

УДК 597:591.13

ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ. ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОЙ СВЕТОВОЙ ДЕПРИВАЦИИ НА ЭФФЕКТЫ СЕРОТОНИНА У КАРПА *CYPRINUS CARPIO* L.

© 2019 г. В. В. Кузьмина^{1,*}, Д. В. Гарина¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Ярославская область, Некоузский район, поселок Борок, Россия

*e-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 03.05.2018 г.

После доработки 06.12.2018 г.

Принята к публикации 20.02.2019 г.

Исследовано влияние длительной световой депривации (1 и 4 мес.) на время пребывания молоди карпа *Cyprinus carpio* в стартовом отсеке (t_1), латентное время питания (t_2) и рацион (R) под действием серотонина (5-НТ) в течение 96 ч от момента его введения. Показано, что t_1 под влиянием 5-НТ достоверно не изменяется и не зависит от режима освещения. В наибольшей степени 5-НТ влияет на t_2 . Через 1 ч после инъекции 5-НТ у рыб, содержащихся в условиях световой депривации в течение 1 мес., t_2 увеличивается в 5 раз, в течение 4 мес. — в 11.6 раз по сравнению с контролем. Достоверное снижение рациона (R) у карпов под воздействием 5-НТ через 1 мес. наблюдения зарегистрировано при обоих режимах освещения, через 4 мес. — лишь в условиях световой депривации. Обсуждаются возможные механизмы влияния 5-НТ на исследуемые показатели пищевого поведения рыб в условиях длительной световой депривации.

Ключевые слова: карп *Cyprinus carpio*, серотонин, пищевое поведение, латентное время питания, рацион, световая депривация

DOI: 10.1134/S0044452919030094

ВВЕДЕНИЕ

Поиск и потребление пищи у рыб включают ряд сложных поведенческих актов, координация которых осуществляется при взаимодействии нервной и эндокринной систем. В регуляции пищевого поведения участвуют сигнальные молекулы и рецепторы, осуществляющие анализ информации, поступающей из внешней и внутренней среды. Интеграция поступающих сигналов осуществляется в гипоталамусе при участии других отделов мозга [1–3]. Однако при анализе механизмов регуляции пищевого поведения рыб в настоящее время наибольшее внимание уделяется нейропептидам [3]; вместе с тем есть сведения об участии в регуляции аппетита у рыб серотонинергических систем, ингибирующих потребление пищи [1, 2]. 5-НТ является одним из ключевых нейромедиаторов, функции которого у животных, находящихся на разных уровнях филогенетического развития, многообразны. Действительно, 5-НТ участвует в процессах метаболизма, терморегуляции и энергетического баланса, а также вовлечен в регуляцию сердечно-сосудистой системы, локомоторной активности, социального и агрессивного поведения. Кроме то-

го, 5-НТ включен в комплекс стрессорных реакций [4, 5].

Локализация 5-НТ в мозге рыб близка таковой млекопитающих. Так, у серебряного карася *Carassius auratus* иммунореактивные цереброспинальные нейроны и клетки обнаружены в ядрах гипоталамуса, таламуса и гипофиза, а изолированные иммунореактивные клетки — в продолговатом мозге [6]. При исследовании пецилии пятнистой *Xiphophorus maculatus* показано, что клетки, содержащие иммунореактивный серотонин (5-НТ-ir), локализованы в головном мозге, гипофизе и в шишковидной железе. При этом в головном мозге найдены ir-нейроны в стенке третьего желудочка [7].

Известно, что увеличение концентрации 5-НТ в гипоталамусе приводит к снижению потребления пищи животными [5]. Изначально аноректический эффект 5-НТ у рыб был выявлен при его центральном (интрацеребровентрикулярном) введении серебряному карасю *C. auratus* [8]. Позднее была продемонстрирована возможность ингибиторного эффекта при введении *per os* желатиновых капсул, содержащих 5-НТ, обыкновенному лавраку *Dicentrarchus labrax*, при этом наблюдалось увеличение уровня 5-НТ в плазме крови почти в 2 раза, с мак-

симальным эффектом через 20–45 мин после потребления гранул, сопровождающееся снижением потребления пищи [9]. При исследовании обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* было доказано, что аноректический эффект может достигаться при внутрибрюшинном и внутримышечном введении 5-НТ. Кроме того, выявлено ингибирующее влияние 5-НТ на скорость пищевой реакции рыб – величину, обратно пропорциональную латентному времени питания [5], а также “на индивидуальную вариабельность нейротрансмиссии 5-НТ в мозге как корреляцию с комплексными поведенческими синдромами, связанными с мотивацией питания” [10].

Есть сведения о значительном влиянии сезона на содержание 5-НТ – уменьшение в осенне-зимний период по сравнению с летним в кишечнике карпа [11], а также температуры – увеличение на 5°C приводит к увеличению уровня 5-НТ в мозге обыкновенного речного угря *Anguilla anguilla* почти на 20% [12]. Вместе с тем уменьшение содержания 5-НТ в тканях рыб может быть связано не только с сезонным изменением температуры воды, но и с уменьшением продолжительности светового дня и интенсивности светового потока в осенне-зимний период.

Помимо этого, существуют доказательства влияния времени суток как на содержание 5-НТ в гипоталамусе, так и на интенсивность питания рыб. Так, средние концентрации 5-НТ в мозге самцов фундулюса большого *Fundulus grandis* были выше между 8:30 утра и 4:30 вечера, чем между 8:30 после полудня и 4:30 до полудня [13]. У серебряного карася *C. auratus*, напротив, в темновую фазу содержание 5-НТ в гипоталамусе достоверно увеличивалось по сравнению с дневной фазой [14]. Однако самцы фундулюса большого *F. grandis*, содержащиеся в постоянной темноте в течение одной недели, имели значительно меньшую концентрацию 5-НТ в мозге, чем самцы, содержавшиеся в условиях постоянного освещения [13]. При исследовании мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* выявлена значительная сезонная и циркадианная вариабельность содержания 5-НТ в гипоталамусе и переднем мозге. Максимальное содержание 5-НТ обнаружено в апреле, минимальное – в декабре. При этом в феврале и марте концентрация 5-НТ в ночное время была существенно выше, чем в дневное время [15]. У пятнистого змееголова *Channa punctatus* наиболее значительные суточные вариации 5-НТ в гипоталамусе также выявлены в феврале, однако наиболее высокий уровень – в ноябре [16]. У фундулюса средние концентрации 5-НТ в мозге, напротив, в утренние и дневные часы превышали таковые в вечернее и ночное время [13]. При исследовании пятнистого змееголова *C. punctatus* доказано, что серотонинергическая активность контролируется в первую очередь фотопериодом, а также

высокой температурой, имеющей аддитивный эффект [17].

Важную роль при этом, по-видимому, играют взаимоотношения парафиза (аналога эпифиза), обладающего фоточувствительными клетками, и гипоталамо-гипофизарной системы [18], а также сетчатки глаза, содержащей 5-НТ [19]. Экспериментальные данные, касающиеся зависимости эффектов 5-НТ на различные аспекты пищевого поведения рыб от долготочасного уменьшения продолжительности светового дня и интенсивности светового потока, отсутствуют.

Цель работы – сопоставление эффектов 5-НТ на различные аспекты пищевого поведения карпа в условиях переменной освещенности и длительной световой депривации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Условия содержания рыб. Объект исследования – молодь карпа *Cyprinus carpio* L., полученная в результате естественного нереста с последующим выращиванием в течение летнего периода в прудах стационара экспериментальных и полевых исследований ИБВВ РАН “Сунога” (п. Борок Ярославской обл.). После поимки в конце сентября рыб транспортировали в лабораторию, где они до начала экспериментов содержались в аквариуме объемом 200 л с проточной системой водопроводной воды и принудительной аэрацией (температура воды 18–20°C, pH 7.0–7.3, общая жесткость 4.6 ммоль/л, Ca^{2+} – 3.1, Mg^{2+} – 1.5, Na^{+} – 2.0, K^{+} – 0.13, Cl^{-} – 0.08, SO_4^{2-} – 0.19 ммоль/л). Рыб кормили два раза в неделю *ad libitum*. Корм состоял из филе минтая *Theragra chalcogramma* (86 г), измельченного с помощью блендера, и корма для форели (“Raisioagro Oy”, Финляндия, 14 г), которые смешивали с 200 мл 7.5% раствора желатина. Состав корма: белки – 17.3%, жиры – 1.7% и углеводы – 0.1% в расчете на сырую массу.

Проведено 2 серии экспериментов: в июне и октябре. Предварительно формировали 4 группы рыб, массой 8.8 ± 1.0 г, по 5 экз. в каждой. Сформированные группы рыб размещали в 4 непроточных аквариумах объемом 40 л (площадь дна 30 × 60 см) с принудительной аэрацией воды. Фильтрация и аэрация воды осуществлялась при помощи фильтра FAN-1 Plus (Китай). Температура воды $20 \pm 2^\circ\text{C}$, режим искусственного освещения – 6 ч. “свет” : 18 час. “темнота”. Рыб акклиматизировали к этим условиям в течение 2 сут, после чего начинали приучать находить корм и потреблять пищу в экспериментальных условиях. Обучение и последующие опыты проводили в отдельном аквариуме, размеры которого совпадали с таковыми аквариумов, в которых содержались рыбы. Обучение и опыты проводили индивидуально, один раз в сутки, в 10 ч утра. Предварительно группу рыб, состоящую из

5 особей, переносили в емкость со свежей водой. Затем каждую особь поочередно переносили в экспериментальный аквариум, где помещали в стартовый отсек — камеру из прозрачного оргстекла с перфорациями (стартовый отсек), размером $10 \times 5 \times 6$ см, установленную у задней стенки аквариума. Передняя стенка камеры (заслонка) могла подниматься. У противоположной стенки аквариума помещали корм (30 экз. замороженных личинок хирономид, массой 7.5 мг). Через 1 мин, когда рыба успокаивалась, открывали заслонку. Фиксировали время выхода рыбы из стартовой камеры после подъема заслонки (t_1) и время, требующееся для достижения кормового пятна — латентное время питания (t_2), величина которого обратно пропорциональна скорости пищевой реакции. Продолжительность потребления корма ограничивали 3 мин. Остаток корма изымали и подсчитывали количество съеденной пищи (рацион, R). После этого рыбу изымали и возвращали в соответствующий аквариум. Затем в камеру последовательно помещали следующих особей. После выработки у рыб устойчивого рефлекса на поиск корма и потребление пищи, когда t_2 интактных рыб становилось стабильным, начинались эксперименты. Обучение продолжалось 14 сут. В этот период и во время экспериментов рыбы получали корм (5% от массы тела) ежедневно после регистрации исследуемых параметров, в 16 ч.

Условия эксперимента. После окончания периода обучения 2 аквариума из 4 затемнялись. Режим освещения в затемненных аквариумах — 0 ч “свет”: 24 час “темнота”. Освещенность на поверхности воды незатемненных аквариумов соответствовала 405 лк, затемненных — 0.08 лк. Через 1 мес. содержания в условиях различного фотопериода у рыб двух групп, содержащихся в условиях световой депривации (условно “темновых” групп), и двух групп, содержащихся в условиях переменной освещенности (условно “световых” групп), регистрировали показатели пищевого поведения, которые рассматривали как показатели интактных рыб. При этом рыб, содержащихся в условиях световой депривации, перед опытом при помощи сачка переносили в затемненную емкость, рыб, содержащихся в условиях переменной освещенности — в незатемненную емкость. Рыбам контрольной “световой” группы последовательно за 1 ч до регистрации показателей пищевого поведения внутрибрюшинно вводили 0.1 мл раствора Рингера для холоднокровных животных (109 mM NaCl, 1.9 mM KCl, 1.1 mM CaCl₂, 1.2 mM NaHCO₃), рыбам опытной “световой” группы — равное количество гидрохлорида 5-НТ (“Sigma Aldrich”, США) в дозе 10 мкг/г массы тела, приготовленного на основе раствора Рингера того же состава. Для минимизации стресса, вызванного хендлингом, во время инъекции

рыб держали в салфетке, пропитанной водой. Аналогичные процедуры проводили с рыбами контрольной и опытной “темновой” группы. При этом строго учитывали интервал времени от начала инъекции до помещения рыб в стартовый отсек. Все операции проводили максимально быстро. Регистрация показателей пищевого поведения рыб осуществлялась до введения 5-НТ (интактные рыбы, 0 ч), а также через 1, 24, 48, 72 и 96 ч после инъекции препаратов. Наркоз не использовался во избежание нарушения моторных реакций рыб во время регистрации показателей пищевого поведения. Опыты проводили в экспериментальном аквариуме при освещении 405 лк. Сразу после эксперимента рыб “темновых” групп возвращали в затемненные аквариумы, рыб “световых” групп — в аквариумы с переменным освещением. Через 4 мес. по той же схеме проведена повторная серия экспериментов.

Статистическая обработка данных. Данные обработаны статистически с использованием приложения EXCEL программы MS Office и Statistica 6.0 (StatSoft). Степень воздействия каждого из изученных факторов (серотонин и освещение) на характеристики пищевого поведения карпов, а также их взаимовлияние оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа ANOVA. Достоверность различий средних при попарном сравнении показателей опытной и контрольной групп оценивали по непараметрическому критерию Манна—Уитни при $p \leq 0.05$ — $p \leq 0.001$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты опытов свидетельствуют о том, что максимальное изменение исследованных показателей наблюдается через 1 ч после введения рыбам 5-НТ. Однако ни инъекции 5-НТ, ни световая депривация достоверно не влияют на величину t_1 . Во всех вариантах опыта рыбам для выхода из камеры требовалось менее 1 мин, причем различия между показателями опытной и контрольной групп были недостоверными. Так, в июне через 1 ч после инъекции 5-НТ величина t_1 у рыб “световой” группы в контроле равнялась 0.5 ± 0.1 , в опыте — 0.7 ± 0.3 с, “темновой” — 0.6 ± 0.1 и 0.8 ± 0.2 с соответственно. В октябре в этот же срок наблюдения у рыб “световой” группы значения в контроле соответствовали 0.5 ± 0.1 , в опыте — 0.6 ± 0.1 с, “темновой” — 0.6 ± 0.1 и 0.5 ± 0.1 с соответственно. В наибольшей степени под воздействием 5-НТ в обеих сериях экспериментов увеличивается t_2 . При этом достоверное ($p < 0.01$) увеличение показателя регистрируется через 1 ч после инъекции только у рыб “темновой” группы (рис. 1б, 1г). В июне величина t_2 у рыб “темновой” группы под действием 5-НТ была в 5 раз выше, чем в контроле (рис. 1б). У рыб “световой” группы этот показатель вырос лишь на 16%

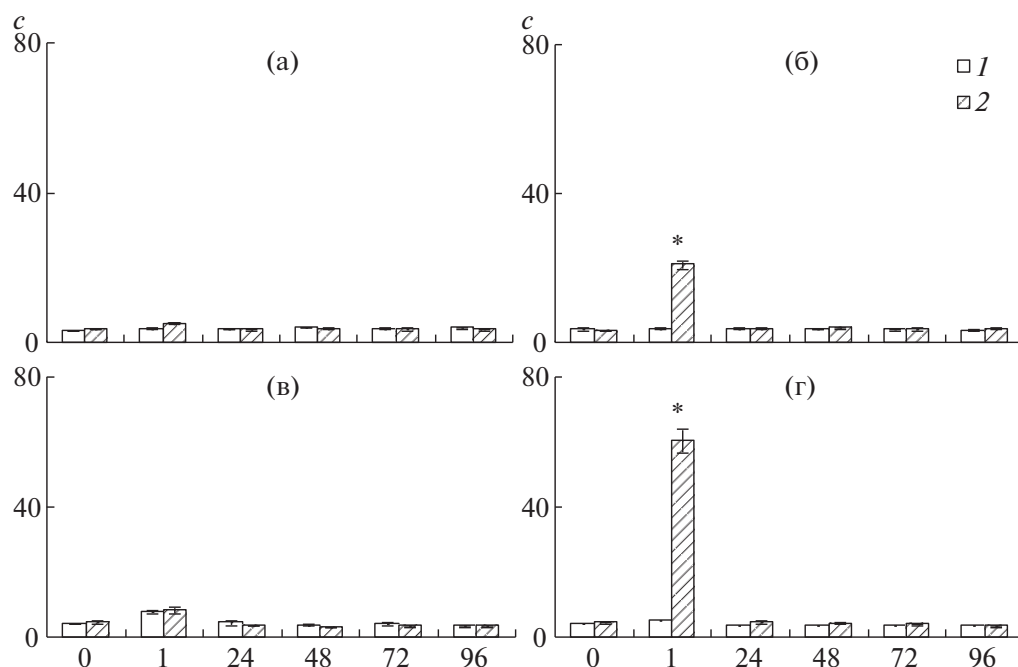


Рис. 1. Влияние серотонина на латентное время питания карпа (t_2) в условиях переменной освещенности (а, в) и в условиях световой депривации (б, г) в июне (а, б) и октябре (в, г).

Обозначения: по горизонтали: время после инъекции серотонина, ч, 0 — интактные рыбы; по вертикали — латентное время питания, с.

Здесь и на рис. 2: представлены средние значения и их ошибки. 1 — контроль (раствор Рингера), 2 — опыт (5-НТ). * — достоверные отличия от контроля, $p < 0.01$.

по сравнению с контролем (рис. 1а). В октябре показатель t_2 под действием 5-НТ у рыб “темновой” группы увеличился в 11.6 раза по сравнению с контролем (рис. 1г), у рыб “световой” группы — практически не изменился (рис. 1в). Изменение показателя по отношению к таковому интактных рыб носило аналогичный характер.

Значения R под действием 5-НТ, и режима освещения изменялись менее значительно по сравнению с t_2 (рис. 2а–2г). В июне у рыб “темновой” группы достоверное ($p < 0.05$) снижение R по сравнению с контролем наблюдалось через 1 и 24 ч после инъекции 5-НТ на 54 и 31% соответственно. У рыб “световой” группы значения R по сравнению с контролем через 1 ч и 48 ч достоверно ($p < 0.05$) снижались на 38 и 24% соответственно. В октябре у рыб “темновой” группы достоверное ($p < 0.05$) снижение R наблюдалось лишь через 1 ч после инъекции 5-НТ — на 60% по сравнению с контролем, у рыб “световой” группы из-за значительной вариабельности показателя снижение значений R оказалось недостоверным. Однако по сравнению с интактными рыбами уменьшение R под действием 5-НТ было более значительным ($p < 0.05$) во всех вариантах опыта.

Для выяснения вопроса о том, какой из двух исследованных факторов (5-НТ или режим освещен-

ности) оказывает больший эффект на интенсивность питания и двигательные реакции рыб, а также наличие взаимовлияния этих двух факторов, был проведен двухфакторный дисперсионный анализ. Подтверждено, что оба фактора не влияют на время пребывания рыб в стартовом отсеке t_1 . Выявлена сильная достоверная связь эффекта 5-НТ и показателя t_2 с режимом освещенности. R достоверно снижается в июне под воздействием 5-НТ, но не изменяется в зависимости от режима освещенности. В октябре, несмотря на тенденцию, достоверного снижения R ни под воздействием 5-НТ, ни в зависимости от режима освещенности не отмечено (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов подтвердили ранее полученные данные об ингибиторном влиянии 5-НТ на пищевое поведение рыб, выражающееся в снижении количества съеденной рыбами пищи [9, 10] и увеличении латентного времени питания [5]. При этом возможно как прямое, так и опосредованное действие 5-НТ на пищевое поведение рыб. Прежде, чем обсуждать влияние световой депривации на пищевое поведение рыб, следует отметить, что есть сведения о зависимости от светового режима уровня кортизола, гормонов щитовидной

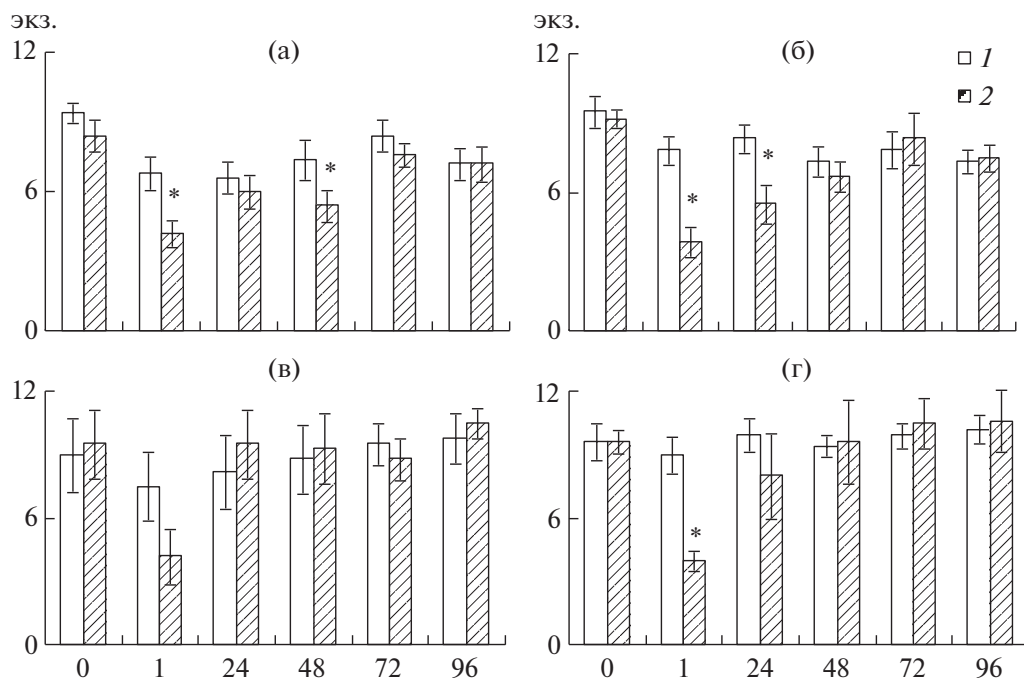


Рис. 2. Влияние серотонина на рацион карпа (R) в условиях переменной освещенности (а, в) и в условиях световой депривации (б, г) в июне (а, б) и октябре (в, г).

По горизонтали: время после инъекции серотонина, ч, 0 — интактные рыбы; по вертикали — рацион, экз. личинок хирономид, * — достоверные отличия от контроля, $p < 0.05$.

железы и гормона роста в плазме крови радужной форели [20]. Кроме того, показано, что введение глюкозы увеличивает уровень 5-НТ в теленцефалоне, а введение инсулина уменьшает отношение 5-гидроксииндолуксусной кислоты/5-гидрокси-триптамина в гипоталамусе [21]. Эти данные свидетельствуют о существовании сложных взаимоот-

ношений серотонинергической и других регуляторных систем, контролирующих пищевое поведение рыб.

Сопоставление данных контроля и опыта свидетельствует о том, что под влиянием 5-НТ у рыб, содержавшихся длительное время в условиях переменной освещенности, и у рыб, содержавшихся в

Таблица 1. Анализ зависимости эффектов 5-НТ на параметры пищевого поведения рыб от режима освещенности в двух сериях экспериментов

Характеристики пищевого поведения рыб	Факторы	июнь		октябрь	
		F	p	F	p
Время нахождения в стартовом отсеке (t_1)	5-НТ	2.18	0.14	0.06	0.81
	Режим освещения	0.06	0.81	0.43	0.51
	Режим освещения $\times$ 5-НТ	1.08	0.30	0.02	0.88
Латентное время питания (t_2)	5-НТ	5.63	0.02	8.12	0.005
	Режим освещения	4.96	0.03	6.85	0.01
	Режим освещения $\times$ 5-НТ	6.07	0.015	8.75	0.04
Рацион (R)	5-НТ	12.83	0.001	0.77	0.38
	Режим освещения	1.30	0.26	0.56	0.46
	Режим освещения $\times$ 5-НТ	0.11	0.74	0.44	0.51

Обозначения: F — критерий Фишера, p — уровень значимости. Число степеней свободы во всех вариантах — 1.

условиях световой депривации, степень изменения исследованных характеристик различна. При этом световая депривация в большей степени влияет на t_2 , чем на R . Наибольшие их изменения в первые часы эксперимента иногда (рис. 1в) могут быть связаны со стрессом, вызванным хендлингом и переносом рыб из одних аквариумов в другие [10], однако в большинстве случаев — с эффектом 5-НТ.

Тенденция к снижению продолжительности влияния 5-НТ на R в осенний период по сравнению с летним периодом, по всей вероятности, связана с компенсаторной ролью обоняния в условиях световой депривации. Ранее было показано, что у хронически аносмированных рыб развивается феномен компенсаторного развития вкусовой системы [22]. Значительное усиление эффектов экзогенного 5-НТ на t_2 у рыб, содержащихся в условиях световой депривации, в октябре, по всей вероятности, обусловлено уменьшением его концентрации в мозге в результате снижения интенсивности его синтеза. Это предположение косвенно подтверждают сведения о том, что содержание 5-НТ в кишечнике карпа уменьшается в осенне-зимний по сравнению с летним периодом [11, 15]. При этом уменьшение концентрации 5-НТ в мозге и других тканях может влиять на различные системы организма [20], в том числе мышечную систему. Увеличение t_2 после введения 5-НТ коррелирует с данными, свидетельствующими о снижении исследовательского поведения и двигательной активности у арктического гольца *Salvelinus alpinus* после фармакологической стимуляции серотонинергической активности мозга [2]. Помимо этого, важную роль могут играть сезонные перестройки обмена, влияющие на уровень 5-НТ в мозге. В частности, установлено значительное влияние сезона на эффекты инсулина [23], уменьшающего отношение 5-гидроксииндолуксусной кислоты/5-гидрокситриптамина в гипоталамусе [21], что подтверждает влияние сезона на взаимоотношения серотонинергической и других регуляторных систем, контролирующих пищевое поведение рыб.

Также известно, что долгосрочная пищевая депривация значительно увеличивает уровень основного метаболита 5-НТ — 5-гидроксииндолуксусной кислоты в гипоталамусе (в течение 2 и 3 нед) и теленцефалоне (в течение 1–3 нед). При этом значительно увеличивается отношение 5-гидроксииндолуксусная кислота/5-НТ [21]. Ведущую роль при этом могут играть взаимоотношения парафиза, обладающего фоточувствительными клетками, и гипоталамо-гипофизарной системы [18], а также сетчатка глаза. Так, 5-НТ обнаружен в амакриновых клетках сетчатки (слое ассоциативных нейронов, получающих входные сигналы от биполярных нейронов и других амакриновых клеток, посылающих сигналы ганглиозным клеткам и биполярным

клеткам сетчатки) у золотой рыбки *Ca-rassius auratus* [19] и маракайбо *Eugerres plumieri* [24].

Ранее влияние уровня освещенности на организм рыб изучалось в связи с циркадианными ритмами. Известно, что в реализации этих ритмов у животных участвуют светозависимые криптохромы CRY1 и CRY2, гены которых экспрессируются в сетчатке [25]. Криптохромы, реагирующие на синий свет, взаимодействуют с находящимися в ганглиях глубинных слоев сетчатки меланопсинами (опсинами 4), запускающими циркадианные ритмы. Важно отметить, что меланопсин также в больших количествах представлен в сосудистой системе, где он действует как вазодилататор [26]. По всей вероятности, в условиях длительной световой депривации снижается экспрессия криптохромов в сетчатке, а также меланопсина в сетчатке и в сосудах. Можно предположить, что снижение уровня меланопсина вызывает вазоконстрикцию и, как следствие, снижение двигательной активности рыб. Помимо этого, возникает стойкое изменение метаболизма, влияющее на двигательные реакции рыб.

Таким образом, 5-НТ не влияет на время пребывания рыб в стартовой камере; данный показатель также не зависит от режима освещенности. В условиях световой депривации под влиянием 5-НТ значительно увеличивается латентное время питания рыб. Эффект 5-НТ усиливается с продолжительностью эксперимента и максимален через 4 мес. нахождения рыб в условиях световой депривации. Влияние 5-НТ на рацион рыб, напротив, выше через 1 мес. нахождения в условиях световой депривации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность за техническую помощь в работе П.В. Меньшаковой и Е.А. Куливацкой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690102-9).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. De Pedro N., Björnsson B.T. Regulation of food intake by neuropeptides and hormones. Food intake in fish. Ch. 12. (Eds. Houlihan D., Boujard T., Jobling M.). Oxford: Blackwell Sci. 269–296. 2001.
2. Кузьмина В.В. Процессы экзотрофии у рыб. Организация. Регуляция. Адаптации. Москва: Полиграф-Плюс. 2015. [Kuz'mina V.V. Processy ekzotrofii u ryb. Organizatsiya. Regulyatsiya. Adaptatsii. [Processes of the exotrophy in fishes. Organization. Regulation. Adaptation]. M.: Poligraf-Plyus. 2015].
3. Volkoff H. The neuroendocrine regulation of food intake in fish: A review of current knowledge. Frontiers Neurosci. 2016. <https://doi.org/10.3389/fnins.2016.00540>
4. Donovan M.H., Tecott L.H. Serotonin and the regulation of mammalian energy balance. Front Neurosci. 7 (36): 1–15. 2013.
5. Kuz'mina V.V. Effect of serotonin on exotrophy processes in fish. New Developments in Serotonin Research (Ed. Ming D. Li). Hauppauge, USA: Nova Science Publishers, Inc. Ch 5. 89–122. 2015.
6. Kah O., Chambolle P. Serotonin in the brain of the goldfish, *Carassius auratus*: An immunocytochemical study. Cell Tissue Res 234: 319–333. 1983.
7. Margolis-Kazan H., Halpern-Sebold L.R., Schreibman M.P. Immunocytochemical localization of serotonin in the brain and pituitary gland of the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. Cell Tissue Res. 240: 311–314. 1985.
8. De Pedro N., Pinillos M.L., Valenciano A.I., Alonso-Bedate M., Delgado M.J. Inhibitory effect of serotonin on feeding behavior in goldfish: Involvement of CRF. Peptides. 19 (3): 505–511. 1998.
9. Rubio V.C., Sanchez-Vazquez F.J., Madrid J.A. Oral serotonin administration affects the quantity and the quality of macronutrients selection in European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. Physiol. Behav. 87: 7–15. 2006.
10. Silva P.I.M., Martins C.I.M., Höglund E., Gjøen H.M., Øverli Ø. Feeding motivation as a personality trait in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): Role of serotonergic neurotransmission. Fish Physiol. Biochem. 40 (5): 1547–1557. 2014. <https://doi.org/10.1007/s10695-014-9947-2>
11. Теренина Н.Б., Густавссон М.К.С. Нейротрансмиттеры гельминтов (биогенные амины, оксид азота). М.: Наука. 2003. [Terenina N.B., Gustavsson M.K.S. Nejrotransmittery gel'mintov (biogennyye aminy, oksid azota) [Neurotransmitters of helminths (biogenous amines, nitrogen oxide)]. M.: Nauka. 2003].
12. Sebert P., Barthelemy L., Caroff J. Serotonin levels in fish brain: effects of hydrostatic pressure and water temperature. Experientia. 41: 1429–1430. 1985.
13. Fingerman S.W. Circadian rhythms of brain 5-hydroxytryptamine and swimming activity in the teleost, *Fundulus grandis*. Comp. Biochem. Physiol. 54: 49–53. 1976.
14. Olcese J.M., Darr C., Demuri B., Hall T.R., de Vlaming V. Photoperiod effects on hypothalamic serotonergic activity in the goldfish, *Carassius auratus*. Comp. Biochem. Physiol. 66: 363–365. 1980.
15. Senthilkumaran B., Joy K. Annual variations in hypothalamic serotonin and monoamine oxidase in the catfish *Heteropneustes fossilis* with a note on brain regional differences of day-night variations in gonadal preparatory phase. Gen. Comp. Endocrinol. 90: 372–382. 1993.
16. Khan I.A., Joy K.P. Seasonal and daily variations in hypothalamic monoamine levels and monoamine oxidase activity in the teleost *Channa punctatus* (Bloch). Chronobiol. Int. 5 (4): 311–316. 1988.
17. Khan I.A., Joy K.P. Differential effects of photoperiod and temperature on hypothalamic monoaminergic activity in teleost *Channa punctatus* (Bloch). Fish Physiol. Biochem. 8: 291–297. 1990.
18. Андреева Н.Г., Обухов Д.К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. СПб: “Лань”. 1999. [Andreeva N.G., Obuhov D.K. Evolyucionnaya morfologiya nervnoj sistemy pozvonochnyh. [Evolutionary morphology of nervous system of vertebrata]. SPb: “Lan’”. 1999.]
19. Tornqvist K., Hansson C.H., Ehinger B. Immunohistochemical and quantitative analysis of 5-hydroxytryptamine in the retina of some vertebrates. Neurochem. Inr. 5: 299–307. 1983.
20. Reddy P.K., Leatherland J.F. Influences of photoperiod and alternate days of feeding on plasma growth hormone and thyroid hormone levels in juvenile rainbow trout. J. Fish Biol. 63: 197–212. 2003.
21. Ruibal C., Soengas J.L., Aldegunde M. Brain serotonin and the control of food intake in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Effects of changes in plasma glucose levels. J. Comp. Physiol. A. 188: 479–484. 2002.
22. Касумян А.О., Марусов Е.А. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы. Вопросы ихтиол. 47 (5): 684–693. 2007. [Kasumyan A.O., Marusov E.A. Chemoreception in chronically anosmiated fish: A phenomenon of compensatory development of the gustatory system. J. Ichthyol. 47 (5): 684–693. 2007. (In Russ.)].
23. Кузьмина В.В. Влияние инсулина на уровень гликемии у пресноводных костистых рыб. Биология и физиология пресноводных организмов. Л. Наука. 22 (25): 190–197. 1971. [Kuz'mina V.V. Vliyanie insulina na uroven' glikemii u presnovodnyh kostistyh ryb [Influence of insulin on glycemia level at freshwater bony fishes]. Biologiya i fiziologiya presnovodnyh organizmov [Biology and Physiology of Freshwater Organisms]. L. Nauka. 22(25): 190–197. 1971. (In Russ.)].
24. Jaffe E.H., Urbina M., Ayala C., Chemello M.E. Serotonin containing neurons in the retina of the teleost *Eugerres plumieri*. Vision Res. 27 (12): 2015–2026. 1987.
25. Sancar A. Regulation of the mammalian circadian clock by cryptochromes. J. Biol. Chem. 279: 34079–34082. 2004.
26. Sikka G., Hussmann G.P., Panday D., Caj S., Hori D., Park J.T., Steppan G., Kim J.H., Barodka V. Melanopsin mediated light-dependent relaxation in blood vessels. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 11 (50): 17977–17982. 2014. <https://doi.org/10.1073/pnas.1420258111>

Food Behavior in Fish: the Influence of Long-Term Light Deprivation on Serotonin Effects in the Carp *Cyprinus carpio* L.

V. V. Kuz'mina^{a,#} and D. V. Garina^a

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia

[#] e-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

We studied the influence of long-term light deprivation (1 and 4 months) on the latency of leaving the starting chamber (t_1), feeding latency (t_2), and food intake (or ration, R) in carp *Cyprinus carpio* juveniles injected with serotonin (5-HT) as observed during 96 h since injection. It was found that 5-HT has no significant effect on t_1 irrespective of the light regime (constant dark in experiment vs. intermittent light–dark in control), while exerting a maximum effect on t_2 . 1 h after 5-HT injection, t_2 increases 5 times in fish deprived of light for 1 month and 11.6 times in those deprived of light for 4 months as compared to the control group. A significant 5-HT-induced decrease in R was observed after 1 month both in experimental and control groups and after 4 months in the experimental (light-deprived) group only. Possible mechanisms underlying the effect of 5-HT on the above parameters of fish feeding behavior under conditions of long-term light deprivation are discussed.

Keywords: carp *Cyprinus carpio*, serotonin, feeding behavior, feeding latency, food intake, light deprivation