

УДК 597.554.3-15.08

ОРГАНИЗАЦИЯ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ДАНИО РЕРИО (*DANIO RERIO* (HAMILTON 1822), CYPRINIDAE) В ЛАБИРИНТЕ

© 2019 г. О. М. Желтова^{1, 2, *}, В. А. Непомнящих²

¹Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, 150008, Ярославль, Россия

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская область, 152742, Россия

*e-mail: zheltova95@bk.ru

Поступила в редакцию 18.03.2018 г.

После доработки 18.03.2018 г.

Принята к публикации 18.03.2018 г.

Чтобы выяснить, способны ли рыбы к спонтанному чередованию, указывающему на возможность запоминать пройденный путь в крестообразном лабиринте без ориентиров, мы провели эксперимент с *Danio rerio* (Cyprinidae). У некоторых особей уровень спонтанного чередования оказался высоким, однако в среднем для всех рыб не отличался от случайного, равного 44.4%. Рыбы не пользовались памятью о пройденном пути. Показано, что в лабиринте *D. rerio* использовали стереотипные стратегии исследовательского поведения: обходы лабиринта по периметру и челночные переходы между двумя коридорами. Корреляционный анализ показал, что, чем выше доля обходов, тем выше уровень чередования, а чем выше доля челночных переходов, тем уровень чередования ниже. Таким образом, высокий уровень чередования, все же наблюдавшийся у некоторых особей, можно объяснить высокой долей обходов у этих же особей. Кроме того, было выяснено, что у *D. rerio* отсутствует асимметрия поворотов при выходе из коридоров лабиринта. Не выявлено влияния длины коридоров лабиринта на спонтанное чередование и стереотипные стратегии.

Ключевые слова: *D. rerio* (данио рерио), Cyprinidae, исследовательское поведение, крестообразный лабиринт, спонтанное чередование, челночные переходы, обходы, асимметрия

DOI: 10.1134/S004451341902020X

Исследовательское поведение животных, оказавшихся в незнакомой среде, имеет важное адаптивное значение. В результате исследования формируется так называемая когнитивная карта новой среды. В дальнейшем эта карта помогает животному быстрее находить в уже знакомой среде пищу и другие ресурсы. В процессе исследования проявляются способности животного к запоминанию расположения ориентиров в среде и последовательности собственных передвижений (Lanke et al., 1993).

Одним из методов экспериментального изучения исследовательского поведения служит использование радиальных лабиринтов, например крестообразных, с четырьмя слепыми коридорами, расходящимися от центральной площадки под прямым углом один к другому. В частности, для грызунов, крыс и мышей было выявлено спонтанное чередование. Оно заключается в том, что, имея возможность посещать разные коридоры лабиринта, животное выбирает для очередного посещения тот из коридоров, в котором оно не было дольше всего. При этом грызуны руковод-

ствуются различными ориентирами, позволяющими отличать один коридор от другого. При отсутствии ориентиров в однородном лабиринте они запоминают последовательность своих перемещений (Lanke et al., 1993).

Спонтанное чередование в крестообразном лабиринте обнаружено также у крабов (Ramey, 2009). При этом инвазионные виды крабов, вытесняющие местные виды из их местообитаний, превосходят последних по способности к спонтанному чередованию. Это означает, что способность к спонтанному чередованию важна и имеет определенное экологическое значение. Вместе с тем, данное явление изучалось только у представителей немногих таксонов животных. В частности, оно практически не изучено у рыб. Единственным исключением является недавно проведенное исследование спонтанного чередования у плотвы (*Rutilus rutilus* L., Cyprinidae). Было показано, что у рыб этого вида последовательность посещений коридоров в крестообразном лабиринте без ориентиров не отличается от случайной величины (Осипова и др., 2016). Однако результаты,

полученные с одним видом рыб, недостаточны для характеристики рыб в целом. Поэтому мы поставили целью изучить способность к чередованию у другого представителя семейства карповых: данио рерио (*Danio rerio* Hamilton).

Следует отметить, что спонтанное чередование можно объяснить не только способностью запоминать расположение ориентиров и пройденный путь, но и использованием простых стратегий поведения, не требующих такого запоминания. Например, в радиальных лабиринтах может наблюдаться последовательный обход коридоров по часовой стрелке или в противоположном направлении. Эта простая стратегия обеспечивает чередование, но для нее требуется запомнить лишь направление поворота при выходе из очередного коридора, а не последовательность посещений последних. Эта стратегия известна у грызунов (Dubreuil et al., 2003) и рыб, включая данио рерио (Red'ko et al., 2015). И наоборот, у рыб известна стратегия, препятствующая чередованию: серия повторяющихся челночных переходов между какой-либо парой коридоров (Red'ko et al., 2015). В связи с этим, еще одна цель нашей работы заключается в том, чтобы выяснить, насколько наличие или отсутствие чередования может быть связано с этими стратегиями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Объекты исследования. Данио были приобретены у коммерческого дистрибьютора и в течение месяца содержались в лаборатории, в общем аквариуме с температурой воды 24°C и искусственным режимом освещения (12 ч света: 12 ч темноты). Рыб кормили два раза в сутки живыми личинками хирономид. В эксперименте использованы 20 особей (возраст 2–3 месяца, стандартная длина тела до конца чешуйного покрова *SL* около 30 мм). Для адаптации *D. rerio* к условиям эксперимента за два дня до начала этого эксперимента каждую рыбу по отдельности помещали в пластиковый прозрачный контейнер объемом 700 мл при значениях температуры и освещения, указанных выше. Двухдневный период для адаптации данио был определен на основании предварительных опытов, ранее эта процедура успешно применялась в поведенческих экспериментах с представителями данного вида (Osipova et al., 2016). Рыб кормили ежедневно около 10:00 мелким мотылем. Эксперимент был проведен в августе 2016 г. между 11:00 и 13:30.

Экспериментальная установка. Поведение рыб наблюдали в крестообразном лабиринте с четырьмя коридорами, расходящимися от центральной площадки. Каждый коридор находился под прямым углом к соседнему коридору. Размеры центральной площадки для рыб данного размера были определены на основе ранее проведен-

ных экспериментов (Osipova и др., 2016; Osipova et al., 2016; Панкова и др., в печати) и составляли 20 × 20 мм. Для того чтобы оценить влияние длины коридора на показатели исследовательского поведения *D. rerio* в крестообразном лабиринте, использовались два варианта лабиринта с длинными (95 × 20 мм) и короткими коридорами (30 × 20 мм). Высота стенок лабиринта 50 мм, уровень воды 40 мм. Вариант с короткими коридорами получали из лабиринта с длинными коридорами. Для этого использовали поперечные перегородки, которые устанавливали в коридорах на расстоянии в 30 мм от центральной площадки. Все элементы лабиринта изготавливали из блоков Lego. Это позволило быстро подобрать размеры лабиринта для данио и изменять его размеры. Рыбы свободно плавали и разворачивались в лабиринте при указанных выше ширине коридоров и уровне воды. Коридоры были пронумерованы (1...4) по часовой стрелке. Непосредственно над центром лабиринта была установлена камера Panasonic—HC—X900M (Япония). Для исключения влияния внешних факторов на поведение рыб, эксперименты проводились в затененном помещении, а вокруг лабиринта устанавливали цилиндр из матового полипропилена. Лабиринт освещался кольцом светодиодов, установленным по периметру цилиндра.

Процедура эксперимента. Рыбы были разделены на 2 группы по 10 особей в каждой. Рыбы первой группы, каждая особь отдельно, находились сначала в лабиринте с короткими коридорами, а на следующий день — в лабиринте с длинными коридорами. Вторую группу помещали в лабиринты в обратном порядке. Перед каждым опытом воду в экспериментальной установке заменяли. Каждый опыт в лабиринте продолжался 25 мин.

Анализ видеозаписей. Видеозаписи обрабатывали с помощью программы, разработанной в ИБВВ РАН. Программа анализирует видеозапись и предоставляет данные о последовательности посещения коридоров рыбой и продолжительности каждого посещения. Данные, выведенные программой для каждой видеозаписи, перепроверяли на предмет ошибок. Посещение коридора засчитывалось, если голова рыбы, направлявшейся в коридор, пересекала условную линию, расположенную в 5 мм от центральной площадки. После пересечения этой линии рыбы практически всегда проходили по коридору, в том числе длинному, до его конца. Выйдя из коридора, рыбы крайне редко сразу же возвращались в него вместо посещения другого коридора. Если же такое двойное посещение происходило, то оно засчитывалось как одно.

Двигательная активность. Активность каждой особи определяли по числу посещений коридоров за пятиминутный интервал наблюдения. Для

каждой группы рыб и варианта эксперимента вычисляли среднюю активность в каждом 5-минутном интервале. Распределение числа посещений во всех случаях существенно не отличалось от нормального (критерий Шапиро-Вилка).

Чередование. Чтобы оценить чередования для каждой особи мы использовали метод, который был предложен ранее и который широко применяется в настоящее время разными авторами (Ragozzino et al., 1996; Lennarz, 2008). Согласно этому методу, вся последовательность посещений в течение наблюдения делится на перекрывающиеся пятерки. Например, последовательность коридоров 1423123424 состоит из пятерок 14231, 42312, 31234... В начале первой пятерки рыба уже находится в коридоре 1, после которого она может посетить любой из трех других коридоров с вероятностью $3/3$, но заходит в коридор 4. Отсюда рыба может перейти в любой другой коридор (1, 2 или 3) с такой же вероятностью $3/3$. В данном примере она выбирает коридор 2. После этого остаются два еще не посещавшихся коридора (3 и 1), в каждый из которых рыба может зайти с вероятностью $2/3$. Теперь остается только один еще не посещенный коридор, в который рыба может зайти с вероятностью $1/3$. Наконец, рыбе с вероятностью $3/3$ остается зайти в любой из коридоров, в которых она уже была. Перемножив эти вероятности получим вероятность того, что в данной пятерке рыба посетит все четыре коридора лабиринта: $(3/3)(3/3)(2/3)(1/3)(3/3) = 0.222$. Однако рыба может предпочесть уже посещавшийся коридор не в последнем, а в третьем или в четвертом выборе коридора. В результате получаем следующие вероятности:

1) $(3/3)(3/3)(1/3)(2/3)(1/3) = 0.074$ (рыба возвращается в коридор, с которого начинается пятерка посещений);

2) $(3/3)(3/3)(2/3)(2/3)(1/3) = 0.148$ (рыба выбирает один из двух коридоров, в которых она уже была).

Сложив полученные вероятности ($0.222 + 0.074 + 0.148$), получаем вероятность того, что при случайном передвижении по лабиринту рыба посетит все четыре коридора за пять посещений: 0.444, или 44.4%. Уровень чередования у рыбы в ходе всего наблюдения равен числу пятерок с посещением всех четырех коридоров, деленному на общее число пятерок. Если уровень выше 44.4%, то это означает, что у рыбы наблюдается тенденция чаще посещать те коридоры, в которых она не была дольше всего (что и принято называть спонтанным чередованием). Если же уровень ниже ожидаемого, то у рыбы проявляется тенденция посещать коридоры, в которых она недавно была. Статистическая значимость отличия уровня чередования от случайного проверялась критерием Стьюдента для одной выборки.

Проверка наличия стратегий посещения коридоров. Наличие обходов лабиринта и челночных переходов между коридорами проверяли у каждой особи с помощью критерия серий (Рунион, 1982). Для этого общую последовательность посещения коридоров рыбой делили на перекрывающиеся тройки посещений. Например, в последовательности 324343121212432 первая тройка — 324, вторая тройка — 243, третья — 434 и т.д. Если в данной тройке все три посещавшихся коридора разные, то эта тройка обозначается нулем. Если же в первом и третьем посещениях рыба заходила в один и тот же коридор, то тройка обозначается единицей. В итоге приведенная выше последовательность превращается в двоичную: 0011001111000. Если челночные переходы повторяются не случайно, то единицы должны следовать сериями, разделенными сериями нулей. При использовании критерия серий вычисляется показатель z . Отрицательные значения этого критерия указывают на тенденцию повторять одноипные действия сериями, положительные значения — на тенденцию чередовать разные действия, а его нулевое значение соответствует случайной последовательности действий.

Для проверки того, насколько неслучайны серии обходов, последовательность посещений делили на перекрывающиеся тройки. В данном случае тройка обозначалась единицей, если посещения коридоров в ней происходили по часовой стрелке или против нее (например, 123, 432 или 214), а во всех остальных случаях тройка обозначалась нулем.

Для вычисления доли, которую челночные переходы занимают среди всех посещений коридоров, число посещений, относящихся к таким переходам, делили на общее число всех посещений в течение наблюдения. Аналогичным образом вычисляли долю посещений, приходящихся на обходы.

Беспорядочное посещение отсеков рыбами имело больше степеней свободы по сравнению с выделенными обходами и челночными переходами и могло состоять из комбинаций более сложных вариантов стратегий исследовательского поведения. Такие комбинации могут интерферировать и искажать результаты, поэтому в рамках данной работы мы не выделяли беспорядочное посещение отсеков в отдельную стратегию исследовательского поведения.

Проверка асимметрии. Выясняли, проявляется ли у данио рерио асимметрия поворотов: предпочтение при выходе из коридора поворачивать в определенную сторону. С этой целью у каждой особи подсчитывали число поворотов в коридор, находящийся справа (П) и в коридор, находящийся слева (Л). Вычисляли индивидуальный показатель асимметрии, равный $100 \times (П - Л) / (П + Л)$.

Таблица 1. Среднее количество посещений коридоров за 25 мин

Показатель	Первый день	Второй день	Уровень значимости различий между днями, <i>p</i>
Короткие коридоры	147 ± 44	153 ± 53	0.871
Длинные коридоры	99 ± 21	106 ± 29	0.700
Уровень значимости различий между коридорами, <i>p</i>	0.021	0.028	

Примечания. В табл. 1–4 данные приведены как среднее ± стандартная ошибка.

Таблица 2. Средний уровень спонтанного чередования

Показатель	Первый день	Второй день	Уровень значимости различий между днями, <i>p</i>
Короткие коридоры	41.24 ± 4.40	46.15 ± 6.50	0.249
Длинные коридоры	48.77 ± 5.74	47.11 ± 6.36	0.702
Уровень значимости различий между коридорами, <i>p</i>	0.061	0.835	

Если показатель асимметрии больше 0, то рыба поворачивает преимущественно вправо, а если меньше – влево (Извеков и др., 2010). Помимо общего показателя для всей последовательности посещений его вычисляли и отдельно только для посещений, относящихся к обходам.

Статистические методы. Для сравнения данных (уровни чередования, средние индексы асимметрии, серии и доли обходов и челночных переходов) использовали *t*-критерий Стьюдента для связанных выборок. Для проверки связи данных в коротких и длинных коридорах использовали коэффициент корреляции по Спирмену, так как распределение данных статистически значительно отличались от нормального (по обходам в коротких коридорах $p = 0.044$, по челночным переходам в длинных коридорах $p = 0.02$, критерий Шапиро-Уилка).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Двигательная активность. При посещении очередного коридора рыбы практически всегда доходили до его конца и только после этого поворачивали обратно. Не наблюдалось и остановок продолжительностью более 1–2 с. Количество посещений коридоров у разных особей варьировало от 23 до 297. Как видно из табл. 1, среднее количество посещений ни в лабиринте с короткими, ни в лабиринте с длинными коридорами практически не зависело от того, на какой день эксперимента рыб помещали в данный лабиринт. В то же время, в лабиринте с длинными коридорами наблюдалось значительно меньше посеще-

ний, чем в лабиринте с короткими. Двухфакторный дисперсионный анализ также показал, что число посещений статистически значимо зависит от длины коридоров ($df = 1$, $F = 5.808$, $p = 0.021$), но не от дня эксперимента ($df = 1$, $F = 0.001$, $p = 0.976$). Этот результат связан с тем, что в длинном коридоре рыбы тратили больше времени на то, чтобы пройти его от начала до конца, прежде чем посетить следующий коридор.

Спонтанное чередование. Средние уровни чередования не отличались статистически значимо от случайного ни в первый, ни во второй день эксперимента (табл. 2). Не обнаружилось и достоверных различий в уровне чередования между длинными и короткими коридорами лабиринта. Отсутствует также корреляция в уровне чередования у одних тех же особей в длинных и коротких коридорах ($r = 0.12$, $p = 0.65$). Двухфакторный дисперсионный анализ подтвердил, что уровень чередования не зависел ни от дня эксперимента ($df = 1$, $F = 0.277$, $p = 0.602$), ни от длины коридоров ($df = 1$, $F = 2.030$, $p = 0.163$).

Стереотипные стратегии. Ниже приведен фрагмент последовательности передвижений в лабиринте (рыба № 8, длинные коридоры, второй день). Жирным шрифтом выделены челночные переходы между двумя коридорами, подчеркнуты обходы коридоров по часовой стрелке либо против нее, курсивом показаны беспорядочные посещения коридоров. Как обходы коридоров по периметру лабиринта, так и челночные переходы между двумя коридорами имели тенденцию повторяться сериями:

1313421342323432142323213423214214341212341234231232341.

Таблица 3. Средние значения z -критерия серий для обходов лабиринта

Показатель	Первый день	Второй день	Уровень значимости различий между днями, p
Короткие коридоры	-0.902 ± 0.394 (0.048)	-2.414 ± 0.841 (0.0003)	0.017
Длинные коридоры	-1.714 ± 0.800 (0.002)	-1.740 ± 0.520 (0.0001)	0.957
Уровень значимости различий между коридорами, p	0.166	0.190	

Примечания. В табл. 3–4 в скобках приведен уровень значимости отличий z -критерия в эксперименте от нулевого значения.

Таблица 4. Средние значения z критерия серий для челночных переходов

Показатель	Первый день	Второй день	Уровень значимости различий между днями, p
Короткие коридоры	-0.443 ± 0.944 (0.374)	-0.806 ± 0.692 (0.045)	0.544
Длинные коридоры	-1.124 ± 1.152 (0.072)	-1.305 ± 0.384 (0.0001)	0.760
Уровень значимости различий между коридорами, p	0.166	0.190	

Эта тенденция подтверждается статистическим анализом: из табл. 3 видно, что средние значения z для обходов оказались достоверно меньше нуля для каждого дня эксперимента, как в коротких, так и в длинных коридорах. В этой же таблице показано, что значения z не различались существенно между короткими и длинными коридорами. В коротких коридорах эти значения были достоверно ниже на второй день, а в длинных имела место лишь незначительная тенденция к снижению на второй день. Дисперсионный анализ показал статистически достоверное влияние дня эксперимента на эти значения ($df = 1$, $F = 4.223$, $p = 0.047$), но не выявил влияния длины коридоров ($df = 1$, $F = 0.034$, $p = 0.855$).

В отличие от обходов, значения z для челночных переходов были достоверно ниже нуля только на второй день эксперимента, как в коротких, так и в длинных коридорах (табл. 4). В то же время, не обнаружилось значимых различий ни между значениями z для челночных переходов в разные дни эксперимента, ни между значениями z для челночных переходов в коридорах разной длины. Дисперсионный анализ также не выявил

ни влияния дня ($df = 1$, $F = 0.432$, $p = 0.515$), ни влияния длины коридора ($df = 1$, $F = 2.033$, $p = 0.163$).

Медианы долей посещений, приходящихся на обходы, варьировали от 37.7 до 42.0 в разные дни и в разных коридорах, но не различались между собой статистически значимо; медианы долей посещений, относящихся к челночным переходам, составляли от 29.9 до 36.2, но также не различались между собой достоверно (во всех случаях $p > 0.05$).

Нет корреляции долей челночных переходов и обходов в длинных и коротких коридорах (челночные $r = 0.3$, $p = 0.2$; обходы $r = -0.4$, $p = 0.08$). Однако между долями челночных переходов и уровнем чередования в длинных коридорах обнаружена статистически значимая отрицательная корреляция, а между долями обходов и уровнем чередования – положительная (табл. 5). В коротких коридорах подобной корреляции не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами впервые получены экспериментальные данные об исследовательском поведении *D. rerio* в крестообразном лабиринте. Стереотипные стра-

Таблица 5. Корреляция уровня чередования с долями посещений, приходящихся на разные стратегии

Показатель	Стратегия	Первый день	Второй день
Короткие коридоры	Обходы	-0.19 (0.603)	0.08 (0.829)
	Челночные переходы	-0.66 (0.038)	0.03 (0.934)
Длинные коридоры	Обходы	0.10 (0.777)	0.85 (0.002)
	Челночные переходы	-0.72 (0.019)	-0.76 (0.011)

Примечания. В скобках приведен уровень значимости для обнаруженных корреляций.

тегии исследовательского поведения *D. rerio* были статистически значимы. Эти стратегии сменяли друг друга на протяжении всего времени эксперимента, чередуясь между собой, а также с беспорядочными посещениями коридоров лабиринта. Если такие простые стратегии обнаружены у сравнительно несложно организованных представителей позвоночных, то логично предположить, что они выражены и у представителей более высокоорганизованных таксонов. Поэтому в дальнейшем эти данные могут быть использованы для сравнения поведения видов, относящихся к разным таксонам, и видов, занимающих разные экологические ниши (в дополнение к имеющимся результатам об уровне чередования, двигательной активности).

Уровень спонтанного чередования у данио оказался связан положительной корреляцией с долями обходов и отрицательной корреляцией с долями челночных переходов. Это заставляет предположить, что, исследуя новую обстановку лабиринта, рыбы не запоминают пройденный путь в лабиринте, а повторяют уже совершенное действие. В случае челночных переходов повторяются посещения предыдущего коридора, а в случае обходов — поворот в определенную сторону. Чем больше доля обходов у данной особи, тем, естественно, выше уровень спонтанного чередования. И наоборот, чем больше доля челночных переходов, тем ниже уровень чередования. Этот результат указывает на то, что к данным о способности к спонтанному чередованию и к роли памяти в этом чередовании у различных таксономических групп животных следует подходить с большим вниманием: в частности, не лишней будет оценка значения более простых стратегий в организации поведения.

Нами получены данные, подтверждающие одновременное наличие у рыб двух устойчивых стратегий поведения в крестообразном лабиринте: обходов коридоров по периметру и челночных переходов между двумя коридорами. Аналогичные результаты были получены коллегами в работе по изучению исследовательского поведения трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*, *Gasterosteidae*) разных возрастов (Панкова и др., 2018 в печати).

Повторяющиеся обходы лабиринта по периметру могли бы быть вызваны поведенческой асимметрией — предпочтением рыб поворачивать в определенную сторону при выходе из очередного коридора. Однако такого предпочтения у *D. rerio* не выявлено. Это еще раз доказывает, что данио и, возможно, рыбам в целом свойственно повторять уже совершенное действие, которое первоначально могло быть выполнено по случайным причинам, как это свойственно представителям некоторых других таксонов животных (Непомнящих, 2012).

Исследовательскому поведению грызунов (в частности, крысам) свойственно спонтанное чередование. Однако рыбы находятся на более низкой ступени эволюционной лестницы по сравнению с млекопитающими, нервная система которых устроена гораздо сложнее. Возможно по этой причине, организация и эффективность исследовательского поведения рыб менее выражены, чем у млекопитающих. Эту низкую эффективность можно было бы объяснить, если предположить, что память у рыб ограничена по сравнению с млекопитающими, а для спонтанного чередования рыбе требуется запоминать, какие коридоры рыба недавно посещала. Однако известно, что пространственная память у рыб хорошо развита и позволяет им запоминать расположение коридоров даже в сложных лабиринтах (Никольская, 2010). Другая причина, не связанная с памятью, может заключаться в следующем. Уровень спонтанного чередования у грызунов снижается под действием различных химических соединений, вызывающих стресс. Можно предположить, что данные виды карповых рыб (или рыбы в целом) более подвержены стрессу, вызванному незнакомой обстановкой лабиринта, чем грызуны.

Другой гипотезой, объясняющей высокий уровень стереотипии в поведении исследуемых рыб, является концепция внутренней мотивации (Gottlieb et al., 2013, Непомнящих, 2014). Согласно этой концепции, животное предсказывает свои действия и “вычисляет” ошибку предсказаний. Если ошибка высокая и не увеличивается, животное переключается на другое действие. Например, в нашем случае рыбы повторяли челночные переходы, переключались на обходы или беспорядочные передвижения по лабиринту. Данные действия повторялись сериями. Таким образом, поддерживается баланс между новизной и предсказуемостью действий.

Длина коридора не влияла на уровень спонтанного чередования у *D. rerio*. Однако отсутствие корреляции между уровнем чередования и долями обходов и челночных переходов в коротких коридорах, предположительно, свидетельствует о частом беспорядочном посещении рыбами данных коридоров. В среднем короткие коридоры *D. rerio* посещали чаще, чем длинные. Это связано с тем, что на обследование короткого коридора требуется меньше времени. Поэтому за всю продолжительность эксперимента (25 мин) число таких коридоров, посещенных рыбой, будет больше. В подобном эксперименте с грызунами показано, что длина коридора влияет на уровень спонтанного чередования. Крысы также посещали короткие коридоры чаще, чем длинные. В длинных коридорах уровень чередования был заметно выше, чем в коротких, так как возвращались они туда реже. Таким образом, одни и те же свойства лабиринта по-разному влияют на выбор коридоров у рыб и грызунов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.В. Крылову (ИБВВ РАН) за подготовку материалов к отправке и переписку с редакцией. Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690222-4 и тема № АААА-А18-118012690101-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Извеков Е.И., Непомнящих В.А.*, 2010. Сравнение двух видов функциональной асимметрии у плотвы *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 46. № 1. С. 59–65.
- Непомнящих В.А.*, 2012. Увеличение изменчивости поведения животных вследствие автокорреляций // Журнал общей биологии Т. 73. № 4. С. 243–252.
- Непомнящих В.А.*, 2014. Связь между автономным и адаптивным поведением у искусственных агентов и животных // Подходы к моделированию мышления (под ред. В.Г. Редько). М.: ЛЕНАНД, (Изд. УРСС, Серии “Синергетика: от прошлого к будущему”, “Науки об искусственном”). С. 9–28.
- Никольская К.А.*, 2010. Системно-информационные аспекты познавательной деятельности позвоночных. Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: МГУ. 77 с.
- Осипова Е.А., Непомнящих В.А., Крылов В.В., Чеботарева Ю.В.*, 2016. Исследовательское поведение молодежи плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Teleostei: Cyprinidae) в лабиринте после различного магнитного воздействия в раннем онтогенезе // Биология внутренних вод. № 3. С. 89–92.
- Панкова Н.А., Болотовский А.А., Лёвин Б.А., Непомнящих В.А.*, 2018. Организация исследовательского поведения трехглазой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae: Pisces) в крестообразном лабиринте // Биология внутренних вод. 1 п.л. (в печати).
- Рунион Р.П.*, 1982. Справочник по непараметрической статистике: современный подход М.: Финансы и статистика. 200 с.
- Dubreuil D., Tixier C., Dutrieux G., Edeline J.*, 2003. Does the radial arm maze necessarily test spatial memory? // *Neurobiology of Learning and Memory*. V. 79. P. 109–117.
- Gottlieb J., Oudeyer P., Lopes M., Baranes A.*, 2013. Information – seeking, curiosity, and attention: computational and neural mechanisms // *Trends in Cognitive Science*. 9 p.
- Lanke J., Mansson L., Bjerkemo M., Kjellstrand P.*, 1993. Spatial memory and stereotypic behaviour of animals in radial arm mazes // *Brain Research*. V. 605. P. 221–228.
- Lennartz R.*, 2008. The role of extramaze cues in spontaneous alternation in a plus-maze // *Learning and Behavior*. V. 36. P. 138–144.
- Osipova E.A., Pavlova V.V., Nepomnyashchikh V.A., Krylov V.V.*, 2016. Influence of magnetic field on zebrafish activity and orientation in a plus maze // *Behavioural Processes*. V. 122. P. 80–86.
- Ragozzino M.E., Unick K.E., Gold P.E.*, 1996. Hippocampal acetylcholine release during memory testing in rats: Augmentation by glucose // *Proceedings of the National Academy of Sciences. Psychology*. V. 93. P. 4693–4698.
- Ramey P., Teichman E., Oleksiak J., Balci F.*, 2009. Spontaneous alternation in marine crabs: Invasive versus native species // *Behavioural Processes*. V. 82. P. 51–55.
- Red'ko V., Nepomnyashchikh V., Osipova E.*, 2015. Models of fish exploratory behavior in mazes // *Biologically Inspired Cognitive Architectures*. V. 13. P. 9–16.

ORGANIZATION OF *DANIO RERIO* (HAMILTON 1822) (CYPRINIDAE) EXPLORATORY BEHAVIOUR IN A MAZE

O. M. Zheltova^{a, b, *} and V. A. Nepomnyashchikh^b

^aYaroslavl Demid State University, Yaroslavl 150008, Russia

^bPapanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia

*e-mail: zheltova95@bk.ru

To find out whether fish are capable of spontaneous alternations indicating the ability to memorize the traveled path in a plus maze without reference points, an experiment with *Danio rerio* (Cyprinidae) was performed. Some individuals showed a high level of spontaneous alternation; however, the average value for all fish did not differ from random, being equal to 44.4%. *Danio rerio* did not use the memory of the traveled path in the maze. Fish were shown to use stable strategies of exploratory behavior in the plus maze: detours of the maze arms clockwise or counter-clockwise and shuttle transitions between two arms of the maze. Correlation analysis showed that the higher the percentage of detours, the higher the level of spontaneous alternation, the higher the percentage of shuttle transitions, and the lower the level of alternation. Thus, high levels of alternation observed in some individuals can be explained by the high percentage of detours. In addition, we did not find any asymmetrical preference of *D. rerio* to turn left or right on leaving an arm of the maze. Neither the influence of arm length on spontaneous alternations and nor strategies of exploratory behaviour were revealed.

Keywords: *Danio rerio*, Cyprinidae, exploratory behaviour, plus maze, spontaneous alternation, shuttle transitions, detours, asymmetry