

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В.ЛОМОНОСОВА  
*Биологический факультет*

На правах рукописи

Виноградская Мария Ильинична

**Исследование вкусовой привлекательности животных и растений для рыб**

1.5.13 – ихтиология

диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук, профессор  
Касумян Александр Ованесович

МОСКВА, 2023

## Содержание

<b>1. Введение</b>	<b>5</b>
<b>2. Обзор литературы</b>	<b>11</b>
2.1. Структурная организация вкусовой системы рыб	12
2.2. Функциональные характеристики вкусовой системы рыб	14
2.3. Вкусовые предпочтения рыб	16
2.4. Пищевое поведение, проявляемое рыбами при тестировании вкусовых качеств пищи	22
2.5. Вкусовая привлекательность для рыб животных и растений	23
<b>3. Материалы и методы</b>	<b>27</b>
3.1. Рыбы, использованные для экспериментов	27
3.2. Методика проведения экспериментов и статистической обработки данных	30
3.3. Общая характеристика материала	37
<b>4. Результаты</b>	<b>39</b>
4.1. Вкусовые ответы рыб на водные экстракты кормовых животных	39
4.1.1. Нильская тилапия	39
4.1.2. Астианакс	40
4.2. Вкусовые ответы нильской тилапии на водные экстракты растений	43
4.3. Вкусовые ответы рыб на водные экстракты детеррентных животных	46
4.3.1. Нильская тилапия	46
4.3.2. Серебристый метиннис	50
4.3.3. Астианакс	54
4.3.4. Жемчужный гурами	54
4.3.5. Ротан	55
4.4. Вкусовые ответы рыб на различные вещества	56
4.4.1. Свободные аминокислоты: жемчужный гурами	56

4.4.2. Органические кислоты: астианакс	57
4.4.3. Желчные кислоты	61
4.4.3.1. Нильская тилапия	61
4.4.3.2. Серебристый метиннис	62
4.4.3.3. Астианакс	64
4.5. Поведение рыб при потреблении и при отказе от потребления гранулы	66
4.5.1. Нильская тилапия	68
4.5.1.1. Экстракты растений	68
4.5.1.2. Экстракты детергентных животных	68
4.5.1.3. Желчные кислоты	71
4.5.2.1 Серебристый метиннис: желчные кислоты	71
4.5.3. Астианакс	76
4.5.3.1. Желчные кислоты	76
4.5.3.2. Экстракты кормовых и детергентных животных	76
4.5.4. Ротан: экстракты детергентных животных	77
<b>5. Обсуждение результатов</b>	<b>82</b>
5.1. Вкусовая привлекательность кормовых организмов	82
5.2. Природные детерrentы	87
5.2.1. Шпорцевая лягушка	91
5.2.2. Озерная лягушка и желтобрюхая жерлянка	91
5.2.3. Травяная лягушка, обыкновенная чесночница и обыкновенный тритон	94
5.2.4. Серая жаба и жаба ага	95
5.3. Межвидовая эффективность природных вкусовых детерrentов	98
5.3.1. Серая жаба и жаба ага	99
5.3.2. Морские звезды и голотурии	101
5.4. Распределение вкусовых детерrentов в организме животных	104

5.5. Особенности и закономерности вкусовой рецепции рыб	107
5.5.1. Свободные аминокислоты	107
5.5.2. Органические кислоты	108
5.5.3. Желчные вещества	113
5.6. Пищевое поведение	115
<b>6. Заключение</b>	<b>118</b>
<b>7. Выводы</b>	<b>122</b>
<b>8. Список публикаций по материалам диссертации</b>	<b>124</b>
<b>9. Список литературы</b>	<b>126</b>
<b>10. Приложение</b>	<b>156</b>

## 1. Введение.

**Актуальность исследования и степень разработанности темы.** Пищевое поведение является важнейшей жизненной функцией животных, в его регуляции у рыб принимают участие все сенсорные системы (Мантейфель, 1980). Вкусовая рецепция, а также тактильная и общее химическое чувство контролируют финальную фазу пищевого поведения, в ходе которой происходит оценка качества схваченного объекта питания и формируется решение о его потреблении или отказе от потребления (Atema, 1980; Павлов, Касумян, 1998).

В последние десятилетия благодаря разработанным методам поведенческого тестирования начаты и быстро развиваются исследования вкусовых предпочтений рыб. Известно, что вкусовая привлекательность аминокислот, карбоновых кислот, солей, сахаров и других веществ различается у рыб, разных по систематике и биологии, включая близкородственных, симпатрических и сходных по образу жизни и питанию (Michel, Caprio, 1978, 1991; Hidaka, 1982; Mackie, 1982; Ishida, Hidaka, 1987; Jones, 1989, 1990; Kasumyan, Døving, 2003; Lim et al., 2017; Levina et al., 2021). Определен уровень вкусовой чувствительности рыб к эффективным веществам, показана устойчивость функциональных характеристик вкусовой рецепции рыб к действию многих внешних факторов (Абтахи и др., 2018; Kasumyan, 2019). Видовая специфичность вкусовых спектров, исследованная на большом числе примеров, показывает, что с помощью вкусовой рецепции обеспечивается выбор пищевых организмов и избирательное питание рыб (Naga, 2007; Morais, 2017).

Несмотря на очевидный прогресс в изучении вкусовых предпочтений рыб, на данный момент слабо исследованной остается способность рыб оценивать вкусовые качества водных организмов, с которыми они могут встречаться в природных водоёмах. Такие работы выполняются спорадически и часто не носят специального характера, сравнительные исследования вкусовых качеств для рыб различных пищевых и иных организмов практически отсутствуют (Строганов,

1962, 1968; Bardach, Case, 1965; Beukema, 1968; Carr, 1982; Soriguer et al., 2002; Тинькова и др., 2014).

Известно, что в наземных и водных сообществах многие животные и растения используют для защиты от хищников разнообразные морфологические, поведенческие и иные адаптации, в том числе химические способы защиты. Защитные вещества, вырабатываемые в организме или поступающие с пищей, могут обладать репеллентным запахом, токсичностью, способностью вызывать физиологические нарушения у консументов или придавать жертвам отталкивающие вкусовые качества (Daly et al., 2004; Gunzburger, Travis, 2005; Касумян, Тинькова, 2014; Wilson, Williams, 2014). Считается, что защита, обеспечиваемая природными вкусовыми детеррентами, более надёжна, чем другие защитные химические адаптации (Schall, Ressel, 1991; Schulte, Bakus, 1992). Накапливание вкусовых детеррентов присуще представителям различных групп водных организмов – водорослям и высшим растениям, кишечнополостным, губкам, коралловым полипам, иглокожим, моллюскам, асцидиям и др. (Paul, Arthur et al., 2007; Тинькова и др., 2014; Kasumyan et al., 2020). Химические защитные адаптации хорошо развиты также у некоторых позвоночных, таких как амфибии, что позволяет этим уязвимым животным успешно выживать в природной среде (Дунаев, 1999; Daly et al., 2004; Wilson, Williams, 2014).

Несмотря на большое внимание к проблеме химической защиты животных и растений, многие общие вопросы водной химической экологии изучены недостаточно. В частности, остается невыясненным, насколько эффективными и универсальными могут быть природные вкусовые детерренты, наблюдается ли связь между детеррентностью и образом жизни и другими особенностями биологии потенциальных жертв, в равной ли мере разные хищники восприимчивы к действию детеррентов. Отсутствуют сведения о вкусовой привлекательности для рыб многих групп веществ, входящих в состав объектов питания рыб (карбоновые и желчные кислоты и их производные, сахара и др.). Недостаточно изучено

пищевое поведение, сопровождающее оросенсорную оценку рыбами пищевых объектов, различающихся вкусовыми свойствами.

**Цель и задачи исследования.** Цель настоящей работы – выяснить вкусовую привлекательность для рыб различных пищевых и других организмов и некоторых химических веществ, входящих в их состав, оценить эффективность действия природных вкусовых детерментов разного происхождения.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести сравнительную оценку вкусовой привлекательности для рыб различных животных и растений.

2. Исследовать эффективность действия на рыб природных вкусовых детерментов животных, различающихся по систематике, образу жизни и ареалу, оценить распределение вкусовых детерментов в организме жертв.

3. Выяснить вкусовую привлекательность для рыб карбоновых и желчных кислот, их солей и некоторых других групп веществ.

4. Получить новые сведения о пищевом поведении рыб, проявляемом при оросенсорном тестировании пищевых объектов с разными вкусовыми свойствами.

**Научная новизна.** Научная новизна результатов диссертационной работы - расширение представлений о вкусовой рецепции и ее значение в регуляции трофических связей рыб, оценка универсальности действия природных детерментов, выяснение закономерностей пищевого поведения, проявляемого рыбами при оросенсорном тестировании пищи с разными вкусовыми качествами. Получены новые сведения о базовых характеристиках вкусовой рецепции рыб. Впервые оценены вкусовые качества для рыб желчных кислот и их солей. Подтверждена видовая специфичность вкусовых предпочтений рыб к свободным аминокислотам, органическим кислотам и желчным веществам. Выяснено, что природные вкусовые детерменты обеспечивают химическую защиту не только тропических, но и многих животных и растений умеренной климатической зоны. С

помощью адекватных методов и на большом числе примеров обнаружено присутствие вкусовых детеррентных веществ в коже у взрослых особей ряда бореальных видов бесхвостых и хвостатых амфибий. Показано, что природные детерренты могут быть распределены в организме жертв неравномерно и разные части тела животных могут значительно различаться по содержанию таких веществ. Впервые установлено, что вкусовой детеррентностью для рыб обладают взрослые особи речной миноги *Lampetra fluviatilis* и канадская элодея *Elodea canadensis*. Выяснено, что вкусовые детерренты многих животных обладают высокой универсальностью действия на рыб. Полученные данные демонстрируют важную роль вкусовой рецепции в регуляции питания и трофических отношений рыб.

**Практическая значимость работы.** Результаты исследования используются в рамках курсов лекций «Физиология рыб», «Поведение рыб» и «Коммуникации рыб», читаемых студентам кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. Полученные результаты могут найти применение в современной аквакультуре и рыболовстве, как основа для поиска и создания высокоэффективных пищевых стимуляторов для рыб, для повышения вкусовой привлекательности искусственных кормов, приманок и насадок, для разработки способов направленного регулирования заключительной фазы сложно организованного пищевого поведения рыб

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Животные и растения – потенциальные объекты питания, обладают для рыб разными вкусовыми свойствами.
2. Химическая защита от рыб с помощью природных вкусовых детеррентов присуща не только тропическим, но и многим бореальным животным и растениям.



Некоторые из рыб способны преодолевать химическую защиту, создаваемую природными детеррентами.

3. Вкусовые предпочтения рыб характеризуется высокой видовой специфичностью. Это обеспечивает избирательное питание рыб и снижение пищевой конкуренции между симпатрическими видами.

4. Пищевое поведение рыб, проявляемое при оросенсорном тестировании пищевых объектов, реализуется по двум стереотипам – стереотипу заглатывания и стереотипу отказа от потребления пищи.

**Личный вклад автора.** Соискатель принимал непосредственное участие в сборе полевого материала, планировании и постановке экспериментов, получении и обработке экспериментальных данных, интерпретации полученных результатов и подготовке публикаций. Автору принадлежит решение всех поставленных задач, обобщение результатов, обоснование научных выводов.

**Апробация работы.** Материалы диссертации представлены на Международной конференции «Поведение рыб» (Борок, 2014), Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов» (Москва, 2013, 2016, 2017), X Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем PONTUS EUXINUS (Севастополь, 2017), Международной конференции «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования» (Казань, 2016), на коллоквиумах лаборатории хеморецепции и поведения рыб кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ.

**Публикации.** Основные положения диссертации изложены в 10 печатных работах, в том числе в 3 статьях в журналах из списка ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 160 страницах печатного текста, включает 24 таблицы, 8 рисунков, 1 приложение. Работа состоит из Введения, 4 глав, Заключения, Выводов, Приложения, Списка цитируемой литературы, который включает 301 источник, где 194 источника – на иностранных языках.

**Благодарности.** Соискатель искренне признателен научному руководителю профессору, д.б.н. А. О. Касумяну за всестороннюю помощь и поддержку, оказанную на всех этапах выполнения работы и подготовки диссертации. Автор выражает благодарность Е.А. Марусову и Е.С. Михайловой за помощь и консультации во время проведения практической части работы. Соискатель приносит глубокую благодарность Е.А. Пивоварову, В.А. Бурменскому, С.Д. Павлову, Л.Р. Тауфику за помощь в получении и поимке рыб, и других объектов исследования.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ – гранты № 19-04-00367 и 16-04-00322.

## 2. Обзор литературы

Вкусовая рецепция является системой, которая выполняет у животных важнейшую жизненную функцию – сенсорный контроль качества пищи. Происходит это на заключительном этапе пищевого поведения, когда пищевой объект попадает в ротовую полость животных. На этом этапе на основе информации, поступающей в основном от многочисленных внутриротовых вкусовых рецепторов, животными, в том числе и рыбами, принимается решение о соответствии схваченной добычи пищевым потребностям особи и далее следует ее заглатывание или отвергание (Павлов, Касумян, 1998). Предполагается, что в основном благодаря информации о вкусовых свойствах организмов одни из них используются в пищу рыбами, другие игнорируются, что обеспечивает избирательность питания – потребление пищевых организмов, характерных для консументов данного вида в конкретных условиях существования. На важную роль вкусовой рецепции в регуляции заключительной фазы пищевого поведения рыб указывают многие наблюдения и результаты различных экспериментов. Так, известны примеры, когда рыбы, крупные акулы и тунцы, отвергают добычу, обработанную хинином или ядохимикатами, уже после того, как она схватывается и попадает к ним в ротовую полость (Atema, 1980, цит. по Павлов, Касумян, 1990). Есть много других примеров, свидетельствующих о большом значении вкусовой рецепции в сенсорном контроле питания рыб.

В последние десятилетия исследования по выяснению вкусовых предпочтений рыб к различным типам вкусовых раздражителей стали более регулярными. Для многих видов рыб определена вкусовая привлекательность различных химических соединений, выяснены спектры веществ, обладающих для рыб привлекательными или отталкивающими вкусовыми свойствами или имеющих для них безразличный вкус (Mackie, 1982; Hidaka, 1982; Jones, 1989, 1990; Касумян, 1997; Kasumyan, Døving, 2003). Однако сведения о вкусовых качествах для рыб организмов, которыми рыбы питаются или с которыми они

могут сталкиваться, сосуществуя с ними в природных водоемах, остаются крайне ограниченными. Такие исследования выполняются редко и обычно не носят специального характера (Строганов, 1962, 1968; Bardach, Case, 1965; Beukema, 1968; Carr, 1982; Soriguer et al., 2002).

## 2.1. Структурная организация вкусовой системы рыб

Вкусовые почки, которые являются периферическими органами вкусовой системы, у рыб устроены таким же образом, как и у всех остальных позвоночных животных (Hara, 2007). Они располагаются по всей поверхности ротовой и жаберной полостей, а у многих видов рыб – и на внешней поверхности тела – на голове, туловище и плавниках. Размеры вкусовых почек у разных рыб колеблются в диапазоне 30-80 мкм по высоте и 20-50 мкм по ширине. Основание вкусовых почек лежит на базальной мембране эпидермиса, наружу вкусовая почка открывается вкусовой порой, которая может быть на одном уровне с поверхностью эпидермиса, либо быть приподнятой относительно поверхности эпидермиса или находиться на вершине небольшой папиллы, либо быть слегка углубленной вглубь эпидермиса. Разные по внешнему виду вкусовые почки могут встречаться у одной особи одновременно (Karoor et al., 1975; Jakubowski, Whitear, 1990; Reutter, 1992; Devitsina, 2005).

Вкусовые почки состоят из рецепторных, опорных и базальных клеток и окружены полулунными перигеммальными клетками, придающими вкусовой почке характерную форму (Reutter, 1992). В составе вкусовых почек долгое время было принято выделять так называемые «светлые» и «темные» клетки, различающиеся по своей плотности в трансмиссионном электронном микроскопе, а также размерами и количеством микровиллярных отростков на апикальной поверхности этих клеток во вкусовой поре. Предполагается, что клетки обоих этих типов – «светлые» и «темные», являются рецепторными (Reutter, 1971; Boudriot, Reutter, 2001; Reutter, 1992). Однако в последние годы деление клеток вкусовой

почки на «светлые» и «темные» оспаривается на основании данных, полученных с помощью новых молекулярных, иммуно-гистохимических и иных методов. Считается, что в состав вкусовой почки входят по крайней мере три разных типа рецепторных клеток (клетки I, II и III типов), настроенных на взаимодействие с разными вкусовыми веществами. Клетки только одного из этих типов имеют синаптическую связь с нервными волокнами, подходящими к вкусовой почке (Finger, Simon, 2000; Kapsimali, Barlow, 2013; Liman et al., 2014). Базальные клетки располагаются в основании вкусовой почки и последующая их дифференцировка приводит к образованию всех остальных типов клеток вкусовой почки (Barlow, Klein, 2015).

Общее число вкусовых почек может достигать у рыб десятков и даже сотен тысяч, что значительно больше, чем у остальных позвоночных животных (Hara, 2007). Например, у птиц насчитывают лишь десятки вкусовых почек, хищных млекопитающих – сотни вкусовых почек, у человека их около 8-10 тысяч (Кассиль, 1972). Подсчитано, что у канального сомика *Ictalurus punctatus* (TL 30-40 см), число вкусовых почек превышает 500-600 тысяч штук, в основном за счет экстраоральных вкусовых почек, т.е. почек на поверхности тела (до 90% от общего числа) (Finger et al., 1991). Структурное развитие периферического отдела вкусовой системы и особенности топографии вкусовых почек тесно связаны с образом жизни и характером питания рыб. У рыб, питающихся в светлое время суток, у хищников, полагающихся на зрение при активном преследовании своих жертв, наружные вкусовые почки малочисленны, либо полностью отсутствуют. У рыб с сумеречным или ночным пиком питания и у бентосоядных рыб наружные вкусовые почки покрывают большую часть тела или всю его поверхность (Gomahr et al., 1992). У представителей этой группы чрезвычайно высока также и плотность внутриротовых вкусовых рецепторов, располагающихся на челюстях, на небе, языке, жаберных дугах, в глотке и начале пищевода (Sorensen, Caprio, 1998; Hara, 2007).

Вкусовые клетки имеют ограниченный срок жизни и во вкусовых почках происходит постоянное их обновление – запрограммированная гибель старых (апоптоз) и формирование новых. Скорость обновления клеток зависит от температуры воды и видовой принадлежности рыб. Так, у канального сомика *Ictalurus punctatus* при температуре 14°C полная смена рецепторных клеток вкусовой почки происходит за 40 дней, при 22°C за 15 дней, при 30°C за 12 дней, а у карпа *Cyprinus carpio* при температуре 22°C этот процесс проходит за 10 дней (Beidler, Smallman, 1965, цит. по Kasumyan, 2019; Raderman-Little, 1979, цит. по Kasumyan, 2019).

Иннервация вкусовых почек полости рта и жабр осуществляется волокнами блуждающего (n. vagus, X) и языкоглоточного (n. glossopharyngeus, IX) нервов, а вкусовых почек передней части ротовой полости – волокнами лицевого нерва (n. facialis, VII). Все наружные вкусовые почки иннервируются возвратной ветвью блуждающего нерва (r. recurrens). К одной вкусовой клетке могут подходить окончания нескольких нервных волокон, а одно нервное волокно может иметь синаптические контакты с несколькими вкусовыми клетками, в том числе с клетками, расположенными в разных вкусовых почках. Первичные вкусовые центры располагаются в продолговатом мозге, их размеры прямо связаны со степенью морфологического развития наружной и внутриротовой вкусовой рецепции (Sorensen, Caprio, 1998).

## 2.2. Функциональные характеристики вкусовой системы рыб

Вкусовая система у рыб характеризуется высокими функциональными возможностями. С помощью электрофизиологических методов, выполненных на многих видах рыб, показано, что пороговые концентрации многих веществ, таких как аминокислоты и некоторые другие, достигают  $10^{-7}$  –  $10^{-9}$  М, что значительно ниже, чем пороговые концентрации этих же веществ для других позвоночных (Davenport, Caprio, 1982; Mariu et al., 1983; Ishida, Hidaka, 1987; Hara et al., 1994).

Выяснено также, что уровень чувствительности интраоральных вкусовых почек примерно на один порядок меньше, чем у экстраоральных независимо от локализации вкусовых почек на поверхности тела рыб. Для вкусовых рецепторов рыб значительно более эффективны L-изомеры аминокислот, чем D-изомеры. Спектр веществ, эффективных для вкусовых рецепторов рыб, включает не только аминокислоты, но и различные соли, карбоновые, желчные и другие органические кислоты, сахара, спирты, разнообразные низкомолекулярные азотистые вещества (нуклеотиды, нуклеозиды, ди-, три- и другие олигопептиды), многочисленные производные этих веществ и многие другие (Hara, 2007). Установлено, что электрофизиологические вкусовые ответы изменяются при использовании близких производных различных аминокислот или других веществ, различающихся при переносе в молекуле функциональных групп, их исключении из молекулы, замене или добавлении новых. Это указывает на тонкую способность рыб различать вкусовые свойства веществ, сходных по молекулярной структуре (Kanwal, Caprio, 1983; Sorensen, Caprio, 1998).

Выяснено также, что вкусовые почки имеют неодинаковую чувствительность к различным вкусовым раздражителям (Кассиль, 1972). Одни вкусовые почки реагируют на сахара, соли и кислоты, другие только на сахара и кислоты. В языкоглоточном нерве карпа лишь четверть нервных волокон, иннервирующих вкусовые почки задней части ротовой полости, отзываются только на определенные вкусовые вещества, проявляя абсолютную специфичность, в то время как остальные вкусовые почки реагируют на два и более веществ (Konishi, Zotterman, 1963, цит. по Кассиль 1972). На молоди кумжи *Salmo trutta* с помощью метода, основанного на лиганд-специфическом эндоцитозе, продемонстрировано, что рецепция разных типов вкусовых веществ осуществляется разными рецепторными клетками, входящими в одну и ту же вкусовую почку. Это свидетельствует о функциональной тунелированности вкусовых клеток, т.е. об их

функциональной специализации даже в пределах отдельной вкусовой почки (Døving et al., 2009).

В процессе онтогенеза вкусовая чувствительность начинает формироваться почти сразу после перехода молоди к питанию экзогенной пищей, причем развитие функции, опосредуемой наружными вкусовыми рецепторами, происходит быстрее, чем опосредуемой внутривисцеральными рецепторами (Касумян, 2011).

К числу интересных, но не в полной мере исследованных современных направлений вкусовой рецепции рыб, относится изучение структурной и функциональной пластичности этой хемосенсорной системы, ее способности испытывать функциональные компенсаторные преобразования в связи разным образом жизни рыб или в ответ на сенсорную депривацию. В лабораторных экспериментах выяснено, что потеря обонятельной чувствительности (хроническая необратимая аносмия) приводит у рыб, обладающих наружными вкусовыми почками, к частичному восстановлению способности реагировать на пищевые химические сигналы за счет гипертрофированного развития экстраоральной вкусовой рецепции (Касумян, Марусов, 2007; Девицина, Марусов, 2007). Известно, что и в естественных условиях могут происходить аналогичные процессы. Установлено, в частности, что у слепой формы мексиканской пещерной рыбы *Astyanax mexicanus* число наружных вкусовых почек больше, а зона их распространения на теле у этих рыб шире, чем у наземной (зрячей) формы этого вида (Schemmel, 1974; Bensouilah, Denizot, 1991). Вкусовые предпочтения мексиканской пещерной рыбы, являющейся удобным модельным объектом для современных исследований различных эволюционных и онтогенетических преобразований у рыб, остаются полностью не изученными.

### 2.3. Вкусовые предпочтения рыб

С помощью различных поведенческих методов, созданных в последние годы, было выяснено, что химические вещества способны инициировать не только



электрофизиологические ответы во вкусовой системе рыб, но вызывать у них вкусовые поведенческие реакции. В соответствии с характером таких реакций рыб разработана классификация вкусовых веществ, учитывающая не только особенности реакции, но и тип вкусовых рецепторов, ответственных за проявление реакции. Вещества, воспринимаемые внутриротовой вкусовой рецепцией и усиливающие потребление корма, в котором они содержатся, принято называть вкусовыми стимуляторами. Вещества, снижающие потребление, называют вкусовыми детеррентами, или аверсивными веществами. Третья группа – вещества с индифферентным вкусом, включение этих веществ в состав пищи не приводит к усилению или снижению ее потребления рыбами. Вкусовые вещества, воспринимаемые наружными (экстраоральными) вкусовыми рецепторами имеют иные названия: вкусовые инсайтанты – вещества, усиливающие схватывание рыбами пищевых объектов после контакта с ними наружными вкусовыми почками, и вкусовые супрессанты – веществ, обладающие противоположным эффектом, т.е. подавляющие реакцию схватывания пищевого объекта (Kasumyan, Døving, 2003).

Использование поведенческих методов показало, что так называемые классические вкусовые вещества, которые вызывают у человека базовые вкусовые ощущения – сладкого, горького, кислого и соленого, могут обладать вкусовыми свойствами и для рыб тоже. Обнаружено, что, например, наиболее эффективным раздражителем для многих видов рыб служит лимонная кислота, которая при внесении в пищу вызывает либо резкое увеличение потребления такого корма (каarp, радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, каспийская кумжа *Salmo trutta caspius*, озерный голец – кристивомер *Salvelinus namaycush*, европейский хариус *Thymallus thymallus*), либо резкое снижение потребления (серебряный карась *Carassius auratus gibelio*, плотва *Rutilus rutilus*, белый амур *Ctenopharyngodon idella*, кета *Oncorhynchus keta*, сибирский осетр *Acipenser baerii*). Хлорид натрия и хлорид кальция для некоторых рыб также являются значимыми вкусовыми раздражителями, но их действие чаще всего не совпадает. Сахароза у большинства

видов рыб является индифферентным вкусовым веществом и не оказывает какого-либо влияния на потребление пищи. Но для рыб, в рационе которых компоненты растительного происхождения составляют значительную долю, сахара проявляет свойства вкусового стимулятора – для белого амура *Ctenopharyngodon idella*, гуппи *Poecilia reticulata*, плотвы *Rutilus rutilus*, нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* (Касумян, 1997; Levina et al., 2021).

Другой группой химических веществ, часто используемых в качестве вкусовых раздражителей, являются аминокислоты. Вкусовая привлекательность аминокислот оценена для многих видов рыб. Выяснено, что вкусовые свойства аминокислот видоспецифичны и различаются не только у близкородственных видов рыб, но и у рыб, населяющих однотипные биотопы и питающихся сходными группами организмов (Касумян, Морси, 1996; Kasumyan, 1999; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Так, L-изомеры тирозина, валина и аспарагиновой кислоты индифферентны для трески *Gadus morhua*, оказывают отрицательное влияние на потребление корма у наваги *Eleginus navaga*. В то же время, безразличные для наваги аминокислоты обладают вкусовой привлекательностью для трески (норвалин, лейцин, изолейцин). Не совпадают вкусовые ответы на многие аминокислоты у близких по систематике голяна *Phoxinus phoxinus*, головля *Leuciscus cephalus* и ельца *Leuciscus leuciscus*. Резко не совпадают вкусовые ответы у карпа и серебряного карася, часто обитающих в одних и тех же водоемах и питающихся сходным типом корма (Касумян, 1997). Не обнаружено значимой связи между вкусовыми аминокислотными спектрами севрюги *Acipenser stellatus*, персидского *Acipenser persicus*, русского *Acipenser gueldenstaedtii* и сибирского осетров *Acipenser baerii* (Джафари и др., 2008).

Не подтверждена зависимость между молекулярной структурой аминокислот и их вкусовыми качествами для рыб. Кислые, основные и нейтральные аминокислоты могут иметь как привлекательный, так и отталкивающий или безразличный вкус для рыб. Не обнаружено связи между вкусовыми качествами и

молекулярной массой аминокислот, их растворимостью в воде, значением изоэлектрической точки, константой диссоциации и другими физико-химическими параметрами (Касумян, Николаева, 1997; Касумян, 2016). Высказываются предположения, что вкусовая привлекательность веществ может быть связана с особенностями метаболических процессов у животного, но с какими именно процессами и особенностями – остается полностью неизвестным (Кассиль, 1972). Отсутствует связь между вкусовой привлекательностью и пищевой потребностью аминокислот для рыб. Так, среди аминокислот, стимулирующих потребление пищи у карпа, нет ни одной принадлежащей к группе так называемых незаменимых аминокислот, образование которых в организме рыб не происходит и которые должны поступать с пищей. Более того, выяснено, что все незаменимые аминокислоты (кроме серина) имеют для карпа отталкивающий вкус. Такие же примеры получены и для других видов рыб (Касумян, Морси, 1996; Касумян, 2016).

Исследования не обнаруживают заметной популяционной специфичности вкусовых спектров у рыб. Вкусовые ответы кумжи из бассейнов Белого, Балтийского и Каспийского морей различаются незначительно, а отличия проявляются в менее выраженном предпочтении у балтийской и беломорской кумжи лимонной кислоты (Касумян, Сидоров, 1995). Отсутствие популяционной специфики показано и в работах на трехиглой *Gasterosteus aculeatus* и девятииглой колюшках *Pungitius pungitius*, взятых из нескольких географически удаленных популяций (Белое море, Северное море, Балтийское море, Охотское море). Наиболее привлекательные вещества для этих рыб совпадают. Сходным является полное отвергание колюшками гранул с рядом аминокислот (Михайлова, 2009; Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015).

При тестировании вкусовых свойств пищи рыбы способны распознавать присутствие в ней веществ, обладающих высокой привлекательностью, в концентрации до  $10^{-2}$  до  $10^{-4}$  М. В абсолютном выражении наименьшее количество

вещества, содержащееся в одной грануле и достаточное для стимуляции значимого вкусового ответа рыб, составляет для карпа 4.27 мкг ( $3.53 \times 10^{-10}$  моля) – при тестировании цистеина и 3.39 мкг ( $1.77 \times 10^{-10}$  моля) – при тестировании лимонной кислоты (Касумян, Морси, 1996). Очевидно, что в действительности это количество существенно ниже, так как с вкусовыми рецепторами соприкасается только внешняя поверхность гранулы, тогда как значительная часть вещества, находящаяся внутри гранулы, недоступна для вкусовых рецепторов (Касумян, 1997; Kasumyan, Døving, 2003).

Вкусовые предпочтения рыб устойчивы к влиянию различных факторов окружающей среды. Не выявлено различий между вкусовыми предпочтениями у двух форм трехиглой колюшки – морской (*trachurus*) и пресноводной (*leiurus*) (Касумян, Михайлова, 2007). Исследования, выполненные на этой эвригалинной рыбе, показали, что перевод подопытных трехиглых колюшек из морской воды в пресную не приводит к значимым сдвигам вкусовых предпочтений к большинству веществ, тогда как поведение, связанное с тестированием рыбами пищевых объектов, изменяется более заметным образом. В морской воде рыбы менее активны, меньше совершают повторных схватываний гранул с тестируемыми веществами и меньше затрачивают времени, требуемого рыбам для принятия окончательного решения о заглатывании или отказе от потребления корма (Касумян, Михайлова, 2010; Михайлова, Касумян, 2010). Слабое влияние на вкусовые предпочтения рыб оказывает индивидуальный пищевой опыт особи. Резкие различия в составе рациона (животная и растительная пища) приводят лишь к слабым смещениям вкусовых предпочтений, что свидетельствует об относительно низкой пластичности вкусовой хеморецепции по отношению к такому важному трофическому фактору, как особенности потребляемого корма, и указывают на высокую генетическую детерминированность вкусовых предпочтений (Касумян, Морси, 1997). У рыб не выявлено половых различий по вкусовым предпочтениям (гуппи *Poecilia reticulata*) (Николаева, Касумян, 2000).

Однако некоторые из внешних факторов могут существенно сдвигать вкусовые предпочтения у рыб. На примере молоди севрюги показано, что при изменении температуры воды изменяется вкусовая привлекательность аминокислот (Касумян и др., 1993). У европейского хариуса обнаружена слабая отрицательная корреляция между рН воды и вкусовой привлекательностью органических кислот (Kasumyan, 1997). Отношение к вкусовым стимулам может различаться у рыб с разной степенью накормленности, а длительная пищевая депривация приводит к практически полному исчезновению во вкусовых спектрах веществ, способных вызвать у рыб детеррентные ответы, и к росту абсолютного уровня потребления практически всех типов гранул, что указывает на снижение требовательности к пище голодных рыб (Касумян, Сидоров, 2010). Однако повышение пищевой мотивации рыб с помощью запаха пищи не приводит к сдвигам вкусовых предпочтений у рыб (каarp, треска), но модифицирует их пищевое поведение (Касумян и др., 2009). Наиболее сильные изменения вкусовой рецепции происходят в результате воздействия на рыб различных загрязняющих веществ, особенно тяжелых металлов и детергентов. Опыты, проведенные на карпе, показывают, что воздействие сульфата меди концентрацией 0.1  $\mu\text{M}$  проявляется уже через три часа экспозиции, а сульфата ртути – уже через 15 минут. Потеря рыбами чувствительности в результате однократного воздействия загрязняющих веществ носит обратимый характер. Спустя некоторое время после прекращения токсического воздействия поведенческие ответы рыб на вкусовые раздражители полностью восстанавливаются. Длительность восстановления зависит от загрязняющего вещества, его концентрации и длительности воздействия (Касумян, Морси, 1998; Kasumyan, 2019).

## 2.4. Пищевое поведение, проявляемое рыбами при тестировании вкусовых качеств пищи

Пищевое поведение, проявляемое при тестировании вкусовых качеств пищи, различается у рыб, разных по образу жизни и развитию сенсорных систем, прежде всего зрения. Речные рыбы редко совершают манипуляции со схваченными пищевыми объектами – отвергают, а затем повторно их схватывают из-за риска потерять ее, поскольку даже временно отвергнутая добыча может быть унесена потоком и стать недоступной. В эксперименте такие рыбы в большинстве случаев заглатывают гранулу или окончательно отказываются от нее сразу после первого схватывания. Таким же образом действуют и рыбы с плохим зрением. Однако рыбы, живущие в водоемах со стоячей водой или в условиях низкой скорости течения, а также рыбы с хорошо развитым зрением совершают такие манипуляции многократно. Для рыб-бенитофагов характерно длительное удержание пищевого объекта в ротовой полости, где происходит его сенсорная оценка и сепарация от бесполезного для питания донного грунта, обычно схватываемого рыбами вместе с пищей. Дольше удерживаются рыбами объекты с привлекательным вкусом, а объекты, которые впоследствии отвергаются из-за низких вкусовых качеств, отвергаются быстро. Быстрое отвергание рыбами пищи с отталкивающими вкусовыми свойствами имеет важный адаптивный смысл, так как приводит к сокращению непродуктивных затрат времени при питании (Касумян, 1997; Kasumyan, 2019). На манипуляционную активность с пищевыми объектами может оказывать влияние социальность рыб. Замечено, что живущие стаями рыбы, такие как трехиглая колюшка, намного реже отвергают схваченный объект, если рядом с рыбой находится другая особь, которая может легко перехватить пищевой объект (Gill, Hart, 1996 a, b).

Исследование, выполненное на примере девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* для выяснения динамики проявления поведения оросенсорного тестирования пищевых объектов, показало существование в нем некоторых

особенностей и закономерностей. Оказалось, что первое удержание объекта максимально по длительности, а длительность каждого следующего удержания последовательно уменьшается, но затем вновь возрастает к концу тестирования. Интервалы между схватываниями короткие и не зависят от длительности удержаний. В случае потребления пищевого объекта последнее удержание более длительное, чем все предшествующие (Михайлова, Касумян, 2016). В какой мере выявленные особенности пищевого поведения могут быть распространены на других рыб остается невыясненным.

## 2.5. Вкусовая привлекательность для рыб животных и растений

Исследования в области вкусовой рецепции и вкусовых предпочтений у рыб выполнены в подавляющем числе случаев с использованием в качестве вкусовых раздражителей различных химических веществ, прежде всего свободных аминокислот. Работы, в которых изучается вкусовая привлекательность для рыб различных водных животных и растений, проводятся редко и существующие оценки в основном носят опосредованный характер. Многие из выполненных с этой целью исследований основаны на сравнении соотношения доступных организмов в водоёме и в пищеварительном тракте рыб (Шорыгин, 1952; Stoecker, Govoni, 1984; Pryor, Epifanio, 1993; Sudo, Azeta, 2001; Shaw et al., 2003; Alford, Beckett, 2007; Verliin et al., 2011) или на сравнении потребления рыбами в эксперименте нескольких одновременно или последовательно предъявляемых пищевых организмов или их фрагментов (Строганов, 1962, 1963, 1968; Beukema, 1968; Ивлев, 1977; Antoine et al., 1986; Bonar et al., 1990; Chifamba, 1990; Barry, Ehret, 1993; Soriguer et al., 2002; Parker et al., 2006). При этом возможное влияние запаховых, текстурных или иных особенностей сравниваемых объектов на проявляемую рыбами пищевую избирательность, как правило, не учитывается несмотря на то, что эти свойства могут влиять на выбор рыб (Prado, Heck, 2011; Касумян, 2012). Сведения, полученные с использованием методов, позволяющих

исключать эти эффекты и определять именно вкусовую привлекательность пищевых организмов, всё ещё малочисленны.

Более целенаправленные работы проводятся в области исследований химической защиты животных и растений, в основном с помощью природных вкусовых детеррентов – специальных веществ, накапливаемых жертвами и снижающих риск их истребления хищниками (Kats et al., 1988; Gerhart et al., 1991; Epifanio et al., 1999; Johnson, Willows, 1999; Wilson et al., 1999; Kubanek et al., 2000; Мантейфель, Решетников, 2001; Crossland, 2001; Manteifel, Reshetnikov, 2002; O’Neal, Pawlik, 2002; Capper et al., 2006; Erickson et al., 2006; Long, Hay, 2006; Sheybani et al., 2009; Nusnbaum et al., 2012; Тинькова и др., 2014; Marty et al., 2016). В этих исследованиях оцениваются вкусовые свойства для рыб преимущественно морских животных и растений тропической и субтропической зон – водоросли и высшие растения, губки, моллюски, иглокожие, кораллы, асцидии и др. Вкусовые свойства пищевых организмов для пресноводных рыб изучены крайне слабо (Parker et al., 2006; Касумян, Тинькова, 2013; Lari et al., 2013).

Имеющиеся результаты показывают, что эффективность природных вкусовых детеррентов гидробионтов может быть весьма высокой. Многие водные растения и животные используют такой способ химической защиты от рыб и других хищников, наряду с ядовитыми веществами, с дурно пахнущими веществами или обладающими раздражающим действием. Было высказано предположение, что уменьшение собственной вкусовой привлекательности может быть для жертв более эффективной защитой от истребления хищниками, нежели ее токсичность (Schulte, Bakus, 1992, цит. по Kasumyan, Døving, 2003).

Природные детерренты, по-видимому, не обладают специфичностью действия и эффективны для многих видов рыб. Например, экстракт губки *Axinella corrugata* в той же концентрации, что и в тканях губки, значительно подавляет питание различных видов рыб, обитающих на коралловых рифах вместе с этим видом губок. Кроме того, экстракты 15 из 17 различных представителей



макробиоты коралловых рифов (губки, водоросли, кораллы, асцидии и морские анемоны) обладают отталкивающим вкусом для пресноводной рыбы – золотой рыбки *Carassius auratus auratus* (Bakus et al., 1989, цит. по Kasumyan, Døving, 2003). Предположение о межвидовой универсальности природных вкусовых детеррентов следует также из сравнения вкусовых качеств одних и тех же жертв для разных видов рыб. Например, голотурия *Holothuria atra* крайне непривлекательна по вкусу для всех исследованных помацентровых рыб – *Abudefduf vaigiensis*, *A. sexfasciatus*, *Amphiprion polymnus*, *Neoglyphidodon melas*. Морская звезда *Fromia milliporella* имеет крайне неприятный вкус для большинства использованных для тестирования видов рыб – *A. vaigiensis*, *A. sexfasciatus*, *Amphiprion polymnus*, *Thalassoma lunare*, *T. hardwickii*, *Myripristis hexagonus*. И только у *Neoglyphidodon melas* отношение к вкусу этой звезды было индифферентным. Универсальность вкусовых детеррентов, по-видимому, может быть связана с их эффективностью. Так, морская звезда *Linckia laevigata* имеет неприятный вкус только для *A. sexfasciatus*, а для других помацентровых рыб – *A. vaigiensis*, *N. melas* и *A. polymnus* вкус этой звезды безразличный. Вкус другой морской звезды – *Culcita novaeguineae* сильно детеррентен для *A. sexfasciatus*, слабо детеррентен для *N. melas*, безразличен для *A. vaigiensis* и привлекателен для *Amphiprion polymnus* (Касумян и др., 2017).

К сожалению, сведения о межвидовой эффективности природных вкусовых детеррентов животных остаются крайне малочисленными, что не дает возможность сформулировать более строгие представления об универсальности или специфичности их действия на рыб и других потенциальных хищников. Следует также подчеркнуть, что во многих выполненных в этой области исследованиях использованы методы, не позволяющие корректно судить о хемосенсорном канале, ответственном за восприятие рыбами действующих химических стимулов, в том числе и природных вкусовых детеррентов. Отсутствуют также сравнительные исследования, позволяющие сопоставлять вкусовые свойства различных водных

организмов для разных рыб. Дефицит таких знаний наиболее остро касается пресноводных животных и растений водоемов бореальной и полярной климатических зон.

### 3. Материалы и методы

Экспериментальная часть работы выполнена в 2015–2018 годах на кафедре ихтиологии биологического факультета МГУ и Звенигородской биологической станции МГУ.

#### 3.1. Рыбы, использованные для экспериментов

Эксперименты проведены на 5 видах рыб: нильской тиляпии *Oreochromis niloticus*, серебристом метиннисе *Metynnis argenteus*, астианаксе *Astyanax fasciatus* (слепая форма), жемчужном гурами *Trichopodus leerii* и ротане *Percottus glenii*.

После доставки в лабораторию рыб до проведения опытов содержали в общих аквариумах объемом 70–200 л, снабженных внутренним фильтром, аэратором и нагревателем (при необходимости), при естественном режиме освещенности и ежедневном кормлении живыми или свежеморожеными личинками хирономид (Chironomidae).

**Нильская тиляпия.** Для экспериментов использовано 12 ювенильных особей средней длиной тела 7.5–8.0 см (*TL*). Рыба получена в ООО “Крафтфиш”, Московская область. Популяционное происхождение неизвестно.

Нильская тиляпия принадлежит к отр. Perciformes. сем. Cichlidae. Естественный зона распространения нильской тиляпии охватывает тропические и субтропические области северо-восточной, западной и центральной Африки, Ближнего Востока. Тиляпия распространена в бассейнах рек Нил и Нигер, в озёрах Танганьика, Тана, Баринго, Крейтер, Киву, Рудольф, в реке Яркон (Израиль). Половозрелости особи достигают к 3–6 месяцам. Самки в зависимости от размера откладывают от 100 до 1500 икринок, инкубация икры происходит в ротовой полости самок (Philippart, Ruwet, 1982) (рис. 1).

**Серебристый метиннис.** Опыты проводились на 10 половозрелых особях средней длиной тела 7.5 см и массой тела 12.0–12.5 грамма. Рыба приобретена в зоомагазине “Аквалого”. Популяционное происхождение неизвестно.

Серебристый метиннис принадлежит к отр. Characiformes, сем. Serrasalminidae. В природных условиях метиннис встречается в водоемах Западного региона бассейна реки Амазонки, впервые был найден и описан в реке Тапажос, которая является правым притоком Амазонки. Травоядные, питаются водной растительностью, иногда могут съесть насекомых и других беспозвоночных. Половозрелости рыбы достигают в возрасте одного года. Самка откладывает порциями до 2000 икринок, заботы о потомстве у них не наблюдается (Zarske, Géry, 1999) (рис. 1).

**Астианакс.** Опыты выполнены на 14 половозрелых особях средней длиной 5.9 см ( $TL^1$ ) и средней массой тела 4.8 грамма. Рыбы заказаны в компании ООО «Аргус» и доставлены в Россию из Индонезии, популяционное происхождение неизвестно.

Астианакс принадлежит к отр. Characiformes, сем. Characidae. Слепая форма астианакса населяет небольшие пещерные водоемы в северо-восточной Мексике (район Sierra de El Abra). Насчитывают 29 популяций пещерной формы астианакса, генетически близкой к зрячей форме астианакса, обычной в наземных водоемах Мексики и других районов Центральной и Южной Америки. Глаза у взрослых рыб большинства пещерных популяций отсутствуют. Между слепой и зрячей формами находят ряд промежуточных форм. Плодовитость – до 1000 икринок. Гуано летучих мышей, собственная молодь и икра являются основным кормом для этих рыб (Wilkens, 1972; Mitchell et al., 1977; Huppor, 1987) (рис. 1).

**Жемчужный гурами.** Опыты проведены на 12 половозрелых особях средней длиной 6.5 см и массой тела 3.8 грамма. Рыбы приобретены в зоомагазине города Москвы.

Жемчужный гурами относится к отр. Perciformes, сем. Osphronemidae. Широко распространен в Индии, Малайском архипелаге, Индонезии, Тайланде.

---

<sup>1</sup>Здесь и далее приведена полная длина тела рыб,  $TL$ .

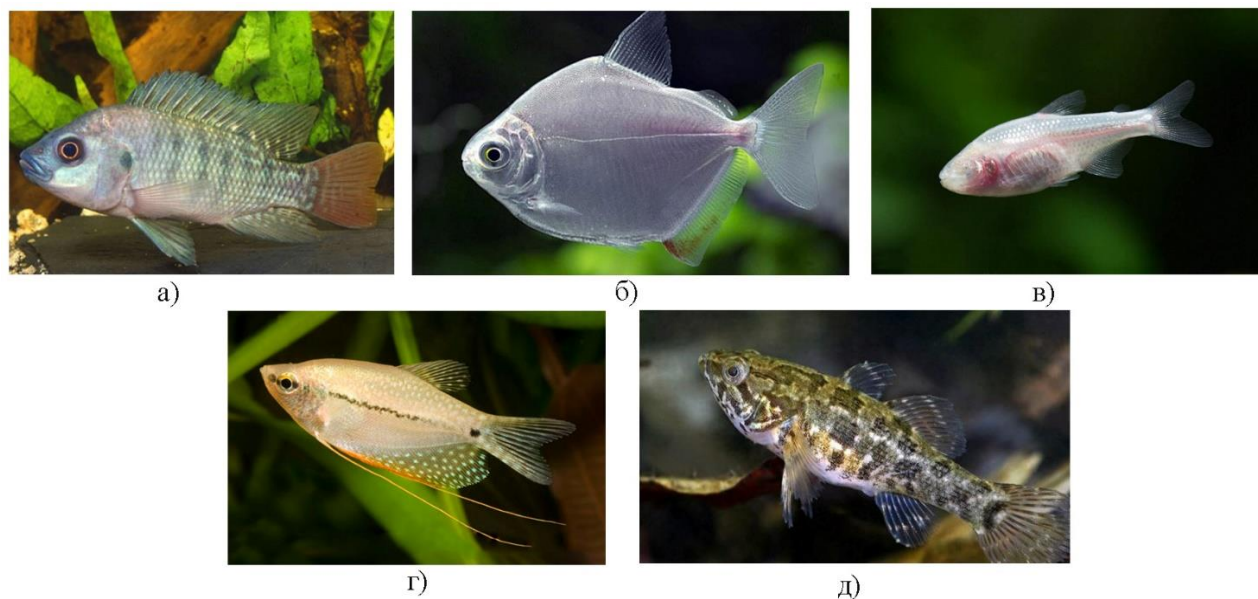
Предпочитает мелкие, густо заросшие и непроточные водоемы (Kottelat, Widjanarti, 2005).

Спектр организмов, потребляемых гурами, широкий, включает насекомых и их личинок, различных донных беспозвоночных, подходящих по размеру, растительные остатки. В оптимальных условиях продолжительность жизни составляет до 5–7 лет, половой зрелости гурами достигают в возрасте 8–12 месяцев. Икру самка откладывает в гнездо из пузырьков воздуха, которое строит самец. Плодовитость до 2000 икринок. Вылупление мальков происходит через 24–26 ч (Чистяков, Максин, 2000) (рис. 1).

**Головешка-ротан.** Использовано 8 половозрелых особей, средней длиной тела 8.5 см. Рыба была поймана на Шараповском карьере, с. Шараповское, Одинцовский район Московской области.

Ротан принадлежит к отр. Perciformes, сем. Odontobutidae. Ареал расположен на Дальнем Востоке России (Амурская обл., юг Хабаровского края, Приморский край, северо-запад Сахалинской области), на севере Северной Кореи и в северо-восточном Китае (Таранец, 1937; Берг, 1949; Никольский, 1956).

Питается животной пищей доступного размера любого вида (бентос, реже планктон), в том числе поедает молодь рыб и икру. Половой зрелости достигает в возрасте 2–3 лет. Плодовитость до 1000 икринок (Никольский, 1956) (рис. 1).



**Рисунок 1.** Исследуемые виды рыб: а) – нильская тилapia *Oreochromis niloticus*, б) – серебристый метиннис *Metynnis argenteus*, в) – астианакс *Astyanax fasciatus* (слепая форма), г) – жемчужный гурами *Trichopodus leerii*, д) – ротан *Perccottus glenii*.

### 3.2. Методика проведения и статистического анализа поведенческих экспериментов

Для приготовления агар-агаровых гранул и проведения поведенческих экспериментов нами была использована стандартная универсальная методика, многократно применяемая для исследования вкусовой рецепции рыб (Виноградская, Касумян, 2019; Виноградская и др., 2017; Касумян, Михайлова, 2014) (Приложение 1). Статистический анализ полученных данных проводили при помощи программ Statistica-10 и Stadia-5.1/7.95 (Приложение 1).

В качестве вкусовых раздражителей использовали комплексные натуральные вкусовые раздражители – водные экстракты различных гидробионтов и других организмов (табл. 1) (рис. 2–5). Также были использованы 21 L-аминокислота, 18 органических кислот и 3 желчных вещества – натриевая соль холевой кислоты,

натриевая соль таурохолевой кислоты и дегидрохолевая кислота (производитель для всех препаратов– Sigma)

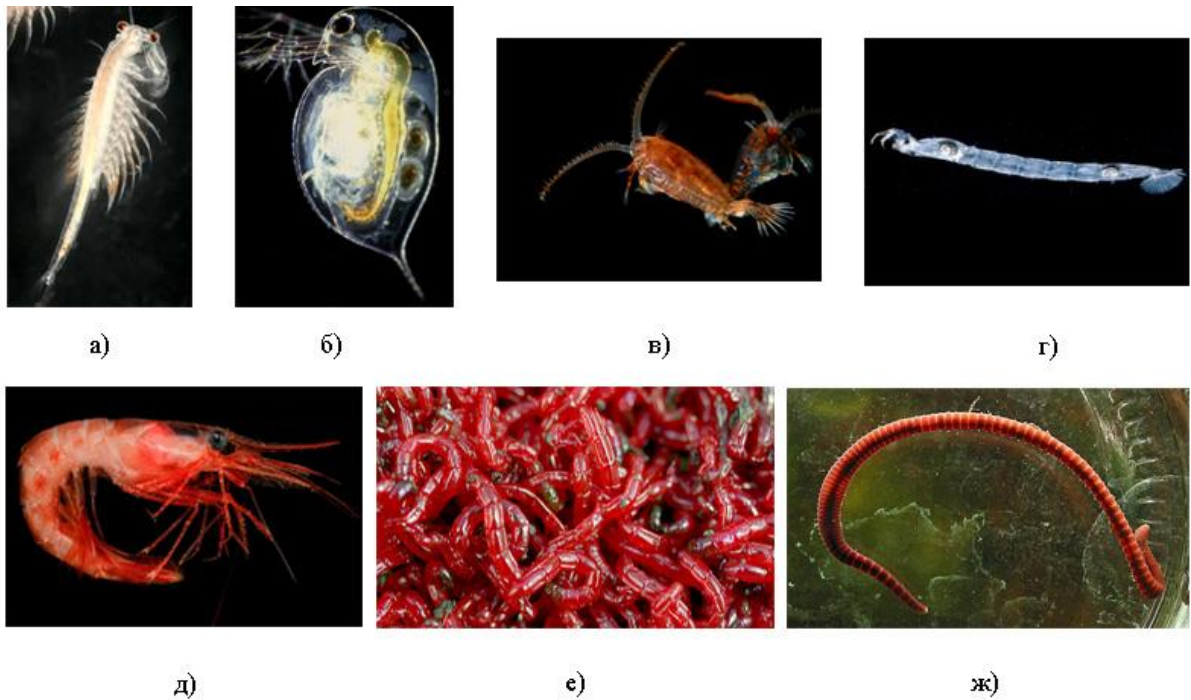
**Таблица 1.** Организмы, использованные для тестирования, и их происхождение

№	Организм	Происхождение	Состояние материала, использованного для экстракции	Размер и число особей
Кормовые животные				
1.	Артемия, <i>Artemia salina</i>	Зоомагазин	Свежезамороженные	-
2.	Дафния, <i>Daphnia magna</i>	Зоомагазин	Свежезамороженные	-
3.	Каланиды, <i>Hemidiaptomus sp</i>	Зоомагазин	Свежезамороженные	-
4.	Личинки коретры, <i>Chaoborus sp</i>	Зоомагазин	Свежезамороженные	-
5.	Креветка северная, <i>Pandalus borealis</i>	Супермаркет	Свежезамороженные	-
6.	Личинки хирономид, Сем. Chironomidae	Зоомагазин	Живые особи	-
7.	Трубочник, <i>Tubifex tubifex</i>	Зоомагазин	Свежезамороженные	-
Растения				
8.	Водяной гиацинт, <i>Eichhornia crassipes</i> листья корни	Питомник растений. Калужская область	Живые растения	-
9.	Риччия, <i>Riccia sp.</i>	Зоомагазин	Живые растения	-
10.	Ряска малая, <i>Lemna minor</i>	Река Москва, г. Звенигород, Московская область	Живые растения	-
11.	Латук, <i>Lactuca sativa</i>	Супермаркет	Живые растения	-
12.	Элодея канадская, <i>Elodea canadensis</i>	Шараповский карьер, с.	Живые растения	-

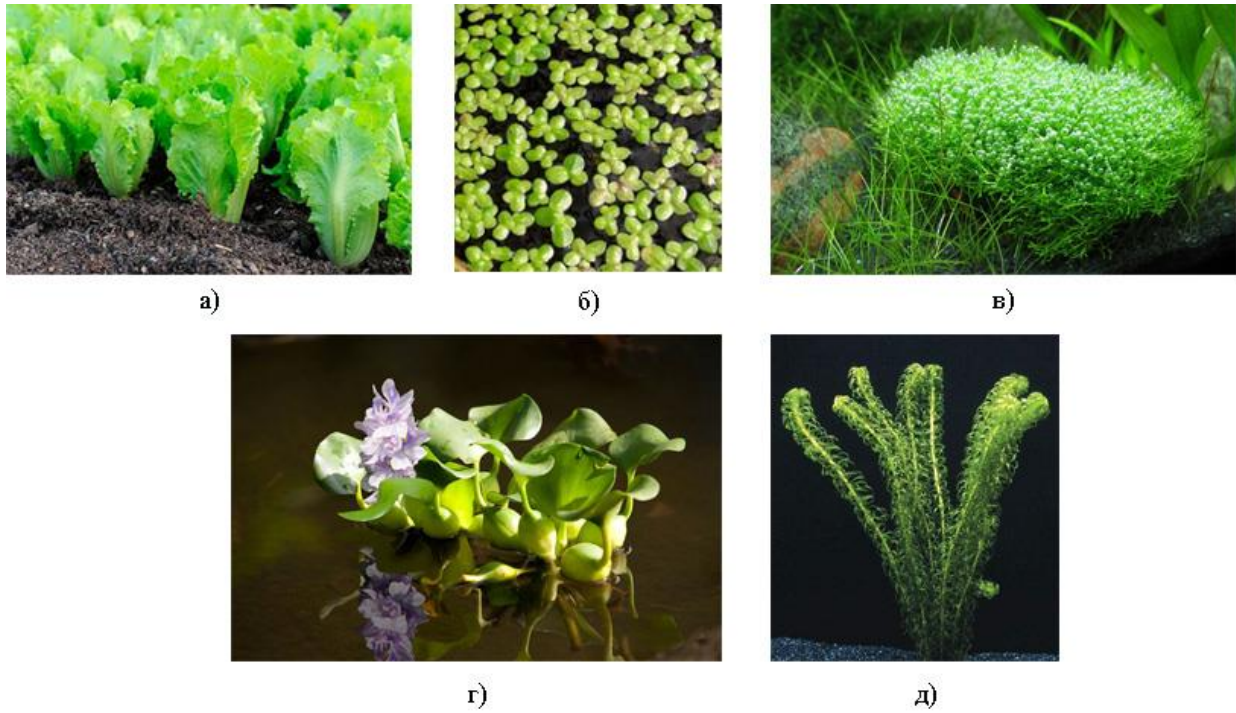
		Шарапово, Московская область;  Зоомагазин	Живые растения	-
	Детеррентные животные			-
13.	«Черная голотурия», <i>Holothuria atra</i>	Залив Нячанг, Южно- Китайское море, Вьетнам	Лиофилизированные стенки тела	15 см, 2 особи
14.	«Красная голотурия», <i>Pseudocolochirus violaceus</i>	Залив Нячанг, Южно- Китайское море, Вьетнам	Лиофилизированные стенки тела	10 см, 2 особи
15.	Морская звезда, <i>Fromia milleporella</i>	Залив Нячанг, Южно- Китайское море, Вьетнам	Лиофилизированные части тела	5–5.5 см, 4 особи
16.	Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> : пескоройка (кожа, мышцы) половозрелая (кожа, мышцы, икра)	Река Гладышевка, Ленинградская область	Лиофилизат	7–10 см, 6 особей 23.5 см, 1 особь
17.	Лягушка травяная, <i>Rana temporaria</i>	Костин пруд, ЗБС, Московская область	Лиофилизированная кожа	6.5–7 см, 3 особи
18.	Лягушка озерная, <i>Pelophylax ridibundus</i>	Костин пруд, ЗБС, Московская область	Лиофилизированная кожа	7 см, 2 особи
19.	Шпорцевая лягушка, <i>Xenopus laevis</i>	Зоомагазин	Лиофилизированная кожа	6.5 см, 3 особи
20.	Жерлянка желтобрюхая, <i>Bombina variegata</i>	Г.Сколе, Львовская область	Лиофилизированная кожа спины, живота	4.5–5 см, 10 особей
21.	Тритон обыкновенный,	Пос. Гжель, Раменский	Лиофилизированная кожа	4.5–6 см, 10



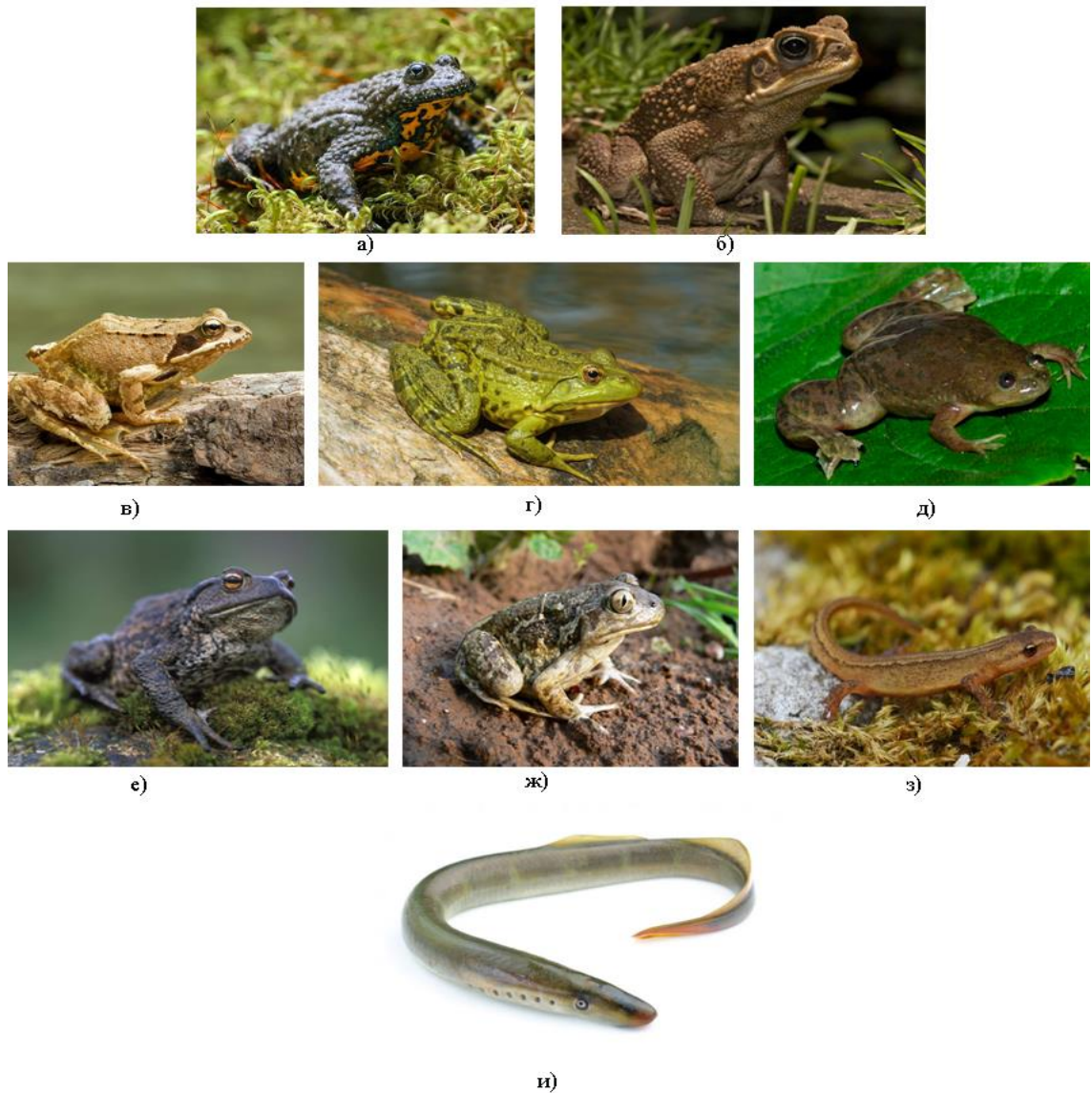
	<i>Lissotriton vulgaris</i>	район, Московская область		особей
22.	Чесночница обыкновенная, <i>Pelobates fuscus</i>	Пос. Гжель, Раменский район, Московская область	Лиофилизованная кожа	5–8 см, 2 особи
23.	Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	Д. Аксеново, Раменский район, Московская область	Лиофилизованная кожа	6.5–7 см, 2 особи
24.	Жаба ага, <i>Rhinella marina</i>	Штат Флорида, США	Лиофилизованная кожа	10–12 см, 3 особи



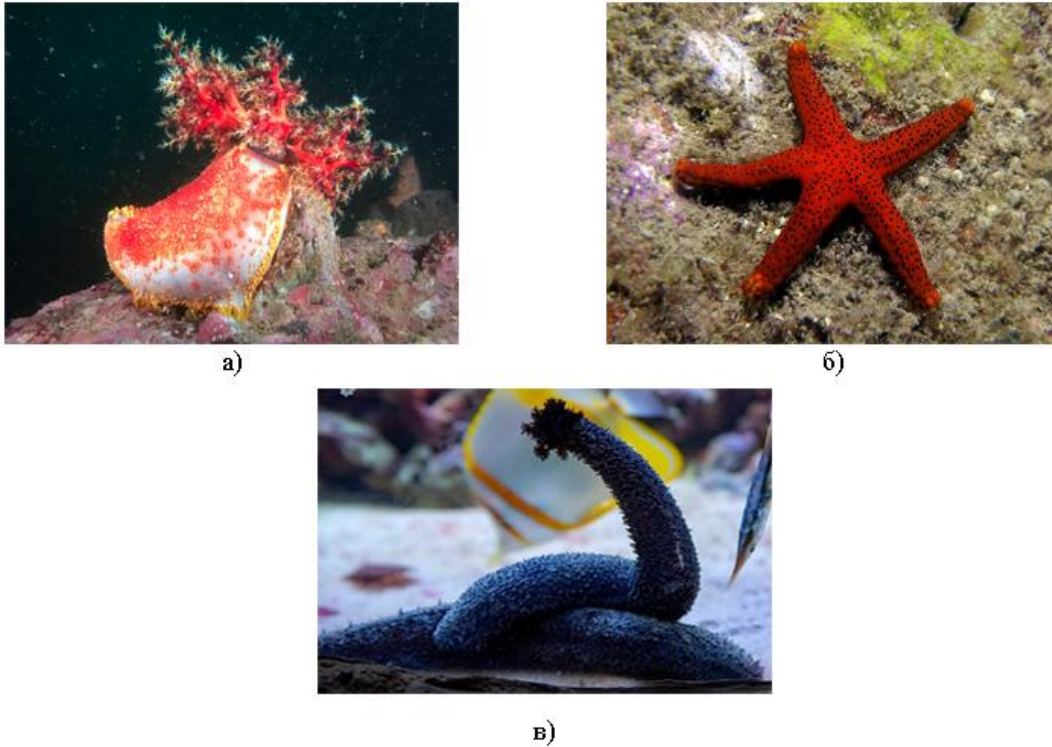
**Рисунок 2.** Тестируемые кормовые животные: а) – артемия *Artemia salina*, б) – дафния *Daphnia magna*, в) – каланиды *Hemidiaptomus sp*, г) – личинки коретры *Chaoborus sp*, д) – креветка северная *Pandalus borealis*, е) – личинки хирономид сем. Chironomidae, ж) – трубочник *Tubifex tubifex*.



**Рисунок 3.** Тестируемые растения: а) – салат-латук *Lactuca sativa*, б) – ряска малая *Lemna minor*, в) – риччия *Riccia sp.*, г) – водяной гиацинт *Eichhornia crassipes*, д) – элодея канадская *Elodea Canadensis*.



**Рисунок 4.** Тестируемые позвоночные животные: а) – жерлянка желтобрюхая *Bombina variegata*, б) – жаба ага *Rhinella marina*, в) – лягушка травяная *Rana temporaria*, г) – лягушка озерная *Pelophylax ridibundus*, д) – шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*, е) – серая жаба *Bufo bufo*, ж) – чесночница обыкновенная *Pelobates fuscus*, з) – тритон обыкновенный *Lissotriton vulgaris*, и) – речная минога *Lampetra fluviatilis*.



**Рисунок 5.** Тестируемые иглокожие животные: а) - голотурия *Pseudocolochirus violaceus*, б) – морская звезда *Fromia milleporella*, в) – голотурия *Holothuria atra*.

### 3.3. Общая характеристика материала

Всего было выполнено 6342 опытов, из них 1060 опытов – для оценки вкусовой привлекательности кормовых животных, 544 опыта для оценки вкусовой привлекательности растений, 1948 опытов с детеррентными организмами, 464 опыта для оценки вкусовой привлекательности желчных веществ, 1805 опытов для оценки эффективности органических кислот и аминокислот, и проведен 521 опыт с использованием контрольных гранул (Табл. 2).

**Таблица 2.** Количество опытов, проведенных на исследуемых видах рыб

Вид рыб, стимулы	Число опытов
Нильская тилапия:	
- кормовые животные	475
- растения	544
- детеррентные животные	1435
- желчные кислоты	211
- контроль	272
Серебристый метиннис:	
- кормовые животные	51
- детеррентные животные	100
- желчные кислоты	157
- контроль	52
Астианакс:	
- кормовые животные	457
- детеррентные животные	223
- органические кислоты	827
- желчные кислоты	96
- контроль	117
Жемчужный гурами:	
- кормовые животные	77
- аминокислоты	943
- детеррентные животные	120
- контроль	45
Головешка-ротан	
- органические кислоты	35
- детеррентные животные	70
- контроль	35

## 4. Результаты

### 4.1. Вкусовые ответы рыб на водные экстракты кормовых животных

В качестве объектов тестирования нами были взяты животные, которые являются потенциальными кормовыми объектами для многих видов рыб. Тестированию подвергли 6 видов животных: северная креветка *Pandalus borealis*, дафния *Daphnia magna*, артемия *Artemia salina*, каланиды *Hemidiaptomus sp.*, личинки хирономид *Chironomidae*, личинки коретры *Chaoborus sp.*

#### 4.1.1. Нильская тиляпия

Тестирование на нильской тиляпии агар-агаровых гранул, содержащих водные экстракты кормовых животных, показало, что все эти гранулы охотно потреблялись подопытными рыбами – потребление варьировало от 93 до 100%, что превышало уровень потребления контрольных гранул более чем в два раза ( $p < 0.001$ , для всех типов гранул) (Табл. 3).

Продолжительность латентного периода (время с момента внесения гранулы до схватывания ее рыбой) варьировала в разных опытах от 0.3 с до 24.8 с, но средние значения этого показателя были близкими для гранул разного типа, хотя статистическое сравнение выявило достоверные отличия от контроля для гранул, содержащих экстракт каланид. В опытах с этими гранулами средняя продолжительность латентного периода была минимальной – 1.4 с (Табл.3).

Максимальное число схватываний гранулы, которые рыбы совершали в течение опыта, было равно 4, оно зафиксировано в опытах с экстрактом дафнии. Однако в большинстве опытов с гранулами, содержащими экстракты, повторные схватывания происходили редко, и среднее число таких действий не превышало 1.1, что достоверно ниже, чем при реагировании рыб на контрольные гранулы (Табл.3).

Средняя продолжительность удержания гранулы после первого схватывания варьировала от 3.2 до 6.0 с и была достоверно короче, чем в контроле, для всех

типов гранул, кроме гранул, содержащих экстракты коретры и дафнии. Минимальная абсолютная продолжительность зафиксирована в опытах с гранулами с экстрактом личинок хирономид – 0.9 с, максимальная – 19.1 с в опытах с гранулами, содержащими экстракт артемии (Табл. 3).

Суммарная продолжительность удержания гранулы в течение всего опыта для всех исследованных типов гранул была достоверно ниже, чем в контроле. Минимальная абсолютная продолжительность была зафиксирована в опытах с гранулами, содержащими экстракт личинок хирономид (0.9 с), а максимальная в опытах с экстрактом артемии – 19.1 с

#### 4.1.2. Астианакс

Для астианакса водные экстракты всех исследованных нами кормовых животных обладали привлекательными вкусовыми свойствами – потребление таких гранул было в 8.1–10.4 раза выше, чем контрольных. Длительность латентного периода реакции на гранулы с экстрактами была всегда ниже, чем в контроле, для гранул с экстрактами дафнии, трубочника и каланиды это различие достигало достоверного уровня. Длительность собственно поиска гранул с экстрактами значимо не отличалась от контроля (Табл. 4).

Среднее число схватываний гранул, содержащих водные экстракты животных, не отличалось от соответствующего показателя контрольных гранул и варьировало в пределах 1.0–1.2 схватывания. Только в двух опытах из 450, выполненных в этой серии, было зафиксировано максимально число схватываний гранулы – 2.

В опытах с гранулами, содержащими экстракты трубочника, время удержания гранулы после первого схватывания и суммарно в течение опыта было соответственно в 1.6 и 1.7 раза больше, чем в контроле и отличалось от него достоверно. Минимальное среднее время удержания гранулы после первого схватывания и суммарно в течение опыта зарегистрировано в опытах с гранулами,



**Таблица 3.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты (175 г/л) кормовых животных

Экстракты животных	Продолжительность от момента подачи гранулы до схватывания, с	Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Личинки хирономид	$2.1 \pm 0.3$	$100.0 \pm 0.0^{***}$	37.7	$1.0 \pm 0.0^{***}$	$3.6 \pm 0.2^{***}$	$3.7 \pm 0.2^{***}$	102
Креветка северная, <i>Pandalus borealis</i>	$2.1 \pm 0.3$	$100.0 \pm 0.0^{***}$	37.7	$1.0 \pm 0.0^{***}$	$3.2 \pm 0.2^{***}$	$3.2 \pm 0.2^{***}$	81
Дафния, <i>Daphnia magna</i>	$2.8 \pm 0.5$	$96.1 \pm 2.2^{***}$	36.0	$1.1 \pm 0.0^{***}$	$4.6 \pm 0.3$	$4.8 \pm 0.4^{***}$	77
Артемия, <i>Artemia salina</i>	$2.9 \pm 0.5$	$95.8 \pm 2.4^{***}$	35.9	$1.1 \pm 0.0^{***}$	$4.1 \pm 0.3^*$	$4.3 \pm 0.3^{***}$	71
Личинки коретры, <i>Chaoborus sp.</i>	$2.3 \pm 0.4$	$94.7 \pm 2.6^{***}$	35.4	$1.1 \pm 0.0^{***}$	$4.6 \pm 0.3$	$4.9 \pm 0.3^{***}$	75
Каланида, <i>Hemidiaptomus sp.</i>	$1.4 \pm 0.2^*$	$92.8 \pm 3.1^{***}$	34.5	$1.1 \pm 0.0^{***}$	$3.9 \pm 0.2^*$	$4.1 \pm 0.3^{***}$	69
Контроль	$2.1 \pm 0.3$	$45.2 \pm 5.5$		$1.5 \pm 0.1$	$6.0 \pm 0.5$	$7.3 \pm 0.5$	84

Примечание:  $M \pm m$  – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта хирономид приведена в г/л; отличия от контроля достоверны при  $p$ : \* –  $< 0.05$ , \*\* –  $< 0.01$ , \*\*\* –  $< 0.001$ . ИВП - индекс вкусовой привлекательности веществ.

**Таблица 4.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) астианакса, *Astyanax fasciatus*, слепая форма, на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты кормовых объектов

Экстракты животных	Продолжительность, с		Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
	латентного периода	поисковой реакции				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Коретра, <i>Chaoborus sp.</i>	18.5 ± 1.7	22.9 ± 3.6	96.4 ± 2.5***	82.4	1.0 ± 0.0	2.3 ± 0.4***	2.4 ± 0.2***	56
Каланиды, <i>Hemidiaptomus sp.</i>	18.7 ± 2.1*	20.8 ± 3.2	92.7 ± 3.5***	81.8	1.1 ± 0.0	4.0 ± 0.4	4.5 ± 0.5	55
Артемия, <i>Artemia salina</i>	22.0 ± 2.2	18.7 ± 3.1	91.1 ± 3.8***	81.5	1.0 ± 0.0	3.6 ± 0.2	3.8 ± 0.3	56
Дафния, <i>Daphnia magna</i>	17.1 ± 1.6*	17.1 ± 3.1	88.7 ± 4.4***	81.0	1.0 ± 0.0	3.6 ± 0.2	3.8 ± 0.3	53
Трубочник, <i>Tubifex tubifex</i>	16.2 ± 1.8**	19.4 ± 2.9	79.2 ± 5.6***	79.0	1.2 ± 0.1	5.5 ± 0.4***	6.1 ± 0.5***	53
Личинки хирономид	23.7 ± 1.5	17.5 ± 1.8	75.4 ± 3.7***	78.0	1.2 ± 0.0	4.2 ± 0.2	5.0 ± 0.3*	134
Контроль	25.2 ± 2.9	31.7 ± 7.0	9.3 ± 4.5		1.1 ± 0.0	3.5 ± 0.2	3.6 ± 0.3	43

Примечание: см. примечание к таблице 3.

содержащими экстракт коретры, оно было меньше контрольного показателя в 1.5 раза и также отличалось от него достоверно. Продолжительность удержания после первого схватывания для гранул с экстрактами других кормовых животных значимо не отличалась от контроля (Табл. 4). Минимальное абсолютное время удержания гранулы в течение всего опыта зафиксировано в опыте с гранулой, содержащей экстракт личинок хирономид – 0.4 с.

#### 4.2. Вкусовые ответы нильской тилляпии на водные экстракты растений

В данной серии опытов в качестве вкусовых раздражителей использовали водные экстракты различных растений, многие из которых могут быть пищевыми объектами для рыб. Выполненные опыты показали, что водные экстракты большинства исследованных нами растений обладали привлекательными свойствами для тилляпии. Достоверное повышение потребления гранул вызывали водные экстракты риччии, водяного гиацинта (использовались листья и корни), ряски малой, латука. Индифферентными свойствами обладали гранулы, содержащие экстракты канадской элодеи, взятой из карьера. Резкими детеррентными свойствами обладала элодея, купленная в зоомагазине. Рыбы отказывались потреблять гранулы с данным экстрактом в 100% случаев (Табл. 5).

Для гранул, содержащих водные экстракты риччии, корней водяного гиацинта, продолжительность латентного периода была достоверно меньше, чем в опытах с контрольными гранулами. Максимальная средняя продолжительность латентного периода наблюдалась для гранул, содержащих экстракт элодеи канадской, взятой из карьера, но данное различие не достигало достоверного уровня.

Минимальная средняя продолжительность латентного периода зафиксирована в опытах с экстрактами риччии и корней водяного гиацинта (1.3 с), что меньше контрольного показателя в 1.4 раза.

**Таблица 5.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты (175 г/л) растений

Раздражитель	Латентный период реакции на гранулу, с	Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний гранулы	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Серия 1							
Риччия, <i>Riccia sp</i>	$1.3 \pm 0.2^{**}$	$95.4 \pm 2.6^{***}$	31.2	$1.0 \pm 0.0^{***}$	$5.7 \pm 0.5$	$5.8 \pm 0.5$	65
Водный гиацинт, <i>Eichhornia crassipes</i> :							
листья	$1.7 \pm 0.2$	$93.9 \pm 3.0^{***}$	30.5	$1.0 \pm 0.0^{***}$	$4.7 \pm 0.3$	$4.8 \pm 0.3^{***}$	65
корни	$1.3 \pm 0.2^*$	$86.9 \pm 4.4^{***}$	27.0	$1.2 \pm 0.1^{**}$	$5.0 \pm 0.5$	$5.4 \pm 0.5^{**}$	61
Салат-латук, <i>Lactuca sativa</i>	$1.8 \pm 0.2$	$80.8 \pm 3.9^{***}$	28.3	$1.1 \pm 0.0^{***}$	$5.8 \pm 0.4$	$6.3 \pm 0.4$	104
Ряска малая, <i>Lemna minor</i>	$1.8 \pm 0.3$	$76.6 \pm 4.9^{***}$	21.0	$1.3 \pm 0.1^{**}$	$5.7 \pm 0.3$	$6.2 \pm 0.4$	77
Элодея канадская, <i>Elodea canadensis</i> <sup>1</sup>	$1.5 \pm 0.2$	$0.0 \pm 0.0^{***}$	-100.0	$3.9 \pm 0.3^{***}$	$2.5 \pm 0.2^{***}$	$5.4 \pm 0.4^*$	72
Контроль	$1.8 \pm 0.2$	$50.0 \pm 5.9$		$1.7 \pm 0.1$	$5.9 \pm 0.5$	$7.1 \pm 0.5$	74
Серия 2							
Элодея канадская, <i>Elodea canadensis</i> <sup>2</sup>	$2.0 \pm 0.3$	$44.0 \pm 5.0$	-6.4	$1.6 \pm 0.1$	$6.0 \pm 0.5^*$	$7.8 \pm 0.5^*$	100
Контроль	$2.1 \pm 0.3$	$50.0 \pm 4.7$		$1.6 \pm 0.1$	$8.1 \pm 0.5$	$9.6 \pm 0.5$	114

Примечание: <sup>1</sup> и <sup>2</sup> – элодея канадская из зоомагазина и из естественного водоема (карьер), соответственно. Остальные примечания как к табл. 3.

Минимальная абсолютная продолжительность латентного периода наблюдалась в опытах с гранулами, содержащими экстракт латука, риччии, листьев водяного гиацинта, элодеи, приобретенной в зоомагазине, ряски малой (0.3 с), максимальная – для гранул с экстрактом латука (15.3 с).

Среднее число повторных схватываний для гранул, содержащих водные экстракты риччии, листьев и корней водяного гиацинта, ряски, латука, было достоверно ниже соответствующего показателя контрольных гранул и варьировало в пределах 1.0–1.3 схватывания. Число схватываний гранул с экстрактом элодеи из зоомагазина было достоверно выше контрольного (3.9), а число схватываний гранул с элодеей из карьера значимо не отличалось от контроля. Максимальное среднее число схватываний отмечено для гранул, содержащих экстракт элодеи из зоомагазина (3.9), минимальное для гранул, содержащих экстракты риччии и листьев водяного гиацинта (1.0) (Табл. 5). Максимальное абсолютное число схватываний зарегистрировано в опыте с гранулами с экстрактом элодеи, приобретенной в зоомагазине – 14 схватываний.

В опытах с гранулами, содержащими экстракт элодеи, приобретенной в зоомагазине и элодеи из карьера, время удержания гранулы после первого схватывания было достоверно меньше контрольного показателя в 1.4–2.4 раза и отличалось от него достоверно. В опытах с остальными экстрактами продолжительность удержания гранулы после первого схватывания значимо не отличалась от контроля. Минимальное общее время удержания гранулы после первого схватывания зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими экстракт элодеи из зоомагазина – 2.5 с, максимальное – для гранул с экстрактом элодеи из карьера (6.0 с). Минимальная абсолютная продолжительность удержания гранулы после первого схватывания зафиксирована в опытах с гранулами, содержащими экстракт элодеи из карьера – 0.3 с, максимальное – 30.7 в опытах с гранулами с экстрактом корней водяного гиацинта.

Среднее время удержания гранулы в течение всего опыта было достоверно меньше контрольного для гранул, содержащих водные экстракты листьев и корней водяного гиацинта и обеих элодей. Для гранул, содержащих экстракт риччии и ряски, среднее время удержания гранулы в течение всего опыта значимо не отличалось от контроля. Максимальное среднее время удержания наблюдалось в опытах с гранулами, содержащими экстракт элодеи из карьера – 7.8 с. (Табл. 5). Минимальное среднее время удержания гранулы в течение всего опыта зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими экстракт листьев водяного гиацинта – 4.8 с, что достоверно меньше контрольного в 1.5 раза. Минимальное абсолютное время удержания гранулы в течение всего опыта зафиксировано в опытах с экстрактом элодеи из карьера – 0.4 с, максимальное – в опытах с корнями водяного гиацинта (30.7 с).

#### 4.3. Вкусовые ответы рыб на водные экстракты детергентных животных

В данных сериях опытов в качестве вкусовых раздражителей использовали водные экстракты различных организмов, накапливающих в себе природные вкусовые детергенты – вещества, обладающие отталкивающим вкусом для хищников.

##### 4.3.1. Нильская тилапия

Проведенные опыты показали, что большинство исследованных нами животных обладали отталкивающими вкусовыми свойствами для тилапии – введение в состав гранул экстракта этих животных снижало потребление гранул в 2.1–16.7 раз, по сравнению с потреблением контрольных гранул. Достоверное снижение потребления гранул выявлено для 13 животных. Гранулы с экстрактом серой жабы, жабы аги и голотурии *Holothuria atra* рыбы отказывались потреблять в 100% опытов. Индифферентными свойствами обладали гранулы, содержащие экстракты мышц и кожи пескоройки речной миноги и кожи шпорцевой лягушки. Привлекательными вкусовыми свойствами

обладали только гранулы, содержащие экстракт кожи брюха желтобрюхой жерлянки (Табл. 6).

Средняя величина продолжительности от момента подачи гранулы до схватывания ее рыбой при использовании всех типов гранул значимо не отличались от контроля и варьировала от 2.0 с (экстракт кожи серой жабы) до 3.7 с (экстракт кожи пескоройки речной миноги и морской звезды *Fromia milleporella*). Абсолютные значения от 0.2 с (экстракт кожи серой жабы) до 46.1 с (экстракт кожи жабы аги *Rhinella marina*). Повторные схватывания происходили достоверно чаще, чем в контроле в опытах с гранулами с экстрактом 13 животных, и достоверно меньше, чем в контроле в опытах с гранулами с экстрактом кожи брюха желтобрюхой жерлянки (Табл. 6).

Число повторных схватываний достоверно отличалось от контроля в опытах с гранулами со всеми экстрактами за исключением экстракта мышц и кожи пескоройки речной миноги и кожи с брюха желтобрюхой жерлянки (Табл.6). Максимальное абсолютное число повторных схватываний зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими экстракт кожи серой жабы – 12 схватываний.

Средняя продолжительность удержания гранулы после первого схватывания практически для всех гранул была достоверно ниже, чем для контрольных гранул. Для гранул с экстрактом кожи с брюха желтобрюхой жерлянки этот показатель был выше, чем у контроля. Минимальная абсолютная продолжительность удержания гранулы после первого схватывания наблюдалась в опытах с гранулами, содержащими экстракты кожи серой жабы, жабы аги, голотурии *Holothuria atra*, озерной лягушки и составила 0.2 с. Максимальная абсолютная продолжительность удержания гранулы отмечена в опытах с гранулами с экстрактом чесночницы обыкновенной – 39.3 с.

**Таблица 6.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты детергентных животных

Экстракты животных	Продолжительность от момента подачи гранулы до схватывания, с	Потребление гранул, %	ИВП. %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Серия 1 (2015 г):							
Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> пескоройка (мышцы)	3.5 ± 0.8	54.9 ± 6.0	9.7	1.5 ± 0.1	5.4 ± 0.5	6.2 ± 0.5	71
(кожа)	3.7 ± 0.9	49.2 ± 6.3	4.2	1.7 ± 0.1	6.0 ± 0.5	7.3 ± 0.5	65
Шпорцевая лягушка, <i>Xenopus laevis</i>	2.3 ± 0.5	31.2 ± 6.0	-18.3	2.1 ± 0.2*	6.4 ± 0.8	8.3 ± 0.8	61
Озерная лягушка, <i>Pelophylax ridibundus</i>	3.0 ± 0.7	27.9 ± 5.8 *	-23.7	2.1 ± 0.2**	4.4 ± 0.6**	6.3 ± 0.6	61
Травяная лягушка, <i>Rana temporaria</i>	2.0 ± 0.4	13.2 ± 4.1***	-55.0	2.1 ± 0.1***	3.5 ± 0.3***	5.1 ± 0.4**	68
Обыкновенный тритон, <i>Lissotriton vulgaris</i>	2.4 ± 0.4	12.9 ± 4.0***	-55.6	2.1 ± 0.2***	3.3 ± 0.4***	5.0 ± 0.5**	70
Обыкновенная чесночница, <i>Pelobates fuscus</i>	3.0 ± 0.8	7.7 ± 3.3***	-70.9	2.3 ± 0.2***	3.8 ± 0.5***	5.9 ± 0.5	65



Морская звезда, <i>Fromia milleporella</i>	3.7 ± 0.8	4.6 ± 2.6***	-81.5	2.2 ± 0.2**	2.7 ± 0.5***	4.2 ± 0.6***	65
Голотурия, <i>Pseudocolochirus</i> <i>violaceus</i>	3.1 ± 0.6	2.9 ± 2.1***	-87.9	2.5 ± 0.2***	2.4 ± 0.3***	4.2 ± 0.4***	68
Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	2.0 ± 0.3	0.0 ± 0.0***	-100	2.2 ± 0.2**	0.7 ± 0.1***	1.9 ± .3***	71
Голотурия, <i>Holothuria atra</i>	2.3 ± 0.5	0.0 ± 0.0***	-100	2.3 ± 0.2***	0.9 ± 0.1***	1.9 ± 0.2***	66
Контроль	2.1 ± 0.3	45.2 ± 5.5		1.5 ± 0.1	6.0 ± 0.5	7.3 ± 0.5	84

## Серия 1 (2016 г):

Личинки хирономид* Желтобрюхая жерлянка, <i>Bombina</i> <i>variegata</i>	2.2 ± 0.3	94.2 ± 2.3***	30.7	1.0 ± 0.0***	6.0 ± 0.3*	6.1 ± 0.3***	104
(живот)	2.1 ± 0.3	83.0 ± 3.8***	24.8	1.3 ± 0.1***	10.1 ± 0.6**	11.0 ± 0.6*	100
(спина)	2.4 ± 0.3	24.0 ± 4.3***	-35.1	1.5 ± 0.1	5.7 ± 0.5***	10.9 ± 4.2***	100
Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i>							
(кожа)	2.2 ± 0.3	14.0 ± 3.5***	-56.3	1.9 ± 0.1*	3.5 ± 0.4***	5.0 ± 0.5***	100
(мышцы)	2.6 ± 1.0	10.0 ± 3.0***	-66.7	1.9 ± 0.1*	3.5 ± 0.4***	4.8 ± 0.4***	100
(икра)	2.3 ± 0.3	3.0 ± 1.7***	-88.7	2.0 ± 0.1***	2.7 ± 0.4***	4.1 ± 0.4***	100
Жаба ага, <i>Rhinella</i> <i>marina</i>	2.5 ± 0.5	0.0 ± 0.0***	-100	2.0 ± 0.1*	1.2 ± 0.2***	3.6 ± 1.7***	100
Контроль 2	2.1 ± 0.3	50.0 ± 4.7		1.6 ± 0.1	8.1 ± 0.5	9.6 ± 0.5	114

Примечание: \* – концентрация 10 г/л (для личинок хирономид концентрация 175 г/л). См. примечание к таблице 3.

Суммарное время удержания гранул с 11 экстрактами было достоверно ниже соответствующего показателя для контрольных гранул. В опытах с гранулами, содержащими экстракты кожи с брюха и спины жерлянки, продолжительность удержания гранулы в течении всего опыта была достоверно выше контрольного показателя (Табл. 6). Минимальное абсолютное суммарное время удержания гранулы в течение опыта наблюдалось при тестировании гранул, содержащих кожу серой жабы (0.2 с), максимальное – для гранул, содержащих экстракт кожи чесночницы обыкновенной (39.3 с).

#### 4.3.2. Серебристый метиннис

На серебристом метиннисе тестированию были подвергнуты гранулы с экстрактом двух видов жаб – кожи серой жабы и жабы аги. Проведенные опыты показали, что водные экстракты кожи жаб обладали сильными детеррентными эффектом – ни одна из схваченных рыбами гранул не была потреблена (Табл. 7). Гранулы с экстрактом кожи жаб, как и гранулы с экстрактом личинок хирономид, схватывались повторно лишь в редких опытах, максимальное число схватываний – 3, наблюдалось в опытах с экстрактом кожи серой жабы.

Время удержания после первого схватывания гранул с экстрактом кожи обоих видов жаб было многократно (в 8-11 раз) менее продолжительным, чем контрольных гранул. Еще сильнее различалось суммарное время удержания гранул с экстрактом кожи жаб и контрольных гранул – более, чем в 17 раз (Табл. 7). Абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания и суммарно в течение опыта варьировало в опытах с экстрактом кожи серой жабы от 0.2 до 6.6 с.

**Таблица 7.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) метинниса, *Metynnix argenteus* на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты животных

Раздражитель	Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Личинки хирономид	$100.0 \pm 0.0^{***}$	22.3	$1.0 \pm 0.0^{**}$	$6.6 \pm 0.3^*$	$6.8 \pm 0.3$	51
Жаба ага, <i>Rhinella marina</i>	$0.0 \pm 0.0^{***}$	-100	$1.1 \pm 0.0^{**}$	$0.5 \pm 0.0^{***}$	$0.5 \pm 0.0^{***}$	50
Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	$0.0 \pm 0.0^{***}$	-100	$1.1 \pm 0.0^*$	$0.7 \pm 0.1^{***}$	$0.7 \pm 0.1^{***}$	50
Контроль	$63.5 \pm 6.7$		$1.5 \pm 0.1$	$5.6 \pm 0.8$	$8.7 \pm 0.9$	52

Примечание: см. примечание к таблице 3.

**Таблица 8.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) астианакса *Astyanax fasciatus*, слепая форма, на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты животных

Раздражитель	Продолжительность, с		Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
	латентного периода	поисковой реакции				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Морская звезда, <i>Fromia milleporella</i>	$19.3 \pm 1.8$	$22.4 \pm 4.1$	$32.1 \pm 6.3^{**}$	55.1	$1.1 \pm 0.0$	$5.9 \pm 0.4^{***}$	$6.3 \pm 0.5^{***}$	56
Голотурия, <i>Holothuria atra</i>	$18.7 \pm 1.8$	$18.5 \pm 2.8$	$23.2 \pm 5.7$	42.8	$1.0 \pm 0.0$	$7.0 \pm 0.6^{***}$	$7.1 \pm 0.6^{***}$	56
Голотурия, <i>Pseudocolochirus violaceus</i>	$23.4 \pm 3.1$	$15.9 \pm 3.1$	$17.9 \pm 5.2$	31.6	$1.0 \pm 0.0$	$4.7 \pm 0.4^*$	$4.7 \pm 0.4^*$	56
Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	$18.8 \pm 2.0^*$	$23.4 \pm 4.3$	$1.8 \pm 1.8$	-67.6	$1.1 \pm 0.0$	$4.2 \pm 0.4$	$4.4 \pm 0.4$	55
Контроль	$25.2 \pm 2.9$	$31.7 \pm 7.0$	$9.3 \pm 4.5$		$1.1 \pm 0.0$	$3.5 \pm 0.2$	$3.6 \pm 0.3$	43

Примечание: см. примечание к таблице 3.

**Таблица 9.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) жемчужного гурами *Trichopodus leerii* на агар-агаровые гранулы с экстрактами различных животных

Раздражитель	Потребление гранул, %	ИВП	Число актов схватывания	Продолжительность удержания гранулы, с		число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Личинки хирономид	79.2 ± 4.7***	43.6	3.6 ± 0.4	4.4 ± 0.6*	12.4 ± 0.8***	77
Морская звезда, <i>Fromia milleporella</i>	23.3 ± 7.9	-14.3	4.2 ± 1.0	3.1 ± 0.7	6.6 ± 1.0	30
Голотурия, <i>Pseudocolochirus violaceus</i>	9.7 ± 5.4*	-52.5	2.9 ± 0.4	2.2 ± 0.8	4.7 ± 1.0	31
Голотурия, <i>Holothuria atra</i>	0***	-100	2.9 ± 0.4	1.0 ± 0.2**	2.4 ± 0.5***	29
Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	0***	-100	1.4 ± 0.1***	0.3 ± 0.0***	0.4 ± 0.0***	30
Контроль	31.1 ± 7.0		3.5 ± 0.5	2.5 ± 0.4	6.3 ± 0.8	45

Примечание: см. примечание к таблице 3.

**Таблица 10.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) ротана *Perccottus glenii* на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты животных и яблочную кислоту (0.1 M)

Раздражитель	Потребление гранул, %	ИВП. %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Жаба ага, <i>Rhinella marina</i>	$28.6 \pm 7.7^{***}$	-48,7	$1.1 \pm 0.0$	$9.5 \pm 1.3$	$9.6 \pm 1.2$	35
Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	$11.1 \pm 5.5^{***}$	-76,4	$1.2 \pm 0.1$	$13.7 \pm 2.9$	$14.5 \pm 2.9$	35
Яблочная кислота	$82.9 \pm 6.5$		$1.1 \pm 0.1$	$9.4 \pm 0.9$	$9.4 \pm 0.9$	35

Примечание: гранулы с экстрактами животных содержали также яблочную кислоту, 0.1 M. См. также примечания к таблице 3.

#### 4.3.3. Астианакс

В опытах на астианаксе тестированию были подвергнуты экстракты морской звезды *F. milleporella*, голотурий *H. atra* и *P. violaceus* и кожи серой жабы. Полученные результаты показали, что экстракт *F. milleporella* обладал привлекательными вкусовыми свойствами для астианакса, экстракты *H. atra*, *P. violaceus* и кожи серой жабы – индифферентными. Длительность латентного периода и поисковой реакции были одинаковыми для всех типов гранул, за исключением гранул с экстрактом кожи серой жабы, в опытах с которыми продолжительность латентного периода была достоверно меньше, чем в контроле – в 1.3 раза (Табл. 8).

Число повторных схватываний было небольшим и сходным для всех типов гранул (Табл. 8). Максимальное число схватываний, зарегистрированное в этой серии опытов – 2, оно наблюдалось в опытах с каждым из экстрактов животных. Средняя продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт была достоверно больше, чем у контрольных гранул, в опытах с гранулами, содержащими экстракт морской звезды и обеих голотурий. Минимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт было 0.4 с (кожа серой жабы и оба вида голотурий), максимальное – 23.0 с (зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими экстракт голотурии *H. atra*) (Табл. 8).

#### 4.3.4. Жемчужный гурами

На жемчужном гурами, как и на астианаксе, тестированию были подвергнуты экстракты морской звезды *F. milleporella*, голотурий *H. atra* и *P. violaceus* и кожи серой жабы. Для жемчужного гурами экстракты большинства исследованных детергентных животных обладали отталкивающими свойствами. Использованные в этой серии гранулы с экстрактом личинок хирономид обладали противоположными свойствами – они потреблялись рыбами в 2.5 раза лучше, чем контрольные. Экстракт

морской звезды *F. milleporella* значимо не влиял на потребление гранул рыбами (Табл. 9).

Максимальное абсолютное число схватываний зафиксировано для водного экстракта морской звезды, 24, однако, в среднем, гранулы с этим и большинством других экстрактов по числу схватываний достоверно не отличались от контрольных гранул. Лишь гранулы с экстрактом кожи серой жабы достоверно меньшее число раз схватывались, чем контрольные гранулы – в 2.5 раза. Минимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания зарегистрировано для гранул с экстрактом кожи серой жабы (0.19 с), максимальное – для экстракта личинок хирономид (24.10 с) и для голотурии *P. violaceus* (24.08 с). Минимальное общее время удержания гранулы в течение всего опыта зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими экстракт кожи серой жабы (0.19 с), максимальное – с гранулами, содержащими экстракт личинок хирономид (37.7 с). Однако средние показания этих параметров для гранул с экстрактами были достоверно ниже, чем для контрольных гранул: в 8.3 и 15.8 раз для экстракта кожи серой жабы и в 2.5 и 2.6 раза для голотурии *H. atra* соответственно. Продолжительность первого схватывания и общее время удержания гранул с водным экстрактом личинок хирономид было достоверно дольше, чем контрольных, и отличалось от последнего в 2 раза. Реакция гурами на гранулы с экстрактом голотурии *P. violaceus* по этим параметрам значимо не отличалась от контроля (Табл. 9).

#### 4.3.5. Ротан

В опытах на ротане оценка вкусовых свойств была проведена для экстрактов двух жаб – серой жабы и жабы аги. Так как в предварительных опытах гранулы, содержащие только краситель, не потреблялись ротаном в 100% случаев, в этой серии в качестве контрольных использовались агар-агаровые гранулы, содержащие кроме красителя яблочную кислоту (0.1 М). Выбор яблочной кислоты был вызван тем, что в предварительных опытах она

повышала потребление гранул ротаном. Для проведения опытов в состав геля, из которого вырезали гранулы, вместе с экстрактом вносили также и яблочную кислоту в соответствующей концентрации.

Проведенное тестирование показало, что экстракты обоих видов жаб обладают сильными детеррентными свойствами для ротана. Экстракт серой жабы снижал потребление гранул в 7.5 раз, а жабы аги – в 2.9 раза, по сравнению с потреблением контрольных гранул, т.е. гранул, содержащих яблочную кислоту. Достоверные различия между ответами ротана на гранулы с экстрактами и контрольные гранулы по всем другим регистрировавшимся параметрам ответа не выявлено (Табл. 10). Максимальное абсолютное число схватываний наблюдалось в опытах с экстрактом кожи серой жабы и контрольными гранулами – 3 схватывания. Минимальное и максимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания зафиксировано также в опытах с кожей серой жабы – 0.9 с и 62.3 с, соответственно (Табл. 10).

#### 4.4. Вкусовые ответы рыб на различные вещества

##### 4.4.1. Свободные аминокислоты: жемчужный гурами

В результате анализа экспериментальных данных, полученных при исследовании вкусовых ответов гурами на гранулы с 21 аминокислотой, выяснено, что большая их часть – 13, обладали детеррентными вкусовыми свойствами: аспарагиновая кислота, глутамин, глутаминовая кислота, метионин, гистидин, аспарагин, треонин, лейцин, лизин, изолейцин, фенилаланин, аргинин, триптофан. Сильнейшим детеррентным эффектом обладали глутаминовая и аспарагиновая кислоты, аспарагин, гистидин и аргинин. Рыбы отказывались от потребления гранул с данными аминокислотами абсолютно во всех опытах (0% потребления). Только две аминокислоты – аланин и серин – обладали стимулирующим действием, т.е. их присутствие в гранулах достоверно повышало их потребление. Остальные



6 аминокислот оказались индифферентными, то есть какого-либо эффекта на потребление гранул не оказывали (Табл. 11).

Для гурами было характерно совершать в ходе опыта многократные схватывания и отвергания гранулы. Максимальное абсолютное число повторных схватываний было зарегистрировано в одном из опытов с гранулами, содержащими аргинин – 28. Однако в среднем число схватываний гранул с аргинином, как и с 18 другими аминокислотами, было сравнительно большим, но достоверно не отличалось от числа схватываний контрольных гранул. Исключение составляли гранулы с цистеином и тирозином, которые схватывались рыбами достоверно большее (цистеин) или меньшее (тирозин) число раз по сравнению с контролем (Табл. 11).

Продолжительность удержания гранул после первого схватывания значимо не отличалась от продолжительности удержания после первого схватывания контрольных гранул для 7 аминокислот. Только для гранул с аланином это время было достоверно больше контрольного и отличалось от него в 2.2 раза. Для 13 аминокислот оно было достоверно меньше контрольного, в 2–4 раза. Минимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания было зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими аспарагиновую кислоту и цистеин (0.18 с), максимальное – с гранулами, содержащими серин (36.1 с). Суммарное время удержания было в 2.5 и 1.8 раза больше у гранул с аланином и серином, чем контрольных гранул. Для 10 аминокислот общее время удержания гранул было меньше контрольного в 1.5–3.0 раза, это отличие также достоверно. У 9 аминокислот этот параметр значимо не отличался от контроля. (Табл. 11).

#### 4.4.2. Органические кислоты: астианакс

В качестве вкусовых раздражителей нами были выбраны органические кислоты, преимущественно карбоновые, поскольку они, как и аминокислоты, содержатся в кормовых объектах рыб (Шивокене, 1983) и могут определять их пищевую привлекательность. Выяснено, что большинство органических

**Таблица 11.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) жемчужного гурами *Trichopodus leerii* на агар-агаровые гранулы с различными аминокислотами

Раздражитель	Концентрация, М	Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Аланин	0.1	78.3 ± 6.2***	43.1	3.4 ± 0.5	5.4 ± 0.8*	15.6 ± 1.5***	46
Серин	0.1	59.1 ± 7.5**	31.0	2.8 ± 0.3	4.8 ± 1.1	11.5 ± 1.2**	44
Глицин	0.1	46.7 ± 7.5	20.0	4.2 ± 0.5	2.4 ± 0.6	9.4 ± 1.2	45
Валин	0.1	33.3 ± 7.1	3.5	5.1 ± 0.7	1.4 ± 0.3*	7.6 ± 1.2	45
Пролин	0.1	28.3 ± 6.7	-4.7	3.7 ± 0.4	2.2 ± 0.4	6.9 ± 0.8	46
Цистеин	0.1	17.4 ± 5.7	-28.3	4.9 ± 0.5**	1.3 ± 0.2**	7.5 ± 1.0	46
Норвалин	0.1	15.6 ± 5.5	-33.3	2.4 ± 0.3	2.4 ± 0.5	4.7 ± 0.7	45
Треонин	0.1	11.4 ± 4.8*	-46.5	3.7 ± 0.4	1.8 ± 0.4	5.9 ± 0.8	44
Глутамин	0.1	8.9 ± 4.3**	-55.6	2.5 ± 0.3	1.3 ± 0.3**	3.9 ± 0.7*	45
Лизин	0.1	8.9 ± 4.3**	-55.6	2.6 ± 0.3	1.3 ± 0.3**	3.7 ± 0.6*	45
Метионин	0.1	2.3 ± 2.3***	-86.4	2.5 ± 0.3	0.8 ± 0.1***	2.3 ± 0.5***	44
Фенилаланин	0.1	2.3 ± 2.3***	-86.1	4.0 ± 0.5	0.9 ± 0.1**	4.5 ± 0.8	43
Аргинин	0.1	0***	-100	4.5 ± 0.9	0.7 ± 0.1***	4.3 ± 1.0**	44
Аспарагин	0.1	0***	-100	2.5 ± 0.4	1.0 ± 0.1**	3.0 ± 0.6***	44
Гистидин	0.1	0***	-100	2.7 ± 0.3	1.2 ± 0.2**	3.8 ± 0.5*	44
Изолейцин	0.01	13.3 ± 5.1*	-40.0	4.0 ± 0.6	1.5 ± 0.2	5.2 ± 0.8	45
Лейцин	0.01	4.4 ± 3.1***	-75.0	2.6 ± 0.4	1.2 ± 0.2**	3.4 ± 0.6**	45
Триптофан	0.01	2.2 ± 2.2***	-86.7	2.2 ± 0.3	1.4 ± 0.3**	2.7 ± 0.4***	45
Глутаминовая кислота	0.01	0***	-100	3.2 ± 0.4	0.7 ± 0.1***	2.8 ± 0.5***	45
Аспарагиновая кислота	0.01	0***	-100	3.2 ± 0.4	0.8 ± 0.1***	2.7 ± 0.4***	46
Тирозин	0.001	48.9 ± 7.4	22.3	2.1 ± 0.2*	4.4 ± 0.8	6.5 ± 0.7	47
Контроль	-	31.1 ± 7.0		3.5 ± 0.5	2.5 ± 0.4	6.3 ± 0.8	45

Примечание: см. примечание к таблице 3.

кислот – 13 из 18 – обладали привлекательными вкусовыми свойствами и достоверно повышали потребление гранул. Наиболее сильным привлекательным вкусом обладали малеиновая, малоновая, аскорбиновая и гликолевая кислоты. Четыре кислоты – муравьиная, борная, уксусная, масляная и валерьяновая кислоты не оказывали значимого влияния на потребление гранул рыбами. Ни одна из 18 кислот не обладала детеррентными вкусовыми свойствами для астианакса, т.е. не приводила к достоверному снижению потребления гранул (Табл. 12).

Продолжительность латентного периода (промежуток времени от подачи гранулы до начала поиска ее рыбой) для 13 кислот была значимо меньше, чем в опытах с контрольными гранулами. Для гранул, содержащих малоновую, муравьиную, борную и валерьяновую кислоты, продолжительность латентного периода достоверно не отличалась от контроля (Табл. 12). Максимальная продолжительность латентного периода была зафиксирована в опыте с гранулой, содержащей муравьиную кислоту (137.9 с). Наиболее короткий латентный период наблюдался в опыте с валерьяновой кислотой (1.7 с).

Продолжительность периода поиска гранул, содержащих все 18 кислот, достоверно не отличалась от продолжительности поиска контрольных гранул. Максимальное время проявления поисковой реакции было отмечено в одном из опытов с гранулой, содержащей муравьиную кислоту (146 с), минимальное – с гранулами, содержащими малоновую и адипиновую кислоты (0.1 с).

Число схватываний гранулы в опытах со всеми кислотами было минимальным и значимо не отличалось от контроля. Максимальное число повторных схватываний было зарегистрировано в опыте с гранулой, содержащей борную кислоту – 3. Однако, в среднем число схватываний гранул с борной кислотой, как и с 17 другими кислотами, достоверно не отличалось от контроля. Гранулы, содержащие валериановую,

Таблица 12. Вкусовые ответы астианакса, *Astyanax fasciatus*, слепая форма, на органические кислоты

Раздражитель	Концентрация, М	Продолжительность, с		Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
		латентного периода	поисковой реакции				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Малеиновая кислота	0.1	23.1 ± 2.5*	10.9 ± 2.2	70.2 ± 6.7***	60.8	1.1 ± 0.0	9.6 ± 0.7***	10.2 ± 0.9***	47
Малоновая кислота	0.1	29.5 ± 3.5	15.1 ± 3.2	65.2 ± 7.1***	58.4	1.1 ± 0.1	7.5 ± 0.9***	9.1 ± 1.2***	46
Аскорбиновая кислота	0.1	26.5 ± 3.2*	11.1 ± 2.6	63.3 ± 7.0***	57.5	1.0 ± 0.0	9.3 ± 0.9***	9.8 ± 0.9***	49
Гликолевая кислота	0.1	21.5 ± 1.8**	24.8 ± 4.2	60.4 ± 6.8***	55.9	1.0 ± 0.0	7.4 ± 0.6***	7.5 ± 0.6***	53
α-кетоглутаровая кислота	0.1	22.4 ± 1.8**	11.6 ± 2.4	59.6 ± 7.2***	55.4	1.1 ± 0.0	9.0 ± 1.0***	9.8 ± 1.2***	47
Щавелевая кислота	0.1	27.2 ± 3.4*	19.5 ± 4.5	57.4 ± 7.3***	52.2	1.1 ± 0.0	8.9 ± 0.6***	9.6 ± 0.7***	47
Яблочная кислота	0.1	23.4 ± 2.8**	21.8 ± 3.4	56.5 ± 7.4***	53.5	1.1 ± 0.1	7.4 ± 0.7***	8.4 ± 0.8***	46
Адипиновая кислота	0.1	25.2 ± 3.0*	26.5 ± 4.7	55.8 ± 7.7***	53.1	1.2 ± 0.1	8.1 ± 0.7***	9.3 ± 0.7***	43
Лимонная кислота	0.1	22.9 ± 2.6**	10.2 ± 1.8	55.3 ± 7.3***	52.8	1.1 ± 0.0	7.8 ± 0.6***	8.6 ± 0.6***	47
Винная кислота	0.1	23.6 ± 3.0**	16.0 ± 2.3	47.5 ± 8.0**	47.1	1.1 ± 0.1	8.3 ± 0.7***	9.8 ± 1.0***	40
Капроновая кислота	0.1	24.7 ± 3.3**	26.5 ± 6.2	40.0 ± 7.4*	40.1	1.2 ± 0.1	9.3 ± 0.9***	10.5 ± 1.0***	45
Янтарная кислота	0.1	23.6 ± 3.0**	13.8 ± 2.2	38.5 ± 6.8*	38.5	1.1 ± 0.0	7.2 ± 0.5***	8.0 ± 0.6***	52
Пропионовая кислота	0.1	22.3 ± 3.0**	18.3 ± 4.0	37.0 ± 7.2*	36.8	1.1 ± 0.0	5.9 ± 0.6*	6.9 ± 0.7*	46
Муравьиная кислота	0.1	27.8 ± 3.6	23.0 ± 4.9	34.1 ± 7.2	33.2	1.2 ± 0.1	5.9 ± 0.5**	7.2 ± 0.7**	44
Борная кислота	0.1	31.8 ± 3.8	28.5 ± 5.6	32.6 ± 7.2	31.2	1.2 ± 0.1	4.7 ± 0.5	5.3 ± 0.6	43
Уксусная кислота	0.1	24.9 ± 2.6*	21.9 ± 4.3	29.5 ± 7.0	26.6	1.2 ± 0.1	6.7 ± 0.5***	7.8 ± 0.7***	44
Масляная кислота	0.1	30.7 ± 2.9	25.0 ± 4.3	23.4 ± 6.2	15.6	1.1 ± 0.0	6.9 ± 0.5***	7.4 ± 0.5***	47
Валериановая кислота	0.1	23.8 ± 2.2	29.6 ± 5.3	12.2 ± 5.2	-16.7	1.0 ± 0.0	6.6 ± 0.6**	6.8 ± 0.6**	41
Контроль	-	33.9 ± 3.6	15.8 ± 3.2	17.1 ± 5.9		1.1 ± 0.0	4.0 ± 0.5	4.3 ± 0.5	41

Примечание: см. примечание к таблице 3.

аскорбиновую и гликолевую кислоты, во всех опытах схватывались рыбами однократно (Табл. 12).

Средняя продолжительность удержания гранул после первого схватывания и суммарно в течение всего опыта было достоверно более продолжительным для всех кислот за исключением борной кислоты – в 1.5–2.4 раза. Отличия по отношению к контролю достоверные (Табл. 12). Минимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания было зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими яблочную, янтарную,  $\alpha$ -кетоглутаровую, лимонную и малоновую кислоты (0.2 с), максимальное – с гранулами, содержащими аскорбиновую кислоту (40.0 с). Минимальное абсолютное время удержания гранулы в течение всего опыта было сходным – 0.2 с (в опытах с гранулами, содержащими яблочную, янтарную,  $\alpha$ -кетоглутаровую, лимонную и малоновую кислоты) и 41.8 с (в опытах с гранулами, содержащими малоновую кислоту).

#### 4.4.3. Желчные кислоты

Желчные вещества – желчные кислоты их соли представляют большую группу веществ, выполняющих важные физиологические функции в организме животных. Эти вещества содержатся в кормовых объектах рыб и могут определять их пищевую привлекательность. Обонятельная и вкусовая чувствительность рыб к желчным веществам крайне высокая. В данной серии опытов в качестве вкусовых раздражителей использовали две желчные кислоты – дегидрохолевую и таурохолевую, и холат натрия (натриевую соль холевой кислоты).

##### 4.4.3.1. Нильская тилляпия

Для нильской тилляпии холат натрия и дегидрохолевая кислота обладали сильным детергентным действием и резко снижали потребление гранул – в 8.1 и 16.7 раза соответственно. Таурохолевая кислота потреблялась рыбами на

уровне контрольных гранул. Продолжительность латентного периода (промежуток времени от подачи гранулы до начала поиска ее рыбой) для всех кислот достоверно не отличалась от контроля. Максимальная продолжительность латентного периода была зафиксирована в опыте с гранулой, содержащей таурохолевую кислоту (51.5 с). Наиболее короткий латентный период наблюдался в опытах с дегидрохолевой кислотой и холатом натрия (0.2 с) (Табл. 13).

В опытах с гранулами с холевой солью натрия и дегидрохолевой кислотой рыбы достоверно чаще, чем в контроле, совершали повторные схватывания – в среднем в 1.5 и 1.9 раза соответственно. Максимальное абсолютное число повторных схватываний было зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими дегидрохолевую и таурохолевую кислоты – 11.

В опытах с использованием гранул, содержащих холат натрия и дегидрохолевую кислоту, время удержания гранулы после первого схватывания было в 1.6–2.0 раза меньше, чем в контроле и отличалось от него достоверно. Минимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания наблюдалось в опытах с холатом натрия и дегидрохолевой кислотой и составило 0.2 с. Максимальная продолжительность удержания гранулы была зафиксирована в опытах с таурохолевой кислотой – 82.4 с. Гранулы с таурохолевой кислотой удерживались после первого схватывания намного дольше (18.4 с), чем в контрольные, но значимый уровень различий не выявлен. Но при сравнении суммарного времени удержания гранул с таурохолевой кислотой и контрольных гранул различия были статистически значимыми (Табл. 13).

#### 4.4.3.2. Серебристый метиннис

Из использованных для тестирования желчных веществ значимым эффектом на потребление гранул серебристым метиннисом обладал только

**Таблица 13.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) нильской тилапии *Oreochromis niloticus* на агар-агаровые гранулы, содержащие желчные кислоты

Раздражитель	Продолжительность от момента подачи гранулы до схватывания, с	Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Таурохолевая кислота	$3.1 \pm 1.1$	$47.0 \pm 6.2$	2.0	$2.0 \pm 0.2$	$18.4 \pm 2.6$	$22.4 \pm 2.6^{***}$	66
Холат натрия	$1.7 \pm 0.3$	$5.6 \pm 2.8^{***}$	-78.0	$2.3 \pm 0.2^{***}$	$3.8 \pm 0.8^{***}$	$6.9 \pm 1.1^{**}$	71
Дегидрохолевая кислота	$1.6 \pm 0.3$	$2.7 \pm 1.9^{***}$	-88.7	$2.9 \pm 0.2^{***}$	$3.0 \pm 0.4^{***}$	$5.9 \pm 0.6^*$	74
Контроль	$2.1 \pm 0.3$	$45.2 \pm 5.5$		$1.5 \pm 0.1$	$6.0 \pm 0.5$	$7.3 \pm 0.5$	84

Примечание: см. примечание к таблице 3.

холат натрия, присутствие которого в гранулах снижало потребление гранул в 8.2 раза (Табл. 14). Все три желчных вещества не приводили к значимым изменениям числа схватываний гранулы рыбами в опыте. Максимальное абсолютное число повторных схватываний было зарегистрировано для гранул, содержащих таурохолевую кислоту – 13 схватываний в одном из опытов. Однако в среднем число схватываний гранул с этой кислотой, как и с другими кислотами, достоверно не отличалось от контроля (Табл. 14).

Присутствие в гранулах холата натрия значимо снижало не только потребление, но и длительность удержания гранулы после первого схватывания и суммарно за все время опыта (в 1.4 и 1.3 раза, соответственно). Обе желчные кислоты не оказывали статистически значимого эффекта на длительность первого удержания гранулы, но повышали суммарное время удержания гранулы в течение опыта. Минимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт было зарегистрировано в опытах с гранулами, содержащими холат натрия (0.2 с), максимальное – с гранулами, содержащими дегидрохолевую кислоту (133.7 с).

#### 4.4.3.3. Астианакс

Было установлено, что внесение в аквариум использованных в этой серии типов гранул, включая контрольные гранулы, сопровождалось сходным по длительности латентным периодом (промежуток времени от подачи гранулы до начала поиска ее рыбой) и сходным по длительности периодом поиска гранулы. Максимальная и минимальная длительность латентного периода была зафиксирована в опыте с гранулой, содержащей дегидрохолевую кислоту (83.7 с и 0.4 с соответственно). Максимальное время проявления поисковой реакции было отмечено в одном из опытов с гранулой, содержащей холат натрия (72.3 с), минимальное – с гранулой, содержащей таурохолевую кислоту (0.5 с). Схваченную гранулу рыбы редко отвергали и схватывали повторно.



**Таблица 14.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) метинниса *Metynniss argenteus* на агар-агаровые гранулы, содержащие желчные кислоты

Раздражитель	Потребление гранул, %	ИВП, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Дегидрохолевая кислота	$71.7 \pm 6.2$	11.7	$1.8 \pm 0.2$	$14.0 \pm 3.7$	$19.6 \pm 3.7^{**}$	53
Таурохолевая кислота	$55.8 \pm 7.0$	-6.5	$2.3 \pm 0.3$	$10.5 \pm 2.2$	$19.9 \pm 2.8^*$	52
Холат натрия	$7.7 \pm 3.7^{***}$	-78.4	$2.1 \pm 0.2$	$4.1 \pm 1.6^{***}$	$6.6 \pm 1.8^{***}$	52
Контроль	$63.5 \pm 6.7$		$1.5 \pm 0.1$	$5.6 \pm 0.8$	$8.7 \pm 0.9$	52

Примечание: см. примечание к таблице 3.

Среднее число таких действий для гранул с желчными веществами значимо не отличалось от контроля и варьировало в пределах 1.0–1.2 схватывания. (Табл. 15).

Дегидрохолевая и таурохолевая кислоты достоверно повышали потребление гранул – в 3.1 и 2.5 раза, а также вызывали достоверное увеличение длительности удержания гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт. Холат натрия значимого влияния на эти параметры ответа рыб на гранулы не оказывал.

Минимальное абсолютное время удержания гранулы после первого схватывания было зарегистрировано в опытах с холатом натрия (1.0 с), максимальное – с гранулами, содержащими дегидрохолевую кислоту (284.4 с). Минимальное абсолютное суммарное время удержания гранулы наблюдалось при тестировании гранул, содержащих таурохолевую кислоту (1.2 с), максимальное – для гранул, содержащих дегидрохолевую кислоту (284.4 с) (Табл. 15).

#### 4.5. Поведение рыб при потреблении и при отказе от потребления гранулы

Для выяснения особенностей поведения рыб при тестировании гранул нами выполнен сравнительный анализ результатов опытов, завершившихся потреблением гранул (ПГ-опыты), и опытов, закончившихся отказом рыб от потребления схваченной гранулы (ОГ-опыты). Статистическое сравнение выполнено для тех типов гранул, которые были потреблены или окончательно отвергнуты рыбами не менее, чем в шести опытах, что позволяло проводить статистические сравнения поведения рыб.

**Таблица 15.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) астианакса *Astyanax fasciatus mexicanus*, слепая форма, на желчные кислоты.

Раздражитель	Продолжительность латентного периода	Продолжительность проявления поисковой реакции	Потребление гранул, %	ИВ П, %	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы. с		Число опытов
						после первого схватывания	в течение всего опыта	
Личинки хирономид	$26.7 \pm 2.4$	$15.0 \pm 2.1$	$84.0 \pm 0.1^{***}$		$1.1 \pm 0.0$	$9.4 \pm 0.0$	$9.8 \pm 0.0$	50
Дегидрохолевая кислота	$24.3 \pm 3.0$	$19.6 \pm 3.6$	$74.2 \pm 8.0^{***}$	50.8	$1.1 \pm 0.1$	$37.2 \pm 8.8^{***}$	$37.9 \pm 8.8^{***}$	31
Таурохолевая кислота	$19.4 \pm 2.6$	$15.1 \pm 2.7$	$59.4 \pm 8.8^{**}$	42.1	$1.2 \pm 0.1$	$18.4 \pm 2.0^{**}$	$22.6 \pm 2.9^{**}$	32
Холат натрия	$25.0 \pm 3.6$	$17.9 \pm 3.3$	$33.3 \pm 8.3$	15.8	$1.2 \pm 0.1$	$18.6 \pm 2.8$	$20.6 \pm 3.3$	33
Контроль	$29.4 \pm 3.9$	$13.8 \pm 2.6$	$24.2 \pm 7.6$		$1.0 \pm 0.0$	$14.5 \pm 3.9$	$15.5 \pm 3.9$	33

Примечание: см. примечание к таблице 3.

#### 4.5.1. Нильская тилляпия

Сравнительный анализ выполнен по результатам, полученным при тестировании гранул с экстрактом растений, детергентных животных и с желчными кислотами. Сравнение по результатам, полученным при тестировании гранул с экстрактом кормовых животных (за исключением опытов с контрольными гранулами этой серии), выполнить не удалось, поскольку число ОГ- или ПГ-опытов для таких гранул было ниже необходимого минимума (6 опытов).

##### 4.5.1.1. Экстракты растений

Выяснено, что продолжительность латентного периода (время от момента подачи гранулы до ее схватывания рыбой) достоверно ниже в ПГ-опытах для трех типов гранул (ряска, элодея из карьера и одна из контрольных серий) из семи. Число схватываний гранулы в ПГ-опытах было достоверно ниже числа схватываний в ОГ-опытах для всех сравниваемых типов гранул, включая контрольные. Разница по числу схватываний достигала 1.5–2.0 раза (Табл. 16). Продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и суммарно в опыте были сходными для большинства сравниваемых типов гранул, за исключением гранул с экстрактом элодеи (из карьера) и контрольных опытов всех серий. Во всех этих случаях длительность удержания в ПГ-опытах была больше, чем в ОГ-опытах (Табл. 16).

##### 4.5.1.2. Экстракты детергентных животных

Продолжительность латентного периода в ПГ- и ОГ-опытах статистически различалась лишь для гранул с экстрактом кожи спины жерлянки, для остальных 11 типов гранул, для которых было возможным выполнить сравнения, различия не выявлены.

**Таблица 16.** Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) или отверганием гранулы (под чертой) с некоторыми водными экстрактами растений.

Раздражитель	Продолжительность от момента подачи гранулы до схватывания	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
Риччия, <i>Riccia L.</i>	<u>1.3 ± 0.2</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>5.8 ± 0.5</u>	<u>5.8 ± 0.5</u>	<u>62</u>
	2.6 ± 1.8	1.7 ± 0.3	3.5 ± 2.9	5.8 ± 2.3	3
Водяной гиацинт, <i>Eichhórnia crássipes</i> (листья)	<u>1.6 ± 0.2</u> *	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>4.7 ± 0.3</u>	<u>4.7 ± 0.3</u>	<u>61</u>
	3.4 ± 0.8	1.8 ± 0.5	6.0 ± 1.5	6.6 ± 1.4	4
Водяной гиацинт, <i>Eichhórnia crássipes</i> (корни)	<u>1.2 ± 0.1</u>	<u>1.1 ± 0.1</u> ***	<u>5.2 ± 0.6</u>	<u>5.5 ± 0.6</u>	<u>53</u>
	2.4 ± 0.9	2.0 ± 0.2	3.4 ± 0.7	4.6 ± 0.6	8
Салат латук, <i>Lactuca sativa</i>	<u>1.6 ± 0.2</u>	<u>1.0 ± 0.0</u> **	<u>5.9 ± 0.4</u>	<u>6.1 ± 0.4</u>	<u>84</u>
	2.7 ± 0.8	1.5 ± 0.1	5.5 ± 1.0	7.2 ± 1.3	20
Ряска малая, <i>Lemna minor</i>	<u>1.6 ± 0.2</u> *	<u>1.1 ± 0.0</u> ***	<u>5.9 ± 0.4</u>	<u>6.0 ± 0.4</u>	<u>59</u>
	2.5 ± 0.7	2.2 ± 0.3	5.0 ± 0.6	6.7 ± 0.8	18
Канадская элодея, <i>Elodea canadensis</i> I	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>
	1.8 ± 0.2	1.7 ± 0.1	5.9 ± 0.5	7.1 ± 0.5	72
Канадская элодея, <i>Elodea canadensis</i> 2	<u>1.4 ± 0.3</u> **	<u>1.4 ± 0.1</u> *	<u>8.4 ± 0.7</u> ***	<u>9.8 ± 0.8</u> ***	<u>44</u>
	2.5 ± 0.4	1.8 ± 0.1	4.9 ± 0.5	6.2 ± 0.6	56

Контроль 2	$\frac{1.5 \pm 0.3^*}{2.1 \pm 0.3}$	$\frac{1.3 \pm 0.1^{***}}{2.1 \pm 0.2}$	$\frac{7.9 \pm 0.9^{***}}{3.8 \pm 0.4}$	$\frac{9.0 \pm 0.9^{***}}{5.1 \pm 0.4}$	$\frac{37}{37}$
------------	-------------------------------------	---	---	---	-----------------

Примечание. 1 и 2 – элодея канадская из зоомагазина и из естественного водоема (карьер), соответственно. Отличия между опытами закончившимися потреблением и отверганием гранул достоверны при  $p$ : \* –  $< 0.05$ , \*\* –  $< 0.01$ , \*\*\* –  $< 0.001$ . Выделены опыты, для которых статистическое сравнение ПГ- и ОГ-опытов не проводили из-за того, что число опытов в одной из сравниваемых групп было ниже необходимого минимума (6 опытов).

Число повторных схватываний в ПГ-опытах практически всегда было меньше, чем в ОГ-опытах, достоверного уровня эти отличия достигали для 10 типов гранул и отсутствовали лишь в опытах с экстрактом кожи спины жерлянки и кожи взрослой речной миноги. Для некоторых типов гранул различие по числу схватываний было больше, чем в 2 раза. Все без исключения типы гранул, использованные в этой серии, удерживались рыбами после первого схватывания и суммарно за опыт значительно дольше в ПГ-опытах, чем в ОГ-опытах. Эта разница могла составлять в 2.5–3.0 раза и даже более (Табл. 17).

#### 4.5.1.3 Желчные кислоты

В этой серии статистическое сравнение между ответами рыб в ПГ- и ОГ-опытах удалось выполнить лишь для гранул с таурохолиевой кислотой и контрольных гранул. Продолжительность латентного периода не различалась между этими группами опытов. Число схватываний было достоверно меньше в ПГ-опытах, а длительность удержания гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт достоверно длительнее в ПГ-опытах по сравнению с ОГ-опытами для гранул с таурохолиевой кислотой и контрольных гранул (Табл.18).

#### 4.5.2.1. Серебристый метиннис: желчные кислоты

Сравнение ответов рыб в двух группах опытов не выявило значимых различий по числу схватываний гранулы, однако различия по времени удержания гранулы рыбами были сильными. Удержание после первого схватывания и суммарно за опыт в ПГ-опытах было длительнее, чем в ОГ-опытах в 5.0 и в 5.3 раз для гранул с дегидрохолевой кислоты и в 7.8 и 6.8 раза для гранул с таурохолевой кислотой. Почти столь же сильно различались эти параметры и в опытах с контрольными гранулами (Табл. 19).

**Таблица 17.** Параметры вкусового ответа ( $M \pm m$ ) нильской тилапии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) или отверганием гранулы (под чертой) с некоторыми водными экстрактами гидробионтов.

Раздражитель	Продолжительность от момента подачи гранулы до схватывания	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
2015					
Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> пескоройка (мышцы)	<u>4.7 ± 1.4</u>	<u>1.1 ± 0.1**</u>	<u>7.3 ± 0.7***</u>	<u>8.0 ± 0.8***</u>	<u>39</u>
	2.1 ± 0.4	1.9 ± 0.2	3.1 ± 0.5	4.0 ± 0.6	32
Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> пескоройка (кожа)	<u>4.5 ± 1.5</u>	<u>1.2 ± 0.1***</u>	<u>8.3 ± 0.6***</u>	<u>9.0 ± 0.7***</u>	<u>32</u>
	2.9 ± 1.0	2.2 ± 0.2	3.8 ± 0.5	5.6 ± 0.7	33
Шпорцевая лягушка, <i>Xenopus laevis</i>	<u>3.7 ± 1.6</u>	<u>1.2 ± 0.1***</u>	<u>12.4 ± 1.9***</u>	<u>13.3 ± 1.8***</u>	<u>19</u>
	1.6 ± 0.2	2.6 ± 0.3	3.7 ± 0.4	6.0 ± 0.6	42
Озерная лягушка, <i>Pelophylax ridibundus</i>	<u>3.2 ± 1.2</u>	<u>1.6 ± 0.4**</u>	<u>8.2 ± 1.4***</u>	<u>11.1 ± 1.3***</u>	<u>17</u>
	2.9 ± 0.9	2.3 ± 0.2	2.9 ± 0.4	4.4 ± 0.4	44
Травяная лягушка, <i>Rana temporaria</i>	<u>1.5 ± 0.4</u>	<u>1.0 ± 0.0***</u>	<u>7.4 ± 1.1***</u>	<u>7.4 ± 1.1*</u>	<u>9</u>
	2.0 ± 0.5	2.3 ± 0.2	2.9 ± 0.3	4.7 ± 0.4	59
Обыкновенный тритон, <i>Lissotriton vulgaris</i>	<u>2.3 ± 0.8</u>	<u>1.2 ± 0.1**</u>	<u>8.4 ± 1.7***</u>	<u>9.1 ± 1.6**</u>	<u>9</u>
	2.4 ± 0.4	2.3 ± 0.2	2.6 ± 0.3	4.4 ± 0.4	61



Обыкновенная чесночница, <i>Pelobates fuscus</i>	$\frac{9.0 \pm 7.5}{2.5 \pm 0.5}$	$\frac{1.2 \pm 0.2}{2.4 \pm 0.2}$	$\frac{12.9 \pm 2.4}{3.1 \pm 0.4}$	$\frac{13.7 \pm 2.3}{5.3 \pm 0.4}$	$\frac{5}{60}$
Морская звезда, <i>Fromia milleporella</i>	$\frac{1.1 \pm 0.3}{3.8 \pm 0.8}$	$\frac{1.7 \pm 0.7}{2.2 \pm 0.2}$	$\frac{15.6 \pm 6.2}{2.1 \pm 0.3}$	$\frac{17.3 \pm 5.0}{3.6 \pm 0.4}$	$\frac{3}{62}$
Голотурия, <i>Pseudocolochirus violaceus</i>	$\frac{1.2 \pm 0.5}{3.1 \pm 0.6}$	$\frac{2.0 \pm 0.0}{2.5 \pm 0.2}$	$\frac{11.7 \pm 2.0}{2.2 \pm 0.2}$	$\frac{17.2 \pm 2.4}{3.8 \pm 0.3}$	$\frac{2}{66}$
Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	$\frac{0}{2.0 \pm 0.3}$	$\frac{0}{2.2 \pm 0.2}$	$\frac{0}{0.7 \pm 0.1}$	$\frac{0}{1.9 \pm 0.3}$	$\frac{0}{71}$
Голотурия, <i>Holothuria atra</i>	$\frac{0}{2.3 \pm 0.5}$	$\frac{0}{2.3 \pm 0.2}$	$\frac{0}{0.9 \pm 0.1}$	$\frac{0}{1.9 \pm 0.2}$	$\frac{0}{66}$
Контроль 1	$\frac{1.9 \pm 0.5}{2.3 \pm 0.4}$	$\frac{1.2 \pm 0.1^{**}}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{8.9 \pm 0.8^{***}}{3.5 \pm 0.3}$	$\frac{10.2 \pm 0.8^{***}}{4.9 \pm 0.4}$	$\frac{38}{46}$
2016					
Личинки хирономид	$\frac{2.1 \pm 0.3}{4.0 \pm 2.3}$	$\frac{1.0 \pm 0.0^*}{1.5 \pm 0.2}$	$\frac{6.1 \pm 0.3}{3.8 \pm 1.1}$	$\frac{6.2 \pm 0.3}{4.9 \pm 1.0}$	$\frac{98}{6}$
Желтобрюхая жерлянка, <i>Bombina variegata</i> (брюхо)	$\frac{1.9 \pm 0.3}{2.9 \pm 1.0}$	$\frac{1.2 \pm 0.1^{***}}{2.1 \pm 0.2}$	$\frac{11.6 \pm 0.6^{***}}{3.2 \pm 0.7}$	$\frac{11.9 \pm 0.6^{***}}{6.4 \pm 1.4}$	$\frac{83}{17}$

Желтобрюхая жерлянка, <i>Bombina variegata</i> (спина)	$\frac{1.6 \pm 0.4^*}{2.7 \pm 0.4}$	$\frac{1.5 \pm 0.2}{1.5 \pm 0.1}$	$\frac{11.7 \pm 1.1^{***}}{3.9 \pm 0.3}$	$\frac{12.9 \pm 0.9^{***}}{10.2 \pm 5.5}$	$\frac{24}{76}$
Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> (кожа)	$\frac{2.4 \pm 0.8}{2.1 \pm 0.3}$	$\frac{2.0 \pm 0.4}{1.9 \pm 0.1}$	$\frac{11.4 \pm 1.8^{***}}{2.3 \pm 0.2}$	$\frac{13.7 \pm 1.6^{***}}{3.5 \pm 0.3}$	$\frac{14}{86}$
Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> (мышцы)	$\frac{1.5 \pm 0.5}{2.8 \pm 1.1}$	$\frac{1.3 \pm 0.2^*}{2.0 \pm 0.1}$	$\frac{12.8 \pm 1.1^{***}}{2.4 \pm 0.3}$	$\frac{14.3 \pm 1.1^{***}}{3.8 \pm 0.3}$	$\frac{10}{90}$
Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> (икра)	$\frac{3.0 \pm 2.2}{2.3 \pm 0.3}$	$\frac{1.7 \pm 0.3}{2.1 \pm 0.1}$	$\frac{12.5 \pm 1.9}{2.4 \pm 0.3}$	$\frac{16.1 \pm 1.4}{3.8 \pm 0.3}$	$\frac{3}{97}$
Жаба ага, <i>Rhinella marina</i>	$\frac{0}{2.5 \pm 0.5}$	$\frac{0}{2.0 \pm 0.1}$	$\frac{0}{1.2 \pm 0.2}$	$\frac{0}{3.6 \pm 1.7}$	$\frac{0}{100}$
Контроль 2	$\frac{1.7 \pm 0.2}{2.5 \pm 0.5}$	$\frac{1.4 \pm 0.1^*}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{11.1 \pm 0.8^{***}}{5.1 \pm 0.5}$	$\frac{12.8 \pm 0.7^{***}}{6.3 \pm 0.6}$	$\frac{57}{57}$

Примечание. Отличия между опытами закончившимися потреблением и отверганием гранул достоверны при  $p$ : \* –  $< 0.05$ , \*\* –  $< 0.01$ , \*\*\* –  $< 0.001$ . Выделены опыты, для которых статистическое сравнение ПП- и ОГ-опытов не проводили из-за того, что число опытов в одной из сравниваемых групп было ниже необходимого минимума (6 опытов).

**Таблица 18.** Параметры вкусового ответа ( $M \pm m$ ) нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) или отверганием гранулы (под чертой) с желчными кислотами.

Раздражитель	Продолжительность от момента подачи гранулы до схватывания	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
Таурохолевая кислота	$3.6 \pm 1.6$	$1.3 \pm 0.1^{***}$	$33.8 \pm 3.8^{***}$	$36.6 \pm 3.5^{***}$	<u>31</u>
	$2.6 \pm 1.4$	$2.6 \pm 0.4$	$4.9 \pm 1.4$	$9.8 \pm 2.1$	35
Холат натрия	$0.8 \pm 0.1$	$1.5 \pm 0.5$	$27.6 \pm 1.2$	$29.0 \pm 1.1$	<u>4</u>
	$1.7 \pm 0.3$	$2.3 \pm 0.2$	$2.4 \pm 0.5$	$5.6 \pm 0.9$	67
Дегидрохолевая кислота	$0.6 \pm 0.0$	$1.5 \pm 0.0$	$11.2 \pm 3.3$	$15.1 \pm 0.6$	<u>2</u>
	$1.6 \pm 0.3$	$2.9 \pm 0.2$	$2.8 \pm 0.4$	$5.7 \pm 0.6$	72
Контроль	$1.9 \pm 0.5$	$1.2 \pm 0.1^{**}$	$8.9 \pm 0.8^{***}$	$10.2 \pm 0.8^{***}$	<u>38</u>
	$2.3 \pm 0.4$	$1.8 \pm 0.1$	$3.5 \pm 0.3$	$4.9 \pm 0.4$	46

Примечание. см. примечание к табл. 17.

### 4.5.3. Астианакс

#### 4.5.3.1. Желчные кислоты

Продолжительность латентного периода в ПГ- и ОГ-опытах была сходной у всех типов гранул. Статистически достоверное различие по продолжительности поиска гранулы выявлено только для гранул с халатом натрия, поиск этих гранул был в 2.6 раза более длительный в ПГ-опытах. Повторные схватывания всех типов гранул происходили крайне редко и различия по этому показателю между двумя группами опытов не обнаружены. Гранулы со всеми желчными веществами и контрольные гранулы астианаксом намного дольше удерживались во рту как после первого схватывания, так и суммарно за опыт – в 1.8–4.5 раза. Но эти различия отсутствовали при сравнении ответов рыб на гранулы с экстрактом личинок хирономид (Табл. 20).

#### 4.5.3.2. Экстракты кормовых и детергентных животных

Для гранул с экстрактом дафнии продолжительность латентного периода была достоверно ниже в ПГ-опытах, чем в ОГ-опытах. Продолжительность поисковой реакции, число схватываний гранулы в ПГ-опытах и ОГ-опытах статистически не различались для экстрактов всех исследованных животных (Табл. 21). Для гранул с водными экстрактами дафнии продолжительность удержания после первого схватывания в ПГ-опытах была меньше соответствующего показателя в ОГ-опытах. Для гранул, содержащих водные экстракты морской звезды и двух видов голотурий, продолжительность удержания после первого схватывания в ПГ-опытах была выше соответствующего показателя в ОГ-опытах в 1.4–1.8 раза. Продолжительность удержания гранулы в течение всего ПГ-опыта была достоверно выше, чем в ОГ-опытах, содержащих водные экстракты морской звезды и обоих видов голотурий. Продолжительность удержания гранулы в течение всего опыта в ПГ-

опытах была достоверно меньше, чем в ОГ-опытах только для гранул, содержащих водный экстракт дафнии (Табл. 21).

#### 4.5.4. Ротан: экстракты детеррентных животных

Сравнение данных, полученных на ротане, выполнено для двух типов гранул – с экстрактом кожи жабы аги и для контрольных гранул, которыми в этой серии служили гранулы с яблочной кислотой, 0.1 М. Яблочная кислота в этой же концентрации присутствовала также и в гранулах с экстрактом кожи жабы аги. Сравнение не выявило значимых различий между ПГ- и ОГ- опытами по всем регистрировавшимся параметрам – по числу схватываний гранулы и по длительности ее удержания рыбами в ротовой полости (Табл. 22).

**Таблица 19.** Параметры вкусового ответа ( $M \pm m$ ) меттиниса *Metynniss argenteus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) или отверганием гранулы (под чертой) с желчными кислотами.

Раздражитель	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
		после первого схватывания	в течение всего опыта	
Дегидрохолевая кислота	<u>1.7 ± 0.2</u>	<u>18.1 ± 5.0**</u>	<u>25.4 ± 4.7***</u>	<u>38</u>
	1.9 ± 0.3	3.6 ± 1.7	4.8 ± 1.8	15
Таурохолевая кислота	<u>2.7 ± 0.5</u>	<u>17.2 ± 3.4***</u>	<u>32.0 ± 3.4***</u>	<u>29</u>
	1.7 ± 0.4	2.2 ± 0.8	4.7 ± 1.6	33
Холат натрия	<u>1.3 ± 0.3</u>	<u>36.1 ± 12.6***</u>	<u>40.0 ± 11.6***</u>	<u>4</u>
	2.1 ± 0.3	1.5 ± 0.3	3.8 ± 1.0	48
Контроль	<u>1.7 ± 0.2*</u>	<u>7.5 ± 1.1***</u>	<u>12.1 ± 0.9***</u>	<u>33</u>
	1.2 ± 0.1	2.2 ± 0.4	2.8 ± 0.5	19

Примечание. см. примечание к табл. 17.

**Таблица 20.** Параметры вкусового ответа ( $M \pm m$ ) астианакса *Astyanax fasciatus mexicanus* слепая форма, в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) или отверганием гранулы (под чертой) с желчными кислотами.

Раздражитель	Продолжительность латентного периода	Продолжительность проявления поисковой реакции	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Личинки хирономид	<u>26.7 ± 2.4</u>	<u>13.8 ± 2.1</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>9.8 ± 1.2</u>	<u>10.1 ± 1.2</u>	<u>42</u>
	26.8 ± 8.6	21.5 ± 6.6	1.3 ± 0.3	7.0 ± 1.0	8.2 ± 1.4	8
Дегидрохолевая кислота	<u>24.5 ± 3.8</u>	<u>21.1 ± 4.4</u>	<u>1.1 ± 0.1</u>	<u>43.9 ± 11.7*</u>	<u>44.7 ± 11.6**</u>	<u>23</u>
	23.7 ± 4.3	15.2 ± 6.1	1.1 ± 0.1	18.2 ± 3.6	18.4 ± 3.5	8

Таурохолевая кислота	<u>22.6 ± 3.9</u>	<u>18.0 ± 3.8</u>	<u>1.2 ± 0.1</u>	<u>22.0 ± 2.1**</u>	<u>27.4 ± 3.8**</u>	<u>19</u>
	14.7 ± 2.5	10.9 ± 3.5	1.2 ± 0.1	13.2 ± 3.6	15.5 ± 3.7	13
Холат натрия	<u>18.0 ± 4.8</u>	<u>30.2 ± 6.9*</u>	<u>1.1 ± 0.1</u>	<u>30.1 ± 4.5**</u>	<u>30.6 ± 4.5**</u>	<u>11</u>
	28.5 ± 4.7	11.8 ± 2.9	1.2 ± 0.1	12.9 ± 3.0	15.6 ± 4.1	22
Контроль	<u>24.2 ± 7.6</u>	<u>11.5 ± 3.1</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>29.2 ± 13.4*</u>	<u>29.2 ± 13.4*</u>	<u>8</u>
	31.0 ± 4.6	14.5 ± 3.3	1.0 ± 0.0	9.8 ± 2.3	11.1 ± 2.5	25

Примечание. см. примечание к табл. 17.

**Таблица 21.** Параметры вкусового ответа ( $M \pm m$ ) астианакса *Astyanax fasciatus*, слепая форма, в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) или отверганием гранулы (под чертой) с водными экстрактами гидробионтов.

Раздражитель	Концентрация, М	Продолжительность, с		Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
		латентного периода	поисковой реакции		после первого схватывания	в течение всего опыта	
Коретра, <i>Chaoborus sp</i>	175.0г/л	<u>18.0 ± 1.7</u>	<u>22.2 ± 3.6</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>2.3 ± 0.2</u>	<u>2.4 ± 0.2</u>	<u>54</u>
		31.6 ± 4.0	41.8 ± 36.2	1.0 ± 0.0	3.9 ± 0.9*	3.9 ± 0.9*	2
Каланида, <i>Hemidiaptomus sp</i>	175.0г/л	<u>18.3 ± 2.1</u>	<u>20.3 ± 3.2</u>	<u>1.1 ± 0.0</u>	<u>4.0 ± 0.4</u>	<u>4.5 ± 0.5</u>	<u>51</u>
		23.6 ± 11.5	26.7 ± 19.0	1.3 ± 0.3	4.0 ± 1.1	4.7 ± 1.4	4
Артемия, <i>Artemia salina</i>	175.0г/л	<u>20.1 ± 1.9</u>	<u>15.7 ± 2.9</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>3.5 ± 0.2</u>	<u>3.7 ± 0.3</u>	<u>51</u>
		41.1 ± 12.7	49.5 ± 10.7**	1.0 ± 0.0	4.4 ± 1.1	4.4 ± 1.1	5
Дафния, <i>Daphnia magna</i>	175.0г/л	<u>14.5 ± 1.2</u>	<u>15.8 ± 3.3</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>3.4 ± 0.2</u>	<u>3.6 ± 0.3</u>	<u>47</u>
		37.6 ± 6.0***	27.3 ± 6.7	1.0 ± 0.0	5.6 ± 0.7**	5.6 ± 0.7**	6
Трубочник, <i>Tubifex tubifex</i>	175.0г/л	<u>17.1 ± 2.1</u>	<u>17.7 ± 2.7</u>	<u>1.2 ± 0.1</u>	<u>5.6 ± 0.5</u>	<u>6.3 ± 0.6</u>	<u>42</u>
		12.7 ± 2.7	25.7 ± 9.0	1.0 ± 0.0	5.2 ± 0.6	5.2 ± 0.6	11

Личинки хирономид	175.0 г/л	<u>22.9 ± 1.7</u>	<u>17.1 ± 2.0</u>	<u>1.1 ± 0.0</u>	<u>4.4 ± 0.3</u>	<u>5.0 ± 0.4</u>	<u>101</u>
		26.2 ± 2.8	18.7 ± 3.9	1.2 ± 0.1	3.8 ± 0.3	4.7 ± 0.5	33
Морская звезда, <i>Fromia milleporella</i>	10 г/л	<u>19.5 ± 2.2</u>	<u>31.4 ± 7.6</u>	<u>1.2 ± 0.1</u>	<u>8.0 ± 0.8</u>	<u>8.8 ± 1.0</u>	<u>18</u>
		19.2 ± 2.4	18.2 ± 4.7	1.1 ± 0.1	4.9 ± 0.4***	5.1 ± 0.4**	38
Голотурия, <i>Holothuria atra</i>	г/л	<u>21.1 ± 4.0</u>	<u>17.6 ± 5.3</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>10.5 ± 1.6</u>	<u>10.5 ± 1.6</u>	<u>13</u>
		17.1 ± 2.0	18.8 ± 3.3	1.1 ± 0.0	5.9 ± 0.5**	6.0 ± 0.5**	43
Голотурия, <i>Pseudocolochirus violaceus</i>	10 г/л	<u>26.8 ± 11.2</u>	<u>13.5 ± 7.5</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>6.5 ± 0.8</u>	<u>6.5 ± 0.8</u>	<u>10</u>
		22.7 ± 3.0	16.4 ± 3.4	1.0 ± 0.0	4.3 ± 0.4*	4.6 ± 0.4*	46
Серая Жаба, <i>Bufo bufo</i>	10 г/л	<u>14.4 ± 0.0</u>	<u>0.3 ± 0.0</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>9.7 ± 0.0</u>	<u>9.7 ± 0.0</u>	<u>1</u>
		18.9 ± 2.0	23.8 ± 4.4	1.1 ± 0.0	4.1 ± 0.4	4.3 ± 0.4	54
Контроль	-	<u>39.9 ± 19.0</u>	<u>52.7 ± 51.9</u>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>4.6 ± 0.4</u>	<u>4.6 ± 0.4</u>	<u>4</u>
		23.7 ± 2.6	29.5 ± 6.0	1.1 ± 0.0	3.4 ± 0.3	3.5 ± 0.3	39

Примечание. см. примечание к табл. 17.



**Таблица 22.** Параметры вкусового ответа ( $M \pm m$ ) ротана *Perccottus glenii* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) или отверганием гранулы (под чертой) с некоторыми водными экстрактами гидробионтов.

Раздражитель	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
		после первого схватывания	в течение всего опыта	
Жаба ага, <i>Rhinella marina</i>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>11.4 ± 0.7</u>	<u>11.4 ± 0.7</u>	<u>10</u>
	1.0 ± 0.0	8.7 ± 1.7	8.8 ± 1.7	25
Серая Жаба, <i>Bufo bufo</i>	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>29.6 ± 9.6</u>	<u>29.6 ± 9.6</u>	<u>4</u>
	1.2 ± 0.1	11.6 ± 2.9	12.5 ± 2.9	31
Яблочная кислота	<u>1.0 ± 0.0</u>	<u>9.3 ± 0.3</u>	<u>9.3 ± 0.9</u>	<u>29</u>
	1.3 ± 0.3	9.6 ± 3.4	9.8 ± 3.4	6

Примечание. см. примечание к табл. 17.

## 5. Обсуждение результатов

Процесс поиска, выбора и потребления пищи у рыб, как и у других животных регулируется большинством, если не всеми, сенсорными системами, которыми они обладают (Павлов, Касумян, 1990). Роль внутриротовой рецепции – вкусовой, тактильной и общего химического чувства, заключается в завершающем сенсорном контроле схваченной добычи, которая затем потребляется, либо не используется в пищу. Известно, что спектры питания многих рыб включают довольно большое число различных организмов, которые у различных видов, в том числе у симпатрических, совпадают лишь частично или не совпадают вовсе. Выраженная пищевая избирательность является характерной особенностью рыб в природных водоемах (Wootton, 1998). Известно также, что хорошо выраженной видовой специфичностью обладают вкусовые спектры рыб. Это установлено с помощью различных электрофизиологических методов и подходов и подтверждено затем методами поведенческого тестирования на примере различных групп химических веществ (Caprio, 1982; Hara et al., 1999; Kohbara et al., 2002; Kasumyan, Døving, 2003; Yamashita et al., 2006). Эти данные дают основание полагать, что избирательное потребление рыбами одних пищевых организмов и отвергание других обеспечивается главным образом благодаря вкусовой рецепции. Однако высказанное предположение требует новых экспериментальных доказательств. Результаты нашей работы подтвердили справедливость данного предположения, а также уточнили и выявили ряд новых особенностей вкусовой рецепции рыб и проявляемых ими вкусовых предпочтений.

### 5.1. Вкусовая привлекательность кормовых организмов

Одной из основных задач нашего исследования было проверить экспериментальным путем, различаются ли различные растения и животные, которыми рыбы могут питаться, своими вкусовыми свойствами для них. Эта задача была выполнена на нильской тилляпии - типичном эврифаге,

использующим в пищу разнообразные кормовые организмы, как растения, так и животные (Trewavas, 1983).

Полученные данные показывают, что большинство использованных для тестирования животных и растений – 10 из 11, имеют привлекательный вкус для нильской тилапии (Виноградская, Касумян, 2019). Такое большое количество привлекательных объектов может быть связано с эврифагией характерной для многих видов тилапий (Philippart, Ruwet, 1982). Известно, что основу рациона питания крупных особей нильской тилапии составляют планктонные сине-зеленые, зеленые и диатомовые водоросли, а также детрит. Объектами питания тилапии становятся многие водные животные – планктонные ракообразные, коловратки, упавшие в воду насекомые и их личинки и даже молодь рыб (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, 1987, 1993; Getachew, Fernando, 1989). Иногда такие объекты (например, личинки хирономид), могут составлять значительную долю в рационе тилапии (Trewavas, 1983).

Для тилапии характерна высокая пищевая пластичность, проявляющаяся в освоении новых пищевых организмов при сезонных или иных изменениях условий существования и при инвазии в новые водоёмы (Philippart, Ruwet, 1982). Однако только эврифагией и пищевой пластичностью нельзя объяснить высокую вкусовую привлекательность для нильской тилапии организмов, которые далеки от неё по среде обитания, ареалу и образу жизни и не могут рассматриваться даже в качестве потенциальных кормовых объектов. В отличие от пресноводной тилапии северная креветка и каланиды – типично морские животные, артемия обитает в замкнутых водоёмах с высокой соленостью. В африканских водоёмах, в которых обитает нильская тилапия, нельзя встретить водный гиацинт или малую ряску, а латук не является водным растением. Несмотря на это, экстракты всех исследованных нами животных и большинства растений были высоко привлекательными для тилапии. Видимо, стимулирующий эффект вызван наличием в составе этих и многих других организмов распространенных химических веществ, таких как свободные

аминокислоты, карбоновые кислоты и другие низкомолекулярные соединения (Dabrowski, Rusiecki, 1983; De la Noue, Choubert, 1985; Holm, Walther, 1988; Kumai et al., 1989; Шивокене, 1989; Carr et al., 1996; Bogut et al., 2007; Kamio, Derby, 2017; Jiménez-Prada et al., 2018). Известно, что в листьях латука много аспаргина, глутамина, пролина, серина, аланина и других аминокислот и их производных (Uhazy et al., 1978), по другим данным – глутаминовой и аспарагиновой кислот и лизина (Johnsen, Adams, 1986). В ряске высокое содержание аспарагиновой и глутаминовой кислот (<http://zelenaya-lavka.ru/shop/travy/riaska-malaia-trava/>).

Растительная пища преобладает в рационе нильской тилляпии в естественных водоёмах (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, 1987, 1993; Getachew, Fernando, 1989). Экстракты большинства использованных нами растений имеют для неё высоко привлекательный вкус и повышают потребление агар-агаровых гранул, что соответствует хорошо выраженной фитофагии нильской тилляпии. Известно, что для многих рыб и других животных, являющихся факультативными и облигатными фитофагами, привлекательным вкусовым свойством обладает сахароза (Бронштейн, 1950; Кассиль, 1972; Харборн, 1985; Касумян, Морси, 1997; Касумян, Николаева, 1997; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Сахароза и многие другие сахара являются высокоэффективными вкусовыми стимуляторами для нильской тилляпии (Levina et al., 2021).

Из протестированных нами растений оценке вкусовой привлекательности для рыб ранее подвергалась малая ряска. Интересно, что нильская тилляпия также потребляла гранулы с экстрактом ряски хуже, чем с экстрактом других растений – риччии, водяного гиацинта и латука (Виноградская, Касумян, 2019). Плотва *Rutilus rutilus* потребляла агар-агаровые гранулы с экстрактом ряски лучше, чем контрольные, но менее охотно, чем с экстрактом нитчатки *Cladophora sp.* (Касумян, Тинькова, 2013). Избираемость ряски была невысокой в опытах с белым амуром *Stenopharyngodon idella*, в которых рыбам одновременно предлагалось 6–8 видов растений из примерно 80,

использованных для тестирования (Строганов, 1963). В других экспериментах ряска отвергалась белым амуром, предположительно, из-за неприятного вкуса (Vincent, Sibbing, 1992). Ряска, плавающая на поверхности и зачастую имеющая в водоёме большую численность, хорошо заметна и доступна для рыб. В ней, оказывается, содержатся не только аминокислоты, придающие пище приятный вкус, но и много флавоноидов и тритерпеновых соединений (<http://zelenaya-lavka.ru/shop/travy/riaska-malaia-trava/>). Присутствие именно этих широко распространенных и многочисленных веществ, относящихся к вторичным метаболитам, вынуждает растительноядных рыб и других фитофагов полностью или частично отказываться от питания данными растениями (Lewis, 1985; Hay et al., 1987; Targett et al., 1986; Steinberg, Paul, 1990; Capper et al., 2006; Paul et al., 2006; Paul et al., 2007; Kamio et al., 2016).

В отличие от ряски вкус плавающего на поверхности воды водяного гиацинта оказался высоко привлекательным для нильской тиляпии, причем привлекательным вкусом обладали не только корни, но и листья (Виноградская, Касумян, 2019). Это инвазийное растение широко распространилось в тропической и субтропической зонах всех континентов и часто создаёт во внутренних водоёмах большую биомассу. Вероятно, отсутствие химической защиты у водяного гиацинта от потребления нильской тиляпией можно объяснить различием естественных ареалов этих двух видов. Родина водяного гиацинта - тропические районы Америки, нильская тиляпия обитает в водоемах Африки и Передней Азии (Trewavas, 1983; Шанцер, 2017). Нельзя исключать, что отсутствие у водяного гиацинта отталкивающего вкуса для тиляпии обусловлено использованием этим растением других защитных механизмов, препятствующих или компенсирующих его потребление фитофагами, таких, как невероятно высокий темп роста и быстрое размножение. Известно, что водяной гиацинт является опасным для человека растением, так как содержит в себе большое количество кристаллов оксалата кальция (Шанцер, 2017). Кристаллы могут снижать текстурные качества водяного гиацинта, а кальций – влиять на его вкусовые свойства. Известно, что у человека степень

выраженности горького вкуса пищевых растений хорошо коррелирует с концентрацией в них  $\text{Ca}^{2+}$  (Tordoff, Sandell, 2009).

Канадская элодея также является инвазийным гидрофитом. Но её вкусовые качества для нильской тилляпии не такие, как у водяного гиацинта и других исследованных нами растений. Присутствие экстракта элодеи в гранулах не стимулирует, а, наоборот, полностью блокирует их потребление (серия 2), либо не оказывает на него какого-либо влияния (серия 1). Обнаруженная вкусовая детеррентность элодеи подтверждает высказывавшиеся ранее предположения о химической защищенности этого растения от различных фитофагов (Newman 1991; Kornijow et al. 1995) и соответствует экспериментальным данным об избегании использования одного из видов элодеи (*Elodea nuttallii*) в пищу гусеницами подводной белой огневки *Acentria ephemerella* (Erhard et al., 2007). Защитные химические свойства могут быть обусловлены содержанием флавоноидаов, обнаруженных у обоих видов элодеи (Mues, 1983; Erhard et al., 2007) и являющимися, как отмечено выше, эффективными природными вкусовыми детеррентами для рыб.

Однако вкусовые детерренты, по-видимому, не обеспечивают полную защиту канадской элодеи от потребления ее рыбами. Известно, что элодею в пищу использует плотва *Rutilus rutilus* (Horppilla, 1994; Prejs, Jackowska, 1978 – обе цит. по Horppilla, Nurminen, 2009), элодеей в эксперименте питается белый амур (Bonar et al., 1990; Vincent, Sibbing, 1992), а при наличии выбора белый амур выбирает канадскую элодею гораздо чаще, чем несколько десятков других предложенных растений (Строганов, 1963). Неодинаковое отношение к вкусу канадской элодеи может быть объяснено видовой специфичностью вкусовых спектров различных видов рыб (Kasumyan, Døving, 2003). Однако более реальной причиной, по-видимому, необходимо считать изменчивость химического состава водных растений, в том числе канадской элодеи. Элодея из различных водоёмов может существенно отличаться по содержанию в ней ряда химических элементов и некоторых органических веществ, что оказывает влияние на потребление элодеи рыбами (белым амуром) (Bonar et al., 1990). В

наших опытах вкусовые качества элодеи, имеющей разное происхождение, также сильно различались ( $p < 0.001$ ). Вероятно, что химический состав воды и условия выращивания элодеи, взятой нами из карьера и приобретенной в зоомагазине, отличались, что и повлияло на столь сильные различия вкусовой привлекательности этих исследованных образцов. Нужно отметить, что элодея из карьера была взята в первой декаде июня, т.е. представляла собой молодое растение. Чаще всего (Cronin, Hay, 1996a) молодые верхушечные побеги растений накапливают в себе больше защитных веществ и оказывают более сильный детеррентный эффект на фитофагов, чем более старые (Hay et al., 1988; Carlson et al., 1989; Meyer, Paul, 1992, 1995; Lima et al., 2008). Это хорошо согласуется с теорией оптимальной защиты, согласно которой защитные вещества должны распределяться в организме так, чтобы наибольшая их концентрация создавалась в наиболее уязвимых структурах или частях растений и животных (Rhoades, 1979).

В целом, полученные нами данные показывают, что пищевые организмы различаются своими вкусовыми свойствами для рыб. Это подтверждает результаты более ранних исследований, в том числе выполненных с использованием аналогичной или сходных методик (Lari et al., 2013; Касумян, Тинькова, 2013; Тинькова и др., 2014). Биологический смысл различий объектов питания по вкусовой привлекательности вполне очевиден и имеет прямое отношение к селективному питанию рыб, к избирательному потреблению ими одних доступных кормовых организмов и отказу от использования других. Результаты исследования указывают на способность рыб тонко дифференцировать пищевые организмы по их вкусовым качествам и подчеркивают важную роль вкусовой рецепции в выборе рыбами адекватных объектов питания.

## 5.2. Природные детерренты

Другим направлением наших работ, тесно связанным с предыдущим, была оценка вкусовой привлекательности амфибий, которые в некоторых

случаях могут быть потенциальными пищевыми объектами для рыб. Молодь амфибий, а также взрослые особи видов, ведущие водный образ жизни, постоянно встречаются с рыбами. Другие амфибии значительную часть времени или почти весь годовой цикл проводят вне воды. Но подавляющее число таких амфибий вынуждены возвращаться в водоемы для зимовки или для размножения (Кузьмин, 2012.). Амфибии, не покидающие водоемы и возвращающиеся в них лишь на короткое время неизбежно сталкиваются с риском подвергнуться атакам и быть истребленными крупными рыбами. Для некоторых рыб, например, для европейского сома *Silurus glanis*, амфибии служат излюбленной пищей (Сабанеев, 1911).

Амфибии крайне уязвимы для самых разных хищников и в период пребывания вне воды. На лягушек и жаб охотятся такие животные как лиса *Vulpes vulpes*, енот *Procyon lotor*, змеи (уж обыкновенный *Natrix natrix*, гадюка обыкновенная *Vipera berus*), серая крыса *Rattus norvegicus*, соболь *Martes zibellina*, лесной хорек *Mustela putorius*, выхухоль *Desmana moschata*, обыкновенный еж *Echinaceus europaeus*, европейский крот *Talpa europaea*, речная выдра *Lutra lutra*, каменная и лесная куница *Martes foina*, *Martes martes*, обыкновенный барсук *Meles meles*, степной и лесной хорек *Mustela eversmannii*, *Mustela putorius*, норка *Mustela lutreola* (Калецкая, 1953; Каспарсон, 1958; Тарашук, 1959; Голодушко, 1961; Стрелков, 1963; Бердибаева, 1970; Гаранин, 1976; Яковлев, 1981; Попа, Тофан, 1982; Пикулик, 1985; Щербак, Щербань, 1980). Малоподвижные амфибии становятся легкой добычей многих птиц – цапли *Ardea cinerea*, аиста *Ciconia ciconia*, ворона *Corvus corax*, малой выпи *Ixobrychus minutus*, филина *Bubo bubo*, скопы *Pandion haliaetus*, серой неясыти *Strix aluco*, малого подорлика *Clanga pomarina*, кобчика *Falco vespertinus*, обыкновенного и ястребиного канюка *Buteo buteo*, *Buteo indicus*, луны болотного *Circus aeruginosus*, осоеда *Pernis ptilorhynchus* (Кузьмин 2012, Боголюбов, Жданова, Кравченко, 2006; Смогоржевский, 1959). Арсенал защитных адаптаций у амфибий небольшой, у многих он включает преимущественно сумеречно-ночной образ жизни, спасающий от встречи со многими дневными



хищниками. Лишь немногие из амфибий способны к быстрому бегству при возникновении неожиданной опасности. Многие из них в такой ситуации способны принимать угрожающие позы – приподниматься на вытянутых ногах, опускать голову, увеличивать объем своего тела (Noble, 1931). Жерлянки в случае опасности характерным образом изгибают туловище и демонстрируют яркий предупредительный рисунок на брюшке (Чернай, 1852; Никольский, 1902; Коссов, 1998).

Эффективность этих предупреждающих зрительных сигналов амфибий специально не оценивалась, но можно полагать, что такой способ защиты вряд ли является основным для таких уязвимых и легко доступных животных. Существенно большую роль в снижении пресса хищников несомненно играет химическая защита, хорошо развитая у амфибий. У многих из них в коже имеется большое число мелких желез, вырабатывающих токсический секрет, предохраняющих также от эктопаразитов и от развития микробных и грибковых инфекций (Орлов, Гелашвили, Ибрагимов, 1990). При нападении хищника именно мелкие ядовитые железы первыми рефлекторно выделяют секрет с резким специфическим запахом, горьким вкусом, вызывающим жжение и рвоту (Орлов, Гелашвили, Ибрагимов, 1990). Также у многих амфибий имеются две крупные паротидные железы, выделяющие защитный секрет при сильном испуге животного или механическом воздействии. Паротидные железы играют важную роль при снижении физиологической активности, например, во время зимней спячки: при сдавливании железы эпителиальная пробка выталкивается и ядовитый секрет может с силой выбрасываться наружу, иногда на расстояние до 1 метра (Орлов, Гелашвили, Ибрагимов, 1990).

О природе и действии токсических веществ, содержащихся в коже амфибий, имеется достаточно много сведений в литературе. Однако обладает ли кожный секрет амфибий кроме токсического, одновременно и отталкивающими вкусовыми свойствами для хищников, известно крайне мало. Сообщается, что некоторые из амфибий воспринимаются человеком по вкусу

как вызывающие чувство горечи и жжения (Wassersug, 1971; Daly et al., 2004). Эксперименты, выполненные с икрой и головастиками серой жабы, показали, что после схватывания рыбы (ротан *Perccottus glenii* и др.) отказываются заглатывать их и отвергают (Heusser, 1971; Manteifel, Reshetnikov, 2002; Решетников, 2008). Эти данные указывают на присутствие в икре и головастиках серой жабы веществ, которых принято называть вкусовыми детеррентами – специально накапливаемых химических соединений, поступающих с пищей или вырабатываемых в организме *de novo* и придающих потенциальным жертвам отталкивающий вкус. Сохраняются ли вкусовые детерренты у взрослых амфибий, насколько высок эффект этих веществ и проявляется ли по отношению к ним характерная для вкусовой системы рыб видовая специфичность – эти вопросы в определенной степени нам удалось выяснить в результате выполненных нами экспериментов по тестированию вкусовых свойств для рыб экстрактов кожи разных видов амфибий и некоторых других животных.

Сенсорная основа аверсивного оросенсорного действия природных детеррентов остается неясной и ранее в литературе не анализировалась. Обоняние может быть исключено из рассмотрения в качестве системы, ответственной за проявление рыбами ответов на гранулы с экстрактами или веществами (Kasumyan, Døving, 2003; Касумян, Сидоров, 2012). Очевидно, что рецепция природных детеррентов, находящихся в схваченных гранулах, может осуществляться вкусовой системой и/или общим химическим чувством. Рецепторные структуры этих двух хемосенсорных систем – многочисленные вкусовые почки, одиночные хемосенсорные клетки и свободные нервные окончания тройничного и лицевого нервов распределены у рыб по всей ротовой полости (Kapoor et al., 1975; Whitear, 1971, 1992; Devitsina, 2005). Какие из этих рецепторов ответственны за восприятие природных детеррентов и в какой мере – вопрос, ответ на который требует специальных исследований. До его выяснения мы условно относим природные детерренты к вкусовым стимулам.

В зарубежной литературе обычно используют сенсорно нейтральные термины palatability/unpalatability для характеристики свойств детергентов.

### 5.2.1. Шпорцевая лягушка

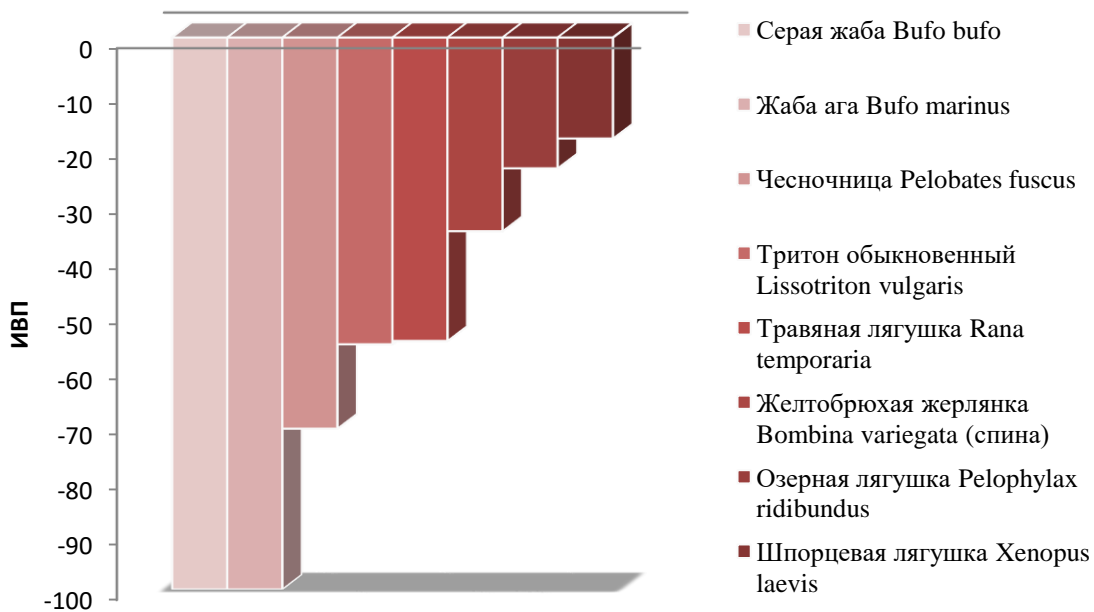
Было обнаружено, что у 7 из 8 видов исследованных нами амфибий кожа, взятая со спины, содержит вещества с детергентной активностью. И только у шпорцевой лягушки этот эффект не выявлен (рис.6). Известно, что в секрет кожных желез шпорцевой лягушки входят разнообразные пептиды и индолалкиламины, многие из которых являются нейролептиками. У северного американского ужа *Nerodia sipedon* этот секрет в течение 30 с вызывает дискинезию челюстных мышц и другие мышечные эффекты (широкое раскрытие челюстей, движения языком и т.п.), что способствует высвобождению амфибий или замедляет их заглатывание хищником (Barthalmus, Zielinski, 1988). Однако у совместно обитающих со шпорцевой лягушкой и питающихся ею африканских водных змей *Lycodonomorphus rufulus* и *L. laevissimus*, использующих приемы охоты, не приводящие к продукции обильного кожного секрета у жертвы, отказы от потребления и высвобождение схваченных шпорцевых лягушек не наблюдали. Секрет шпорцевой лягушки был менее действенным и при других испытаниях (Zielinski, Barthalmus, 1989). Шпорцевая лягушка и нильская тилапия, на примере которой были выполнены наши эксперименты по оценке детергентности этой амфибии, относятся к африканским видам, их ареалы перекрываются в центральной зоне этого континента (Trewavas, 1983; Кудрявцев, Фролов, Королев, 1991; Hickling, 1962; Кочетов, 1991). Нельзя исключать, что отсутствие детергентного эффекта экстракта кожи шпорцевой лягушки для нильской тилапии может быть связано с коадаптацией этих двух видов.

### 5.2.2. Озерная лягушка и желтобрюхая жерлянка

У озерной лягушки и желтобрюхой жерлянки детергентность, согласно нашим данным, невысокая, экстракт их кожи снижает потребление гранул

относительно слабо (табл. 6; рис. 6). Озерная лягушка может истребляться многими хищниками.

Сообщается, что ею охотно питаются многие рыбы: жерех *Aspius aspius*, окунь обыкновенный *Perca fluviatilis*, обыкновенный судак *Sander lucioperca*, щука обыкновенная *Esox lucius*, налим *Lota lota*, сом обыкновенный, различные млекопитающие, птицы и пресмыкающиеся: европейская болотная черепаха *Emys orbicularis*, каспийская черепаха *Mauremys caspica*, пустынный варан *Varanus griseus*, уж обыкновенный и водяной – *Natrix natrix*, *N. tessellata*, каспийский, большеглазый и узорчатый полоз – *Hierophis caspius*, *Elaphe dione*, *Ptyas mucosus*, среднеазиатская кобра *Naja oxiana*, гюрза *Macrovipera lebetina*, ворон *Corvus corax*, черная ворона *C. corone*, грач *C. frugilegus*, сорока *Pica pica*, обыкновенный канюк *Buteo buteo*, осоед *Pernis apivorus*, серая неясыть *Strix aluco*, филин *Bubo bubo*, обыкновенная бурозубка *Sorex araneus*, выхухоль *Desmana moschata*, серая крыса *Rattus norvegicus*, водяная крыса *Arvicola terrestris*, волк *Canis lupus*, лисица обыкновенная *Vulpes vulpes*, енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* и т.д. (Кузьмин, 2012; Гаранин, 1978; Дементьев и др., 1951; Папанян, 1952; Смогоржевский, 1959; Щербак, Щербань, 1980).



**Рисунок 6.** Индексы вкусовой привлекательности (ИВП) водного экстракта кожи амфибий для нильской тилапии *Oreochromis niloticus*.

Ареалы озерной лягушки и нильской тилапии пересекаются лишь частично – в Передней Азии и Северной Африке. Данные о наличии у озерной лягушки каких-либо специфических защитных адаптаций в литературе не найдены. Возможно к таким адаптациям можно отнести довольно большие размеры озерной лягушки, считающейся самым крупным земноводным Палеарктики – взрослые особи могут достигать до 17 см (Герасимов, 1962). Скрываться от опасности способствует, по-видимому, также довольно высокая пугливость и подвижность озерной лягушки, уход в заросли водных растений или зарывание в донный грунт (Терентьев, 1924). Упоминаний о токсичности озерной лягушки нами в литературе не найдено.

Желтобрюхая жерлянка значительно меньше по размерам, чем озерная лягушка и другие исследованные нами *Anura*. В природных водоемах желтобрюхой жерлянкой могут питаться водяной и обыкновенный ужи *Natrix natrix*, *N. tessellata*, некоторые птицы (Щербак, Щербань, 1980). Спасаться от врагов жерлянкам помогает их большая осторожность (Терентьев, 1924; Schneider 1954; Гаранин, 1978). Эффективной защите способствует высокая токсичность жерлянок, считающихся наиболее ядовитыми из бесхвостых амфибий России (Федярова, 1973). Пенистый секрет кожных желез жерлянки (фринолизин) считается более ядовитым, чем секрет обыкновенной жабы (Павловский, 1931). Совместная транспортировка жерлянки с другими амфибиями приводит к их гибели (Ясюкевич, 2003). При совместном содержании в аквариумах или бассейнах вместе со змеями, черепахами или крокодилами жерлянки остаются нетронутыми и попыток нападения на них не отмечалось (Gadow, 1923 – цит. По Котт, 1950). Кожный секрет желтобрюхой жерлянки изменяет вязкость крови, нарушает суспензионную стабильность и деформационную способность эритроцитов (Корнеева, 1989). Окраску жерлянок некоторые исследователи считают покровительственной – сверху (спина) окраска близка к цвету дна водоема, снизу (брюшко) окраска имитирует поверхность воды с ряской и тенями и солнечными бликами (Терентьев, 1924). Однако согласно другим мнениям, яркий по окраске пигментный узор на

брюшной поверхности жерлянок, формируемый к началу первой зимовки и затем сохраняющийся неизменным (Масалыкин, 1989), выполняет не покровительственную, а апосематическую функцию. При внезапной угрозе жерлянки изгибают характерным образом тело и демонстрируют свое ярко окрашенное брюшко, как бы предупреждая нападающих о своей высокой токсичности (Никольский, 1902; Noble, 1931; Котт, 1950). Вполне возможно, что выявленная нами вкусовая детеррентность веществ кожи жерлянки играет лишь вспомогательную (дополнительную) роль в общем комплексе защитных механизмов жерлянки, включающем также высокую токсичность этих амфибий, апосематическую окраску и большую осторожность.

### 5.2.3. Травяная лягушка, обыкновенная чесночница и обыкновенный тритон

Значительно более сильными, чем у озерной лягушки и желтобрюхой жерлянки отпугивающими вкусовыми свойствами обладает экстракт кожи травяной лягушки, обыкновенной чесночницы и обыкновенного тритона. Как и многие другие представители земноводных, они тоже служат объектами питания для разнообразных облигатных или факультативных хищников (Мантейфель, 1989; Решетников, 2001, Дунаев, 1999; Кузьмин, 2012). Выживанию в природе травяной лягушке и особенно чесночнице помогает их склонность в той или иной мере к сумеречно-ночному типу активности. Кроме того, чесночница, ведущая полуройный образ жизни, способна зарываться в грунт и использовать для временного пребывания и другие убежища. Приписываемый чесночнице запах чеснока, благодаря которому даны немецкое и русское названия этой лягушке, большинство исследователей не отмечает (Кузьмин, 2012), поэтому запаховая репеллентность чесночнице вряд ли присуща. Однако есть противоположные утверждения, что чесночницы в момент опасности выделяют ядовитую жидкость, которая источает резкий и неприятный запах, похожий на запах жженого пороха или чеснока (Хазиева, Болотников, 1972; Дунаев, 1999). Кожный секрет чесночницы токсичен для мелких животных, у человека он вызывает раздражение слизистых оболочек.

Химический состав и механизмы действия этих токсинов практически не изучены (Орлов и др., 1990). При приближении опасности чесночницы энергично раздуваются, приподнимаются на ногах и, широко раскрыв рот, издают сильные звуки (Мантейфель, 1977).

У обыкновенного тритона, также обладающего токсичностью, хорошо выражены регенерационные возможности (Григорян, 2016). Безусловно, что высокая вкусовая детеррентность травяной лягушки, обыкновенной чесночницы и обыкновенного тритона может являться важным элементом их стратегии защиты. Присутствующие в коже вкусовые детерренты будут стимулировать у хищника пищевую аверсивную реакцию, что, несомненно, повысит вероятность отвергания схваченной добычи, что, в свою очередь, несомненно, будет способствовать выживанию химически защищенных жертв.

#### 5.2.4. Серая жаба и жаба ага

Из использованных в нашей работе амфибий наиболее сильным детеррентным действием обладал экстракт кожи обоих видов жаб – серой и аги. Присутствие экстракта серой жабы в агаровых гранулах блокировало их потребление нильской тилляпией во всех 71 опытах без исключения. Столь же выраженным был эффект и экстракта кожи жабы аги – отказом от потребления схваченной гранулы завершились все 100 опытов, выполненных на тилляпии с этим типом гранул (табл. 5). Высокий уровень вкусовой детеррентности серой жабы и жабы аги хорошо согласуется с их большой уязвимостью для хищников, а значит с необходимостью обладания эффективной для выживания защитой. Жабы, особенно серая, малоподвижны и не могут быстро покинуть опасное место или скрываться бегством. Замирание, увеличение объема туловища за счет заглатывания воздуха и приподнимание на коротких ногах, проявляемые жабами при опасности (Hinsche, 1928; Bragg, 1945; Мантейфель, 1977), так же как и «боевая» оборонительно-агрессивная реакция (высокое приподнимание, раздувание, опускание головы, поворачивание к объекту, испугавшего жабу, и иногда толкание его – Hinsche, 1928) не могут

предотвратить нападение хищника, если он мотивирован атаковать встретившуюся ему малоподвижную и доступную жертву.

Но именно у жаб кожные железы, продуцирующие защитный секрет, развиты особенно хорошо. Токсичность и раздражающее действие кожного секрета жаб хорошо известны. Попав в глаз или в рот человеку, кожные выделения жабы вызывают сильное жжение (Никольский, 1902; Терентьев, 1924). Секрет кожных желез жаб способен вызывать разнообразные физиологические расстройства и нарушения в организме. У одних животных наблюдают сбои кровообращения и дыхания, токсические судороги, паралич конечностей, у других – нарушения сердечно-сосудистой системы, у третьих, куда входят амфибии, развивается паралич задних конечностей и тетанус передних. Повышение артериального давления при отравлении ядом жаб может быть следствием прессорного эффекта буфотенина и адреналина, входящих в состав секрета. Химический состав кожного секрета жаб сложный, он включает токсичные стероиды (буфадиенолиды), галлюциногенные амины (буфотенины), белки и другие типы веществ (Орлов, Гелашвили, Ибрагимов, 1990).

В литературе, но, к сожалению, не в специальной, можно встретить упоминания о поведении животных, например, собак, случайно встретивших серую жабу. Схваченная ими жаба редко потребляется и обычно «с отвращением» отвергается, иногда после нескольких попыток проглотить (Никольский, 1902; Брем, 2000; Кузьмин, 2012). Такое поведение косвенно указывает на отталкивающие вкусовые свойства серой жабы. Однако исследования вкусовых или оросенсорных качеств серой жаб и других амфибий выполнялись лишь эпизодически и обычно не являлись специальной целью таких работ, в большинстве случаев это было сопутствующим результатом. Отмечается, что взрослые особи и головастики некоторых видов амфибий неприятны по вкусу для человека (Wassersug, 1971; Daly et al., 2004). Вещества, выделяемые кожными железами у жабы-аги, инвазийной для Австралии, придают этой амфибии не только высокую токсичность, но и вынуждают местных хищников отказываться от питания ею. Молодью и взрослой жабой-



агой, естественный ареал которой охватывает в основном тропическую зону Южной Америки, избегают питаться австралийские рыбы (Crossland, Alford, 1998; Crossland, 2001; Nelson et al., 2010), змеи (Llewelyn et al., 2010a), болотные птицы (Beckmann et al., 2011), сумчатые Австралии (Webb et al., 2008; Llewelyn et al., 2010b).

В нашей работе использовалась методика, специально разработанная для оценки вкусовых качеств и вкусовой привлекательности для рыб различных вкусовых стимулов, включая экстракты (Касумян, Морси, 1996; Kasumyan, Døving, 2003). Учитывая, что экстракты кожи серой жабы и жабы аги, обладают сильным детеррентным действием, можно утверждать, что веществам, секретиремым кожными железами жаб, присущ не только токсический, но детеррентный эффект. Нельзя исключать и того, что эти два эффекта, токсический и детеррентный, обеспечиваются разными веществами, присутствующими в секрете, т.е. одни вещества секрета обеспечивают токсический эффект, другие – детеррентный.

Вкусовые детерренты кожи жаб вызывают у хищника быструю реакцию отвергания схваченной жертвы. В наших экспериментах длительность удержания гранул, содержащих экстракт кожи жаб, был наименее коротким, а повторные схватывания таких гранул были крайне нехарактерными для пищевого поведенческого ответа рыб. Стремительно протекающая реакция отвергания гранул с экстрактом кожи жаб, химически их имитирующих, дает основания предполагать, что эти малоподвижные амфибии будут отвергаться хищниками столь же быстро, а значит наносимый хищниками вред жертвам будет минимальным. Известно, что химически защищенные жертвы, отвергаемые после схватывания рыбами или другими хищниками, остаются вполне жизнеспособными и стараются воспользоваться появившейся возможностью быстро скрыться и спастись (Benfield, 1972; Järvi et al., 1981; Wiklund, Järvi, 1982; Sillén-Tullberg, 1985; Young, Bingham, 1987; Lindquist, Hay, 1996; Eisner, Aneshansley, 2000; Мантейфель, Решетников, 2001; Halpin et al., 2008; Takahara et al., 2011). В целом, полученные нами результаты позволяют

утверждать, что вкусовая детеррентность является важнейшим защитным механизмом, способствующим выживанию жаб в природных биотопах.

### 5.3. Межвидовая эффективность природных вкусовых детеррентов

Специальные исследования по оценке универсальности действия природных детеррентов малочисленны и отрывочны. Известно, например, что средиземноморская асцидия *Cystodytes* sp. имеет вкус, отталкивающий для рыб (рыбы-сержанты *Abudefduf vaigiensis* и *A. sexfasciatus*, иглобрюх *Canthigaster solandri*), но не для морского ежа *Diadema savignyi* (López-Legentil et al., 2006). Среди 12 видов антарктических асцидий отталкивающими вкусовыми свойствами для морских звезд обладали экстракты лишь 7 видов, тогда как для рыб этими свойствами обладали все виды асцидий (Koplovitz et al., 2009). Морской слизень *Stylocheilus striatus* охотно питается цианобактерией *Lyngbya majuscula*, тогда как морской еж *Echinometra mathaei*, растительноядный краб *Menaethius monoceros* и амфиподы *Parhyale hawaiiensis* и *Cymadusa imbroglio* ее не потребляют (Cruz-Rivera, Paul, 2007). Зеленая водоросль *Chlorodesmis fastigiata* обладает вкусом, сдерживающим ее потребление рыбами, но не крабом *Caphyra rotundifrons* (Hay et al., 1989).

Несмотря на эти и некоторые другие факты, указывающие на существование у природных вкусовых детеррентов ограниченной универсальности, в последние годы появляются данные свидетельствующие о том, что вкусовые детерренты животных способны вызывать отказ от схваченной жертвы даже у случайных хищников, не связанных с жертвами образом жизни или естественным ареалом, т.е. не сталкивающихся с ними в природе. Так, у типично пресноводной карповой рыбы данио рерио *Danio rerio* аверсивные ответы вызывают экстракты морских губок и вещества, выделенные из них (Cohen et al., 2008). Обитающие в водах Антарктики морские звезды имеют отталкивающий вкус для большого фундулюса *Fundulus grandis* – пресноводной рыбы, населяющей тропические и субтропические водоемы Атлантического побережья Америки (McClintock, Vernon, 1990).

Многие морские губки имеют отталкивающий вкус для пресноводной гамбузии *Gambusia affinis* (La Barre et al., 1986). Такие факты, остающиеся пока малочисленными и разрозненными, указывают на то, что природные вкусовые детерrentы жертв скорее всего должны обладать широкой межвидовой эффективностью, а не быть предназначенными для защиты от конкретных хищников. Для детерrentов амфибий этот вопрос ранее специально не исследовался. В литературе нам лишь удалось встретить сведения, что взрослые особи и головастики некоторых видов бесхвостых тропических амфибий неприятны по вкусу для человека (Wassersug, 1971; Daly et al., 2004).

### 5.3.1. Серая жаба и жаба ага

Для того чтобы получить первые оценки межвидовой эффективности детерrentов амфибий нами было выполнено тестирование экстракта кожи серой жабы не только на нильской тилапии, но и дополнительно на четырех других видах рыб – серебристом метиннисе, астианаксе, жемчужном гурами и ротане, различающихся по географическому распространению и биологии. Ареал серой жабы охватывает почти всю Европу, включает северо-западную и Переднюю Азию, и районы северо-западной Африки (Кузьмин, 2012). Ротан имеет частично совпадающий с серой жабой ареал и относится к животной рыбе, способным питаться амфибиями (Никольский, 1956, Решетников, 2001.). Жемчужный гурами, астианакс и серебристый метиннис – небольшие пресноводные рыбы, населяющие тропические водоемы Азии (жемчужный гурами) и Центральной и Южной Америки (астинанакс и метиннис) (Wilkens, 1972; Mitchell et al., 1977; Нурроп, 1987; Чистяков, Максин, 2000).

Однако несмотря на столь несовпадающие или далекие ареалы и другие особенности биологии исследованных рыб и серой жабы, ее детерrentы оказались для них одинаково действенными. Как и с нильской тилапией, гранулы, содержавшие стандартный по концентрации экстракт кожи серой жабы, были отвергнуты во всех выполненных опытах с жемчужным гурами

(30) и с серебристым метиннисом (50). И лишь в опытах с астианаксом одна из схваченных гранул была потреблена (55). В опытах с ротаном (35 опытов) экстракт кожи серой жабы, тестирувавшийся совместно с высоко привлекательной по вкусу для этих рыб яблочной кислотой, снижал потребление многократно – более чем в 7 раз. Из 241 гранулы – общего числа предъявленных и схваченных пятью видами рыб гранул с экстрактом кожи серой жабы, лишь 5 гранул оказались потребленными (2%), все остальные гранулы были отвергнуты рыбами после однократного и короткого по времени удержания в ротовой полости.

Особый интерес представляет отношение астианакса к гранулам с экстрактом кожи серой жабы, отказ от потребления которых у этой рыбы был зарегистрирован в 54 опытах из 55 выполненных. Однако статистическое отличие от реагирования астианакса на контрольные гранулы (потребление 4 гранул из 43) не было подтверждено ( $p = 0.09$ ). Нейтральные оросенсорные свойства для астианакса защитных веществ серой жабы могут быть обусловлены необычной биологией питания этих рыб. Слепая форма астианакса, использованная в наших опытах, населяет небольшие подземные водоемы (Мексика) и питается здесь в основном гуано летучих мышей, пережидаящих в пещерах светлое время суток (Wilkins, 1972; Mitchell et al., 1977; Ниррор, 1987). Желчные кислоты и их производные, содержащиеся в экскрементах животных, обладают горьким вкусом. Индифферентное отношение к вкусу желчных кислот и их солей, которое характерно для слепых астианаксов (табл. 14), позволяет им питаться гуано и, по-видимому, объясняет более низкую для этих рыб, чем для остальных исследованных нами видов, эффективность защитных веществ кожи серой жабы.

Аналогичные результаты были получены при тестировании экстракта кожи жабы аги. Эти опыты выполнены на нильской тилляпии, ротане и метиннисе. Из этих рыб только серебристый метиннис является симпатрическим для жабы аги, но представлять какую-либо опасность для нее он в силу своих размеров и образа жизни не может. Все три вида рыб, за

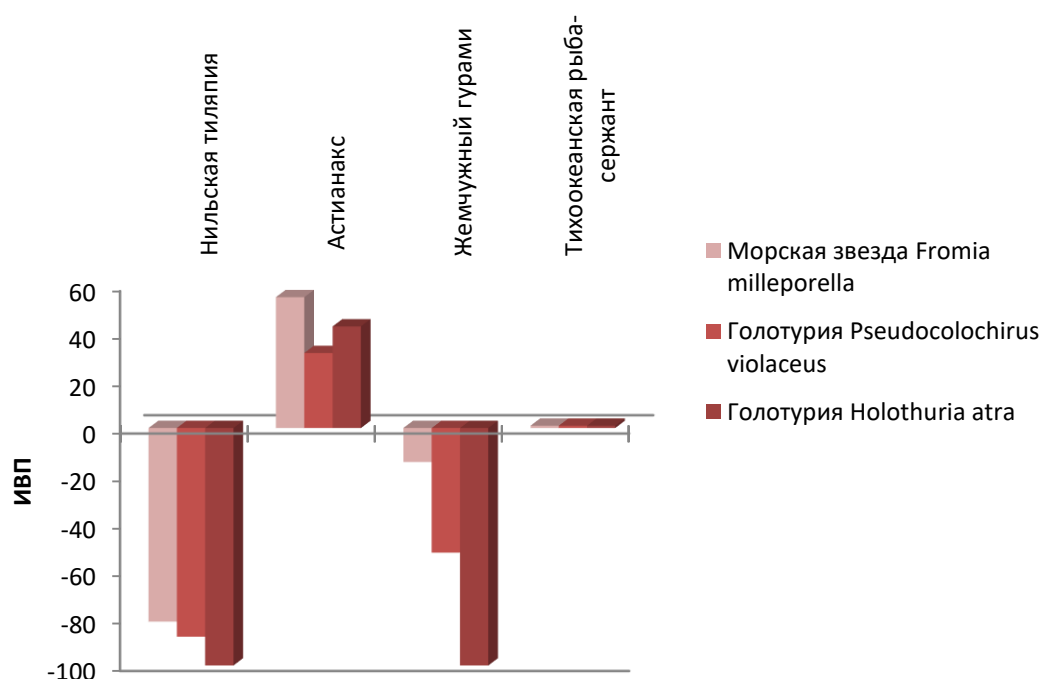
исключением, возможно, ротана, из-за своего характера питания не могут представлять для серой жабы или жабы аги потенциальную угрозу даже при гипотетической их встрече. За исключением ротана и метинниса, ареалы серой жабы и исследованных рыб сильно разобщены. Из этого следует, что соблюдение принципа симпатрии или экологического соответствия жертвы и хищника, по-видимому, не является необходимым условием для эффективности действия природных детеррентов. Учитывая, что для серой жабы и жабы аги более реальную угрозу представляют не рыбы, а птицы и наземные хищные животные, можно предположить, что детеррентные вещества жаб должны обладать для хищников не менее сильным аверсивным действием, чем для исследованных рыб. Вполне допустимо и более общее правило: природные химические детерренты могут обеспечивать успешную защиту от хищников только при условии, что эти вещества универсальны по своему действию и способны быть эффективными для хищников, которые далеко выходят за круг тех, которые имеют или имели в историческом прошлом прямые географические или экологические связи с жертвой. Для подтверждения этих предположений безусловно требуются дальнейшие исследования.

Высокая эффективность и широкая универсальность действия экстракта кожи серой жабы и жабы аги указывают на то, что способ защиты, основанный на эффекте природных вкусовых детеррентов, является важным, возможно, основным в обеспечении выживания этих амфибий. Несомненно, что этот способ защиты имеет для выживания жаб большее значение, чем для жерлянки, чесночницы и других исследованных нами амфибий.

### 5.3.2. Морские звезды и голотурии

С целью получить дополнительные сравнительные данные по эффективности природных детеррентов нами было выполнено тестирование нескольких видов иглокожих животных, многие из которых, как известно, накапливают в себе аверсивные для рыб вещества (Bingham, Braithwaite, 1986; Slattery, 2010; Тинькова и др., 2014). Наиболее сильным действием обладал

экстракт голотурии *Holothuria atra*, гранулы с которым были отвергнуты нильской тилляпией и жемчужным гурами во всех опытах. Однако отношение к вкусу этих гранул было безразличным у астианакса. Безразличный вкус для астианакса имел также экстракт другой голотурии *Pseudocolochirus violaceus*, однако нильская тилляпия и жемчужный гурами отвергали гранулы с экстрактом *P. violaceus* лишь в части опытов. Вкус гранул с экстрактом морской звезды *Fromia milleporella* был отталкивающим только для тилляпии, безразличным для жемчужного гурами и привлекательным для астианакса (рис. 7).



**Рисунок 7.** Индекс вкусовой привлекательности (ИВП) иглокожих животных для нильской тилляпии *Oreochromis niloticus*, астианакса *Astyanax fasciatus*, жемчужного гурами *Trichopodus leerii* и тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*. ИВП – индекс вкусовой привлекательности водного экстракта, 10 г/л. Данные по тихоокеанской рыбе-сержанту – из Касумян, Тинькова, 2014.

Вкусовая привлекательность исследованных нами иглокожих ранее была определена для совместно обитающей с ними в сообществах коралловых рифов Южно-Китайского моря тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* (рис. 7) (Касумян, Тинькова, 2014). Сравнение имеющихся данных показывает, что иглокожие животные по своей детергентности уступают серой жабе и жабе

аге и различаются между собой по эффективности. Эти результаты свидетельствуют о том, что химическая защищенность животных, обеспечиваемая природными детеррентами, может быть разной. Вызваны ли эти различия разным уровнем накопления детеррентных веществ в животных, или этот эффект обуславливается у разных животных разными веществами остается не ясным.

Такой же по характеру результат был получен при определении вкусовой привлекательности 10 видов других иглокожих – бесстебельчатых морских лилий (Crinoidea, Comatulida) для совместно обитающих с ними трех разных помацентровых рыб – *Abudefduf vaigiensis*, *A. sexfasciatus* и *Neoglyphidodon melas*. Оказалось, что детеррентность исследованных морских лилий существенно различается для рыб одного вида. В то же время вкусовые свойства одних и тех же морских лилий для рыб разных видов тоже разные – от индифферентных до высоко детеррентных. Было сделано заключение, что вкусовые детерренты морских лилий не универсальны по своей эффективности, они повышают защищенность морских лилий от одних рыб и не спасают от других рыб, приобретших способность не реагировать на защитные вещества (Kasumyan et al., 2020).

Уровень вкусовой детеррентности не согласуется также с образом жизни исследованных морских лилий. Так, вопреки ожиданиям, наиболее «съедобными» для *A. vaigiensis* оказались 2 открыто живущие морские лилии, а в группу с отталкивающим вкусом, вошли, как открыто живущие морские лилии, так и виды, относящиеся к криптобионтам и к активным в ночное время. Интересно, что максимальной детеррентностью обладала криптобионтная морская лилия *C. parvicirrus*, скрывающаяся в светлое время суток в расщелинах на боковых поверхностях кораллов и камней. Это указывает на способность морских лилий выживать не только благодаря детеррентности, но и за счет других защитных адаптаций – форме, размерам, компактности и густоте фильтрационного веера (кроны), образуемого руками и пиннулами, за счет повышенной жесткости наружного скелета, присутствия на нем твердых

шипов, колючек и выростов, накопления морскими лилиями токсинов и веществ раздражающего или репеллентного действия, способности к перемещениям и к аутоотомии (Baumiller, 2008). На основе полученных данных был сделан вывод о том, что животные, уязвимые по отношению к хищникам, могут иметь уникальное сочетание защитных приспособлений, вклад каждого из механизмов защиты в успешное выживание животных данного вида может различаться. (Тинькова и др., 2014). Полученные нами результаты по оценке вкусовой детеррентности иглокожих животных не противоречат этому заключению.

#### 5.4. Распределение вкусовых детеррентов в организме животных

Детеррентные вещества, обеспечивающие химическую защиту, могут быть распределены в организме потенциальных жертв относительно равномерно или концентрироваться в каких-то определенных их органах и тканях. Так, у губок *Aplysina* содержание защитных веществ выше в поверхностном слое, толщиной 2 мм, тогда как у губок *Ircinia* их больше в более глубоких слоях, причем такое распределение защитных веществ не связано с потенциальной пищевой ценностью этих слоев (Freeman, Gleason, 2010). В старых частях таломы бурой водоросли *Dictyota ciliolata* концентрация вторичных метаболитов, придающих водоросли непривлекательный вкус для амфиподы *Ampithoe longimana* и морского ежа *Arbacia punctulate*, значительно выше, чем в более молодых частях этой водоросли (Cronin, Hay, 1996). У морской зеленой водоросли *Caulerpa* содержание защитного вещества каулерпина значительно выше в более уязвимых молодых и прямостоящих частях растения (Paul, Puglisi, 2004). Таким же образом распределены детерренты и у морских зеленых водорослей *Halimeda* (Hay et al., 1988; Paul, Van Alstyne, 1988b). У голожаберного моллюска *Chromodoris reticulata* и других представителей семейства Chromadoridae дитерпеноидные вещества, придающие моллюскам отталкивающий вкус, накапливаются в структурах мантии и находятся в следовых количествах во внутренностях (Cimino,



Ghiselin, 2009; Haber et al., 2010; Carbone et al., 2013). У сротнотелюстной рыбы иглобрюха *Canthigaster rivulata* содержание тетродотоксина, обладающего не только сильными токсическими, но и детеррентными свойствами, больше всего в коже, меньше в печени и в кишечнике и еще меньше в яичниках и в мышцах (Noguchi, Arakawa, 2008).

Найти в доступной литературе данные о распределении защитных веществ в теле амфибий нам не удалось. Известно, что такие вещества у амфибий вырабатываются многочисленными серозными железами кожи спины и задних конечностей (Delfino et al., 1999). Выполненные нами эксперименты полностью соответствуют этим представлениям – кожа спины исследованных нами амфибий, за исключением шпорцевой лягушки, содержит защитные вещества, обладающие детеррентным действием.

Среди исследованных нами амфибий интерес представляет жерлянка, для которой характерно принятие специфической позы и демонстрация ярко окрашенного брюшка, что, несомненно, имеет сигнальную функцию. Однако, как показывают наши результаты, в коже брюшка жерлянки, в отличие от кожи спины, детеррентные вещества отсутствуют, экстракт кожи брюшка жерлянки обладает для рыб не отталкивающим, а высоко привлекательным вкусом (табл. 5). Это свидетельствует о том, что защитные (детеррентные) вещества в организме у амфибий распределены неравномерно, т.е. также, как и у многих химически защищенных животных. Во-вторых, эти данные позволяют считать, что яркоокрашенное брюшко, демонстрируемое жерлянкой при опасности, представляет собой апосематический зрительный сигнал, который дополнительно не подкрепляется химическими стимулами, по крайней мере такими как детеррентные вещества. По-видимому, в случае нападения и схватывания хищником, для обеспечения защиты достаточно присутствия детеррентов в коже спины жерлянки. Наличие детеррентов в одних органах и тканях, как правило в наиболее доступных для хищника, и отсутствие в других объясняется тем, что накопление веществ, обеспечивающих химическую защиту животных, требует определенных энергетических затрат (Pawlik, 2012).

У исследованной нами речной миноги детергентные вещества распределены по всему организму почти равномерно, поскольку отталкивающим вкусом обладает не только кожа, но и мышцы миноги (табл. 5). Речная минога является объектом питания многих рыб (треска *Gadus morhua*, щука *Esox lucius*, налим *Lota lota*). Присутствие защитных веществ не только в коже, но и в мышцах обусловлены, возможно, относительно небольшими размерами миноги или недостаточно высокой концентрацией защитных веществ в коже или тем, что при схватывании хищником у миноги повреждаются не только поверхностные, но и более глубоко расположенные ткани.

Наиболее высокой детергентностью у речной миноги обладает икра. Такая же особенность присуща многим химически защищенным животным, снабжающих токсичными и детергентными веществами свою икру и раннюю молодь и повышающих таким образом их выживаемость. Так, отталкивающий вкус для многих коралловых рыб имеет икра и ранняя молодь совместно обитающего с ними иглобрюха *Canthigaster valentini* (Tetraodontidae), не проявляющего заботу о собственном потомстве (Gladstone, 1987). Детергентные вещества, эффективные для рыб, актиний и морских ежей содержат не только взрослые асцидии, но и их планктонные личинки, к которым эти вещества попадают из материнского организма (Otson, 1983; Young, Bingham, 1987; Lindquist et al., 1992; Pisut, Pawlik, 2002). Вещества, снижающие потребление рыбами, присутствуют в икре и ранних личинок морских звезд (Lucas et al., 1979; McClintock, Vernon, 1990), в эмбрионах кораллов (Kelman et al., 1999). Вполне возможно, что детергентностью обладает не только икра, но и эмбрионы и ранняя молодь речной миноги. Однако у пескороек миноги, постоянно пребывающих в грунте и поэтому незаметных для большинства хищников, присутствие вкусовых детергентов в коже и мышцах не обнаружено, что указывает на то, что защитные вещества у миноги начинают накапливаться позже, возможно к метаморфозу.

## 5.5. Особенности и закономерности вкусовой рецепции рыб

Кроме решения основных задач, связанных с выяснением вкусовой привлекательности для рыб различных гидробионтов, с некоторыми из которых они входят в состав одних и тех же водных сообществ и связаны сложными трофическими отношениями, нами были проведены исследования с целью получить дополнительные сведения о базовых функциональных характеристиках вкусовой системы у рыб. Эта часть нашей работы была выполнена с использованием химических веществ различной природы – свободных аминокислот, органических кислот и желчных веществ. Некоторые из них являются традиционным для исследований вкусовой рецепции животных, другие используются для этих целей относительно редко.

### 5.5.1. Свободные аминокислоты

Свободные аминокислоты относятся к наиболее часто применяемым вкусовым раздражителям при изучении различных аспектов вкусовой рецепции у всех групп животных. Кроме выяснения функциональных характеристик вкусовой системы исследуемого вида, использование этих веществ открывает возможность проведения различных межвидовых и иных сравнений. Определение вкусовой привлекательности свободных аминокислот выполнено нами на жемчужном гурами – виде, населяющем водоёмы Юго-Восточной Азии и популярного среди аквариумистов. Выбор жемчужного гурами был продиктован также наличием у рыб подотряда лабиринтовых Anabantoidei, к которому принадлежат гурами, крупного наджаберного органа, предназначенного для дыхания атмосферным воздухом, но значительно уменьшающего поверхность ротовой полости, необходимой для распределения вкусовых почек.

Количество аминокислот, имеющих привлекательный, отталкивающий или индифферентный вкус неодинаково и широко варьирует у различных видов рыб (Касумян, 2016). Всего две аминокислоты во вкусовом спектре жемчужного гурами обладают привлекательными вкусовыми свойствами, в то

время как подавляющее большинство аминокислот (13 из 21) обладают детергентным действием (Виноградская и др., 2017). Аланин, высоко привлекательный для гурами, имеет сходный вкус для многих других видов рыб (каarp, линь, плотва, голянь *Phoxinus phoxinus*, кета, персидский осетр *A. persicus*, севрюга, трёхиглая и девятииглая колюшка), но имеет отталкивающие вкусовые свойства для сибирского осетра и гуппи, индифферентные для кумжи, гольца-даватчана, полярной камбалы, русского осетра (Касумян, Сидоров, 1992, 1994а; Касумян, Николаева, 1997; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Døving, 2003; Shamushaki et al., 2011; Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015). Столь разнообразные вкусовые ответы рыб выявлены и для других аминокислот. Своеобразие вкусовых спектров рыб и несовпадение вкусовых качеств одних и тех же веществ для рыб разных видов подтверждают результаты попарного корреляционного анализа жемчужного гурами и других 19 видов рыб (табл. 23). В большинстве случаев (в 168 из 190, или 88.4%), значимые связи между сравниваемыми видами отсутствуют. У жемчужного гурами они выявлены только в паре с голянью ( $r_s = 0.56$ ,  $p < 0.01$ ). В большинстве других случаев значимые связи касаются пар видов, которые так же, как и жемчужный гурами и голянь, далеки по систематике, образу жизни и питанию. Это является дополнительным подтверждением справедливости высказанного положения о высокой видовой специфичности вкусовых спектров рыб и важной роли вкусовой рецепции в обеспечении селективности питания рыб (Kasumyan, Døving, 2003; Kasumyan, 2019).

### 5.5.2. Органические кислоты

Органические кислоты карбонового ряда значительно реже используются в качестве вкусовых стимулов для рыб. Проявляется ли вкусовая специфичность вкусовых спектров рыб к этому классу химических соединений остается мало изученным. Тестирование этих веществ было выполнено нами на пещерной форме астианакса, характеризующегося крайне своеобразной

**Таблица 23.** Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена для вкусовых предпочтений свободных аминокислот у разных видов рыб

Виды	Виды																			
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
1. Сибирский осётр <i>Acipenser baerii</i> <sup>1</sup>	0.37	-0.15	-0.02	0.02	-0.16	0.14	0.05	-0.24	0.37	-0.26	-0.14	-0.24	-0.06	-0.40	-0.10	0.25	-0.37	-0.40	0.04	
2. Русский осётр <i>A. gueldenstaedtii</i> <sup>1</sup>		-0.01	0.14	0.47*	-0.63**	0.31	0.31	0.03	0.04	-0.37	-0.06	0.08	-0.33	-0.20	0.26	-0.07	-0.41	-0.01	0.10	
3. Персидский осётр <i>A. persicus</i> <sup>2</sup>			0.21	-0.12	-0.22	-0.09	-0.19	0.10	-0.16	0.15	0.12	0.62**	0.33	0.27	-0.04	0.11	0.19	0.54*	0.26	
4. Севрюга <i>A. stellatus</i> <sup>1</sup>				0.15	-0.03	0.03	0.11	0.15	0.08	-0.12	-0.02	0.22	0.24	0.22	-0.13	0.07	0.16	0.30	0.13	
5. Кумжа <i>Salmo trutta</i> <sup>3</sup>					-0.23	0.64**	0.42	0.40	-0.06	-0.59**	-0.22	-0.04	-0.22	-0.07	-0.03	-0.30	-0.29	0.07	-0.18	
6. Кета <i>Oncorhynchus keta</i> <sup>4</sup>						0.01	0.06	-0.22	0.10	0.21	-0.05	-0.29	0.15	0.04	-0.45*	0.11	0.38	-0.10	-0.14	
7. Голец-даватчан <i>Salvelinus alpinus erythrinus</i> <sup>5</sup>							0.69***	0.45*	-0.10	-0.27	-0.34	-0.01	-0.24	0.09	0.06	-0.07	-0.39	0.33	0.15	
8. Озёрный голец <i>S. namaycush</i> <sup>6</sup>								0.25	-0.25	-0.11	-0.48*	-0.07	-0.38	0.12	-0.05	-0.11	-0.33	0.06	0.34	
9. Карп <i>Cyprinus carpio</i> <sup>7</sup>									-0.16	0.06	-0.38	0.33	-0.08	0.42	0.48*	-0.21	-0.05	0.57**	0.48*	
10. Серебряный карась <i>Carassius auratus</i> <sup>8</sup>										-0.06	0.28	-0.31	-0.11	-0.52*	-0.18	0.06	0.30	-0.39	-0.27	
11. Гольян <i>Phoxinus phoxinus</i> <sup>9</sup>											0.25	0.32	0.35	0.38	0.30	0.26	0.56**	0.28	0.40	
12. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> <sup>8</sup>												0.06	0.38	-0.06	-0.16	0.08	0.32	-0.09	-0.20	
13. Линь <i>Tinca tinca</i> <sup>10</sup>													0.52*	0.66**	0.23	-0.03	0.22	0.73***	0.52*	
14. Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i> <sup>11</sup>														0.28	-0.09	0.10	0.28	0.24	0.03	
15. Клариевый сом <i>Clarias gariepinus</i> <sup>12</sup>															0.26	0.02	0.27	0.70***	0.66***	
16. Гуппи <i>Poecilia reticulata</i> <sup>13</sup>																-0.22	0.06	0.33	0.27	
17. Полярная камбала <i>Liopsetta glacialis</i> <sup>8</sup>																	-0.06	0.08	0.31	
18. Жемчужный гурами <i>Trichopodus leerii</i> <sup>14</sup>																		0.13	-0.05	
19. Девятиглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> <sup>15</sup>																			0.50*	
20. Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> <sup>16</sup>																				

Примечание. Для всех видов, за исключением сибирского осетра, коэффициенты корреляции рассчитаны по вкусовым ответам рыб на 21 свободную аминокислоту, для сибирского осетра – на 19 (без цистеина и норвалина); уровень значимости ( $p$ ): \* –  $< 0.05$ , \*\* –  $< 0.01$ , \*\*\* –  $< 0.001$ . Источник информации: 1 – Касумян, Сидоров, 1994б; 2 – Джафари Шамушаки и др., 2008; 3 – Касумян, Сидоров, 1994а; 4 – Касумян, Сидоров, 1992; 5 – Касумян, Сидоров, 1995; 6 – Касумян, Сидоров, 2001; 7 – Касумян, Морси, 1996; 8 – Kasumyan, Nikolaeva, 2002; 9 – Касумян, Марусов, 2003; 10 – Касумян, Прокопова, 2001; 11 – Касумян, Сидоров, 2010; 12 – Kasumyan, 2014; 13 – Касумян, Николаева, 1997; 14 – наши данные; 15 – Михайлова, Касумян, 2015 (для сравнения выбрана московская популяция); 16 – Касумян, Михайлова, 2014 (для сравнения выбрана балтийская популяция).

биологией питания. Было выяснено, что большинство использованных органических кислот – 13 из 18 (72.2%) являются для астианакса привлекательными по вкусу веществами и достоверно повышают потребление гранул. Среди всех исследованных нами органических кислот, ни одна не является для астианакса детеррентной. Широкий спектр привлекательных по вкусу для астианакса органических кислот можно объяснить тем, что в составе фекалий, которые служат для астианакса основным кормом (Wilkens, 1972; Mitchell et al., 1972; Нурроп, 1987), содержится большое количество органических кислот (Lim et al., 2015).

Сравнение относительно немногочисленных данных из литературы по вкусовой привлекательности органических кислот для разных видов рыб с результатами нашего исследования обнаружило, что отношение к вкусу органических кислот у рыб не одинаково. Например, наиболее привлекательная для астианакса малеиновая кислота (70.2%), является наиболее привлекательным стимулом и для линя (90.6%) (Касумян, Прокопова, 2001), но для плотвы, горчака, ельца и девятииглой колюшки эта кислота является сильным детеррентом.

Хуже всего потреблялись астианаксом гранулы с валериановой кислотой (12.2%), которая высоко привлекательна для линя (16.0%) и ельца (70.9%), но индифферентна для горчака (31.3%) и детеррентна для девятииглой колюшки (Фокина, 2000; Касумян, Прокопова 2001; Исаева, 2007; Михайлова, 2009; Тинькова, 2010).

Для статистической оценки связи между вкусовыми спектрами органических кислот нами был проведен корреляционный анализ, показавший, что примерно в половине возможных попарных вариантов сравнения достоверная корреляция между исследованными видами отсутствует. В 4-х из 21 возможных вариантов попарных сравнений выявлена достоверная положительная связь вкусовых спектров органических кислот и в 7 вариантах достоверная отрицательная (табл. 24).

Таким образом, высокая видовая специфичность вкусовых спектров проявляется не только при использовании в качестве вкусовых раздражителей свободных аминокислот или классических вкусовых веществ, но и органических кислот. Вполне возможно, что видовая специфичность вкусовых спектров проявляется у рыб в отношении любых других групп химических веществ.

Из электрофизиологических работ известно, что интенсивность регистрируемых во вкусовых нервах электрических реакций зависит от количества карбоксильных групп и атомов углерода в структуре молекулы органической кислоты, используемой в качестве вкусового раздражителя (Marui, Carpio, 1992). Наши опыты на астианаксе показали, что вкусовая привлекательность карбоновых кислот также зависит от особенностей молекулы вкусового вещества. У астианакса все индифферентные по вкусу карбоновые кислоты относятся к монокарбоновым соединениям (муравьиная, уксусная, масляная, валериановая). Среди веществ, обладающих привлекательными вкусовыми свойствами, преобладают дикарбоновые кислоты (малеиновая, малоновая,  $\alpha$ -кетоглутаровая, адипиновая, винная, щавелевая, яблочная и янтарная кислоты). Наиболее привлекательной для астианакса является малеиновая кислота – дикарбоновая кислота с 4 атомами углерода. Изменения структуры молекул карбоновых кислот также могут оказывать сильное влияние на их вкусовую привлекательность – потребление гранул с янтарной кислотой (38.5%) и гранул, содержащих малеиновую кислоту (70.2%), имеющую двойную связь в молекуле, отличается почти в два раза. Столь же сильно различается потребление гранул с уксусной кислотой и гликолевой (=гидроуксусной) кислотой (60.4% и 29.5% соответственно) (табл. 12).

**Таблица 24.** Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена для вкусовых предпочтений органических кислот между различными видами рыб

	Хариус (Гурин, 1994)	Плотва (Тинькова, 2010)	Елец (Фокина, 2000)	Линь (Касумян, Проконова, 2001)	Горчак (Исаева, 2007)	Девятииглая колюшка (Михайлова, 2009)
Астианакс	0.61*	-0.59*	-0.54*	0.64**	-0.73***	0.30
Хариус	1.00	-0.58	-0.65*	0.73**	-0.74**	0.53
Плотва		1.00	0.21	-0.22	0.29	0.13
Елец			1.00-	-0.58*	0.65**	-0.23
Линь				1.00	-0.88***	0.37
Горчак					1.00	-0.14

Примечание. \*, \*\*, \*\*\* – уровень значимости соответственно  $p < 0.05, 0.01, 0.001$ .



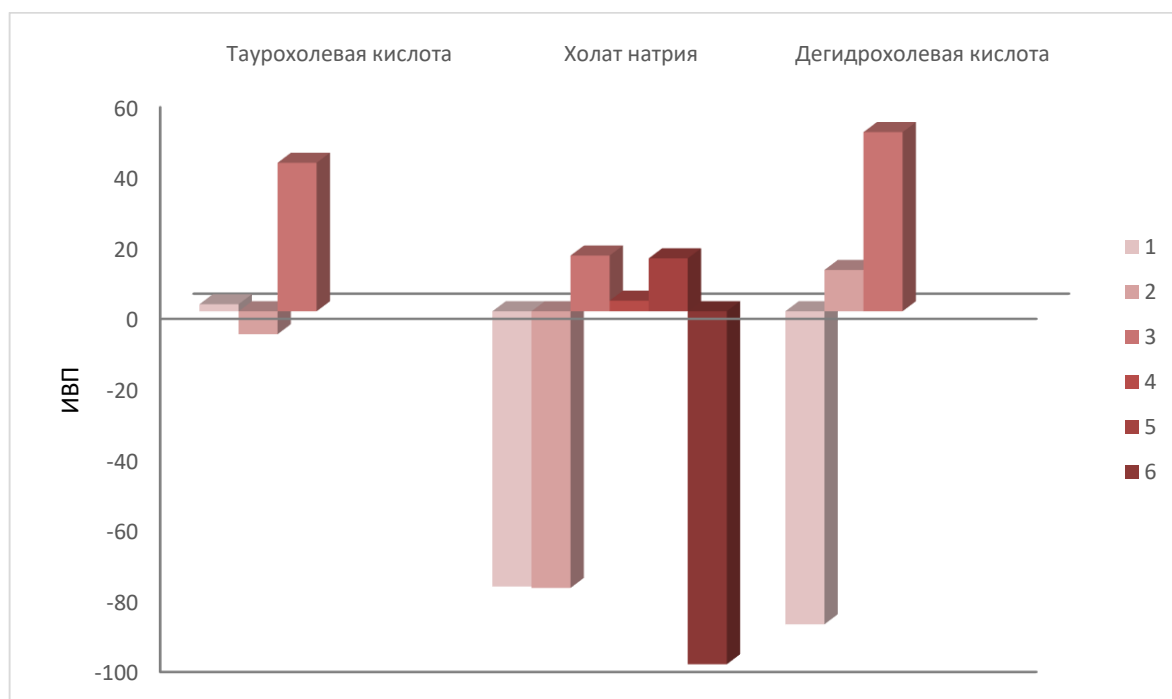
### 5.5.3. Желчные вещества

Одним из специальных разделов нашей работы было выяснение вкусовой привлекательности для рыб желчных веществ – многочисленной группы химических соединений, входящих в состав кормовых объектов рыб, но к настоящему времени остающихся слабо изученными с точки зрения их вкусовых свойств для рыб. Опыты были выполнены нами на трех видах – нильской тилапии, серебристом метиннисе и астианаксе.

Оказалось, что все использованные нами желчные вещества обладают разными вкусовыми свойствами для рыб. Дегидрохолевая кислота оказалась привлекательной для астианакса, отталкивающей для нильской тилапии, и индифферентной для серебристого метинниса. Таурохолат натрия привлекателен для астианакса и безразличен для нильской тилапии и серебристого метинниса. Холат натрия подавляет потребление гранул у нильской тилапии и серебристого метинниса, но не является эффективным вкусовым стимулом для астианакса. Неодинаковое отношение к вкусу желчных веществ можно наблюдать и у других рыб, таких как линь *Tinca tinca*, горчак *Rhodeus sericeus amarus* и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (рис. 8) (Касумян, Виноградская, 2019).

Особое внимание привлекает отношение к вкусу желчных веществ астианакса – в отличие от других видов рыб, большинство желчных веществ – 2 из 3-х, обладают для астианакса привлекательным вкусом. Ни одно из протестированных нами желчных веществ не обладает для астианакса отталкивающими вкусовыми свойствами. Интересно, что для серебристого метинниса, принадлежащего, как и астианакс, к семейству харациновых (Characidae), протестированные желчные вещества безразличны по вкусу, или обладают сильным детеррентным эффектом (Табл. 14, 15). Такое отношение астианакса к вкусу желчных кислот коррелирует с образом жизни и спецификой его питания. Астианаксы, не имеющие зрения, обитают в небольших пещерных водоемах, где разнообразие пищевых ресурсов крайне скудное. Основу рациона пещерных астианаксов составляет гуано летучих

мышей, ожидающих здесь темного времени уток. Другие пищевые объекты могут лишь изредка попадать в пещеры с паводковыми водами (Wilkins, 1972; Mitchell et al., 1977; Huppor, 1987).



**Рисунок 8.** Индекс вкусовой привлекательности (ИВП) желчных веществ для рыб: 1 – нильская тиляпия *Oreochromis niloticus*, 2 – серебристый метиннис *Metynnis argenteus*, 3 – астианакс *Astyanax fasciatus* (слепая форма), 4 – линь *Tinca tinca*, 5 – горчак *Rhodeus sericeus amarus*, 6 – девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. 1–3 – собственные данные; 4 – по Касумян, Прокопова, 2001; 5 – по Исаева, 2007; 6 – по Михайлова, Касумян, 2018.

«Большинство желчных веществ, как известно, синтезируются у позвоночных животных в печени после преобразований холестерина и выделяются в кишечник. Некоторые из них, например, дезоксихолевая кислота, образуются из первичных желчных веществ под действием ферментов микроорганизмов кишечника. Другие связываются с аминокислотами (глицин, таурин) и переходят, например, в таурохолевую кислоту. Многие желчные вещества присутствуют в желчи в виде хорошо растворимых калиевых и натриевых солей. Большинство желчных кислот в процессе метаболизма поступает из полости кишечника в кровяное русло, затем в печень и снова выделяется в кишечник, часть выводится из организма вместе с непереваренной пищей (Haslewood, 1967, 1978). В продуктах жизнедеятельности (рыбы) выделены различные желчные кислоты и их соли (Li et al., 2015).

Специфическое отношение астианакса к желчным веществам можно рассмотреть в качестве адаптации к использованию в пищу объектов с отталкивающими вкусовыми свойствами, что помогает ему успешно выживать в небольших пещерных водоемах, где выбор пищи крайне ограничен и изредка поступает в эти водоемы (Wilkins, 1972; Mitchell et al., 1977; Espinasa et al., 2017). Об успешном выживании пещерных популяций астианакса можно утверждать не только на основании их длительной история существования, насчитывающей сотни тысяч лет (Chakraborty, Nei, 1974; Wilkins, 1988; Romero, Green, 2005; Gross, 2012), но и на основании достаточно высокой плотности этих рыб в пещерных водоемах (Espinasa et al., 2017)» (Касумян, Виноградская, 2019). На основании полученных данных, можно сказать, что выполненная работа четко показала, что желчные вещества являются высокоэффективными вкусовыми раздражителями для рыб.

## 5.6. Пищевое поведение

В основные задачи нашей работы не входило подробное исследование пищевого поведения рыб, проявляемого ими при тестировании гранул. Несмотря на это, анализ данных, собранных в ходе регистрации параметров вкусового ответа рыб на гранулы, позволил нам выявить важные особенности. Среди исследованных нами видов рыб астианакс обладает наиболее специфическим поведением. Поиск предложенной гранулы занимает у астианакса очень много времени и не всегда приводит к её обнаружению и захвату. Схваченная гранула удерживается астианаксом в ротовой полости очень долго и до решения о заглатывании или отказе от него не тестируется астианаксом повторно.

Для астианакса не свойственны частые схватывания и отвергания гранулы, проявляемые остальными рыбами, что объясняется полным отсутствием зрения. Такое поведение характерно и для других рыб со слабо развитым зрением, таким как осетровые (Kasumyan, 1999, 2018a), а также рыбам, обитающим в водоемах с течением, где отвергание пищевого объекта

приведёт к его возможной потере (Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Касумян Сидоров, 2005).

Нильская тилипия также совершает редкие повторные схватывания гранулы, однако в природе она населяет водоёмы как с проточной, так и стоячей водой и питается в основном дном, что косвенно указывает на хорошо развитое зрение (Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983). Такое поведение связано, по-видимому, со стайным образом жизни особей этого вида, так как редкие отвергания добычи практически полностью исключают возможность перехватить объект питания другими особями в популяции. Сходное поведения характерно для трёхиглой и девятииглой колюшек (*Gasterosreus aculeatus* и *Pungitius pungitius* соответственно), которые в присутствии поблизости других рыб не отвергают добычу чтобы ее схватить повторно, например, для переориентации (Gill, Hart, 1996a, 1996b; Михайлова, Касумян, 2015). У жемчужного гурами на губах находится большое количество наружных вкусовых почек, поэтому перед схватыванием он совершает быстрые прикосновения губами к пищевому объекту (Devitsina, 2005). Такая поведение ранее была обнаружено и у астианакса *Astyanax fasciatus* (Касумян, Марусов, 2015б). Для видов, у которых хорошо развита наружная вкусовая рецепция, характерно предварительное прикосновение к пищевому объекту усами, головой или плавниками (Atema, 1980; Касумян, Сидоров, 2010), имеющими на своей поверхности многочисленные вкусовые почки (Kroog et al., 1975).

У жемчужного гурами повторные схватывания гранул могут происходить многократно – до 28 раз, причем число совершаемых рыбами схватываний прямо связано с впервые обнаруженной для гурами генерацией щёлкающих звуков при питании ( $r_s = 0.899$ ,  $p < 0.05$ ). Ранее было известно, что гурами генерируют звуки лишь при внутригрупповых конфликтах и при нересте (Ladich, 2007; Ladich et al., 1992).

Необходимо выяснить, являются ли звуки, издаваемые гурами при захвате корма, специализированными и предназначенными для передачи информации между особями в популяции.

У всех исследованных нами видов рыб пищевое поведение зависит от итогового результата тестирования гранулы, т.е. от заглатывания или отказа от потребления. Поведенческий ответ развивается по двум разным стереотипам у всех рыб вне зависимости от типа вещества. У большинства видов потреблению предшествуют редкие повторные схватывания и более длительное, иногда в 5-8 раз, внутриротовое тестирование. Предполагается, что продолжительное удержание пищевого объекта в ротовой полости может быть вызвано необходимостью более точной оценки вкусовых свойств пищи перед её заглатыванием. Непродолжительное удержания схваченного объекта с неблагоприятными вкусовыми качествами минимизирует непродуктивные затраты времени и оптимизирует питание (Касумян, Тинькова, 2013; Михайлова, Касумян, 2015; Виноградская и др., 2017).

## 6. Заключение

Настоящее исследование показало, что животные и растения различаются по вкусовым свойствам для рыб и могут обладать для них привлекательным, индифферентным или отталкивающим вкусом. Несомненно, что именно разная вкусовая привлекательность пищевых организмов позволяет рыбам осуществлять их селективный выбор и избирательное питание. Полученные на примере нильской тилапии результаты демонстрируют, что у рыб-эврифагов спектр организмов с благоприятными вкусовыми качествами широкий и включает даже те объекты, столкновение с которыми в пределах естественного ареала рыб мало реально. Возможно, эта особенность лежит в основе способности рыб-эврифагов проявлять высокую пищевую пластичность, в том числе при расширении ареала и освоении новых объектов питания. Известно, что нильская тилапия относится к инвазийным рыбам, она легко формирует устойчивые популяции во многих регионах далеко за пределами своего естественного ареала и может наносить серьезный ущерб местным популяциям рыб (Canonico et al., 2005; Russel et al., 2012).

Многие водные организмы, с которыми рыбы сталкиваются в природных водоемах, используют различные защитные адаптации для снижения риска хищников. К числу таких адаптаций относятся разнообразные химические способы защиты, среди которых одной из наиболее распространенных среди наземных и водных животных и растений является выработка *de novo* или получение с пищей природных вкусовых детергентов (Glendinning, 2007). Эти вещества снижают риск истребления потенциальных жертв хищниками. Впервые удалось показать, что природные вкусовые детергенты животных различаются по силе своего действия на рыб. Детергенты одних животных высоко эффективны для всех или большинства исследованных видов рыб, у других животных детергенты менее эффективны и их действию подвержены лишь некоторые рыбы. Обусловлены ли эти различия разным уровнем накопления животными детергентных веществ или разными веществами

остается не выясненным. Специальные исследования по оценке универсальности действия природных детеррентов малочисленны, имеющиеся сведения отрывочны и противоречивы. Наряду с фактами, указывающими на ограниченную универсальность природных вкусовых детеррентов, в последние годы появляются данные, что вкусовые детерренты животных способны вызывать отказ от схваченной жертвы даже у случайных хищников, не связанных с жертвами образом жизни или естественным ареалом. Такие факты, хотя и остаются единичными и разрозненными, указывают на то, что природные вкусовые детерренты жертв скорее всего должны обладать широкой межвидовой эффективностью и не быть предназначенными для защиты от конкретных хищников. Полученные нами результаты свидетельствуют в пользу этой точки зрения.

Разная универсальность природных детеррентов может свидетельствовать о способности некоторых видов рыб преодолевать химическую защиту животных и растений. С другой стороны, разная универсальность природных детеррентов предполагает наличие у разных жертв специфического комплекса защитных адаптаций, в котором химической защите на основе природных детеррентов может принадлежать разная роль. Природные детерренты могут быть распределены в организме жертв неравномерно и разные части тела животных могут значительно различаться по содержанию таких веществ. Вкусовая детеррентность может быть присуща не только тропическим, но и животным и растениям умеренной климатической зоны.

К животным, уязвимым для хищников, принадлежат многие амфибии, у которых одним из важнейших защитных механизмов является высокая токсичность кожных секретов. Но, как выяснено, одновременно с токсичностью многие амфибии используют для защиты природные вкусовые детерренты. Присутствие таких веществ в коже взрослых особей ряда видов бесхвостых и хвостатых амфибий бореальной зоны показано впервые. На примере серой жабы установлено, что природные вкусовые детерренты могут обладать

широкой универсальностью и вызывать аверсивную пищевую реакцию у рыб разной систематики и географии. Это предполагает, что защитные вещества амфибий, таких как серая жаба и жаба-ага, могут быть сильными оросенсорными детеррентами не только для рыб, но и для других естественных хищников, а также для хищников, которые не вступают с конкретными видами амфибий в прямые трофические отношения из-за разного образа жизни, среды обитания или географического распространения. Благодаря своей универсальности природные вкусовые детерренты способны эффективно защищать жертв даже при рисках и угрозах, исходящих от случайных хищников. Такое свойство является необходимым условием для высокой надежности этого способа химической защиты, широко распространенного среди растений и животных. По имеющимся оценкам, вкусовая детеррентность может служить более надежной защитой, чем, например, токсичность (Schall, Ressel, 1991; Schulte, Bakus, 1992).

Выполненное исследование позволило подтвердить существующие и выявить новые базовые характеристики вкусовой рецепции рыб. Подтверждено, что вкусовые предпочтения рыб обладают высокой видовой специфичностью, а свободные аминокислоты, широко распространенные в объектах питания рыб, могут иметь отталкивающие вкусовые свойства, что подчеркивает важное участие этих веществ в формировании вкусовых качеств пищевых организмов. Впервые установлено, что желчные вещества, представляющие собой крайне разнообразную и многочисленную группу химических соединений, являются для рыб эффективными вкусовыми стимулами. У таких рыб, как пещерный астианакс и возможно, у других рыб-капрофагов, широко представленных, например, в ихтиофауне коралловых рифов, вкусовая привлекательность желчных веществ может служить важной сенсорной адаптацией, позволяющей этим рыбам питаться своеобразной пищей и успешно существовать в олиготрофных водоемах или в биотопах с высоким уровнем трофической конкуренции.



Полагают, что химическая защищенность животных и растений может благоприятствовать их инвазийному успеху (Fleury et al., 2008). Некоторые из исследованных в настоящей работе видов (канадская элодея, водяной гиацинт) являются инвазийными. Нельзя исключать, что их способность к расширению ареала может в той или иной степени быть связанной или определяться вкусовыми свойствами этих организмов. Данные о вкусовой привлекательности для рыб химических веществ или животных и растений могут иметь практическое значение, особенно, если такие данные получены для объектов аквакультуры. Нильская тилапия - один из самых распространенных объектов разведения во многих странах мира, объемы ее производства неуклонно растут и по данным ФАО в 2015 году превышают 3.9 млн. т (FAO, 2017). Сведения о вкусовых свойствах различных массовых, распространенных и доступных для тилапии животных и растений могут помочь включить в технологию выращивания неэффективно используемые или неиспользуемые естественные ресурсы, учитывая высокую стоимость искусственных кормов и их нехватку для населения. Для разработки стратегии и новых способов биологической борьбы с водяным гиацинтом полезной будет информация о вкусовой привлекательности этого инвазийного растения для нильской тилапии.

## 7. Выводы

1. Животные и растения, которыми рыбы питаются в природных водоемах, различаются по вкусовым свойствам и могут иметь привлекательный, безразличный или отталкивающий вкус. Разная вкусовая привлекательность пищевых организмов позволяет рыбам проявлять избирательное питание адекватными кормовыми объектами.

2. Разнообразие организмов с привлекательными вкусовыми свойствами может быть обусловлено образом жизни и характером питания рыб. Для нильской тилапии *Oreochromis niloticus*, принадлежащей к рыбам-эврифагам с хорошо выраженной фитофагией, вкусовой привлекательностью обладают многие виды водных животных и растений. Эти качества могут позволять таким рыбам демонстрировать высокую пищевую пластичность, в том числе при инвазиях.

3. Подтверждено, что многие водные организмы накапливают в себе природные вкусовые детерrentы, снижающие риск их потребления рыбами и другими консументами. Показано, что этот способ химической защиты, распространенный в тропиках, присущ и бореальным животным, и растениям. Впервые установлено присутствие природных вкусовых детерrentов у канадской элодеи *Elodea canadensis*, у взрослых особей речной миноги *Lampetra fluviatilis* и многих амфибий – травяной лягушки *Rana temporaria*, озерной лягушки *Pelophylax ridibundus*, обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus*, шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*, серой жабы *Bufo bufo*, обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris*.

4. Вкусовые детерrentы гидробионтов различаются по своей эффективности для рыб. Детерrentы одних животных вызывают сильные аверсивные ответы у всех или многих видов рыб, детерrentы других животных менее эффективны и их действию подвержены лишь некоторые рыбы. Разная эффективность природных детерrentов свидетельствует о способности отдельных видов рыб преодолевать химическую защиту животных и растений.

5. Вкусовые детерrentы, содержащиеся в коже жаб (серая жаба, жаба-ага *Rhinella marina*), обладают высокой эффективностью для рыб независимо от их систематики, ареала, образа жизни и питания. Благодаря универсальности действия детерrentные вещества способны обеспечивать уязвимым животным эффективную защиту при рисках и угрозах, исходящих от потенциальных хищников.

6. Вкусовые детерrentы могут быть распределены в организме жертв неравномерно. У желтобрюхой жерлянки *Bombina variegata* детерrentные вещества присутствуют в коже спины и не выявлены в коже брюшка. У речной миноги наиболее высокой детерrentностью обладает икра, отталкивающие вкусовые свойства кожи и мышц ниже. На примере канадской элодеи разного происхождения показано, что условия мест обитания могут влиять на уровень детерrentности организмов.

7. Получены новые сведения о составе вкусовых спектров у рыб, подтверждена видовая специфичность вкусовых предпочтений рыб. Установлено, что желчные кислоты и их соли для пещерного астианакса *Astyanax fasciatus*, в отличие от других видов рыб, обладают привлекательным или индифферентным вкусом, что служит сенсорной адаптацией, позволяющей астианаксу проявлять капрофагию и существовать в олиготрофных пещерных водоемах. Детерrentные вещества для астианакса не обнаружены также среди карбоновых и других органических кислот.

8. Пищевое поведение, проявляемое разными видами рыб, различается по длительности и числу оросенсорных тестирований объектов питания и зависит от образа жизни рыб и вкусовых качеств пищи. Потребляемые объекты подвергаются рыбами более длительному тестированию, что может минимизировать ошибки в сенсорной оценке пищи и снижать вероятность потребления неадекватных организмов. Быстрый отказ от объектов с непривлекательным вкусом сокращает неэффективные затраты времени на питание и оптимизирует пищевое поведение рыб.

## 8. Список публикаций по материалам диссертации

### Статьи в рецензируемых журналах:

**Виноградская М.И.**, Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* (Osphronemidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.

**Виноградская М.И.**, Касумян А.О. 2019. Вкусовая привлекательность водных организмов для нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae, Perciformes) // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 318–328.

Касумян А.О., **Виноградская М.И.** 2019. Вкусовая привлекательность желчных веществ для рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 473–482.

### Материалы и тезисы докладов конференций:

**Виноградская М.И.**, Михайлова Е.С. 2013. Вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ и свободных аминокислот жемчужным гурами, *Trichogaster leeri* // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов» - 2013 / Отв. ред. Андреев А.И., Андриянов А.В., Антипов Е.А., Чистякова М.В. / Под ред. Брюханов А. Л., Кочетова Г. В., Миленко Н. Н. и др. Т. 2013 Москва: Москва, 2013. С. 134–135.

Михайлова Е.С., **Виноградская М.И.**, Касумян А.О. 2014. Оценка вкусовой привлекательности искусственных и натуральных стимулов и пищевого поведения *Astyanax fasciatus* // Поведение рыб. Материалы докладов V Всероссийской конференции, Борок, Россия. Костромской печатный дом. Кострома. С. 154–158.

Михайлова Е.С., Касумян А.О., **Виноградская М.И.** 2014. Пищевое поведение и звукогенерация у гурами рода *Trichopodus* // Труды V Всероссийской конференции Поведение рыб, Борок. Костромской печатный дом. Кострома. С. 159–164.

Семячкова А.Д., **Виноградская М.И.**, Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2016. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение у нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования. Казань. С. 966–973.

**Виноградская М.И.** 2016. Вкусовая привлекательность некоторых водных растений и животных для нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов» 2016, Москва. С. электронный ресурс.

**Виноградская М.И.** 2017. Влияние природных детеррентов некоторых животных на вкусовые предпочтения нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* // Материалы Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов», 2017. ООО МАКС Пресс. Москва. С. 1–2.

**Виноградская М.И.** 2017. Сравнение вкусовой привлекательности желчных кислот и их солей для нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* и астианакса *Astyanax fasciatus* // Тезисы X Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем PONTUS EUXINUS-2017. DigitPrint. Севастополь. С. 44–46.

## 9. Список литературы

1. Абтахи Б., Набави Х., Джафари Шамушаки В. и др. 2018. Воздействие инсектицидов диазинона и эндосульфана на вкусовую рецепцию персидского осетра *Acipenser persicus* (Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 223–229.
2. Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 930-1381.
3. Бердибаева Ж.Ш. 1970. Пресмыкающиеся и земноводные Восточно-Казахстанской области: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 220 с
4. Боголюбов А. С., Жданова О. В., Кравченко М. В. 2006. Определитель птиц и птичьих гнёзд средней полосы России. М.: Экосистема, электронное пособие
5. Брем А. 2000. Рыбы и амфибии. М.: Изд-во АСТ. 560 с.
6. Бронштейн А.И. 1950. Вкус и обоняние. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 306 с.
7. Виноградская М.И., Касумян А.О. 2019. Вкусовая привлекательность водных организмов для нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae, Perciformes) // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 318–328.
8. Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.
9. Гаранин В.И. 1976. Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края: животный мир. Казань: 86–111.
10. Гаранин В.И. 1978. К изучению миграций амфибий // Тр. ЗИН. Т. 34. С. 39-49.
11. Герасимов В.П. 1962. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся. М: Учпедгиз. 227 с.

12. Голодушко Б.З. 1961в. Численность амфибий и рептилий и их роль в питании канюка и малого подорлика Беловежской пуши // Фауна и экология наземных позвоночных животных Белоруссии. Минск: 143-149.
13. Гриорян Э. Н. 2016. Высокая регенерационная способность хвостатых амфибий (urodela) как результат проявления половозрелыми животными ювенильных черт // Онтогенез. Т. 47. № 2. С. 99 – 109.
14. Гурин И. С. 1994. Вкусовая чувствительность европейского хариуса к некоторым органическим кислотам и ее нарушение при воздействии хлорида ртути // Дипл. работа. М. 76 с.
15. Девицина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие хемосенсорных систем и пищевое поведение рыб // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 387 – 395.
16. Дементьев Г.П., Мекленбурцев Р.Н., Судилова А.М., Спангенберг Е.П. 1951. Птицы Советского Союза 2. М.: Советская наука, 480 с.
17. Джафари Шамушаки В., Абтахи Б., Касумян А.О., Абедян Кенари А., Горбани Р. 2008. Вкусовая привлекательность свободных аминокислот для молоди персидского осетра *Acipenser persicus* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 130–140.
18. Дунаев Е.А. 1999. Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М.: МосгорСЮН. 84 с.
19. Ивлев В.С. 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка, 272 с
20. Исаева О. М. 2007. Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карповых рыб // Дис. канд. биол. наук. М.: МГУ. 171 с.
21. Калецкая М.Л. 1953. Фауна земноводных и пресмыкающихся Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское вдхр. 1. М.: 171-186.
22. Каспарсон Г.Р. 1958. Питание некоторых дневных хищных птиц в Латвийской ССР // Зоол. журн. 37, 9: 1389-1395

- 23.Кассиль В.Г. 1972. Вкус // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Л.: Наука. С. 562 – 606.
- 24.Касумян А.О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. №. 1. С.78–93.
- 25.Касумян А. О. 2011. Функциональное развитие хемосенсорных систем в онтогенезе рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 205 – 212.
- 26.Касумян А.О. 2012. Исследование внутриротовой тактильной рецепции и её взаимодействия с вкусовой системой у рыб // ДАН. Т. 447. № 5. С. 579–581.
27. Касумян А. О. 2016. Вкусовая привлекательность и физико-химические и биологические свойства свободных аминокислот (на примере рыб) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 52. № 4. С. 245 – 254.
- 28.Касумян А.О., Виноградская М.И. 2019. Вкусовая привлекательность желчных веществ для рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 473–482.
- 29.Касумян А.О., Исаева О.М., Тинькова Т.В., Оань Л.Т.К., Ха В.Т. 2017. Химическая защита от рыб у животных и растений коралловых рифов Южного Вьетнама // Tropical Science and Technology. V. 11. № 14. P. 154–161.
- 30.Касумян А.О., Марусов Е.А. 2003. Поведенческие ответы интактных и хронически аносмированных обыкновенных гольянов *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на свободные аминокислоты // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 528 – 539.
- 31.Касумян А.О., Марусов Е.А. 2007. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // Вопр. Ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 684 – 693.
- 32.Касумян А.О., Марусов Е.А. 2015а. Избирательное питание рыб: влияние пищевой и оборонительной мотиваций, вызванных натуральными запахами // Ж. общей биологии. Т. 76. № 3. С. 195–211.



33. Касумян А.О., Марусов Е.А. 2015b. Хемоориентация в пищевом поведении у слепой пещерной рыбы *Asyanax fasciatus* (Characidae, Teleostei) // Экология. № 6. С. 439–443.
34. Касумян А.О., Марусов Е.А., Сидоров С.С. 2009. Влияние пищевого запахового фона на вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карпа *Cyprinus carpio* и трески *Gadus morhua* // Вопр. Ихтиологии. Т. 49. № 4. С. 528 – 540.
35. Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2007. Сравнение вкусовой рецепции и поведения двух форм трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus: trachurus* и *leiurus* // ДАН. Т. 413. № 5. С. 711–713.
36. Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2010. Влияние солености воды на вкусовые предпочтения и пищевое поведение трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* // ДАН. Т. 432. № 1. С. 134 - 137.
37. Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2014. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. Т. № 54. С. В печати.
38. Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа *Cyprinus carpio* к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 386–399.
39. Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1997. Вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ молоди белого амура, *Stenopharyngodon idella* (Cyprinidae, Pisces), выращенной на животном и растительном корме // ДАН. Т. 357. № 2. С. 284–286.
40. Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1998. Влияние тяжелых металлов на пищевую активность и вкусовые поведенческие ответы карпа *Cyprinus carpio*. 1. Медь, кадмий, цинк и свинец // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 393–409.

41. Касумян А.О., Николаева Е.В. 1997. Вкусовые предпочтения гуппи, *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformis, Pisces) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 696–703.
42. Касумян А.О., Пономарев В. Ю. 1990. Формирование пищевой поисковой реакции на естественные химические сигналы в онтогенезе карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 3. С. 447 - 456.
43. Касумян А.О., Прокопова О. М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 670–685.
44. Касумян А.О., Сидоров С.С. 1992. Вкусовая чувствительность кеты *Oncorhynchus keta* к основным типам вкусовых раздражителей и аминокислотам // Сенсорные системы. Т. 6. № 3. С. 100–103.
45. Касумян А.О., Сидоров С.С. 1994а. Вкусовые свойства свободных аминокислот для молоди каспийской кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 6. С. 831–838.
46. Касумян А.О., Сидоров С.С. 1994б. Сравнение интраоральных и экстраоральных вкусовых ответов на свободные аминокислоты у трех видов осетровых рыб рода *Acipenser* // Биофизика. Т. 39. Вып. 3. С. 526 – 529.
47. Касумян А.О., Сидоров С.С. 1995. Сравнительный анализ вкусовых ответов молоди кумжи *Salmo trutta trutta* популяций Балтийского и Белого морей // ДАН. Т. 343. № 3. С. 417 – 419.
48. Касумян А.О., Сидоров С.С. 2001. Вкусовая чувствительность молоди озерного гольца *Salvelinus namaycush* (Salmonidae) // Вопр. рыболовства. Приложение 1. С. 121 – 126.
49. Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 117–130.
50. Касумян А.О., Сидоров С.С. 2010. Вкусовые предпочтения и поведение тестирования вкусовых качеств корма у усатого гольца *Barbatula*

- barbatula* (Balitoridae, Cypriniformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 5. С. 708–720.
51. Касумян А.О., Сидоров С.С. 2010. Влияние голодания на вкусовые предпочтения и поведение тестирования пищевых объектов у карпа *Cyprinus carpio* // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 388–399.
52. Касумян А.О., Сидоров С.С. 2012. Влияние длительной аносмии, совмещенной с зрительной депривацией, на вкусовую чувствительность и пищевое поведение радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 116–126.
53. Касумян А.О., Сидоров С.С., Пашенко Н.И., Немчинов А.В. 1992. Экстраоральная и интраоральная чувствительность молоди русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* к аминокислотам // ДАН. Т. 322. № 1. С. 193 – 195.
54. Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2013. Вкусовая привлекательность различных гидробионтов для плотвы *Rutilus rutilus*, горчака *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С.
55. Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2014. Распространение детеррентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // ДАН. Т. 454. № 2. С. 237 – 240.
56. Корнеева Н.В. 1989. Действие ядов саламандры и жерлянки на реологические показатели крови // В сб.: Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка. С. 118-119.
57. Коссов И. // Аквариум, 1998. №4. С. 35-36
58. Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. М.: Изд-во иностранной лит-ры. 543 с.
59. Кочетов А.М. 1991. Декоративное рыбоводство. М.: Просвещение. 384 с.
60. Кудрявцев С.В., Фролов В.Е., Королев А.В. 1991. Террариум и его обитатели. М.: Лесная промышленность. 350 с.
61. Кузьмин С.Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. КМК. 372 с.

- 62.Мантейфель Ю.Б. 1977. Зрительная система и поведение безхвостых амфибий. М.: 266 с.
- 63.Мантейфель Ю.Б. 1989. Влияние изменений среды на численность амфибий в связи с особенностями их биологии // В сб.: Вопросы герпетологии. 7-я Всес. Герпетологическая конференция. Киев: Наукова Думка. С. 153-154.
- 64.Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головастиков трех видов бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. Т. 62. № 2. С. 150 – 156.
- 65.Масалыкин А.И. 1989. Формирование рисунка поверхности тела краснобрюхой жерлянки в онтогенезе // В сб.: Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка. С. 155-156.
- 66.Михайлова Е.С. 2009. Вкусовые предпочтения и особенности пищевого поведения трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Автореферат дис. ... канд. биол. М.: МГУ. 23 с.
- 67.Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2010. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в морской и пресной воде // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 828–840.
- 68.Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* трех географически удаленных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 539–562.
- 69.Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2016. Оросенсорное тестирование пищи у рыб: хронология поведения // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. Т. 43, № 4, С. 377–388
- 70.Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 496–502.
- 71.Николаева Е.В., Касумян А.О. 2000. Сравнительный анализ вкусовых предпочтений и поведенческого ответа на вкусовые стимулы у самок и

- самцов гуппи, *Poecilia reticulata* // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 560–565.
- 72.Никольский А.М. 1902. Гады и рыбы. Петроград: Изд-во Брокгаузъ-Ефрон. 872 с.
- 73.Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР. 551 с.
- 74.Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К.. 1990. Ядовитые животные и растения СССР. М.: Высшая школа. 272 с.
- 75.Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. Ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 720 – 732.
- 76.Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- 77.Павловский Е.Н. Ядовитые животные и их значение для человека. 1931. М., Л.: Госиздат РСФСР. 322 с.
- 78.Папанян С.Б. 1952. Данные по экологии и хозяйственное значение озерной лягушки в Армянской ССР. // Изв. АН Арм. ССР, биол. и сельхоз. № 5 (11). С. 39–48.
- 79.Пикулик М. М. 1985. Земноводные Белоруссии. Минск. 191с.
- 80.Попа ЛЛ., Тофан В.Е. Земноводные и пресмыкающиеся Молдавии. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1982. 104 с.
- 81.Решетников А.Н. 2001. Взаимодействие ротана (*Percottus glenii*) и земноводных в малых водоемах // В сб.: Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда герпетологического об-ва имени А.М.Никольского. Пушино-Москва. С. 247-249.
- 82.Решетников А.Н. 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журн. общ. биол. Т. 62. № 4. С. 352 – 361.

83. Решетников А.Н. 2008. Поедает ли ротан *Percottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) икру рыб и амфибий? // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 384–392.
84. Сабанеев Л. П. 1911. Жизнь и ловля (уженье) наших пресноводных рыб. М.: Издание А.А. Карцева. 1062 с.
85. Смогоржевський Л.О. 1959. Рибоїдні птахи України. Київ: Київський держ. унів., 120 с.
86. Стрелков П. П. 1963. Отряд Рукокрылые. В кн.: Млекопитающие фауны СССР. Под ред. И. И. Соколова, изд. АН СССР, т.1. М.-Л.1. Литература
87. Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 444 с.
88. Строганов Н.С. 1963. Избирательная способность амуров к пище // Проблемы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб в водоемах СССР / Ред. Ташлиев А.О., Алиев Д.С., Веригин Б.В. Ашхабад: Изд-во Академии наук Туркменской ССР. С. 181–191.
89. Строганов Н.С. 1968. Акклиматизация и выращивание осетровых рыб в прудах. М.: Изд-во МГУ, 377 с.
90. Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
91. Тарашук В.І. Фауна України. Земноводні та плазуни. Київ: Наук. думка, 1959. Т. 7. 246 с.
92. Терентьев П.В. 1924. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. М.: ГосИздат. С. 1-98.
93. Тинькова Т.В. 2010. Исследование внутриротовой вкусовой рецепции и механорецепции у плотвы (*Rutilus rutilus*). Дипломная работа. М. 95 с.
94. Тинькова Т.В, Касумян А.О., Дгебуадзе П.Ю., Оань Л.Т.К., Бритаев Т.А. 2014. Детеррентность морских лилий (Comatulida) Южного Вьетнама для помацентровой рыбы *Abudefduf vaigiensis* // ДАН. Т. 456. № 3. С.370–373.

95. Федярова Н.А. 1973. К токсикологии секрета кожных желез краснобрюхой жерлянки // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленинградское отделение. С. 53-55.
96. Фокина Е.С. 2000. Исследование вкусовых предпочтений и особенностей вкусового поведенческого ответа у ельца *Leuciscus leuciscus* // Курс. работа. М. 68 с.
97. Хазиева С.М., Болотников А.М. 1972. Земноводные Пермской области. // Уч. зап. Пермск. гос. пед. инст. Т. 107. С. 54–61.
98. Харборн Дж. 1985. Введение в экологическую биохимию. М.: Мир, 312 с.
99. Чернай А. В. 1852. Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест, составленная по наблюдениям сделанным во время ученой экспедиции, совершенной в 1848 и 1849 годах. Выпуск I. Фауна земноводных животных и рыб // Харьков: Университет. Типография. 18 с.
100. Чистяков В., Максин Н. 2000. О «бедных» гурами замолвите слово // Аквариум. № 2. с. 11 – 16.
101. Шанцер И. А. 2017. Растения средней полосы Европейской России. 5-е издание. М.: Товарищество научных изданий КМК, 390 с.
102. Шивокене Я.С. 1983. Качественный и количественный состав связанных и свободных аминокислот в естественной пище и комбикорме прудовых рыб // Тр. АН Лит.ССР. Сер.В. Т. 3 (83). С. 81 - 85.
103. Шивокене Я.С. 1989. Симбионтное пищеварение у гидробионтов и насекомых. Вильнюс: Мокслас, 223 с.
104. Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Каспийском море. М.: Пищепромиздат, 268 с.
105. Щербак Н.Н., Щербань М.И. 1980. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка., 268 с.
106. Яковлев В.А. 1981. К экологии серой жабы, *Bufo bufo* (L.) в Алтайском заповеднике. В кн.: Герпетол. исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л.: 132–136.
107. Ясюкевич В. 2003. // Аквариум. №3. С. 34-36.

108. Alford J.B., Beckett D.C. 2007. Selective predation by four darter (Percidae) species on larval chironomids (Diptera) from a Mississippi stream // *Environ. Biol. Fish.* V. 78. P. 353–364.
109. Antoine T., Carraro S., Micha J.-C., Van Hove C. 1986. Comparative appetency for Azolla of *Cichlasoma* and *Oreochromis* (Tilapia) // *Aquaculture.* V. 53. P. 95–99.
110. Atema J. 1980. Chemical senses, chemical signals and feeding behavior in fish // *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes.* Manila. P. 57–101.
111. Bardach J. E., Case J. 1965. Sensory Capabilities of the Modified Fins of Squirrel Hake (*Urophycis chuss*) and Sear-obins (*Prionotus carolinus* and *P. evolans*) // *Copeia.* № 2. P. 194 – 206.
112. Barlow L. A. and Klein O. D. 2015. Developing and regenerating a sense of taste. // *Curr. Top. Dev. Biol.* V.111. P. 401–419.
113. Barry J.P., Ehret M.J. 1993. Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California // *Environ. Biol. Fishes.* V. 37. P. 75–95.
114. Barthalmus G.T., Zielinski W.J. 1988. *Xenopus* skin mucus induces oral dysknesias that promote escape from snakes // *Pharmacol. Biochem. Behav.* V. 30 (4). P. 957-959.
115. Baumiller T.K. 2008. Crinoid ecological morphology. // *Annu Rev Earth Planet Sci.* V. 36. P. 221–249.
116. Beckmann C., Crossland M.R., Shine R. 2011. Responses of Australian wading birds to a novel toxic prey type, the invasive cane toad *Rhinella marina* // *Biol. Invasions.* V. 13. P. 2925–2934.
117. Benfield E.F. 1972. A defensive secretion of *Dineutes discolor* (Coleoptera: Gyridinae). *Ann Entomol Soc Am.* 65, 1324–1327.
118. Bensonilah M., Denizot J.-P. 1991. Taste Buds and Neuromasts of *Astyanax jordani*: Distribution and Immunochemical Demonstration of Co-



- localized Substance P and Enkephalins // *Europ. J. Neuroscience*. V. 3. P. 407-414.
119. Beukema J. J. 1968. Predation by Three-Spines Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): the Influence of Hunger and Experience // *Behaviour*. V. 31. P. 1 – 126.
120. Bingham B.L., Braithwaite L.F. 1986. Defense adaptation of the dedrochirote holothurian *Psolus chitonoides* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 98. P. 311-322.
121. Bogut I., Has-Schön E., Adamek Z. et al. 2007. *Chironomus plumosus* larvae – a suitable nutrient for freshwater farmed fish // *Poljoprivreda*. V. 13. № 1. P. 1–5.
122. Bonar S.A., Sehgal H.S., Pauley G.B., Thomas G.L. 1990. Relationship between the chemical composition of aquatic macrophytes and their consumption by grass carp, *Ctenopharyngodon idella* // *J. Fish Biol.* V. 36. P. 149–157.
123. Boudriot F., Reutter K. 2001. Ultrastructure of the taste buds in the blind cave fish *Astyanax jordani* (“Anoptichthys”) and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* (Teleostei, Characidae) // *J. Comp. Neurol.* V. 434. P. 428– 444.
124. Bragg A.N. 1945. Notes on the psychology of frogs and toads // *J. Gen. Psychol.* V. 32. P. 27-37.
125. Canonico GC, Arthington A, McCrary JK, Thieme ML 2005. The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquat Conserv Mar Freshwat Ecosyst* 15(5):463–483.
126. Capper A., Tibbetts I.R., O’Neil J.M., Shaw G.R. 2006. Feeding preference and deterrence in rabbitfish *Siganus fusces cens* for the cyanobacterium *Lyngbya majuscula* in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia // *J. Fish Biol.* V. 68. P. 1589–1609.

127. Caprio J. 1982. High sensitivity and specificity of olfactory and gustatory receptors of catfish to amino acids // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Comp. P. 109–134.
128. Carbone M., Gavagnin M., Haber M., Guo Y.-W., Fontana A., Manzo E., Genta-Jouve G., Tsoukatou M., Rudman W.B., Cimino G., Ghiselin M.T., Mollo E. 2013. Packaging and delivery of chemical weapons: a defensive Trojan Horse stratagem in chromodorid nudibranchs // *PLoS ONE* 8(4): e62075.
129. Carlson D.J., Lubchenco J., Sparrow M.A., Trowbridge C.D. 1989. Fine-scale variability of lanosol and its disulfate ester in the temperate red alga *Neorhodomela larix* // *J. Chem. Ecol.* V. 15. P. 1321–1333.
130. Carr W. E. S. 1982. Chemical Stimulation of Feeding Behaviour // *Chemorecept. Fishes.* P. 259 – 273.
131. Carr W.E.S., Netherton J.C., III, Gleeson R.A., Derby C.D. 1996. Stimulants of feeding behavior in fish: analyses of tissues of diverse marine organisms // *Biol. Bull.* V. 190. P. 149–160.
132. Chifamba P.C. 1990. Preference of *Tilapia rendalli* (Boulenger) for some species of aquatic plants // *J. Fish Biol.* V. 36. P. 701–705.
133. Chakraborty R., Nei M. 1974. Dynamics of gene differentiation between incompletely isolated populations of unequal sizes // *Theoretical Population Biology.* V. 5. P. 460–469.
134. Cimino G., Ghiselin M.T. 2009. Chemical defense and the evolution of opisthobranch gastropods // *Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4.* V. 60. N 10. P. 175–422.
135. Cohen S.A.P., Hatt H., Kubanek J., McCarty N.A. 2008. Reconstitution of chemical defense signaling pathway in a heterologous system // *J. Exp. Biol.* V. 211. P. 599–605.
136. Cronin C., Hay M.TY. 1996a. Within-plant variation in seaweed palatability and chemical defenses: optimal defense theory versus the growth-differentiation balance hypothesis // *Oecologia.* V. 105. P. 361-368.

137. Cronin G., Hay M.E. 1996b. Induction of seaweed chemical defenses by amphipod grazing // *Ecology*. V. 77. P. 2287–2301.
138. Crossland M. R. 2001. Ability of Predatory Native Australian Fishes to Learn to Avoid Toxic Larvae of the Introduced Toad *Bufo marinus* // *J. Fish Biol.* V. 59, P. 319–329.
139. Crossland M.R., Alford R.A. 1998. Evaluation of the toxicity of eggs, hatching and tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) to native Australian aquatic predators // *Aust. J. Ecol.* V. 23. P. 129–137.
140. Cruz-Rivera E., Paul V.J. 2007. Chemical Deterrence of a Cyanobacterial Metabolite against Generalized and Specialized Grazers // *J Chem Ecol.* V. 33. P.213–217.
141. Dabrowski K., Rusiecki M. 1983. Content of total and free amino acids in zooplanktonic food of fish larvae // *Aquaculture*. V. 30. № 1–4. P. 31–42.
142. Daly J.W., Noimai N., Kongkathip B., Kongkathip N., Wilham J.M., Garraffo H.M., Kaneko T., Spande T.F., Nimit Y., Nabhitabhata J., Chan-Ard T. 2004. Biologically active substances from amphibians: preliminary studies on anurans from twenty-one genera of Thailand // *Toxicon*. V. 44. P. 805–815.
143. Davenport C. J., Caprio J. 1982. Taste and tactile recordings from the ramus recurrens facialis innervating flank taste buds in the catfish // *J. Comp. Physiol.* V. 147. P. 217 - 229.
144. Delfino G., Brizzi, R., Alvarez, B.B., Taddei L. 1999. Secretory polymorphism and serous cutaneous gland heterogeneity in *Bufo granulosis* (Amphibia, Anura) // *Toxicon*. V. 37. P. 1281–1296.
145. Devitsina G.V. Comparative morphology of intraoral taste apparatus in fishes // *J. Ichthyol.* 2005. V. 45. Suppl. 2. P. S286–S306.
146. De la Noue J., Choubert G. 1985. Apparent digestibility of invertebrate biomasses by rainbow trout // *Aquaculture*. V. 50. P. 103–112.
147. Døving K.B., Sandvig K., Kasumyan A. 2009. Ligand-specific induction of endocytosis in taste receptor cells // *J. Exp. Biol.* V. 212. P. 42 – 49.

148. Eisner, T., Aneshansley, D.J. 2000. Chemical defense: Aquatic beetle (*Dineutes hornii*) vs. fish (*Micropterus salmoides*) // PNAS. V. 97. P. 11313–11318.
149. Epifanio R. A., Gabriel R., Martins, D. L., and Muricy, G. 1999. Chemical Defenses against Fish Predation in Three Brazilian Octocorals: 11 $\beta$ , 12 $\beta$ -Epoxy-pukalide as Feeding Deterrent in *Phyllogorgia dilatata* // J. Chem. Ecol. V. 25 №. 10. P. 2255 – 2265.
150. Erhard D., Pohnert G., Gross E.M. 2007. Chemical defense in *Elodea nuttallii* reduces feeding and growth of aquatic herbivorous Lepidoptera // J. Chem. Ecol. V. 33. P. 1646–1661.
151. Espinasa L., Bonaroti N., Wong J. et al. 2017. Contrasting feeding habits of post-larval and adult *Astyanax* cavefish // Subterr. Biol. V. 21. P. 1–17.
152. Erickson A. A., Paul V. J., Van Alstyne K. L., and Kwiatkowski L.M. 2006. Palatability of Macroalgae That Use Different Types of Chemical Defenses // J. Chem. Ecol. V. 32, P. 1883–1895.
153. FAO yearbook. 2017. Fishery and Aquaculture Statistics. 2015/FAO annuaire. Statistiques des pêches et de l'aquaculture. 2015/FAO anuario. Estadísticas de pesca y acuicultura. 2015. Rome/Roma, Italy/Italie/Italia. 78 p.
154. Finger T.E., Drake S.K., Kotrschal K., Womble M., Dockstader K.C. 1991. Postlarval growth of the peripheral gustatory system in the Channel Catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Comp. Neurol. V. 314 P. 55-66.
155. Finger T. E. and Simon S. A. 2000. Cell biology of taste epithelium. // The Neurobiology of Taste and Smell (ed. Finger T. E., Silver W. L. and Restrepo D.). New York: Wiley-Liss. P. 287-314.
156. Fleury B.G., Lages B.G., Barbosa J.P., Kaiser C.R., Pinto A.C. 2008. New Hemiketal Steroid from the Introduced Soft Coral *Chromonephthea braziliensis* is a Chemical Defense against Predatory Fishes // J. Chem. Ecol. V. 34. P.987–993.

157. Freeman C.J., Gleason D.F. 2010. Chemical defenses, nutritional quality, and structural components in three sponge species: *Ircinia felix*, *I. campana*, and *Aplysina fulva* // Mar. Biol. V. 157. P. 1083–1093.
158. Gerhart D. J., Bondura M. E., Commito J. A. 1991. Inhibition of sunfish feeding by defensive steroids from aquatic beetles: structure activity relationships // J. Chem. Ecol. V. 17.
159. Getachew T. 1987. A study on an herbivorous fish, *Oreochromis niloticus* L., diet and its quality in two Ethiopian Rift Valley lakes, Awasa and Zwai // J. Fish. Biol. V. 30. P. 439–449.
160. Getachew T. 1993. The composition and nutritional status of the diet of *Oreochromis niloticus* L. in Lake Chamo, Ethiopia // J. Fish Biol. V. 42. P. 865–874.
161. Getachew T., Fernando C.H. 1989. The food habits of an herbivorous fish (*Oreochromis niloticus* Linn.) in Lake Awasa, Ethiopia // Hydrobiologia. V. 174. P. 195–200.
162. Gill A.B., Hart P.J.B. 1996a. Unequal competition between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey // Anim. Behav. V. 51. P. 689–698.
163. Gill A.B., Hart P.J.B. 1996b. How feeding performance and energy intake change with a small increase in the body size of the three-spined stickleback // J. Fish Biol. V. 48. P. 878–890.
164. Gladstone W. 1987. The eggs and larvae of the sharpnose pufferfish *Canthigaster valentine* (Pisces: Tetraodontidae) are unpalatable to other reef fishes // Copeia. N 1. P. 227–230.
165. Glendinning J.I. 2007. How do predators cope with chemically defended foods? // Biol. Bull. V. 213. P. 252–266.
166. Gomarh A., Palzenberger M., Kotrschal K. 1992. Density and distribution of external taste buds in cyprinids // Environ. Biol. Fish. V. 33. № 1-2. P. 125–134.

167. Gross J. B., 2012. The complex origin of *Astyanax* cavefish // *BMC Evol. Biol.* V. 12. № 105. P. 1 - 12.
168. Gunzburger M. S., Travis J. 2005. Effects of multiple predator species on green treefrog (*Hyla cinerea*) tadpoles. // *Can. J. Zool.* V. 83. P. 996–1002.
169. Haber M., Cerfedda S., Carbone M., Calado G., Gaspar H., Neves R., Maharajan V., Cimino G., Gavagnin M., Ghiselin M.T., Mollo E. 2010. Coloration and defense in the nudibranch gastropod *Hypselodoris fontandraui* // *Biol. Bull.* V. 218. P. 181–188.
170. Halpin C.G., Skelhorn J., Rowe C. 2008. Naïve predators and selection for rare conspicuous defended prey: the initial evolution of aposematism revisited // *Animal Behav.* V. 75. P. 771–781.
171. Hara T.J. 2007. Gustation // *Fish physiology.* V. 25. Sensory systems neuroscience // Eds. Hara T.J., Zielinski B.S. San Diego: Acad. Press. P. 45–96.
172. Hara T.J., Carolsfeld J., Kitamura S. 1999. The variability of the gustatory sensibility in salmonids, with special reference to strain difference in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 56. P. 13–24.
173. Hara T. J., Kitada Y., Evans R. E. 1994. Distribution patterns of palatal taste buds and their responses to amino acids in salmonids // *J. Fish. Biol.* V. 45. P. 453 - 465.
174. Haslewood G.A.D. 1967. Bile salt evolution // *J. Lipid Res.* V. 8. P. 535–550.
175. Haslewood G.A.D. 1978. The biological importance of bile salts // *Frontiers of biology (North-Holland Research Monograph.)*. V. 47. / Eds. Neuberger A., Tatum E.L. Amsterdam: North-Holland Publ. Com. 206 p.
176. Hay M.E., Fenical W., Gustafson K. 1987. Chemical defense against diverse coral-reef herbivores // *Ecology.* V. 68. № 6. P. 1581–1591.
177. Hay M.E., Paul V.J, Lewis S.M., Gustafson K., Tucker J., Trindell R. 1988. Can tropical seaweeds reduce herbivory by growing at night? Did

- patterns of growth, nitrogen content, herbivory, and chemical versus morphological defenses // *Oecologia*. V. 75. P. 233-245.
178. Hay M. E., Pawlik J. R., Duffy J. E., and Fenical W. 1989. Seaweed-herbivore-predator interactions: host-plant specialization reduces predation on small herbivores // *Oecologia* V. 81. P. 418-427.
179. Heusser H. 1971. Differenzierendes Kaulquappen-Fressen durch Molche // *Experientia*. V. 27. P. 475–476.
180. Hickling C. F. 1962. Fish culture. London, Faber and Faber. p. 311.
181. Hidaka I. 1982. Taste receptor stimulation and feeding behavior in the puffer // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Comp. P. 243–257.
182. Hinsche G. 1928. Kampfreaktionen bei einheimischen Anuren // *Biol. Zbl.* Bd. 48. S. 577-617.
183. Holm J.C., Walther B. 1988. Free amino acids in live freshwater zooplankton and dry feed: possible importance for first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Aquaculture*. № 71. P. 341–354.
184. Horppila J., Nurminen L. 2009. Food niche segregation between two herbivorous cyprinid species in a turbid lake // *J. Fish Biol.* V. 75. 1230–1243.
185. <http://zelenaya-lavka.ru/shop/travy/riaska-malaia-trava/>
186. Huppopp K. 1987. Food-finding ability in cava fish (*Astyanax fasciatus*) // *Int J. Speleol.* V. 16. P. 59-66.
187. Ishida Y., Hidaka I. 1987. Gustatory response profiles for amino acids, glycinebetaine, and nucleotides in several marine teleosts // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisheries*. V. 53. № 8. P. 1391 - 1398.
188. Jakubowski M., Whittar M. Comparative morphology and cytology of taste buds in Teleosts // *Z. Mikroskanat. Forsch.* 1990. Bd 104. H. 4. S. 529–560.
189. Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., Wiklund C. 1981. The cost of being aposematic: an experimental study of predation on larvae of *Papilio machaon* by the great tit *Parus major*. // *Oikos*. V. 36. P. 267–272.

190. Jiménez-Prada P., Hachero-Cruzado I., Giráldez I. et al. 2018. Crustacean amphipods from marsh ponds: a nutritious feed resource with potential for application in integrated multi-trophic aquaculture // PeerJ. 6:e4194.
191. Johnsen P.B., Adams M.F. 1986. Chemical feeding stimulants for the herbivorous fish, *Tilapia zillii* // Comp. Biochem. Physiol. V. 83A. № 1. P. 109–112.
192. Johnson P. M. and Willows A. O. D. 1999. Defense in Sea Hares (Gastropoda, Opisthobranchia, Anaspidea): Multiple Layers of Protection from Egg to Adult // Mar. Freshwater Behav. Physiol. V. 32, P. 147 – 180.
193. Jones K.A. 1989. The palatability of amino acids and related compounds to rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish Biol. V. 34. № 1. P. 149–160.
194. Jones K.A. 1990. Chemical requirements of feeding in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum); palatability studies on amino acids, amides, amines, alcohols, aldehydes, saccharides, and other compounds // Ibid. V. 37. № 3. P. 413–423.
195. Kamio M., Derby C.D. 2017. Finding food: how marine invertebrates use chemical cues to track and select food // Natural product reports. V. 34. № 5. P. 463–560.
196. Kanval J. S. Caprio J. 1983. An electrophysiological investigation of the oro-pharyngeal (IX-X) taste system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Comp. Physiol. V. 150. P. 345 - 357.
197. Kapoor B.G., Evans H.E., Pevzner R.A. The gustatory system in fish // Adv. Mar. Biol. 1975. V. 13. P. 53–108.
198. Kapsimali M. and Barlow L. A. 2013. Developing a sense of taste. // Semin. Cell Dev. Biol. V. 24. P. 200–209.
199. Kasumyan A.O. 1997. Gustatory reception and feeding behavior in fish // J. of Ichtiol. V. 37 № 1. P. 72–86.



200. Kasumyan A.O. 1999. Olfaction and taste senses in sturgeon behavior // J. Appl. Ichtiol. V. 15. P. 228 - 232.
201. Kasumyan A. 2018a. Olfaction and gustation in Acipenseridae, with special references to the *Siberian sturgeon*, *Acipenser baerii* // The Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869), Volume 1 – Biology / Eds. Williot P., Nonnotte G., Vizziano-Cantonnet D., Chebanov M. Cham: Springer. P. 173–205.
202. Kasumyan A.O. 2018b. The role of the taste system in fishes within their environment // J. Fish Biol. (accepted).
203. Kasumyan A.O. 2019. The taste system in fishes and the effect of environmental variables // J. Fish Biol. V. 94.
204. Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish and Fisheries. V. 4. № 4. P. 289–347.
205. Kasumyan A., Isaeva O., Dgebuadze P., Mehova E., Oanh Le Thi Kieu, Britayev T. 2020. Comatulids (Crinoidea, Comatulida) chemically defending against coral fish by oneself without assistance of their symbionts // Scientific Reports.
206. Kasumyan A.O., Nikolaeva E.V. 2002. Comparative analysis of taste preferences in fishes with different ecology and feeding // J. Ichthyol. V.42. Suppl. 2. P. 203–214.
207. Kats L.B., Petranka J.W., Sih A. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes // Ecology. V. 69. № 6. P. 1865–1870.
208. Khallaf E.A., Alne-na-ei. A.A. 1987. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) & *Tilapia zillii* (Gervias) in a Nile canal // Hydrobiologia. V. 146. P. 57–62.
209. Kelman D., Benayahu Y., Kashman Y. 1999. Chemical defence of the soft coral *Parerythropodium fulvum fulvum* (Forskål) in the Red Sea against generalist reef fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 238. P. 127–137.

210. Kohbara J., Oohara K., Matsuda T. et al. 2002. Gustatory receptor responses in marbled rockfish *Sebastiscus marmoratus* // Fish. Sci. V. 68. P. 862–871.
211. Koplovitz G., McClintock J.B., Amsler C.D., Baker B.J. 2009. Palatability and chemical anti-predatory defenses in common ascidians from the Antarctic Peninsula // Aquatic Biology. V. 7. P. 81–92.
212. Kornijow R., Gulati R.D., Ozimek T. 1995. Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga // Freshw. Biol. V. 33. P. 205–212.
213. Kottelat M., Widjanarti E. // Raffles Bull. Zool. Suppl. 2005. V. 13. P. 139–173
214. Kubanek J., Pawlik J.R., Ewel T.M., Fenical W. 2000. Triterpene glycosides defend the Caribbean reef sponge *Erylus formosus* from predatory fishes // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 207. P. 69–77.
215. Kumai H., Kimura I., Nakamura M. et al. 1989. Studies on digestive system and assimilation of a flavored diet in ocellate puffer // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. №. 6. P. 1035–1043.
216. La Barre S.C., Coll J.C., Sammarco P.W. 1986. Defensive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia) of the Great Barrier Reef. II. The relationship between toxicity and feeding deterrence // Biol. Bull. V. 171. P. 565–576.
217. Ladich F. 2007. Females whisper briefly during sex: context- and sex-specific differences in sounds made by croaking gouramis // Animal Behav. V. 73. P. 379–387.
218. Ladich F., Brittinger W., Kratochvil H. 1992. Significance of agonistic vocalization in the croaking gourami (*Trichopsis vittatus*, Teleostei) // Ethology. V. 90. № 4. P. 307–314.
219. Lari E., Kasumyan A., Falahat F. et al. 2013. Palatability of food animals for stellate sturgeon

220. Levina A.D., Mikhailova E.S., Kasumyan A.O. 2021. Taste preferences and feeding behavior in the facultative herbivore fish, Nile tilapia *Oreochromis niloticus* // Journal of Fish Biology. V. 98. N 1. P. 1385–1400.
221. Lewis S.M. 1985. Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes // Oecologia. V. 65. P. 370–375.
222. Lim L.-S., Lai S.-K.J., Yong A.S.-K. et al. 2017. Feeding response of marble goby (*Oxyeleotris marmorata*) to organic acids, amino acids, sugars and some classical taste substances // Appl. Anim. Behav. Sci. V. 196. P. 113–118.
223. Lima L.M.S., Alor R., Uriostegui R. et al. 2008. Within-plant variation in palatability and chemical defenses in the green seaweed *Avrainvillea elliottii* // Bot. Mar. V. 51. P. 21–25.
224. Liman E. R., Zhang Y. V. and Montell C. 2014. Peripheral coding of taste. // Neuron V. 81. P. 984–1000.
225. Lindquist N., Hay M.E., Fenical W. 1992. Defense of ascidians and their conspicuous larvae: adult vs lateral chemical defenses // Ecol. Monogr. V. 62. P. 547- 568.
226. Lindquist, N., Hay, M.E. 1996. Palatability and chemical defense of marine invertebrate larvae // Ecol Monogr. V. 66 P. 431–450.
227. Llewelyn J., Schwarzkopf L., Alford R., Shine R. 2010a. Something different for dinner? Responses of a native Australian predator (the keelback snake) to an invasive prey species (the cane toad) // Biol. Invasions. V. 12. P. 1045–1051.
228. Llewelyn J., Webb J.K., Schwarzkopf L., Alford R., Shine R. 2010b. Behavioural responses of carnivorous marsupials (*Planigale maculata*) to toxic invasive cane toads (*Bufo marinus*) // Austral. Ecol. V. 35. P. 560–567.
229. Long J.D., Hay M.E. 2006. Fishes learn aversions to a nudibranch's chemical defense // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 307. P. 199–208.

230. López-Legentil, S., X. Turon, and P. Schupp. 2006. Chemical and physical defenses against predators in Cystodytes (Ascidiaceae). // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 332. P. 27–36.
231. Lucas, J.S., Hart, R.J., Howden, M.E., Salathe, R., 1979. Saponins in eggs and larvae of *Acanthaster planci* (L.) (Asteroidea) as chemical defences against planktivorous fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 40, 155–166.
232. Mackie A.M. 1982. Identification of the gustatory feeding stimulants // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. Am sterdam: Elsevier Sci. Publ. Comp. P. 275–291.
233. Manteifel Yu.B., Reshetnikov A.N. 2002. Avoidance of noxious tadpole prey by fish and invertebrate predators: adaptivity of a chemical defense may depend on predator feeding habits // *Arch. Hydrobiol.* V. 153. № 4. P. 657–668.
234. Mariu T., Caprio J. 1992. Teleosts fustation // *Fish Chemoreception* (Ed. T. J. Hara) London: Chapman and Hall. P. 171 - 198.
235. Mariu T., Harada S., Kasahara Y., 1983. Gustarory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio L* // *J. Comp. Physiol.* V. 153. P. 299 - 308.
236. Marty M.J., Blum J.E., Pawlik J.R. 2016. No accounting for taste: palatability of variably defended Caribbean sponge species is unrelated to predator abundance // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 485. P. 57–64.
237. Meyer K.D., Paul V.J. 1992. Intraplant variation in secondary metabolite concentration in three species of *Caulerpa* (Chlorophyta: Caulerpales) and its effects on herbivorous fishes // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 82. P. 249–257.
238. Meyer K.D., Paul V.J. 1995. Variation in secondary metabolite and aragonite concentrations in the tropical green seaweed *Neomeris annulata*: effects on herbivory by fishes // *Mar. Biol.* V. 122. P. 537–545.
239. McClintock J.B., Vernon J.D. 1990. Chemical defense in the eggs and embryos of antarctic sea stars (Echinodermata) // *Mar. Biol.* V. 105. P. 491-495.

240. McClintock J.B., Vernon J.D. 1990. Chemical defense in the eggs and embryos of Antarctic sea stars (Echinodermata) // *Mar. Biol.* V. 105. P. 491–495.
241. Michel W., Caprio J. 1991. Responses of single facial taste fibers in the sea catfish, *Arius felis*, to amino acids. // *J. Neurophysiol.* V. 66. P. 247-260
242. Mitchell R.W., Russell W.H., Elliott W.R. 1977. Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: Environment, distribution, and evolution. // *Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.* V. 12. P. 1-89.
243. Moriarty D.J.W., Moriarty C.M. 1973. The assimilation of carbon from phytoplankton by two herbivorous fishes: *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nignipinnis* // *J. Zool. Lond.* V. 171. P. 41–55.
244. Mues R. 1983. Species specific flavone glucuronides in *Elodea* species // *Biochem. Syst. Ecol.* V. 11. P. 261–265.
245. Nelson D.W.M., Crossland M.R., Shine R. 2010. Foraging responses of predators to a novel toxic prey: effects of predator learning and relative prey abundance // *Okios.* V. 120. P. 152–158.
246. Newman R.M. 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 10. P. 89–114.
247. Noble G.K. 1931. *The biology of the amphibia*. New York: McGraw-Hill Book Company. 577 p.
248. Noguchi T., Arakawa O. 2008. Tetrodotoxin–distribution and accumulation in aquatic organisms, and cases of human intoxication // *Mar. Drugs.* V. 6. P. 220–242.
249. Nusnbaum M., Aggio J.F., Derby C.D. 2012. Taste-mediated behavioral and electrophysiological responses by the predatory fish *Ariopsis felis* to deterrent pigments from *Aplysia californica* ink // *J. Comp. Physiol. A.* V. 198. P. 283–294.

250. O'Neal W., Pawlik J.R. 2002. A reappraisal of the chemical and physical defenses of Caribbean gorgonian corals against predatory fishes // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 240. P. 117–126.
251. Otson R.R. 1983. Ascidian-Prochloron symbiosis: the role of larval photoadaptation in midday larval release and settlement // *Biol. Bull.* V. 165. P. 221-240.
252. Parker J.D., Collins D.O., Kubanek J. et al. 2006. Chemical defenses promote persistence of the aquatic plant *Micranthemum umbrosum* // *J. Chem. Ecol.* V. 32. P. 815–833.
253. Paul V.J., Arthur K.E., Ritson-Williams R. et al. 2007. Chemical defenses: from compounds to communities // *Biol. Bull.* V. 213. P. 226–251.
254. Paul V.J., Puglisi M.P. 2004. Chemical mediation of interactions among marine organisms // *Nat. Prod. Rep.* V. 21. P. 189-209.
255. Paul V.J., Puglisi M.P., Ritson-Williams R. 2006. Marine chemical ecology // *Nat. Prod. Rep.* V. 23. P. 153–180.
256. Paul V.J., Van Alstyne K. 1988b. Chemical defense and chemical variation in some tropical Pacific species of *Halimeda* (Halimedaceae; Chlorophyta) // *Coral Reefs.* V. 4. P. 263-269.
257. Pawlik J.R. 2012. Antipredatory defensive roles of natural products from marine invertebrates // *Handbook of marine natural products.* Fattorusso E., Gerwick W.H., Tagliatela-Scarfatì O. (eds.). New York: Springer. P. 677-710.
258. Philippart J.-Cl., Ruwet J.-Cl. 1982. Ecology and distribution of Tilapias // *The biology and culture of tilapias* / Eds. Pullin R.C.V., Lowe-McConnell. Manila: ICLARM Conf. Proc. V. 7. International Center for living aquatic resources management. P. 15–59.
259. Pisut D.P., Pawlik J.R. 2002. Anti-predatory chemical defenses of ascidians: secondary metabolites or inorganic acids? // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 270. P. 203–214.

260. Prado P., Heck K.L., Jr. 2011. Seagrass selection by omnivorous and herbivorous consumers: determining factors // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 429. P. 45–55.
261. Pryor V.K., Epifanio C.E. 1993. Prey selection by larval weakfish (*Cynoscion regalis*): the effects of prey size, speed, and abundance // *Mar. Biol.* V. 116. P. 31–37.
262. Reutter K. 1971. Die Geschmacksknospen des Zwergwelses *Amiurus nebulosus* (Les.-. eur). Morphologische und histochemische. Untersuchungen // *Z. mikr. Anat. Bd.* V. 120. P. 280-308.
263. Reutter K. 1992. Teleost gustation // *Fish chemoreception* (Ed. T.J. Hara). London: Chapman and Hall. P. 60 – 78.
264. Rhoades D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores // *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites* / Eds. Rosenthal G.A., Janzen D.H. N. Y.: Academic Press. P. 3–54.
265. Romero A., Green S.M. 2005. The end of regressive evolution: examining and interpreting the evidence from cavefish // *J. Fish Biol.* V. 67. P. 3–32.
266. Russell D.J., Thuesen P.A., Thomson F.E. 2012. A review of the biology, ecology, distribution and control of Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters 1852) (Pisces: Cichlidae) with particular emphasis on invasive Australian populations // *Rev Fish Biol Fisheries.* 22:533–554.
267. Schall J.J., Ressel S. 1991. Toxic plant compounds and the diet of the predominantly herbivorous whiptail lizard, *Cnemidophorus arubensis* // *Copeia.* № 1. P. 111–119.
268. Shamushaki V.A.J., Abtahi B., Kasumyan A.O. 2011. Olfactory and taste attractiveness of free amino acids for Persian sturgeon *Acipenser persicus*: a comparison with other acipenserids // *J. Appl. Ichthyol.* V. 27. P. 241–245.

269. Shaw G.W., Pankhurst P.M., Purser G.J. 2003. Prey selection by greenback flounder *Rhombosolea taparina* (Günther) larvae // Aquaculture. V. 22. P. 249–265.
270. Schneider D. 1954. Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren // Biol. Zbl. Bd. 73. S. 225-282.
271. Schulte B.A., Bakus G.J. 1992. Predation deterrence in marine sponges: laboratory versus field studies // Bull. Mar. Sci. V. 50. № 1. P. 205–211.
272. Sheybani A., Nusnbaum M., Caprio J., Derby C.D. 2009. Responses of the Sea Catfish *Ariopsis felis* to Chemical Defenses from the Sea Hare *Aplysia californica* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 368. P. 153–160.
273. Shemmel C. 1967. Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender Astyanax-Formen Ein Beitrag zur Evolution der Cavernicolen // Z. Morph. Tiere V. 61. P. 255-316.
274. Sillén-Tullberg B. 1985. Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. // Oecol. V. 67. P. 411–415.
275. Slattery M. 2010. Bioactive compounds from echinoderms: ecological and evolutionary perspectives in: Echinoderms: Durham: Proceedings of the 12<sup>th</sup> International Echinoderm Conference, 7-11 August 2006, Durham, New Hampshire, USA (Harris, L.G., Boettger, S.A., Walker, C.W., Lesser, M.P.) 591–600 (CRC Press, Boca Raton FL).
276. Soriguer M.C., Domezain A., Aragonés J. et al. 2002. Feeding preference in juveniles of *Acipenser naccarii* Bonaparte 1836 // J. Appl. Ichthyol. V. 18. P. 691–694.
277. Sorensen P.W., Caprio J. 1998. Chemoreception // The physiology of Fishes (Ed. Evans D.H.) CRC Press (LLC) Boca Ration. P. 375 – 405.
278. Steinberg P.D., Paul V.J. 1990. Fish feeding and chemical defenses of tropical brown algae in Western Australia // Ecol. Prog. Ser. Ser. V. 58. P. 253–259.
279. Stoecker D.K., Govoni J.J. 1984. Food selection by young larval gulf menhaden (*Brevoortia patronus*) // Mar. Biol. V. 80. P. 299–306.



280. Sudo H., Azeta M. 2001. The microhabitat and size of gammarid species selectively predated by young red sea bream *Pagrus major* // Fish. Sci. V. 67. P. 389–400.
281. Takahara T., Mitsuhashi-Ohnishi C., Fujiwara-Tsujii N., Yamaoka R. 2011. Characterization of chemical defenses in ranid tadpoles against a fish predator. // J Ethol. V. 29. P. 427–434.
282. Targett N.M., Targett T.E., Vrolijk N.H., Ogden J.C. 1986. Effect of macrophyte secondary metabolites on feeding preferences of the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians* // Mar. Biol. V. 92. № 1. P. 141–148.
283. Tordoff M.G., Sandell M.A. 2009. Vegetable bitterness is related to calcium content // Appetite. V. 52. P. 498–504.
284. Trewavas E. 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia* // British Mus. (Nat. Hist). Publ. № 878. P. 1–583.
285. Uhazy L.S., Tanaka R.D., MacInnis A.J. 1978. *Schistosoma mansoni*: identification of chemicals that attract or trap its snail vector, *Biomphalaria glabrata* // Science. V. 201. P. 924–926.
286. Verliin A., Kotta J., Orav-Kotta H. et al. 2011. Food selection of *Coregonus lavaretus* in a brackish water ecosystem // J. Fish Biol. V. 74. № 2. P. 540–551.
287. Vincent J.F.V., Sibbing F.A. 1992. How the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) chooses and chews its food-some clues // J. Zool., Lond. V. 226. P. 435–444.
288. Wassersug R. 1971. On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica // Am. Midl. Nat. V. 86. P. 101–109.
289. Webb J.K., Brown G.P., Child T., Greenlees M.J., Phillips B.L., Shine R. 2008. A native dasyurid predator (common planigale, *Planigale maculata*) rapidly learns to avoid a toxic invader // Aust. Ecol. V. 33. P. 821–829.
290. Whitear M. 1971. Cell specialization and sensory function in fish epidermis // J. Zool. Lond. V.163. P.237-264. 206.

291. Whitear M. 1992. Solitary chemosensory cells // *Chemoreception in Fishes*. (Ed T.J. Hara) London: Chapman & Hall P. 103-125.
292. Wiklund, C., Järvi, T. 1982. Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds: a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. // *Evol.* V. 36, P. 998–1002.
293. Wilkens H. 1972, Zur phylogenetischen Rückbildung des Auges Cavernicoler: Untersuchungen an *Anoptichthys jordani* (= *Astyanax mexicanus*) // *Ann. Speleol.* V. 27. P. 411-432.
294. Wilkens H. 1988. Evolution and Genetics of Epigeal and Cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces) Support for the Neutral Mutation Theory // *Evol. Biol.* Vol. 23. P. 271-367.
295. Wilson D. M., Puyana M., Fenical W., Pawlik J. R. 1999. Chemical Defense of the Caribbean Reef Sponge *Axinella corrugate* Against Predatory Fishes // *J. Chem. Ecol.* V. 25, №. 12, P. 2811–2823.
296. Wilson N.J., Williams C.R. 2014. A critical review of freshwater crayfish as amphibian predators: capable consumers of toxic prey? // *Toxicon.* V. 82. P. 9–17.
297. Wootton R.J. 1998. *Ecology of teleost fishes* (2nd ed.). London: Kluwer Academic Publ. 386 p.
298. Yamashita S., Yamada T., Hara T.J. 2006. Gustatory responses to feeding and non-feeding stimulant chemicals, with an emphasis on amino acids, in rainbow trout // *J. Fish Biol.* V. 68. P. 783–800.
299. Young C.M., Bingham B.L. 1987. Chemical defense and aposematic coloration in larvae of the ascidian *Ecteinaseidia turbinata* // *Mar. Biol.* V. 96. P. 539-544.
300. Zarske A., Géry J. 1999. Revision der neotropischen Gattung *Metynnis* Cope, 1878. 1. Evaluation der Typus exemplare der nominellen Arten (Teleostei: Characiformes: Serrasalminidae). // *Zoologische Abhandlungen (Dresden)*, 50(2) Nr. 13. S. 169–216.

301. Zielinski W.J., Barthalmus G.T. 1989. African clawed frog skin compounds: antipredatory effects on African and North American water snakes // *Anim. Behav.* V. 38 (6). P. 1083-1086.

## Приложение 1

### 1.1. Методика проведения поведенческих экспериментов

Перед проведением опытов рыб рассаживали поодиночке в небольшие аквариумы (объем 5–10 литров). Три боковые стенки аквариумов были непрозрачные, для предотвращения зрительных контактов между соседними рыбами. Сверху аквариумы были накрыты винилпластовой крышкой с отверстием для внесения гранул с тестируемым веществом и корма. В опытах с ротаном использовались крышки из темного пластика для затемнения аквариума. Аквариумы заполняли отстоянной водой. С помощью регулируемых термонагревателей (AquaEl Easy Heater 25 W) температура воды в них поддерживали на уровне 24–25°C для всех рыб, кроме ротана. Для него температура воды составляла 18–22°C.

Для успешного проведения экспериментов необходима полная акклимация подопытных рыб. Поэтому после помещения рыб в одиночные аквариумы проведение опытов начинали только после восстановления нормального поведения, которое у большинства видов выражалось в свободном перемещении рыб по аквариуму, отсутствии пугливости. Об успешной акклимации рыб свидетельствует также активная реакция на подаваемый корм. В наших опытах акклимация рыб наступала через 1–2 дня после помещения их в экспериментальный аквариум.

После акклимации, в течение нескольких дней, рыб обучали схватывать поштучно вносимые агар-агаровые гранулы. Для обучения использовали гранулы с экстрактом личинок хирономид концентрацией 175 г/л (методика приготовления гранул изложена в разделе 1.2). После успешного обучения рыб приступали к тестированию вкусовых стимулов.

Каждый опыт начинался с внесения агар-агаровой гранулы с тестируемым веществом в аквариум с рыбой. С момента первого схватывания гранулы фиксировали следующие показатели:

- число схватываний внесенной гранулы;

- продолжительность удержания гранулы во рту при первом схватывании ее рыбой (в секундах);

- продолжительность удержания рыбой гранулы во рту за все время опыта (в секундах);

- поедаемость гранул (была ли гранула проглочена рыбой или отвергнута). В дальнейшем определяли процент съеденных гранул от общего числа схваченных.

Дополнительно в опытах на нильской тилляпии регистрировали продолжительность латентного периода – время от внесения гранулы до схватывания гранулы. В опытах на астианаксе регистрировали время от внесения гранулы до начала поиска рыбой внесенной гранулы, а также длительность собственно поиска гранулы от его начала до схватывания гранулы. Момент начала поиска определяли по проявлению астианаксом активных поисковых перемещений.

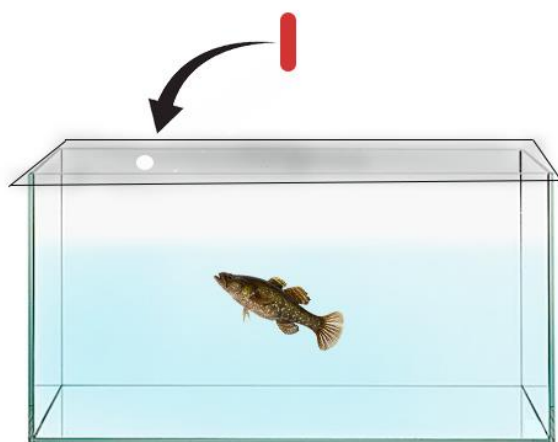
Момент заглатывания рыбой схваченной гранулы определяли по характерным движениям жаберных крышек и челюстей. Длительность регистрировавшихся событий фиксировали с помощью электронного секундомера «Интеграл ЧС-10».

Опыты, в которых рыбы не схватывали гранулу, разрушали ее и заглатывали меньше половины, не учитывали.

Гранулы с разными веществами подавали в случайной последовательности. Подачу гранул с тестируемыми веществами чередовали подачей гранул, содержащих экстракт личинок хирономид, и контрольных гранул. В том случае, когда гранула была отвергнута рыбой, гранулу удаляли из аквариума сразу после окончания опыта.

Каждый опыт продолжался до тех пор, пока гранула не была съедена или окончательно отвергнута рыбой. Отказ от потребления гранулы определяли по поведению рыб: они отходили от отвергнутой гранулы и не проявляли к ней никакого интереса. Обычно каждый опыт длился не более 1–2 минут. Рыб

кормили живыми личинками хирономид один раз в сутки в конце дня после завершения опытов до насыщения (рис. 1).



**Рисунок 1.** Схема проведения опыта

## 1.2. Методика приготовления агар-агаровых гранул

В качестве субстрата для приготовления экспериментальных гранул использовался 2% агар-агаровый гель. Для его приготовления 0.2 г порошкового агар-агара (Reanal) суспензировали в 5 мл холодной дистиллированной воды. Затем суспензию подогрели при температуре 70–90°C до полного растворения агар-агара. В полученный раствор вносили заранее приготовленный раствор тестируемого вещества или водный экстракт различных организмов. Для этого определенное количество тестируемого вещества, необходимое для получения нужной конечной концентрации, предварительно растворяли в 4 мл дистиллированной воды и добавляли в этот раствор 1 мл раствора красителя. Раствор красителя добавляли и к водным экстрактам (4 мл) исследуемых организмов. В качестве красителя использовали кошенилевый красный Ronseal 4R, придающий гранулам ярко-красный цвет. Концентрация красителя в гранулах составляла 0.33 % (5μM). Горячий раствор агар-агара (10 мл), содержащий краситель и одно из тестируемых веществ, перемешивали и выливали в чашку Петри (диаметром 5 см), предварительно обработанную 96% этиловым спиртом.

В большинстве случаев для приготовления экстрактов исследуемых организмов использовали животных и растения целиком, в некоторых случаях – их отдельные части. Навески гидробионтов гомогенизировали в фарфоровой ступке в 4 мл воды, гомогенат центрифугировали при 7000 оборотов в минуту в течение 15 минут на центрифуге ЦУМ-1. В качестве контроля использовали гранулы, не содержащие каких-либо дополнительных веществ, кроме красителя.

Полученный агар-агаровый гель с искусственными химическими веществами хранили в холодильнике при +5°C не более двух недель. Гранулы с экстрактом мотыля и с экстрактами других организмов хранили при тех же условиях не более 3-х дней.

Цилиндрические гранулы вырезали из геля непосредственно перед экспериментом при помощи раздатчика – трубки из нержавеющей стали, соединенной с резиновой камерой («грушей»). Диаметр гранул – 1.3 для гурами, для тилапии, ротана, астианакса и метинниса – 2.0 мм. Длина гранул была стандартной – 4.0 мм. Диаметр гранул подбирали в соответствии с размерами ротового отверстия подопытных рыб.

### 1.3. Статистическая обработка данных

Статистический анализ полученных данных проводили при помощи программ Statistica-10 и Stadia-5.1/7.95. Для оценки достоверности различий потребления рыбами разных типов гранул применяли критерий  $\chi^2$ . Оценку достоверности различий по другим регистрировавшимся параметрам вкусового ответа проводили при помощи критерия Манна-Уитни. Для оценки корреляционных связей между разными параметрами вкусового ответа использовали непараметрический ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Так же вычисляли индекс вкусовой привлекательности веществ по формуле:

$$\text{Ind}_{\text{pal}} = \frac{R - C}{R + C} \times 100,$$

Где  $\text{Ind}_{\text{pal}}$  – индекс вкусовой привлекательности вещества,  $R$  - потребление гранул с веществом в %,  $C$  – потребление гранул с контролем в % (Касумян, Морси, 1996).