

**ВЛИЯНИЕ СЕРТОНИНА И ХОЛЕЦИСТОКИНИНА
НА ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КАРПА В УСЛОВИЯХ СВЕТОВОЙ ДЕПРИВАЦИИ ПРИ
РАЗНОМ СОДЕРЖАНИИ ИОНОВ ЦИНКА И МЕДИ В ВОДЕ**

Кузьмина В.В., Куливацкая Е.А.

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Борок Некоузского р-на Ярославской обл., Российская Федерация*

Цель исследования – изучение влияния серотонина (5-НТ) и холецистокинина (ХЦК) на пищевое поведение карпа *Cyprinus carpio* при сочетанном воздействии световой депривации и биогенных металлов. Для изучения пищевого поведения молодь карпа помещали в камеру из прозрачного оргстекла с перфорациями, которую устанавливали у задней стенки аквариума. Режим освещённости в контрольных группах – 6:18, в опытных группах – 0:24. В два контрольных и два опытных аквариума объёмом 40 л вносили сернокислый цинк ($ZnSO_4 \cdot 7H_2O$), в четыре других – сернокислую медь ($CuSO_4 \cdot 5H_2O$) в количестве 1 мкмоль в расчёте на металл. У передней стенки аквариума помещали корм (замороженные личинки хирономид, массой 9.5 мг). При подъёме передней стенки камеры рыбы могли выходить из камеры для поиска и потребления корма. Регистрировали время нахождения рыб в стартовом отсеке после подъема передней стенки камеры, время, необходимое для достижения рыбами корма, обратное пропорциональное скорости пищевой реакции, и количество потреблённого корма. Рыбам контрольной группы за 1 ч до опытов внутривентриально вводили 0.1 мл раствора Рингера для холоднокровных животных, рыбам опытных групп – равное количество гидрохлорида серотонина (5-НТ), в дозе 10 мкг/г массы тела или холецистокинин (ХЦК) в дозе 100 нг/г массы тела. Установили, что в условиях световой депривации эффекты 5-НТ и ХЦК снижаются. Степень снижения зависит от наличия в воде Zn и Cu. Через 1 ч под влиянием 5-НТ время нахождения рыб в камере уменьшается в присутствии Zn на 25, Cu – на 17% по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещённости. Время достижения кормового пятна уменьшается на 80 и 94%, рацион увеличивается на 22 и 650% соответственно по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещённости. Под влиянием ХЦК в условиях световой депривации через 1 ч время нахождения рыб в камере уменьшается в присутствии Zn на 33, Cu – на 22%. Время достижения кормового пятна уменьшается на 75 и 53%, потребление корма увеличивается на 132 и 25% соответственно по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещённости. Обсуждаются механизмы сочетанного влияния 5-НТ, ХЦК, световой депривации и биогенных металлов на пищевое поведение рыб.

Ключевые слова: карп, серотонин, холецистокинин, пищевое поведение, цинк, медь, световая депривация

Проблемы биологии продуктивных животных, 2018, 1: 38-50

Введение

Серотонин (5-НТ) и холецистокинин (ХЦК), будучи гормонами и нейротрансмиттерами, участвуют в регуляции многих физиологических процессов и метаболизма у различных животных (Dopovan, Tecott, 2013; Кузьмина, 2015; Kuz'mina, 2015). В кишечнике рыб 5-НТ вырабатывается энтерохромаффинными клетками (Holmgren, Nilsson, 1983; Теренина, Густафссон, 2003; Rindi et al., 2004), а также серотонинергическими волокнами (Саатаño-Tubío et al., 2007). Помимо этого, 5-НТ обнаружен в мозге рыб, в том числе в гипоталамусе (Fingerman, 1976; Kah, Chambolle, 1983; Margolis-Kazan et al., 1985; Senthilkumaran, Joy, 1993). 5-НТ играет

важную роль в регуляции пищевого поведения (Fingerman, 1976; Кузьмина, Гарина, 2013), в том числе аппетита (de Pedro et al., 1998; Rubio et al., 2006; Кузьмина, Гарина, 2013) и пищевой мотивации (Silva et al., 2014). При этом аноректический эффект 5-НТ выявляется не только при его центральном (интравентрикулярном) введении (De Pedro et al., 1998), но и при периферическом воздействии (Rubio et al., 2006; Кузьмина, Гарина, 2013).

Также в кишечнике (Holmgren, Nilsson, 1983; Hartviksen et al., 2009) и в головном мозге (Himick, Peter, 1994; de Pedro, Bjornsson 2001) рыб выявлены ХЦК/гастриноподобные иммунореактивные клетки. При исследовании атлантического лосося *Salmo salar* получены полно-размерные кДНК, кодирующие две изоформы ХЦК (ССК-L и ССК-N). Важно отметить, что оба типа ХЦК экспрессируются и в головном мозге, и в желудочно-кишечном тракте. Однако ССК-L экспрессируется преимущественно в пилорических придатках и в заднем отделе кишки, ССК-N – исключительно в пилорических придатках (Murashita et al., 2009). Помимо этого есть сведения о том, что наибольшее количество ХЦК-иммунореактивных клеток находится в среднем отделе кишки (Hartviksen et al., 2009).

В ряде работ доказано, что ХЦК снижает потребление рыбами пищи (Himick, Peter, 1993; Murashita et al., 2009; Peyon et al., 1999; Rubio et al., 2008; Penney, Volkoff, 2014; Кузьмина, 2015). Пероральное введение ХЦК снижает не только общее потребление пищи, но и потребление отдельных макроэлементов у европейского морского окуня *Dicentrarchus labrax* (Rubio et al., 2008).

Доказано, что при поедании пищи в кишечнике рыб сразу возрастает количество ХЦК-иммунореактивных клеток (Hartviksen et al., 2009), а в последующем наблюдается резкое увеличение уровня мРНК ХЦК в обонятельных луковицах, конечном мозге и преоптической области, гипоталамусе и заднем мозге (Peyon et al., 1999). После голодания, напротив, уровень мРНК ХЦК снижается (Murashita et al., 2006). При исследовании камбалы *Pseudopleuronectes americanus* выявлены сезонные различия в экспрессии ХЦК. В зимний период наблюдаются более низкие уровни экспрессии ХЦК в кишечнике. В летнее время аналогичные изменения вызывает голодание. По мнению авторов, полученные результаты свидетельствуют о том, что ХЦК может иметь прямое отношение к сезонным флуктуациям аппетита у этого вида рыб (MacDonald, Volkoff, 2009). Содержание 5-НТ в кишечнике рыб также значительно уменьшается в осенне-зимний и увеличивается в летний период (Теренина, Густавссон, 2003). Увеличение температуры на 5°C приводит к увеличению уровня 5-НТ в мозге почти на 20% (Sebert et al., 1985). Однако уменьшение содержания 5-НТ в тканях рыб может быть связано не только с сезонными изменениями температуры воды, но и с уменьшением продолжительности светового дня и интенсивности светового потока в осенне-зимний период. Экспериментальные данные, касающиеся влияния уменьшения продолжительности светового дня и интенсивности светового потока на пищевое поведение рыб, отсутствуют.

В последние десятилетия выявлено значительное влияние на организм рыб таких эссенциальных (биогенных) металлов, как цинк (Zn) и медь (Cu), которые в определенных концентрациях становятся токсичными (Alabaster, Lloyd, 1980; Moore, Ramamoorthy, 1984; Sandheinrich, Atchison, 1989; Watanabe et al., 1997; Berntssen et al., 2003; Scott, Sloman, 2004). При исследовании влияния Zn и Cu на пищевое поведение карпа *Cyprinus carpio* показано, что уже через несколько часов после начала эксперимента скорость пищевой реакции под действием этих металлов уменьшается в 2 раза, а потребление корма – до 60% (Кузьмина, 2011). Важно отметить, что Zn и Cu влияют на поведенческие ответы карпа, обусловленные различными пищевыми стимулами. В частности, под действием этих металлов отмечено уменьшение пищевой привлекательности различных аминокислот и экстракта мотыля через 3-6 ч после начала опыта (Касумян, Морси, 1998). Cu после 4 сут. экспозиции снижает результативность охоты на кормовые организмы и интенсивность питания ушастого окуня *Centrarchus macropterus* (Sandheinrich, Atchison, 1989). Также выявлены значительные изменения в поведенческих реакциях у данио *Danio rerio*, в частности, изменение двигательной активности и

естественной склонности избегать ярко освещенные места, что авторы связывают с торможением активности ацетилхолинэстеразы мышц (Haverroth et al., 2015).

Поскольку в приведенных работах Zn и Cu действовали на рыб экстракорпорально, наблюдаемые нарушения пищевого поведения могли быть вызваны структурными и функциональными изменениями в таких сенсорных системах, как обоняние, вкус и боковая линия (Kasumyan, 2001). Кроме того, показано, что аносмия, вызванная $ZnSO_4$, вызывает острые, но непродолжительные эффекты, подобные анксиогенному эффекту на поведение данио (Abreu et al., 2017). При этом частота положительных реотаксисов у данио снижается в присутствии соли металла ($CuSO_4$), или наночастиц меди (Cu-NPS) из-за уменьшения числа функциональных невромастов боковой линии (McNeil et al., 2014). Вместе с тем в большинстве проведенных ранее работ эффекты 5-НТ исследовались при стандартных условиях, и учитывалось только количество потребляемой пищи. Однако природные и антропогенные факторы могут изменять поведение рыб и, возможно, влиять на структуру популяций и сообществ (Gaworecki, Klaine, 2006).

Цель данной работы – изучить влияние серотонина и холецистокинина на различные показатели пищевого поведения карпа в условиях световой депривации при разном содержании ионов цинка и меди в воде.

Материал и методы

Опыты проведены в период осень 2015 – весна 2016 г. Объект исследования – молодь карпа обыкновенного *Cyprinus carpio* L. Молодь получена естественным нерестом с последующим выращиванием в течение летнего периода в прудах стационара экспериментальных и полевых исследований ИБВВ РАН «Сунога» (п. Борок Ярославской обл.). До начала опыта рыб содержали в 200 л аквариумах с проточной водой. Рыб кормили ежедневно кормом в количестве 5% от массы тела с преобладанием белковых компонентов (17.3 % белка, 1.7% жира и 0.1 % углеводов в расчете на сырой вес). Масса тела контрольных рыб – 9.6 ± 0.6 , опытных – 9.1 ± 0.7 г.

За 2 мес. до опыта рыб размещали в 8 непроточных аквариумах объемом 40 л (площадь дна 30×60 см) с принудительной аэрацией при температуре воды $20 \pm 2^\circ C$ и приучали к питанию в условиях эксперимента. Для этого рыб помещали в камеру из прозрачного оргстекла с перфорациями, размером $10 \times 5 \times 6$ см, передняя стенка которой могла подниматься. Камеру устанавливали у задней стенки аквариума. У передней стенки аквариума помещали корм (30 замороженных личинок хирономид, индивидуальная масса 9.5 мг). Когда передняя стенка камеры поднималась, рыбы могли выходить из камеры для поиска и потребления корма. Регистрировали три параметра – время нахождения рыб в стартовом отсеке после подъема передней стенки камеры (t_1), время, необходимое для достижения рыбами корма – латентное время питания, величина которого обратно пропорциональна скорости пищевой реакции (t_2), а также потребление корма (R, количество личинок хирономид, съеденных за 3 мин наблюдения).

За 1.5 месяца до опыта рыб, используемых в качестве контроля, оставляли в 4 затемненных аквариумах в условиях переменной освещенности (по 5 экз. в каждом аквариуме), а 4 аквариума, используемых в качестве опытных (по 5 экз. в каждом аквариуме) затемняли. Освещенность на поверхности воды составляла 405 лк (свет) и 0.08 лк (темнота). Режим освещения рыб контрольной группы – 6:18, опытной группы – 0:24. За две недели до начала эксперимента в два контрольных и два опытных аквариума вносили сернокислый цинк ($ZnSO_4 \cdot 7H_2O$), в четыре других – сернокислую медь ($CuSO_4 \cdot 5H_2O$) в количестве 1 мкмоль в расчете на металл. Для поддержания концентрации металлов растворы сернокислого цинка добавляли в аквариумы 2 раза в неделю, сернокислой меди – ежедневно. За два дня до опыта кормление прекращали, рыбам контрольной группы за 1 ч до опытов внутрибрюшинно вводили 0.1 мл раствора Рингера для холоднокровных животных (109 мМ NaCl, 1.9 мМ KCl, 1.1 мМ $CaCl_2$, 1.2 мМ $NaHCO_3$), рыбам опытной группы – равное количество гидрохлорида серотони-

на, производства Sigma (Sigma Aldrich, USA) в дозе 10 мкг/г массы тела или ХЦК (ССК-33, Sigma Aldrich, USA), в дозе 100 нг/г массы тела, также приготовленных на растворе Рингера.. Определения показателей пищевого поведения проводили 1 раз в сутки в 10 час. Наблюдения проводили в течение 4-х сут. Смену воды в аквариумах производили по мере её загрязнения.

Результаты и обсуждение

Показатели пищевого поведения рыб до введения серотонина и холецистокинина. Исследованные показатели пищевого поведения у рыб разных групп до введения серотонина и холецистокинина в большинстве случаев были схожими (см. табл.).

Показатели пищевого поведения карпа в условиях световой депривации до введения гормонов и тяжелых металлов ($M \pm m$, $n=5$)

Освещённость	Показатели	Условия эксперимента			
		Zn без 5-НТ	Cu без 5-НТ	Zn без ХЦК	Cu без ХЦК
Переменная освещённость (контроль)	t_1 , с	1.2 ± 0.2	1.1 ± 0.2	0.7 ± 0.1	0.9 ± 0.1
	t_2 , с	4.2 ± 0.4	3.7 ± 0.4	3.2 ± 0.9	2.8 ± 0.8
	R	6.7 ± 0.8	6.2 ± 1.0	5.4 ± 0.6	5.2 ± 0.7
Световая депривация	t_1 , с	1.0 ± 0.1	1.0 ± 0.2	0.8 ± 0.1	0.6 ± 0.1
	t_2 , с	3.3 ± 0.2	3.4 ± 0.2	3.4 ± 0.1	3.4 ± 0.1
	R	6.6 ± 1.0	5.7 ± 0.3	6.4 ± 0.7	5.5 ± 0.2

Примечания: t_1 – время нахождения рыб в камере; t_2 – время, необходимое для достижения рыбами корма; R – количество съеденных личинок хирономид.

Влияние световой депривации и металлов на эффекты серотонина и холецистокинина. Величины t_1 через 1 ч после введения 5-НТ у рыб, содержащихся в условиях переменной освещенности (контроль), в присутствии ионов Zn и Cu увеличились в 1.3 и 2.8 раза по сравнению с интактными рыбами (рис. 1а). В последующие сроки наблюдения у рыб, содержащихся в присутствии Zn, величина t_1 изменялась незначительно, лишь через 24 ч отмечено увеличение в 1.5 раза ($P < 0.05$) по сравнению с интактными рыбами. У рыб, содержащихся в присутствии Cu, величина t_1 максимально увеличилась через 5 ч (в 3.7 раза). У рыб, содержащихся в условиях световой депривации (опыт), через 1 ч после введения 5-НТ в присутствии ионов Zn и Cu величины t_1 увеличились в 1.1 и 2.5 раза по сравнению с интактными рыбами (рис. 1б). В последующие сроки наблюдения у рыб, содержащихся в присутствии обоих металлов, величина показателя снижалась, однако у рыб, содержащихся в присутствии Cu, она на протяжении суток превышала контроль ($P < 0.05$).

Величины t_1 через 1 ч после введения ХЦК у рыб, содержащихся в условиях переменной освещенности, в присутствии ионов Zn и Cu увеличились в 1.3 и 2.8 раза (рис. 1в). В последующие сроки наблюдения у рыб, содержащихся в присутствии Zn, величина показателя изменялась незначительно, лишь через 24 ч отмечено увеличение в 1.5 раза ($P < 0.05$) по сравнению с интактными рыбами. У рыб, содержащихся в присутствии Cu, величина показателя максимально увеличилась через 5 ч (в 3.7 раза). У рыб, содержащихся в условиях световой депривации, через 1 ч после введения ХЦК в присутствии ионов Zn и Cu величины t_1 увеличились в 1.1 и 2.5 раза по сравнению с интактными рыбами (рис. 1г). В последующие сроки наблюдения у рыб, содержащихся в присутствии обоих металлов, величина показателя снижалась, однако у рыб, содержащихся в присутствии Cu, она на протяжении суток была выше, чем у интактных рыб ($P < 0.05$).

Величины t_2 через 1 ч после введения 5-НТ у рыб, содержащихся в условиях переменной освещенности, в присутствии ионов Zn и Cu увеличились более значительно – в 4.4 и 46.8 раза по сравнению с интактными рыбами (рис. 2а). В последующие сроки наблюдения у рыб, содержащихся в присутствии Zn, величина показателя была близка к таковой у интактных рыб. У рыб, содержащихся в присутствии Cu, величина показателя последовательно снижа-

лась, превышая уровень у интактных рыб минимум в 1.4 раза. У рыб, содержащихся в условиях световой депривации, в присутствии ионов Zn величины t_2 оставались на прежнем уровне, в присутствии Cu через 1 ч увеличились в 3.2 раза, через 24 ч эффект снизился в 2 раза, а затем величина показателя держалась на уровне контроля (рис. 2б).

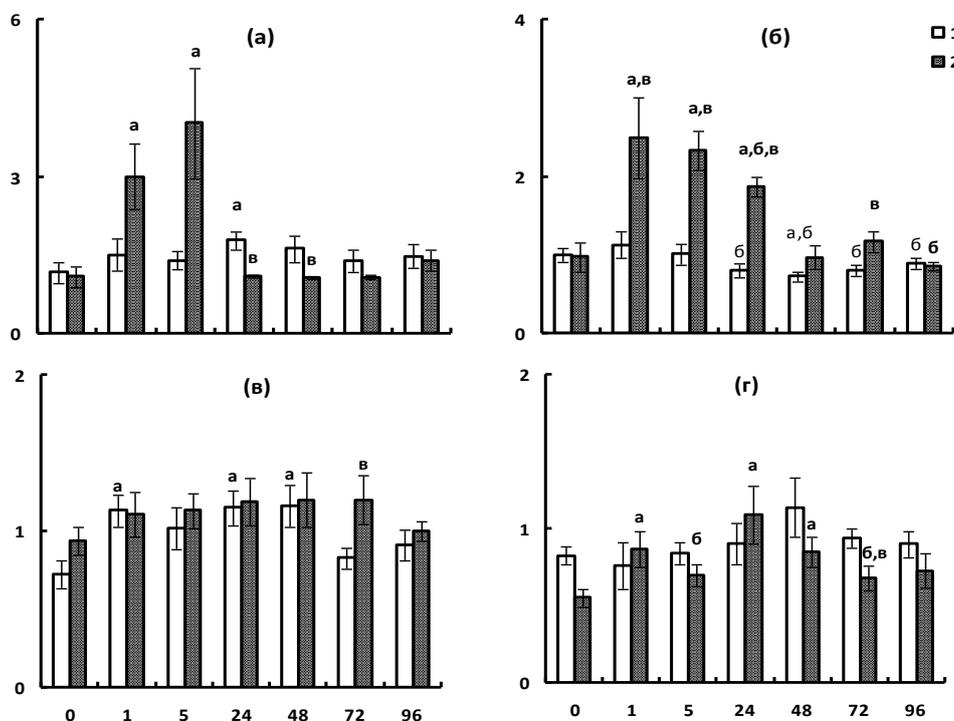


Рис. 1. Влияние серотонина (а, б), холецистокинина (в, г) и тяжелых металлов на время нахождения рыб в камере в условиях переменной освещенности (а, в) и световой депривации (б, г). По оси абсцисс – время от начала эксперимента, ч.; по оси ординат – время нахождения рыб в камере (t_1), с. ($M \pm m$, $n=5$); 1 – цинк, 2 – медь, (а, в) – переменная освещенность, (б, г) – световая депривация. Буквы над столбцами: а – $P < 0.05$ при сравнении с интактными рыбами, б – $P < 0.05$ при сравнении значений, полученных в условиях переменной освещенности и световой депривации, в – $P < 0.05$ при сравнении значений, полученных в присутствии цинка и меди.

Величины t_2 через 1 ч после введения ХЦК у рыб, содержащихся в условиях переменной освещенности, в присутствии ионов Zn и Cu увеличились более значительно: в 4.4 и 46.8 раза по сравнению с интактными рыбами (рис. 2в). В последующие сроки наблюдения у рыб, содержащихся в присутствии Zn, величина показателя была близка к таковой у интактных рыб. У рыб, содержащихся в присутствии Cu, она последовательно снижалась, превышая уровень у интактных рыб минимум в 1.4 раза. У рыб, содержащихся в условиях световой депривации, в присутствии ионов Zn величины t_2 оставались на прежнем уровне, в присутствии Cu через 1 ч увеличились в 3.2 раза, через 24 ч эффект снизился в 2 раза, а затем величина показателя держалась на уровне контроля (рис. 2г).

Величины R через 1 ч после введения 5-НТ у рыб, содержащихся в условиях переменной освещенности, в присутствии ионов Zn и Cu, напротив, уменьшились в 1.7 и 31.1 раз по сравнению с интактными рыбами (рис. 3а). Через 5 ч в опытах по влиянию Zn значения R вернулись к норме и в последующие сроки наблюдения достоверно не отличались от таковых у интактных рыб. У рыб, содержащихся в присутствии Cu, величина показателя после кратковременного возвращения к норме последовательно снижалась – максимум в 3.1 раза в конце

эксперимента по сравнению с таковым у интактных рыб. У рыб, содержащихся в условиях световой депривации, в присутствии ионов Zn величины R снижались в меньшей степени, чем под влиянием Cu: через 1 ч в первом случае значения уменьшились в 1.4., во втором – в 3.8 раза по сравнению с интактными рыбами (рис. 3б). Через 5 ч и в последующие сроки у рыб первой группы величина показателя достоверно не отличалась от контроля, у рыб второй группы эффект сохранялся на протяжении всего эксперимента.

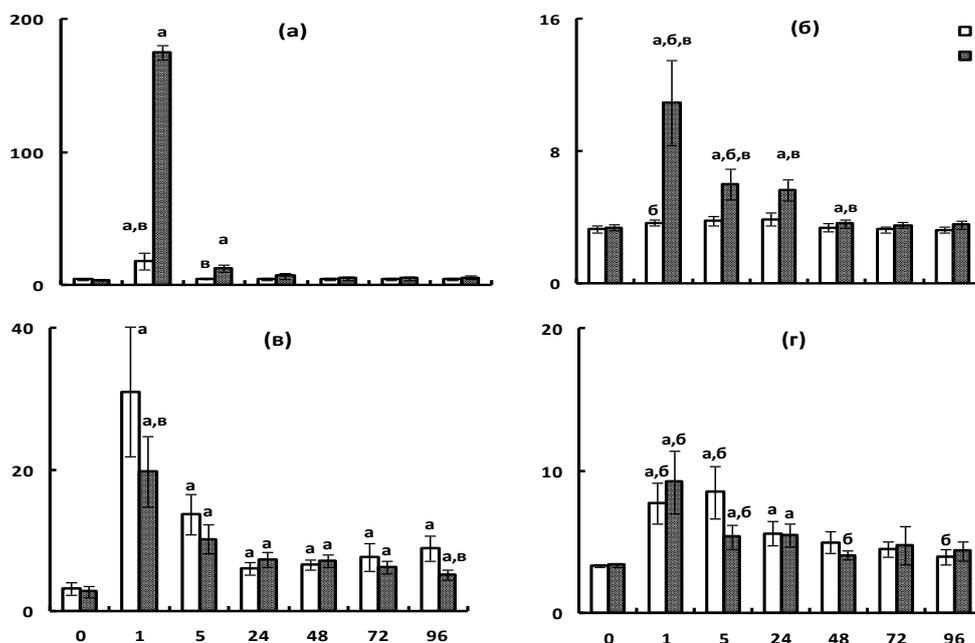


Рис. 2. Влияние серотонина (а, б), холецистокинина (в, г) и тяжелых металлов на время достижения рыбами кормового пятна в условиях переменной освещенности (а, в) и световой депривации (б, г). По оси абсцисс – время от начала эксперимента, ч; по оси ординат – время достижения рыбами кормового пятна (t_2), с. ($M \pm m$, $n=5$); Остальные обозначения, как на рис. 1.

В условиях световой депривации эффекты 5-НТ снижаются; степень снижения зависит от наличия в воде Zn и Cu. Через 1 ч под влиянием 5-НТ время нахождения рыб в камере уменьшается в присутствии Zn на 25, Cu – на 17 % по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещенности. Время достижения кормового пятна уменьшается на 80 и 94%, потребление корма, напротив, увеличивается на 22 и 650% соответственно по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещенности.

Величины R через 1 ч после введения ХЦК у рыб, содержащихся в условиях переменной освещенности, в присутствии ионов Zn и Cu, также уменьшились в 3.9 и 2.5 раза ($P < 0.05$) по сравнению с интактными рыбами (рис. 3в). Через 5 ч в опытах по влиянию Zn, как и в случае 5-НТ, значения R вернулись к норме и в дальнейшем существенно не отличались от таковых у интактных рыб. У рыб, содержащихся в присутствии Cu, величина показателя в течение 24 ч оставалась пониженной и лишь через 48 ч приблизилась к норме. У рыб, содержащихся в условиях световой депривации, в присутствии ионов Zn величины R снижались в меньшей степени, чем под влиянием Cu – через 1 ч в первом случае значения уменьшились в 2.0, во втором – в 2.1 раза по сравнению с интактными рыбами (рис. 3г). При этом анорексигенный эффект ХЦК в присутствии обоих металлов был короче по времени – через 24 ч величина R возвращалась к норме. В последующие сроки у рыб первой группы величина показателя существенно не отличалась от контроля, у рыб второй группы через 72 и 96 ч наблюдалось повторное снижение R . В условиях световой депривации эффекты ХЦК также снижаются; ве-

личина эффекта зависит от наличия в воде Zn и Cu. Через 1 ч после введения ХЦК в условиях световой депривации время нахождения рыб в камере уменьшается в присутствии Zn на 33, Cu – на 22%. Время достижения кормового пятна уменьшается на 75 и 53%, потребление корма увеличивается в меньшей степени, чем под влиянием 5-НТ – на 132 и 25% соответственно по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещенности

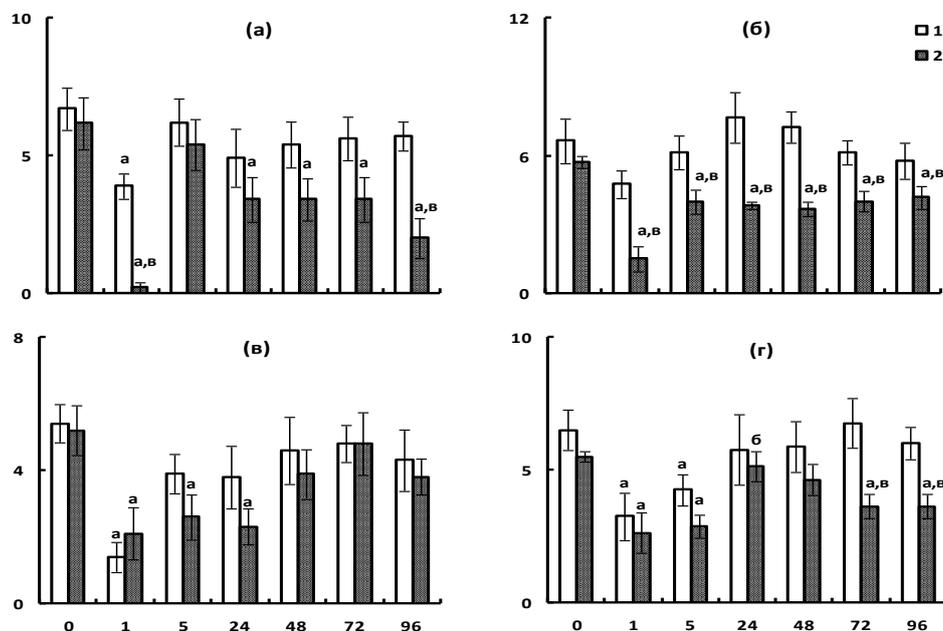


Рис. 3. Влияние серотонина (а, б), холецистокинина (в, г) и тяжелых металлов на потребление корма у рыб в камере в условиях переменной освещенности (а, в) и световой депривации (б, г). Обозначения: по оси абсцисс – время от начала эксперимента, ч; по оси ординат – потребление корма (количество личинок хирономид). Остальные обозначения, как на рис. 1.

Анализируя полученные данные, прежде всего следует отметить, что в данной работе подтвержден анорексигенный эффект 5-НТ и ХЦК (De Pedro et al., 1998; Rubio et al., 2006; Кузьмина, Гарина, 2013). Также подтверждено их ингибирующее влияние на скорость пищевой реакции рыб (Кузьмина, Гарина, 2013; Кузьмина, 2015). Ранее при анализе периферических эффектов 5-НТ и ХЦК в отношении интенсивности питания рыб было высказано предположение о существовании схожих механизмов их действия. При этом указывалось, что влияние 5-НТ на пищевое поведение рыб осуществляется в основном через серотонинергические нервные волокна. В отношении ХЦК предполагалось, что на периферии он действует на аппетит через ХЦК1 рецепторы вагусных афферентных нейронов (Кузьмина, 2015).

Характер влияния 5-НТ на двигательные пищевые реакции рыб также был схож с описанным ранее (Кузьмина, Гарина, 2013). Однако при исследовании ХЦК неожиданно было зарегистрировано увеличение времени нахождения рыб в стартовой камере и времени достижения кормового пятна, так как ранее при исследовании карася *Carassius carassius* было показано, что ХЦК не влияет на пищевые двигательные реакции рыб (Кузьмина, 2015). В настоящее время не ясно, вызвано ли это видовыми различиями или методическими особенностями эксперимента.

Данные, касающиеся влияния Zn и Cu на исследованные характеристики, также принципиально схожи с полученными ранее результатами. Ионы Zn оказывают меньшее влияние на пищевое поведение рыб, чем ионы Cu (Касумян, Морси, 1998; Kuz'mina, 2011). Нарушения в поведенческих реакциях рыб в присутствии металлов могут быть вызваны структурными и

функциональными изменениями в сенсорных системах, поскольку сигнальные молекулы запаха и вкуса связываются с рецепторными белками боковой линии, обонятельных и вкусовых рецепторов. Это приводит к быстрому снижению функциональных показателей сенсорной системы или к полному блокированию её работы (Касумян, 2001).

Аносмия, индуцированная $ZnSO_4$, вызывает острые, но непродолжительные изменения в поведении данио *Danio rerio*, подобные анксиогенному эффекту (Abreu et al., 2016). Также известно, что Zn и Cu вызывают исчезновение бульб рецепторных клеток обонятельного эпителия у краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* и молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Дорошенко, Бянкин, 1999). Эти же металлы вызывают деструктивные изменения вкусовых почек у серебряного карася *Carassius auratus gibelio*, причем более значительные под влиянием Cu, чем Zn (Vijayamadhavan, Iwai, 1975).

Кроме того, тяжелые металлы вызывают структурные изменения в рецепторах боковой линии. Показано, что уменьшение частоты положительных реотаксисов у данио в присутствии $CuSO_4$ и наночастиц меди происходит из-за уменьшения числа функциональных невромастов боковой линии (McNeil et al., 2014). Позднее было установлено, что $CuSO_4$ вызывает концентрационно-зависимое сокращение не только числа нормальных первичных и вторичных двигательных нейронов, но и интенсивности флуоресценции невромастов у зародышей данио (Sonnack et al., 2015).

В условиях длительной световой депривации эффекты 5-НТ и ХЦК снижаются. Степень снижения зависит от наличия в воде Zn и Cu. Через 1 ч под влиянием 5-НТ время нахождения рыб в камере уменьшается в присутствии Zn на 25% и Cu – на 17% по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещенности. Время достижения кормового пятна уменьшается на 80 и 94%, потребление корма, напротив, увеличивается на 22 и 650% соответственно по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещенности. Через 1 ч после введения ХЦК в условиях световой депривации время нахождения рыб в камере уменьшается в присутствии Zn на 33, Cu – на 22%. Время достижения кормового пятна уменьшается на 75 и 53%, потребление корма увеличивается в меньшей степени, чем под влиянием 5-НТ – на 132 и 25% соответственно по сравнению с рыбами, находящимися в условиях переменной освещенности. Важно отметить, что и 5-НТ, и ХЦК однонаправленно изменяют исследованные характеристики, однако степень их изменения различна. Двигательные характеристики под влиянием 5-НТ и ХЦК в большей степени изменяются в присутствии Zn, потребление корма в первом случае – в присутствии Cu, во втором – в присутствии Zn.

Данные, касающиеся влияния металлов и световой депривации в сочетании с 5-НТ, хорошо согласуются со сведениями о значительном влиянии освещенности на его содержание в мозге рыб. Так, у серебряного карася *Carassius auratus*, содержавшегося на протяжении эксперимента при коротком световом периоде (8:16), различия в содержании 5-НТ в гипоталамусе не выявлены. У рыб, переведенных на длинный фотопериод, в течение 72 ч появляются различия в содержании 5-НТ в гипоталамусе в дневное и ночное время, а через две недели – различия в серотонинергической активности (Olcese et al., 1980). У фундулюса *Fundulus grandis* максимальная плавательная активность наблюдается ночью, минимальная – днем, причем рыбы, инъецированные 5-НТ, были менее активными по сравнению с рыбами контрольной группы (Fingerman, 1976).

При этом у самок *Heteropneustes fossilis* существует значительная сезонная и циркадианная вариабельность содержания 5-НТ в гипоталамусе и переднем мозге. Максимальное содержание 5-НТ обнаружено в апреле, минимальное – в декабре. При этом в феврале и марте концентрация 5-НТ в ночное время была существенно выше, чем в дневное время (Senthilkumaran, Joy, 1993). У костистой рыбы *Channa punctatus* наиболее значительные суточные вариации 5-НТ в гипоталамусе также выявлены в феврале, однако наиболее высокий уровень – в ноябре (Khan, Joy, 1988). У фундулюса *Fundulus grandis* средние концентрации 5-НТ в мозге, напротив, в утреннее и дневное время превышали таковые в вечернее и ночное время. Однако у рыб, содержащихся в постоянной темноте в течение одной недели, концен-

трация 5-НТ в мозге была значительно ниже, чем рыб, содержащихся при постоянном освещении (Fingerman, 1976).

По всей вероятности, уменьшение концентрации 5-НТ в мозге рыб в условиях длительной световой депривации вызвано не только снижением его синтеза, но и синтезом из него мелатонина (Bubenik, Pang, 1994). Важную роль при этом, по-видимому, играют взаимоотношения парафиза (аналога эпифиза), обладающего фоточувствительными клетками, и гипоталамо-гипофизарной системы (Андреева, Обухов, 1999), а также сетчатки глаза, содержащей 5-НТ у представителей отр. карповых Cypriniformes (Tornqvist et al., 1983). По-видимому, длительная световая депривация также провоцирует уменьшение концентрации ХЦК в мозге рыб. Поскольку изменение концентрации обоих нейротрансмиттеров влияет на различные процессы, часть из которых зависит от содержания ионов Zn и Cu, в настоящее время трудно объяснить разную степень воздействия 5-НТ и ХЦК на исследованные показатели пищевого поведения рыб в условиях длительной световой депривации.

Авторы выражают глубокую благодарность П.В.Меньшаковой за техническую помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Н.Г., Обухов Д.К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. – СПб: Лань, 1999. – 381 с.
2. Дорошенко М.А., Бянкин А.Г. Морфологическое исследование воздействия солей некоторых тяжелых металлов на орган обоняния рыб // В сб.: Мат. межд. научно-практ. конф.: «Человек – экология – культура на пороге XXI в». – Находка: Институт технологии и бизнеса, 1999. – Ч. 2. – С. 10-11.
3. Касумян А.О. Воздействие химических загрязнителей на пищевое поведение и чувствительность рыб к пищевым стимулам // Вопросы ихтиологии. – 2001. – Т. 41. – № 1. – С. 82-95.
4. Касумян А.О., Морси А.М.Х. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопросы ихтиологии. – 1998. – Т. 36. – № 3. – С. 386-400.
5. Кузьмина В.В. Процессы экзотрофии у рыб. Организация. Регуляция. Адаптации. – М.: Полиграф-Плюс, 2015. – 260 с.
6. Кузьмина В.В., Гарина Д.В. Влияние периферически введенного серотонина на пищевую и двигательную активность карпа *Cyprinus carpio* L. // Биология внутренних вод. – 2013. – № 1. – С. 73-81.
7. Теренина Н.Б., Густафссон М.К.С. Нейротрансмиттеры у гельминтов (биогенные амины и оксид азота). – М.: Наука, 2003. – 179 с.
8. Abreu M.S., Giacomini A.C.V.V., Rubens R., Kalueff A.V., Barcellos L.J.G. Effects of ZnSO₄-induced peripheral anosmia on zebrafish behavior and physiology // Behav. Brain Res. – 2017. – Vol. 320. – P. 275-281.
9. Alabaster J.S., Lloyd R. Water quality criteria for freshwater fish. – Butterworths, London: FAO Publ., 1982, 297 p.
10. Berntssen M.H.G., Atland A., Handy R.D. Chronic dietary mercury exposure causes oxidative stress, brain lesions, and altered behaviour in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // Aquat. Toxicol. – 2003. – Vol. 65. – P. 55-72.
11. Bubenik G.A., Pang S.F. The role of serotonin and melatonin in gastrointestinal physiology: ontogeny, regulation of food intake, and mutual serotonin-melatonin feedback // J. Pineal Res. – 1994. – Vol. 16. – No. 2. – P. 91-99.
12. de Pedro N., Bjornsson B.T. Regulation of food intake by neuropeptides and hormones // In: Food intake in fish. Ch. 12. (Eds. Houlihan D., Boujard T., Jobling M.). – Wiley Blackwell Sci. Publ., 2001. – P. 269-296.
13. de Pedro N., Pinillos M.L., Valenciano A.I., Alonso-Bedate M., Delgado M.J. Inhibitory effect of serotonin on feeding behavior in goldfish: involvement of CRF // Peptides. – 1998. – Vol. 19. – No. 3. – P. 505-511.
14. Caamaño-Tubío R.I., Pérez J., Ferreir, S., Aldegund M. Peripheral serotonin dynamics in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Compar. Biochem. Physiol. – 2007. – Vol. 129. – P. 245-255.
15. Donovan M.H., Tecott L.H. Serotonin and the regulation of mammalian energy balance // Front Neurosci. – 2013. – Vol. 7. – No. 36. – P. 1-15.
16. Fingerman S.W. Circadian rhythms of brain 5-hydroxytryptamine and swimming activity in the teleost, *Fundulus grandis* // Comp. Biochem. Physiol. – 1976. – Vol. 54. – P. 49-53.
17. Gaworecki K.M., Klaine S.J. Behavior and biochemical responses of hybrid striped bass during and after fluoxetine exposure // Aquat. Toxicol. – 2008. – Vol. 88. – P. 207-213.

18. Hartviksen M.B., Kamasaka Y., Jordal A.-E.O., Koedijk R.M., Rønnestad I. Distribution of cholecystokinin-immunoreactive cells in the gut of developing Atlantic cod *Gadus morhua* L. larvae fed zooplankton or rotifers // J. Fish Biol. – 2009. – Vol. 75. – P. 834-844.
19. Himick B.A., Peter R.E. CCK/gastrin-like immunoreactivity in brain and gut, and CCK suppression of feeding in goldfish // Am. J. Physiol. – 1993. – Vol. 267. – P. 841-851.
20. Himick B.A., Peter R.E. Bombesin acts to suppress feeding behavior and alter serum growth hormone in goldfish // Physiol. Behav. – 1994. – Vol. 55. – No. 1. – P. 65-72.
21. Holmgren S., Nilsson S. Bombesin-, gastrin/CCK- 5-hydroxytryptamine-, neurotensin-, somatostatin-, and VIP-like immunoreactivity and catecholamine fluorescence in the gut of elasmobranch, *Squalus acanthias* // Cell Tissue Res. – 1983. – Vol. 234. – P. 595-618.
22. Kah O., Chambolle P. Serotonin in the brain of the goldfish, *Carassius auratus*. An immunocytochemical study // Cell Tissue Res. – 1983. – Vol. 234. – P. 319-333
23. Khan I.A., Joy K.P. Seasonal and daily variations in hypothalamic monoamine levels and monoamine oxidase activity in the teleost *Channa punctatus* (Bloch) // Chronobiol. Int. – 1988. – Vol. 5. – No. 4. – P. 311-316.
24. Kuz'mina V.V. The influence of zinc and copper on the latency period for feeding and the food uptake in common carp, *Cyprinus carpio* L. // Aquat. Toxicol. – 2011. – Vol. 1-2. – P. 73-78.
25. MacDonald E., Volkoff H. Cloning, distribution and effects of season and nutritional status on the expression of neuropeptide Y (NPY), cocaine and amphetamine regulated transcript (CART) and cholecystokinin (CCK) in winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) // Hormon. Behav. – 2009. – Vol. 56. – No. 1. – P. 58-65.
26. Margolis-Kazan H., Halpern-Sebold L.R., Schreiberman M.P. Immunocytochemical localization of serotonin in the brain and pituitary gland of the platyfish, *Xiphophorus maculatus* // Cell Tissue Res. – 1985. – Vol. 240. – P. 311-314.
27. McNeil P.L., Boyle D., Henry T.B., Handy R.D., Sloman K.A. Effects of metal nanoparticles on the lateral line system and behaviour in early life stages of zebrafish (*Danio rerio*) // Aquat. Toxicol. – 2014. – Vol. 152. – P. 318-323.
28. Moore J., Ramamoorthy S. Heavy Metals in Natural Waters. – New York: Springer-Verlag Publ., 1984. – 268 p.
29. Murashita K., Kurokawa T., Nilsen T.O., Rønnestad I. Ghrelin, cholecystokinin, and peptide YY in Atlantic salmon (*Salmo salar*): molecular cloning and tissue expression // Gen. Comp. Endocrinol. – 2009. – Vol. 160. – P. 223-235.
30. Olcese J.M., Darr C., Demuri B., Hall T.R., de Vlaming V. Photoperiod effects on hypothalamic serotonergic activity in the goldfish, *Carassius auratus* // Comp. Biochem. Physiol. – 1980. – Vol. 66. – P. 363-365.
31. Penney C.C., Volkoff H. Peripheral injections of cholecystokinin, apelin, ghrelin and orexin in cavefish (*Astyanax fasciatus mexicanus*): Effects on feeding and on the brain expression levels of tyrosine hydroxylase, mechanistic target of rapamycin and appetite-related hormones // Gen. Compar. Endocrinol. – 2014. – Vol. 196. – P. 4-40.
32. Peyon P., Saied H., Lin X., Peter R.E. Postprandial seasonal and sexual variations in cholecystokinin gene expression in goldfish brain // Mol. Brain Res. – 1999. – Vol. 74. – P. 190-196.
33. Rindi G., Leiter A.B., Kopin A.S. Bordin C., Solcia E. The normal endocrine cell of the gut. Changing concepts and new evidences // Ann. N.Y. Acad. Sci. – 2004. – Vol. 1014. – P. 1-12.
34. Rubio V.C., Sanchez-Vazquez F.J., Madrid J.A. Oral serotonin administration affects the quantity and the quality of macronutrients selection in European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. // Physiol. Behavior. – 2006. – Vol. 87. – P. 7-15.
35. Rubio V.C., Sánchez-Vázquez F.J., Madrid J.A. Role of cholecystokinin and its antagonist proglumide on macronutrient selection in European sea bass *Dicentrarchus labrax*, L. // Physiol. Behav. – 2008. – Vol. 93. – No. 4-5. – P. 862-869.
36. Sandheinrich M.B., Atchison G.J. Sublethal copper effects of on bluegill, *Lepomis macrochirus*, foraging behaviour // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1989. – Vol. 46. – P. 1977-1985.
37. Scott G.R., Sloman K.A. The effect of environment pollutants on complex fish behaviour: integrating behavioural and physiological indicators of toxicity // Aquatic Toxicol. – 2004. – Vol. 68. – P. 369-392.
38. Sebert P., Barthelemy L., Caroff J. Serotonin levels in fish brain: effects of hydrostatic pressure and water temperature // Experientia. – 1985. – Vol. 41. – P. 1429-1430.
39. Silva P.I.M., Martins C.I.M., Höglund E., Gjæren, H.M., Øverli Ø. Feeding motivation as a personality trait in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): role of serotonergic neurotransmission // Fish Physiol. Biochem. – 2014. – Vol. 40. – No. 5. – P. 1547-1557.

40. Senthilkumaran B., Joy K. Annual variations in hypothalamic serotonin and monoamine oxidase in the catfish *Heteropneustes fossilis* with a note on brain regional differences of day-night variations in gonadal preparatory phase // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 1993. – Vol. 90. – P. 372-382.
41. Sonnack L., Kampe S., Muth-Köhne E., Erdinger L., Henny N., Hollert H., Schäfers Ch., Fenske M. Effects of metal exposure on motor neuron development, neuromasts and the escape response of zebrafish embryos // *Neurotoxicol. Teratol.* – 2015. – Vol. 50. – P. 33-42.
42. Tornqvist K., Hansson C.H., Ehinger B. Immunohistochemical and quantitative analysis of 5-hydroxytryptamine in the retina of some vertebrates // *Neurochem. Int.* – 1983. – Vol. 5. – P. 299-307.
43. Vijayamadhavan K.T., Iwai T. Histochemical observations on the permeation of heavy metals into taste buds of goldfish // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* – 1975. – Vol. 41. – P. 631-340.
44. Watanabe T., Viron V., Satoh S. Trace minerals in fish nutrition // *Aquaculture.* – 1997. – Vol. 151. – P. 185-207.

REFERENCES

1. Abreu M.S., Giacomini A.C.V.V., Rubens R., Kalueff A.V., Barcellos L.J.G. Effects of ZnSO₄-induced peripheral anosmia on zebrafish behavior and physiology. *Behav. Brain Res.* 2017, 320: 275- 281.
2. Alabaster J.S., Lloyd R. *Water quality criteria for freshwater fish.* Butterworths, London: FAO Publ., 1982. 297 p.
3. Andreeva N.G., Obukhov D.K. *Evolyutsionnaya morfologiya nervnoi sistemy pozvonochnykh* (Evolutionary morphology of the vertebrate nervous system). St. Petersburg: Lan', 1999, 381 p.
4. Doroshenko M.A., Byankin A.G. [Morphological study of the effect of salts of some heavy metals on the organ of smelling fish] In: *Chelovek – ekologiya – kul'tura na poroge XXI v.* (Human – ecology – culture on the threshold of the 21st century). Nakhodka, 1999, Part 2, P. 10-11.
5. Berntssen M.H.G., Atland A. Handy R.D. Chronic dietary mercury exposure causes oxidative stress, brain lesions, and altered behaviour in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Aquat. Toxicol.* 2003, 65: 55-72.
6. Bubenik G.A., Pang S.F. The role of serotonin and melatonin in gastrointestinal physiology: ontogeny, regulation of food intake, and mutual serotonin-melatonin feedback. *J. Pineal Res.* 1994, 16: 91- 99.
7. de Pedro N., Bjornsson B.T. Regulation of food intake by neuro-peptides and hormones. In: *Food intake in fish.* Ch. 12. (Eds. Houlihan D., Boujard T., Jobling M.). Wiley Blackwell Sci. Publ., 2001, P. 269-296.
8. de Pedro N., Pinillos M.L., Valenciano A.I., Alonso-Bedate M., Delgado M.J. Inhibitory effect of serotonin on feeding behavior in goldfish: involvement of CRF. *Peptides.* 1998, 19: 505-511.
9. Caamaño-Tubío R.I., Pérez J., Ferreir, S., Aldegund, M. Peripheral serotonin dynamics in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Compar. Biochem. Physiol.* 2007, 129: 245-255.
10. Donovan M.H., Tecott L.H. Serotonin and the regulation of mammalian energy balance. *Front Neurosci.* 2013. 7(36): 1-15.
11. Fingerman S.W. Circadian rhythms of brain 5-hydroxytryptamine and swimming activity in the teleost, *Fundulus grandis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1976, 54: 49-53.
12. Gaworecki K. M., Klaine S. J. Behavior and biochemical responses of hybrid striped bass during and after fluoxetine exposure. *Aquat. Toxicol.* 2008, 88: 207-213.
13. Hartviksen M.B., Kamasaka Y., Jordal A.-E.O., Koedijk R.M., Rønnestad I. Distribution of cholecystokinin-immunoreactive cells in the gut of developing Atlantic cod *Gadus morhua* L. larvae fed zooplankton or rotifers. *J. Fish Biol.* 2009, 75: 834-844.
14. Himick B.A., Peter R.E. CCK/gastrin-like immunoreactivity in brain and gut, and CCK supression of feeding in goldfish. *Am. J. Physiol.* 1993, 267: 841-851.
15. Himick B.A., Peter R.E. Bombesin acts to suppress feeding behavior and alter serum growth hormone in goldfish. *Physiol. Behav.* 1994, 55: 65-72.
16. Holmgren S., Nilsson S. Bombesin-, gastrin/CCK- 5-hydroxytryptamine-, neurotensin-, somatostatin-, and VIP-like immunoreactivity and catecholamine fluorescence in the gut of elasmobranch, *Squalus acanthias*. *Cell Tissue Res.* 1983, 234: 595-618.
17. Kah O., Chambolle P. Serotonin in the brain of the goldfish, *Carassius auratus*. An immunocytochemical study. *Cell Tissue Res.* 1983, 234: 319-333
18. Kasumyan A.O. [The effect of chemical pollutants on feeding behavior and the sensitivity of fish to food stimuli]. *Voprosy ikhtiologii –Problems of Ichthyology.* 2001, 41: 82-95. (In Russian).
19. Kasumyan A.O., Morsi A.M.H. [The taste sensitivity of carp to free amino acids and classical flavoring substances]. *Voprosy ikhtiologii. –Problems of Ichthyology.* 1998, 36: 386-400. (In Russian).

20. Khan I.A., Joy K.P. Seasonal and daily variations in hypothalamic monoamine levels and monoamine oxidase activity in the teleost *Channa punctatus* (Bloch). *Chronobiol. Int.* 1988, 5: 311-316.
21. Kuz'mina V.V. The influence of zinc and copper on the latency period for feeding and the food uptake in common carp, *Cyprinus carpio* L. *Aquat. Toxicol.* 2011, 1-2: 73-78.
22. Kuz'mina V.V. *Protsessy exotrofii y ryb. Organizatsiya. Regulyatsiya. Adaptatsii* (Processes of exotrophy in fish. Organization. Regulation. Adaptations). Moscow: Poligraf-Plus Publ., 2015, 260 p. (In Russian).
23. Kuz'mina V.V., Garina D.V. [Effect of peripherally administered serotonin in the food and locomotor activity of the carp *Cyprinus carpio* L.]. *Biologiya vnutrennikh vod –Inland Water Biology.* 2013, 1: 73-81.
24. MacDonald E., Volkoff H. Cloning, distribution and effects of season and nutritional status on the expression of neuropeptide Y (NPY), cocaine and amphetamine regulated transcript (CART) and cholecystokinin (CCK) in winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Hormon. Behav.* 2009, 56(1): 58-65.
25. Margolis-Kazan H., Halpern-Sebold L.R., Schreibman M.P. Immunocytochemical localization of serotonin in the brain and pituitary gland of the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. *Cell Tissue Res.* 1985, 240: 311-314.
26. McNeil P.L., Boyle D., Henry T.B., Handy R.D., Sloman K.A. Effects of metal nanoparticles on the lateral line system and behaviour in early life stages of zebrafish (*Danio rerio*). *Aquat. Toxicol.* 2014, 152: 318-323.
27. Moore J., Ramamoorthy S. *Heavy Metals in Natural Waters*. New York: Springer-Verlag Publ., 1984, 268 p.
28. Murashita K., Kurokawa T., Nilsen T.O., Ronnestad I. Ghrelin, cholecystokinin, and peptide YY in Atlantic salmon (*Salmo salar*): molecular cloning and tissue expression. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2009, 160: 223-235.
29. Olcese J.M., Darr C., Demuri, B., Hall, T. R., de Vlaming V. Photoperiod effects on hypothalamic serotonergic activity in the goldfish, *Carassius auratus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1980, 66: 363-365.
30. Penney C.C., Volkoff H. Peripheral injections of cholecystokinin, apelin, ghrelin and orexin in cavefish (*Astyanax fasciatus mexicanus*): Effects on feeding and on the brain expression levels of tyrosine hydroxylase, mechanistic target of rapamycin and appetite-related hormones. *Gen. Compar. Endocrinol.* 2014, 196: 4-40.
31. Peyon P., Saied H., Lin X., Peter R.E. Postprandial seasonal and sexual variations in cholecystokinin gene expression in goldfish brain. *Mol. Brain Res.* 1999, 74: 190-196.
32. Rindi G., Leiter A.B., Kopin A.S. Bordi C., Solcia E. The normal endocrine cell of the gut. Changing concepts and new evidences. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 2004, 1014: 1-12.
33. Rubio V.C., Sanchez-Vazquez F.J., Madrid J.A. Oral serotonin administration affects the quantity and the quality of macronutrients selection in European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. *Physiol. Behav.* 2006, 87: 7-15.
34. Rubio V.C., Sánchez-Vázquez F.J., Madrid J.A. Role of cholecystokinin and its antagonist proglumide on macronutrient selection in European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. *Physiol. Behav.* 2008, 93: 862-869.
35. Sandheinrich M. B., Atchison G. J. Sublethal copper effects of on bluegill, *Lepomis macrochiris*, foraging behaviour. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989, 46: 1977-1985.
36. Scott G.R., Sloman K.A. The effect of environment pollutants on complex fish behaviour: integrating behavioural and physiological indicators of toxicity. *Aquatic Toxicol.* 2004, 68: 369-392.
37. Sebert P., Barthelemy L., Caroff J. Serotonin levels in fish brain: effects of hydrostatic pressure and water temperature. *Experientia.* 1985, 41: 1429-1430.
38. Silva P.I.M., Martins C.I.M., Höglund E., Gjøn, H.M., Øverli Ø. Feeding motivation as a personality trait in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): role of serotonergic neurotransmission. *Fish Physiol. Biochem.* 2014, 40: 1547-1557.
39. Senthilkumaran B., Joy K. Annual variations in hypothalamic serotonin and monoamine oxidase in the catfish *Heteropneustes fossilis* with a note on brain regional differences of day-night variations in gonadal preparatory phase. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1993, 90: 372-382.
40. Sonnack L., Kampe S., Muth-Köhne E., Erdinger L., Henny N., Hollert H., Schäfers Ch., Fenske M. Effects of metal exposure on motor neuron development, neuromasts and the escape response of zebrafish embryos. *Neurotoxicol. Teratol.* 2015, 50: 33-42.
41. Terenina N.B., Gustafsson M.K.S. *Neyrotransmittery u gel'mintov (biogennyye aminy i oksid azota)*. (Neurotransmitters in helminthes: biogenic amines and nitric oxide). Moscow: Nauka Publ., 2003, 179 p.
42. Tornqvist K., Hansson C.H., Ehinger B. Immunohistochemical and quantitative analysis of 5-hydroxytryptamine in the retina of some vertebrates. *Neurochem. Int.* 1983, 5: 299-307.
43. Vijayamadhavan K.T., Iwai T. Histochemical observations on the permeation of heavy metals into taste buds of goldfish. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1975, 41: 631-340.
44. Watanabe T., Viron V., Satoh S. Trace minerals in fish nutrition. *Aquaculture.* 1997, 151: 185-207.

Effects of serotonin and cholecystokinin on food behavior of carp when using light deprivation and different levels of zinc and copper ions in water

Kuzmina V.V., Kulivatskaya E.A.

Papanin Institute of Biology of Inland Waters, 152742, Borok, Yaroslavl oblast, Russian Federation

ABSTRACT. The aim was to study the effect of serotonin (5-HT) and cholecystokinin (CCK) on the feeding behavior of carp *Cyprinus carpio* in conditions of combined effects of light deprivation and biogenic metals. To study of feeding behavior, juvenile carp were placed in a 40 l chamber of transparent plexiglas with perforations, which was installed at the back wall of the aquarium. The illumination mode in the control groups was 6:18, in the experimental groups - 0:24. In two control and two experimental aquariums, 1 μmol of $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ was added, and in the other four - 1 μmol $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ by the calculation for metal. At the front wall of the aquarium, food was placed (frozen larvae of chironomids, weight 9.5 mg). When the front wall of the chamber was raised, the fish could leave the chamber to search for and consume the food. We recorded the time of finding the fish in the starting compartment after lifting the front wall of the chamber, the time necessary for the fish to reach the feed, inversely proportional to the rate of the feeding reaction, and the amount of food consumed. Ringer's solution for cold-blooded animals was injected intraperitoneally into the fish of the control group 1 hour prior to the experiments, an equal amount of serotonin hydrochloride (5-HT), at a dose of 10 μg of body weight or cholecystokinin (CCK) at a dose of 100 ng/g of body weight. It was established that under the conditions of light deprivation, the effects of 5-HT and CCK decrease. The degree of reduction depends on the presence of Zn and Cu in water. After 1 hour under the influence of 5-HT, the time of the residence time of fish in the chamber decreases in the presence of Zn by 25, Cu - by 17% compared to fish under variable illumination conditions. The time needed to reach the fodder spot is reduced by 80 and 94%, the food intake is increased by 22 and 650%, respectively, compared to fish that are under variable illumination conditions. Under the influence of CCK combined with light deprivation after 1 h, the time of the residence time of fish in the chamber decreases in the presence of Zn by 33, Cu - by 22%. The time needed to reach the fodder spot is reduced by 75 and 53%, food intake is increased by 132 and 25%, respectively, compared to fish that are under variable illumination conditions. The mechanisms of the combined effect of 5-HT, CCK, light deprivation and biogenic metals on the feeding behavior of fish are discussed.

Key words: serotonin, cholecystokinin, food behavior, zinc, copper, light deprivation

Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh - Problems of Productive Animal Biology, 2018, 1: 38-50

Поступило в редакцию: 04.11.2017

Получено после доработки: 22.12.2017

Кузьмина Виктория Вадимовна, д.б.н., г.н.с., тел. (485)-472-45-26,
vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru;

Куливацкая Екатерина Алексеевна, лаб. с высш. образ., тел. 8(960)-531-14-60