

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ АДАПТАЦИИ *POLYPTERUS SENEGALUS* (POLYPTERIDAE) ПРИ ПОВЫШЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

© 2023

Евдокимов Е.Г.

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова (г. Ярославль, Российская Федерация)

Аннотация. В статье рассматривается влияние повышения температуры на поведение многопёр в условиях лабораторного эксперимента. Для исследования влияния смены температурного режима применяется анализ видеозаписей поведения животных в течение восьми часов в условиях акклимации и при постоянном повышении температуры. Повышение температуры происходило со скоростью 1,125°C/час. Описываются траектории перемещения животных в нормальных условиях и при резком повышении температуры окружающей среды. В работе представлены результаты по скорости и активности перемещений рыб и количеству актов захвата воздуха многопёрами с водной поверхности. Проведенные исследования показали, что повышение температуры приводит к увеличению вариативности траекторий перемещений животных. Постоянное увеличение температуры вызывает увеличение скорости и активности перемещения животных. Со сменой температурного режима происходит увеличение числа актов захват воздуха с водной поверхности. Наибольший скачок изменения активности наблюдается на второй и третий часы повышения температуры. Полученные материалы могут служить основой для развития представлений о поведенческой адаптации костистых рыб к повышению температуры окружающей среды. Установленные закономерности реакций на температурные изменения позволят улучшить технологию культивирования многопёра.

Ключевые слова: поведенческие особенности; многопёры; нагрев; адаптация; траектории движений; скорость перемещений; активность; *Polypterus senegalus*.

BEHAVIORAL STRATEGY OF ADAPTATION OF *POLYPTERUS SENEGALUS* (POLYPTERIDAE) WITH AN INCREASE IN AMBIENT TEMPERATURE

© 2023

Evdokimov E.G.

P.G. Demidov Yaroslavl State University (Yaroslavl, Russian Federation)

Abstract. This paper investigates the effect of temperature increase on the behaviour of *Polypterus* under laboratory experimental conditions. To investigate the effect of a change in temperature regime, analysis of video recordings of animal behaviour over eight hours under acclimation conditions and under a constant temperature increase is used. The temperature increase occurred at a rate of 1,125°C/hour. The movement trajectories of the animals under normal conditions and under a sudden increase in ambient temperature are described. The paper presents results on the speed and activity of the fish movements and the number of acts of air entrapment by polypterus from the water surface. The studies show that the increase in temperature leads to an increase in the variability of the animals' movement trajectories. A steady increase in temperature leads to an increase in the speed and activity of the animals' movements. As the temperature regime changes, there is an increase in the number of acts of air capture from the water surface. The largest jump in activity change is observed in the second and third hours of temperature increase. The obtained material can serve as a basis for the development of ideas about the behavioural adaptation of bony fishes to the increase in ambient temperature. The observed regularities in the responses to temperature changes will make it possible to improve the technology of polypterus cultivation.

Keywords: behavioral features; multipaths; heating; adaptation; trajectories of movements; speed of movement; activity; *Polypterus senegalus*.

Введение

Рыбы – облигатные эктотермы, уязвимые к изменению внешней температуры [1, р. 1496–1497], от которой зависит интенсивность метаболизма, энергетический баланс и поведение животных [2, р. 307–308; 3, р. 328]. Периодические изменения температурных условий воды приводят к перестройке процессов обмена веществ и вызывают изменения в работе систем органов рыб [2, р. 307–308; 4, с. 50; 5, с. 168–169].

Температура – доминирующий фактор экологии и биогеографии, благодаря своему масштабному влиянию на физиологию организма [6, р. 1]. Адаптация к действию температурных факторов состоит из нескольких уровней приспособительных реакций: пове-

денческих, биохимических и генетических. Показано, что значительную роль в адаптации большинства видов рыб играет терморегуляторное поведение. Оно выражается в выборе зоны с оптимальной для организма температурой, изменении двигательной, пищевой и дыхательной активности [3, р. 331; 7, с. 295–297; 8, с. 185–187; 9, с. 350–352].

Polypterus senegalus Cuvier представляет собой перспективный объект для изучения поведенческих адаптаций к повышению температуры, так как в жизненном цикле этого вида присутствует этапы смены сред обитания и, как следствие, резкое изменение окружающей температуры [10, р. 1]. Однако при изучении литературы не удалось обнаружить исследований с длительностью более одного часа по пове-

денческой адаптации многопёр к температурным скачкам. Такие исследования помогут улучшить модель прогнозирования физиологических реакций организма на повышения температуры.

С позиции практической значимости *P. senegalus* играет важную роль для решения продовольственных проблем в различных районах Африки [10, р. 2]. Исследование адаптационного потенциала изучаемого вида ляжет в основу дальнейшей разработки схем рыбоводства многопёр.

Цель: изучить поведенческие особенности *Polypterus senegalus* в условиях повышенной температуры.

Материалы и методы

Сбор материала

В работе использовали выборку из 18 половозрелых диплоидных самок сенегальского многопёра (*Polypterus senegalus* Cuvier, 1829), возрастом от 2 лет. Исследуемый вид относится к семейству Polypteridae, суперклассу Actinopterygii. Особи имели следующие размерные параметры: длина – $13,02 \pm 1,29$ см ($\mu \pm \sigma$), масса – $13,78 \pm 0,61$ г ($\mu \pm \sigma$). Рыбы приобретены у специалистов по разведению и содержанию многопёр (ИП Дегтярев Андрей Григорьевич, Россия). В Россию объект исследования доставили из республики Нигер. Транспортировка проводилась в специальных контейнерах с принудительной аэрацией, а температура воды в них составляла $+23 \pm 0,5^\circ\text{C}$.

Рыба проходила акклимацию 7 суток в аэрируемых стационарных аквариумах, объёмом 200 л, температура воды составляла $+20,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$. Кормили ежедневно мотыльём (ООО «Любимчик», Россия), воду подменяли каждые трое суток.

Исследование влияния повышения температуры

Влияние температуры исследовали в лабораторных условиях с применением аквариумов объёмом 70 л. Поведенческие стратегии адаптации к повышению температуры выявляли с помощью контрольного и опытного варианта эксперимента.

В контрольном варианте 3 особи 8 часов находились без принудительной аэрации и подмены воды, при температуре $+20,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$.

В опытной модификации 3 особи находились в условиях, соответствующих условиям в контрольной группе, за исключением температурного режима. На старте опыта температура составляла $+20,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$. Далее 8 часов температуру воды в аквариуме увеличивали со скоростью $1,125^\circ\text{C}/\text{час}$. Исследуемый диа-

пазон включал видовой оптимум температур от $+25^\circ\text{C}$ до $+28^\circ\text{C}$ [12, р. 3]. Указанная скорость повышения температуры – резкий стрессовый фактор [1, р. 1498]. Температура на конец каждого часа и содержание кислорода указаны в таблице 1.

Эксперимент проводили в трёх технических повторностях. Поведение рыб записывали на видео фронтально, с применением камеры Web A4 РК-910Н (A4Tech, Тайвань) и ноутбука (HP, США). Видеозаписи использовали для дальнейшего анализа поведенческих стратегий животных.

Анализ поведенческих стратегий

Поведение исследовали с помощью программного обеспечения BioTracker 3.2.1 [13]. Суммарно обработали 48 часов видеозаписей. Область анализа ограничивали по водному горизонту и задавали размерные параметры аквариума. Каждой особи присваивали маркер, с помощью которого отслеживали передвижения животных в водной толще в течение эксперимента.

Из программы выгружали данные с XY-координатами положения животных на каждый кадр записанного видео. Промежутки между кадрами составляли 33 миллисекунды.

Данные автоматической обработки проверяли с помощью визуального контроля. Случайно выбирали 5 периодов длительностью 1 минута для каждой повторности каждого эксперимента. В эти периоды вручную фиксировали координаты положения животных. Далее данные ручной проверки сравнивали с данными автоматической проверки. Расхождения составили не более 5%, статистически значимых различий выявлено не было.

Для расчета скоростных параметров передвижения рыб сначала рассчитали длину пути в сантиметрах, пройденного за промежуток времени между двумя кадрами. Расстояние между двумя точками рассчитывали, используя формулу эвклидова расстояния. На основе данных о длине пути и длительности промежутка между двумя кадрами рассчитали скорость перемещения животных в см/с. Затем данные усредняли внутри каждого часового периода эксперимента.

Количество актов (кол-во актов/час) захвата воздуха определяли по перемещению рыб в координатной сетке аквариума в течение опыта. Акт захвата воздуха считали совершённым при пересечении особью линии, которая находилась ниже верхнего уреза воды на расстоянии 2% высоты столба жидкости.

Таблица 1 – Изменение показателей температуры и концентрации растворённого кислорода в эксперименте

Время эксперимента, час	Контроль		Опыт	
	C(O ₂), мг/л	T, °C	C(O ₂), мг/л	T, °C
Начало эксперимента	$6,9 \pm 0,14$	$+20,4 \pm 1,22$	$6,5 \pm 0,26$	$+20,1 \pm 0,40$
1	$6,7 \pm 0,27$	$+20,6 \pm 0,62$	$6,5 \pm 0,46$	$+21,3 \pm 1,28$
2	$7,0 \pm 0,35$	$+20,9 \pm 0,42$	$6,3 \pm 0,13$	$+22,5 \pm 1,58$
3	$6,8 \pm 0,48$	$+20,9 \pm 1,05$	$6,2 \pm 0,43$	$+23,8 \pm 0,95$
4	$7,4 \pm 0,15$	$+20,7 \pm 0,83$	$6,1 \pm 0,25$	$+25,0 \pm 1,75$
5	$6,8 \pm 0,20$	$+20,6 \pm 1,03$	$5,8 \pm 0,18$	$+26,3 \pm 0,79$
6	$6,2 \pm 0,43$	$+21,0 \pm 0,84$	$5,6 \pm 0,29$	$+27,5 \pm 1,65$
7	$6,0 \pm 0,18$	$+21,0 \pm 0,42$	$5,4 \pm 0,40$	$+28,8 \pm 1,44$
8	$5,7 \pm 0,29$	$+21,0 \pm 1,05$	$5,2 \pm 0,38$	$+30,0 \pm 2,10$

Активность рыб определяли как отношение количества актов движения особи к максимальному количеству актов движения, зарегистрированному в экспериментах. Количество актов движений подсчитывали на каждую особь в час. После находили максимальное количество актов движений из всей выборки и принимали это значение за 100%. Остальные результаты пересчитывали, как долю от максимального показателя. Данные по повторностям усредняли и рассчитывали средние значения активности рыб на каждый час эксперимента в опытном и контрольном варианте эксперимента.

Визуализацию траекторий движения проводили для каждой особи отдельно. XY-координаты, полученные с помощью программы, проецировали на координатную плоскость и соединяли в хронологическом порядке. Насыщенность цвета линий, соединяющих координатные точки, указывает на частоту прохождения по траектории. Высокая насыщенность указывает на высокую частоту повторения этой траектории.

Анализ данных

и статистическая обработка

Результаты в работе представлены в виде средних значений и ошибок ($\mu \pm \sigma$).

Между опытными и контрольными вариантами эксперимента проводили попарную оценку статистической значимости различий средних значений описываемых показателей. Для проверки нулевой гипотезы об отсутствии воздействия факторов на целевые переменные использовали параметрический двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way ANOVA) – пакет «*bioinfokit*» [14]. Альтернативная гипотеза утверждала наличие статистически значимого влияния факторов на целевые переменные.

Множественные апостериорные сравнения средних значений переменных проводили критерием Тьюки (Tukey's HSD) – пакет «*bioinfokit*» [14]. Нулевая гипотеза указывала на отсутствие статистически значимых различий между средними значениями, а альтернативная, напротив, указывала на присутствие статистически значимых различий выборочных средних.

Проверку нулевой гипотезы о нормальности распределения остатков (ошибок) дисперсионного анализа проводили с помощью критерия Шапиро–Уилка (Shapiro–Wilk test) – пакет «*SciPy*» [15]. Альтернативная гипотеза утверждала наличие ненормального распределения остатков.

В таблицах надстрочные буквы указывают на статистически значимые результаты попарного сравнения показателей по каждому часу эксперимента. Остальные статистически значимые отличия указаны в тексте работы.

Результаты обрабатывали с использованием технологий платформы Yandex Cloud (ООО «Яндекс.Облако», Россия) и программного обеспечения: MS Excel 2016, IPython 7.19.0, Python 3.8.5, Statistica TIBCO Software 2017 Version 13.

Этические особенности

Условия транспортировки соответствовали EU Directive 2010/63/EU для перевозки животных и Федеральному закону от 11.06.2021 № 52-ФЗ «О живот-

ном мире». Уход и использование экспериментальных животных проводились согласно Директиве ЕС 2010/63/ЕС для экспериментов на животных и законом Российской Федерации о защите животных. Протокол исследования одобрен Этическим комитетом П.Г. Демидова (протокол № 01, утверждён 08.06.2023).

Результаты

Траектории движения контрольных и опытных особей в разрезе по часам эксперимента приведены на рисунке 1 (А и Б).

В течение 1-го часа эксперимента особи обеих групп перемещались с высокой вариативностью по всему аквариуму. Наибольшая активность животных отмечалась в нижнем правом углу. Вариативность перемещения особей контрольных групп снизилась в период со 2-го часа по 7-й час экспозиции относительно 1-го часа эксперимента. В течение 2-го часа многопёры двигались преимущественно по краям аквариума. С 3-го часа по 7-й час животные перемещались преимущественно по вертикальным траекториям в правой части аквариума. В течение 8-го часа вариативность перемещений возросла. Животные посещали все части аквариума (рис. 1: А).

Вариативность перемещений многопёр оставалась высокой в опытной группе в течение всего эксперимента. При этом преимущественно траектории движения проходили по вертикальной траектории в правой части аквариума (рис. 1: Б).

Смена температурного режима приводила к изменениям в поведении: скорости передвижения, активности и количеству актов захватов воздуха. Многопёры опытной группы перемещались с большей скоростью, чем особи контрольной группы в течение эксперимента. Скорость увеличивалась в среднем более чем на 50%, а в течение 2-го часа скорость перемещения животных повысилась на 450% относительно скорости перемещения контрольных особей (таблица 2).

В контрольной группе изменений в средней скорости животных не обнаружено (таблица 2).

Среднее количество захватов воздуха повышалось при смене температурного режима. В опытной группе животных захваты воздуха наблюдались чаще, чем в контрольной группе в среднем на 800% (таблица 3).

В контрольной группе среднее количество захватов воздуха уменьшалось в период с 1-го часа по 7-й час и повышалось на 8-й час эксперимента. В опытном варианте среднее количество захватов воздуха имело сложный паттерн изменений. Период циклических изменений составил 2 часа. В 1-й час паттерна наблюдалось сходное количество актов захвата воздуха на 1-й час контрольного варианта эксперимента. В течение 2-го часа паттерна количество актов захвата воздуха возрастало более чем в два раза (таблица 3).

Различий в активности передвижений между опытной и контрольной группами в течение 1-го часа не обнаружено. Активность передвижений возрастала в период со 2-го часа по 8-й час в опытной группе относительно контрольного варианта эксперимента (таблица 4).

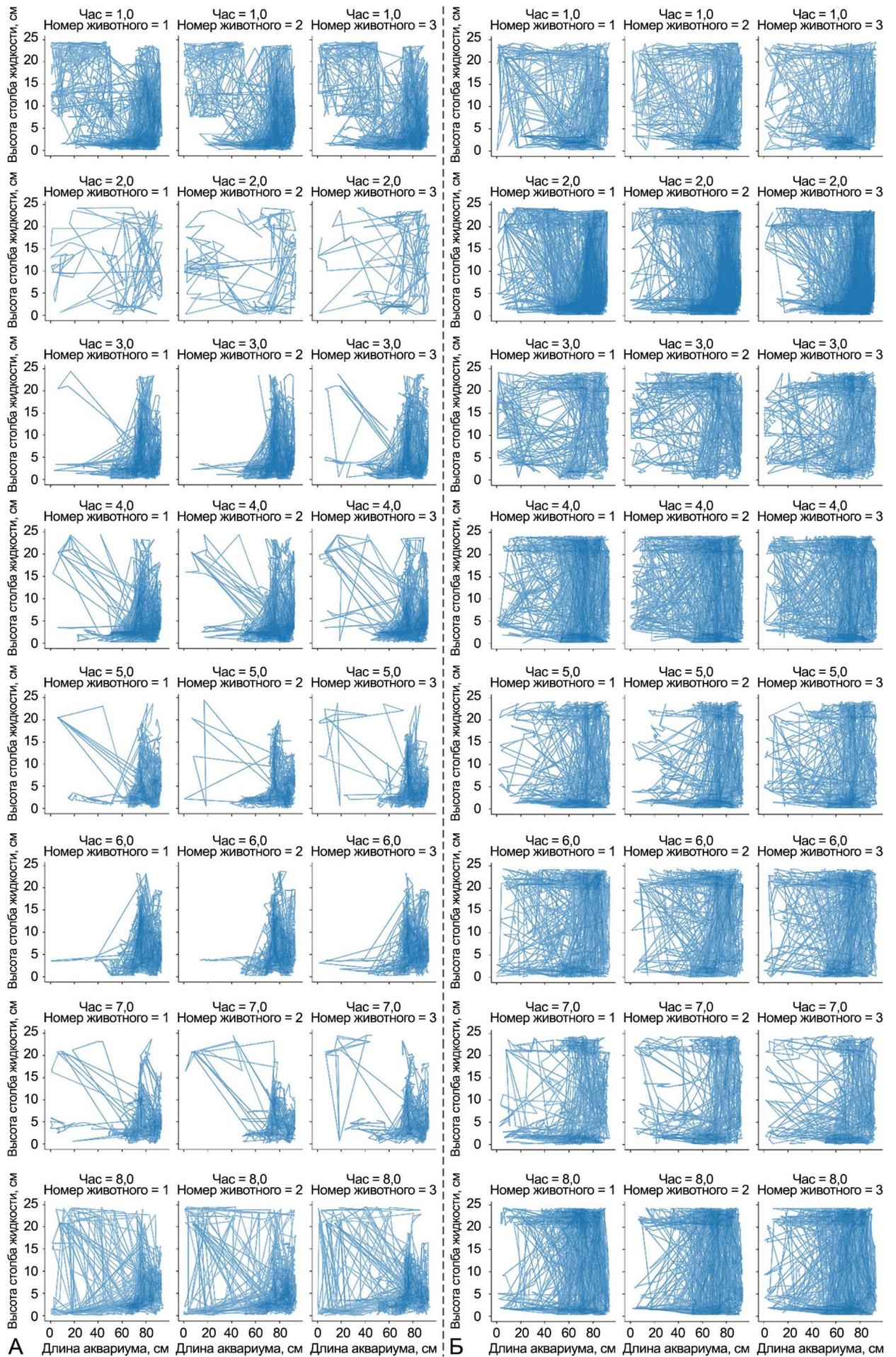


Рисунок 1 – Траектории движения особей контрольного (А) и опытного (Б) экспериментов

Таблица 2 – Средняя скорость особей

Длительность эксперимента, час	Скорость, см/с	
	Контроль	Опыт
1	2,23 ± 0,03	4,30 ± 0,04*
2	2,35 ± 0,01	9,04 ± 0,40*
3	2,00 ± 0,13	2,72 ± 0,09*
4	3,02 ± 0,04	4,05 ± 0,20*
5	1,37 ± 0,12	2,25 ± 0,16*
6	1,91 ± 0,07	2,64 ± 0,19*
7	1,10 ± 0,11	1,62 ± 0,02*
8	2,62 ± 0,16	3,57 ± 0,16*

Примечание. Здесь и далее знаком «*» отмечены статистически значимые различия в средних значениях опытной и контрольной группы.

Таблица 3 – Среднее количество совершенных захватов воздуха одной особью

Длительность эксперимента, час	Количество захватов воздуха, шт.	
	Контроль	Опыт
1	54,00 ± 2,65	63,00 ± 4,36*
2	10,33 ± 1,15	165,33 ± 4,93*
3	13,33 ± 1,53	89,00 ± 8,72*
4	19,33 ± 5,69	170,33 ± 8,08*
5	5,33 ± 1,15	59,67 ± 3,06*
6	6,67 ± 2,31	117,00 ± 11,14*
7	6,33 ± 2,08	41,33 ± 4,93*
8	31,67 ± 2,08	162,67 ± 14,36*

Таблица 4 – Средняя активность передвижений

Длительность эксперимента, час	Активность передвижений, %	
	Контроль	Опыт
1	55,28 ± 1,42	57,49 ± 5,14
2	57,93 ± 1,39	89,21 ± 6,02*
3	53,93 ± 1,50	98,65 ± 2,05*
4	52,46 ± 2,23	62,28 ± 5,63*
5	48,48 ± 2,34	60,87 ± 7,12*
6	26,94 ± 4,05	48,20 ± 1,47*
7	32,19 ± 2,79	85,06 ± 1,47*
8	36,20 ± 5,95	55,71 ± 2,23

Обсуждение

Тепловые характеристики среды – главный фактор для экотермных животных. Температурные условия влияют на поведение, метаболические процессы и физиологию стресса рыб [2, р. 307; 3, р. 328–329].

Костистые рыбы применяют механизмы регуляции сходные по организации с таковыми у других позвоночных [16, р. 730–734]. Выделяют два нейроэндокринных пути реакции рыб на стресс:

– Гипоталамус – гипофиз – интерренальные тельца. Выработка адренокортикотропного гормона и кортизола.

– Непосредственная стимуляция хромоаффинных клеток головной почки для выработки катехоламинов [1, р. 1500–1501].

Синтез, высвобождение и действие гормонов стресса зависят от температуры из-за термодинамического воздействия на кинетику химических реакций, согласно модели Больцмана–Аррениуса [1, р. 1502; 2, р. 307]. Оба пути задействуются при резком повышении температуры. При комбинированном воздействии указанные гормоны запускают глюконеогенез

в печени животного [1, р. 1497]. В результате повышается концентрация свободной глюкозы и лактата и изменяется осмоляльность крови [6, р. 4]. На клеточном уровне запускается высвобождение белков теплового шока [1, р. 1497].

При увеличении температуры среды относительно уровня акклимации в энергетической модели животного происходят изменения: увеличивается скорость биохимических реакций и основного обмена веществ, уменьшение эффективности работы белков и продуктивности метаболических путей [2, р. 307; 17, р. 4]. Например, известно, что у ходячих сомов (*Clarias batrachus* L.) эффективность переваривания пищи снижается на 20% эффективности переваривания пищи при температуре видового оптимума. Возрастают затраты на поддержание пищеварения, перемещения, роста и размножения [2, р. 307–315; 12, р. 3–5]. Эти изменения повышают потребность клеток рыб в кислороде [1, р. 1500; 6, р. 2; 18, р. 826].

Недостаток кислорода заставляет животных изменять поведение и переходить к поиску мест с высоким содержанием кислорода [1, р. 1500; 6, р. 3].

Согласно теории термоустойчивости, ограниченной запасом кислорода, именно его дефицит определяет верхнюю летальную температуру. Взрывной рост затрат на поддержание основного обмена веществ резко увеличивает затраты кислорода. При достижении предела поглощения кислорода из-за сверхзатрат на вентиляцию жабр и низкой концентрации кислорода наблюдается термический шок и смерть животного [17, p. 1–2].

Избыток глюкозы и катехоламины заставляет животных передвигаться с большей активностью и скоростью. Повышение температуры стимулирует физиологические и поведенческие процессы, что приводит к интенсивному развитию, росту или плавательной активности [1, p. 1500; 6, p. 7–8; 19, p. 71]. Ранее у атлантического лосося (*Salmo salar* L.) описано, что повышенные температуры вызывает панику и интенсивную плавательную активность [2, p. 309]. На гигантских данио (*Giant danio*, McClelland) показано увеличение двигательной активности при повышении температуры [18, p. 829]. В нашем исследовании многопёры показывают сходные реакции на острое повышение температуры относительно температуры акклимации. У них отмечается скачок скорости и двигательной активности передвижений уже с первых часов эксперимента.

С другой стороны, у рыб при более высокой температуре часто наблюдается увеличение смелости и агрессивности поведения [19, p. 75; 20, p. 758–759]. Предполагается, что такое поведение ведёт к расширению места обитания и увеличению спектра зон с разнообразными экологическими условиями [1, p. 1502–1503; 2, p. 308]. Это позволяет животным переходить к активному поиску мест с предпочтительными температурными условиями [1, p. 1502; 12, p. 13–15; 21, p. 98]. Но в нашей работе отмечено, что многопёры с повышением температуры двигаются более стереотипно и перемещаются по одной траектории.

Заключение

У рыб как у эктотерм температура тела рыб эквивалентна температуре воды, что оказывает глубокое влияние на их физиологию, метаболизм и поведение. Многопёры, как представители костистых рыб, показывают классическую схему реакции на резкое повышение температуры.

Потепление как стрессовый фактор вызывает увеличение активности, скорости передвижения животных. Изменяются траектории движения многопёр: появляется больше активных стереотипных движений.

Список литературы:

1. Alfonso S., Gesto M., Sadoul B. Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming // *Journal of Fish Biology*. 2021. Vol. 98, № 6. P. 1496–1508. DOI: 10.1111/jfb.14599.
2. Volkoff H., Rønnestad I. Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish // *Temperature*. 2020. Vol. 7, № 4. P. 307–320. DOI: 10.1080/23328940.2020.1765950.
3. Little A.G., Loughland I., Seebacher F. What do warming waters mean for fish physiology and fisheries? // *Journal of Fish Biology*. 2020. Vol. 97, № 2. P. 328–340. DOI: 10.1111/jfb.14402.
4. Голованова И.Л., Голованов В.К. Пищеварительные гликозидазы рыб в условиях повышения температуры

среды (обзор) // *Труды Института биологии внутренних вод РАН*. 2015. № 72 (75). С. 50–59.

5. Шалагина Н.Е., Солдатов А.А., Богданович Ю.В. Влияние холодового шока на размеры и активность ядерных эритроцитов *Scorpaena porcus* (Linnaeus, 1758) (эксперименты *in vitro*) // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2023. Т. 59, № 3. С. 168–177. DOI: 10.31857/s0044452923030087.

6. Neubauer P., Andersen K.H. Thermal performance of fish is explained by an interplay between physiology, behaviour and ecology // *Conservation Physiology*. 2019. Vol. 7, № 1. DOI: 10.1093/conphys/coz025.

7. Голованов В.К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // *Вопросы ихтиологии*. 2013. Т. 53, № 3. С. 286–314. DOI: 10.7868/s0042875213030016.

8. Смирнов А.К., Смирнова Е.С. Поведение молоди окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) в гетеротермальной среде при разной обеспеченности пищей // *Зоологический журнал*. 2019. Т. 98, № 2. С. 182–192. DOI: 10.1134/s0044513419020168.

9. Гашкина Н.А., Моисеенко Т.И. Метаболизм рыб в условиях теплового загрязнения // *Фундаментальные основы биогеохимических технологий и перспективы их применения в охране природы, сельском хозяйстве и медицине: тр. XII междунар. биогеохимической школы, посв. 175-летию со дня рожд. В.В. Докучаева*. Тула: Тул. гос. пед. ун-т им. Л.Н. Толстого, 2021. С. 349–353.

10. Lutek K., Foster K.L., Standen E.M. Behaviour and muscle activity across the aquatic–terrestrial transition in *Polypterus senegalus* // *Journal of Experimental Biology*. 2022. Vol. 225, № 23. DOI: 10.1242/jeb.243902.

11. Tenyang N., Mawamba L.A., Ponka R., Mamat A., Tiencheu B., Womeni H.M. Effect of cooking and smoking methods on proximate composition, lipid oxidation and mineral contents of *Polypterus bichir* fish from far-north region of Cameroon // *Heliyon*. 2022. Vol. 8, № 10. DOI: 10.1016/j.heliyon.2022.e10921.

12. Gardin A., Otero O., Réveillac E., Lafitte A., Valentin X., Lalalus F., Bouchon D., Garcia G. Seasonality and growth in tropical freshwater ectotherm vertebrates: Results from 1-year experimentation in the African gray bichir, giraffe catfish, and the West African mud turtle // *Ecology and Evolution*. 2023. Vol. 13, iss. 3. DOI: 10.1002/ece3.9936.

13. Mönck H.J., Jörg A., Falkenhausen T., Tanke J., Wild B., Dormagen D., Piotrowski J., Winklmayr C., Bierbach D., Landgraf T. BioTracker: An Open-Source Computer Vision Framework for Visual Animal Tracking // *Computer Science. Computer Vision and Pattern Recognition*. 2018. DOI: 10.48550/arxiv.1803.07985.

14. Renesh B. reneshbedre/bioinfokit: Bioinformatics data analysis and visualization toolkit // *Zenodo*. 2020. DOI: 10.5281/zenodo.3698145.

15. Virtanen P., Gommers R., Oliphant T.E., Haberland M., Reddy T., Cournapeau T., Burovski E., Peterson P., Weckesser W., Bright J., Walt S.J., Brett M., Wilson J., Millman K.J., Mayorov N., Nelson A.R.J., Jones E., Kern R., Larson E., Carey C.J., Polat I., Feng Y., Moore E.W., VanderPlas J., Laxalde D., Perktold J., Cimrman R., Henriksen I., Quintero E.A., Harris C.R., Archibald A.M., Ribeiro A.H., Pedregosa F., Mulbregt P., SciPy 1.0 Contributors. SciPy 1.0: Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python // *Nature Methods*. 2020. Vol. 17, № 3. P. 261–272.

16. Crawshaw L.I. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 1977. Vol. 34, № 5. P. 730–734. DOI: 10.1139/f77-113.

17. Holt R.E., Jørgensen C. Climate change in fish: effects of respiratory constraints on optimal life history and behavior // *Biology Letters*. 2015. Vol. 11, iss. 2. DOI: 10.1098/rsbl.2014.1032.

18. Bartolini T., Butail S., Porfiri M. Temperature influences sociality and activity of freshwater fish // *Environmental Biology of Fishes*. 2015. Vol. 98. P. 825–832.

19. Biro P.A., Beckmann C., Stamps J.A. Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010. Vol. 277, № 1678. P. 71–77.

20. Facey D.E., Grossman G.D. The Metabolic Cost of Maintaining Position for Four North American Stream Fishes: Effects of Season and Velocity // *Physiological Zoo-*

logy. 1990. Vol. 63, № 4. P. 757–776. DOI: 10.1086/physzool.63.4.30158175.

21. Donaldson M.R., Raby G.D., Nguyen V.N., Hinch S.G., Patterson D.A., Farrell A.P., Rudd M.A., Thompson L.A. O'Connor C.M., Colotelo A.H., McConnachie S.H., Cook K.V., Robichaud D., English K.K., Cooke S.J. Evaluation of a simple technique for recovering fish from capture stress: integrating physiology, biotelemetry, and social science to solve a conservation problem // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2013. Vol. 70, № 1. P. 90–100. DOI: 10.1139/cjfas-2012-0218.

Статья публикуется при поддержке гранта Ярославской области № 4-нп/2023.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
Евдокимов Евгений Георгиевич , ассистент кафедры физиологии человека и животных; Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова (г. Ярославль, Российская Федерация). E-mail: skrad200052@yandex.ru.	Evdokimov Evgenii Georgievich , assistant of Human and Animal Physiology Department; P.G. Demidov Yaroslavl State University (Yaroslavl, Russian Federation). E-mail: skrad200052@yandex.ru.

Для цитирования:

Евдокимов Е.Г. Поведенческая стратегия адаптации *Polypterus senegalus* (Polypteridae) при повышении температуры окружающей среды // *Самарский научный вестник*. 2023. Т. 12, № 4. С. 28–34. DOI: 10.55355/snv2023124104.