

УДК 597.421.591.523.574.2

ТЕРМОПРЕФЕРЕНДНОЕ ПОВЕДЕНИЕ СЕНЕГАЛЬСКОГО МНОГОПЁРА *POLYPTERUS SENEGALUS* (POLYPTERIDAE) ПРИ ХРОНИЧЕСКОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ ДЕПРИВАЦИИ

© 2025 г. А. О. Касумян¹, В. В. Зданович^{1,*}, В. В. Сатаева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 08.07.2024 г.

После доработки 31.07.2024 г.

Принята к публикации 02.08.2024 г.

Впервые на примере сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* исследовано влияние хронической зрительной депривации (удаление хрусталика, 3 мес.) на термопреференное поведение и избираемую температуру у рыб. У интактного многопёра термопреференческий диапазон и средняя избираемая температура составляют 32.0–35.0 и 33.8°C, тогда как у зрительно депривированных рыб — соответственно 26.0–35.0 и 30.2°C. По сравнению с интактными особями зрительно депривированные рыбы более подвижны и совершают в термоградиентном лотке в 10.3 раза больше перемещений из отсека в отсек, общий проплываемый путь у них больше в 16.9 раза, а проплываемый без смены направления движения путь длиннее в 1.6 раза и на него тратится в 8.7 раза меньше времени. Скорость изменения температуры при перемещениях у зрительно депривированных рыб в 14.9 раза выше, чем у интактных особей. Изменения в термоизбиении и двигательной активности, обнаруженные у рыб, испытывающих хроническую зрительную депривацию, свидетельствуют о наличии сложных связей между терморецепцией и зрительной системой.

Ключевые слова: сенегальский многопёр *Polypterus senegalus*, термопреференное поведение, избираемая температура, зрительная депривация, взаимодействие сенсорных систем.

DOI: 10.31857/S0042875225010086, EDN: COHSMV

Температура — постоянно действующий, сильный внешний фактор, определяющий скорость метаболических реакций и физиологических функций у рыб и всех остальных эктотермных животных (Fry, 1971). В гетерогенной среде рыбы предпочитают занимать участки, температура воды в которых в наибольшей степени оптимизирует жизненные процессы (Jobling, 1981). Выбор таких мест происходит за счёт термопреференческого поведения, реализуемого на основе термосенсорной системы, включающей в себя термочувствительные свободные нервные окончания тройничного и спинномозговых нервов и мозговые центры (Haesemeyer, 2020). Термопреференческое поведение считают наиболее

быстрым и энергетически выгодным способом ухода или избегания животными неблагоприятных температурных воздействий и перехода в условия, оптимальные для текущего физиологического статуса особи (Hochachka, Somero, 2002).

Избираемые температуры различаются у рыб, обитающих в водоёмах разных климатических зон, они не остаются постоянными и могут варьировать в связи с состоянием рыб и действием различных биотических и абиотических факторов (Coutant, 1977; Голованов, 2013а, 2013б; Haesemeyer, 2020). Показано, что избираемые рыбами температуры зависят от температуры предварительной акклиматации (Díaz, Bückle, 1999;

Schram et al., 2013), от содержания в воде кислорода (Schurmann et al., 1991; Schurmann, Steffensen, 1992). Температурные предпочтения рыб претерпевают возрастные и сезонные изменения (Lafrance et al., 2005; Капшай, Голованов, 2013; Christensen et al., 2020; Schakmann et al., 2023), зависят от величины суточного рациона и качества пищи (Boltz et al., 1987; Despatie et al., 2001; Pulgar et al., 2003; Zdanovich, 2006), могут сдвигаться при заболеваниях рыб (Голованов, 2013б).

Модулирующее влияние внешних факторов и состояния рыб на температурные предпочтения косвенно указывает на вовлеченность в регуляцию термоизбирания не только информации, поступающей от многочисленных кожных терморецепторов, но и от сигналов, получаемых от других сенсорных систем. Предположение об участии в термопреференном поведении различных сенсорных систем вполне допустимо, поскольку поведение животных, в том числе и рыб, во многих случаях имеет полисенсорную основу (Мантефель, 1987; Павлов, Касумян, 1990; Gonçalves-de-Freitas et al., 2019). Регуляция поведения несколькими сенсорными системами одновременно — ведущей и вспомогательными — повышает надёжность и пластичность осуществления поведенческих реакций (Касумян, Марусов, 2007). Известно, в частности, что термопреференное поведение рыб подвержено эндогенному ритму, сопряжённому с суточными колебаниями освещённости. Рыбы (нильская тиляпия *Oreochromis niloticus*, данио *Danio rerio*) устойчиво предпочитают наиболее высокие температуры воды с наступлением вечерних сумерек и наиболее низкие — с повышением утренней освещённости (Vera et al., 2023; de Alba et al., 2024). Однако сведения, демонстрирующие участие в термопреференном поведении зрительной системы рыб, в доступной литературе единичны (Зданович, 2017).

К настоящему времени термопреференное поведение изучено в основном у костищих рыб (Teleostei) и хрящевых ганоидов (Chondrostei) (Coutant, 1977; Голованов, 2013а). Недавно выполненные исследования (Зданович и др., 2024) показывают, что термоизбирание характерно также и для многопёров (Polipteridae), эволюционно наиболее древних среди ныне существующих лучепёрых рыб (Actinopterygii).

Цель настоящей работы — изучить влияние хронической зрительной депривации на термопреференное поведение и избираемую температуру сенегальского многопёра *Polypterus senegalus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенегальский многопёр приобретён в магазине “Аквариф” (Москва). После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких месяцев содержали в аквариуме объёмом 150 л при ежедневном кормлении до насыщения живыми личинками хирономид (Chironomidae). Температуру воды поддерживали терморегулятором AquaEL (Польша) на уровне $24.0 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$. Изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Принудительная аэрация обеспечивала полное насыщение воды кислородом.

Для экспериментов использовали 10 рыб (масса 5.2–6.9 г), из которых 5 экз. оставались интактными, а у других 5 экз. удаляли хрусталик в глазах, что лишало рыб предметного зрения (частичная зрительная депривация). Хрусталик удаляли через небольшой разрез роговицы, операцию проводили в условиях холодовой анестезии (Касумян, Марусов, 2002; Касумян и др., 2024). Опытных и интактных рыб содержали в стандартных условиях, но в разных аквариумах. Смертность в постоперационный период отсутствовала, пищевая активность полностью восстанавливалась через 4–6 нед. Опыты со зрительно депривированными рыбами проводили через 3 мес. после удаления хрусталика.

Наблюдения за термопреферендным поведением многопёра осуществляли 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 соответственно нагревателем Juwel (Германия) и холодильником Hailea (Китай) для аквариумов. Величина градиента составляла $0.1^{\circ}\text{C}/\text{см}$. 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 работающим микропрессорам (Зданович, 1999).

Для проведения опыта в термоградиентную установку в отсек с температурой 24°C поместили одного многопёра. Согласно предварительно

выполненным наблюдениям, так же как в ранее осуществлённых исследованиях (Зданович и др., 2024), зона перемещений интактных и сенсорно депривированных рыб после первых 3–4 ч пребывания в термоградиентной установке стабилизируется и не изменяется в последующие часы. В связи с этим опыты проводили в период от 4 до 24 ч после помещения многопёра в термоградиентную установку. Каждый опыт продолжался 30 мин, в течение которых посекундно регистрировали местонахождение рыбы. За отсек, в котором располагалась рыба, принимали тот, в границах которого была голова рыбы. В результате получали цифровую этограмму перемещений опытной особи. После завершения опыта рыб помещали в отдельный аквариум с температурой $24 \pm 0.5^\circ\text{C}$. С каждым из интактных и сенсорно депривированных многопёров провели по два опыта с интервалом не менее 2–3 нед. В общей сложности выполнено по 10 опытов с интактными и зрительно депривированными рыбами.

По цифровым этограммам рассчитывали несколько параметров поведения рыб в термоградиентном пространстве: границы и ширину термопреференчного диапазона (разница между крайними по температуре воды отсеками, в которые заходила рыба), число посещений рыбами отсеков, длительность непрерывного пребывания рыбы в отсеках, число и параметры векторов перемещений особи из одного отсека в другой. Принимали, что эти векторы параллельны продольной оси установки и могут иметь только два направления — к зоне высоких или низких температур. Длиной вектора считали расстояние от середины начального сектора до середины 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. Длительность 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 конеч-

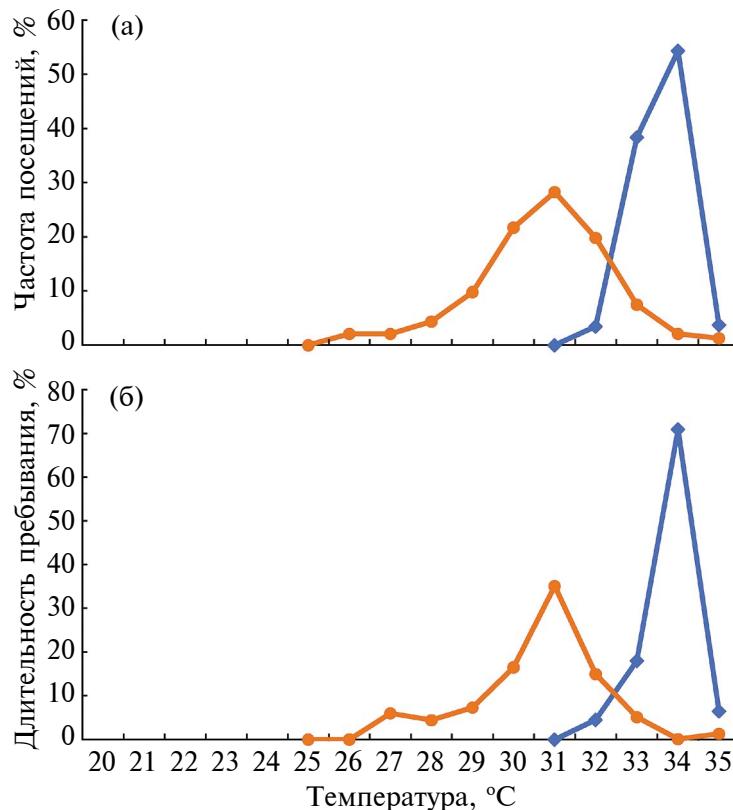
ном секторах. Скорость изменения температуры при однократном перемещении определяли как частное от деления величины температурного сдвига на длительность перемещения. По сумме длин и длительностей перемещений за опыт рассчитывали длину пути, проплытого рыбой за один час. Кроме того, определяли среднюю избираемую температуру, взвешенную по времени пребывания рыб в отсеке: $t_{\text{pref}} = \sum(k_i t_i)/\sum k_i$, где i — номер отсека; k_i — суммарное время пребывания всех исследованных особей в i -том отсеке, с; t_i — температура в i -том отсеке, $^\circ\text{C}$ (Константинов, Зданович, 1993).

При статистической обработке данных для сравнения величин параметров термопреференчного поведения интактных и зрительно депривированных рыб использовали *U*-критерий Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Термоизбирание. Помещённые в отсек с температурой воды 24°C интактные и зрительно депривированные рыбы начинают довольно быстро перемещаться вдоль термоградиентного лотка. Но спустя 4 ч и в последующее время посещение разных отсеков и длительность пребывания рыб в них ограничивается определённой температурной зоной, границы которой у интактных и зрительно депривированных особей различаются (рисунок). У интактных рыб перемещения в термоградиенте ограничены диапазоном $32.0, средняя избираемая температура 33.8°C , тогда как у зрительно депривированных многопёров эти показатели составляют соответственно $26.0 и 30.2°C (таблица). Таким образом, зона перемещений депривированных рыб в термоградиенте шире на 6°C и сдвинута в сторону более низких температур. Вариационные ряды частоты встречаемости и времени пребывания рыб в отсеках установки сходны как у интактных, так и у зрительно депривированных многопёров, т.е. частоте посещения того или иного отсека термоградиентного лотка соответствует суммарная длительность пребывания рыб в них.$$

Поведение. Термопреференчное поведение, проявляемое интактными и зрительно депривированными рыбами, достоверно различается по всем регистрировавшимся и расчётыным параметрам (таблица). По сравнению с интактными особями зрительно депривированные рыбы более подвижны и совершают в 10.3 раза больше перемещений из отсека в отсек,



Частота посещений интактным (◊) и зрительно депривированным (●) сенегальским многопёром *Polypterus senegalus* температурных зон термоградиентного поля (а) и длительность пребывания в них (б).

Характеристики ($M \pm m$) термопреференчного поведения интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus*

Показатель	Интактный	Зрительно депривированный
Число перемещений из отсека в отсек за 1 ч	6.5 ± 1.1	$67.2 \pm 11.4^{***}$
Дальность перемещения (длина вектора), м	0.155 ± 0.005	$0.246 \pm 0.013^{***}$
Длительность перемещения, с	578.0 ± 55.0	$66.4 \pm 7.7^{**}$
Путь, проплываемый рыбами за 1 ч, м	1.01 ± 0.17	$17.08 \pm 3.41^{***}$
Граница термопреференчного диапазона, °C:		
нижняя	32.4 ± 0.2	$27.5 \pm 0.5^{***}$
верхняя	34.1 ± 0.1	$33.1 \pm 0.2^{**}$
Ширина термопреференчного диапазона, °C	2.3 ± 0.2	$5.6 \pm 0.7^{**}$
Температурный сдвиг при перемещении, °C	1.4 ± 0.03	$2.2 \pm 0.13^{***}$
Скорость изменения температуры при перемещении, °C/c	0.0028 ± 0.0003	$0.0417 \pm 0.0085^{**}$
Избираемая температура, °C	33.8 ± 0.10	$30.2 \pm 0.31^{***}$

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка. Значение показателя различается у депривированных и интактных рыб по *U*-критерию Манна—Уитни при p : ** < 0.01 , *** < 0.001 .

проплывают в 1.6 раза более длинный путь без смены направления движения, затрачивая для этого в 8.7 раза меньше времени. В результате длина пути, проплываемого за 1 ч, у зрительно депривированных рыб в 16.9 раза больше, чем у интактных. При этом ширина преференчного диапазона и скорость изменения температуры при перемещениях у зрительно депривированных рыб соответственно в 2.4 и 14.9 раза выше, чем у интактных особей. Высокодостоверно различается и средняя избираемая температура — у зрительно депривированных она ниже на 3.6°C, чем у интактных рыб, и составляет соответственно 30.2 и 33.8°C (таблица).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные подтверждают результаты ранее выполненного исследования (Зданович и др., 2024), показавшего, что многопёры, населяющие тропические африканские водоёмы, способны, как и рыбы бореального и других климатических поясов, проявлять термоизбиение (Константинов, Зданович, 1993; Fangue et al., 2009; Голованов, Смирнов, 2011; Christensen et al., 2020). В условиях экспериментально созданного термоградиентного пространства многопёры уже спустя несколько первых часов ограничивают свои перемещения температурной зоной, границы которой в дальнейшем сохраняются, причём диапазоны избираемых температур у разных видов многопёров имеют видоспецифические параметры (Зданович и др., 2024).

В настоящей работе впервые удалось установить, что способность к термоизбиению сохраняется у лишённых предметного зрения рыб, однако границы термопреференчного диапазона и поведение, сопровождающее термоизбиение, существенно меняются. По сравнению с интактными особями зрительно депривированный сенегальский многопёр, помещённый в гетеротермальное поле, отличается намного более высокой плавательной активностью, большей длиной однократного перемещения и, как следствие, скоростью изменения окружающей температуры для него многократно более высокая. Зрительно депривированные рыбы имеют также более широкий термопреференчный диапазон за счёт сдвига нижней границы в сторону низких значений температуры и, соответственно, более низкую среднюю избираемую температуру — на 3.6°C (рисунок, таблица). Сходные изменения термопреферендума выявлены у тет-

рагоноптеруса *Psalidodon anisitsi* (= *Hemigrammus caudovittatus*) (Characidae) после зрительной депривации (удаление хрусталика), совмещённой с аносмией (Зданович, 2017). У депривированных тетрагоноптерусов наблюдается более широкий по сравнению с интактными особями охват температурных зон при перемещениях в термоградиентном поле и заметно смещён термопреференчный диапазон, составляющий у депривированных особей 25–31°C, у интактных — 22–26°C. В отличие от интактных особей сенсорно депривированные тетрагоноптерусы могут подолгу задерживаться в любых зонах термоградиентного поля.

Термопреференчное поведение осуществляется благодаря локализованным в кожных покровах рыб многочисленным термочувствительным свободным нервным окончаниям, информация от которых поступает в мозговые центры и реализуется в виде моторных и иных действий рыб (Haesemeyer, 2020). Изменения термопреференчного поведения могут быть следствием сдвигов или нарушений, происходящих на разных уровнях терморецепторной системы — от периферического (рецепторного) до центрального (мозгового). Так, интактные особи зелёной солнечной рыбы *Lepomis cyanellus* и серебряного карася *Carassius auratus* в термоградиенте проводят около 70% времени в зоне с температурой воды, близкой к той температуре, к которой рыб акклиматировали перед началом опытов (5, 15 или 25°C). Но после двустороннего повреждения медиальной и латеральной преоптических областей мозга (гипоталамус), которые у млекопитающих связаны с терморегуляцией, рыбы не проявляют какого-либо термоизбиения и перемещаются по всему термоградиенту (Hardy, 1961; Nelson, Prosser, 1979).

Известно, что сенсорные системы у животных, в том числе у рыб, находятся в тесном функциональном взаимодействии (Moller, 2002; Maaswinkel, Li, 2003; Девицина, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). Это проявляется в полисенсорном обеспечении большинства форм поведения рыб, таких как социальное, репродуктивное, пищевое, ориентационное и другие (Moller et al., 1982; Павлов и др., 1997; Pavlov et al., 2000; New et al., 2001; Braun et al., 2002; Candolin, 2003; Coleman, Rosenthal, 2006; Ernst, Di Luca, 2011; Schumacher et al., 2017; von der Emde, Zeymer, 2020). Взаимодействие выражается также в компенсаторном морфологическом и функциональном развитии ин-

тактных сенсорных систем при повреждении/полной потере животными других систем или при обусловленном естественными либо искусственно вызванными причинами дефиците сенсорного притока (Lessard et al., 1998; Wagner, 2001; Chapman et al., 2010). Так, у пещерной формы астианакса *Astyanax mexicanus*, у которой зрение отсутствует, компенсаторное развитие получают боковая линия и наружная вкусовая система. Благодаря крупным и многочисленным невромастам и их более высокой купуле, чем у наземной зрячей формы, пещерный (слепой) астианакс может ориентироваться в полной темноте, реагировать на препятствия, определять размеры и форму находящихся под водой предметов (von Campenhausen et al., 1981; Weissert, von Campenhausen, 1981; Teyke, 1990; Montgomery et al., 2001).

У хрящевых ганоидов и костистых рыб экспериментально вызванная хроническая аносмия инициирует пролиферацию наружных вкусовых почек, приводящую к восстановлению у рыб способности реагировать на пищевые запахи и обнаруживать их источник через 1.5 мес. после депривации (Девицина, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). У рыб, использованных в нашей работе, зрительная депривация продолжалась 3 мес., вполне вероятно, могла вызвать у них компенсаторные процессы в термосенсорной системе и привести к изменению температурных предпочтений и связанного с ними поведения. Для проверки предположения о компенсаторных преобразованиях у хронически депривированных рыб в термосенсорной системе и для выяснения, какие именно структурные или функциональные механизмы терморецепции были этими процессами затронуты, требуются специальные исследования. Но уже сейчас можно с полным основанием считать, что различия в термопреференном поведении интактных и зрительно депривированных особей являются следствием функциональной взаимосвязи между термосенсорной и зрительной сенсорной системами у подкласса Cladistia. Считается, что зрительные возможности у многопёров слабые, что соответствует их образу жизни (Pfeiffer, 1968; Znotinas, Standen, 2019). Можно полагать, что у рыб с более развитой зрительной рецепцией терморегуляционное поведение будет претерпевать более сильные изменения под действием зрительной депривации.

Одно из последствий зрительной депривации заключается в значительном повышении плава-

тельной активности сенегальского многопёра. Аналогичные изменения в поведении особей этого вида выявлены при одновременном блокировании зрения и сеймосенсорной системы (боковой линии) (Hainer et al., 2023). Блокирование функции невромастов у пещерного астианакса, испытывающего хроническую полную зрительную депривацию, также приводит к повышению плавательной активности (Hassan et al., 1992). Выявленные нарушения Хайнер с соавторами (Hainer et al., 2023) связывают с потерей или дефицитом у рыб сенсорного контроля за скоростью плавания. При блокировании лишь одной из этих двух сенсорных систем, в частности зрительной, эффект отсутствует, что не противоречит нашим данным, поскольку в экспериментах Хайнера с соавторами зрительной депривации достигали помещением рыб в темноту (кратковременная депривация), тогда как в наших опытах использовали рыб с длительной (хронической) зрительной депривацией. Повышенную скорость плавания проявляют не имеющие глаз пещерные рыбы *Sinocyclocheilus tianlinensis* и *S. furcodorsalis* (= *S. tianeensis*) (Cyprinidae) по сравнению с другими представителями этого рода, обладающими зрением (Chen et al., 2024).

Термоизбиение заключается в пространственном поиске и выборе рыбами мест с предпочтаемой температурой воды и представляет собой одну из форм ориентационного поведения, в котором у большинства рыб зрение играет важную роль (Reese, 1989; Warburton, 1990; Hughes, Blight, 2000; Braithwaite, de Perera, 2006; Rodríguez et al., 2021). Различия в термоизбиении и двигательной активности, обнаруженные у рыб, испытывающих хроническую зрительную депривацию, свидетельствуют о наличии сложных связей терморецепции со зрением и, скорее всего, с другими сенсорными системами тоже. Поэтому межсистемные взаимодействия, в том числе между зрительной и термосенсорной системами, следует рассматривать в качестве важной функциональной адаптации, повышающей эффективность и надёжность термоизбиения у рыб. Дальнейшее развитие этого направления исследований позволит составить более точные представления о сенсорных механизмах, лежащих в основе терморегуляционного поведения рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Е.А. Марусову (МГУ) за проведение операции по удалению хрусталиков рыб и

А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в содержании рыб и оформлении рукописи статьи.

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.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты проведены в соответствии с международными принципами и правилами обращения с лабораторными животными (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Условия содержания рыб не противоречили требованиям Комиссии по биоэтике МГУ (Протокол № 108-о от 16.01.2020 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голованов В.К. 2013а. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.

Голованов В.К. 2013б. Эколо-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 286–314.

<https://doi.org/10.7868/S0042875213030016>

Голованов В.К., Смирнов А.К. 2011. Особенности терморегуляционного поведения ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus* в термоградиентных условиях // Там же. Т. 51. № 4. С. 551–558.

Девицина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие сенсорных систем и пищевое поведение рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 4. С. 387–395.

Зданович В.В. 1999. Некоторые особенности роста молоди мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* при постоянных и переменных температурах // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 105–110.

Зданович В.В. 2017. Поведение и двигательная активность интактного и сенсорно депривированного тетрагоноптеруса *Hemigrammus caudovittatus* в термоградиентном поле // Тез. докл. VI Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 57.

Зданович В.В., Сатаева В.В., Касумян А.О. 2024. Термоизбиение у симпатических многопёров: сенегальского *Polypterus senegalus* и Эндлихера *P. endlicherii* (Polypteridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 6. С. 763–772.

<https://doi.org/10.31857/S0042875224060108>

Капшай Д.С., Голованов В.К. 2013. Поведение и распределение молоди теплолюбивых рыб в термоградиентных условиях в летний и зимний сезоны года // Вестн. Мордов. ун-та. № 3–4. С. 78–82.

Касумян А.О., Марусов Е.А. 2002. Поведенческие отвёты гольяна *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на химические сигналы в норме и после острой и хронической аносмии // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 684–696.

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., Зданович В.В., Сатаева В.В. 2024. Двигательная активность интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* (Cladistia) при разной температуре воды // Там же. Т. 64. № 3. С. 354–362.

<https://doi.org/10.31857/S0042875224030097>

Константинов А.С., Зданович В.В. 1993. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 1. С. 32–37.

Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 270 с.

Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 5. С. 720–732.

Павлов Д.С., Садковский Р.В., Костин В.В., Лупандин А.И. 1997. Влияние фото-, термо- и бароградиентов на поведение и вертикальное распределение молоди карповых рыб // Там же. Т. 37. № 1. С. 72–77.

Boltz J.M., Siemien 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>

Braithwaite V.A., De Perera T.B. 2006. Short-range orientation in fish: how fish map space // Mar. Freshw. Behav. Physiol. V. 39. № 1. P. 37–47.

<https://doi.org/10.1080/10236240600562844>

Braun C.B., Coombs S., Fay R.R. 2002. What is the nature of multisensory interaction between octavolateralis subsystems? // Brain Behav. Evol. V. 59. № 4. P. 162–176.

<https://doi.org/10.1159/000064904>

Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice // Biol. Rev. V. 78. № 4. P. 575–595.

<https://doi.org/10.1017/S1464793103006158>

Chapman B.B., Morrell L.J., Tosh C.R., Krause J. 2010. Behavioural consequences of sensory plasticity in guppies // Proc. R. Soc. B. V. 277. № 1686. P. 1395–1401.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2055>

- Chen B., Dai W.-Z., Li X.-L. et al.* 2024. Wall-following — phylogenetic context of an enhanced behaviour in stygomorphic *Sinocyclocheilus* (Cypriniformes: Cyprinidae) cavefishes // *Ecol. Evol.* V. 14. № 6. Article e11575.
<https://doi.org/10.1002/ece3.11575>
- Christensen E.A.F., Svendsen M.B.S., Steffensen J.F.* 2020. The combined effect of body size and temperature on oxygen consumption rates and the size-dependency of preferred temperature in European perch *Perca fluviatilis* // *J. Fish Biol.* V. 97. № 3. P. 794–803.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14435>
- Coleman S.W., Rosenthal G.G.* 2006. Swordtail fry attend to chemical and visual cues in detecting predators and conspecifics // *PLoS ONE*. V. 1. № 1. Article e118.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000118>
- 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>
- De Alba G., Conti F., Sánchez J. et al.* 2024. Effect of light and feeding regimes on the daily rhythm of thermal preference in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) // *Aquaculture*. V. 578. Article 740122.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.740122>
- Despatie S.-P., Castonguay M., Chabot D., Audet C.* 2001. Final thermal preferendum of Atlantic cod: effect of food ration // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 130. № 2. P. 263–275.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0263:FTP OAC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0263:FTP OAC>2.0.CO;2)
- Díaz F., Bückle L.F.* 1999. Effect of the critical thermal maximum on the preferred temperatures of *Ictalurus punctatus* exposed to constant and fluctuating temperatures // *J. Therm. Biol.* V. 24. № 3. P. 155–160.
[https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(99\)00005-4](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(99)00005-4)
- Ernst M.O., Di Luca M.* 2011. Multisensory perception: from integration to remapping // *Sensory cue integration*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 224–250.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195387247.003.0012>
- Fangue N.A., Podrabsky J.E., Crawshaw L.I., Schulte P.M.* 2009. Countergradient variation in temperature preference in populations of killifish *Fundulus heteroclitus* // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 82. № 6. P. 776–786.
<https://doi.org/10.1086/606030>
- Fry F.E.J.* 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish // *Fish physiology*. V. 6. N.Y.: Acad. Press. P. 1–98.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60146-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60146-6)
- Gonçalves-de-Freitas E., Bolognesi M.C., Gauy A.C.D.S. et al.* 2019. Social behavior and welfare in Nile tilapia // *Fishes*. V. 4. № 2. Article 23.
<https://doi.org/10.3390/fishes4020023>
- Haesemeyer M.* 2020. Thermoregulation in fish // *Mol. Cell. Endocrinol.* V. 518. Article 110986.
<https://doi.org/10.1016/j.mce.2020.110986>
- 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>
- Hardy J.D.* 1961. Physiology of temperature regulation // *Physiol. Rev.* V. 41. № 3. P. 521–606.
<https://doi.org/10.1152/physrev.1961.41.3.521>
- Hassan El.-S., Abdel-Latif H., Biebricher R.* 1992. Studies on the effects of Ca^{++} and Co^{++} on the swimming behavior of the blind Mexican cave fish // *J. Comp. Physiol. A*. V. 171. № 3. P. 413–419.
<https://doi.org/10.1007/BF00223971>
- Hochachka P.W., Somero G.N.* 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780195117028.001.0001>
- Hughes R.N., Blight C.M.* 2000. Two intertidal fish species use visual association learning to track the status of food patches in a radial maze // *Anim. Behav.* V. 59. № 3. P. 613–621.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1351>
- Jobling M.* 1981. Temperature tolerance and the final preferendum — rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // *J. Fish Biol.* V. 19. № 4. P. 439–455.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05847.x>
- Lafrance P., Castonguay M., Chabot D., Audet C.* 2005. Ontogenetic changes in temperature preference of Atlantic cod // *Ibid.* V. 66. № 2. P. 553–567.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00623.x>
- Lessard N., Paré M., Lepore F., Lassonde M.* 1998. Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects // *Nature*. V. 395. № 6699. P. 278–280.
<https://doi.org/10.1038/26228>
- Maaswinkel H., Li L.* 2003. Olfactory input increases visual sensitivity in zebrafish: a possible function for the terminal nerve and dopaminergic interplexiform cells // *J. Exp. Biol.* V. 206. № 13. P. 2201–2209.
<https://doi.org/10.1242/jeb.00397>
- Moller P.* 2002. Multimodal sensory integration in weakly electric fish: a behavioural account // *J. Physiol. Paris*. V. 96. № 5–6. P. 547–556.
[https://doi.org/10.1016/s0928-4257\(03\)00010-x](https://doi.org/10.1016/s0928-4257(03)00010-x)
- Moller P., Serrier J., Squire A., Boudinot M.* 1982. Social spacing in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Pisces): a multisensory approach // *Anim. Behav.* V. 30. № 3. P. 641–650.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80134-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80134-6)
- Montgomery J.C., Coombs S., Baker C.F.* 2001. The mechanosensory lateral line system of the hypogean form of *Astyanax fasciatus* // *Environ. Biol. Fish.* V. 62. № 1–3. P. 87–96.
<https://doi.org/10.1023/A:1011873111454>
- Nelson D.O., Prosser C.L.* 1979. Effect of preoptic lesions on behavioral thermoregulation of green sunfish, *Lepomis*

- cyanellus*, and of goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Physiol. A. V. 129. № 3. P. 193–197.
<https://doi.org/10.1007/BF00657653>
- 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>
- Pavlov D.S., Sadkovskii R.V., Kostin V.V., Lupandin A.I.* 2000. Experimental study of young fish distribution and behaviour under combined influence of baro-, photo- and thermo-gradients // J. Fish Biol. V. 57. № 1. P. 69–81.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00776.x>
- Pfeiffer W.* 1968. Retina und Retinomotorik der Dipnoi und Brachiopterygii // Z. Zellforsch. V. 89. № 1. P. 62–72.
<https://doi.org/10.1007/BF00332652>
- Pulgar J.M., Aldana M., Bozinovic F., Ojeda F.P.* 2003. Does food quality influence thermoregulatory behavior in the intertidal fish *Girella laevifrons*? // J. Therm. Biol. V. 28. № 8. P. 539–544.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2003.08.001>
- 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>
- Rodríguez F., Quintero B., Amores L. et al.* 2021. Spatial cognition in teleost fish: strategies and mechanisms // Animals. V. 11. № 8. Article 2271.
<https://doi.org/10.3390/ani11082271>
- Schakmann M., Christensen E.A.F., Steffensen J.F., Svendsen M.B.S.* 2023. The influence of body size on behavioral thermal preference in Atlantic cod (*Gadus morhua*): larger fish favor colder waters // Fishes. V. 8. № 12. Article 596.
<https://doi.org/10.3390/fishes8120596>
- Schram E., Bierman S., Teal L.R. et al.* 2013. Thermal preference of juvenile Dover sole (*Solea solea*) in relation to thermal acclimation and optimal growth temperature // PLoS ONE. V. 8. № 4. Article e61357.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061357>
- Schumacher S., Burt de Perera T., von der Emde G.* 2017. Electrosensory capture during multisensory discrimination of nearby objects in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* // Sci. Rept. V. 7. Article 43665.
<https://doi.org/10.1038/srep43665>
- Schurmann H., Steffensen J.F.* 1992. Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // J. Fish Biol. V. 41. № 6. P. 927–934.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02720.x>
- Schurmann H., Steffensen J.F., Lomholt J.P.* 1991. The influence of hypoxia on the preferred temperature of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Biol. V. 157. № 1. P. 75–86.
<https://doi.org/10.1242/jeb.157.1.75>
- Teyke T.* 1990. Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* // Brain Behav. Evol. V. 35. № 1. P. 23–30.
<https://doi.org/10.1159/000115853>
- Vera L.M., de Alba G., Santos S. et al.* 2023. Circadian rhythm of preferred temperature in fish: behavioural thermoregulation linked to daily photocycles in zebrafish and Nile tilapia // J. Therm. Biol. V. 113. Article 103544.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103544>
- Von Campenhausen C., Riess I., Weissert R.* 1981. Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143. № 3. P. 369–374.
<https://doi.org/10.1007/BF00611175>
- Von der Emde G., Zeymer M.* 2020. Multisensory object detection in weakly electric fish // The senses: a comprehensive reference. V. 7. Amsterdam et al.: Elsevier Inc. P. 281–297.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.24211-9>
- Wagner H.-J.* 2001. Sensory brain areas in mesopelagic fishes // Brain Behav. Evol. V. 57. № 3. P. 117–133.
<https://doi.org/10.1159/000047231>
- Warburton K.* 1990. The use of local landmarks by foraging goldfish // Anim. Behav. V. 40. № 3. P. 500–505.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80530-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80530-5)
- Weissert R., von Campenhausen C.* 1981. Discrimination between stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143. № 3. P. 375–381.
<https://doi.org/10.1007/BF00611176>
- Zdanovich V.V.* 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S188–S193.
<https://doi.org/10.1134/S0032945206110087>
- 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>

**THERMOPREFERENTIAL BEHAVIOR
OF THE SENEGAL BICHIR *POLYPTERUS SENEGALUS* (POLYPTERIDAE)
UNDER CHRONIC VISUAL DEPRIVATION**

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

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

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

The effect of chronic visual deprivation (eye lens removal, 3 months) on the thermopreferential behavior and preferred temperature in fish was studied for the first time on the example of the Senegal bichir *Polypterus senegalus*. In intact Senegal bichir, the thermopreferential range and mean preferred temperature are 32.0–35.0 and 33.8°C, whereas in visually deprived fish they are 26.0–35.0 and 30.2°C, respectively. Compared to intact individuals, the visually deprived fish are more mobile and make 10.3 times more travels from compartment to compartment in the thermogradient tray, their total travel distance is 16.9 times longer, and the distance swum without change of direction is 1.6 times longer and takes 8.7 times less time. The rate of temperature change during movements in visually deprived fish is 14.9 times higher than in intact individuals. Changes in thermal preference and movement activity found in fish experiencing chronic visual deprivation indicate the presence of complex relations between thermoreception and the visual system.

Keywords: Senegal bichir *Polypterus senegalus*, thermopreferential behavior, selective temperature, visual deprivation, interaction of sensory systems.