

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 (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

МОСКВА 2023

Работа выполнена на кафедре ихтиологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: **Касумян Александр Ованесович**
доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой ихтиологии
Биологического факультета Московского
государственного университета им.
М.В. Ломоносова

Официальные оппоненты: **Герасимов Юрий Викторович**
доктор биологических наук, профессор,
заведующий лабораторией экологии рыб
Института биологии внутренних вод им.
И.Д. Папанина Российской академии наук

Исаева Ольга Михайловна
кандидат биологических наук, доцент кафедры
«Водные биоресурсы, рыболовство и
аквакультура» Научно-образовательного центра
«Природообустройство и рыболовство»
Камчатского государственного технического
университета

Ведущая организация: Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии
(г. Москва)

Защита состоится «21» июня 2023 г. в 11.00 на заседании диссертационного
совета 24.01.109.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении
науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской
академии наук» по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.
Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических
наук Российской академии наук по адресу 119071, Москва, Ленинский
проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на
сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве науки и высшего
образования Российской Федерации по адресу: www.vak.ed.gov.ru.

Автореферат разослан «__» _____ 2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

к.б.н.

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования и степень разработанности темы. Пищевое поведение представляет собой важнейшую жизненную функцию животных, в его регуляции у рыб участвуют 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 заглатывании 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. Установлено, 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). Видовая специфичность вкусовых спектров дало основание полагать, что с помощью вкусовой рецепции обеспечивается выбор пищевых организмов и избирательное питание рыб (Hara, 2007; Morais, 2017).

Несмотря на очевидный прогресс в изучении вкусовых предпочтений, слабо исследованной остается способность рыб оценивать вкусовые качества водных организмов, которыми рыбы питаются в природных водоёмах. Такие работы выполняются спорадически, сравнительные исследования вкусовых качеств для рыб различных пищевых и иных организмов практически отсутствуют (Строганов, 1962, 1968; Bardach, Case, 1965; Veukema, 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 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, кишечнорастворимым, 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 детерrentы, наблюдается ли связь между детерrentностью и образом жизни и другими особенностями биологии потенциальных жертв, в равной ли мере разные хищники восприимчивы к действию детерrentов. Отсутствуют сведения о вкусовой привлекательности для рыб многих групп веществ, входящих в состав объектов питания рыб (карбонные 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 детерrentов 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 детерrentов животных, различающихся по систематике, образу жизни и ареалу, оценить распределение вкусовых детерrentов в организме жертв.
3. Выяснить вкусовую привлекательность для рыб карбонных 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 заключается в расширении представлений о вкусовой рецепции и ее значения в регуляции трофических связей рыб, в оценке универсальности действия природных детерrentов, в выяснении 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 детерrentы 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 детерrentных веществ в коже у взрослых особей ряда бореальных видов бесхвостых и хвостатых амфибий. Показано, что природные детерrentы могут быть распределены в организме жертв неравномерно и разные части тела животных могут значительно различаться по содержанию таких веществ. Впервые установлено, что вкусовой детерrentностью для рыб обладают взрослые особи речной миноги *Lampetra fluviatilis* и канадская элодея *Elodea canadensis*. Выяснено, что вкусовые детерrentы 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. Полученные результаты могут найти применение в практике современной аквакультуры и рыболовства в качестве основы 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. 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.

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 детерментов 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. Соискателю принадлежит решение всех поставленных задач, обобщение результатов, обоснование научных выводов.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов» (Москва, 2013, 2016, 2017), Международной конференции «Поведение рыб» (Борок, 2014), Международной конференции «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования» (Казань, 2016), X Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем PONTUS EUXINUS (Севастополь, 2017), 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, Заключение, Выводов и Списка цитируемой литературы, который включает 301 источник, из них 194 – 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 экспериментальной 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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы работы, сформулированы цель и задачи исследования, научная новизна полученных результатов, их практическое значение, приведены основные положения, выносимые на защиту.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Глава содержит основные сведения о строении и базовых функциональных характеристиках вкусовой системы рыб. Представлены сведения о вкусовой привлекательности для рыб различных веществ: аминокислот, органических и желчных кислот, солей и других. Приводится классификация вкусовых веществ, учитывающая особенности реакции рыб и тип вкусовых рецепторов, ответственных за проявление поведенческого ответа. Рассмотрено влияние различных факторов среды на вкусовые спектры рыб. Анализируются особенности пищевого поведения рыб, сообщается о вкусовых качествах для рыб различных объектов питания и химически защищенных организмах.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в 2015–2018 году на кафедре ихтиологии МГУ на 5 видах рыб: нильской тилапии *Oreochromis niloticus* (12 ювенильных особей), серебристом метиннисе *Metynnis argenteus* (10 половозрелых особей), астианаксе *Astyanax fasciatus* (слепая форма, 14 половозрелых особей), жемчужном гурами *Trichopodus leerii* (12 половозрелых особей) и ротане *Perccottus glenii* (8 половозрелых особей).

Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение оценивали по реакции рыб на гранулы из агар-агарового геля (2%), содержащие краситель (Ponceau 4R, 5 μM) и одно из 42 использованных веществ (21 L-аминокислота, 18 органических кислот и 3 желчных вещества; 0.1–0.001 М) или водный экстракт одного из 24 видов животных или растений в стандартной концентрации (175 г сырой массы/л; 10 г лиофилизата/л). Для сравнения использовали контрольные гранулы, содержащие только краситель. В ходе каждого опыта с момента первого схватывания гранулы регистрировали: 1) число схватываний гранулы, 2) продолжительность удержания гранулы во рту при первом схватывании и за все

время опыта (в секундах), 3) поедаемость гранул (была ли гранула проглочена рыбой или отвергнута). Гранулы с разными вкусовыми раздражителями подавали в случайной последовательности. Интервал между опытами с одной и той же особью составлял не менее 10–15 минут. Опыты, в которых рыбы не схватывали гранулу или потребление определить было невозможно из-за разрушения гранулы рыбой, не учитывали. Вычисляли процент съеденных гранул от общего числа схваченных, а также индекс вкусовой привлекательности по формуле:

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

Где Ind_{pal} – индекс вкусовой привлекательности вещества, R - потребление гранул с веществом в %, C – потребление гранул с контролем в % (Касумян, Морси, 1996). Подопытных рыб кормили один раз в сутки.

В качестве вкусовых раздражителей использовали водные экстракты 19 видов животных и 5 видов растений: кормовые животные – артемия *Artemia salina*, дафния *Daphnia magna*, каланиды *Hemidiaptomus sp.*, личинки коретры *Chaoborus sp.*, креветка северная *Pandalus borealis*, личинки комаров сем. Chironomidae, трубочник *Tubifex tubifex*; детергентные животные – жерлянка желтобрюхая *Bombina variegata*, жаба-ага *Rhinella marina*, лягушка травяная *Rana temporaria*, лягушка озерная *Pelophylax ridibundus*, шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*, серая жаба *Bufo bufo*, чесночница обыкновенная *Pelobates fuscus*, тритон обыкновенный *Lissotriton vulgaris*, речная минога *Lampetra fluviatilis*, голотурия *Pseudocolochirus violaceus*, морская звезда *Fromia milleporella*, голотурия *Holothuria atra*; растения – ряска малая *Lemna minor*, риччия *Riccia sp.*, латук *Lactuca sativa*, водяной гиацинт *Eichhornia crassipes*, элодея канадская *Elodea canadensis*.

Всего выполнено 6342 опытов, из них 2937 на нильской тилляпии, 360 на серебристом метиннисе, 1720 на астианаксе, 1185 на гурами и 140 на ротане (Табл. 1).

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Вкусовая привлекательность кормовых объектов для нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* и астианакса *Astyanax fasciatus*

Одной из основных задач нашего исследования было выяснить различаются ли для рыб вкусовые свойства растений и животных, которые могут быть потенциальными объектами питания. Задача выполнена преимущественно на примере нильской тилляпии – факультативном фитофаге с выраженной эврифагией, использующим в пищу разнообразные кормовые организмы, причем не только растения, но и животных (Trewavas, 1983). Другим объектом исследования был астианакс (слепая форма), ведущий специфический пещерный образ жизни.

Тестирование на нильской тилляпии вкусовых свойств шести видов водных беспозвоночных животных, используемых для питания многими рыбами – дафнии *Daphnia magna*, артемии *Artemia salina*, личинок комаров сем. Chironomidae, личинок коретры *Chaoborus sp.*, северной креветки *Pandalus*

borealis, каланиды *Hemidiaptomus sp.*, показало, что агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты этих организмов, охотно потребляются подопытными рыбами. Потребление варьировало от 93 до 100%, что превышает уровень потребления контрольных гранул более чем в два раза ($p < 0.001$). Для астианакса водные экстракты всех исследованных кормовых животных обладали еще более высокой вкусовой привлекательностью – потребление таких гранул было в 8–10 раза выше, чем контрольных ($p < 0.001$) (рис. 1).

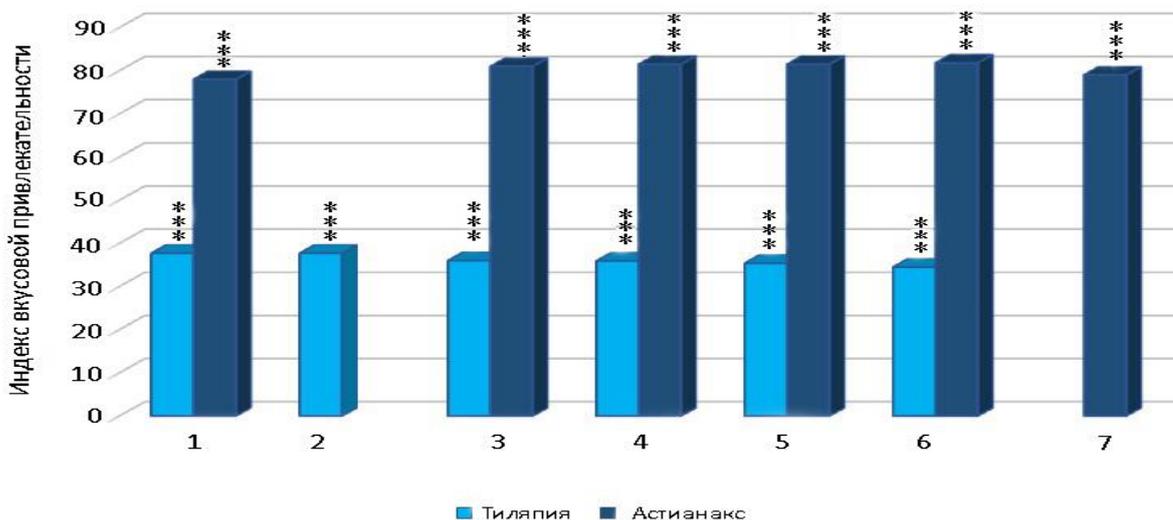


Рисунок 1. Вкусовая привлекательность водного экстракта различных кормовых животных для тилапии *Oreochromis niloticus* и астианакса *Astyanax fasciatus*: 1 – личинки комаров сем. Chironomidae; 2 – креветка северная *Pandalus borealis*; 3 – дафния *Daphnia magna*; 4 – артемия *Artemia salina*; 5 – личинки коретры *Chaoborus sp.*; 6 – каланида *Hemidiaptomus sp.*; 7 – трубочник *Tubifex tubifex*. Концентрация экстракта – 175 г (сырая масса)/л. *** – отличия от контроля достоверны при $p < 0.001$.

В другой серии опытов в качестве вкусовых раздражителей использованы водные экстракты различных растений, многие из которых могут быть пищевыми объектами для рыб-фитофагов. Большинство растений обладали привлекательными вкусовыми качествами для тилапии: риччия *Riccia sp.*, водяной гиацинт *Eichhornia crassipes*, малая ряска *Lemna minor* и латук *Lactuca sativa*. Гранулы с экстрактом этих растений рыбы потребляли достоверно лучше, чем контрольные ($p < 0.001$). Наиболее низкой привлекательностью обладала ряска, обычно имеющая в водоёмах высокую численность и доступность для рыб.

Вкус водяного гиацинта (листья, корни) оказался высоко привлекательным для тилапии. Возможно, отсутствие у водяного гиацинта специальных веществ, блокирующих потребление гранул нильской тилапией, обусловлено наличием у этого растения других защитных адаптаций, например, обладание высоким темпом роста и способностью к быстрой репродукции.

Канадская элодея, как и водяной гиацинт, принадлежит к инвазийным гидрофитам. Однако вкусовые качества канадской элодеи оказались для тилапии иными, чем у водяного гиацинта и других использованных растений. Экстракт элодеи в гранулах в зависимости от происхождения растения либо полностью блокировал потребление (элодея, приобретенная в зоомагазине), либо не оказывал на потребление никакого влияния (элодея из природного водоема) (рис. 2). Защитные химические свойства могут быть обусловлены флавоноидами,

обнаруженными у обоих видов элодеи (Mues, 1983; Erhard et al., 2007) и являющимися эффективными природными вкусовыми детеррентами для рыб.

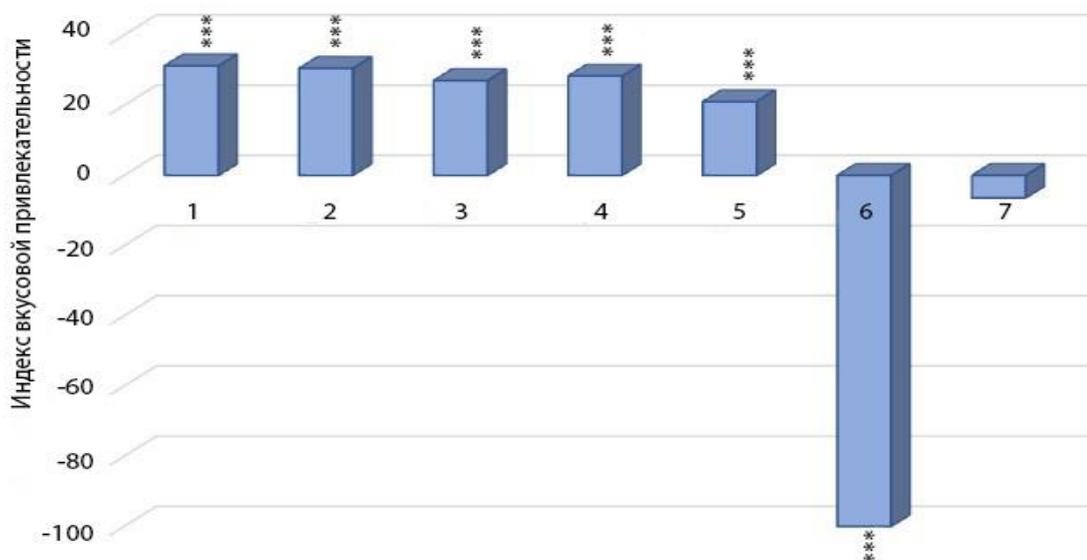


Рисунок 2. Вкусовая привлекательность растений для нильской тилляпии *Oreochromis niloticus*. 1 – риччия *Riccia sp*; 2 – водяной гиацинт *Eichhornia crassipes* (листья); 3 – водяной гиацинт *Eichhornia crassipes* (корни); 4 – латук *Lactuca sativa*; 5 – ряска малая *Lemna minor*; 6 и 7 – элодея канадская *Elodea canadensis* из зоомагазина и природного водоема, соответственно. Концентрация экстракта – 175 г (сырая масса)/л. *** – отличия от контроля достоверны при $p < 0.001$.

Результаты исследования указывают на способность рыб дифференцировать пищевые организмы по их вкусовым качествам и подчеркивают важную роль вкусовой рецепции в выборе рыбами адекватных объектов питания. Биологический смысл различий объектов питания по вкусовой привлекательности имеет прямое отношение к селективному питанию – избирательному потреблению одних кормовых организмов и отказу от других.

Большинство использованных для тестирования водных животных и растений обладают для нильской тилляпии вкусовой привлекательностью, что может быть связано с эврифагией, присущей многим видам тилляпий, а также характерной для них высокой пищевой пластичностью.

3.2. Вкусовые ответы рыб на водные экстракты детеррентных животных

Важной задачей работы было оценить эффективность действия на рыб природных вкусовых детеррентов животных, различающихся по систематике, образу жизни и ареалу, выяснить распределение вкусовых детеррентов в организме животных, исследовать универсальность действия вкусовых детеррентов. Основное внимание нами было уделено амфибиям и иглокожим, у которых в снижении пресса хищников важную роль играет химическая защита. У многих амфибий кожные железы вырабатывают токсичный секрет, предохраняющий от хищников, эктопаразитов и микробных и грибковых инфекций (Орлов и др., 1990). Вкусовые детерренты содержатся в икре и головастиках амфибий (Manteifel, Reshetnikov, 2002; Решетников, 2008). Вкусовые детерренты найдены у многих иглокожих – морских звезд, голотурий, морских лилий (Sluttery, 2010; Тинькова и др., 2014; Kasumyan et al., 2020).

Эксперименты выполнены на 5 видах рыб, тестированию подвергнуты 12 видов беспозвоночных животных, круглоротых и амфибий.

3.2.1. Сравнительная оценка эффективности природных вкусовых детерентов разных животных

Тестирование на нильской тилапии обнаружило, что 7 из 8 видов амфибий содержат детергентные вещества – введение в состав гранул водного экстракта кожи этих животных достоверно снижает потребление гранул в 2.1–16.7 раз по сравнению с контролем. Наиболее сильным детергентным действием обладал экстракт кожи серой жабы *Bufo bufo* и жабы-аги *Rhinella marina*. Экстракт их кожи блокировал потребление гранул нильской тилапией в 100% опытов (Рис. 3).

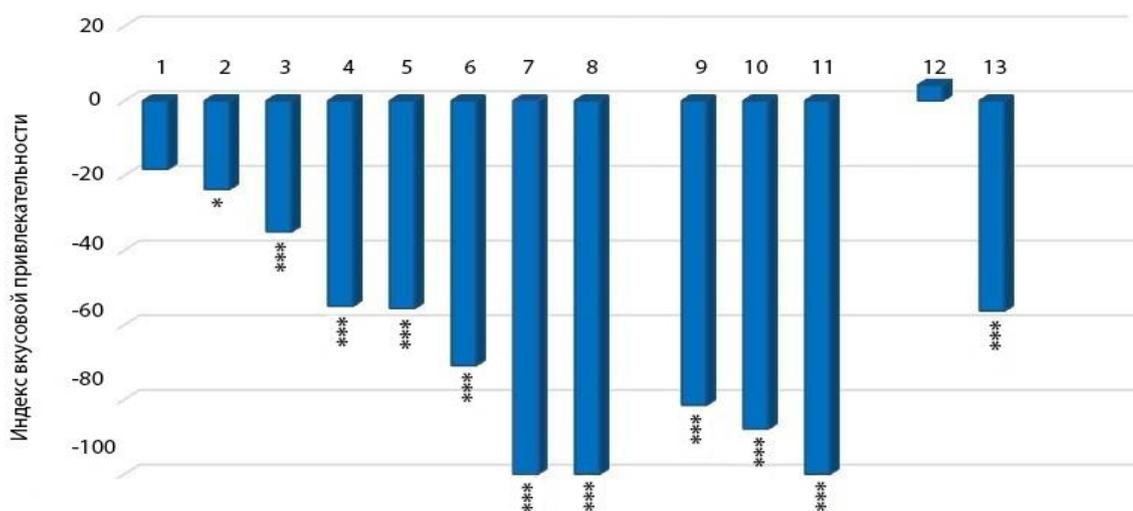


Рисунок 3. Вкусовая привлекательность водного экстракта детергентных животных для тилапии *Oreochromis niloticus*: **амфибии** (кожа спины): 1 – шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*; 2 – озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*; 3 – желтобрюхая жерлянка *Bombina variegata*; 4 – травяная лягушка *Rana temporaria*; 5 – обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris*; 6 – обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*; 7 – серая жаба *Bufo bufo*; 8 – жаба-ага *Rhinella marina*; **иглокожие**: 9 – морская звезда *Fromia milleporella*; 10 – голотурия *Pseudocolochirus violaceus*; 11 – голотурия *Holothuria atra*; **круглоротые** (кожа): 12 и 13 – соответственно пескоройка и половозрелая особь речной миноги *Lampetra fluviatilis*. Концентрация экстракта – 10 г (лиофилизат)/л; * и *** – отличия от контроля достоверны соответственно при $p < 0.05$ и $p < 0.001$.

Высокая вкусовая детергентность жаб хорошо согласуется с их большой уязвимостью для хищников, а значит с необходимостью быть обеспеченными эффективной защитой. Именно у жаб кожные железы, продуцирующие защитный секрет, развиты особенно хорошо (паротидные железы, многочисленные мелкие кожные железы). Секрет жаб обладает токсическим и раздражающим действием, вызывает разнообразные физиологические расстройства, содержит токсичные стероиды (буфадиенолиды), галлюциногенные амины (буфотенины), белки и другие вещества (Орлов и др., 1990). Можно утверждать, что веществам кожи жаб присущ также и детергентный эффект. Нельзя исключать и того, что токсический и детергентный эффекты обеспечивают разные вещества. Полученные данные также показывают,

что детеррентные вещества, обнаруживаемые уже в икре и у головастиков жаб (Manteifel, Reshetnikov, 2002; Решетников, 2008), сохраняются у взрослых особей.

Сильным отталкивающим вкусом обладает экстракт кожи травяной лягушки *Rana temporaria*, обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* и обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* (Рис. 3). Вкусовая детеррентность этих амфибий может быть важным элементом их стратегии защиты. Присутствующие в коже детерренты будут стимулировать у хищника пищевую аверсивную реакцию, что, несомненно, повысит вероятность отвергания схваченной добычи, что, в свою очередь, будет способствовать выживанию химически защищенных жертв.

Детеррентность озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* и желтобрюхой жерлянки *Bombina variegata*, согласно нашим данным, невысокая, экстракт их кожи снижает потребление гранул относительно слабо (Рис. 3). Сведения 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 (Дунаев, 1999). О токсичности озерной лягушки данные отсутствуют. Желтобрюхая жерлянка значительно меньше по размерам, чем озерная лягушка и другие исследованные нами *Anura*, она отличается большой осторожностью. Эффективной защите способствует высокая токсичность жерлянок, считающихся наиболее ядовитыми из бесхвостых амфибий России, а пенистый секрет кожных желез жерлянок (фринолизин) считается более ядовитым, чем серой жабы (Павловский, 1931; Федярова, 1973). Вполне возможно, что выявленная нами вкусовая детеррентность жерлянки играет лишь вспомогательную роль в общем комплексе защитных механизмов.

Среди исследованных амфибий вкусовая детеррентность не выявлена только у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Рис. 3). Шпорцевая лягушка и нильская тилапия, на которой было выполнено тестирование, относятся к африканским видам, их ареалы перекрываются в центральной зоне этого континента (Trewavas, 1983; Кудрявцев и др., 1991). Нельзя исключать, что отсутствие детеррентного эффекта экстракта кожи шпорцевой лягушки для нильской тилапии может быть связано с коадаптацией этих двух видов.

Водные экстракты всех трех видов морских тропических иглокожих животных оказались высоко детеррентными для нильской тилапии (Рис. 3). Потребление гранул с экстрактом морской звезды *Fromia milleporella* и голотурии *Pseudocolochirus violaceus* было минимальным, гранулы с экстрактом голотурии *Holothuria atra* рыбы после схватывания отвергали в 100% опытов. Сильные отталкивающие вкусовые свойства исследованных нами иглокожих ранее были обнаружены для тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*, совместно обитающей с ними в сообществах коралловых рифов Южно-Китайского моря (Касумян, Тинькова, 2014).

Впервые выявлено наличие вкусовой детеррентности у круглоротых. Обнаружено, что экстракт кожи половозрелых особей речной миноги *Lampetra fluviatilis* резко снижает потребление нильской тилапией агар-агаровых гранул – почти в 4 и 7 раз по сравнению с контрольными гранулами и гранулами, содержащими экстракт личинок хирономид (Рис. 3). Взрослая речная минога

является объектом питания многих рыб. Однако у пескороек миноги, постоянно пребывающих в грунте и поэтому незаметных для большинства хищников, присутствие вкусовых детеррентов в коже и в мышцах не обнаружено, что указывает на то, что защитные вещества у миноги, в отличие от серой жабы, начинают накапливаться позже, возможно к метаморфозу.

3.2.2. Распределение вкусовых детеррентов в организме животных

Экспериментами на нильской тилапии была оценена вкусовая привлекательность водных экстрактов разных частей тела, тканей или органов некоторых животных. Выяснено, что у взрослых особей речной миноги отталкивающим вкусом обладает не только кожа, но и мышцы и икра, т.е. детеррентные вещества распределены по всему организму миноги почти равномерно (Рис. 4). Присутствие защитных веществ не только в коже, но и в мышцах обусловлены, возможно, тем, что при схватывании хищником у миноги повреждаются и контактируют с вкусовыми рецепторами нападающего не только поверхностные, но и более глубоко расположенные ткани.

Наиболее высоким уровнем детеррентности у речной миноги обладает икра – экстракт икры снижает потребление гранул в 17 и 31 раз по сравнению с контрольными гранулами и гранулами с экстрактом личинок хирономид (Рис. 4). Высокая вкусовая детеррентность гонад или икры присуща многим химически защищенным животным, снабжающих таким путем токсичными и детеррентными веществами свою раннюю молодь для повышения ее защищенности и выживаемости. Вполне возможно, что детеррентностью у речной миноги обладает не только икра, но и эмбрионы, однако у пескороек детерренты отсутствуют, либо их содержание ниже уровня, достаточного для обнаружения с помощью использованного нами метода тестирования.



Рисунок 4. Вкусовая привлекательность различных частей тела детеррентных животных для тилапии *Oreochromis niloticus*: 1, 2 и 3 – кожа, мышцы и икра речной миноги *Lampetra fluviatilis*; 4 и 5 – мышцы и кожа пескоройки речной миноги; 6 и 7 – кожа живота и спины желтобрюхой жерлянки *Bombina variegata*. Концентрация экстракта – 10 г (лиофилизат)/л; *** – отличия от контроля достоверны при $p < 0.001$.

В отличие от речной миноги распределение детергентных веществ в организме желтобрюхой жерлянки неравномерное. Найдено, что водные экстракты кожи спины и брюшка жерлянки резко различаются по детергентной активности для нильской тилапии. Гранулы с водным экстрактом кожи спины потребляются тилапией в 3.5 раза хуже, чем гранулы с экстрактом кожи, взятой с брюшка жерлянки. При сравнении с контролем потребление гранул с экстрактом кожи спины ниже в 2.1 раза ($p < 0.001$), тогда как гранулы с экстрактом кожи брюшка потребляются в 1.7 раз лучше ($p < 0.001$) (Рис. 4).

В отличие от покровительственной окраски верхней поверхности тела, брюшко у жерлянок имеет яркий пигментный узор, который, как полагают, выполняет апосематическую функцию. При угрозе жерлянка, изгибая характерным образом тело и демонстрируя свое ярко окрашенное брюшко, как бы предупреждает о нежелательных последствиях для нападающего (Никольский, 1902; Noble, 1931; Котт, 1950). Вполне возможно, что обнаруженная нами вкусовая детергентность играет лишь вспомогательную (дополнительную) роль в общем комплексе защитных механизмов жерлянки, включающем также высокую токсичность, апосематическую окраску и большую осторожность этих амфибий.

3.2.3. Эффективность природных вкусовых детергентов животных для разных видов рыб

Для того чтобы выяснить насколько универсальными по своей эффективности для разных рыб могут быть вкусовые детергенты тестированию были подвергнуты водные экстракты животных, обладающих наиболее сильным детергентным эффектом для нильской тилапии: серой жабы, жабы-аги, голотурий *Holothuria atra* и *Pseudocolochirus violaceus* и морской звезды *Fromia milleporella*. Тестирование, включая нильскую тилапию, проведено на 5 видах пресноводных рыб, разных по систематике, ареалу и образу жизни – нильской тилапии, жемчужном гурами *Trichopodus leerii*, серебристом метиннисе *Metynnis argenteus*, ротане *Percottus glenii* и астианаксе *Astyanax fasciatus*. Нильская тилапия относится к факультативно растительноядным рыбам с широким спектром питания, ее природный ареал охватывает тропическую и субтропическую области Африки и Ближнего Востока. Жемчужный гурами, астианакс и серебристый метиннис – небольшие пресноводные рыбы, населяющие тропические водоемы Азии (жемчужный гурами) и Центральной и Южной Америки (астианакс и метиннис) (Wilkens, 1972; Mitchell et al., 1977; Ниррор, 1987; Чистяков, Максин, 2000). Ротан имеет частично совпадающий с серой жабой ареал и относится к животнойядным рыбам, способным питаться амфибиями (Никольский, 1956, Решетников, 2001).

Однако, несмотря на столь несовпадающие или далекие ареалы и другие особенности биологии большинства исследованных рыб, вкусовые детергенты оказались для них одинаковыми или сходными по силе эффекта. Гранулы, содержавшие стандартный по концентрации экстракт кожи серой жабы, были отвергнуты во всех опытах, выполненных не только на нильской тилапии (71 опыт), но и на жемчужном гурами (30) и серебристом метиннисе (50). И лишь в опытах с астианаксом одна из 55 схваченных гранул была потреблена. В опытах с ротаном (35 опытов) экстракт кожи серой жабы тестировали при

одновременном присутствии в гранулах яблочной кислоты, 0.1 М, что было необходимо для подавления резко негативного отношения рыб к вкусу агар-агарового геля. Экстракт кожи серой жабы снижал потребление многократно – более чем в 7 раз, по сравнению с гранулами, содержащими только высоко привлекательную по вкусу для ротана яблочную кислоту. Из 241 гранулы с экстрактом кожи серой жабы, предъявленных и схваченных пятью видами рыб, лишь 5 гранул оказались потребленными (2%), все остальные гранулы были отвергнуты рыбами (Рис. 5).

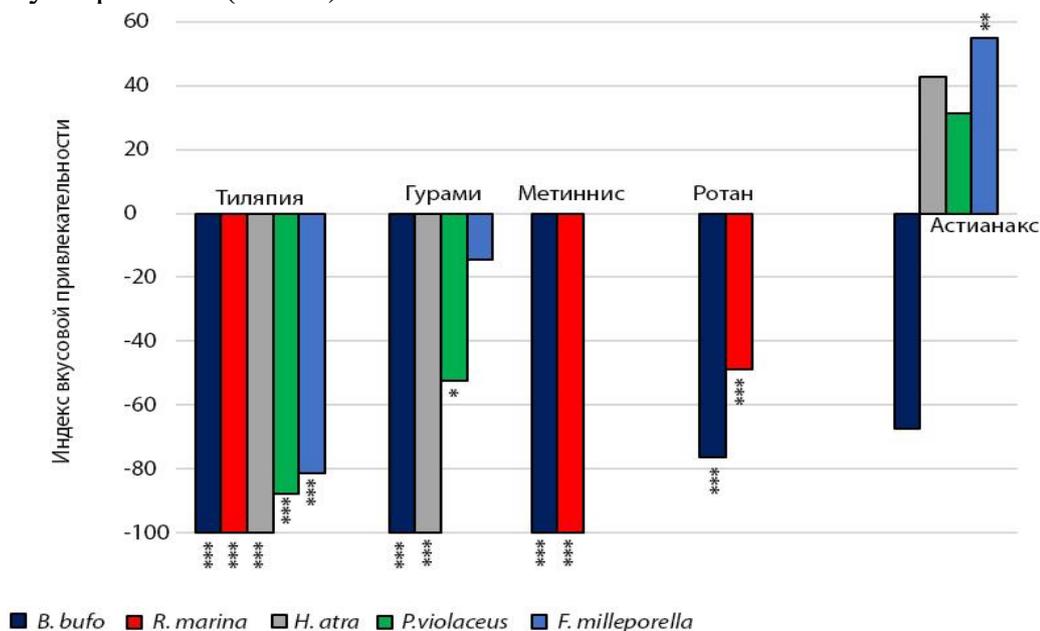


Рисунок 5. Вкусовая привлекательность детеррентных животных для нильской тилапии *Oreochromis niloticus*, жемчужного гурами *Trichopodus leerii*, серебристого метинниса *Metynnis argenteus*, ротана *Perccottus glenii* и астианакса *Astyanax fasciatus*: серая жаба *Bufo bufo*; жаба-ага *Rhinella marina*; голотурия *Holothuria atra*; голотурия *Pseudocolochirus violaceus*; 5 – морская звезда *Fromia milleporella*. Концентрация экстракта – 10 г (лиофилизат)/л; *, ** и *** – отличия от контроля достоверны соответственно при $p < 0.05$, < 0.01 и < 0.001 .

Такой же эффективностью, как у серой жабы, обладает экстракт кожи жабы-аги для всех рыб, на которых проведено тестирование – для нильской тилапии, ротана и серебристого метинниса (Рис. 5). Из этих рыб только серебристый метиннис является симпатрическим для жабы-аги, но представлять какую-либо опасность для нее метиннис в силу своих небольших 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 потенциальной угрозы даже при гипотетическом столкновении с ними. За исключением ротана и метинниса, ареалы серой жабы и жабы-аги и остальных исследованных рыб 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 использовании природных вкусовых детеррентов, является, возможно, основным в обеспечении выживания этих амфибий. Несомненно, что этот способ защиты для выживания жаб более важен, чем для жерлянки, чесночницы и других исследованных нами амфибий, обладающих менее выраженной вкусовой детеррентностью (Рис. 3).

Особый интерес представляет отношение астианакса к гранулам с экстрактом кожи серой жабы. Несмотря на отказ от потребления почти всех гранул с экстрактом, статистически значимое отличие от контроля не выявлено ($p = 0.09$). Нейтральное отношение астианакса к вкусу веществ кожи серой жабы может быть обусловлено необычной биологией питания этих рыб. Известно, что 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; Hurrup, 1987).

Тестирование иглокожих животных позволило получить дополнительные сведения, характеризующие сравнительную эффективность природных детеррентов для рыб. Наиболее сильным действием обладал экстракт голотурии *Holothuria atra*, гранулы с которым были отвергнуты нильской тилляпией и жемчужным гурами во всех опытах (Рис. 5). Однако отношение астианакса к вкусу этих гранул, а также гранул с экстрактом другой голотурии *Pseudocolochirus violaceus* было безразличным, а экстракт морской звезды *Fromia milleporella* значимо повышал потребление гранул, что отличало астианакса от нильской тилляпии и жемчужного гурами. Неэффективность вкусовых детеррентов исследованных иглокожих животных для астианакса хорошо согласуется с результатами, полученными при тестировании экстракта кожи серой жабы, и безусловно имеет отношение к особому характеру питания этой пещерной рыбы.

Сравнение вкусовой привлекательности иглокожих с результатами, полученными ранее для тихоокеанской рыбы-сержанта (Касумян, Тинькова, 2014), показывает, что вкусовая детеррентность этих животных столь же высока для симпатрического с ними *A. vaigiensis*, как и для пресноводной нильской тилляпии, похожа для жемчужного гурами, но отличается для астианакса. Эти результаты свидетельствуют о том, что химическая защищенность животных, обеспечиваемая природными детеррентами, может быть разной для разных потенциальных хищников. Таким образом, вкусовые детерренты могут быть

разными по своей эффективности, что может повышать защищенность жертв от одних рыб и не спасать от других рыб, приобретших способность преодолевать действие защитных веществ. Уязвимые для хищников животные, по-видимому, обладают уникальными комбинациями защитных адаптаций, причем вклад каждого из защитных механизмов в обеспечении выживания животных определенного вида может быть разным (Тинькова и др., 2014). Полученные нами результаты по оценке вкусовой детергентности иглокожих животных подтверждают это предположение.

3.3. Исследование особенностей и закономерности вкусовой рецепции рыб

Кроме решения задач, связанных с выяснением вкусовой привлекательности различных гидробионтов, нами выполнены исследования для получения дополнительных сведений о базовых функциональных характеристиках вкусовой системы рыб. Эта часть работы осуществлена с использованием химических веществ различной природы – свободных аминокислот, органических кислот и желчных веществ. Некоторые из них являются традиционными для исследований вкусовой рецепции рыб и позволяют проводить различные межвидовые и иные сравнения вкусовых предпочтений, другие используются редко и их вкусовые свойства для рыб остаются практически неизвестными.

3.3.1. Свободные аминокислоты

Свободные аминокислоты относятся к наиболее часто используемым вкусовым раздражителям при изучении различных аспектов вкусовой рецепции у всех групп животных. Определение вкусовой привлекательности свободных L-аминокислот выполнено нами на примере жемчужного гурами – вида, широко распространенного в пресноводных водоёмах Юго-Восточной Азии и популярного в аквариумистике. Выбор жемчужного гурами был продиктован наличием у рыб подотряда лабиринтовых *Anabantoidei*, к которому принадлежат гурами, крупного наджаберного органа, предназначенного для дыхания атмосферным воздухом, но сокращающего поверхность ротовой полости, доступную для распределения вкусовых почек.

Известно, что количественное соотношение аминокислот с привлекательным, отталкивающим или индифферентным вкусом широко варьирует у рыб. У жемчужного гурами во вкусовом спектре доминируют детергентные аминокислоты – 13 из 21. Аминокислот с привлекательным вкусом только две – серин и аланин (Рис. 6). Аланин, обладающий наиболее привлекательным вкусом для жемчужного гурами, имеет такой же вкус и для многих других видов рыб (капр *Cyprinus carpio*, линь *Tinca tinca*, плотва, голянь *Phoxinus phoxinus*, кета *Oncorhynchus keta*, персидский осетр *Acipenser persicus*, севрюга *A. stellatus*, трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*). Однако для кумжи *Salmo trutta*, гольца-даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus*, полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, русского осетра *A. gueldenstaedtii* вкус аланина индифферентный, а для сибирского осетра *A. baerii* и гуппи *Poecilia reticulata* – отталкивающий (Касумян, 2016). Такое же разнообразие вкусовых ответов рыб вызывают и другие аминокислоты, что подтверждает справедливость положения о высокой видовой специфичности

вкусовых спектров рыб и важной роли вкусовой рецепции в обеспечении селективности питания рыб (Kasumyan, Døving, 2003).

Интересно сравнение вкусовой привлекательности аминокислот у жемчужного гурами и недавно изученного мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Михайлова, Касумян, 2021). Аминокислоты треонин, фенилаланин, метионин, гистидин, глутамин, аспарагин, аспарагиновая кислота подавляют потребление гранул у жемчужного гурами, но повышают потребление гранул у мраморного гурами. Не совпадает действие большинства остальных аминокислот, хотя последовательность многих аминокислот в ранжированных рядах эффективности у обоих видов гурами близкая ($r_s = 0.48, p < 0.05$).

Мраморный и жемчужный гурами имеют совпадающие ареалы и встречаются в водоёмах совместно, в том числе в одних и тех же биотопах (Roberts, 1989; Pranata et al., 2016). Различающиеся, часто противоположные вкусовые предпочтения, могут, по-видимому, приводить к питанию разными организмами и снижать пищевую конкуренцию между этими симпатрическими близкими по образу жизни рыбами, что подтверждают данные о составе потреблённых организмов в пищеварительном тракте мраморного и жемчужного гурами (Zahid, 2008). Однако симпатрические трёхиглая колюшка и девятииглая колюшка имеют совпадающие вкусовые спектры и потребляют сходные организмы, но занимают в совместных водоёмах разные биотопы (Hynes, 1950; Hart, 2003; Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015). Таким образом, снижение пищевой напряженности между сосуществующими видами может достигаться разными путями – за счет экологических (биотопических) или физиологических (рецепторных) механизмов.

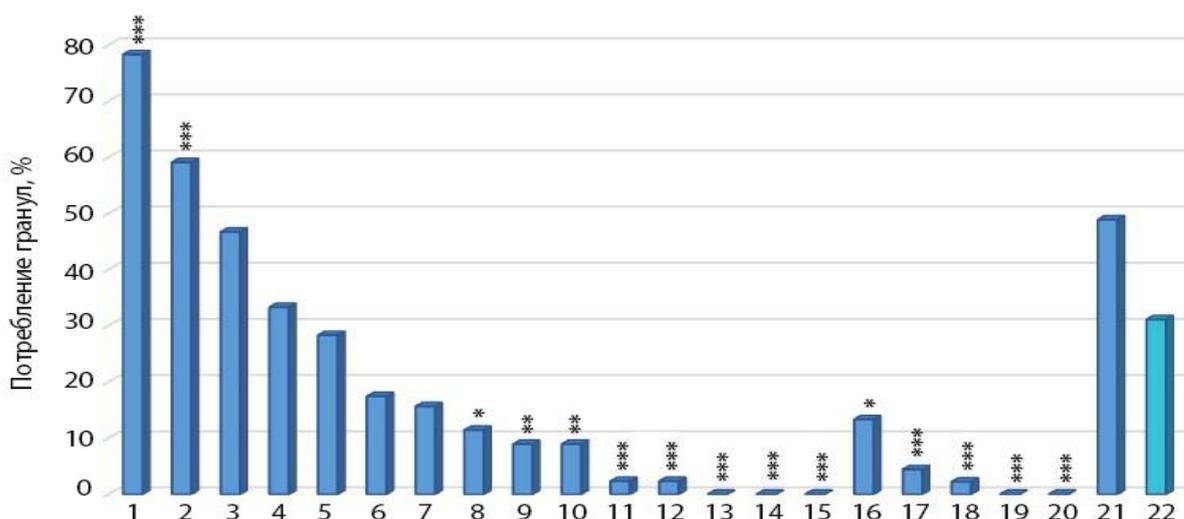


Рисунок 6. Вкусовая привлекательность аминокислот для жемчужного гурами *Trichopodus leeri*: 1 – аланин (0,1 М); 2 – серин (0.1 М); 3 – глицин (0.1 М); 4 – валин (0.1 М); 5 – пролин (0.1 М); 6 – цистеин (0.1 М); 7 – норвалин (0.1 М); 8 – треонин (0.1 М); 9 – глутамин (0.1 М); 10 – лизин (0.1 М); 11 – метионин (0.1 М); 12 – фенилаланин (0.1 М); 13 – аргинин (0.1 М); 14 – аспарагин (0.1 М); 15 – гистидин (0.1 М); 16 – изолейцин (0.01 М); 17 – лейцин (0.01 М); 18 – триптофан (0.01 М); 19 – глутаминовая кислота (0.01 М); 20 – аспарагиновая кислота (0.01 М); 21 – тирозин (0.001 М); 22 – контроль. *, ** и *** – отличия от контроля достоверны соответственно при $p < 0.05$, < 0.01 и < 0.001 .

3.3.2. 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 карбоновых кислот выполнено нами на пещерной форме астианакса, имеющего крайне своеобразную биологию питания. Выяснено, что большинство использованных кислот – 13 из 18 являются для астианакса привлекательными по вкусу веществами и достоверно повышают потребление гранул (Рис. 7). Среди всех исследованных кислот, ни одна не является для астианакса детеррентной. Широкий спектр привлекательных по вкусу карбоновых кислот можно объяснить тем, что в пище, которая доминирует в рационе астианакса (фекалии летучих мышей – Mitchell et al., 1972; Huppor, 1987), содержится большое количество веществ этой группы (Lim et al., 2015).

Сравнение результатов нашего исследования с относительно немногочисленными данными по вкусовой привлекательности карбоновых кислот для других видов рыб обнаруживает, что отношение к вкусу этих веществ у рыб не одинаково. Например, наиболее привлекательная для астианакса малеиновая кислота является сильным вкусовым детеррентом для плотвы, горчака *Rhodeus sericeus amarus*, ельца *Leuciscus leuciscus* и девятииглой колюшки. Хуже всего астианакс потреблял гранулы с валериановой кислотой, тогда как эти гранулы охотно потребляются линем и ельцом, но безразличны по вкусу для горчака (Фокина, 2000; Исаева, 2007; Михайлова, 2009; Тинькова, 2010). Таким образом видовая специфичность вкусовых предпочтений рыб проявляется не только в отношении аминокислот, но и карбоновых кислот.

У астианакса вкусовая привлекательность карбоновых кислот зависит от особенностей молекулы вещества. Все индифферентные по вкусу карбоновые кислоты относятся к монокарбоновым соединениям (муравьиная, уксусная, масляная, валериановая). Среди обладающих привлекательными вкусовыми свойствами преобладают дикарбоновые кислоты (малеиновая, малоновая, α -кетоглутаровая, адипиновая, винная, щавелевая, яблочная и янтарная кислоты). Полученные данные подтверждают большое влияние на вкусовую привлекательность вещества любых преобразований молекулы. Так, привлекательность малеиновой кислоты, имеющей двойную связь в молекуле, почти в два раза выше, чем у янтарной кислоты, отличающейся отсутствием такой связи. Столь же сильно различается потребление гранул с уксусной кислотой и гликолевой кислотой (=гидроуксусной), имеющей в молекуле гидроксильную группу (Рис. 7).

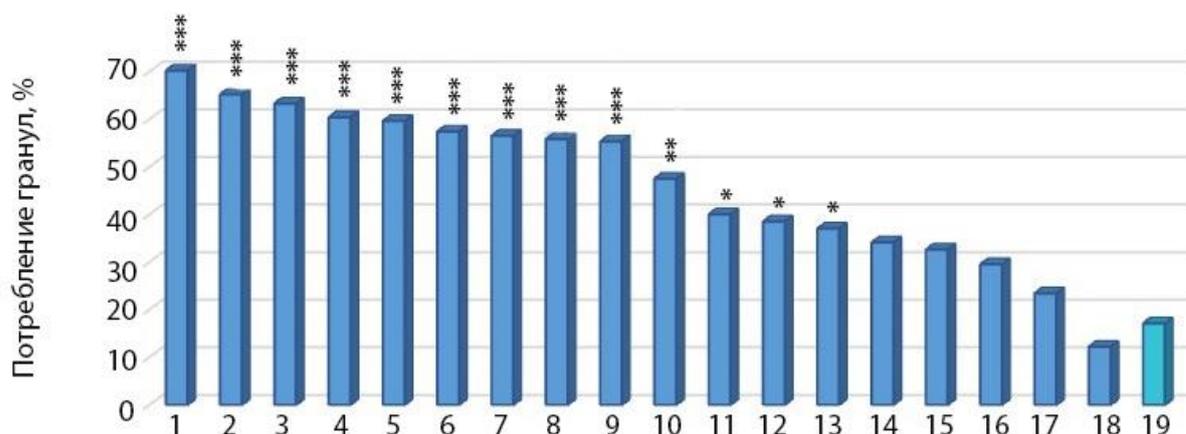


Рисунок 7. Вкусовая привлекательность органических кислот (0.1 М) для астианакса *Astyanax fasciatus*: 1 – малеиновая; 2 – малоновая; 3 – аскорбиновая; 4 – гликолевая; 5 – α-кетоглутаровая; 6 – щавелевая; 7 – яблочная; 8 – адипиновая; 9 – лимонная; 10 – винная; 11 – капроновая; 12 – янтарная; 13 – пропионовая; 14 – муравьиная; 15 – борная; 16 – укусовая; 17 – масляная; 18 – валерьяновая; 19 – контроль

3.3.3. Желчные вещества

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

Обнаружено, что все использованные желчные вещества обладают для рыб разными вкусовыми свойствами. Так, дегидрохолевая кислота имеет отталкивающий вкус для нильской тилляпии, привлекательный вкус для астианакса и безразличный для серебристого метинниса. Таурохолат натрия привлекателен для астианакса и безразличен для нильской тилляпии и серебристого метинниса. Холат натрия подавляет потребление гранул у нильской тилляпии и серебристого метинниса, но не эффективен для астианакса. Столь же разное отношение к вкусу желчных веществ и у других рыб – у линя, горчака и девятиглазой колюшки (рис. 8).

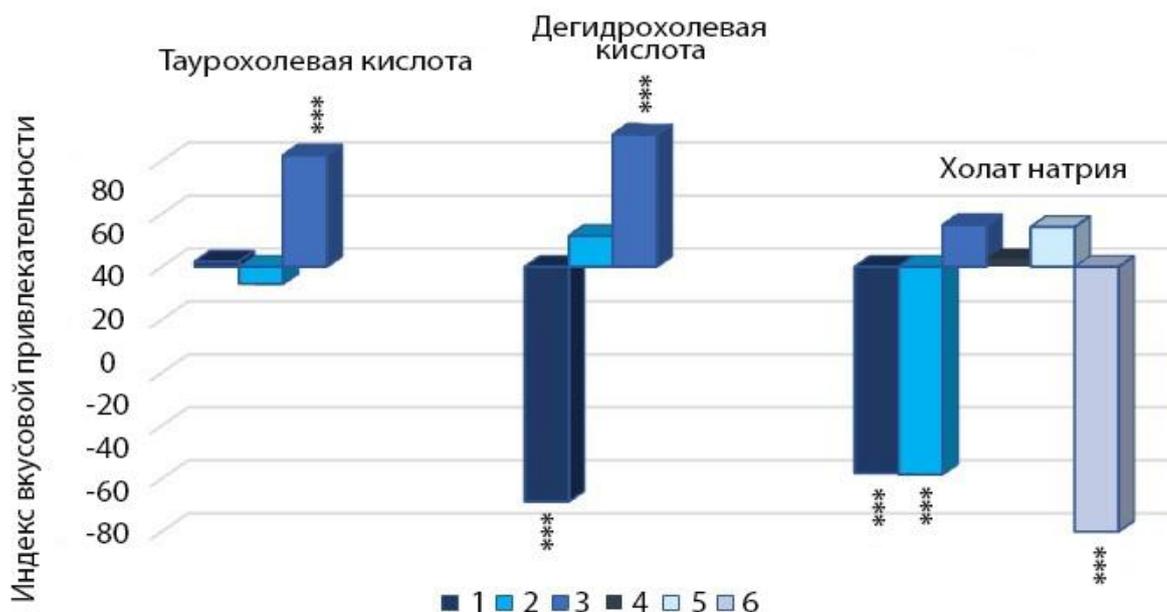


Рисунок 8. Индекс вкусовой привлекательности желчных веществ (0.1 М) для рыб: 1 – нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, 2 – серебристый метиннис *Metynnis argenteus*, 3 – астианакс *Astyanax fasciatus* (слепая форма), 4 – линь *Tinca tinca*, 5 – горчак *Rhodeus sericeus amarus*, 6 – девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. 1–3 – собственные данные; 4 – по Касумян, Прокопова, 2001; 5 – по Исаева, 2007; 6 – по Михайлова, Касумян, 2018.

Для астианакса большинство желчных веществ – 2 из 3, обладают привлекательным вкусом. Ни одно из желчных веществ, подвергнутое тестированию, не имеет для астианакса отталкивающего вкуса. Эти особенности отличают астианакса от других рыб. Для близкородственного серебристого метинниса, принадлежащего, как и астианакс, к семейству харациновых (Characidae), использованные желчные вещества безразличны по вкусу, либо имеют сильный отталкивающий вкус.

Отношение астианакса к вкусу желчных кислот хорошо согласуется с его питанием. Известно, что желчные вещества экскретируются в кишечник, а затем часть их выводится из организма вместе с непереваренной пищей (Haslewood, 1967; Li et al., 2015). Иное чем у других рыб отношение астианакса к вкусу желчных веществ следует рассматривать в качестве сенсорной адаптации, позволяющей ему питаться гуано летучих мышей и благодаря этому успешно выживать в небольших пещерных водоемах, где другие пищевые ресурсы крайне незначительны (Wilkins, 1972; Espinasa et al., 2017). Индифферентное отношение астианакса к вкусу желчных кислот и их солей может объяснять также более низкую для него, чем для остальных исследованных нами видов, эффективность детергентных веществ кожи серой жабы и иглокожих. Полученные результаты показывают, что желчные вещества могут быть отнесены к высоко эффективным вкусовым раздражителям для рыб.

3.4. Пищевое поведение

Выполненное исследование позволило выяснить ряд важных особенностей пищевого поведения, проявляемого рыбами при оросенсорном тестировании пищевых объектов. Среди использованных нами видов рыб наиболее своеобразно поведение астианакса. Внесенную в аквариум гранулу эти рыбы

схватывают после длительного латентного периода (до 20–30 с) и почти столь же длительного последующего ее поиска. Все остальные виды рыб схватывают гранулу в течение первых 2–5 с после падения ее в воду. Для астианакса не характерны также многократные промежуточные схватывания и отвергания гранулы, что можно объяснить полной редуцией зрения. Отсутствие или небольшое число повторных схватываний пищевого объекта присуще рыбам с плохим развитием зрительной рецепции, например, осетровым рыбам (*Acipenseridae*) и клариевым сомам (*Clariidae*), а также рыбам, живущим и питающимся на течении. И в том, и в другом случаях отвергание пищевого объекта с большой вероятностью ведёт к его потере из-за невозможности повторного обнаружения или сноса потоком. Из исследованных нами видов рыб редкие повторные схватывания гранулы характерны и для нильской тилляпии, имеющей, однако, хорошо развитое зрение и предпочитающей биотопы, где течение отсутствует или медленное (Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983). Отсутствие у тилляпии склонности совершать повторные схватывания пищевых объектов, по-видимому, связано с групповым образом жизни этих рыб. Редкие отвергания снижают возможность перехватить добычу находящимся рядом партнерам по группе, что было выявлено на примере других социальных рыб (Gill, Hart, 1996a, 1996b). У жемчужного гурами схватыванию предшествуют быстрые прикосновения к грануле губами, несущими у рыб наружные вкусовые почки (Devitsina, 2005). По числу повторных схватываний гранулы – до 28 раз, жемчужный гурами превосходит всех остальных ранее исследованных видов рыб, причем число совершаемых гурами схватываний прямо связано с генерацией характерных щёлкающих звуков ($r_s = 0.899$, $p < 0.05$). Способность гурами генерировать звуки во время питания выявлена впервые, до этого считалось, что звукогенерация используется этими рыбами лишь при внутригрупповых конфликтах и нересте (Ladich, 2007).

У всех исследованных нами видов рыб пищевое поведение, проявляемое при тестировании гранул, зависит от того, будет ли схваченная гранула в итоге проглочена рыбой или тестирование закончится отказом от потребления. Эти два стереотипа пищевого поведения присущи всем исследованным нами видам рыб и проявляются ими не зависимо от вкусовой привлекательности гранулы. У большинства видов потреблению предшествуют редкие повторные схватывания и более длительное, иногда в 5–8 раз, внутриротовое тестирование гранулы. Продолжительное удержание пищевого объекта в ротовой полости, где осуществляется вкусовая и иная рецепция, может быть вызвано необходимостью более точной оценки вкусовых и других оросенсорных свойств пищи перед её заглатыванием. Непродолжительное удержание схваченного объекта с неблагоприятными сенсорными качествами минимизирует непродуктивные затраты времени и оптимизирует питание (Касумян, Тинькова, 2013; Виноградская и др., 2017). В наших экспериментах длительность удержания гранул, содержащих экстракт сильно детеррентных животных (жабы, иглокожие и др.), была наиболее короткой, а повторные схватывания таких гранул были крайне нехарактерны для всех видов рыб. Стремительно протекающая реакция отвергания гранул с экстрактом детеррентных животных дает основания предполагать, что подвергающиеся нападению химически защищенные амфибии

и иглокожие отвергаются хищниками столь же быстро, а наносимые им повреждения будут минимальными и не будут существенно влиять на выживаемость.

4. 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 пресса 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 детеррентов (Glendinning, 2007). Эти вещества снижают риск истребления потенциальных жертв хищниками. Впервые удалось показать, что природные вкусовые детерренты животных различаются по силе своего действия на рыб. Детерренты одних животных высоко эффективны для всех или большинства исследованных видов рыб, у других животных детерренты менее эффективны и их действию подвержены лишь некоторые рыбы. Обусловлены ли эти различия разным уровнем накопления животными детеррентных 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 образу 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 тилapia принадлежит к наиболее распространенным объектам культивирования во многих странах, объем ее производства в мире постоянно растет и в 2015 году составил свыше 3.9 млн. т (FAO, 2017). Учитывая дефицит и высокую стоимость искусственных кормов сведения о вкусовых качествах для тилпии различных распространенных, доступных и массовых животных и растений может способствовать внедрению в технологию выращивания мало используемых или неиспользуемых ресурсов. Сведения о вкусовой привлекательности водяного гиацинта для нильской тилпии могут представлять интерес для разработки новых способов биологической борьбы с этим инвазийным растением.

5. 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 тилпии *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 *Eloдея 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 детеррентов свидетельствует о способности отдельных видов рыб преодолевать химическую защиту животных и растений.

5. Вкусовые детерренты, 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 детеррентные вещества способны обеспечивать уязвимым животным эффективную защиту при рисках и угрозах, исходящих от потенциальных хищников.

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

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 тилапии *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 детерментов 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.