

УДК 597.421.591.523

ТЕРМОИЗБИРАНИЕ У СИМПАТРИЧЕСКИХ МНОГОПЁРОВ: СЕНЕГАЛЬСКОГО *POLYPTERUS SENEGALUS* И ЭНДЛИХЕРА *P. ENDLICHERII* (POLYPTERIDAE)

© 2024 г. В. В. Зданович¹, *, В. В. Сатаева¹, А. О. Касумян¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2023 г.

После доработки 23.01.2023 г.

Принята к публикации 01.02.2024 г.

Впервые для Cladistia показано, что сенегальский многопёр *Polypterus senegalus* и многопёр Эндлихера *P. endlicherii* проявляют термопреферендное поведение, характеристики которого у них различаются. В термоградиентном поле для сенегальского многопёра по сравнению с многопёром Эндлихера характерны меньшая двигательная активность, более узкий диапазон предпочитаемых температур, сдвинутый в область высоких значений (32–35 против 22–34°C), а также относительно высокая средняя избираемая температура (33.9 против 29.1°C), взвешенная по времени пребывания рыб в разных температурных зонах. Выявленные различия термопреферендного поведения могут быть обусловлены предпочтением разных биотопов исследованными видами, ареалы которых значительно перекрываются.

Ключевые слова: сенегальский многопёр *Polypterus senegalus*, многопёр Эндлихера *Polypterus endlicherii*, термопреферендное поведение, избираемая температура, экологическая ниша, симпатрические виды.

DOI: 10.31857/S0042875224060108 EDN: QRWKJD

Естественные водоёмы гетерогенны по абиотическим условиям, в том числе и по температуре воды. В них происходят сезонные и суточные изменения температуры, возникают горизонтальные и вертикальные температурные градиенты, для разных локальностей характерны свои особенности (Литвинов, 1985; Lowney, 2000; Caissie, 2006). В гетеротермных условиях рыбы проявляют термопреферендное поведение, выражающееся в выборе оптимальных температурных зон, в которых физиологические процессы у рыб протекают с максимальной эффективностью (Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Зданович, 1999; Голованов, 2013; Armstrong et al., 2013). К настоящему времени избираемые температуры и термопреферендное поведение исследованы у более чем 300 видов рыб из свыше 70 семейств, относящихся в основном к костистым рыбам (Teleostei) и хрящевым ганоидам (Chondrostei) (Coutant, 1977; Голованов, 2013). Избираемые температуры у разных видов различаются и обусловлены условиями обитания, образом жизни рыб и возмож-

но их филогенией (Голованов, 2013). Термопреферендное поведение у многопёров (Cladistia), насчитывающих 14 видов и являющихся эволюционно наиболее древними представителями среди ныне существующих лучепёрых рыб (Actinopterygii), остаётся неизученным.

Сенегальский многопёр *Polypterus senegalus* и многопёр Эндлихера *P. endlicherii* – пресноводные рыбы, населяющие непроточные или слабопроточные водоёмы с обильной водной растительностью почти по всей экваториальной Африке (Lévêque, 1997). Ареалы этих видов широко перекрываются, поэтому они часто встречаются в одних и тех же водоёмах, но предпочитают в них разные биотопы (Moritz, Lalèye, 2018). Так, в оз. Чад сенегальский многопёр встречается в прибрежье у дна среди зарослей водных растений и других укрытий, тогда как многопёр Эндлихера более обычен на удалении от берега (Raji et al., 2004). В середине дня сенегальский многопёр может подниматься в более прогретые слои воды и задерживаться здесь у кромки

водных зарослей (Froese, Pauly, 2023). Эта особенность указывает на важное значение температурного фактора в поведении вида.

В неглубоких тропических водоёмах, даже несмотря на близость к экватору, наблюдаются отчётливые суточные колебания температуры воды. Различия температуры поверхностного слоя воды поздним вечером и ранним утром в таких водоёмах могут составлять 7–15 и даже 20°C (Paaijmans et al., 2008; Žák et al., 2018). Суточная температурная стратификация наблюдается в водоёмах глубиной в несколько метров. Например, в оз. Чад вертикальный температурный градиент может составлять 10°C в пределах глубины 2.4 м (Lévêque, 1997). Для экваториальных водоёмов характерны и сезонные колебания температуры. В водохранилищах северной части Ганы наибольшая температура поверхностного слоя воды (32°C) отмечается в октябре–декабре, наименьшая (26.3°C) – в ноябре–феврале (Quarcoome et al., 2008). Среднегодовая температура в реках юго-восточной части Нигерии составляет $30.3 \pm 3.3^\circ\text{C}$ (Nwonumara, Okogwu, 2021). Температурная гетерогенность в водоёмах, населённых многопёрами, предполагает наличие у последних, как и у других обитающих в таких условиях рыб, способности к термоизбиранию – важной поведенческой и физиологической адаптации.

Цель нашей статьи – выявить избираемые температуры и исследовать поведение в термоградиентном поле у симпатрических сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенегальский многопёр (5 экз., масса 5.2–6.9 г) и многопёр Эндлихера (5 экз., масса 7.2–13.9 г) приобретены в зоомагазине “Аквариум” (Москва). До начала экспериментов рыб содержали раздельно по видам в аквариумах объёмом 100–150 л при ежедневном кормлении до насыщения живыми личинками хирономид. Искусственного освещения не было, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Температуру поддерживали терморегуляторами AquaEL (Польша) на уровне $24.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Принудительная аэрация обеспечивала полное насыщение воды кислородом.

Наблюдения за термопреферендным поведением многопёров проводили визуально в термоградиентной установке, в которой создавали горизонтальный температурный градиент от 20

до 35°C. Установка представляла собой лоток из оргстекла ($1.50 \times 0.12 \times 0.15$ м), разделённый на 12 отсеков полуперегородками, не препятствующими свободному перемещению рыб вдоль лотка. Градиент температуры в лотке создавали регулируемым подогревом и охлаждением воды в противоположных концах лотка нагревателем Juwel (Германия) и холодильником для аквариумов Hailea (Китай). Величина градиента составляла 0.1°C/см. Для контроля температуры воды в каждом отсеке устанавливали термометр с точностью измерения 0.1°C. Чтобы исключить возникновение вертикальной температурной стратификации, в отсеки помещали керамические распылители воздуха, подсоединённые к микрокомпрессорам (Зданович, 1999).

Для проведения опыта в термоградиентную установку в отсек с температурой 24°C помещали одного многопёра. Опыт продолжался 48 ч. Рыб в термоградиентной установке не кормили. Всего было проведено три серии наблюдений в светлое время суток. В первой исследовали термопреферендное поведение сенегальского многопёра сеансами длительностью по 15–20 мин через 0.25, 0.5, 1, 2, 3, 4, 24 и 48 ч после начала опыта. В течение сеанса каждую секунду отмечали, в каком отсеке лотка находится рыба, при этом за переход в соседний отсек считали пересечение головой рыбы границы между отсеками. В результате получали цифровую этограмму перемещений опытной особи. После завершения опыта многопёров возвращали в дополнительный аквариум с температурой воды $24.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. С многопёром Эндлихера провели две серии наблюдений (с перерывом для опытных особей в 2–3 нед.) сеансами через 0.5, 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 24 и 48 ч после начала опыта. Результаты наблюдений через 8 и 10 ч после начала опыта почти не отличались от предыдущих (через 6 ч), поэтому они в итоговых таблицах и на рисунках не представлены. В общей сложности выполнено 38 и 94 наблюдения за поведением соответственно сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера в установке.

По цифровым этограммам рассчитывали несколько параметров поведения рыб в термоградиентном пространстве: границы и ширину термопреферендного диапазона (разница между крайними по температуре воды отсеками, в которые заходила рыба), число посещений рыбами отсеков, продолжительность непрерывного пребывания рыбы в отсеке, число и параметры векторов перемещений особи из одного отсека в

другой. Приняли, что эти векторы параллельны продольной оси установки и могут быть только двух направлений: к зоне высоких или низких температур. Длину одного вектора считали равной расстоянию от середины длины начального сектора до середины длины конечного сектора. И в начальном, и в конечном секторах рыбы изменяют направление перемещения на противоположное. Путь особи при её однократном перемещении принимали равным длине вектора (D) и вычисляли по формуле: $D = D_n/2 + \sum D_p + D_k/2$, где D_n , D_p и D_k — длина соответственно начального, промежуточных и конечного секторов, по которым проходил вектор перемещения рыбы. Длина одного сектора 12.5 см, число промежуточных секторов может быть от 0 до 10. Продолжительность одного перемещения (T) рассчитывали по формуле: $T = T_n/2 + \sum T_p + T_k/2$, где T_n , T_p и T_k — длительность пребывания рыб соответственно в начальном, промежуточных и конечном секторах, по которым проходил вектор перемещения особи. Температурный сдвиг при одном перемещении равен абсолютному значению разности температур воды в начальном и конечном секторах. Скорость изменения температуры при однократном перемещении определяли как частное от деления величины температурного сдвига на длительность перемещения. По сумме длин и длительностей перемещений за сеанс рассчитывали длину пути, проплавляемого рыбой за один час. Кроме того, определяли среднюю избираемую температуру, взвешенную по времени пребывания рыб в отсеке: $t_{pref} = \sum(k_i t_i) / \sum k_i$, где i — номер отсека, k_i — суммарное время пребывания всех исследованных особей в i -том отсеке, c ; t_i — температура в i -том отсеке, °C (Константинов, Зданович, 1993).

Результаты рассчитывали по совокупности исходных данных, полученных для всех опытных рыб одного вида. Статистический анализ выполняли с применением непараметрического U -критерия Манна—Уитни и t -критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

После помещения в термоградиентную установку многопёры обоих видов первые несколько минут оставались неподвижными, но затем начинали перемещаться вдоль всего лотка. Термопреферендный диапазон у сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера в первые полчаса был максимально широким — 20–35°C (рис. 1, 2). В последующие часы сенегальский много-

пёр перемещался в основном в зоне температур, близких к t_{pref} , а диапазон у многопёра Эндлихера сократился незначительно. Особенности поведения и характеристики термопреферендума у сравниваемых видов существенно различались.

У сенегальского многопёра нижняя граница термопреферендного диапазона в первые 2 ч повышалась до 28°C, тогда как верхняя граница практически не изменялась, оставаясь на уровне 34–35°C. Через 3–4 ч термопреферендный диапазон был ограничен 32–35°C и в дальнейшем не изменялся. Вариационные ряды, построенные для частоты посещений отсеков установки и для длительности пребывания рыб в них, сходны на протяжении всего периода наблюдений, т.е. наибольшей частоте посещений того или иного отсека соответствовала максимальная суммарная длительность нахождения в нём сенегальского многопёра (рис. 1).

У многопёра Эндлихера термопреферендный диапазон был значительно шире, чем у сенегальского, он охватывал почти все имеющиеся в термоградиентном лотке температурные зоны (отсеки) и оставался широким на протяжении всего опыта (рис. 2). В первые два часа термопреферендный диапазон лежал в пределах 20–33°C, в последующие 3–6 ч варьировал от 23–34 до 20–34°C, на протяжении вторых суток опыта составлял 22–34°C. Длительность нахождения многопёра Эндлихера в отсеках термоградиентного лотка варьировала значительно сильнее, чем частота встречаемости рыб в разных температурных зонах. Таким образом, поведение многопёра Эндлихера проявлялось в более частых посещениях зон с разной температурой, чем в более длительном нахождении в них.

В термоградиенте у рыб также изменялись и другие характеристики поведения. У сенегальского многопёра эти изменения происходили наиболее резко в первые 2 ч опыта, а начиная с 3-го ч показатели поведения относительно стабилизировались и их варьирование становилось незначительным. Так, среднее число перемещений к 3-му ч опыта снижалось в 7.9 раза по сравнению с тем, что наблюдалось после первых 30 мин эксперимента; средняя длина перемещений уменьшалась в 2.3 раза, а их продолжительность возрастала в 7.2 раза; температурный сдвиг и проплавляемый рыбами путь уменьшались соответственно в 2.2 и в 16.7 раза. Средняя избираемая температура увеличилась на 2.3°C (табл. 1).

У многопёра Эндлихера не выявлено закономерности изменения характеристик термопре-

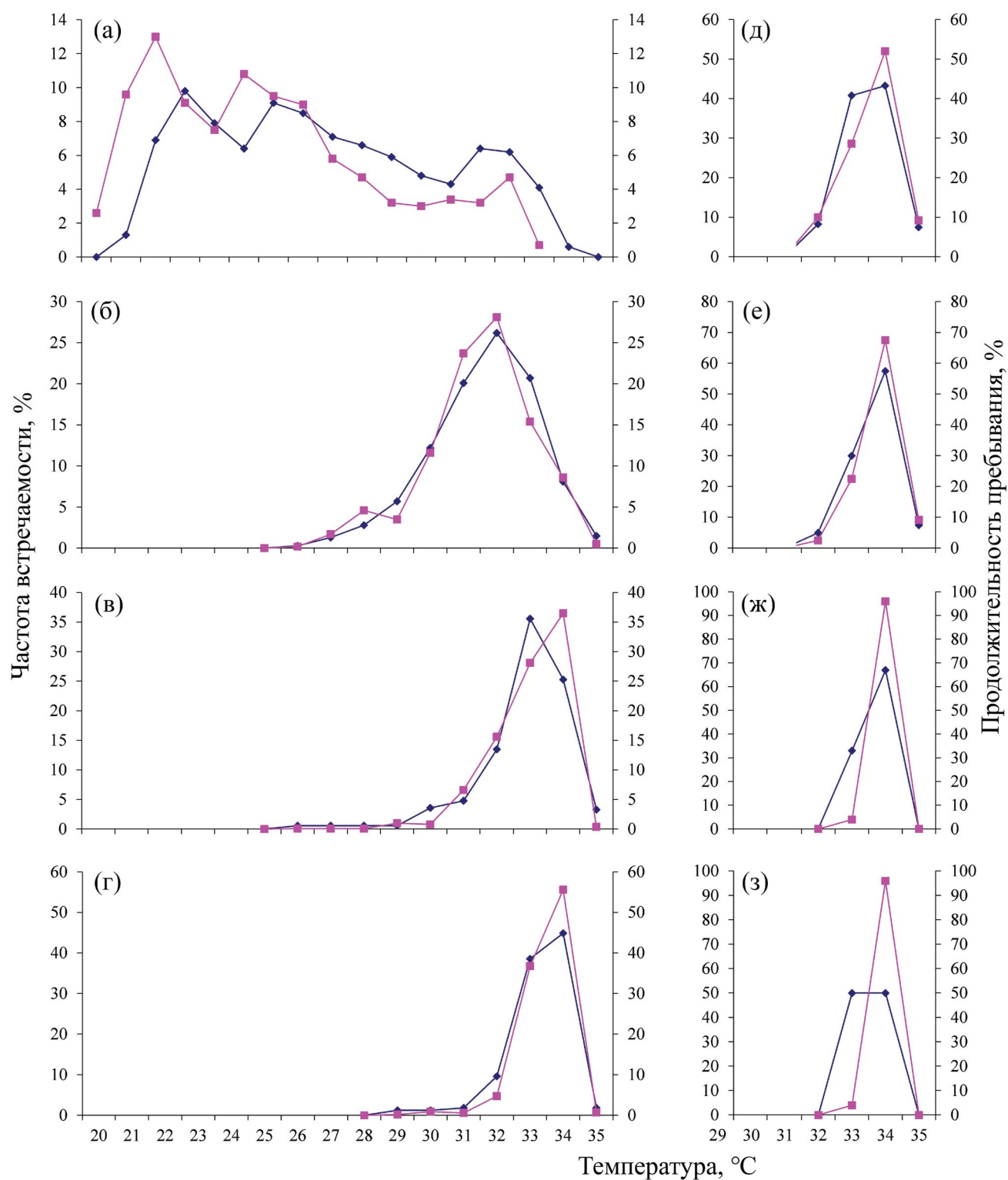


Рис. 1. Частота встречаемости (—◆—) и продолжительность пребывания (—■—) сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* в температурных зонах термоградиентного поля через разные промежутки времени после начала опыта, ч: а – 0.25, б – 0.5, в – 1, г – 2, д – 3, е – 4, ж – 24, з – 48.

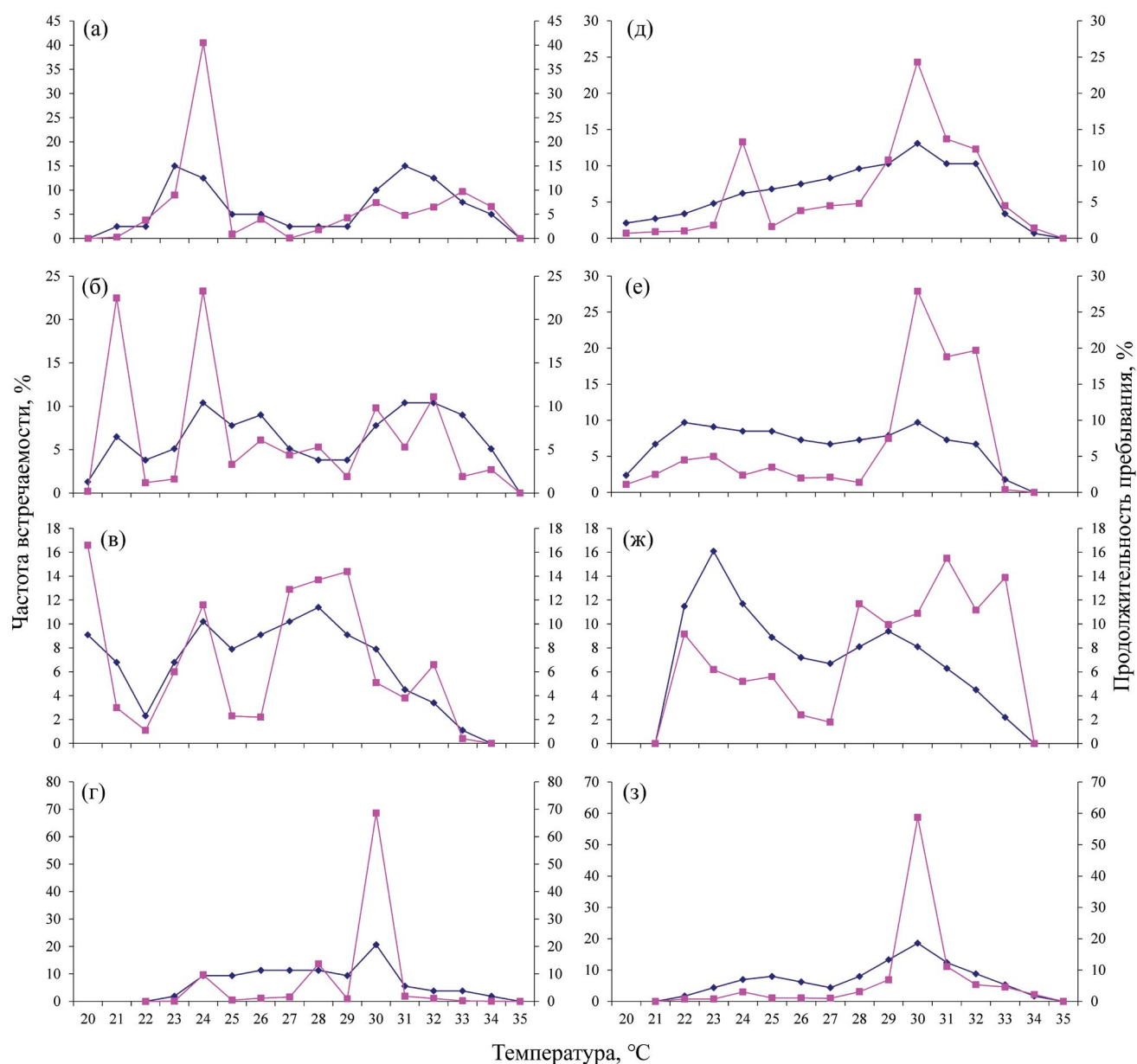


Рис. 2. Частота встречаемости и продолжительность пребывания многопёра Эндлихера *Polypterus endlicherii* в температурных зонах термоградиентного поля через разные промежутки времени после начала опыта, ч: а – 0.5, б – 1, в – 2, г – 3, д – 4, е – 6, ж – 24, з – 48. Обозначения см. на рис. 1.

ферентного поведения и они не стабилизировались. Среднее число перемещений к 3 ч опыта снижалось в 6.3 раза относительно первых 30 мин эксперимента, но затем вновь возрастало почти до начального уровня. Средняя длина и продолжительность перемещений уменьшались соответственно в 1.5 и в 1.4 раза, но к концу эксперимента превышали исходный уровень в 1.3 и 1.6 раза. Температурный сдвиг уменьшался к 3 ч в 1.3 раза, но резко увеличивался к 6 ч и затем вновь начинал снижаться. Проплываемый рыбами путь к 3 ч опыта сокращался в 2.6 раза,

однако в середине опыта в 1.3 раза увеличивался по сравнению начальным уровнем, но к концу опыта опять уменьшался и был ниже начального уровня в 1.2 раза. Динамика средней избираемой температуры была сходной с наблюдавшейся у сенегальского многопёра – к 3 ч она повышалась на 2.4°C, в дальнейшем её изменения становились менее заметными (табл. 2).

На протяжении вторых суток опыта показатели термопреферентного поведения и двигательной активности у сравниваемых видов многопёров значительно различались. Число пе-

Таблица 1. Некоторые характеристики ($M \pm m$) термопреферендного поведения сенегальского многопёра *Polypterus senegalus*

Показатель	Время от начала опыта, ч							
	0.25	0.5	1	2	3	4	24	48
Число перемещений за 1 ч	67.3 ± 18.6*	51.4 ± 15.0*	38.1 ± 7.4**	10.6 ± 1.9	6.5 ± 1.5	5.0 ± 1.0	5.0 ± 0.9	6.0 ± 0.8
Дальность перемещения, м	0.345 ± 0.03*	0.346 ± 0.05*	0.255 ± 0.04	0.212 ± 0.05	0.152 ± 0.002	0.162 ± 0.01	0.141 ± 0.01	0.150 ± 0.01
Длительность перемещения, с	90.3 ± 28.5**	110.6 ± 36.9*	111.3 ± 20.8*	360.4 ± 50.0	800.0 ± 333.4	895.0 ± 301.7	750.0 ± 202.0	675.0 ± 75.0
Путь, проплываемый рыбами за 1 ч, м	23.6 ± 7.7*	16.7 ± 4.4*	10.7 ± 4.2**	2.4 ± 0.8	1.0 ± 0.2	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.1	0.9 ± 0.1
Граница термопреферендного диапазона, °C:								
— нижняя	21.5 ± 0.7**	28.6 ± 0.7*	30.7 ± 1.0	31.2 ± 1.0	32.5 ± 0.3	32.7 ± 0.5	33.0 ± 0.5	33.1 ± 0.5
— верхняя	33.7 ± 0.4	34.0 ± 0.3	34.1 ± 0.3	34.2 ± 0.2	34.0 ± 0.1	34.2 ± 0.2	34.3 ± 0.2	34.3 ± 0.2
Ширина преферендного диапазона, °C	12.1 ± 0.8***	5.4 ± 0.8*	3.5 ± 1.1	3.0 ± 1.2	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	1.3 ± 0.1	1.2 ± 0.1
Температурный сдвиг при перемещении, °C	3.1 ± 0.4*	3.1 ± 0.6*	2.4 ± 0.5	2.0 ± 0.6	1.4 ± 0.05	1.4 ± 0.05	1.3 ± 0.05	1.3 ± 0.05
Скорость изменения температуры при перемещении, °C/с	0.057 ± 0.019*	0.039 ± 0.01*	0.026 ± 0.01	0.006 ± 0.002	0.002 ± 0.0006	0.002 ± 0.0004	0.002 ± 0.0003	0.002 ± 0.0003
Избираемая температура, °C	26.0 ± 0.8***	31.4 ± 0.4**	32.8 ± 0.3*	33.5 ± 0.1	33.7 ± 0.1	33.8 ± 0.1	33.9 ± 0.1	33.9 ± 0.1

Примечание. Значение показателя отличается от соответствующего через 4 ч от начала опыта по критерию Стьюдента при p : * <0.05, ** <0.01, *** <0.001. Здесь и в табл. 2: $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка.

Таблица 2. Некоторые характеристики ($M \pm m$) термопреферендного поведения многопёра Эндлихера *Polypterus endlicherii*

Показатель	Время с начала опыта, ч							
	0.5	1	2	3	4	6	24	48
Число перемещений за 1 ч	31.4 ± 12.1	26.2 ± 8.0	14.5 ± 9.1	5.0 ± 4.0	10.3 ± 3.7	13.3 ± 4.1	29.5 ± 6.6	21.4 ± 8.5
Дальность перемещения, м	0.18 ± 0.05	0.14 ± 0.04	0.27 ± 0.1	0.12 ± 0.08	0.26 ± 0.08	0.29 ± 0.09	0.23 ± 0.05	0.23 ± 0.06
Длительность перемещения, с	81.8 ± 29.2	67.0 ± 19.0	192.1 ± 82.5	57.6 ± 46.4	155.7 ± 49.7	117.2 ± 42.0	74.2 ± 16.9	129.0 ± 40.9
Путь, проплываемый рыбами за 1 ч, м	6.9 ± 2.3	5.9 ± 1.8	3.7 ± 1.4	2.7 ± 2.1	4.1 ± 1.4	5.6 ± 1.5	8.7 ± 1.7	5.6 ± 1.5
Граница термопреферендного диапазона, °C:								
— нижняя	23.8 ± 1.4	24.4 ± 1.1	22.6 ± 0.9	26.8 ± 0.9	24.0 ± 1.2	24.2 ± 1.5	24.7 ± 1.1	25.6 ± 1.1
— верхняя	26.7 ± 1.6*	27.0 ± 1.5	27.1 ± 1.5	29.5 ± 0.8	31.2 ± 1.1	31.8 ± 0.3	31.1 ± 0.5	31.7 ± 0.4
Ширина преферендного диапазона, °C	2.8 ± 1.1	2.9 ± 0.9*	4.4 ± 1.4	2.7 ± 1.1*	7.2 ± 1.9	7.5 ± 1.7	6.4 ± 1.1	6.1 ± 1.3
Температурный сдвиг при перемещении, °C	1.4 ± 0.4	1.1 ± 0.3	2.3 ± 0.8	1.1 ± 0.7	2.6 ± 0.8	2.9 ± 1.0	1.8 ± 0.3	1.8 ± 0.4
Скорость изменения температуры при перемещении, °C/с	0.014 ± 0.004	0.013 ± 0.004	0.009 ± 0.003	0.007 ± 0.005	0.011 ± 0.003	0.015 ± 0.004	0.018 ± 0.003	0.012 ± 0.003
Избираемая температура, °C	26.5 ± 1.7	25.7 ± 1.2	25.2 ± 1.1*	28.9 ± 0.7	28.8 ± 0.7	29.0 ± 0.6	28.3 ± 0.8	29.9 ± 0.3

Примечание. *Значение показателя отличается от соответствующего через 4 ч от начала опыта по критерию Манна–Уитни ($p < 0.05$).

ремещений, совершаемых за час сенегальским многопёром и многопёром Эндлихера, в среднем составляли соответственно 5.5 и 25.4 ($p < 0.05$), а средний путь, проплываемый рыбами за час, — 0.8 и 7.1 м ($p < 0.001$). Ширина преферендного диапазона у сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера была равна соответственно 1.2 и 6.2°C ($p < 0.001$), а средняя скорость изменения температуры при перемещении составляла 0.02 и 0.015°C/с ($p < 0.001$). Средняя избираемая температура у сенегальского многопёра составила 33.9°C, а у многопёра Эндлихера — 29.1°C ($p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования свидетельствуют о наличии термопреферендного поведения у сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера, а также о существенных различиях между этими симпатрическими видами в проявлении термопреферендума. Сенегальскому многопёру присущи низкая двигательная активность, узкий диапазон предпочитаемых температур, сдвинутый в область наибольших значений (рис. 1), и, соответственно, относительно высокий уровень средней избираемой температуры (табл. 1). Многопёр Эндлихера, напротив, характеризуется большей двигательной активностью, более низкой средней избираемой температурой и большим диапазоном предпочитаемых температур, который сдвинут в сторону более низких значений (табл. 2, рис. 2). Наблюдаемые различия показателей термопреферендного поведения могут быть связаны с предпочтением сравниваемыми видами многопёров разных биотопов в населённых ими водоёмах (Moritz, Lalèyè, 2018).

Сенегальский многопёр чаще встречается на мелководных, заросших растительностью прибрежных участках озёр, рек и болот, которые значительно прогреваются в течение дня. Он ведёт малоподвижный образ жизни, в ряде случаев переходит с питания рыбой, водными личинками насекомых и другими гидробионтами на преимущественное использование в пищу имаго насекомых (Raji et al., 2004; Ayoade, Akpronine, 2016; Ayoade et al., 2018). Многопёр Эндлихера держится в водоёмах на большем расстоянии от берега, в открытых и более глубоких участках, где вертикальная температурная стратификация выражена сильнее. В рационе многопёра Эндлихера отмечают преобладание мелкой рыбы (Lévêque, 1997; Raji et al., 2004).

Несмотря на различия, выбираемые сенегальским многопёром и многопёром Эндлихера диапазоны температур сходны с термопреферендными диапазонами других видов рыб, населяющих биотопы с похожими температурными условиями. Так, перемещения мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* в термоградиентном поле ограничены диапазоном 15–37°C, а предпочитаемая температура равна 32.2°C (Stauffer, 1986; Boltz et al., 1987). Предпочитаемый температурный диапазон у нильской тиляпии *O. niloticus* составляет 31.0–32.0°C (Beamish, 1970; Nivellet et al., 2019). У чернохвостой тиляпии *Sarotherodon melanotheron* термальная толерантная зона находится в пределах 17–35°C, а предпочитаемая температура равна 33.5°C (Stauffer et al., 1984). Предпочитаемая температура у тиляпии *O. zilli* составляет 38.4°C (Stauffer et al., 1989). Молодь африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* в прибрежье рек встречается на участках с температурой воды от 28 до 32–36°C (Santi et al., 2017).

Сосуществование симпатрических видов рыб возможно, в том числе благодаря пространственному расхождению их по разным экологическим нишам. Температурные условия представляют для рыб и других эктотермов важную компоненту экологической ниши, оказывающую прямое влияние на их физиологические и биохимические процессы (Magnuson et al., 1979). Межвидовая конкуренция экологически близких видов может приводить к дифференциации термальных ниш, что часто наблюдается в водоёмах умеренной климатической зоны (Larsson, 2005; Ohlberger et al., 2008; Ridgway et al., 2022). Большеротый *Micropterus salmoides* и малоротый *M. dolomieu* окуни, обитающие в одних и тех же водоёмах и проявляющие суточную динамику терморегуляционного поведения, предпочитают днём и ночью разные температурные зоны (Reynolds, Casterlin, 1978). Существенно различается предпочитаемая температура у симпатрических и близкородственных европейской ряпушки *Coregonus albula* и *C. fontanae*, обитающих в оз. Штехлин, Германия — 9.0 против 4.2°C (Ohlberger et al., 2008). Не совпадает термопреферендный диапазон у обитающих в прибрежных приливных водоёмах зал. Святого Лаврентия трёхиглой *Gasterosteus aculeatus* и двухиглой *G. wheatlandi* колюшек — 9–12 против 11–14°C, а у живущей здесь же девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* термопреферендный диапазон бимодальный, с границами 9–10 и 15–16°C (Lachance et al., 1987).

Имеющиеся немногочисленные данные подтверждают дифференцировку температурных ниш у симпатрических видов рыб, населяющих тропические водоёмы. Так, средняя избираемая температура и длительность нахождения в разных зонах термоградиентного пространства различается у трёх видов *Nothobranchius*, обитающих совместно в эфемерных водоёмах Мозамбика. Несмотря на то что перемещения этих рыб происходят в равных температурных границах — от 20 до 31°C, средняя избираемая температура у *Nothobranchius furzeri* составляет 25°C, у *N. orthonotus* — 27°C и у *N. pinnatus* — 23°C (Žák et al., 2018). Не совпадают температурные ниши у других симпатрических карпозубообразных рыб (Cyprinodontiformes), обитающих в гипертермальных прибрежных водоёмах Белиза, в которых в течение суток температура может варьировать от 26 до 40°C. Карпозубик *Cyprinodon artifrons* предпочитает открытые участки водоёмов, где температура воды достигает максимальных значений, тогда как флоридка *Floridichthys carpio* и гамбузия *Gambusia yucatana* выбирают зоны, где вода прогревается слабее (Heath et al., 1993).

Сенегальский многопёр и многопёр Эндлихера в составе монофилетического семейства Polypteridae входят в разные филогенетические группы (Suzuki et al., 2010; Near et al., 2014). Однако ареалы этих двух видов значительно перекрываются и во многих водоёмах они встречаются совместно. Биология сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера, как и других представителей Polypteridae, всё ещё остаётся слабо изученной. Сведений об образе жизни этих рыб, их питании и предпочитаемых биотопах крайне мало. Результаты нашего исследования позволяют частично компенсировать этот недостаток знаний. Разный термопреферендный диапазон, несовпадение средней избираемой температуры и других показателей термопреферендного поведения указывают на то, что сенегальский многопёр и многопёр Эндлихера занимают в водоёмах разные экологические ниши и разделены пространственно. Это способствует снижению конкуренции между многопёрами при симпатрии и создаёт условия для благополучного их сосуществования. Другой важной адаптацией, облегчающей совместное сосуществование сенегальского многопёра и многопёра Эндлихера, является их различие по вкусовым предпочтениям к некоторым веществам (Sataeva, Kasumyan, 2022). Совместное действие этих и других поведенческих, физиологических и иных адаптаций обеспечивает длительное сохранение этих древних рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Е.А. Марусову 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

- Голованов В.К. 2013. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 286–314.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213030016>
- Зданович В.В. 1999. Некоторые особенности роста молоди мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* при постоянных и переменных температурах // Там же. Т. 39. № 1. С. 105–110.
- Константинов А.С., Зданович В.В. 1993. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 1. С. 32–37.
- Литвинов А.С. 1985. Временная и пространственная изменчивость полей температур в водохранилищах // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М.: Наука. С. 279–283.
- Armstrong J.B., Schindler D.E., Ruff C.P. et al. 2013. Diel horizontal migration in streams: juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources // Ecology. V. 94. № 9. P. 2066–2075.
<https://doi.org/10.1890/12-1200.1>
- Ayoade A.A., Akponine J.A. 2016. Growth and reproductive parameters of *Polypterus senegalus* Cuvier 1829 in Eleiyele Lake // N. Y. Sci. J. V. 9. № 11. P. 27–31.
<https://doi.org/10.7537/marsnys091116.05>
- Ayoade A.A., Adeyemi S.A., Ayedun A.S. 2018. Food and feeding habits of *Hepsetus odot* and *Polypterus senegalus* in Eleiyele Lake, southwestern Nigeria // Trop. Freshw. Biol. V. 27. № 1. P. 43–53.
<https://doi.org/10.4314/tfb.v27i1.4>
- Beamish F.W.H. 1970. Influence of temperature and salinity acclimation on temperature preference of the euryhaline fish *Tilapia nilotica* // J. Fish. Res. Board Can. V. 27. № 7. P. 1209–1214.
<https://doi.org/10.1139/f70-143>
- Beitinger T.L., Fitzpatrick L.C. 1979. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish // Am. Zool. V. 19. № 1. P. 319–329.
<https://doi.org/10.1093/icb/19.1.319>
- Boltz J.M., Siemen M.J., Stauffer J.R. Jr. 1987. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis*

- mossambicus* (Peters) // Arch. Hydrobiol. V. 110. № 1. P. 143–146.
<https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/110/1987/143>
- Caissie D. 2006. The thermal regime of rivers: a review // Freshw. Biol. V. 51. № 8. P. 1389–1406.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x>
- Coutant C.C. 1977. Compilation of temperature preference data // J. Fish. Res. Board. Can. V. 34. № 5. P. 739–745.
<https://doi.org/10.1139/f77-115>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 10/2023).
- Heath A.G., Turner B.J., Davis W.P. 1993. Temperature preferences and tolerances of three fish species inhabiting hyperthermal ponds on mangrove islands // Hydrobiologia. V. 259. № 1. P. 47–55.
<https://doi.org/10.1007/BF00005964>
- Lachance S., Magnan P., FitzGerald G.J. 1987. Temperature preferences of three sympatric sticklebacks (Gasterosteidae) // Can. J. Zool. V. 65. № 6. P. 1573–1576.
<https://doi.org/10.1139/z87-245>
- Larsson S. 2005. Thermal preference of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta* – implications for their niche segregation // Environ. Biol. Fish. V. 73. № 1. P. 89–96.
<https://doi.org/10.1007/s10641-004-5353-4>
- Lévêque C. 1997. Biodiversity dynamics and conservation: the freshwater fish of tropical Africa. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 452 p.
- Lowney C.L. 2000. Stream temperature variation in regulated rivers: evidence for a spatial pattern in daily minimum and maximum magnitudes // Water Resour. Res. V. 36. № 10. P. 2947–2955.
<https://doi.org/10.1029/2000WR900142>
- Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. 1979. Temperature as an ecological resource // Am. Zool. V. 19. № 1. P. 331–343.
<https://doi.org/10.1093/icb/19.1.331>
- Moritz T., Lalèye P.R. 2018. Fishes of the Pendjari National Park (Benin, West Africa) // Bull. Fish Biol. V. 18. № 1/2. P. 1–57.
- Near T.J., Dornburg A., Tokita M. et al. 2014. Boom and bust: ancient and recent diversification in bichirs (Polypteridae: Actinopterygii), a relictual lineage of ray-finned fishes // Evolution. V. 68. № 4. P. 1014–1026.
<https://doi.org/10.1111/evo.12323>
- Nivelle R., Gennotte V., Kalala E.J.K. et al. 2019. Temperature preference of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles induces spontaneous sex reversal // PLOS ONE. V. 14. № 2. Article e0212504.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212504>
- Nwonumara G.N., Okogwu O.I. 2021. Seasonal dynamics in water quality and phytoplankton of four tropical rivers in Ebonyi State, southeastern Nigeria // Afr. J. Aquat. Sci. V. 46. № 4. P. 402–413.
<https://doi.org/10.2989/16085914.2021.1924110>
- Ohlberger J., Staaks G.B.O., Petzoldt T. et al. 2008. Physiological specialization by thermal adaptation drives ecological divergence in a sympatric fish species pair // Evol. Ecol. Res. V. 10. P. 1173–1185.
- Paaijmans K.P., Jacobs A.F.G., Takken W. et al. 2008. Observations and model estimates of diurnal water temperature dynamics in mosquito breeding sites in western Kenya // Hydrol. Process. V. 22. № 24. P. 4789–4801.
<https://doi.org/10.1002/hyp.7099>
- Quarcoo T., Amevenku F.Y.K., Ansa-Asare O.D. 2008. Fisheries and limnology of two reservoirs in Northern Ghana // West Afr. J. Appl. Ecol. V. 12. № 1. N. p.
<https://doi.org/10.4314/wajae.v12i1.45757>
- Raji A., Saidu A.K., Maryam A.T. 2004. Preliminary studies on food and feeding habits of *Polypterus endlicheri* and *Polypterus senegalus* in Lake Chad // Proc. 18th Ann. Conf. Fish. Soc. Nigeria. Owerri: FISON. P. 186–193.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. 1978. Complementarity of thermoregulatory rhythms in *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu* // Hydrobiologia. V. 60. № 1. P. 89–91.
<https://doi.org/10.1007/BF00018689>
- Ridgway M.S., Bell A.H., Lacombe N.A. et al. 2022. Thermal niche and habitat use by co-occurring lake trout (*Salvelinus namaycush*) and brook trout (*S. fontinalis*) in stratified lakes // Environ. Biol. Fish. V. 106. № 5. P. 941–955.
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01368-9>
- Santi S., Rougeot C., Toguyeni A. et al. 2017. Temperature preference and sex differentiation in African catfish, *Clarias gariepinus* // J. Exp. Zool. A. Ecol. Integr. Physiol. V. 327. № 1. P. 28–37.
<https://doi.org/10.1002/jez.2066>
- 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>
- Stauffer J.R. Jr. 1986. Effects of salinity on preferred and lethal temperatures of Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters) // J. Am. Water Resour. Assoc. V. 22. № 2. P. 205–208.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1986.tb01876.x>
- Stauffer J.R. Jr., Vann D.K., Hocutt C.H. 1984. Effects of salinity on preferred and lethal temperatures of the blackchin tilapia *Sarotherodon melanotheron* // Ibid. V. 20. № 5. P. 771–775.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1984.tb04760.x>
- Stauffer J.R. Jr., Boltz J.M., Boltz S.E. 1989. Temperature preference of the redbelly tilapia, *Oreochromis zilli* (Gervais) // Arch. Hydrobiol. V. 114. № 3. P. 453–456.
<https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/114/1989/453>
- Suzuki D., Brandley M.C., Tokita M. 2010. The mitochondrial phylogeny of an ancient lineage of ray-finned fishes (Polypteridae) with implications for the evolution of body elongation, pelvic fin loss, and craniofacial morphology in Osteichthyes // BMC Evol. Biol. V. 10. Article 21.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-21>
- Žák J., Reichard M., Gvoždík L. 2018. Limited differentiation of fundamental thermal niches within the killifish assemblage from shallow temporary waters // J. Therm. Biol. V. 78. P. 257–262.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.10.015>

THERMAL PREFERENCE IN SYMPATRIC BICHIRS: SENEGAL BICHIR *POLYPTERUS SENEGALUS* AND SADDLED BICHIR *P. ENDLICHERI* (POLYPTERIDAE)

V. V. Zdanovich^{1, *}, V. V. Sataeva¹, and A. O. Kasumyan¹

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

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

For the first time for Claudistia it is shown that Senegal bichir *Polypterus senegalus* and saddled bichir *P. endlicherii* exhibit thermopreferential behavior, the features of which differ between the two species. In the thermal-gradient field, the Senegal bichir in comparison to the saddled bichir is characterized by the lower motor activity, narrower range of the preferred temperatures, shifted toward the higher values (32–35 vs. 22–34°C), as well as relatively high mean preferred temperature (33.9 vs. 29.1°C), weighted for the time of occupancy of different temperature zones by the fishes. The differences of thermopreferential behavior we found could be caused by preference for different biotopes of the studied species, the distribution ranges of which overlap significantly.

Keywords: Senegal bichir *Polypterus senegalus*, saddled bichir *Polypterus endlicherii*, thermopreferential behavior, preferred temperature, ecological niche, sympatric species.