

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. Папанова 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 темную 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, содержащиеся 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 долгосрочного 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 поймки 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, Ca²⁺ – 3.1, Mg²⁺ – 1.5, Na⁺ – 2.0, K⁺ – 0.13, Cl[–] – 0.08, SO₄^{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 ± 2 °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 внутривенно вводили 0.1 мл раствора Рингера для холоднокровных животных (109 мМ NaCl, 1.9 мМ KCl, 1.1 мМ CaCl₂, 1.2 мМ 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. Регистрации 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, 1r). 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%

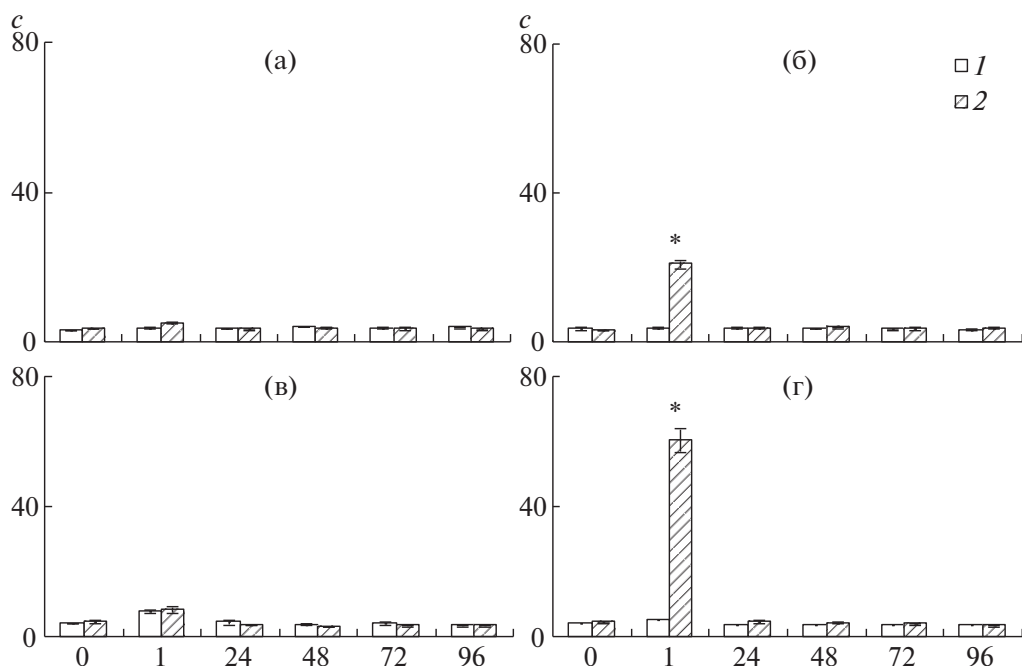


Рис. 1. Влияние серотонина на латентное время питания карпа (t_2) в условиях переменной освещенности (а, в) и в условиях световой депривации (б, г) в июне (а, б) и октябре (в, г).

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

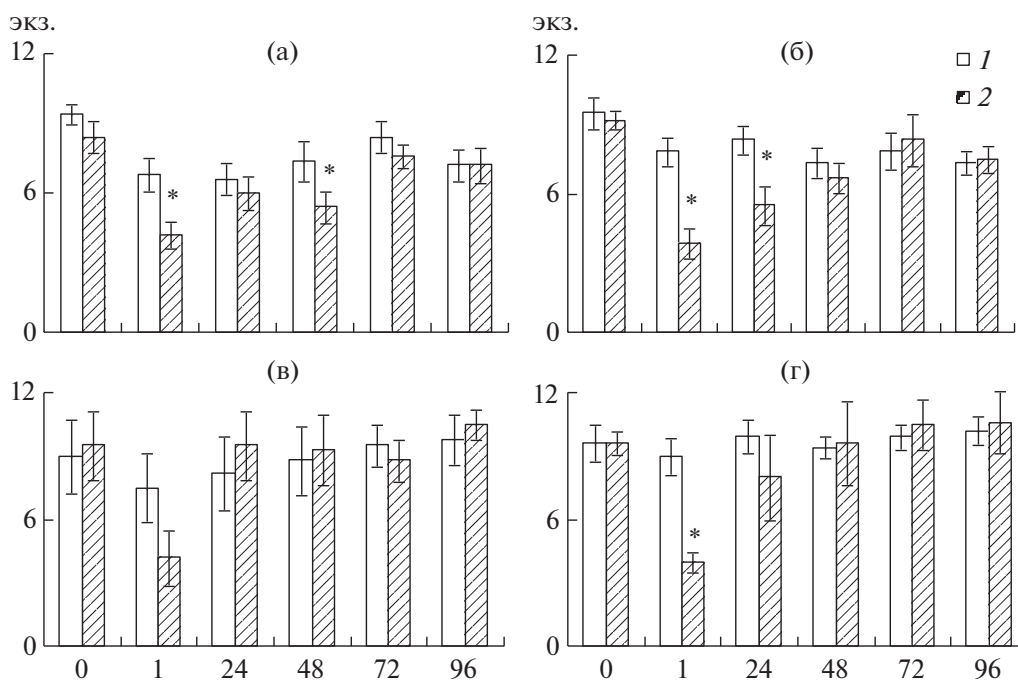


Рис. 2. Влияние серотонина на рацион карпа (*R*) в условиях переменной освещенности (а, в) и в условиях световой депривации (б, г) в июне (а, б) и октябре (в, г). По горизонтали: время после инъекции серотонина, ч, 0 – интактные рыбы; по вертикали – рацион, экз. личинок хирономид, * – достоверные отличия 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 тельцефалоне, 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 × 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 × 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 × 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-гидроксиทริปтамина 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 сетчатки глаза. Так, 5-НТ обнаружен в амакринных 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 вазодилатор [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., Bjornsson 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. Organizaciya. Reguljacija. Adaptacii. [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). Huppauge, 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., Gjoen 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.* Neurotransmittery gel'mintov (biogennye aminy, oksid azota) [Neurotransmitters of helminths (biogenous amines, nitro 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): 17977–177982. 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