // Trans. Am. Fish. Soc. V. 142. № 2. P. 483–491.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2012.754788>
- Znotinas K.R., Standen E.M. 2019. Aerial and aquatic visual acuity of the grey bichir *Polypterus senegalus*, as estimated by optokinetic response // J. Fish Biol. V. 95. № 1. P. 263–273.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13724>

LOCOMOTOR ACTIVITY OF THE INTACT AND VISUALLY DEPRIVED SENEGAL BICHIR *POLYPTERUS SENEGALUS* (CLADISTIA) AT DIFFERENT WATER TEMPERATURES

A. O. Kasumyan¹, V. V. Zdanovich¹, *, and V. V. Sataeva¹

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

**E-mail: zdanovich@mail.ru*

For the first time, the locomotor activity of the intact and visually deprived Senegal bichir *Polypterus senegalus* was assessed at different water temperatures (20, 25, 30 and 34°C). Using the open field method, it was shown that in intact fish, with increasing temperature, locomotor activity increases (most rapidly in the range of 20–25°C) and reaches a maximum at a temperature of 30°C, which can be close to the temperature optimum (or correspond to it) for the Senegal bichir. In visually deprived fish, locomotor activity is maximum at 20°C and decreases monotonically with increasing temperature; all indicators of locomotor activity (frequency of crossing test lines; time spent for the test line crossing; distance covered by the fish, swimming speed) vary in visually deprived fish weaker than in intact ones. The discovered differences in the behavior of intact and visually deprived fish indicate the presence of a functional relationship between vision and locomotor activity in evolutionarily ancient Cladistia.

Keywords: Senegal bichir *Polypterus senegalus*, Cladistia, water temperature, locomotor activity, visual deprivation.