

УДК 57.02

О.О. ШУГУРОВ, д. б. н., с. н. с., проф.,
Дніпровський національний університет ім. Олесь Гончара,
просп. Науки, 72, Дніпро, 49045, Україна
e-mail: oshugurov@gmail.com
ORCID 0000-0001-5943-2260

А.О. ФАЙЗУЛІН, аспірант,
Дніпровський національний університет ім. Олесь Гончара,
просп. Науки, 72, Дніпро, 49045, Україна
e-mail: artyom.fayzulin@gmail.com
ORCID 0009-0003-0723-8513

ІНДЕКС СКЛАДНОСТІ СТРУКТУРИ ЛАБІРИНТІВ У ДОСЛІДАХ ОЦІНКИ ЗДАТНОСТІ РИБ ДО НАВЧАННЯ

Для вивчення можливостей об'єктивного контролю за навчанням риб *Danio rerio* (F. Hamilton, 1822) був створений невеликий акваріум-лабіринт розміром 35×25 см з бортом висотою 10 см. Риб годували протягом 10–12 діб, вимірюючи час проходження маршруту від початкової точки до місця годівлі. Виявлено, що зменшення часу від початкових до кінцевих значень проходження рибами маршрутів різної складності відповідали експоненційній функції $y = ae^{bx}$ зі змінними коефіцієнтами. Запропоновано математичний індекс складності маршруту (index of route complexity — IRC), який відображає добуток коефіцієнтів ймовірності проходження рибою точок біфуркації на маршруті, помноженого на введений видовий коефіцієнт. Індекс складності лабіринту (ІМС) для риб можна розраховувати як суму значень індексів маршрутів в умовах їхніх непересічних та неповторних коридорів. Дані оцінки харчової поведінки та просторової орієнтації досліджених риб підтвердили наявність позитивної кореляції обчислених величин IRC для простого та складного маршрутів лабіринту.

Ключові слова: лабіринт, риби, *Danio rerio*, навчання, математичний індекс, видовий коефіцієнт.

Процес навчання тварин, зокрема риб, включає розвиток та формування нейронних ланцюгів вирішення стандартних завдань (власне, навчання) [23], а далі — їхню фіксацію у вигляді нейрональної матриці оптимальних дій (пам'ять) [12, 32]. Згодом така матриця може перейти у вигляді генетичного апарату наступним поколінням, формуючи у них вже не умовний, а певний безумовний рефлекс.

Ц и т у в а н н я: Шугуров О.О., Файзулін А.О. Індекс складності структури лабіринтів у дослідях оцінки здатності риб до навчання. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 65–81.

Доведено на тваринних моделях, що такі фактори, як психологічний стрес, та несприятливе довкілля, можуть бути закодовані в епігенетичних факторах з функціональними наслідками для пластичності мозку та поведінки [22]. Епігенетичне маркування генів в одному поколінні може мати наслідки для майбутніх поколінь (тобто передаватися у спадок). Хоча епігенетика ще не дала відповідь на суперечки про природу та виховання біологічного об'єкта, вважають, що подальші дослідження розширять розуміння поведінки ЦНС в умовах психології розвитку.

Так, у людей тяжкий або хронічний стрес може згубно впливати на здоров'я, негаразди в ранньому віці можуть стати біологічно вбудованими та впливати на показники здоров'я десятиліттями [40]. Зовнішній вплив у вигляді стресу може зберігатися протягом поколінь, проте питання, чи тут залучені епігенетичні механізми, є спірним. Але численні дані досліджень на тваринах та людях демонструють вплив стресу у ранньому віці на метилювання ДНК як один з епігенетичних механізмів. Тобто, результати, одержані на тваринних моделях, демонструють участь епігенетики у передачі стресу між поколіннями.

У водному середовищі риби переміщуються з великою просторовою точністю, використовуючи низку стратегій адаптивної поведінки та пам'ятають. Дослідження когнітивного сприйняття та орієнтації показали, що їхнє попереднє навчання керує подальшою локомоцією та навігацією [4]. Різні види лабіринтів дають можливість дослідникам отримувати інформацію про когнітивну психологію риб, просторове та візуальне навчання, про біохімічні, морфологічні та екологічні аспекти навчання [10]. Відомо, що риби знаходять шляхи за допомогою орієнтирів, в деяких випадках створюючи ментальні геометричні карти [31]. Розуміння таких механізмів дозволить розкрити еволюційні зв'язки вищих хребетних.

Можливість розвитку та навчання може досліджуватись в експериментальних умовах з використанням спеціальних засобів впливу (стимул) та відстеженням часу виникнення підсумкових вихідних відповідей (реакція). Скорочення часу реакції свідчить про прояв ефекту навчання та виникнення автоматичних відповідей [9, 21]. Звичайно, такі відповіді ще не будуть розглядатися як безумовні рефлексивні, але можуть показати перспективу у даних тварин у напрямку розвитку та виживання виду. Особливо це може бути важливо у зв'язку з можливим антропогенним забрудненням довкілля та підходами програмованого вибору стратегій виживання популяції риб [30, 34].

Зовнішній вплив на досліджувані організми може бути різноспрямованим за складністю, але найпростіші реакції на них — це рухи. Треба тікати в разі небезпеки та наздоганяти — у разі потреби живлення [28]. Загалом, кормові рефлексивні розвинути найлегше у зв'язку з необхідністю харчування для енергетичного відновлення організму дорослих особин та додатково зростання — у незрілих організмів.

Зразком оцінки вибору рухових реакцій щодо пошуку їжі можуть стати лабіринти, які використовуються для розвитку розуміння просторової обстановки та рухів в процесі подолання відстані до мети [18]. Для

висаджували в початковій точці («Старт»), причому цей глухий кут був тимчасово заблокований додатковою скляною стінкою, фіксованою пластиліном (біла субстанція на скляних стінках на рисунку 2). Для формування різних рівнів складності завдання у різних експериментах деякі вікна (проходи) у процесі навчання перекривали. Це давало змогу формувати для риб маршрути різного рівня складності.

У кожному випадку початок експерименту було відкладено на 10 хв для зменшення початкової стресової реакції риб. Такий невеликий час було обрано з огляду на те, що сама зона старту пошуку маршруту («Старт» на рисунках 1, 2) була маленькою (від 10 до 12 см у довжину) та швидко обстежувалась рибами. Крім того, оскільки час пошуку їжі використовувався лише як показник складності маршруту, можлива описана помилка буде систематичною для всіх груп дослідів та легко враховуватиметься відповідними статистичними підходами.

Через 10 хв корм (сухі дафнії) висипали в пінопластову годівницю та відкривали тимчасовий затвор, даючи можливість риbam знайти місце годування. У процесі дослідження реєстрували час досягнення точки годування останньої риби у зграї. Для статистичної достовірності досліди з кожним вибраним за складністю маршрутом проводили з різними групами риб чотири рази, через тижневу перерву у дослідах.

Оскільки риби цього виду дуже рухливі та швидко пересуваються, саме з метою точної фіксації кожної з прибувчих до «Фінішу» були використані різнокольорові особини. Статистичний аналіз проводили із за-

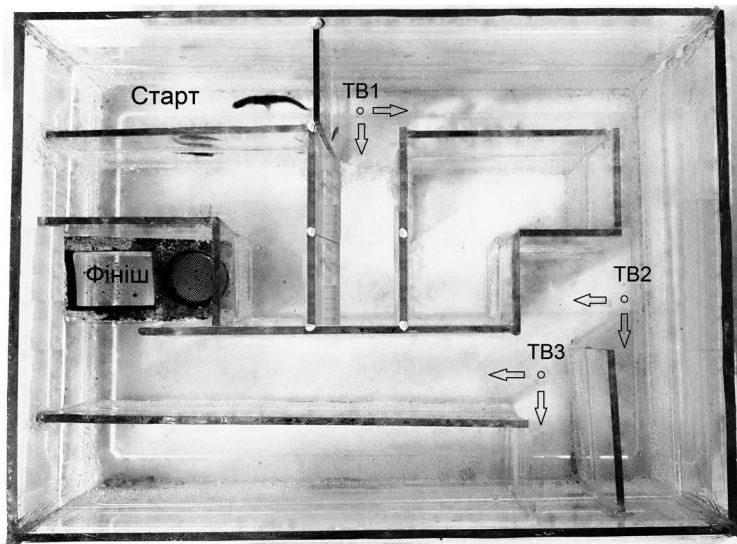


Рис. 2. Варіант установки скляних стінок у акваріумі-лабіринті з рибами для рівня «складний-2». ТВ1, ТВ2 та ТВ3 — точки вибору напрямку руху рибами на маршруті досягнення мети. Білі плями — тимчасове кріплення скляних заглушок проходів для даного маршруту

стосуванням програмного засобу Statistica v.5.1, апроксимація тренду змін — за допомогою програми Curve Expert v.1.

Результати досліджень та їх обговорення

У процесі досліджень було використано два маршрути (див. рис. 1, 2), які відрізняються як складністю, так і лінійними величинами довжини їх проходження (при рівній ширині коридорів). З'ясовано, що складніші маршрути з підвищеною кількістю точок біфуркації за ходом знаходження годівниці та тривалим за лінійними характеристиками маршрутом, збільшували час досягнення мети. Результати часових показників проходження лабіринту різної складності протягом 10—12 послідовних днів представлені на рисунку 3. Можна бачити, що маршрут «1», з проходженням однієї точки біфуркації та з відносно малою довжиною коридору до мети (25 см), був досить швидко подоланий навіть у перших за порядком експериментах (рис. 4, а). При цьому початкові значення часу досягнення мети рибами становили лише від 27 до 37 с.

Подальші повтори призводили до зменшення часового інтервалу проходження лабіринту (у періоди 12 днів навчання) до 10 с та менше. Загальний тренд навчання може відповідати експоненційній функції, що було показано із застосуванням програми CurveExpert v.1, яка узагальнила всі набори даних часу для кожної (простий та складний маршрут) з окремих сесій досліджень. Відповідна розрахована безперервна лінія на графіках (див. рис. 3, а, б) показує сумарні тренди зменшення часу досягнення мети для риб при годуванні в лабіринті від початку дослідження.

Навіть за абсолютної впізнаваності маршруту та виробленням стійкого умовного рефлексу буде якесь мінімальне значення часу досягнення мети, пов'язане з подоланням як початкової невизначеності напрямку, так і відстані до мети. Апроксимація математичною функцією даних експериментів дало найбільшу кореляцію ($r = 0,782$) при стандартній похибці $S = 4,09$ з виходом до експоненційного рівняння:

$$y = ae^{bx}, \quad (1)$$

де коефіцієнти такі: $a = 33,18$; $b = -0,07$.

В умовах, коли маршрут був більш складний (див. рис. 2, б) як щодо вибору напрямку руху (3 точки біфуркації), так і відносно параметра відстані (70 см) до мети (маршрут «складний-2»), час досягнення корму істотно збільшувався (див. рис. 3, б). Початковий час досягнення годівниці доходив до 150—180 с, але подальші пошуки мети скорочувалися також за експоненційною послідовністю, проте з дещо зміненими коефіцієнтами (при $r = 0,785$ при стандартній похибці $S = 27,45$), з такими коефіцієнтами рівняння (1): $a = 16,1$; $b = -0,076$.

З огляду на те, що рівень складності змінюється разом з відстанню до мети та кількістю невизначеностей шляху, його як показник задач лабіринту можна чітко описати в статистично ймовірних термінах.

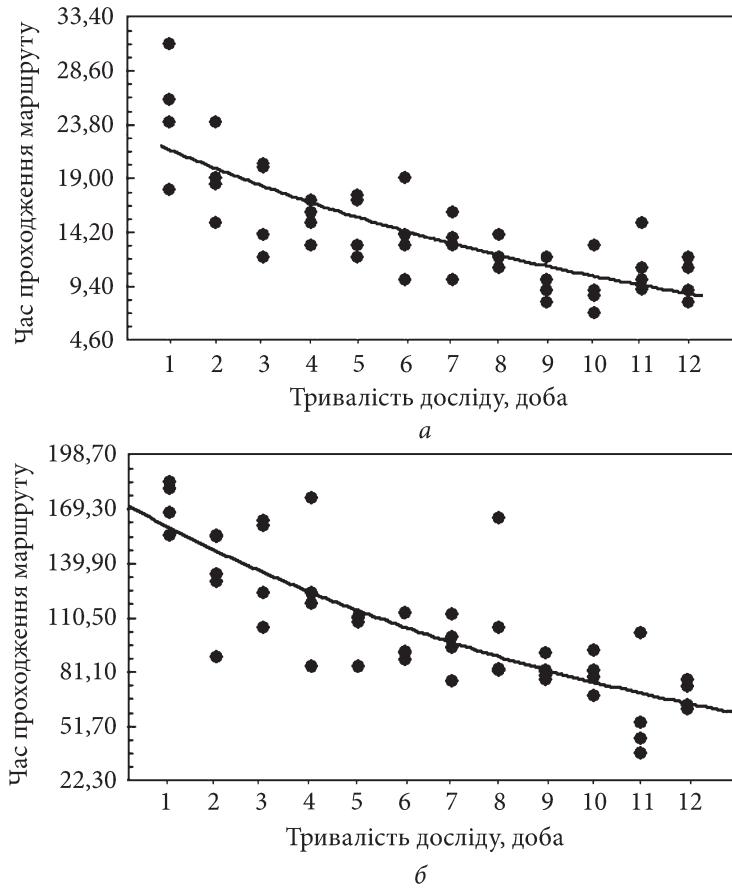


Рис. 3. Графіки зміни часу досягнення мети (годівниці) у варіантах маршруту «простий-1» (а) і «складний-2» (б). Дані по чотирьох повторних сесіях (максимальна тривалість — 12 діб). Представлено апроксимацію сумарних даних, запропоновану програмою Curve Expert v.1

Для цього згадаймо, що лабіринтом є певна сукупність шляхів від його входу до його виходу (чи, інакше кажучи — до мети). Саме поняття «лабіринт» застосовувалося для загального опису розгалужених головоломок, в яких людина (або тварина) мала за мінімальний термін виявити та знайти маршрут до відомої мети або просто до виходу [18]. Це могли бути прості та нерозгалужені маршрути, причому стінками можуть бути чагарники, кам'яна кладка, водні перешкоди та ін. [33].

У досліджах на тваринах можна використовувати як відкриті, так і закриті лабіринти. Якщо відкритий лабіринт має якнайменше 1 вхід (відповідно, тоді він є і виходом), то закритий — взагалі не має ні входу, ні виходу. Основна умова лабіринту така, що об'єкт не може (або не повинен) переходити через (крізь, над) стінки лабіринту. Такий підхід призводить до певної фіксації самого лабіринту щодо зовнішнього середовища (локальність), а також — умов його функціонування (правила).

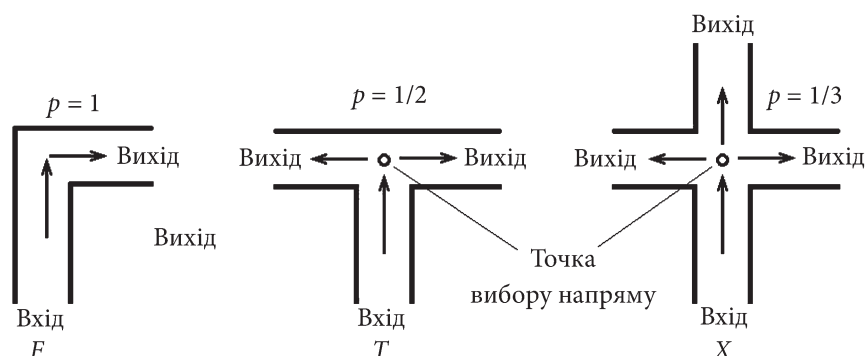


Рис. 4. Варіанти вибору напрямку рухів в лабіринті: *F* — поворот; *T* — розвилка; *X* — перехрестя; *p* — ймовірність з точки вибору (ТВ) повернути в той чи інший бік. *Вхід* — напрямки приходу тварини до точки вибору наступного руху; *Вихід* — варіанти обраних напрямків подальшого переміщення з такої точки

Відповідно, для риб ми використовували закритий лабіринт, а самих риб вносили в певну точку його внутрішнього простору («Старт»). Розглянемо у зазначених умовах скляний лабіринт, який використовувався нами для розвитку умовного рефлексу та навчання риб з метою аналізу їхніх когнітивних здібностей. Взагалі за теорією графів, лабіринти є зв'язкові ациклічні неорієнтовані графи, де перша вершина є початковою точкою, а остання вершина — кінцевою [39]. Крім того, наш лабіринт не має замкнених маршрутів (циклів), оскільки риба не створює міток, які вона може залишити у точках проходження маршруту за попередній прохід. Такий лабіринт, відповідно, дуже складний. На принципі за кільцюваності маршруту функціонує ловчий засіб «ятер», в якому риба, що потрапила в кулю (бочку), багаторазово рухається вздовж стінок, не знаходячи вихід (він же вхід) у центрі цього куля.

Оскільки наш запропонований лабіринт мав прямокутну форму, то рибами використані рухи (у векторному вираженні) прямо вздовж коридорів. В принципі, для таких лабіринтів можна використовувати спосіб руки (правої чи лівої), при якому об'єкт після входу в нього безперервно торкається однієї стінки вздовж маршруту. Відповідно, у нашому випадку риба може пересуватися в наступних описаних напрямках (див. рис. 4), змінюючи рух під кутами 90° або 180° .

Загальний набір параметрів складності маршруту лабіринту, вибраний для даного завдання для піддослідних тварин (index of route complexity — *IRC*), можна описати як математичну залежність:

$$IRC = aX + bT + cF + l, \quad (2)$$

де *a* — кількість перехресть; *b* — кількість розвилок; *c* — кількість поворотів; *l* — мінімально можлива довжина проходження лабіринту від входу до виходу (мети).

Зважимо на те, що формально поворот напрямку (F) не дає тварині нового «вибору дій», хоча пересування може дещо затягуватися в часі. Тому є резонним, що їх проходження треба просто зараховувати у параметр шляху від початку до кінця (l).

Що стосується розвилок та перехресть, то їхній вплив на час переміщення від входу до мети можна виразити значенням ймовірності (p) цієї дії. Отже, індекс складності IRC можна описати таким чином:

$$IRC = \frac{1}{\prod_{i=1}^n (p_1 \cdot p_2 \cdot \dots \cdot p_i)} \cdot a, \quad (3)$$

де $p_1 \dots p_i$ — ймовірності проходження всіх точок біфуркації (розвилки та перехрестя) у шуканому до мети у маршруті, a — спеціальний параметр «живого об'єкта», прив'язаний до його виду або фізіологічних особливостей.

Додамо, що наведені на рисунку 4 розвилки шляху можуть бути більш розгалуженими варіантами. З точки вибору руху можуть бути «косі» шляхи, що зменшують ймовірність руху в потрібному напрямку. Якщо сам вхідний коридор поділяється ще на 4 коридори (які навіть відходять під різними кутами), то ймовірність проникнення в потрібний становить $1/4$. Тобто, в такому випадку ми розглядаємо лише варіанти саме нашого невеликого за розмірами експериментального лабіринту.

В якості параметра (a) ми використовували дані, що приводять індекс IRC до можливого часу досягнення мети, які співвіднесли до виду риб, що досліджуються:

$$a = \frac{l}{v}, \quad (4)$$

де v — параметр середньої швидкості пересування конкретного живого організму у досліді, l — параметр шляху (загальна довжина).

Останній параметр може бути особливо важливим для риб, які (відносно інших видів) плавають набагато повільніше або мають значний розкид у швидкостях. Наприклад, використовувані в досліді *Danio rerio* рухаються акваріумом у пошуку їжі з середньою швидкістю 10 см/с, інші можуть бути більш моторні або повільні.

Оскільки вибір напрямку руху в кожному випадку приходу в точку біфуркації не залежить від попереднього вибору, то ймовірності проходження шляху не складаються, а перемножуються. При цьому значення знаменників дробових ймовірностей зі знаменника будуть переходити в чисельник формули (3) збільшуючи підсумковий індекс складності.

У нашому випадку справжня довжина «простого» маршруту (l) становить 25 см, а параметр b (кількість розвилок T) дорівнює 1. Відповідно,

загальна ймовірність знаходження правильності маршруту становить 1/2. При максимальній швидкості 10 см/с коефіцієнт складності становитиме:

$$IRC_1 = \frac{2 \cdot 25 \text{ (см)}}{10 \text{ (см/с)}} = 5,0 \text{ (с)}.$$

Можна говорити, що індекс складності (*IRC*) за своєю величиною є мінімально можливим часом досягнення мети (виражається в секундах), який може бути витрачено в процесі виконання завдання за цілком випадкового вибору потрібного маршруту (але не «зафіксованого» мозком риби в процесі навчання).

Відносно «складний» маршрут «2» має 3 точки біфуркації, внаслідок чого в чисельник формули (3) переходить число 6. При цьому загальна довжина маршруту становить 70 см. Отже, індекс складності маршруту для вибраних у дослідях риб дорівнює:

$$IRC_1 = \frac{6 \cdot 70 \text{ (см)}}{10 \text{ (см/с)}} = 42 \text{ (с)}.$$

Треба сказати, що в обох випадках саме таких значень досягнення мети голодними рибами досягнуто не було. Усереднений показник часу у разі простого маршруту дорівнював 9,3 с (у 1,86 раза більше за розрахований за формулою 3 для маршруту 1), у другому — 62,5 с (1,49 раза більше). Імовірно, при більш тривалих дослідженнях риби будуть досягати мети (годовниці) швидше і швидше (на що вказує характер екстраполяції та рівень більш тривалих інтервалів у досліді). Якщо співвіднести розраховані IRC_2 та IRC_1 для двох маршрутів між собою (42/5), то значення буде на рівні 8,4. Отримане співвідношення проходження маршрутів (у секундах) до годовниці у наших дослідях становить (на рівні 12 діб) значення 6,7 (62,5/9,3), що все ж таки досить близьке до відношення відповідних «індексних» значень.

Чи можна оцінити складність усього лабіринту (index of maze complexity — *IMC*)? В цілому, його можна охарактеризувати як повний набір складностей всіх окремих маршрутів, що входять до лабіринту та кількості точок біфуркації:

$$IMC = \sum (IRC_1 + IRC_2 + \dots + IRC_i), \quad (5)$$

де i — всі можливі непересічні та неповторні коридори.

В цьому випадку величина *IMC* повинна відповідати формулі (3), де $p_1 \dots p_i$ — всі можливі значення ймовірностей усіх точок біфуркації в лабіринті з урахуванням довжини всіх коридорів. Але водночас виникає

питання, як її оцінювати, якщо ті чи інші коридори в процесі дослідження будуть тимчасово перекриватися? Можливо, досліднику в рамках його експериментів краще обмежитись варіантом оцінки складності окремих маршрутів.

Розглянемо варіанти, коли у наших дослідженнях значення точно не описуються запропонованої формулою складності (3). Їх, за специфікою лабіринту, може бути декілька.

По-перше, у досліді використовували зграйки риб (по 5 особин), причому замір часу робили за останньою особою, яку можна було явно визначити за кольором, тим часом як деякі вже харчувалися кормом. Цілком ймовірно, що об'єктивним методом було б використання кожної окремої особини, яку експериментатор перевірятиме на «придатність» до тих чи інших маніпуляцій.

По-друге, розроблений та використаний у наших дослідженнях лабіринт є скляною структурою. Навіть напрямок переміщення та характер руху риб може бути помічений іншими членами групи, що відстають у процесі пошуку їжі. Також рухова активність в процесі харчування (хання корму) істотно відрізнятиметься від рухів риб вздовж коридору в процесі пошуку корму. Невеликі розміри скляного лабіринту дозволяють прагнути саме у тому напрямку, де інші риби вже їдять корм.

По-третє — у процесі роботи ми пересаджували риб з банки у точку старту, а після — насипали корм у годівницю. Очевидно, що риби можуть бачити напрямок «на експериментатора» і відповідно використовувати таку «підказку». Тим більше, що часто акваріумні риби, як і промислові у ставках, піднімаються до поверхні, очікуючи корм, що показує вже у них певну умовну поведінку [1, 2].

Усі три фактори можуть стимулювати знаходження правильного маршруту, тому справжня швидкість навчання може бути значно нижчою. Крім того, можна стверджувати на основі знаходження шляху людини в лабіринтах [8], що високі та непрозорі стінки істотно ускладнюють знаходження виходу через відсутність розуміння загального масштабу та наявності напрямків доріжок, що підвищує тривожність.

Величина швидкості об'єкта (параметр «а» формули IRC (3)) введена не випадково, зважаючи на можливість поведінки орієнтації у просторі як риб, так і ракоподібних, молюсків та інших водних тварин. Наприклад, червононогих молюсків: так, ампулярії (*Pomacea bridgesii*) пересуваються зі швидкістю до 1 мм/с. Відповідно, невеликий для риб водний об'єкт перетворюється для них на «величезний». Як знайти межі понять «великий» та «малий», «складний» чи «простий» для тих чи інших тварин, що досліджуються?

Тут слід згадати, що Леонард Ейлер був першим, хто вивчив лабіринти з математичної точки зору. Як виявилось, розгляд лабіринтів близький до теорії графів та топології [13, 18]. Оскільки такі структури виглядають дуже складними та заплутаними, то необхідно при їхньому науковому використанні абстрагуватися до набору вершин (точок поділу коридорів) та ребер (зв'язків між такими вершинами). Алгоритм пошуку рі-

шення лабіринту шляхом повного перебору (так званий «брутфорс») — це дослідження кожного проходу, доки не буде знайдено правильний шлях. Саме такий алгоритм, мабуть, використовують риби у випробуванні вперше. Лабіринти, які не містять замкнутих петльових коридорів (замкнутих маршрутів), відомі як «ідеальні» або «однорозв'язкові», та є досить легкими для вирішення людиною. Алгоритмом рішення є обхід дерева вершин в глибину по черзі.

Як правило, саме ідеальні лабіринти використовують у дослідженнях поведінкових можливостей тварин. При розгляді лабіринтів згадувалося поняття ймовірностей, але лише на рівні розв'язання самого математичного завдання [3]. Є підстави вважати, що історія дизайну лабіринтів могла розпочатися з концепції меандра. У роботах розглядається застосування меандрів до нових класів меандрових та напівмеандрових вузлів, вводиться комбінаторна система для класифікації меандрових вузлів та лабіринтів [17]. Останні аналізуються з використанням графів, а меандри створюються з використанням простих плиток.

Минуло понад 100 років після створення першого лабіринту вивчення поведінки гризунів. У наш час є безліч лабіринтів різних форм та розмірів, причому старі конструкції модифікуються, нові — генеруються [38]. Однак питання про найбільш придатні для тварин лабіринти, які розглядають повороти та T -розвилки для оптимального дослідження навчання, залишається спірним.

Так, одним з важливих починань у дослідженні інтелекту тварин став водний лабіринт Морріса (MWM). Це — пристрій просторового навчання гризунів, його численні переваги забезпечили актуальність до сьогодні. Він призначений для навігації від стартової точки плавальної зони для пошуку затопленої платформи для порятунку. Як заявляють деякі автори [29, 36], реверсивні та зсувні випробування покращують виявлення вихідних точок, латентне та дискримінаційне навчання, залежне від випробувань, можна оцінити за допомогою модифікацій базового протоколу розв'язування задач тваринами. Як виявилось далі, метод MWM став надійним тестом, який позитивно корелює з пластичністю та функцією гіпокампу навіть за відносно короткий час (у окремих тварин — лише за 6 днів).

Розкид конструкцій лабіринтів та процедур, що використовуються для вимірювання просторового навчання у риб, досить широкий [24]. Отже, використання різних лабіринтів з метою оцінки просторового навчання стало більш поширеним у дослідженнях поведінки риб в останні десятиліття. Багато просторових лабіринтів, що використовують T -подібні та Y -подібні перехрестя, були успішно адаптовані не тільки для гризунів, але і для великої кількості видів риб. При постановці експериментів враховується специфіка геометрії докільця у просторовому навчанні [5].

З огляду на те, що будуть прийняті різні адаптації залежно від дослідницьких завдань, водні лабіринти, включно з MWM, залишаються релевантними інструментами оцінки механізмів просторового навчання,

пам'яті та навігації водних тварин [20]. Отже, правильний вибір експериментальних протоколів, парадигм аналізу та розгляд обмежень аналізу мають бути ретельно продумані для різних видів тварин [29]. Саме для варіації таких умов та завдань було обрано коефіцієнти (a) для індексу складності лабіринтів (3).

Чи дійсно такі конструкції здатні на локомоторно-пошуковому рівні оцінювати інтелект риб? Раніше дослідники навчали золоту рибку тиснути на важіль, щоб отримати винагороду, причому зробити це можна було лише протягом однієї години на день. Отже, золоті рибки виявилися здатними обробляти зовнішню інформацію з урахуванням їхнього внутрішнього біологічного часу та відстежувати інтервали часу [14]. На думку авторів, таке знання дає рибкам серйозну еволюційну перевагу.

Є перевірена думка, що риби здатні, інтегруючи отриману інформацію, обробляти візуальну інформацію у тривимірну картинку, хоча водночас багато тварин та людина, яка мешкає на суші, виявляють певні труднощі з оцінкою вертикального виміру [35].

У природі багато риб живуть у каламутній воді та не дуже якісно бачать зовнішнє середовище, але вони застосовують спеціальні навички [26]. У такому випадку риби можуть використовувати кольорові характеристики довкілля для запам'ятовування свого розташування [25]. Так, риби-бризкуни навчаються способу полювання: після того, як випущений з рота струмінь води збиває поживу, бризкун устигає оцінити, де саме повинна впасти на поверхню води його жертва, та потім на великій швидкості прямує туди, щоб випередити конкурентів. На таке досить складне рішення у них може піти лише 40 мс. Вважається, що молоді бризкуни навчаються, спостерігаючи за дорослішими особинами, попри те, що у цих риб відсутній неокортекс. Крім того, з'ясувалося, що бризкуни можуть розрізняти людські обличчя (раніше вважалося, що на таке здатні лише примати) [27].

У процесі навчання та розвитку стрес-реакцій тварин широко застосовуються хрестоподібні лабіринти. Використання риб у такій парадигмі поведінкових реакцій виявляє їхню реакцію на сполох. Оскільки поведінка гризунів у хрестоподібному лабіринті обумовлена страхом відкритого простору, в описаних водних хрестоподібних лабіринтах використовували прозорі стінки для того, щоб викликати аналогічну поведінку у риб [15]. Тенденція досліджувати чи уникати ділянки лабіринту, що містять прозорі стіни, використовувалася як непрямий показник рівня тривоги у риб — цихлід (*Amatitlania nigrofasciata*).

Останнім часом риби даніо-реріо вдало виступають як альтернативні організми для вивчення механізмів стресоутворення, навчання та пам'яті [7]. Раніше було опубліковано кілька досліджень з рибами даніо-реріо при використанні різних типів лабіринтів, проте у всіх випадках протоколи, форми, розміри лабіринтів значно варіювали. Такі відмінності вимагають деяких узагальнених підходів у системі оцінок поведінкового аналізу риб, причому такі підходи можуть істотно відрізнитися для риб і ссавців.

Хоча дослідження когнітивних здібностей риб збільшуються кількісно, багато в чому розгляд методологічних деталей експериментів суттєво відстає. Наприклад, в окремих експериментах автори порівнювали затримку виходу зі стартової позиції, затримку прийняття рішення, показники успішності (чи увійшла риба у камеру з винагородою як перший вибір) у різних фізичних конструкціях [16]. Автори порівнювали поведінку риб у Т-подібних лабіринтах та хрестоподібних лабіринтах з двома або чотирма дверима. Зазначено, що більша довжина коридорів вимагала більше часу для того, щоб риби могли залишити стартову камеру, також вони були менш схильні брати участь у випробуванні, ніж у аналогічних лабіринтах з короткими рукавами. Зроблено висновок, що кількість варіантів чи складність у лабіринті значно впливали на успіх. За сукупністю результатів автори пропонують практичні рекомендації щодо оптимального дизайну лабіринту для досліджень когнітивних здібностей риб, проте без їхніх математичних та оцінювальних характеристик.

Закінчуючи розгляд важливості використання математичних підходів до лабіринтів в оцінці поведінки риб можна сказати, що набір поведінкових дій, що сприяють активним змінам навчання, розвивається та ускладнюється. У риб найбільш інформативним є харчодобувний інстинкт. Охорона території та притулків для сну, властива природному проживанню, майже не виражена в разі акваріумного утримання та розведення риб. На нашу думку, в тому чи іншому вигляді такі аспекти інтелекту риб можна вивчати за умови підбору параметрів відповідного лабіринту. Але мозкове навантаження на риб потребує певної вибраної шкали складності завдання.

Саме для цього були сформульовані принципи математичної складності дослідних лабіринтів та їхніх маршрутів як відображення такого інтелектуального навантаження. Автори розуміють, що для певних реакцій тварин, таких як риби, членистоногі, молюски, можуть знадобитися введення в запропоновану формулу індексу складності маршруту (3) додаткових параметрів та компонентів, спрямованих на врахування специфіки та удосконалення роботи з конкретними видами.

Висновки

На основі аналізу двовимірних водних лабіринтів запропоновано індекси складності для їхньої просторової побудови, які можуть бути вибрані як інтелектуальне навантаження на риб (*Danio rerio*) в умовах розвитку кормових та просторових рефлексів. Початкові та кінцеві значення проходження рибами маршрутів різної складності відповідали експоненційній функції $y = ae^{bx}$ з відповідними коефіцієнтами, яка може відображати процес навчання.

Індекс складності маршруту для риб (IRC) відображає добуток коефіцієнта ймовірності проходження точок біфуркації на маршруті від місця входу в лабіринт до місця виходу (або точки годування), помноженого на видовий параметр досліджуваних живих об'єктів. Останній визначається

як відношення довжини істинного маршруту між такими точками до середньої швидкості руху біологічного об'єкта.

Запропонований індекс показує мінімально можливий час досягнення мети (та виражається в секундах), який може бути витрачений в процесі виконання завдання при цілком випадковому виборі істинного маршруту в початковому (до навчання) процесі його проходження. Дані оцінки харчової просторової орієнтації поведінки підтвердили наявність позитивної кореляції між обчисленими величинами *IRC* лабіринту у простому та складному маршруті та часом досягнення мети в таких маршрутах досліджуваними рибами.

Індекс складності лабіринту (*IMC*) для біологічних істот можна розраховувати як набір маршрутів, що складається з усіх можливих непересічних та неповторних коридорів, рівня ймовірності точок біфуркації та загальної довжини усіх коридорів.

Однозв'язні лабіринти досить якісно відбивають ситуацію з навчанням проходження лабіринту рибами *Danio rerio*, виявляють їхню здатність до геометричної пошукової просторової орієнтації та відображають інтелект таких риб.

Список використаної літератури

1. Грициняк І.І. Науково-практичні основи раціональної годівлі риб. Київ: Рибка моя, 2007. 306 с. ISBN 978-966-2990-02-7.
2. Шарило Ю.Є., Вдовенко Н.М., Федоренко М.О. та ін. Сучасна аквакультура: від теорії до практики. Практ. посіб. Київ: Простобук, 2016. 119 с. https://darg.gov.ua/files/6/11_07_suchasna_akvakultura.pdf.
3. Aleliunas R., Karp R., Lipton R.J. et al. Random walks, universal traversal sequences, and the complexity of maze problems. 20th Ann. Sympos. on Foundations of Comp. Sci. (sfcs 1979). IEEE Computer Society. 1979. P. 218—223. DOI: 10.1109/SFCS.1979.34.
4. Baratti G., Potrich D., Li S.A. et al. The geometric world of fishes: a synthesis on spatial reorientation in teleosts. *Animals*. 2022. Vol. 12, 881. DOI: 10.3390/ani12070881.
5. Baratti G., Potrich D., Sovrano V.A. The environmental geometry in spatial learning by zebrafish (*Danio rerio*). *Zebrafish*. 2020. Vol. 17. P. 131—138. DOI: 10.1089/zeb.2019.1845.
6. Baratti G., Rizzo A., Petrazzini M.E. et al. Learning by doing: the use of distance, corners and length in rewarded geometric tasks by Zebrafish (*Danio rerio*). *Animals*. 2021. Vol. 11. DOI: 10.3390/ani11072001.
7. Benvenuti R., Marcon M., Gallas-Lopes M. et al. Swimming in the maze: An overview of maze apparatuses and protocols to assess zebrafish behavior. *Neurosci. Biobehavioral Rev.* 2021. Vol. 127. P. 761—778. DOI: 10.1016/j.neubiorev.2021.05.027
8. Biedermann S.V., Biedermann D.G., Wenzlaff F. et al. An elevated plus-maze in mixed reality for studying human anxiety-related behavior. *BMC Biol.* 2017. Vol. 15:125. DOI: 10.1186/s12915-017-0463-6.
9. Brown C., Laland K., Krause J. Fish cognition and behavior. Hoboken: John Wiley & Sons, NJ, USA. 2011. 450 p. DOI:10.1002/9781444342536.
10. Chung S. Appropriate maze methodology to study learning in fish. *J. Undergraduate Life Sci.* 2008. Vol. 2, N 1. P. 52—55. https://www.academia.edu/7243790/Appropriate_maze_methodology_to_study_learning_in_fish.
11. Colwill R.M., Raymond M.P., Ferreira L. et al. Visual discrimination learning in zebra fish (*Danio rerio*). *Behav. Proc.* 2005. Vol. 70. P. 19—31. DOI: 10.1016/j.beproc.2005.03.001

12. Dou Y., He S., Liang X.-F. et al. Memory function in feeding habit transformation of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*). *Int. J. Molecular Sci.* 2018. Vol. 19, N 4. 1254. DOI: 10.3390/ijms19041254.
13. Even S. Graph algorithms. *Cambridge University Press.* 2011. P. 46—48. ISBN 978-0-521-73653-4.
14. Gee P., Stephenson D., Wright D.E. Temporal discrimination learning of operant feeding in goldfish (*Carassius auratus*). *J. Exp. Anal. Behav.* 1994. Vol. 62, N 1. P. 1—13. DOI: 10.1901/jeab.1994.62-1.
15. Hope B.V., Hamilton T.J., Hung P.L. The submerged plus maze as an assay for studying anxiety-like behaviour in fish. *MethodsX.* 2019. Vol. 8, N 6. P. 1832—1837. DOI: 10.1016/j.mex.2019.07.002.
16. Jones N.A.R., Cortese D., Munson A. et al. Maze design: size and number of choices impact fish performance in cognitive assays. *J. Fish Biol.* 2023. Vol. 103, N 5. P. 974—984. DOI: 10.1111/jfb.15493
17. Kappraff J., Radovic L., Jablan S. Meanders, knots, labyrinths and mazes. *J. Knot Theory and Its Ramifications.* 2016. Vol. 2, N 5. <http://homepages.math.uic.edu/~kauffman/Meander.pdf>
18. Kern H. Through the Labyrinth: Designs and Meanings Over 5,000 Years. *Prestel.* 2000. 360 p. https://books.google.com.ua/books?id=pAFsQgAACAAJ&redir_esc=y.
19. Lee S.A., Ferrari F., Vallortigara G., et al. Boundary primacy in spatial mapping: evidence from zebrafish (*Danio rerio*). *Behav. Processes.* 2015. Vol. 119. P. 116—122. DOI: 10.1016/j.beproc.2015.07.012.
20. Lee S.A., Vallortigara G., Flore M. et al. Navigation by environmental geometry: the use of Zebrafish as a model. *J. Exp. Biol.* 2013. Vol. 216. P. 3693—3699. DOI: 10.1242/jeb.088625
21. Lopez J.C., Broglio C., Rodriguez F. et al. Multiple spatial learning strategies in Goldfish (*Carassius auratus*). *Animal Cognition.* 1999. Vol. 2. P. 109—120. DOI: 10.1007/s100710050031
22. McGowan P.O., Roth T.L. Epigenetic pathways through which experiences become linked with biology. *Dev. Psychopathol.* 2015. Vol. 27, N 2. P. 637—648. DOI:10.1017/S0954579415000206.
23. Millot S., Nilsson J., Fosoidengen J.E. et al. Innovative behaviour in fish: Atlantic cod can learn to use an external tag to manipulate a self-feeder. *Animal Cognition.* 2014. Vol. 17, N 3. P. 779—785. DOI: 10.1007/s10071-013-0710-3.
24. Munson A., DePasquale C. Lessons in cognition: A review of maze designs and procedures used to measure spatial learning in fish. *J. Fish Biol.* 2024. P. 1—13. DOI: 10.1111/jfb.15918.
25. Newport C., Green N.F., McClure E.C. et al. Fish use colour to learn compound visual signals. *Animal Behaviour.* 2017. Vol. 125. P. 93—100. DOI: 10.1016/j.anbehav.2017.01.003.
26. Newport C., Padgett O., Burt de Perera T. High turbidity levels alter coral reef fish movement in a foraging task. *Scientific Reports.* 2021. DOI: 10.1038/s41598-021-84814-5.
27. Newport C., Wallis G., Siebeck U.E. Object recognition in fish: accurate discrimination across novel views of an unfamiliar object category (human faces). *Animal Behaviour.* 2018. DOI: 10.1016/j.anbehav.2018.09.002.
28. Odling-Smee L., Braithwaite V.A. The role of learning in fish orientation. *Fish Fish.* 2003. Vol. 4. P. 235—246. DOI: 10.1046/j.1467-2979.2003.00127.x
29. Othman M.Z., Hassan Z., Che Has A.T. Morris water maze: a versatile and pertinent tool for assessing spatial learning and memory. *Exp. Anim.* 2022. Vol. 71, N 3. P. 264—280. DOI: 10.1538/expanim.21-0120.
30. Petitjean Q., Jean S., Gandar A. et al. Stress responses in fish: from molecular to evolutionary processes. *Sci. Total Environ.* 2019. Vol. 684, N 20. P. 371—380. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.05.357.

31. Saito K., Watanabe S. Experimental analysis of spatial learning in goldfish. *Psych Rec.* 2005. Vol. 55. P. 647—662. DOI: 10.1007/BF03395532.
32. Salas C., Broglio C., Duran E. et al. Neuropsychology of learning and memory in teleost fish. *Zebrafish.* 2006. Vol. 3. P. 157—171. DOI: 10.1089/zeb.2006.3.157.
33. Selli E. Labirinti Vegetali, la guida completa alle architetture verdi dei cinque continenti. *Ed. Pendragon.* 2020. 247 p. ISBN: 9788833642222.
34. Shewin G., Bruneel S., Getahum A., et al. Scientific methods to understand fish population dynamics and support sustainable fisheries management. *Water.* 2021. Vol. 13, N 4. DOI: 10.3390/w13040574
35. Sibeaux A., Karlsson C., Newport C., et al. Distance estimation in goldfish (*Carassius auratus*). *Proceed. of the Royal Society.* 2023. DOI: 10.1098/rspb.2022.1220.
36. Vorhees C.V., Williams M.T. Morris water maze: procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory. *Nat Protoc.* 2006. Vol. 1, N 2. P. 848—858. DOI: 10.1038/nprot.2006.116.
37. Wang Q. Comparative analysis of maze solving algorithms based on Ocaml. *AIP Conf. Proc.* 2024. Vol. 3194, N 1. 040001. DOI: 10.1063/5.0222821.
38. Wijnen K., Genzel L., van der Meij J. Rodent maze studies: from following simple rules to complex map learning. *Brain Structure and Function.* 2024. Vol. 229. P. 823—841. DOI: 10.1007/s00429-024-02771-x.
39. Williams H. The mathematics of mazes. *Mathematics Today.* 2023. Vol. 59, N2. 3 p. https://www.researchgate.net/publication/357575151_The_Mathematics_of_Mazes.
40. Zhou A., Ryan J. Biological embedding of early-life adversity and a scoping review of the evidence for intergenerational epigenetic transmission of stress and trauma in humans. *Genes.* 2023. Vol. 14, N 8. P. 1639. DOI: 10.3390/genes14081639.

Надійшла 21.02.2025

O. Shugurov, Dr. Sci. (Biol.), Prof.,
Oles Honchar Dnipro National University,
Nauky Avenue, 72, Dnipro, 49045, Ukraine
e-mail: oshugurov@gmail.com
ORCID 0000-0001-5943-2260

A. Faizulin, PhD student,
Oles Honchar Dnipro National University,
Nauky Avenue, 72, Dnipro, 49045, Ukraine
e-mail: artyom.fayzulin@gmail.com
ORCID 0009-0003-0723-8513

INDEX OF COMPLEXITY STRUCTURE OF MAZE IN EXPERIMENTS TO ASSESS FISH LEARNING ABILITY

The use of mazes has become a common method in fish behavior research, serving as an objective approach to assessing mechanisms of spatial learning and memory. To explore the possibilities of objective control over the learning process of fish (*Danio rerio*), a small aquarium maze (35×25 cm with a 10 cm wall height) was created. The fish were fed for 10—12 days while measuring the time taken to reach the feeding location. It was found that the reduction in time from initial to final values for the fish's passage through routes of varying complexity followed an exponential function with corresponding coefficients. A mathematical index of route complexity (IRC) is proposed, reflecting the product of the probability coefficients of the fish passing bifurcation points along the route, multiplied by a species coefficient. The latter is determined as the ratio of the length of the true path between the starting and finishing points to the average speed of the biological subject. The index of route complexity indicates the minimal possible time to reach the goal, representing the initial time spent on the task before the learning process begins. The index of maze complexity (IMC) for fish can be calculated as the sum of route index values under conditions of non-intersecting and non-repeating corridors or by adding up the probabilities of

bifurcation points and the total corridor length. The data on feeding behavior and spatial orientation of the studied fish confirmed a positive correlation between the calculated IRC values for both simple and complex maze routes. According to the authors, various aspects of fish intelligence can be studied by comparing mathematical parameters of maze complexity with task completion times.

Keywords: *maze, fish, Danio rerio, learning, mathematical index, species coefficient*