

МИНОБРНАУКИ РОССИИ

**Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова»**

Кафедра экологии и зоологии

Сдано на кафедру

« 7 » июня 2017 г.

Заведующий кафедрой

Д.б.н., профессор

(степень, звание)

М.В. Ястребов

(подпись)

М.В. Ястребов

(ФИО)

**Организация исследовательского поведения карповых рыб в
лабиринте
(Биология 06.03.01)**

Научный руководитель

К.б.н., доцент

(степень, звание)

Сидоров С.И.

(подпись)

Сидоров С.И.

(ФИО)

« 5 » 06 2017 г.

Научный консультант

К.б.н., в.н.с.

(степень, звание)

В.А. Нерсисьянц

(подпись)

В.А. Нерсисьянц

(ФИО)

« 05 » 06 2017 г.

Студент группы Б-4250

Желова О.М.

(подпись)

Желова О.М.

(ФИО)

« 05 » 06 2017 г.

Ярославль 2017 г.

РЕФЕРАТ

79 стр., 21 табл., 12 рис., 46 источников.

DANIO MARGARITATUS (РАСБОРА ЗВЕЗДНАЯ), *D. RERIO* (ДАНИО РЕРИО), *BALLERUS BALLERUS* (СИНЕЦ ОБЫКНОВЕННЫЙ), *CYPRINIDAE*, ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ, КРЕСТООБРАЗНЫЙ ЛАБИРИНТ, СТРАТЕГИИ, АСИММЕТРИЯ, КРАСНЫЙ ОРИЕНТИР

Объектами исследования являются расбора звездная *Danio margaritatus*, данио рерио *D. rerio*, синец *Ballerus ballerus* из семейства *Cyprinidae*. Цель работы – изучение организации исследовательского поведения карповых рыб в крестообразном лабиринте.

Получены данные, подтверждающие одновременное наличие у рыб двух устойчивых стратегий поведения в крестообразном лабиринте: обходов коридоров по периметру и челночных переходов между двумя коридорами. У рыб не было обнаружено спонтанного чередования посещаемых коридоров – явления, ранее наблюдавшегося у грызунов и крабов. Не выявлено также асимметричного предпочтения какого-либо направления движения в лабиринте. Кроме того, у расборы обнаружено избегание красного ориентира, помещенного в конце одного из коридоров.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	5
1. Литературный обзор.....	9
1.1. Исследовательское поведение и его экспериментальное изучение.....	9
1.2. Асимметрия поведенческих реакций.....	17
1.3. Практическое значение показателей исследовательского поведения.....	20
1.3.1. Изучение влияния гормональных препаратов.....	20
1.3.2. Искусственные агенты и поведение.....	23
1.4. Изучение исследовательского поведения рыб.....	26
2. Материалы и методы.....	30
2.1. Объекты исследования.....	30
2.2. Экспериментальная установка.....	30
2.3. Процедуры экспериментов.....	33
2.4. Анализ данных.....	35
2.4.1. Динамика активности по минутам.....	35
2.4.2. Чередование.....	36
2.4.3. Проверка наличия стереотипных последовательностей посещения коридоров.....	38
2.4.3.1. Проверка наличия челночных движений.....	38
2.4.3.2. Проверка обходов по периметру.....	39
2.4.4. Проверка асимметрии.....	39

2.4.5. Статистическая обработка данных.....	40
3. Результаты.....	42
3.1. <i>Danio margaritatus</i>	42
3.2. <i>Ballerus ballerus</i>	50
3.3. <i>Danio rerio</i>	56
4. Обсуждение.....	66
Выводы.....	72
Список использованной литературы.....	74

ВВЕДЕНИЕ

Этология – наука о поведении животных. Данная дисциплина раскрывается в изучении четырех главных вопросов: 1) изучение физиологических механизмов поведения; 2) онтогенеза поведения; 3) эволюции поведения и 4) функций поведения, обеспечивающих выживание животных в их естественной среде.

В последние годы ученые из различных областей научного знания все больше уделяют внимание поведению животных. Физиологи и психологи исследуют поведение животных и человека, применяя при этом весьма разнообразные методы и подходы. Зоологам изучение поведения животных, в частности, их ориентации, необходимо как при изучении таксономических различий, так и для понимания механизмов адаптации к экологической нише. Особенности поведения играют ведущую роль при одомашнивании животных. (Трут, 1978, 1981; Фабри, 1993).

Результаты исследований поведения животных используются для математического моделирования и создания сложных современных кибернетических устройств. Например, самые простые устройства, обладающие некими чертами поведения животных, – модель двух черепашек английского ученого Грея Уолтера, знаменитая «мышь» Клода Шеннона. Изучение поведения животных в значительной степени служит той базой, на которой выросла бионика.

Существуют разные виды поведения – пищевое, половое, оборонительное и др. Однако, значительную роль играет исследовательское поведение, так как оно необходимо для адаптации к меняющимся условиям среды. Определений этому понятию существует много. Одно из наиболее распространенных формулируется следующим образом: это поведение, направленное на сбор информации об окружающей среде и ее свойствах. Когда животное помещают в

незнакомую обстановку (например, в лабиринт), исследовательское поведение направлено на то, чтобы собрать сведения о его размерах и связях между коридорами лабиринта. Эта форма поведения за последние годы привлекает все больше внимания, так как в ней проявляется способность животного к изменению поведения и его «интеллектуальные» способности. В результате исследовательского поведения формируется так называемая «когнитивная карта» исследуемой среды. Она позволяет животному быстрее находить в уже знакомой среде источники пищи и т.д.

Одним из способов изучения исследовательского поведения является использование простых лабиринтов, например, крестообразных. В такого рода установке проводятся эксперименты в основном с грызунами. В результате этих экспериментов показано, что грызунам свойственно так называемое спонтанное чередование: животные стараются заходить в такой коридор, который не посещался дольше всех. При этом грызуны могут руководствоваться различными зрительными ориентирами, а при их отсутствии в однородном лабиринте запоминают последовательность своих перемещений (Lanke et al., 1993).

Большинство экспериментов по спонтанному чередованию в лабиринте проводились на крысах. Одним из исключений является работа, проведенная с крабами (Ramey, 2009). Рыбам уделялось недостаточное внимание. Эти животные, несмотря на простоту своей организации, являются важным звеном в эволюционном развитии всех позвоночных.

С рыбами в подобных лабиринтах изучали только общие свойства исследовательского поведения, а именно, общую двигательную активность, частоту посещения коридоров. Практически единственным исключением является недавно проведенное исследование спонтанного чередования у плотвы. Это редкий пример изучения чередования у рыб. Было показано, что у рыб этого вида последовательность посещений коридоров в лабиринте без ориентиров не отличается от случайной

(Осипова и др., 2016). Однако, результаты, полученные с одним видом рыб недостаточны для характеристики рыб в целом.

Чтобы подробнее изучить эту проблему, мы провели эксперименты с расборой звездной *Danio margaritatus*, данио рерио *D. rerio* и синцом *Ballerus ballerus* (Cyprinidae).

Научная проблема состоит в следующем: способны ли рыбы, также, как грызуны, к спонтанному чередованию, указывающему на способность запоминать пройденный путь в однородном лабиринте без ориентиров, позволяющих отличить один коридор от другого.

Актуальность: большинство подобных экспериментов проведено на млекопитающих (грызунах); очень мало известно о способности к спонтанному чередованию у представителей более древних таксонов. В частности, неизвестно, насколько подобное чередование свойственно рыбам. Является ли способность запоминать свой путь свойством только высших позвоночных (млекопитающих), или же она имеется и у таких низших позвоночных, как рыбы. Поэтому наша работа поможет выяснить организацию исследовательского поведения представителей семейства *Cyprinidae*, а также больше узнать об эволюции поведения позвоночных животных.

Новизна: подобные исследования редко проводились на рыбах. В литературе этот вопрос очень плохо освещен. У рыб в лабиринтах, как правило, изучалась только выработка условных пищедобывательных реакций, а также влияние на двигательную активность различных веществ, вызывающих или подавляющих стресс. Нами впервые получены данные о конкретных алгоритмах поведения, проявляющихся у рыб в незнакомом лабиринте.

Цель работы: изучение организации исследовательского поведения карповых рыб в крестообразном лабиринте.

Задачи:

- 1) выяснить, существуют ли у расборы звездной *Danio margaritatus*, данио рерио *D. rerio*, синца обыкновенного *Ballerus ballerus* (Cyprinidae) стереотипные стратегии последовательных посещений коридоров и описать их;
- 2) определить, существует ли в поведении *D. margaritatus*, *D. rerio*, *B. ballerus* тенденция к спонтанному чередованию в однородном лабиринте, где нет ориентиров, позволяющих различать разные коридоры;
- 3) оценить различия в исследовательском поведении между перечисленными видами рыб с одной стороны и млекопитающими (грызунами) – с другой;
- 4) на примере *D. rerio* выяснить, как влияет на спонтанное чередование и стереотипные стратегии длина коридоров лабиринта;
- 5) на примере *D. margaritatus* определить, как влияет на алгоритмы исследовательского поведения зрительный ориентир красного цвета.

1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Исследовательское поведение и его экспериментальное изучение

Исследовательское поведение играет важную роль в жизни животных. Оно направлено на саморазвитие и ориентировано на освоение новых пространственно-временных сред, обращено к будущему (Мышкин, 2008). Иными словами, исследовательское поведение помогает животным ориентироваться в новой, незнакомой среде. Предпосылки по изучению исследовательского поведения животных были заложены еще Иваном Петровичем Павловым во второй половине 19 века при изучении ориентировочной реакции животных. В России термин «исследовательское поведение» впервые упоминается в статье «Социальное поведение белых песцов (*Alopex lagopus*): репертуар двигательных реакций» (Овсяников и др., 1988). Однако изучение исследовательского поведения в эксперименте (с использованием специальных опытных установок, например, лабиринтов) в нашей стране началось гораздо позже. Что касается зарубежных авторов, данный поведенческий феномен начали изучать еще в 50-е годы XX века.

Исследовательское поведение – характерное свойство животных, начиная от мелких беспозвоночных и до высокоорганизованных млекопитающих. Это поведение организовано неслучайным образом. К примеру, разные особи жуков-коровок из семейства *Coccinellidae* в Т-образном лабиринте предпочитают поворачивать в какую-либо одну сторону (влево или вправо). Но иногда жуки поворачивают в противоположную сторону. Тенденция к поворотам в одну сторону повышает вероятность нахождения случайно распределенной пищи в

природных условиях (на растениях), а отклонение от нее мешают возвращению на уже обследованные участки растения (Girling et al, 2007).

В большинстве опубликованных по данной теме работ в качестве объектов использовались крысы, птицы и рептилии. Рыбам уделялось меньше внимания. Для изучения исследовательского поведения млекопитающих, в частности, крыс, использовались различные экспериментальные установки, например, радиальные лабиринты (8-и или 4-х лучевые). Впервые такие лабиринты были описаны Олтоном и его коллегами в 1976г. (Lanke et al., 1993). Данную установку они использовали для изучения пространственной памяти и обучения у крыс. Животное помещалось в центр лабиринта, от которого радиально отходили 8 коридоров. В конце каждого коридора находилась «награда» (пища). Далее регистрировалось, как ведет себя крыса при поиске пищи. Экспериментаторы пришли к выводу, что животное строит так называемую «когнитивную карту», с помощью которой определяет и запоминает свое местоположение в пределах лабиринта. Было также установлено, что за формирование «когнитивной карты» отвечает гиппокамп (Lanke et al., 1993).

В экспериментах с *Meriones unguiculatus* (когтистая песчанка) было показано, что у этих грызунов имеется три стратегии посещения коридоров 8-лучевого лабиринта: 1- коридор выбирается случайно; 2- песчанка обходит коридоры упорядоченно по кругу, по часовой стрелке или в противоположном направлении, и 3- на основе пространственной памяти выбирается коридор, который песчанка не посещала дольше всего. Опыты проводились с 48 особями, разделенными на две группы по 24 особи. Одна из них была контролем, а второй вводили в течение 9 месяцев трихлорэтилен. В эксперименте каждую особь по отдельности помещали в центр лабиринта и тестировали 1 раз в день в течение двух недель. В конце каждого коридора находилась пища (семена подсолнечника). Песчанки из

контрольной группы посещали эти 8 коридоров по очереди, запоминали коридор, в котором были ранее, и не возвращались в него. В опытах с животными, которым вводили трихлорэтилен, такой закономерности не было выявлено. Так как данное вещество нарушает работу гиппокампа, и, следовательно, память, песчанки очень часто возвращались в те коридоры, которые недавно посещали (Lanke et al., 1993).

Похожий эксперимент был проведен с крысами (Loh et al., 1993). Животным вводили амфетамин, героин (0.25, 0.5, 1.0, 2.0 мг/кг), никотин (0.1, 0.2, и 0.4 мг/кг), галоперидол (12.5, 25, и 50 мг/кг) и скополамин (0.1, 0.2, и 0.4 мг/кг). Амфетамином обрабатывали в течение трех дней до начала тестирования, героином и никотином – за 30 минут, галоперидолом – за 2 часа, а скополамином – за 20 мин до тестирования. Затем крыс помещали в 8-лучевой лабиринт и регистрировали последовательность посещений коридоров. В конце каждого коридора находилась пища. С помощью однофакторного дисперсионного анализа было показано, что низкие дозы амфетамина, а также высокие дозы героина и никотина достоверно ухудшали поисковую стратегию крыс. Животные начинали проявлять тенденцию к возвращению в ранее посещавшиеся коридоры. Галоперидол и скополамин не оказывали статистически значимого влияния на поведение крыс.

На более низкоорганизованных животных – ящерицах и черепахах – были получены достоверные результаты о том, что они также способны к исследовательскому поведению в лабиринте. В 8-лучевом лабиринте, с кормом в концах коридоров, животные используют преимущественно стереотипную стратегию поведения. А именно, животные в основном обходят коридоры по кругу, выбирая следующий смежный коридор слева или справа. При этом количество поворотов налево и направо было примерно одинаковым. Кроме того, у молодых ящериц (около 2 лет) имеется тенденция к поворотам в определённом направлении (Mueller-Paul

et al., 2012). В эксперименте были использованы три самца глазчатой ящерицы *Timon lepidus*. В конце каждого коридора также находилась награда в виде корма. Два самца были зрелыми (3 года) – Варан и Роки, а третий – еще молодой (около 2 лет) – Барни. Было показано, что Барни проявлял тенденцию к невозвращению в только что посещенный коридор 8-лучевого лабиринта. Он примерно в два раза быстрее, чем Роки и Варан, успевал посетить все коридоры лабиринта. С помощью критерия хи-квадрат получены достоверные результаты о том, что Барни поворачивал значительно чаще направо (115 поворотов), чем налево (49). Для зрелых ящериц Роки и Варана не было обнаружено статистически значимых различий между частотой правых и левых поворотов. Это говорит о том, что более молодая ящерица обследовала лабиринт эффективнее, чем зрелая. Для Барни с помощью критерия хи-квадрат было также показано, что животное при ориентации в лабиринте не пользуется запахом пищи или своими следами. Следовательно, можно предположить, что у рептилий может строиться «когнитивная карта», которая и способствует навигации в незнакомой обстановке. Однако, в отличие от птиц и млекопитающих, рептилии не имеют гиппокампа и теленцефалона (передняя часть мозга, состоящая, главным образом, из церебральных полушарий). Поэтому, каким образом происходит формирование «когнитивной карты» у рептилий, и какие отделы мозга отвечают за ее формирование, еще предстоит изучить (Mueller-Paul et al., 2012).

Кроме того, проведено немало работ, где использовались и 4-лучевые лабиринты. Стоит подчеркнуть, что основная масса работ проведена на крысах, но рыбам тоже уделяли внимание. В большинстве экспериментов изучались такие характеристики поведения, как скорость движения, число посещенных коридоров, предпочтение одних коридоров другими (например, темных светлым), динамика этих показателей во времени, а также цветовые предпочтения. Реже изучалась последовательность посещений. Но все же на грызунах показано, что у них

есть спонтанное чередование. Данная способность была упомянута ранее. Напомним, что тенденция к чередованию в отсутствие ориентиров свидетельствует об использовании памяти о порядке посещений (Lanke et al., 1993). Другими словами, (спонтанное чередование) – это особая поведенческая стратегия, характеризующаяся способностью животных исследовать места, которые дольше всего не посещались, без какого-либо обучения, подкрепляющего это поведение (Ramey et al., 2009). Например, был проведен эксперимент, где использовали 4-лучевой лабиринт с внешними ориентирами, по которым можно было отличить один коридор от другого (свет, звонок, цветные изображения и др.), лабиринт без ориентиров, а также лабиринт, полностью погруженный в темноту. В качестве объекта использовались крысы (самцы) (Lennartz, 2008). Было показано, что в начале эксперимента в условиях, богатых разными ориентирами, чередование было лучше выражено по сравнению с лабиринтом без ориентиров или темным лабиринтом. Но, спустя некоторое время, наблюдалась обратная тенденция – спонтанное чередование было выражено сильнее в условиях без каких-либо внешних ориентиров и в темноте, нежели в богатых ориентирами условиях. Авторы предположили, что данные результаты связаны либо: 1) с привыканием животных к внешним стимулам, поэтому и уменьшается чередование, либо: 2) с наличием у крыс внутренних стимулов (т.е. с использованием вестибулярных органов), позволяющих ориентироваться в данной обстановке, поэтому в темноте или в условиях без каких-либо внешних ориентиров происходит со временем увеличение чередования и, следовательно, организованность исследовательского поведения. Данная работа – это еще одно доказательство наличия у животных «когнитивной карты».

Конечно, не стоит забывать и о том, что крысы могут ориентироваться по запаху собственных следов и тем самым тоже проявлять тенденцию к спонтанному чередованию. Однако Олтоном и

Коллисоном в 1979 году было доказано, что в четырехлучевом или в Y-образных лабиринтах чередования не наблюдается, если обонятельный стимул является единственным, так как в данных лабиринтах крысам приходится различать не только самые свежие, но и ранние запахи (Lennartz, 2008).

На исследовательское поведение высших млекопитающих (крыс) не влияет наличие награды в виде пищи в слепом конце каждого коридора радиального лабиринта (Timberlake, 1990). Животные одинаково эффективно исследуют лабиринт как с пищей, так и без нее.

Для изучения стратегий исследовательского поведения крыс используют широко известный водный лабиринт Морриса (Gehring et al., 2015). Он состоит из круглого бассейна с водой и погруженной под воду платформы. Платформа скрывалась с помощью добавления молока или использования полностью черных стен бассейна. Животное помещали в лабиринт с целью нахождения этой погруженной платформы. Поскольку она скрыта, крысы не могут полагаться на память и вынуждены ориентироваться с помощью внешних факторов. Эксперимент проводился в двух вариантах: в условиях стресса и в его отсутствии. Авторами данной статьи было показано, что в стрессовой ситуации животные чаще меняют стратегии поискового поведения. Всего было выявлено и описано восемь стратегий: 1) животное передвигалось исключительно по стенке бассейна; 2) животное двигалось по стенке бассейна, но иногда совершало «вторжение» внутрь; 3) животное исследовало определенную часть бассейна; 4) животное в случайном порядке находило погруженную под воду платформу; 5) животное запоминало расстояние от стенок бассейна до платформы, двигалось по круговой траектории; 6) животное совершало полный поворот вокруг себя; 7) животное исследовало бассейн, находясь рядом с платформой; 8) передвижения животного сконцентрированы на участках у платформы или вокруг нее. Однако в таких условиях частое

переключение стратегий приводит к частому переключению внимания и, как следствие, мешает эффективному обучению. Однако перечисленные стратегии трудно различать, так как отличия между ними количественные и нечеткие. В противоположность этому, в лабиринтах можно выделить качественно различные стратегии, четко отличающиеся по порядку посещений коридоров.

На уровень спонтанного чередования в радиальном лабиринте влияет длина коридора (Brown et al., 1993). В своем эксперименте Браун с коллегами помещали крыс (самцов) в двенадцатилучевой лабиринт, шесть коридоров которого были вдвое короче остальных. Оказалось, что животные короткие коридоры посещают чаще, чем длинные. Авторы объясняют это тем, что, исследуя длинные коридоры, крысы прилагают больше усилий. В другом эксперименте, изучая пищевое поведение крыс в крестообразном лабиринте, Робертс и Илерсич помещали специальные барьеры, через которые животные должны были перелезть, чтобы попасть в коридор. Они выяснили, что в лабиринте без барьеров крысы проявляли тенденцию к персеверационному поведению, то есть возвращались в недавно посещенные коридоры. Однако в лабиринте с барьерами они обследовали коридоры последовательно (Roberts, Persich, 1989). Кроме того, увеличивалось время, затрачиваемое на каждое обследование коридора с барьером.

Следует отметить, что для ориентирования в новой обстановке животные используют память, а это напрямую связано с исследовательским поведением. Его показатели необходимы и для сравнения способности организмов адаптироваться к новым незнакомым условиям. Для синих крабов – *Callinectes sapidus*, обитающих на Атлантическом побережье Европы, и зеленых – *Carcinus maenas*, (побережье Северной Америки) были получены статистически значимые результаты о том, что у *C. maenas* спонтанное чередование выражено

сильнее, чем у *C. sapidus* (Ramey et al., 2009). Эксперимент проводился в 4-лучевом лабиринте, погруженном в морскую воду. Пять цилиндрических объектов различных размеров и цветов (белый, серый и черный) были помещены вокруг лабиринта для того, чтобы помочь животному в пространственной навигации. В конце каждого коридора находилась награда в виде пищи. Крабы обоих видов проявили тенденцию чаще двигаться вдоль стенок лабиринта, чем через центральную площадку к противоположным коридорам. По мнению авторов, предпочтение двигаться вдоль стенок лабиринта влияет на уровень спонтанного чередования, повышая его, так как животное, двигаясь по стенке, с большей вероятностью может посетить еще не посещавшийся коридор. Способность к спонтанному чередованию у данных беспозвоночных оказалась врожденной, так как она, по данным этой статьи, не улучшалась в ходе эксперимента. Главный же результат этого исследования заключается в том, что у зеленых крабов чередование является более выраженным, чем у синих. Возможно, это связано еще и с тем, что зеленые крабы являются К – стратегами. Они – эврибионты и более конкурентоспособны, чем синие. Поэтому их тенденция к исследовательскому поведению лучше выражена, чем у синих крабов.

Наличие спонтанного чередования у морских крабов было обнаружено и в условиях отсутствия внешних ориентиров (Balci et al., 2013). В эксперименте тестировали три вида крабов: нативные виды – *Callinectes sapidus* и *Uca pugnax* (соответственно, синий краб и краб скрипач), а также инвазионный вид – зеленый краб (*Carcinus maenas*). Опыт также проводился в крестообразном лабиринте. У зеленого краба наблюдалось статистически значимое спонтанное чередование, тогда как синий краб и краб скрипач посещали коридоры лабиринта в случайном порядке.

Главное значение изучения исследовательского поведения состоит в том, что данная форма поведения помогает животным адаптироваться в меняющейся среде. Кроме того, это поведение способствует обнаружению новых мест обитания, богатых пищей, особями противоположного пола, помогает избегать хищников. И спонтанное чередование, как необходимая черта исследовательского поведения, содействует более тщательному изучению уже знакомой территории (за счет того, что животное реже возвращается в недавно посещенные места). Это зачастую приводит к обнаружению новых ресурсов, необходимых для выживания, например, пищи, особи противоположного пола и т.д. (Chiussi et al., 2001).

1.2. Асимметрия поведенческих реакций

Большинство животных имеет билатеральную симметрию тела. Для некоторых (в основном высших млекопитающих – крыс, хомяков, приматов) экспериментально показаны предпочтения определённой стороны при выборе направления движения (Schwartz et al., 2005). В исследовательском поведении это имеет огромное значение. Животное, выбирая определенное направление чаще, чем другое, реже возвращается на уже посещавшиеся участки и поэтому эффективнее исследует среду обитания.

На рыбах поведенческую асимметрию в лабиринте не изучали. Имеющиеся данные об асимметрии у рыб не всегда можно связать с исследовательским поведением. Так, в экспериментах с *D. rerio* была показана ведущая роль зрительного анализатора в левом полушарии (и, соответственно, правого глаза) в ответ на идентичные и продолжительные стимулы (Miklosi et al., 2001). Эксперимент проводился в нескольких вариантах:

1) рыб по отдельности помещали в аквариум, разделенный посередине перегородкой с небольшим отверстием в ней. Через это отверстие рыба могла попасть в другую часть аквариума. В одну из частей аквариума помещали пищу. Кусочек пищи был закрыт таким образом, что животное при входе не могло видеть еду. Рыб тестировали при наличии такой перегородки, помещенной посередине в конце аквариума, а также при наличии двух перегородок в левом и правом углах аквариума. В опыте с одной перегородкой статистически значимых различий в подходах рыб с левой или правой стороны к ней обнаружено не было. В опыте с двумя перегородками были отличия: рыбы, которые были обучены плавать к левой перегородке за едой совершали больше ошибок (т.е. выбирали правую, не вознаграждавшуюся перегородку), чем рыбы, обученные плавать к правой перегородке.

2) в центр у задней стенки аквариума помещали бусинку желтого цвета. На ней с другой стороны находилась пища. Животных также по отдельности помещали в противоположную часть аквариума и регистрировали их реакцию. Затем рыб тестировали при наличии двух бусинок разных цветов (желтого и красного), располагавшихся, соответственно, в левой и правой частях аквариума. В первом случае также не было статистически значимых различий в частоте подходов рыб с левой или правой стороны к бусинке. В опыте с двумя цветными бусинками, если выбор любой из них сопровождался наградением в виде пищи, рыбы проявляли тенденцию выбирать правую. Но если цвета бусинок были новыми для рыбы и выбор бусинки не вознаграждался, то животное выбирало левую бусинку.

3) в одной из 2-х частей аквариума также находились цветные бусинки с пищей, но отверстие перегородки было прикрыто стеклянной полоской, направленной под углом 60 градусов в левую или правую сторону. Данная перегородка не давала рыбе плыть прямо вперед к бусинкам, а заставляла

животное сначала поворачивать влево или, наоборот, вправо. Направление, в котором была наклонена стеклянная полоска, статистически значимо повлияло на поведение *D. rerio*. Войдя в коридор при стеклянном барьере, направленном вправо, данио сохраняли предпочтение выбирать правую бусинку, а при барьере, направленном влево, предпочтения бусинок не было.

Резюмируя, можно сделать вывод, что асимметрия *D. rerio* проявляется в зависимости от мотивации. Когда животное «ожидает» пищу, работает зрительный анализатор в левом полушарии головного мозга. Соответственно, рыба выбирает правую сторону.

Таким образом, асимметрию поведенческих реакций изучали с помощью разнообразных методик и в разных условиях, но не тогда, когда рыбы исследовали новую для них обстановку. Представляет интерес выяснить, какую роль может играть эта асимметрия в исследовательском поведении рыб.

С другой стороны, известна работа о речных раках (Shuranova, 2008). Были проведены эксперименты в крестообразном и Т – образном лабиринтах, где проверяли предпочтения голубого кубинского рака *Procambarus cubensis*, Cambaridae поворачивать в определенную сторону между коридорами, поворачивать через левое или правое «плечо» внутри коридора (U – образный поворот), хватать добычу левой или правой клешней. Каких-либо предпочтений поворачивать налево или направо у данного вида десятиногих раков выявлено не было. Однако, поворачивая внутри коридора через правое плечо, *P. cubensis* при выходе из него чаще поворачивал налево. Если животное поворачивало через левое плечо, то при выходе из коридора выбирало поворот направо. Что касается пищи, *P. cubensis* примерно одинаковое число раз использовал обе клешни.

Хорошо изучена асимметрия поведенческих реакций в лабиринте таких беспозвоночных животных, как плодовая мушка *Drosophila*

melanogaster, а также *Temnothorax albipennis* – муравьи трибы Formicoxenini из подсемейства Myrmicinae семейства Formicidae. Одни особи дрозофил предпочитали поворачивать влево в Y-образном лабиринте, а другие – вправо (Buchanan et al., 2015). Авторами статьи было выяснено, что предпочтение поворачивать в определенную сторону не закреплено генетически и зависит от активности столбчатых нейронов центральной части головного мозга. Муравьи в разветвленном лабиринте статистически значимо предпочитали поворачивать влево (Hunt et al., 2014).

1.3. Практическое значение показателей исследовательского поведения

1.3.1. Изучение влияния гормональных препаратов

В настоящее время показатели исследовательского поведения животных используются для изучения действия гормональных препаратов, в частности, вызывающих или подавляющих стресс, создания лекарственных препаратов, например, для лечения болезней Альцгеймера и Хантингтона. К примеру, в одном эксперименте на крысах были получены статистически достоверные результаты о том, что начальные дозы (0.05 мг/кг) дизоципина (МК-801) подавляют работу НМДА-рецептора. Вследствие этого у крыс в 4 – лучевом лабиринте появляется гиперлокомоция и нарушается способность к спонтанному чередованию (а именно, животные проявляют тенденцию к персеверационному поведению – возвращению в смежный или противоположный коридоры). Данный результат связан с тем, что НМДА-рецептор играет важную роль в синоптической активности и, следовательно, в процессах памяти и обучения. Так как МК-801 ингибировал работу данного рецептора, то у

крыс, через некоторое время после его введения, нарушалась память, и животные потеряли способность к ориентации в лабиринте (Hlinak, Krejci, 2006).

В другом эксперименте тех же крыс обрабатывали различными дозами кинуреновой кислоты (KYNA), а также смесью KYNA+ дизоципин (МК-801). Были получены статистически значимые результаты, показывающие, что KYNA не оказывает никакого влияния на исследовательское поведение крыс. В частности, оценивалось 1) общее число посещенных коридоров, характеризующее локомоторную активность; 2) спонтанная смена различных коридоров, отражающая способность к чередованию. Для KYNA+ МК-801 было показано, что предварительная обработка кинуреновой кислотой в малых дозах (0.3, 3 мг/кг) предотвращает разрушительное действие МК-801 и способствует сохранению нормальной локомоции. Высокие дозы (30 мг/кг) предотвращали ухудшение чередования под действием МК-801. Таким образом, данное исследование внесло вклад в получение новых соединений, в частности, производных кинуреновой кислоты (например, глюкозаминкинуреновой кислоты, способной проникать через гематоэнцефалический барьер быстрее, чем KYNA). В будущем эти соединения могут быть использованы для предотвращения или лечения поведенческих и когнитивных нарушений у людей, таких, как болезнь Альцгеймера (Hlinak, Krejci, 2006).

С помощью показателей исследовательского поведения в лабиринте были получены данные о вторичных свойствах некоторых лекарственных средств (Крыжановский, 2011), в частности антигипертензивных препаратов. Эксперимент был проведен с мышами линии C57BL/6. Изучаемые вещества: квинаприл и моноприл (2.5, 10 и 20 мг/кг), периндоприл (1.4 и 8 мг/кг), пирацетам (300 мг/кг), меклофеноксат (120 мг/кг). Контрольным животным вводили физиологический раствор. Для

оценки исследовательского поведения мышей в крестообразном лабиринте изучали такие показатели, как общее время, проведенное мышью в центре и в коридорах лабиринта; латентный период и продолжительность первого визита в коридор; «длина» первого и второго цикла исследования лабиринта (длина цикла – это число посещений, в которых каждый из 4 коридоров посещался хотя бы 1 раз); число циклов исследования за время проведения эксперимента; число поворотов направо и налево; спонтанное стереотипное поведение. В результате было получено, что периндоприл в дозе 1 мг/кг, а кваноприл и моноприл в дозе 10 мг/кг улучшают показатели исследовательского поведения: снижают длину первого цикла (чем меньшее число заходов требуется совершить мыши, чтобы посетить все 4 коридора, тем более эффективно исследование лабиринта), уменьшают долю спонтанной стереотипии. Последние два препарата в дозах 120 мг/кг и 300 мг/кг соответственно, имели тот же эффект. Однако, при дальнейшем увеличении дозы этот эффект исчезал. Таким образом, обнаруженное авторами статьи ноотропное действие данных препаратов не связано с их антигипертензивным эффектом, так как ноотропное действие проявлялось только при малых дозах исследуемых веществ и исчезало при дальнейшем увеличении дозы. Ноотропное действие – это активация церебрального метаболизма и высших психических функций, вследствие чего улучшается память, улучшается способность решать различные задачи и стимулируется познавательная деятельность. Такие исследования являются значимыми для фармакологии, поскольку дают возможность открывать новых клинические применения различных лекарственных средств с учетом индивидуальных особенностей пациентов.

В другом эксперименте с мышами инбредных линий, с исходно низкой эффективностью исследовательского поведения, также было показано положительное влияние ноотропных препаратов на спонтанное ориентировочное поведение в лабиринте: статистически значимое снижение числа повторных заходов в один и тот же коридор, увеличение

общего числа исследованных коридоров, а также снижение уровня тревожности и увеличение двигательной активности (Васильева, 2012).

Как известно, старение сопровождается ухудшением памяти, нарушением пространственной ориентации, а также перцептивных свойств организма. В эксперименте с 10- месячными мышами было показано влияние пираретама как средства, противодействующего этому ухудшению. Под действие данного препарата произошло улучшение показателей исследовательского поведения мышей: уменьшилось время латентного периода перед началом исследования лабиринта, увеличилось общее время исследования, снизилась доля персеверационных движений. Кроме того, животные под действием пираретама использовали несколько стратегий исследования лабиринта (например, все время поворачивали налево, а потом только направо, или же поворот налево чередовали с движением прямо и т.д) (Salimov et al., 1995).

1.3.2. Искусственные агенты и поведение

В настоящее время все больше и больше растет интерес к искусственным агентам. Создают их на основе поведения животных. Правда, сейчас сконструированы роботы для заранее заданного решения конкретных задач. К примеру, роботы – разносчики пиццы или роботы – детские игрушки, которые запрограммированы лишь на некоторые жесты и фразы. В настоящее же время особое внимание направлено на создание так называемых аниматов.

Аниматы – это искусственные создания, способные адаптироваться к меняющимся условиям среды подобно животным, без руководства со стороны человека. В решении этого вопроса уже достигнуты некоторые результаты.

Известно, что, помимо мотиваций, связанных с питанием, размножением и т.д., у животных постоянно присутствует мотивация к поддержанию баланса новизны и предсказуемости во внешней среде (Непомнящих, 2014). Что это значит? Давайте вернемся к истории. Согласно этологической теории Лоренца, поведение животных представляет собой набор врожденных и приобретенных рефлексов, которые необходимы для удовлетворения частных потребностей. Кроме того, поведение животных в среде генетически детерминировано. Однако есть некоторое дополнение к данной теории. В поведении животных существуют две другие тенденции, которые напрямую не связаны с физиологическими потребностями. Первая – поиск новой, непредсказуемой стимуляции, а вторая – стремление к предсказанию результатов своего поведения. Взаимодействие этих тенденций приводит к тому, что животное постоянно исследует последствия своих действий и незнакомые объекты во внешней среде, даже если они не связаны с удовлетворением физиологических потребностей организма. Когда результаты исследования становятся предсказуемыми, животное переключается на другие действия и объекты. Таким образом поддерживается баланс между новизной и предсказуемостью, который и определяет тонкое приспособление животного к меняющимся условиям среды.

На основе представлений о балансе новизны и предсказуемости была создана программа для робота Aibo. В результате у робота появилась способность, свойственная животным: автономно выбирать задачи и производить действия, который заранее не заданы (не запрограммированы). Вместо конкретных задач «собаке» - роботу была поставлена одна сверхзадача, которая заключалась в поддержании того самого баланса между предсказуемостью действий и новизной. Агент предсказывал лишь результат своих действий и затем измерял ошибку предсказания, повторяя эти действия. Она заключалась в разности между

предсказанным и полученным результатами. Так, если ошибка большая и не снижается при повторении действия, то результат действия непредсказуем и повторять его нет смысла, поэтому робот переключается на другие действия. А если ошибка снижается, то велика вероятность того, что следующее предсказание будет еще точнее (поэтому робот повторяет действие). Если ошибка достигла некоторого минимума и перестала снижаться, это означает, что животное научилось предсказывать последствия данного действия; поэтому повторять его уже нет смысла и надо переключиться на другое действие. Таким образом, робот меняет свое поведение, поддерживая баланс новизны и предсказуемости.

Проводились и другие эксперименты. Был смоделирован робот, снабженный сенсорами для различения цветов и колесами, на основе поведения крысы в условиях камеры с двумя углублениями. Животное, обследуя эту камеру, помещало голову в данные углубления. Вначале обследования повторялись чаще, затем реже. На втором этапе эксперимента, после снижения частоты обследований, как только крыса помещала голову в одно из углублений, на короткое время над этим углублением загорался свет. При этом в другом углублении свет не загорался при посещении его крысой. В результате вероятность обследования камеры со вспышкой света резко увеличивалась. Далее экспериментаторы стали варьировать интервалы между вспышками. В одном варианте вспышку подавали строго через определенный интервал времени после посещения углубления крысой, в другом – продолжительность интервалов изменялась случайным образом. При этом снижение частоты обследования в первом варианте происходило быстрее, чем во втором (Lloyd et al., 2012). Данный результат нетрудно объяснить. В варианте с фиксированным интервалом между обследованием и вспышкой предсказать результат обследования (время появления вспышки) легче, чем при переменном интервале, поэтому в первом случае интерес к новой

ситуации угасает быстрее. Робот, запрограммированный поддерживать баланс новизны и предсказуемости, воспроизводил это поведение крысы.

Тем не менее, стоит отметить некоторые проблемы, которые связаны с поддержанием баланса между предсказуемостью и новизной. Дело в том, что эффекторы роботов имеют небольшое число степеней свободы. Диапазон экзогенных стимулов, которые робот способен воспринимать, также невелик. Кроме того, роботы действовали в специальных экспериментальных установках, созданных для них человеком, то есть в ограниченном пространстве. Поэтому выбор действий у роботов очень невелик. Еще одна проблема заключается в том, что робот должен с поиска новизны переключаться на решение более насущных и стереотипных задач, например, на поиск источника энергии для зарядки аккумулятора. Известно, что животное, испытывая голод (либо другой стресс), переключается на стереотипное поведение, последствия которого заранее известны, – к примеру, собирает знакомую пищу в знакомом месте. Поэтому проблема оптимального сочетания поиска новизны с решением задач, поставленных агенту извне, остается нерешенной.

1.4. Изучение исследовательского поведения рыб

С рыбами, чаще всего карповыми, были поставлены многочисленные эксперименты, в которых изучались двигательная активность, способность к обучению и цветовые предпочтения в незнакомой обстановке, а также влияние различных гормональных препаратов на исследовательское поведение.

В настоящее время исследовательское поведение карповых рыб, наряду с поведением грызунов и дрозофил, служит популярной моделью в изучении биологических механизмов влияния наркотических и других

препаратов на здоровье человека (Lopez-Patino et al., 2008), а также моделью для изучения причин нейродегенеративных нарушений у человека, таких, как, например, болезнь Альцгеймера (Avdesh et al., 2012; Sison, Gerlai, 2011).

В свою очередь, для использования карповых рыб, как объекта для биомедицинских исследований, активно изучаются их сенсорные возможности, в частности, их отношение к цветовым раздражителям. Так, в одном из экспериментов были задействованы Т-образный лабиринт, а в другом – челночная коробка (Avdesh et al., 2012). Сверху двух противоположных коридоров лабиринта находились насадки разных цветов (красного, синего, зеленого и желтого). Насадки с цветами чередовались: например, синий – красный, синий – желтый и т.д. Челночная коробка была разделена перегородкой с отверстиями (чтобы рыба могла проплывать через них) на две равные половины. На дне каждой такой камеры находился гравий разных цветов (цвета менялись так же, как и в первом случае). В качестве объекта использовали карповых рыб, а именно *D. rerio*. Так как данио, – как и все карповые рыбы, – стайная рыба, то в начале опытов использовали группу особей (72 рыбы, из которых 53 – самки, 19 – самцы). Затем их количество постепенно снижали до одной особи в экспериментальной установке. Статистически достоверные результаты показали, что *D. rerio* испытывали неприязнь к синему цвету как в Т-образном лабиринте, так и в челночной коробке. Для челночной коробки не было найдено никаких достоверных предпочтений для красного, зеленого и желтого цветов. Однако, в лабиринте красный и зеленый предпочитались (выбирались животным) больше, чем желтый. Для оценки цветовых предпочтений учитывали количество входов в коридор. Было также показано в обоих экспериментах, что рыбы проводили меньше всего времени в камере или коридоре с синим цветом, чем с остальными.

Кроме того, у рыб, помимо цветовых предпочтений, изучали локомоторную активность в круглом аквариуме (Ahmad, Richardson, 2013). В данном эксперименте тестировали личинок карповых рыб (*D. rerio*). В первом опыте аквариум представлял собой чашку Петри (для контроля изменения локомоторной активности); во втором – дно было покрашено в 6 различных цветов: синий, красный, оранжевый, зеленый, желтый и черный. Было показано, что в случае с прозрачной чашкой Петри личинки, долго не задерживаясь в центре,плыли к стенкам и все время держались около них. Здесь они большую часть времени плавали то в одну, то в другую сторону по стенке аквариума. Данное поведение личинок указывает на склонность избегать центра незнакомой открытой местности и оставаться ближе к ее границе (в данном случае, ближе к стенкам чашки Петри). Были также зафиксированы значимые изменения в локомоторной активности – она увеличивалась. Во втором опыте личинки дольше оставались в центре аквариума. Общий уровень локомоторной активности был снижен из-за наличия различных цветов. Кроме того, личинки избегали черного, красного, синего и желтого цветов. Соответственно, они предпочитали зеленый и оранжевый.

Однако, сравнивая данные результаты с описанными выше (Avdesh et al., 2012), можно заметить некоторые расхождения. В предыдущей работе были получены данные о предпочтении взрослыми *D. rerio* красного цвета и избегании синего. Эти несоответствия можно объяснить, во-первых, различием эпигенетических воздействий в онтогенезе; во-вторых, разными кормовыми привычками и, наконец, использованием разных экспериментальных методов (Ahmad, 2013).

В литературе описаны также опыты, подтверждающие наличие у рыб (в частности, *D. rerio*) предпочтения синего и зеленого и избегания желтого и красного цветов, а также способности различать цвет и форму трехмерного объекта (Oliveira et al., 2015).

Известны также работы, где у данио описаны челночные движения вдоль участка стенки аквариума (Blaser, 2006), причем такие движения становятся чаще в незнакомой обстановке; обходы круглого аквариума по периферии (Swain, 2004). Кроме того, описаны и стереотипные движения «туда-сюда» вдоль одной из стенок аквариума, которые усиливаются при стрессе (Lopez-Patino et al., 2008).

Недавно была опубликована работа, авторы которой отобрали структуру плавательной траектории личинок *D. rerio* в гомогенной среде (Dunn et al., 2016). Они обнаружили, что данная траектория характеризуется чередованием серий поворотов, направленных в противоположные стороны: за серией поворотов влево, следует серия поворотов вправо, затем снова влево и т. д. Кроме того, авторы исследовали активность мозга личинок во время эксперимента. Они идентифицировали специфические нейронные популяции (ядра) в среднем мозге *D. rerio* и назвали их передними ромбоэнцефалическими областями поворотов (ARTR). Активность данных нейронов спонтанна. Авторами была предложена гипотеза, что именно такая спонтанная активность ARTR отвечает за чередования серий поворотов влево или вправо.

Несмотря на интенсивное изучение исследовательского поведения рыб, наличие спонтанного чередования у них практически не проверялось. В недавно опубликованной работе Осиповой с соавторами (2016) приводятся данные о последовательности посещения коридоров крестообразного лабиринта у плотвы *Rutilus rutilus*. Эта последовательность оказалась случайной. Статья Осиповой и др. является редким случаем изучения чередования у рыб. Свойственна ли все-таки рыбам других видов тенденция к спонтанному чередованию или нет – еще предстоит выяснить.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Объекты исследования

В качестве объектов исследования использовались рыбы (расбора звездная *Danio margaritatus*, данио рерио *D. rerio*, синец *Ballerus ballerus*) из семейства *Cyprinidae*. Виды рода *Danio* были приобретены у коммерческого дистрибьютора. Синцы были получены путем искусственного оплодотворения от родителей, выловленных в прибрежье Рыбинского водохранилища у п. Борок Ярославской области. Рыбы содержались в аквариуме с постоянной температурой воды 23°C, 28°C, и 24°C соответственно и искусственным режимом освещения (12 ч. света и 12 ч. темноты). Рыб кормили два раза в сутки утром и вечером (личинками хирономид). В эксперименте использовались 11 взрослых самцов и самок *D. margaritatus* (возраст около двух лет, длина тела около 20 мм), 20 неполовозрелых особей *D. rerio* (возраст 2 – 3 месяца, длина около 30 мм) и 20 неполовозрелых особей *B. ballerus* (возраст 3.5 месяца, длина около 20 – 30 мм). За два дня до начала эксперимента каждую особь данио рерио по отдельности поместили в пластиковый прозрачный контейнер объемом 700 мл при температуре и освещении, описанных выше. Другие два вида перед экспериментом содержались вместе в общем контейнере. Эксперимент с *D. margaritatus* проводился в течение 6 дней в январе 2015 года, с *B. ballerus* – в августе 2015 года, с *D. rerio* – в августе 2016 года.

2.2. Экспериментальная установка

Мы помещали животных в экспериментальную установку: крестообразный лабиринт с четырьмя коридорами, расходящимися от центральной площадки под прямым углом друг к другу, сделанный из

конструктора Lego (рис. 1). Длина коридора от его торца до выхода на центральную площадку составляла 60 мм, а ширина – 30 мм. Коридоры были пронумерованы (1...4) по часовой стрелке. В эксперименте с *D. rerio* использовались крестообразные лабиринты с длинными (95 мм× 20 мм) и короткими коридорами (30 мм × 20 мм) (рис. 2, рис. 3). Экспериментальную установку с короткими коридорами получали из лабиринта с длинными коридорами. Для этого использовали загородки, также сделанные из конструктора Lego. Они помещались в коридоры лабиринта в 30 мм от его центра. 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 белого поролона. Лабиринт освещался кольцом светодиодов, установленным по периметру цилиндра. Поролон рассеивал свет, чем обеспечивалось равномерное освещение лабиринта и предотвращалось образование теней в нем (рис. 4).

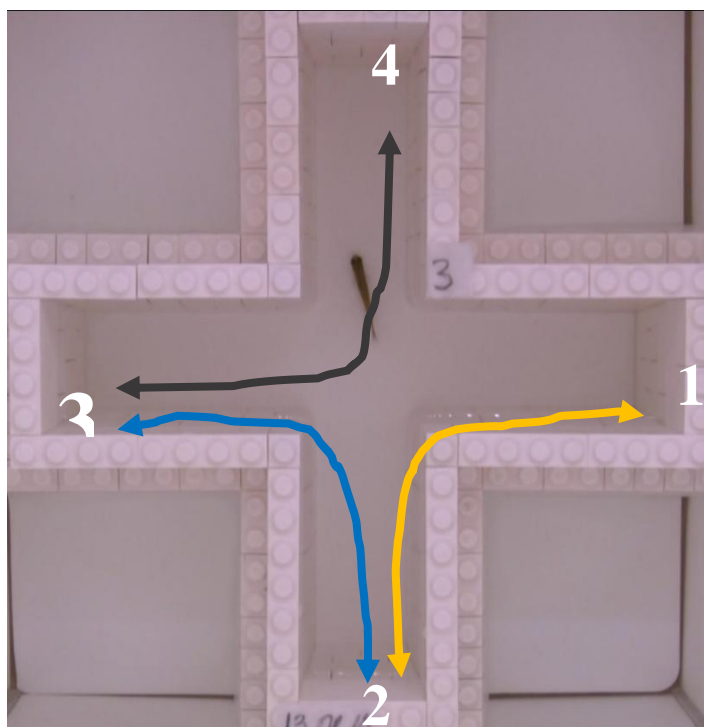


Рис. 1. Крестообразный лабиринт (цветными стрелками показаны разные варианты челночных перемещений, см. подраздел 2.4. Анализ данных).



Рис. 2. Крестообразный лабиринт с длинными коридорами (95 мм × 20 мм).



Рис. 3. Крестообразный лабиринт с короткими коридорами (30 мм × 20 мм).

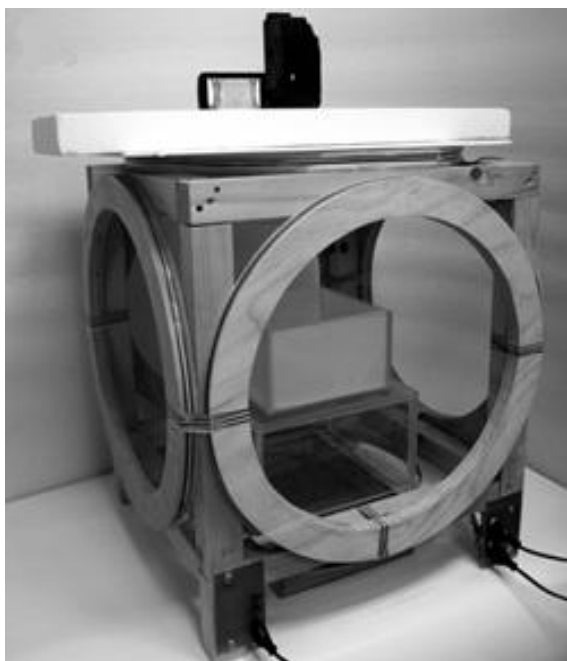


Рис. 4. Фото экспериментальной установки.

2.3. Процедуры экспериментов

Danio margaritatus. Было проведено два эксперимента. В первом каждую особь помещали в лабиринт по отдельности, в коридор № 1, закрытый загородкой. Через две минуты загородку поднимали и вели видеозапись передвижений рыбы в течение 15 мин. После этого животное вылавливали из лабиринта и помещали в отдельный контейнер, чтобы не перепутать с остальными. Такая процедура выполнялась со всеми особями. Далее мы оставили рыб на два дня в контейнере, поддерживая описанные выше условия содержания. Затем мы провели вторую часть эксперимента. В слепой конец коридора № 4 поместили прямоугольник красного цвета, ширина которого совпадала с шириной коридора (рис. 5). Этот прямоугольник был также сделан из конструктора Lego. Наблюдения за рыбами в лабиринте с красным прямоугольником проводили так же, как и в первом эксперименте.

Ballerus ballerus. Эксперимент проводился аналогично первому опыту с *D. margaritatus*. Видеозапись передвижения рыбы вели в течение 20 минут.

Danio rerio. Животные были разделены на 2 группы по 10 особей в каждой. Первая группа тестировалась сначала в лабиринте с короткими коридорами, а затем с длинными. Вторую группу тестировали в обратном порядке – сначала с длинными коридорами, а затем – с короткими. Видеозапись поведения каждой особи продолжалась 25 минут.

Полученные видеозаписи мы обрабатывали с помощью программы Sheerfish, разработанной в ИБВВ РАН. Эта программа извлекает из видеозаписи последовательность посещения коридоров рыбой и продолжительность каждого посещения коридора. Посещение коридора засчитывалось, если голова рыбы пересекала условную линию, пересекавшую коридор в 5 мм от центральной площадки (рис. 6).



Рис. 5. Фотография крестообразного лабиринта с красным прямоугольником.

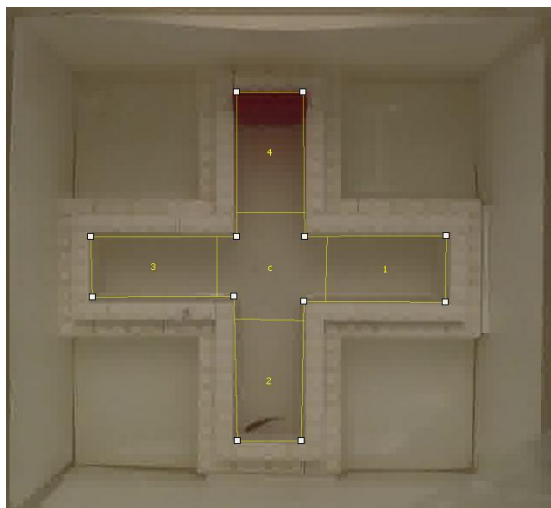


Рис. 6. Фотография лабиринта (на рисунке видны условные границы коридоров и линии, пересекающие коридор в 5 мм от центральной площадки)

2.4. Анализ данных

2.4.1. Динамика активности по минутам

Для оценки двигательной активности рыб в лабиринте, мы рассчитали число посещений коридоров каждой рыбой за каждую минуту эксперимента и построили графики изменения активности каждой рыбы. Затем, вычислив среднее значение по каждой полученной выборке и подтвердив нормальность этого распределения (критерий Колмогорова-Смирнова) построили график усредненных значений поминутной активности для всех рыб.

2.4.2. Чередование

Для расчета коэффициента чередования для каждой рыбы мы использовали метод, предложенный ранее и широко используемый разными авторами (Ragozzino, 1996; Lennartz, 2008).

Покинув какой-нибудь коридор, рыбы редко сразу возвращались в него же. Даже когда это происходило, такие повторные посещения рассматривались как одно посещение. С учетом этого обстоятельства, ожидаемый случайный уровень чередования определяли следующим образом. Пусть последовательность посещений коридоров такова: 123434231242. Эта последовательность разделялась на перекрывающиеся пятерки посещений: 12343, 23434, 34342 и т.д. Чередование засчитывалось, если в ходе пяти последовательных посещений рыба посещала все четыре коридора. В данном примере для первой пятерки посещений 12343 чередование засчитано, а для следующей пятерки 23434 – нет, так как в ней отсутствует коридор 1. Общее число пятерок равно числу всех посещений в ходе наблюдения минус четыре. Уровень чередования равен числу пятерок с чередованием, деленному на число всех пятерок, и умноженному на 100%. Известно, что при случайной последовательности посещений уровень чередования равен 44.4%. В данном примере число пятерок равно $12 - 4 = 8$, а уровень чередования равен $5/8$ или 62.5%.

Уровень чередования, вычисленный для каждой рыбы, сравнивали с уровнем, ожидаемым при случайном порядке посещений коридоров (44.4%). Если полученный процент больше этой величины, 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 процент меньше, чем ожидаемый при случайном выборе коридоров, то у рыбы есть тенденция к персеверации: стремление посещать коридоры, в которых она недавно была. Статистическая

значимость отличия уровня чередования от случайного проверялась критерием Стьюдента.

Данный метод вычисления уровня чередования, ожидаемый при случайном порядке посещений коридоров, объясняется следующим образом. Пусть в начале последовательности из пяти посещений рыба находится в коридоре №1. Из него рыба может поплыть в любой из оставшихся трех коридоров с вероятностью $3/3$. Допустим, она поплыла в коридор № 4. Затем оттуда рыба может поплыть в любой другой (1, 2 или 3) с такой же вероятностью $3/3$. Пусть она выбрала коридор № 2. После этого остается только два коридора (№№ 3 и 1), которые рыба может посетить с вероятностью $2/3$. Теперь остается только один коридор, который рыба может посетить с вероятностью $1/3$. Но рыбе заведомо дана пятая попытка выбора коридора (не случайно мы делили последовательность посещений на 5 серий), при которой она, находясь в n -ом коридоре, может выбрать любой другой с вероятностью $3/3$. Перемножив эти вероятности $(3/3)(3/3)(2/3)(1/3)(3/3)$, получим общую вероятность посещения всех четырех коридоров, равную 0.222. Однако этот выбор коридора рыбой может быть сделан не только в последнем, но и после **2** и **3** выбора. Тогда получаются следующие вероятности:

- 1) $(3/3)(3/3)(\mathbf{1/3})(2/3)(1/3) = 0.074$ (в этом случае рыба вернулась в коридор, с которого начинается пятерка посещений);
- 2) $(3/3)(3/3)(2/3)(\mathbf{2/3})(1/3) = 0.148$ (здесь рыба, после третьего посещения, выбрала один из двух коридоров, в которых она уже была до этого посещения)

Сложив полученные вероятности $(0.222+0.074+0.148)$, получаем окончательную величину уровня чередования, ожидаемую при случайном порядке посещений коридоров: 44.4%.

2.4.3. Проверка наличия стереотипных последовательностей посещения коридоров

2.4.3.1. Проверка наличия челночных движений

Рыбы время от времени совершали движения, которые мы назвали «челночными». Они представляют собой повторяющиеся перемещения между какими-либо двумя коридорами. Такие движения могли происходить между смежными коридорами (например, 121212... или 3232...), а также между противоположными (13131...). Чтобы выяснить, являются ли эти повторяющиеся челночные движения случайностью или же свойственны рыбе, как один из стереотипов исследовательского поведения, мы преобразовывали последовательность посещения коридоров в бинарные серии (последовательность 1 и 0): брали общую последовательность посещения коридоров и делили на перекрывающиеся тройки посещений (например, дана последовательность 32434312123124324, 324 – первая тройка, 243 – вторая, 434 – третья и т.д.). Ноль ставится тогда, когда первое и третье значения в данной тройке разные, а единица – одинаковые, т.е. в последнем случае рыба, выйдя из коридора n , возвращается в коридор $n-1$. В итоге получается двоичная последовательность 011000101111000011101... и т.д. В случае неслучайных челночных перемещений единицы должны следовать сериями, разделенными сериями нулей. Статистическую значимость наличия серий проверяли для каждой особи отдельно с помощью критерия серий (Рунион, 1982). При использовании этого критерия вычисляется показатель z . Отрицательные значения этого критерия указывают на тенденцию повторять однотипные действия сериями, положительные значения – на тенденцию чередовать разные действия, а его нулевое

значение соответствует случайной последовательности действий. Для вычисления этого критерия использовали программу Past.

Для вычисления доли, которую челночные передвижения занимают среди всех посещений коридоров, общую сумму единиц делили на общее количество нулей и единиц.

2.4.3.2. Проверка обходов по периметру

Помимо челночных перемещений, у рыб наблюдались последовательные посещения коридоров по часовой стрелке (12341...) или против неё (432141...). Такие перемещения мы назвали «обходами». Для проверки того, насколько неслучайно возникают обходы, мы также преобразовывали последовательность посещений в бинарные серии, деля её на перекрывающиеся тройки. В данном случае единицы ставилась, если встречались тройки 123,432 или 214 (т.е. если рыба шла по часовой стрелке или против неё), а нули во всех остальных случаях. Для проверки неслучайного возникновения обходов у каждой особи также использовали критерий серий и программу Past.

Для вычисления долей обходов среди всех посещений коридоров, общую сумму единиц делили на общее количество нулей и единиц.

2.4.4. Проверка асимметрии

Полученные с помощью программы Sheerfish данные использовались также для расчёта коэффициента асимметрии. Он показывает направление движения рыбы: её предпочтение при выходе из коридора поворачивать в коридор, находящийся справа или слева. Для

этого вычисляли индивидуальный показатель асимметрии, равный $100 \cdot (R - L) / (R + L)$, где R – число поворотов вправо, а L – влево. Если показатель асимметрии больше 0, то рыба поворачивает преимущественно в правый коридор, а если меньше – в левый (Извеков и др., 2009). Помимо общего показателя асимметрии (для всей последовательности посещений) вычисляли это значение отдельно для последовательностей обходов.

2.4.5. Статистическая обработка данных

Влияние красного ориентира на посещение коридоров *D. margaritatus* проверяли, сравнивая частоту посещения одного и того же коридора между контролем и опытом. Для этого использовали t – критерий Стьюдента для несвязанных выборок.

Распределение полученных нами данных в опыте с *D. margaritatus* (уровни чередования, средние индексы асимметрии, среднее время, проведенное каждой рыбой в коридоре и пр.) ни в одном случае не отличалось статистически значимо от нормального ($p > 0.05$, критерий Колмогорова-Смирнова). Поэтому, для проверки того, насколько статистически значимо средние показатели отличаются от нуля, использовали критерий Стьюдента для одной выборки. Для сравнения средних вычисляли t – критерий Стьюдента для несвязанных выборок.

Для сравнения данных в опыте с *D. rerio* (уровни чередования, средние индексы асимметрии, серии и доли обходов и челночных передвижений) использовали t–критерий Стьюдента для связанных выборок. Для проверки связи показателей данных в коротких и длинных коридорах использовали показатель корреляции по Спирмену (так как данные по обходам в коротких коридорах статистически значимо отличались от нормального ($p = 0.044$, критерий Шапиро-Уилка), также,

как и данные по челночным передвижениям в длинных коридорах ($p = 0.02$, Шапиро-Уилка).

Полученные данные в эксперименте с *B. ballerus* статистически значимо не отличались от нормального. Поэтому для проверки отличий средних показателей от нуля использовали критерий Стьюдента для одной выборки. Для сравнения долей обходов и челночных передвижений использовали t – критерий для связанных выборок. Для проверки связи серий обходов с челночными передвижениями, а также их долей использовали параметрический показатель корреляции Пирсона.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. *Danio margaritatus*

3.1.1. Динамика активности и чередование

Критерий Колмогорова-Смирнова показал, что двигательная активность рыб как в контроле, так и в опыте с красным ориентиром в целом не изменяется существенно в течение эксперимента (рис. 7, рис. 8). Нет и значительных различий средних двигательной активности между первым и вторым экспериментом (средняя равна 40.6 и 50.9 соответственно, $t = -1.18$, $p = 0.26$).

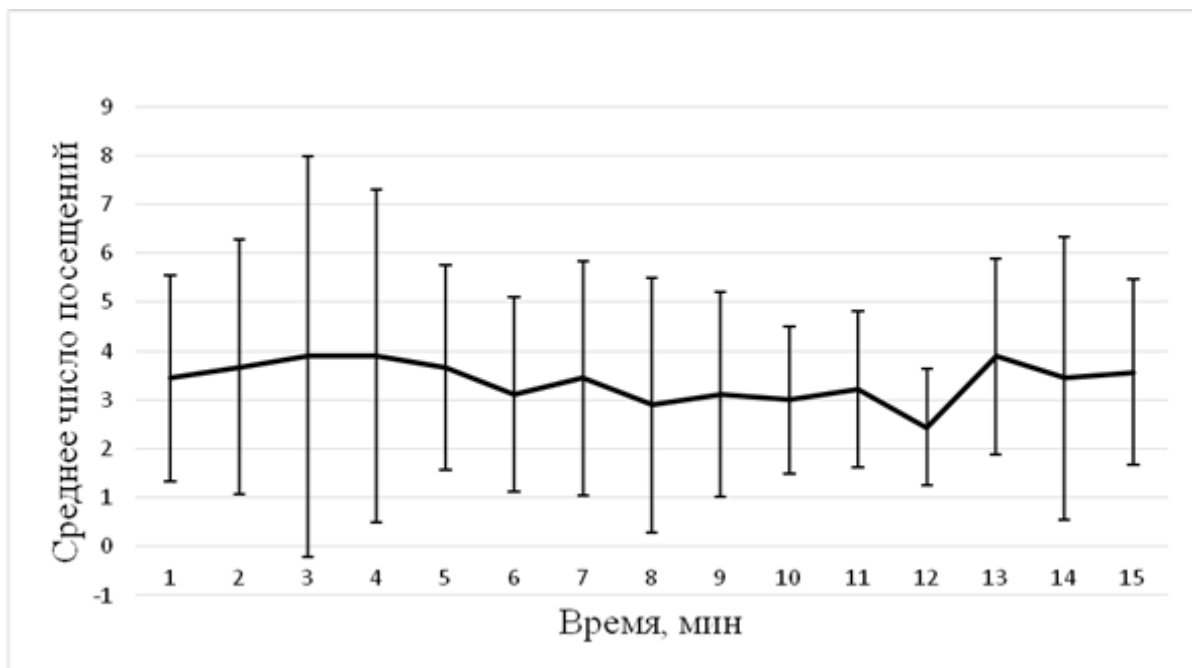


Рис. 7. График активности *D. margaritatus* (среднее значение \pm 95 % доверительный интервал).

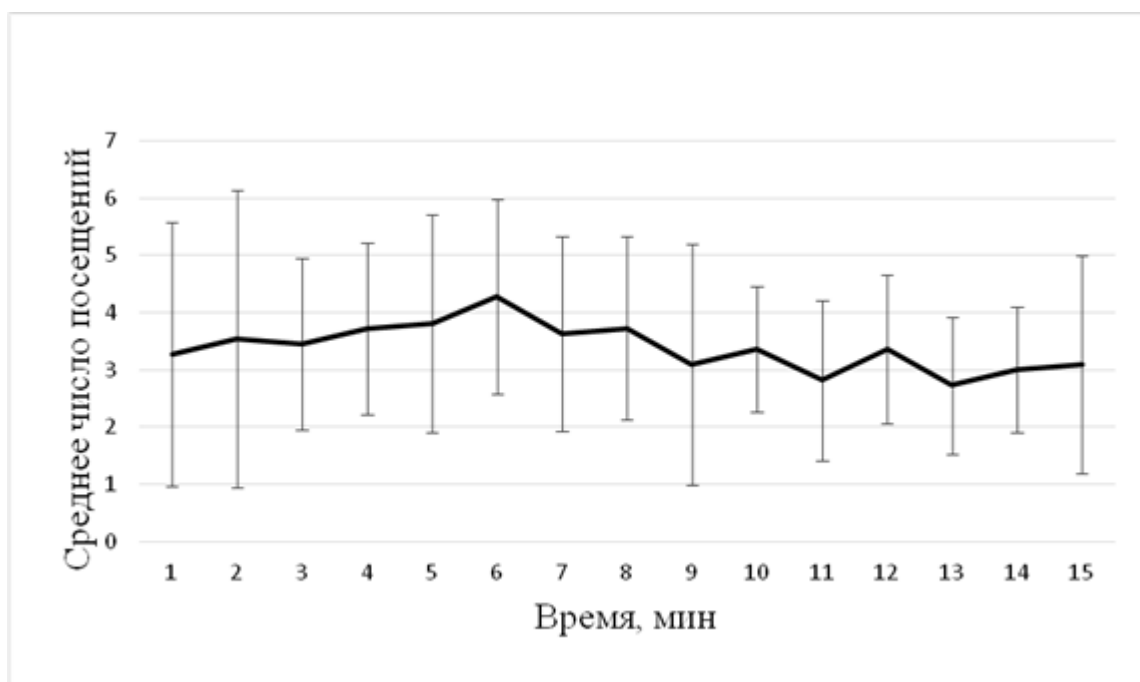


Рис. 8. График активности *D. margaritatus* в опыте с красным прямоугольником (среднее значение \pm 95 % доверительный интервал).

У двух рыб в контроле (№№ 7 и 9) уровень чередования оказался выше случайного. Однако средний уровень чередования для рыб в контроле статистически значимо был ниже случайного уровня 44.4% (табл. 1). Для рыб в опыте (цветной прямоугольник) средний уровень чередования также оказался достоверно ниже случайного (табл. 2). При этом и в опыте были две рыбы (№№ 5 и 6), у которых он превышал 44,4%. Средний уровень чередования был несколько ниже в опыте по сравнению с контролем, однако это различие оказалось недостоверным ($t = 1.2$, $p = 0.26$, $n_1 = 9$, $n_2 = 11$).

Таблица 1.

Уровень чередования *D. margaritatus* в контроле

№ рыбы (контроль)	Уровень чередования, %	Средняя	Отличие от случайного
1	35.6	34.6 [+/- 8.7]	t= -2.6, p = 0.03, n = 9
2	25.5		
3	35.9		
4	41.8		
5	32.0		
6	15.1		
7	50.0		
8	26.3		
9	48.6		

Таблица 2.

Уровень чередования *D. margaritatus* в опыте с красным
прямоугольником

№ рыбы(опыт)	Уровень чередования, %	Средняя	Отличие от случайного
1	20.3	26.5 [+/- -11.9]	t = - 3.3, p= 0.007, n = 11
2	10.3		
3	35.7		
4	33.3		
5	50.0		
6	58.5		
7	7.50		
8	28.0		
9	30.0		
10	0.00		
11	18.2		

3.1.2. Челночные движения, обходы, асимметрия. Реакция рыб на красный ориентир

Из таблицы 3 видно, что в контроле показатели z были в основном отрицательными, что указывает на повторение обходов и челночных передвижений сериями. Однако статистически значимым это повторение оказалось только у некоторых особей. У рыбы №2 достоверными были как серии челночных передвижений, так и серии обходов; у рыб №№3 и 6 – только серии челночных передвижений, а у рыб №№ 7 и 9 – только серии обходов.

Средний показатель z в контроле был статистически значимо ниже нуля для обходов. Для челночных передвижений он также был отрицательным; но эта тенденция оказалась недостоверной.

В опыте с красным прямоугольником (табл. 4) показатели z реже были отрицательными. У рыбы №5 статистически значимыми оказались и серии челночных передвижений и серии обходов, а у рыбы №8 – только серии обходов. Средние же показатели z не отличались достоверно от нуля ни для челночных переходов, ни для обходов.

Указанные стратегии чередовались между собой и с беспорядочными движениями. Ниже приведен пример последовательности передвижения *D. margaritatus* (рыба №8), жирным шрифтом выделены челночные передвижения между двумя коридорами, подчеркнуты обходы в определенную сторону, курсивом – беспорядочные посещения коридоров лабиринта.

4213412123414**3131**24114**3131**21432141231**4242**31424342314

Таблица 3.

Показатель критерия серий (z) и его уровень значимости для челночных передвижений и обходов *D. margaritatus*

№ рыбы	Z челночные	P челночные	Z обходы	P обходы
1	0.0	1	0.0	1.0000
2	-3.60	0.00030	-3.8	0.0002
3	-1.90	0.05000	-0.7	0.5000
4	-0.60	0.57000	-0.7	0.5000
5	-0.10	0.90000	0.9	0.3600
6	-4.20	0.00002	-1.8	0.0800
7	0.50	0.60000	-3.3	0.0009
8	-0.05	0.96000	0.4	0.6600
9	-0.80	0.40000	-1.9	0.0500
Средний z	-1.20 [+/- 1/3]		-1.2 [+/- 1/3]	
Отличие среднего от нуля	t= -2.13, p= 0.06, n= 9		t= -2.25, p= 0.05, n= 9	

Примечание: жирным шрифтом отмечены статистически значимые отличия

Таблица 4.

Показатель критерия серий (z) и его уровень значимости для челночных передвижений и обходов *D. margaritatus* в опыте с красным прямоугольником

№ рыбы	Z челночные	P челночные	Z обходы	P обходы
1	-1.70	0.06	0.02	0.9800
2	0.90	0.40	-0.80	0.4000
3	0.90	0.40	-1.50	0.1000
4	0.60	0.50	0.60	0.5000
5	-1.90	0.05	-3.70	0.0002
6	0.30	0.80	-1.05	0.3000
7	-0.50	0.60	0.30	0.7000
8	0.80	0.40	-2.10	0.0300
9	1.00	0.30	-1.40	0.2000
10	-0.40	0.70	0.50	0.6000
11	-0.40	0.70	0.50	0.6000
Средний z	-0.04 [+/- 0.7]		-0.80 [+/- 0.9]	
Отличие среднего от нуля	t= -0.12, p= 0.9, n= 11		t= -1.9, p= 0.08, n=11	

Примечание: жирным шрифтом отмечены статистически значимые отличия

Таблица 5.

Вычисление индивидуального индекса асимметрии *D. margaritatus* в контроле

Рыба	L	R	S	SUM	Индивидуальный индекс асимметрии
1	31	34	11	76	4.60
2	14	3	33	50	-64.7
3	17	20	5	42	8.10
4	-	-	-	-	0.00
5	31	14	10	57	-37.8
6	7	14	7	28	27.3
7	7	2	59	69	-55.6
8	-	2	-	2	0.00
9	19	18	21	59	-2.70
10	6	8	7	22	14.3
11	11	5	24	40	-37.5
Средний индекс асимметрии и его отличие от нуля					-13.1 [+/- 20.4], t= -1.4, p= 0.2, n=11

Примечание здесь и далее: L – число поворотов налево, R–число поворотов направо, S–прямо, SUM – сумма L + R + S

Таблица 6.

Вычисление индивидуального индекса асимметрии *D. margaritatus* в опыте с красным прямоугольником

Рыба	L	R	S	SUM	Индивидуальный индекс асимметрии
1	18	18	28	67	0.00
2	16	12	12	42	-14.3
3	9	19	12	45	35.7
4	21	26	8	57	10.6
5	12	27	27	67	38.5
6	10	15	19	44	20.0
7	17	14	5	43	-9.70
8	20	15	17	53	-15.0
9	21	15	17	53	-16.7
10	4	4	18	28	0.00
11	17	19	33	69	5.60
Средний индекс асимметрии и его отличие от нуля					4.98 [+/- 13.1], t= 0.8, p= 0.42, n = 11

В таблицах 5 и 6 приведены данные о показателях асимметрии для каждой рыбы в контроле и опыте с красным прямоугольником. Критерий Стьюдента для одной выборки показал, что средний показатель асимметрии для контроля и опыта с красным прямоугольником недостоверно отличается от нуля.

На рисунке 9 показаны средняя продолжительность посещений каждого коридора в контроле и опыте. Коридор с ориентиром рыбы посещали почти в два раза реже, чем этот же коридор без ориентира ($t = 2.97$, $p = 0.007$, $n_1 = 9$, $n_2 = 11$). Различия в посещаемости других коридоров оказались недостоверными ($t = 1.1$, $p = 0.3$, $n_1 = 9$, $n_2 = 11$ —для коридора № 3; $t = -1.6$, $p = 0.1$, $n_1 = 9$, $n_2 = 11$ —для коридора № 2; $t = -0.3$, $p = 0.7$, $n_1 = 9$, $n_2 = 11$ —для коридора № 1).

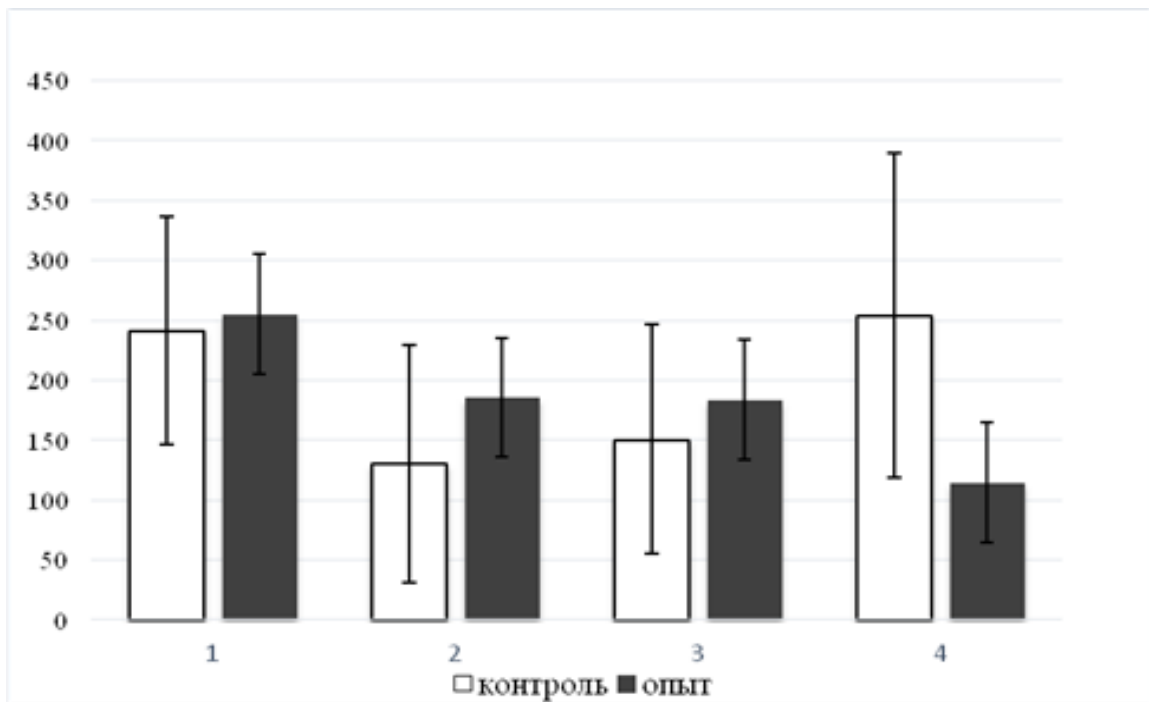


Рис. 9. Средняя продолжительность посещений *D. margaritatus* коридоров 1-4. Коридор с ориентиром № 4.

3.2. *Ballerus ballerus*

3.2.1. Динамика активности и чередование

Критерий Колмогорова-Смирнова показал, что двигательная активность рыб в целом не изменяется существенно в течение эксперимента (рис. 10).

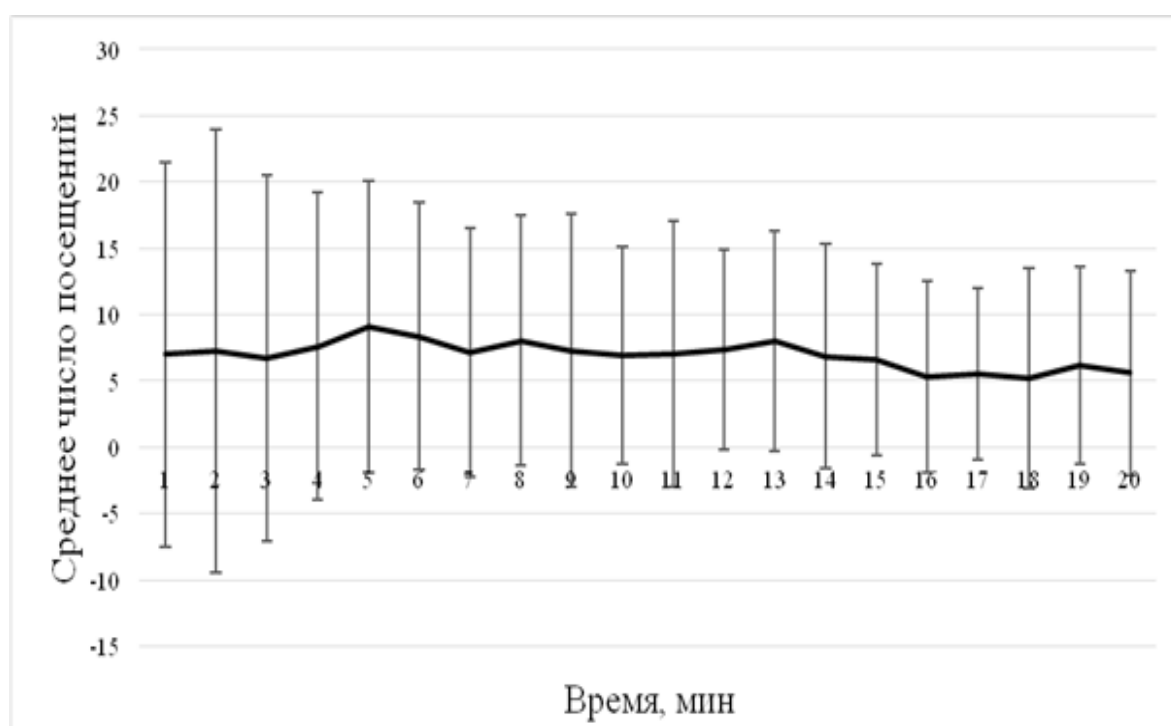


Рис. 10. График активности *B. ballerus* (среднее значение \pm 95 % доверительный интервал).

Уровень чередования *Ballerus ballerus*

№рыбы	Уровень чередования, %	Средняя	Отличие от случайного
1	27.85	26.97 [+/- 4.2]	t = -8.693, p = 0.00000005, n = 20
2	25.00		
3	21.60		
4	18.70		
5	26.83		
6	27.34		
7	11.34		
8	17.72		
9	30.18		
10	20.77		
11	20.24		
12	31.88		
13	45.76		
14	44.59		
15	27.17		
16	33.18		
17	19.10		
18	30.50		
19	39.62		
20	20.00		

В таблице 7 представлены данные об уровне чередования синца обыкновенного. Проведя математический анализ, мы выяснили, что средний уровень чередования статистически значимо ниже случайного, равного 44.4 %.

3.2.3. Челночные движения, обходы и асимметрия

По данным таблицы 8 видно, что у рыб №№ 1, 9 и 19 достоверно повторялись сериями обходы и челночные передвижения, у рыб №№ 2, 6, 12, 15, и 17 – только челночные движения, а у рыб №№ 13 и 14 – только обходы. Средний показатель z был достоверно ниже нуля только для челночных передвижений.

Таблица 8.

Показатель критерия серий (z) и его уровень значимости для челночных передвижений и обходов *Ballerus ballerus*

№ рыбы	Z челночные	P челночные	Z обходы	P обходы
1	-2.97	0.0030000	-2.12	0.030
2	-3.16	0.0016000	-1.41	0.160
3	-1.65	0.1000000	-0.84	0.400
4	-1.69	0.0900000	-0.28	0.780
5	-1.85	0.0600000	-1.50	0.130
6	-2.76	0.0060000	-1.13	0.260
7	-1.23	0.2200000	1.63	0.100
8	0.35	0.7300000	0.80	0.420
9	-5.22	0.0000002	-2.92	0.004
10	-1.32	0.1900000	1.62	0.110
11	-1.63	0.1000000	-1.32	0.190
12	-2.59	0.0095000	-1.20	0.230
13	-0.60	0.5500000	-3.29	0.001
14	0.60	0.5500000	-2.70	0.007
15	-3.41	0.0006600	-0.08	0.930
16	-1.74	0.0800000	-1.67	0.070
17	-2.75	0.0060000	-0.53	0.600
18	-2.55	0.0100000	-1.84	0.070
19	-2.81	0.0050000	-2.93	0.003
20	-1.54	0.1200000	-1.44	0.150
Средний z и его отличие от нуля	-2.03 [± 0.6], $t = -6.9$, $p = 0.0000014$, $n = 20$		-1.2 [± 0.7], $t = -1.4$, $p = 0.18$, $n = 20$	

Примечание здесь и далее: жирным шрифтом выделены статистически значимые различия, в последней строке приведены отличия средней от нуля.

Серии челночных движений были выражены сильнее, чем серии обходов (таблица 9). Корреляции между сериями обходов и челночных движений обнаружено не было (коэффициент корреляции равен 0.24, $p = 0.31$).

Доли челночных движений у синца также были больше, чем доли обходов (таблица 10, 11). Между ними имеется отрицательная корреляция (коэффициент корреляции равен -0.53, $p = 0.02$): чем больше доля челночных движений, тем меньше доля обходов. Кроме того, между долями челночных движений и уровнем чередования выявлена статистически значимая отрицательная корреляция (коэффициент корреляции -0.7, $p = 0.0006$), а между долями обходов и уровнем чередования – положительная (коэффициент корреляции по Спирмену 0.61, $p = 0.004$).

Указанные стратегии чередовались между собой и с беспорядочными движениями. Ниже приведен пример последовательности передвижения *B. ballerus* (рыба №15), жирным шрифтом выделены челночные передвижения между двумя коридорами, подчеркнуты обходы в определенную сторону, курсивом – беспорядочные посещения коридоров лабиринта.

41234312341323232323234132132312313141232121212321321

Таблица 9.

Сравнение серий челночных передвижений и обходов *B. ballerus*

N = 20	Челночные передвижения	Обходы
Средняя	-2.026 [+/- 0.6]	-1.1575 [+/- 0.7]
T TEST: $t = -2.32$, $p = 0.031$		

Таблица 10.

Доли обходов и челночных передвижений *V. ballerus*

№ рыбы	Доли передвижений, %	
	Челночные	Обходы
1	60.26	26.92
2	40.01	30.06
3	56.45	29.84
4	60.69	25.57
5	53.66	26.02
6	48.82	25.98
7	44.21	18.95
8	49.33	28.00
9	47.65	37.65
10	48.84	19.38
11	47.56	18.29
12	39.42	24.09
13	32.14	27.68
14	28.77	35.62
15	36.56	29.03
16	40.00	29.30
17	50.00	18.60
18	45.17	30.89
19	23.58	50.00
20	49.67	16.34
Средняя	45.14 [+/- 4.6]	27.41 [+/- 3.6]

Таблица 11.

Сравнение долей челночных передвижений и обходов *V. ballerus*

N = 20	Челночные передвижения, %	Обходы, %
Средняя	45.14 [+/- 4.6]	27.41 [+/- 3.6]
T TEST: t = 5.25, p = 0.000046		

Вычисление индивидуального индекса асимметрии *B. ballerus*

№ рыбы	L	R	S	SUM	Индивидуальный индекс асимметрии	Средний индекс асимметрии и его отличие от нуля 1.06 [+/- 12.2], t = 0.18, p = 0.86, n = 20
1	73	68	16	162	-3.550	
2	86	53	25	168	-23.74	
3	68	48	9	129	-17.24	
4	108	124	31	266	6.900	
5	48	56	20	127	7.690	
6	62	46	20	132	-14.81	
7	40	32	24	101	-11.11	
8	31	33	12	83	3.130	
9	51	106	14	173	35.03	
10	42	61	27	130	18.45	
11	24	26	33	83	4.000	
12	46	49	43	138	3.160	
13	33	51	29	113	21.43	
14	12	41	21	74	54.72	
15	48	26	20	94	-29.73	
16	66	102	48	216	21,43	
17	59	68	46	173	7.090	
18	93	127	40	260	15.45	
19	78	14	15	107	-69.57	
20	57	49	48	154	-7.550	

В таблице 12 приведены данные об асимметрии *B. ballerus*. Критерий Стьюдента для одной выборки показал, что среднее значение индивидуального индекса асимметрии статистически значимо не отличается от нуля.

Ранее на крысах, а также на некоторых беспозвоночных животных (см. «Литературный обзор») было показано, что, обходя лабиринт по кругу, животное предпочитало поворачивать в определенную сторону – влево или вправо. В таблице 13 приведены данные об асимметрии *B. ballerus* в обходах. Распределение достоверно отличается от нормального (критерий Шапиро- Уилка, $W = 0.86$, $p = 0.01n = 20$). Статистическая обработка показала, что значимых отличий среднего показателя

асимметрии в обходах от нуля нет (критерий Манна- Уитни, $z = -1.45$, $p = 0.15$, $n = 20$).

Таблица 13.

Индивидуальный индекс асимметрии *B. ballerus* в обходах

№ рыбы	Индекс асимметрии в обходах
1	4.350
2	-82.35
3	-100.0
4	100.0
5	26.32
6	10.00
7	0.000
8	100.0
9	92.00
10	-100.0
11	-100.0
12	-16.67
13	73.91
14	100.0
15	-100.0
16	54.29
17	100.0
18	25.71
19	-100.0
20	11.11
Средний индекс	4.900 [+/- 36.5]

3.3. *Danio rerio*

3.3.1. Динамика активности и чередование

Критерий Колмогорова-Смирнова показал, что двигательная активность рыб в целом не изменяется существенно в течение эксперимента как в коротких, так и в длинных коридорах (рис. 11; рис. 12).

Однако есть значительные различия между первым и вторым экспериментом по среднему уровню двигательной активности ($t = 3.65$, $p = 0.002$) (таблица 14).

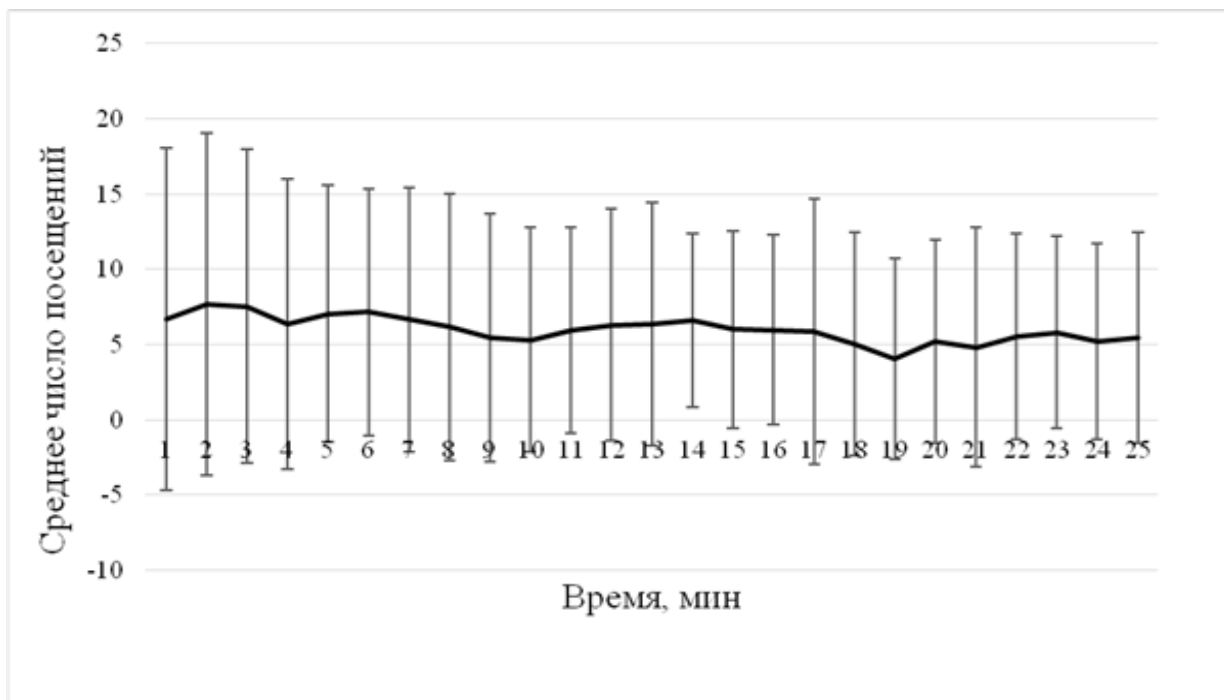


Рис. 11. График активности *D. rerio* в опыте с короткими коридорами (среднее значение \pm 95 % доверительный интервал).

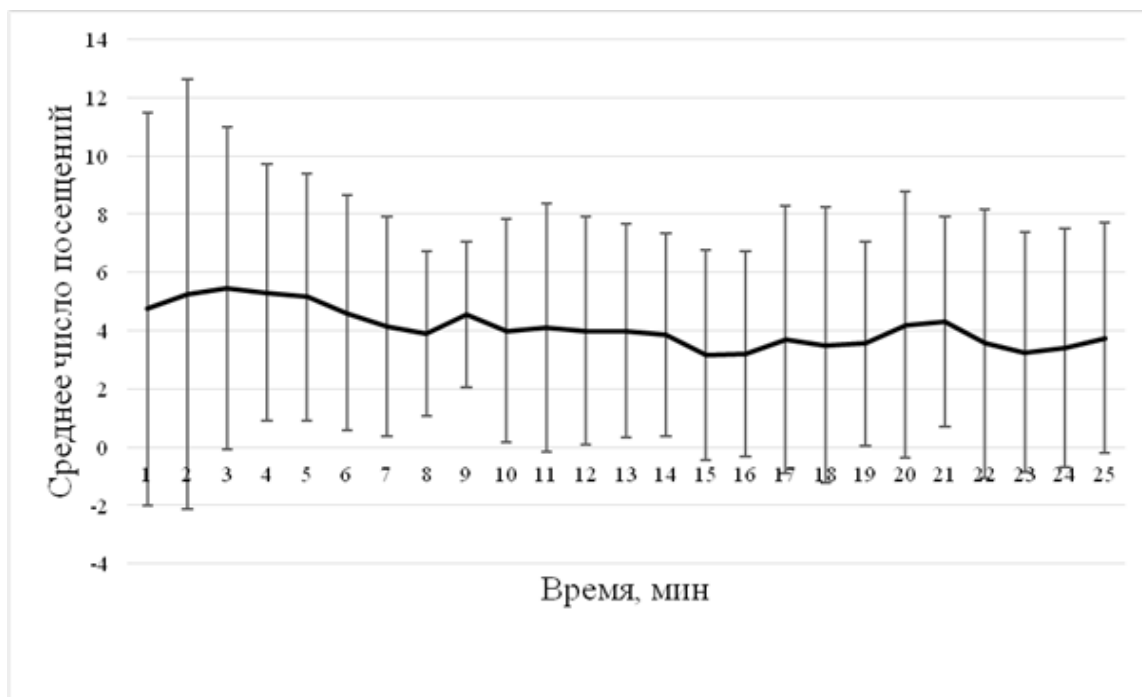


Рис. 12. График активности *D. rerio* в опыте с длинными коридорами (среднее значение \pm 95 % доверительный интервал).

Таблица 14.

Количество посещенных коридоров каждой рыбой за 25 минут

№ рыбы	Короткие коридоры	Длинные коридоры
1	137	81
2	119	107
3	203	111
4	224	139
5	26	125
6	149	69
7	149	120
8	50	32
9	171	80
10	244	127
11	265	166
12	103	95
13	162	75
14	75	23
15	62	83
16	98	127
17	297	166
18	134	120
19	248	139
20	86	67
Средняя	150.1 [+/- 35.8]	102.6 [+/- 18.3]

По данным таблицы 15 видно, что несколько рыб, тестированных в коротких и длинных коридорах, имеют уровень чередования выше случайного 44,4 %. Это рыбы №№ 3, 5, 11, 12, 13, 14, 15, 20 и рыбы №№ 1, 2, 3, 5, 7, 8, 11, 12, 13, 15, 16, 19, 20 в коротких и длинных коридорах соответственно. Однако средний уровень чередования статистически значимо не отличается от случайного ни в коротких, ни в длинных коридорах. Нет и различий в уровне чередования между длинными и короткими коридорами ($t = -1.52$, $p = 0.15$, $n = 20$). Также отсутствует

корреляция в уровне чередования особей между длинными и короткими коридорами (коэффициент корреляции равен 0.12, $p = 0.65$).

Таблица 15.

Уровень чередования *D. rerio*

№ рыбы	Уровень чередования, %		Средний	Отличие от случайного
	Короткие коридоры	Длинные коридоры		
1	38.97	45.10	43.77 [+/- 4.2] – короткие коридоры; 47.94 [+/- 4.4] – длинные коридоры	t = -0.33, p = 0.74, n = 20 –короткие коридоры; t = 1.67, p = 0.11, n = 20 – длинные коридоры
2	35.04	60.20		
3	48.50	60.70		
4	42.04	31.90		
5	56.50	48.10		
6	40.00	43.80		
7	42.80	47.40		
8	31.10	57.60		
9	35.30	33.98		
10	43.75	42.30		
11	50.62	54.79		
12	54.95	48.48		
13	52.11	55.06		
14	60.00	33.80		
15	54.43	60.34		
16	42.28	45.74		
17	28.40	44.71		
18	35.34	34.62		
19	35.71	54.10		
20	47.62	56.10		

3.3.3. Челночные движения и обходы

В таблице 16 приведены показатели критерия серий для челночных передвижений в длинных и коротких коридорах. Статистическая обработка показала, что серии обходов в среднем статистически значимы как в длинных, так и в коротких коридорах, причем серии обходов выражены сильнее в обоих вариантах опыта (таблица 17). Однако средние

величины z обходов и челночных движений не различаются между длинными и короткими коридорами ($t = -0.16$, $p = 0.87$, $n = 20$ – обходы; $t = -1.73$, $p = 0.099$, $n = 20$ – челночные). Кроме того, нет корреляции величин z между длинными и короткими коридорами ни для обходов, ни для челночных движений (коэффициент корреляции равен 0.3 , $p = 0.21$ – челночные; коэффициент корреляции = -0.1 , $p = 0.68$ – обходы).

Доли челночных движений и обходов статистически значимо не различаются между собой ни в коротких, ни в длинных коридорах, а также не различаются между короткими и длинными коридорами (таблица 18, 19). Нет корреляции долей челночных движений и обходов в длинных и коротких коридорах (челночные: коэффициент корреляции равен $0,3$, $p = 0,2$; обходы – $0,4$ и $0,08$ соответственно). Однако между долями челночных движений и уровнем чередования в длинных коридорах обнаружена статистически значимая отрицательная корреляция (коэффициент корреляции по Спирмену равен -0.69 , $p = 0.0009$), а между долями обходов и уровнем чередования – положительная (коэффициент корреляции равен 0.57 , $p = 0.009$). В коротких коридорах подобной корреляции не выявлено.

Указанные стратегии чередовались между собой и с беспорядочными движениями. Ниже приведен пример последовательности передвижения *D. rerio* (рыба №8, длинные коридоры), жирным шрифтом выделены челночные передвижения между двумя коридорами, подчеркнуты обходы в определенную сторону, курсивом – беспорядочные посещения коридоров лабиринта.

1313421342323432142323213423214214341212341234231232341

Таблица 16.

Показатель критерия серий (z) и его уровень значимости для челночных движений и обходов *D. rerio* в коротких и длинных коридорах

№рыбы	Короткие коридоры				Длинные			
	Z челночные	P челночные	Z обходы	P обходы	Z челночные	P челночные	Z обходы	P обходы
1	-1.45	0.1500	-1.02	0.3100000	-1.47	0.140000	-2.66	0.00800
2	-0.29	0.7700	-1.53	0.1300000	-0.59	0.550000	-1.02	0.31000
3	-0.87	0.3800	-2.15	0.0300000	-1.66	0.100000	-1.77	0.08000
4	0.46	0.6500	-1.55	0.1200000	-2.32	0.020000	-0.83	0.41000
5	-0.23	0.8200	-0.23	0.8200000	-0.68	0.500000	-0.77	0.44000
6	-1.39	0.1700	-0.83	0.4100000	-1.36	0.170000	-2.63	0.00900
7	1.40	0.1600	-1.17	0.2400000	-0.77	0.440000	-1.04	0.30000
8	2.02	0.0400	2.25	0.0200000	-2.08	0.040000	-2.73	0.00600
9	-3.19	0.0014	-0.82	0.4100000	-1.39	0.160000	-2.52	0.01000
10	-0.89	0.3700	-1.97	0.0500000	-0.73	0.470000	-1.43	0.15000
11	-1.61	0.1100	-3.18	0.0010000	-3.20	0.001000	-3.30	0.00090
12	-0.66	0.5100	-2.74	0.0060000	0.92	0.360000	-0.39	0.69000
13	-1.1	0.2700	-2.79	0.0050000	0.27	0.790000	-1.85	0.06000
14	0.35	0.7300	-0.33	0.7400000	-1.65	0.100000	-0.87	0.38000
15	-0.08	0.9300	-1.03	0.3000000	0.31	0.750000	-0.20	0.84000
16	0.36	0.7100	-1.57	0.1200000	-0.50	0.610000	-1.47	0.14000
17	-0.14	0.8900	-3.23	0.0010000	-1.94	0.050000	-1.17	0.24000
18	-3.14	0.0020	-1.72	0.0900000	-4.50	0.000006	-4.00	0.00005
19	-1.66	0.0970	-5.05	0.0000004	-1.28	0.200000	-1.10	0.27000
20	-0.38	0.7100	-2.50	0.0100000	0.33	0.730000	-2.79	0.00500
Средняя	-0.6 [± 0.6], t=-2.2, p=0.04		-1.7 [± 0.7], t=-5, p=0.00007		-1.2 [± 0.6], t=-4.3, p=0.0004		-1.7 [± 0.5], t=-7, p=0.0000007	

Таблица 17.

Сравнение показателей z серий челночных движений и обходов *D. rerio*

N = 20	Короткие коридоры		Длинные коридоры	
	Челночные движения	Обходы	Челночные движения	Обходы
Среднее z	-0.6 [+/- 0.6]	-1.7 [+/- 0.7]	-1.2 [+/- 0.6]	-1.7 [+/- 0.5]
T TEST	t = 3.1, p = 0.006		t = 2.18, p = 0.04	

Таблица 18.

Доли (%) обходов и челночных передвижений *D. rerio* в длинных и коротких коридорах

№ рыбы	Короткие коридоры		Длинные коридоры	
	Челночные движения	Обходы	Челночные движения	Обходы
1	38.35	30.08	31.33	26.51
2	45.69	40.52	29.81	56.73
3	35.64	30.69	32.11	54.13
4	32.46	38.60	38.64	24.24
5	36.00	64.00	28.57	50.00
6	37.06	38.46	33.33	37.40
7	30.77	30.77	37.66	41.56
8	36.17	46.81	29.85	37.31
9	44.38	34.91	46.94	14.29
10	35.71	31.09	38.71	36.29
11	20.38	35.77	30.67	34.97
12	34.69	36.73	25.81	44.09
13	27.39	43.31	33.33	45.83
14	40.00	31.43	40.91	50.00
15	25.86	53.45	27.50	50.60
16	36.17	44.68	41.32	45.45
17	32.41	32.41	55.06	31.65
18	48.48	36.36	55.78	31.36
19	23.46	38.68	39.86	39.86
20	24.39	24.39	26.56	31.25
Средняя	34.30 [+/- 3.5]	38.15 [+/- 4.3]	36.19 [+/-4.1]	39.18 [+/- 5.1]

Таблица 19.

Сравнение долей челночных передвижений и обходов *D. rerio* в длинных и коротких коридорах, а также между вариантами опыта непараметрическим критерием Вилкоксона

N = 20	Короткие коридоры		Длинные коридоры	
	Челночные движения	Обходы	Челночные движения	Обходы
	z = 1.25, p = 0.21		z = 0.97, p = 0.33	
N = 20	Челночные движения		Обходы	
	Короткие коридоры	Длинные коридоры	Короткие коридоры	Длинные коридоры
	z = 0.75, p = 0.46		z = 0.37, p = 0.71	

Таблица 20.

Индивидуальный индекс асимметрии *D. rerio*

№ рыбы	Индекс асимметрии	
	Короткие коридоры	Длинные коридоры
1	-0.900	-6.900
2	3.770	-28.57
3	-16.05	-7.840
4	-5.430	-2.000
5	7.690	0.000
6	-7.200	-5.050
7	-3.700	-11.76
8	-24.44	-18.52
9	13.91	-8.770
10	21.28	12.62
11	54.44	-12.31
12	-9.76	19.48
13	-11.11	-17.46
14	0.000	0.000
15	-20.75	-32.39
16	29.27	4.420
17	-14.15	7.380
18	-0.830	-11.71
19	-17.44	9.840
20	-32.08	11.63
Средний индекс и его отличие от нуля	-1.6 [± 9.4], t = -0.4, p = 0.7, n = 20	-4.8 [± 6.4], t = -1.6, p = 0.12, n = 20

Таблица 21.

Показатель асимметрии *D. rerio* в обходах

№ рыбы	Индекс асимметрии	
	Короткие коридоры	Длинные коридоры
1	-44.44	5.880
2	-13.51	-43.48
3	-82.86	-10.77
4	-22.81	40.00
5	12.50	7.690
6	-2.860	-20.00
7	3.230	-31.03
8	-60.00	-55.56
9	12.50	7.690
10	48.00	-17.65
11	81.18	-55.56
12	-11.76	45.95
13	-26.32	-38.89
14	-33.33	45.45
15	-12.50	-100.0
16	57.89	7.140
17	-50.00	47.62
18	-27.27	-25.00
19	-48.89	40.91
20	-100.0	33.33
Средний индекс и его отличие от нуля	-16 [+/- 21], t= -1.6, p= 0.13, n= 20	-5.8 [+/- 19.3], t= -0.6, p= 0.5, n= 20

3.3.4. Асимметрия

В таблице 20 приведены данные об асимметрии *D. rerio*. Критерий Стьюдента для одной выборки показал, что среднее значение индивидуального индекса асимметрии в коротких коридорах и в длинных статистически значимо не отличается от нуля. Критерий Стьюдента для связанных выборок показал, что статистически значимых различий в показателях асимметрии между длинными и короткими коридорами нет ($t = -0.6$, $p = 0.56$). Корреляции показателей асимметрии между длинными и короткими коридорами также нет (коэффициент корреляции равен 0.01 , $p = 0,97$).

В таблице 21 приведены данные об асимметрии *D. rerio* в обходах в коротких и длинных коридорах. Статистическая обработка показала, что значимых отличий средних показателей асимметрии от нуля нет в обоих вариантах опыта. Кроме того, нет различий в показателях асимметрии между короткими и длинными коридорами ($t = 0.66$, $p=0.51$, $n = 20$), а также нет корреляции данных показателей между вариантами опыта (коэффициент корреляции равен -0.28 , $p = 0.23$).

4. ОБСУЖДЕНИЕ

Нами впервые получены экспериментальные данные об исследовательском поведении *D. rerio*, *D. margaritatus* и *B. ballerus* в крестообразном лабиринте, как представителей карповых рыб. С этой целью была проведена видеосъемка рыб в лабиринте и получена последовательность посещений его коридоров каждой рыбой.

Показатели спонтанного чередования *D. margaritatus* и *B. ballerus* оказались статистически значимо ниже уровня, ожидаемого при случайном порядке посещения коридоров рыбами. Это означает, что *D. margaritatus* и *B. ballerus* имели тенденцию возвращаться в недавно посещенные коридоры (персеверация). В отличие от рыб этих видов показатели *D. rerio* статистически значимо не отличались от случайного уровня (44.4 %) как в опыте с короткими, так и с длинными коридорами.

У отдельных особей *D. margaritatus*, как в контроле, так и в опыте с красным прямоугольником обнаружены стереотипные алгоритмы посещения коридоров: статистически значимое повторение челночных передвижений между двумя коридорами и обходов коридоров по часовой стрелке или против неё. У большинства особей такого статистически значимого повторения не обнаружено, но, как видно из таблиц 3 и 4, имелась тенденция к такому повторению, достоверная для обходов и близкая к достоверной для челночных передвижений.

Данные стратегии исследовательского поведения были статистически значимы также для *D. rerio* и *B. ballerus*. У синца обыкновенного серии челночных движений были выражены сильнее (на что и указывает низкий уровень спонтанного чередования), чем серии обходов, а у данио – сильнее были выражены серии обходов, как в коротких, так и в длинных коридорах. Эти алгоритмы 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 более высокоорганизованных таксонов. Поэтому в дальнейшем эти данные могут быть использованы для сравнения поведения видов разного таксономического уровня и занимающих разные экологические ниши (в дополнение к имеющимся результатам об уровне чередования, двигательной активности).

Уровень спонтанного чередования у данио рерио и синца обыкновенного связан положительной корреляцией с долями обходов и отрицательной с долями челночных движений. Это заставляет предположить, что, исследуя новую обстановку лабиринта, животные не запоминают пройденный путь в лабиринте, а повторяют уже совершенное действие. В случае челночных перемещений 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 передвижений, тем ниже уровень чередования.

Таким образом, 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., 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. margaritatus*, *D. rerio* и *B. ballerus* не выявлено. Это еще раз доказывает, что данным видам карповых и, возможно, рыбам в целом свойственно повторять уже совершенное действие, которое первоначально могло быть выполнено по случайным причинам, как это свойственно представителям разных таксонов животных (Непомнящих, 2012).

Как уже было отмечено в «Обзоре литературы», исследовательскому поведению грызунов (в частности, крысам) свойственно спонтанное чередование. Однако рыбы эволюционно являются более древним таксоном 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, хотя известно, что тенденцию к спонтанному чередованию проявляют даже беспозвоночные (Ramey et al., 2009).

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). Известно также, что карповые рыбы, в частности, *D. rerio*, быстро обучаются находить корм в крестообразном лабиринте (Sison, Gerlai, 2010). Другая причина, не связанная с памятью, может заключаться в следующем. В «Обзоре литературы» приведены данные о том, что 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 предсказания – разницу между предсказанным и реальным результатами действия. Пока ошибка большая, животное корректирует свое предсказание и повторяет действие. Когда ошибка снижается до некоторого порогового значения, животное переключается на другое действие. Например, в нашем случае рыбы повторяли челночные передвижения, затем переключались на обходы или беспорядочные передвижения по лабиринту. Данные действия повторялись сериями. Таким образом поддерживается баланс между новизной и предсказуемостью действий.

Высокий уровень непредсказуемости среды, невозможность её контролировать действуют как стрессовый фактор. Если поступление информации превышает возможности её обработки, то это также является стрессовым фактором, и в этом случае животное выбирает более предсказуемую обстановку. И наоборот, если возможности оказываются больше, чем требуется, это также приводит к стрессу. В результате животное проявляет исследовательское поведение, стремление к новизне. Соответствие скорости поступления новой информации имеющимся возможностям обработки новых сигналов способствует состоянию психологического комфорта. В этом случае текущее поведение (например, повторение обходов лабиринта в определенную сторону) продолжается (Непомнящих, 2015).

На этом основании можно предположить, что регуляция животным соотношения новизна/предсказуемость – лишь один из способов поддержания оптимального уровня стресса, которое и является целью поведения (Попов, 2010). Если это предположение верно, то и другие

стрессовые факторы, помимо непредсказуемости, должны подавлять исследовательское поведение и увеличивать стремление к привычной обстановке. Именно это и происходит во многих случаях, например, при стрессе, вызванном изоляцией от привычной обстановки, как в нашем случае. Этим можно объяснить стереотипное поведение расборы, данио и синца в нашем эксперименте.

В эксперименте с цветным ориентиром расборы реже посещали коридор с красным прямоугольником. Таким образом, у рыб этого вида обнаружено избегание красного ориентира, как это было ранее известно и для родственного вида – данио рерио (Oliveira et al., 2015).

На примере *D. rerio* нами было выяснено, что длина коридора не влияет на уровень спонтанного чередования. Однако отсутствие корреляции между уровнем чередования и долями обходов и челночных движений 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 минут) число таких коридоров, посещенных рыбой, будет больше. В подобном эксперименте с грызунами (см. Обзор литературы, стр. 15) показано, что у них 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.

Таким образом, на примере *D. margaritatus*, *D. rerio* и *B. ballerus* количественно подтверждено использование рыбами простых стратегий поведения в лабиринте. Показано, что в исследовании новой обстановки крестообразного лабиринта, животные не пользуются памятью о

пройденном пути, а просто устойчиво повторяют уже совершенное действие, сменяя его другим, также устойчиво повторяющимся. Этот результат указывает, что к данным о способности к спонтанному чередованию и роли памяти в этом чередовании у различных таксономических групп животных следует относиться внимательно, если в этих данных не содержится анализ роли более простых стратегий в организации поведения.

В настоящее время активно изучается влияние на поведение животных в лабиринте различных веществ, подавляющих или вызывающих стресс, а также влияние фармакологических препаратов (см. «Литературный обзор»). Каким образом подобные препараты будут влиять на организацию исследовательского поведения рыб, которая заключается в использовании и смене разных стратегий, еще предстоит выяснить. Кроме того, необходимо оценить роль обнаруженных у *D. margaritatus*, *D. rerio* и *B. ballerus* стратегий в формировании когнитивной карты исследуемого рыбами пространства.

ВЫВОДЫ

1. У исследованных видов карповых рыб наблюдаются стереотипные последовательности посещения коридоров – челночные передвижения между двумя коридорами, а также обходы коридоров по часовой стрелке или в противоположном направлении. У синца обыкновенного серии челночных движений были выражены сильнее, чем серии обходов, а у данио – серии обходов, как в коротких, так и в длинных коридорах. Это может свидетельствовать о том, что, возможно, рыбам свойственно повторять уже совершенное действие, которое первоначально могло быть выполнено по случайным причинам.

2. По крайней мере у части особей *D. rerio*, *D. margaritatus* и *B. ballerus* существует тенденция к спонтанному чередованию в крестообразном лабиринте. Однако, средний уровень чередования у расборы и синца статистически значимо ниже случайного, а у данио – не отличается от случайного.

3. В отличие от грызунов, исследуемые нами рыбы не пользовались памятью о пройденном пути, обследуя коридоры лабиринта. Чтобы поворачивать в одну и ту же сторону ли возвращаться в предыдущий коридор, требуется память только о предыдущем действии, а не всем пройденном пути. На это указывает статистически значимая положительная корреляция уровня чередования с обходами и отрицательная – с челночными движениями. Высокий уровень чередования, все же наблюдавшийся у некоторых особей, можно объяснить высокой долей обходов у этих же особей.

4. На примере *D. rerio* выяснено, что длина коридора не влияет на уровень спонтанного чередования. Как в коротких, так и в длинных коридорах уровни чередования статистически значимо не отличались ни от

случайного уровня, ни между собой. Однако короткие коридоры рыбами посещались чаще, чем длинные. На это указывает статистически значимые различия в среднем числе посещенных каждой рыбой коридоров (коротких и длинных) за все время опыта (25 минут).

5. У *D. margaritatus* обнаружено избегание красного ориентира.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева Е. В., Салимов Р. М., Ковалев Г. И. Влияние ноотропных средств на поведение мышей BALB/Си C57BL/6 в крестообразном лабиринте// Экспериментальная и клиническая фармакология. 2012. № 7. С. 3 – 7.

Извеков Е.И., Непомнящих В.А. Сравнение двух видов функциональной асимметрии у плотвы *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae)// Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 46. № 1. С. 59 – 65.

Крыжановский С. А., Салимов Р. М., Лагунин А. А., Филимонов Д. А., Глориозова Т. А., Поройков В. В. Ноотропное действие некоторых антигипертензивных препаратов: компьютерный прогноз и экспериментальное тестирование// Химико - фармацевтический журнал. 2011. № 10. С. 25 – 31.

Мышкин И.Ю. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность. Ярославль: Изд-во ЯрГУ, 2008. 77 с.

Непомнящих В.А. Связь между автономным и адаптивным поведением у искусственных агентов и животных// Подходы к моделированию мышления (под ред. В.Г. Редько). М.: ЛЕНАНД. 2014. С. 9 – 28.

Непомнящих В.А. Увеличение изменчивости поведения животных вследствие автокорреляций// Журн. общей биол. 2012. Т. 73. №4. С. 243 – 252.

Никольская К.А. Системно-информационные аспекты познавательной деятельности позвоночных// Дисс. докт. биол. наук. М: МГУ. 2010. 77 с.

Овсяников Н.Г., Рутовская М.В., Менюшина И.Е., Непринцева Е.С. Социальное поведение белых песцов (*Alopex lagopus*): репертуар двигательных реакций// Зоологический журнал. 1988. № 9. С. 1371 – 1380.

Осипова Е. А., Непомнящих В. А., Крылов В. В., Чеботарева Ю. В. Исследовательское поведение молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Teleostei: Cyprinidae) в лабиринте после различного магнитного воздействия в раннем онтогенезе// Биология внутренних вод. 2016. №3. С. 89 – 92.

Панкова Н.А., Болотовский А.А., Лёвин Б.А., Непомнящих В.А. Организация исследовательского поведения трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae: Pisces) в крестообразном лабиринте// Биология внутренних вод. 1 п.л. (в печати).

Попов С.В. Неопределенность внешней среды и возбуждение/стресс как детерминанты поведения// Журн. общ. биологии. 2010. Т. 71. № 4. С. 287–297.

Рунион, Р. П. Справочник по непараметрической статистике: Современный подход.// М.: Финансы и статистика. 1982. 200 с.

Трут Л.Н. Генетика и феногенетика доместикационного поведения. М.: Наука, 1981. С. 323 – 332.

Трут Л.Н. Очерки по генетике поведения. Новосибирск: Наука, 1978. 216 с.

Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М.: МГУ, 1993. 464 с.

Ahmad F., Richardson M. Exploratory behaviour in the open field test adapted for larval zebrafish: impact of environmental complexity// Behavioural Processes. 2013. № 92. P. 88 – 98.

Avdesh A., Martin-Iverson M., Mondal A. Evaluation of color preference in zebrafish for learning and memory// Journal of Alzheimer's disease. 2012. №28. P. 459–469.

Balcı F., Ramey-Balcı P.A. Spontaneous Alternation and Locomotor Activity in Three Species of Marine Crabs: Green Crab (*Carcinus maenas*), Blue Crab (*Callinectes sapidus*), and Fiddler Crab (*Uca pugnax*)// Journal of Comparative Psychology. 2014. № 1. P. 65 – 73.

Blaser R. Behavioral phenotyping in zebrafish: comparison of three behavioral quantification methods// Behavior Research Methods. 2006. № 38 (3). P. 456 – 469.

Brown M. F., Huggins C. K. Maze-arm length affects a choice criterion in the radial-arm maze// Animal Learning and Behavior. 1993. № 21. P. 68 – 72.

Buchanan S. M., Kain J. S., de Bivort B. L. Neuronal control of locomotor handedness in *Drosophila*// Neuroscience. 2015. №21. P. 6700 – 6705.

Chiussi, R., Diaz, H., Rittschof, D., Forward J. Orientation of the hermit crab *Clibanarius antillensis*: effects of visual and chemical cues// Crustaceans Biology. 2001. № 21. P. 593–605.

Dunn T. W., Mu Y., Narayan S., Randlett O., Naumann E. A., Yang C., Schier A. F., Freeman J., Engert F., Ahrens M. B. Brain-wide mapping of neural activity controlling zebrafish exploratory locomotion// Neuroscience. 2016. P. 1 – 29.

Gehring T.V., Luksys G., Sandi C., Vasilaki E. Detailed classification of swimming paths in the Morris Water Maze: multiple strategies within one trial// Scientific Reports. 2015. V. 5: 14562. doi:10.1038/srep14562. P. 1 – 15.

Girling R.D., Hassall M., Turner J.G., Do turning biases by the 7-spot ladybird, *Coccinella septempunctata*, increase their foraging efficiency?// Behaviour. 2007. № 144. P. 143–163.

Gottlieb J., Oudeyer P., Lopes M., Baranes A. Information – seeking, curiosity, and attention: computational and neural mechanisms// Trends in Cognitive Science. 2013. P. 1 – 9.

Hlinak Z., Krejci I. Spontaneous alternation behaviour in rats: kynurenic acid attenuated deficits induced by MK-801// Behavioural Brain Research. 2006. № 168. P. 144–149.

Hunt E. R., O'Shea-Wheller T., Albery G. F., Bridger T. H., Gumn M., Franks N. R. Ants show a leftward turning bias when exploring unknown nest sites// Biology letters. 2014. № 10. P. 1 – 4.

Lanke J., Mansson L., Bjerkemo M., Kjellstrand P. Spatial memory and stereotypic behaviour of animals in radial arm mazes// Brain Research. 1993. № 605. P. 221 – 228.

Lennartz R. The role of extramaze cues in spontaneous alternation in a plus-maze// Learning and Behavior. 2008. №36 (2). P. 138 – 144.

Lloyd D.R., Gancarz A.M., Ashrafioun L., Kausch M.A., Richards J.B. Habituation and the reinforcing effectiveness of visual stimuli// Behav. Processes. 2012. № 91. P. 184–191.

Loh A., Smith A., D., Roberts C. Evaluation of response perseveration of rats in the radial arm maze following reinforcing and nonreinforcing drugs// Pharmacology Biochemistry and Behavior. 1993. № 44. P. 735 – 740.

Lopez-Patino M., Yu L., Cabral H., Zhdanova I.V. Anxiogenic effects of cocaine withdrawal in zebrafish// Physiology and Behavior. 2008. № 93. P. 160–171.

Mariappan, P., Balansudaram, Ch., Schmitz, B. Decapod crustacean chelipeds: an overview// J. Biosci. 2000. № 25. P. 301 – 313.

Miklosi A., Andrew R. J., Gasparini S. Role of right hemifield in visual control of approach to target in zebrafish// Behavioural Brain Research. №122. 2001. P. 57–65.

Mueller-Paul J., Wilkinson A., Hall G., Huber L. Response-stereotypy in the jewelled lizard (*Timon lepidus*) in a radial-arm maze// Herpetology Notes. 2012. № 5. P. 243 – 246.

Oliveira J., Silveira M., Chacon D., Luchiari A. The zebrafish world of colors and shapes: preference and discrimination// *Zebrafish*. 2015. № 00. P. 1 – 8.

Ragozzino, M. E., Unick, K. E., Gold, P. E. Hippocampal acetylcholine release during memory testing in rats: Augmentation by glucose// *Proceedings of the National Academy of Sciences. Psychology*. 1996. Vol. 93. P. 4693-4698.

Ramey P., Teichman E., Oleksiak J., Balci F. Spontaneous alternation in marine crabs: Invasive versus native species// *Behavioural Processes*. 2009. № 82. P. 51–55.

Roberts W. A., Ilersich T. J. Foraging on the radial maze: The role of travel time, food accessibility, and the predictability of food location// *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1989. №21. P. 274 – 285.

Salimov R., Salimova N., Shvets L., Shvets N. Effect of chronic piracetam on age-related changes of cross-maze exploration in mice// *Pharmacology and Biochemistry Behavior*. 1995. № 3. P. 637 – 640.

Shuranova Z. Bilateral symmetry in crayfish behavioral reactions// *Acta Biologica Hungarica*. № 59. 2008. P. 163 – 172.

Schwartz, K. W., Borta A. Analysis of behavioral asymmetries in the elevated plus-maze and in the T-maze// *J. Neurosci. Methods*. 2005. № 141. P. 251 – 260.

Sison M., Gerlai R. Associative learning in zebrafish (*Danio rerio*) in the plus maze // *Behavioural Brain Research*. 2010. V.207. P. 99–104

Sison M., Gerlai R. Behavioral performance altering effects of MK-801 in zebrafish (*Danio rerio*)// *Behavioural Brain Research*. 2011. № 220. P. 331–337.

Swain H., Sigstad Ch., Scalzo F. Effects of dizocilpine (MK-801) on circling behavior, swimming activity, and place preference in zebrafish (*Danio rerio*)// Neurotoxicology and Teratology. 2004. № 26. P. 725 – 729.

Timberlake W., White W. Winning isn't everything: rats need only food deprivation and not food reward to efficiently traverse a radial arm maze// Learning and motivation. 1990. № 21. P. 153 – 163.