

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Исаева Ольга Михайловна

**ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ВКУСОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ
КАРПОВЫХ РЫБ**

03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

МОСКВА 2007

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

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор **Касумян Александр Ованесович**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, **Барон Владимир Давыдович**

доктор биологических наук, профессор **Бёме Ирина Рюриковна**

Ведущая организация:

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Защита состоится «25» мая 2007 года в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова, по адресу: 119992, Москва, ГСП-2, Ленинские Горы, МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, ауд. 557.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан « » апреля 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Т.И. Куга

Актуальность проблемы. Пищевое поведение лежит в основе важнейшей жизненной функции рыб - питания, имеющего определяющее значение как для отдельной особи, так и для популяции и вида в целом. Ведущую роль в сенсорной регуляции заключительной фазы пищевого поведения рыб играет вкусовая рецепция, которая обеспечивает оценку вкусовых свойств пищи и ее соответствие потребностям рыб, а также потребление рыбами адекватных кормовых объектов (Atema, 1980; Павлов, Касумян, 1998). Многочисленные исследования по изучению функциональных свойств вкусовой системы рыб проводились преимущественно с помощью электрофизиологических методов (Jones, 1990; Magui, Carpio, 1992). Однако, в последнее время интенсивно развивается и другое направление в изучении вкусовой рецепции, основанное на использовании поведенческих тест-реакций. С помощью таких методов удалось оценить вкусовые предпочтения большого числа видов рыб. Объем накопленных экспериментальных данных дает представление об общих закономерностях и специфических особенностях отношения рыб к вкусовым раздражителям, сходстве и отличиях пищевых спектров эффективных вкусовых веществ у рыб разного систематического положения, популяционной принадлежности, возраста, мотивационного состояния, а также показывает сходства и отличия наружной и внутривисцеральной вкусовой рецепции (Kasumyan, Døving, 2003).

Несмотря на значительные успехи в изучении вкусовых предпочтений у рыб, некоторые аспекты вкусовой рецепции по-прежнему остаются слабо исследованными или противоречивыми. К числу таких вопросов относится степень сходства вкусовых предпочтений близкородственных видов рыб. Не выяснены вкусовые свойства для рыб многих классов веществ, таких как органические кислоты и некоторые другие. Крайне ограничены сведения о пороговых концентрациях вкусовых веществ, вызывающих у рыб позитивные или негативные вкусовые ответы. Практически неисследованным является собственно вкусовое поведение, его структура и особенности проявления рыбами, отличающимися образом жизни и питанием.

Цель работы. Исследовать вкусовые предпочтения, чувствительность к вкусовым стимулам различного типа и особенности вкусового поведения у близкородственных видов рыб (на примере рыб семейства карповых, Cyprinidae).

В задачи исследования входило:

- сравнить вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ и свободных аминокислот у карповых рыб;
- выяснить вкусовые предпочтения органических кислот у карповых рыб;
- исследовать связь между вкусовой привлекательностью веществ и их некоторыми структурными и физико-химическими свойствами;
- определить уровень вкусовой чувствительности карповых рыб к вкусовым веществам, обладающим стимулирующими и детеррентными свойствами;

- исследовать вкусовое поведение карповых рыб, его структуру, динамику и особенности основных элементов вкусового поведенческого ответа.

Научная новизна. Научная новизна настоящей диссертационной работы заключается в расширении представлений о функциональных особенностях вкусовой системы у близкородственных видов рыб и выяснении особенностей проявляемого ими вкусового поведенческого ответа. В работе впервые определены вкусовые предпочтения 5-ти видов карповых рыб к классическим вкусовым веществам и свободным аминокислотам, 2-х видов рыб к органическим кислотам.

Впервые определен уровень вкусовой чувствительности 3-х видов карповых рыб к веществам, обладающим позитивными вкусовыми свойствами, а также к веществам, вызывающим негативные вкусовые ответы (детерrentы). Показано отсутствие общих для карповых рыб связей между уровнем вкусовой привлекательности веществ и их физико-химическими свойствами (молекулярная масса, рН раствора, число функциональных групп). Впервые с помощью оригинальной компьютерной программы «ВН-Fish» исследована структура поведенческого вкусового ответа рыб, выяснена динамика его проявления, определена продолжительность отдельных поведенческих актов вкусового ответа отдельно для опытов, заканчивающихся заглатыванием или отверганием искусственного пищевого объекта (гранулы корма).

Практическая значимость работы. Результаты настоящего исследования могут найти применение в практике аквакультуры и рыболовства при поиске высокоэффективных пищевых химических стимуляторов, при совершенствовании и разработке искусственных приманок и насадок, при составлении и совершенствовании рецептур искусственных кормов для повышения их вкусовой привлекательности для рыб. Полученные результаты по динамике вкусового поведенческого ответа позволяют составить более четкое представление об особенностях проявления рыбами заключительной фазы сложно организованного пищевого поведения и способах его направленного регулирования с помощью химических стимулов. Результаты исследования используются в рамках курса лекций «Физиология рыб», читаемого студентам кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ.

Защищаемые положения.

1. Вкусовые предпочтения близкородственных видов рыб, относящихся к одному семейству (карповые), характеризуются высокой видовой специфичностью.
2. Вкусовая привлекательность некоторых веществ у близкородственных видов рыб может совпадать.
3. Пороговые концентрации веществ, обладающих для рыб привлекательными и отталкивающими вкусовыми свойствами, близки.
4. Вкусовое поведение рыб имеет определенную структуру и динамику, характеризуется специфическими и общими чертами у рыб с разным образом жизни и особенностями питания, зависит от вкусовых свойств пищевого объекта.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 04-04-48157 и 07-04-00793) и ФГНУ «НИИЭРВ»

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в планировании и постановке экспериментов, получении и обработке экспериментальных данных, интерпретации полученных результатов. Автору принадлежит решение всех поставленных задач, обобщение результатов, обоснование научных выводов.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Всероссийском симпозиуме «Возрастная и экологическая физиология рыб» (Борок, ИБВВ, 1998), Международной межвузовской конференции «Ломоносов-98» (Москва, МГУ, 1998), 2-ой межвузовской конференции, посвященной Всемирному дню сохранения водно-болотных угодий (Рыбное, 1999), 26-й Международной этологической конференции (Bangalore, India, 1999), Международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» (Борок, 2003), Второй Международной научной конференции «Биотехнология – охране окружающей среды» (Москва, 2004), Международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2004), Международной конференции «Поведение рыб» (Борок, 2005), 9-м съезде ГБО РАН (Тольятти, 2006), Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006), IV Международной конференции «Химическая коммуникация животных. Фундаментальные проблемы» (Москва, 2006 г), на коллоквиумах лаборатории хеморецепции и поведения рыб кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ.

Публикации. Основные положения диссертации изложены в 15 печатных работах.

Структура диссертации. Диссертация изложена на 165 страницах машинописного текста, включает 27 таблиц, 12 рисунков и 10 приложений. Состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитируемой литературы и приложений. Список литературы включает _____ источников, из них ____ - на иностранных языках.

Благодарности. Автор глубоко признателен и благодарен научному руководителю профессору, д.б.н. А.О. Касумяну за неоценимую помощь и поддержку, оказанную на всех этапах выполнения работы и подготовки диссертации. Автор искренне благодарен сотрудникам кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ за помощь и советы, оказанные в ходе выполнения работы и получения экспериментального материала: С.С. Сидорову, Е.А. Марусову, Т.В. Головкиной, Г.В. Девициной, а также студентам кафедры ихтиологии Е.Н. Докучаевой и А.Н. Грубаню за оказанную помощь в проведении экспериментов. Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина (ИБВВ РАН) Ю.В. Слынько, И.Г. Гречанову и Ю.В. Чеботаревой за предоставленную возможность использовать молодь леща для экспериментов. Автор выражает искреннюю благодарность Д.Д.Воронцову за разработку компьютерной программы "ВН-Fish" и возможность ее использования в работе. Автор признателен и

благодарен директору ФГНУ «Научно-исследовательского института экологии рыбохозяйственных водоемов» д.ф.-м.н., профессору В.Н. Лопатину за техническую помощь, консультации и финансовую поддержку на заключительном этапе подготовки диссертации к защите.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение. Дано обоснование темы диссертации, её научная новизна, сформулированы цели и задачи исследования.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приводятся сведения, почерпнутые из литературных источников о том, что вкусовая рецепция является ведущей сенсорной системой в регуляции финальной фазы пищевого поведения и обеспечении селективного потребления рыбами пищевых организмов, характерных для особей определенного вида, возраста и физиологического состояния. Периферический отдел вкусовой системы рыб представлен вкусовыми почками, имеющими такой же тип строения, как и у остальных позвоночных. Отличительные особенности вкусовой системы рыб связаны с топографией вкусовых почек и с их абсолютным количеством. У многих видов рыб вкусовые почки располагаются не только в ротовой полости, но и на внешней поверхности тела – на голове, туловище, плавниках.

Адекватными вкусовыми раздражителями для рыб служат различные типы химических веществ, их смеси и экстракты корма. По уровню вкусовой чувствительности рыбы значительно превосходят многих других позвоночных животных. Вкусовые предпочтения рыб характеризуются видовой специфичностью, отсутствием больших отличий между особями разной популяционной и половой принадлежности или имеющих разный пищевой опыт. Оценена индивидуальная вариабельность вкусовых предпочтений, особенности их формирования в онтогенезе рыб.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальная часть работы выполнена на кафедре ихтиологии биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова в период с 1996 по 2002 г.

Объектами исследования служили линь *Tinca tinca* (длина и масса тела 7.8-8.6 см и 4.8-6.4 г), горчак *Rhodeus sericeus amarus* (5.3 см и 1.2 г), верховка *Leucaspis delineatus* (5.8 см и 1.8 г), золотой карась *Carassius carassius* (10.8 см и 17.7 г), лещ *Abramis brama* (7.5 см и масса 3.4 г).

Вкусовые предпочтения рыб оценивали по поведенческому ответу одиночных особей на искусственные гранулы, изготовленные из агар-агарового геля (2%) и содержащие одно испытываемое вещество и краситель (Ponceau 4R, 0.0005 М). В качестве тестируемых вкусовых веществ использованы свободные аминокислоты (L-стереоизомеры), органические кислоты и классические

вкусовые вещества, вызывающие основные типы вкусовых ощущений у человека (перечень веществ и их концентрация приведены в таблице 2 и на рисунках 1 и 2). В качестве раздражителей использовали вещества с высокой степенью химической чистоты.

В ходе опыта регистрировали поведенческую реакцию рыб на вносимую в аквариум гранулу: 1) число актов схватывания внесенной гранулы до момента заглатывания или окончательного отвергания; 2) продолжительность удержания гранулы (в секундах) при первом схватывании; 3) продолжительность удержания рыбой гранулы во рту в течение всего опыта; 4) поедаемость гранулы, т.е. была съедена или отвергнута схваченная гранула. Продолжительность удержания рыбой гранулы регистрировали с помощью ручного секундомера "Агат" суммирующего типа. Момент заглатывания гранулы определяли по завершению рыбами характерных движений челюстями и восстановлению ритмичных движений жаберными крышками. Об окончательном отвергании рыбой гранулы судили по уходу рыб от гранулы и отсутствию повторных приближений к ней или попыток схватывания. Гранулы с разными вкусовыми раздражителями подавали в случайной последовательности и чередовали с гранулами, содержащими экстракт личинок хирономид (175 г/л) и с контрольными гранулами, содержащими только краситель. Интервал между опытами с одной и той же подопытной особью составлял не менее 10-15 минут. Число опытов с гранулами одного типа на разных подопытных особях было близким или совпадало. Подопытных рыб кормили один раз в сутки живым или свежемороженым мотылем (личинками комаров *Chironomidae*).

Использованная методика позволяет исследовать функциональные свойства интраоральной вкусовой рецепции рыб, поскольку аносмирование не приводит к каким-либо изменениям характера или интенсивности поведенческого ответа на гранулы, содержащие тестируемые вещества, и не отражается на уровне чувствительности рыб к нему (Sutterlin, Sutterlin, 1970; Касумян, Морси, 1996).

Для изучения динамики вкусового поведенческого ответа использована компьютерная программа "ВН-Fish", позволяющая определять продолжительность событий с точностью 0.1 с.

Для выяснения достоверности отличий уровня потребления гранул от контрольных применяли критерий χ^2 , для выявления различий с контролем по всем остальным регистрировавшимся параметрам использовали t -критерий Стьюдента. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s) применяли при сравнительном анализе вкусовых ответов разных видов рыб.

Общее число опытов по выяснению вкусовых предпочтений рыб составило 24413 (табл. 1). Кроме того, выполнено 2246 опытов для определения уровня вкусовой чувствительности рыб к некоторым из веществ, а также 485 опытов по выяснению динамики проявления рыбами поведенческого вкусового ответа.

Таблица 1. Число опытов по выяснению вкусовых предпочтений 5 видов карповых рыб к различным типам вкусовых веществ.

Вид рыбы	Вкусовые раздражители				Конт- роль
	Классическ ие вкусовые вещества	Амино- кислоты	Органические кислоты	Экстракт мотыля	
Верховка	594	2885	-	112	196
Горчак	840	3080	841	140	280
Золотой карась	780	2990	-	260	260
Лещ	1065	1672	-	212	374
Линь	900	2987	3150	150	645

Глава 3. ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ КЛАССИЧЕСКИХ ВКУСОВЫХ ВЕЩЕСТВ, СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ И ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ У КАРПОВЫХ РЫБ

3.1. Классические вкусовые вещества

Все исследованные нами виды рыб способны распознавать присутствие в гранулах классических вкусовых веществ и дифференцированно на них реагировать. Среди веществ, подвергшихся тестированию, отсутствовали стимулы, вызывающие негативные вкусовые ответы у линя и леща и позитивные вкусовые ответы у верховки и горчака. У золотого карася классические вкусовые вещества вызывали все типы вкусового ответа.

Лимонная кислота обладала высоко привлекательными вкусовыми свойствами для леща и линя и сильным отталкивающим вкусом для горчака, золотого карася и верховки. Хлорид натрия вызывал достоверное увеличение уровня потребления гранул у линя и леща, а для остальных видов являлся индифферентным веществом. Хлорид кальция служил эффективным вкусовым стимулятором для линя, леща и золотого карася, отношение верховки к вкусу хлорида кальция было негативным, а у горчака – индифферентным. Отношение всех 5-ти видов рыб к вкусу сахарозы было индифферентным (табл. 2).

Индифферентное отношение к вкусу сахарозы несомненно связано с характером питания рыб. У линя, леща и верховки основу питания составляет животная пища – зообентос или зоопланктон. В питании горчака и золотого карася растительные компоненты встречаются чаще, но их доля в рационе невелика. Предположение о том, что индифферентное отношение рыб к сахарозе связано с отсутствием или незначительной долей растительных компонентов в питании подтверждается данными, полученными для других рыб. Известно, что многие животоядные рыбы проявляют безразличное отношение к вкусу сахарозы. У рыб, питание которых основано на растительной пище или у которых такая пища составляет значительную долю рациона, отношение к сахарозе обычно позитивное. Такие ответы характерны

для ельца *Leuciscus leuciscus*, белого амура *Stenopharyngodon idella*, плотвы *Rutilus rutilus*, гуппи *Poecilia reticulata* (Касумян, Морси, 1997; Касумян, 1997). Однако, связь между фитофагией и положительным отношением к вкусу сахарозы не всегда выражена и в ряде случаев может не подтверждаться (серебряный карась *Carassius auratus gibelio*) (Kasumyan, Nikolaeva, 2002).

Таблица 2. Вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ у карповых рыб (потребление гранул, %).

Вещество, концентрация %	Лещ	Линь	Золотой карась	Горчак	Верховка
Хлорид натрия, 10%	20.0±3.4**	54.7±4.0***	77.7±3.7	32.1±4.0	15.2±3.6
Лимонная кислота, 5 %	19.3±3.3**	90.7±2.3***	18.5±3.4***	2.1±1.2***	3.8±2.2***
Хлорид кальция, 10 %	15.0±3.0*	50.7±4.1***	86.9±3.0*	31.4±3.9	7.8±2.7**
Сахароза, 10 %	10.0±2.5	31.3±3.8	76.9±3.7	40.7±4.2	21.4±3.8
Контроль	7.1±2.2	25.3±3.6	76.9±3.7	36.4±4.1	25.0±5.0

Другим вкусовым веществом, на которое ответы рыб представляют определенный интерес, является лимонная кислота. В отличие от сахарозы, лимонная кислота у всех исследованных нами видов рыб вызывала достоверные вкусовые ответы. Для большинства других видов рыб лимонная кислота также обычно служит высокоэффективным вкусовым стимулом, существенным образом либо стимулируя потребление гранул у одних видов, либо подавляя потребление у других. Связать отношение рыб к вкусу лимонной кислоты с особенностями питания того или иного вида, как и в случае других вкусовых раздражителей (за исключением сахарозы), не удастся (Kasumyan, Døving, 2003).

3.2 Свободные аминокислоты

Свободные аминокислоты являются адекватными вкусовыми раздражителями для рыб. Считается, что соединения именно этого класса определяют вкусовую привлекательность для рыб естественных пищевых объектов и искусственных кормов (Mackie, 1982).

Выполненные эксперименты показали, что свободные аминокислоты могут обладать для карповых рыб привлекательным, отталкивающим или безразличным вкусом (рис. 1). Наиболее широкий спектр привлекательных по вкусу аминокислот у линя, леща и верховки – 57%, 38% и 48% соответственно. Больше всего аминокислот, вызывающих детеррентные ответы, у горчача (43%). У золотого карася и верховки доля индифферентных аминокислот превышала 50% (95% и 52% соответственно).

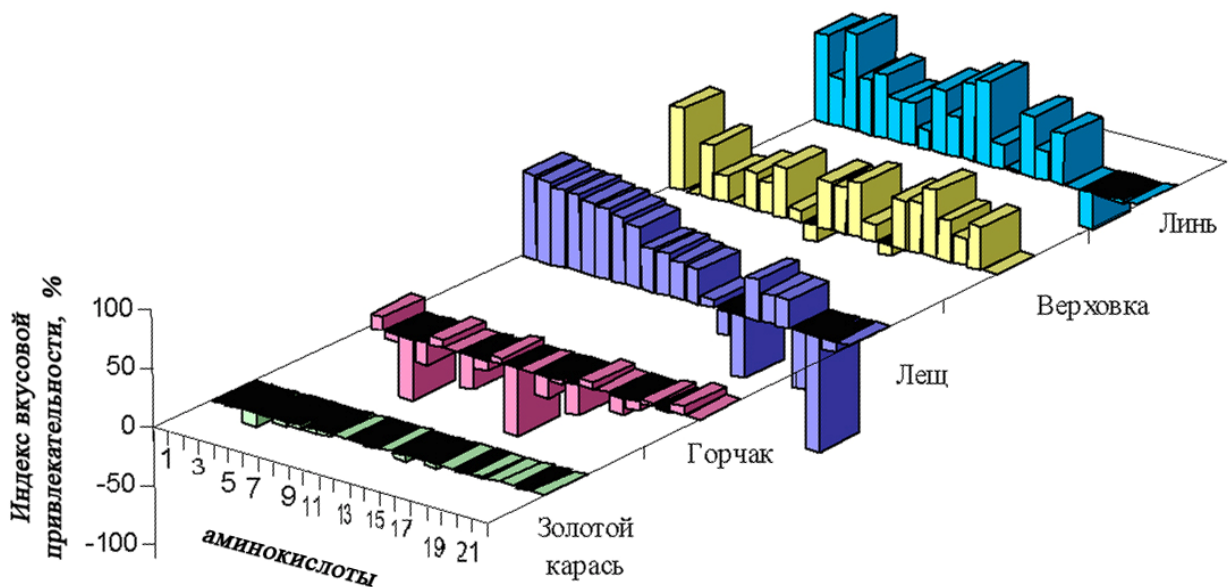


Рис.1. Индекс вкусовой привлекательности свободных аминокислот для карповых рыб. 1 – аланин, 2 – глицин, 3 – цистеин, 4 – глутамин, 5 – лизин, 6 – аспарагин, 7 – валин, 8 – треонин, 9 – аргинин, 10 – гистидин, 11 – серин, 12 – пролин, 13 – норвалин, 14 – фенилаланин, 15 – метионин, 16 – глутаминовая кислота, 17 – аспарагиновая кислота, 18 – лейцин, 19 – триптофан, 20 – изолейцин, 21 – тирозин. Концентрация для аминокислот 1-15 – 0.1 М, для аминокислот 16-20 – 0.01 М, для тирозина – 0.001 М.

По разнообразию типов вкусового ответа на свободные аминокислоты исследованные виды могут быть разделены на 3 группы:

- виды, у которых обнаружены аминокислоты с привлекательным, отталкивающим и индифферентным вкусом (лещ и горчак);
- виды, у которых обнаружены аминокислоты с привлекательным и индифферентным вкусом (линь и верховка);
- виды, у которых обнаружены аминокислоты с индифферентным и отталкивающим вкусом (золотой карась).

У леща привлекательными были 8 аминокислот. Половина из них – цистеин, глутамин, аспарагин, треонин относились к группе полярных аминокислот с незаряженным радикалом, 3 аминокислоты аланин, глицин, валин – к неполярным аминокислотам; и лизин – аминокислота с положительно заряженной R-группой (основная аминокислота). Одна аминокислота для леща была детергентным стимулом: неполярный изолейцин.

У линя большинство аминокислот – 12 из 21 вызвали достоверное увеличение потребления гранул. Детергентные аминокислоты у линя не обнаружены. Наиболее сильный привлекательный вкус для линя имел цистеин – полярная аминокислота с незаряженным радикалом. Присутствие цистеина в гранулах приводило почти к 100% их потребления рыбами. Далее по мере снижения вкусовой привлекательности следуют неполярные аминокислоты аланин, валин, пролин (иминокислота), серин – полярная аминокислота с незаряженным радикалом, основные аминокислоты аргинин, лизин и гистидин.

Затем следует неполярный метионин, полярные аминокислоты с незаряженным радикалом глутамин, аспарагин и глицин.

Привлекательными для горчака были только 4 аминокислоты, относящиеся к разным группам – аланин, лизин, тирозин и метионин. Детеррентных аминокислот было 9, число индифферентных аминокислот – 8. Для верховки привлекательным вкусом обладали 10 аминокислот, среди них аланин, лейцин, пролин, серин, треонин, цистеин, тирозин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты и норвалин. Во вкусовом спектре золотого карася привлекательных аминокислот не обнаружено. Одна аминокислота, цистеин, имела резко отрицательные свойства для рыб.

Таким образом, в число аминокислот, обладающих сходными вкусовыми характеристиками для разных видов рыб входят аминокислоты с разными структурными и физико-химическими свойствами. Полученные в настоящей работе результаты подтверждают данные других исследователей, что свободные аминокислоты могут быть детеррентными вкусовыми стимулами для рыб. Наличие среди свободных аминокислот не только повышающих потребление корма, но и обладающих отталкивающими вкусовыми свойствами, делает более понятной роль соединений этого класса в регуляции питания рыб.

Согласно электрофизиологическим данным, эффективность для вкусовых рецепторов стереоизомеров и структурных изомеров аминокислот отличается. В наших опытах уровень потребления линем гранул с L- α -фенилаланином и L- β -фенилаланином совпадал. Не обнаружено статистически значимых различий вкусовых ответов по параметру «продолжительность удержания гранулы после первого схватывания». Однако по параметрам «число актов схватывания гранулы» и «продолжительность удержания гранулы в течение всего опыта» различия вкусового ответа рыб на L- α -фенилаланином и L- β -фенилаланином достигают высокого уровня ($p < 0.001$).

Среди всех аминокислот выделяются ответы на цистеин: рыбы проявляют к нему либо сильные положительные реакции (верховка, линь, лещ), либо сильные отрицательные реакции (горчак, золотой карась). У линя, леща и верховки цистеин по уровню вкусовой привлекательности значительно превосходит многие свободные аминокислоты и близок по эффективности к экстракту мотыля – натуральному комплексному вкусовому стимулу. По своим контрастным вкусовым свойствам для рыб цистеин напоминает лимонную кислоту, однако ответы на цистеин в большинстве случаев более сильные. Для других видов карповых рыб – карпа *Cyprinus carpio*, ельца, голавля *Leuciscus cephalus* и белого амура цистеин также является сильным положительным вкусовым раздражителем. Однако у серебряного карася, плотвы и гольяна *Roxinus phoxinus* он резко снижает потребление гранул. Столь же контрастными вкусовыми свойствами цистеин обладает и для представителей других систематических групп рыб (Касумян, Николаева, 1997; Фокина, Касумян, 2003).

Еще одной общей особенностью вкусовых предпочтений исследованных нами рыб служит высокая вкусовая привлекательность аланина (исключение составил золотой карась). Аланин часто встречается в свободной форме в

составе экстракта кормовых объектов рыб – личинках хирономид (Шивокене, 1983). Привлекательным вкусом аланин обладает и для таких карповых рыб как карп, плотва, елец, голавль, гольян. Однако для белого амура аланин детеррентный стимул, а для серебряного карася – индифферентный (Kasumyan, Døving, 2003).

В целом, исследованные карповые рыбы проявляют однотипные или сходные вкусовые реакции на одни свободные аминокислоты и противоположные ответы на другие. Для оценки сходства вкусовых спектров исследованных нами видов и 7 других представителей этого семейства (по литературным данным) был выполнен корреляционный анализ, который показал, что из 66 возможных парных сравнений лишь в 7 случаях обнаруживается достоверная корреляция, причем в 6 из них положительная (табл. 3). При сравнении спектров 21 вида рыб из разных семейств, из 210 возможных парных сравнений в 13 случаях обнаружена достоверная положительная корреляция и в 7 случаях – достоверная отрицательная.

Проведенный анализ показывает, что в большинстве парных сравнений, даже если они проводятся между видами одного семейства, не обнаруживается достоверных корреляционных связей. Это указывает на высокую видовую специфичность вкусовых предпочтений рыб, в том числе и у близкородственных. Биологический смысл столь высокого своеобразия вкусовых спектров заключается в снижении межвидовой конкуренции за пищу у рыб, имеющих совпадающие ареалы и совместно населяющих одни и те же водоемы. Результаты корреляционного анализа вкусовых спектров обнаруживают еще одну особенность: при сравнении между собой представителей одного и того же семейства доля достоверных положительных связей всегда выше, а доля достоверных отрицательных связей ниже, чем при сравнении рыб, относящихся к разным семействам. Более частое обнаружение положительных связей между вкусовыми спектрами у видов из одного семейства указывает на определенное сходство вкусовых предпочтений у таких рыб.

Исследованные виды рыб принадлежат к разным трофическим группам и различаются не только особенностями потребляемой пищи, но и шириной спектра кормовых объектов. Большинство видов могут быть отнесены к эврифагами, исключение составляет горчак, который, по мнению ряда авторов является стенофагом (Федоров, 1960; Reiter et al., 2002). Наиболее широкий спектр привлекательных по вкусу аминокислот у линя, леща и верховки, но у золотого карася привлекательных по вкусу аминокислот не обнаружено. Больше всего свободных аминокислот, вызывающих детеррентные ответы у стенофага горчача. Во вкусовом спектре горчача, однако, присутствовали и аминокислоты с привлекательным вкусом. Линь и лещ могут быть отнесены к бентофагам. У этих рыб похожи вкусовые ответы на классические вкусовые вещества и на многие свободные аминокислоты. Однако, карп, другая бентосоядная карповая рыба, довольно существенно отличается по своим вкусовым предпочтениям от линя и леща (Касумян, Морси, 1996). Связь между

Таблица 3. Ранговой коэффициент корреляции Спирмена вкусовых предпочтений свободных аминокислот между карповыми видами рыб.

Виды	Серебря- ный карась	Золотой карась	Линь	Лещ	Плотва	Елец	Верховка	Голавль	Горчак	Белый амур	Гольян
Карп	-0.16	0.20	0.29	0.32	-0.40	-0.13	0.26	0.01	-0.09	0.41	0.07
Серебряный карась	-	0.14	-0.30	0.07	0.26	0.04	0.34	-0.17	0.17	0.07	-0.7
Золотой карась	-	-	-0.41	-0.40	-0.23	-0.22	-0.08	-0.43*	-0.01	-0.25	-0.13
Линь	-	-	-	0.62**	0.11	0.34	0.08	0.62**	-0.03	0.34	0.29
Лещ	-	-	-	-	0.29	0.34	0.12	0.37	-0.14	0.35	0.24
Плотва	-	-	-	-	-	0.26	0.18	0.41	0.42*	-0.02	0.25
Елец	-	-	-	-	-	-	0.40	0.61**	-0.16	0.27	0.58**
Верховка	-	-	-	-	-	-	-	0.28	-0.02	0.20	0.24
Голавль	-	-	-	-	-	-	-	-	0.04	0.14	0.69***
Горчак	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.05	-0.05
Белый амур	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.18

Примечание. Для всех видов рыб коэффициенты корреляции рассчитаны по вкусовым ответам рыб на 21 свободную аминокислоту. Линь, лещ, горчак, золотой карась, верховка – собственные данные, сведения по остальным видам взяты из литературных источников (Касумян, Морси, 1996, 1997; Касумян, 1997; Kasumyan, Døving, 2003).

*, **, *** - уровень значимости соответственно $p < 0.05$, 0.01, 0.001.

характером питания рыб и их вкусовыми предпочтениями в большинстве случаев не обнаруживается (Kasumyan, Døving, 2003). Таким образом, говорить о том, что существует явная связь между разнообразием потребляемых рыбами пищевых объектов и шириной спектра привлекательных по вкусу веществ не представляется возможным. Привлечение для анализа данных других исследователей подтверждает вывод об отсутствии заметной связи между типом питания или уровнем эврифагии рыб и вкусовыми предпочтениями. Возможно, такие связи удастся выявить, если число видов рыб, у которых будут определены вкусовые спектры, и число веществ, подвергшихся тестированию, существенно увеличится.

3.2 Органические кислоты

Вкусовые свойства органических кислот исследованы на примере линя и горчака. Тестированию были подвергнуты 18 карбоксильных кислот и одна желчная кислота (холиевая). Для линя большинство органических кислот – 17 из 19 обладали привлекательным вкусом. Стимулирующее действие 7 кислот (малеиновая, α -кетоглутаровая, щавелевая, винная, яблочная, лимонная и малоновая) было наиболее высоким. Безразличным вкусом для линя обладали уксусная и холиевая кислоты. Для горчака привлекательным вкусом обладала только холиевая кислота, 5 кислот (муравьиная, уксусная, масляная, валериановая и пропионовая) были индифферентными, остальные 13 кислот были детеррентными стимулами. Положение органических кислот в ранжированных по эффективности рядах у линя и горчака резко различается ($r_s = -0.91$; $p < 0.001$), что подтверждает высокую видовую специфичность вкусовых предпочтений у рыб (рис. 2).

На примере линя проведен анализ связи вкусовой эффективности карбоновых кислот от размера молекулы, ее структурных особенностей и некоторых других свойств. Обнаружена достоверная связь между молекулярной массой кислоты и ее вкусовой привлекательностью ($r_s = 0.72$; $p < 0.01$). По мере увеличения длины углеродной цепи наблюдается хорошо выраженная тенденция к усилению стимулирующего действия у монокарбоновых насыщенных кислот и быстрое его снижение у дикарбоновых насыщенных кислот. Хорошо заметен быстрый рост вкусовой привлекательности кислот (с одинаковой длиной углеродной цепи) по мере увеличения числа карбоксильных групп в молекуле. Эффективность монокарбоновых кислот, за исключением гликолевой, была низкой или не проявлялась вовсе (уксусная кислота), в то время как все 9 дикарбоновых кислот вызвали достоверное усиление потребления гранул, причем 5 из них были высокоэффективными. Обе трикарбоновые кислоты, яблочная и лимонная, также принадлежат к группе высокоэффективных вкусовых стимулов для линя.

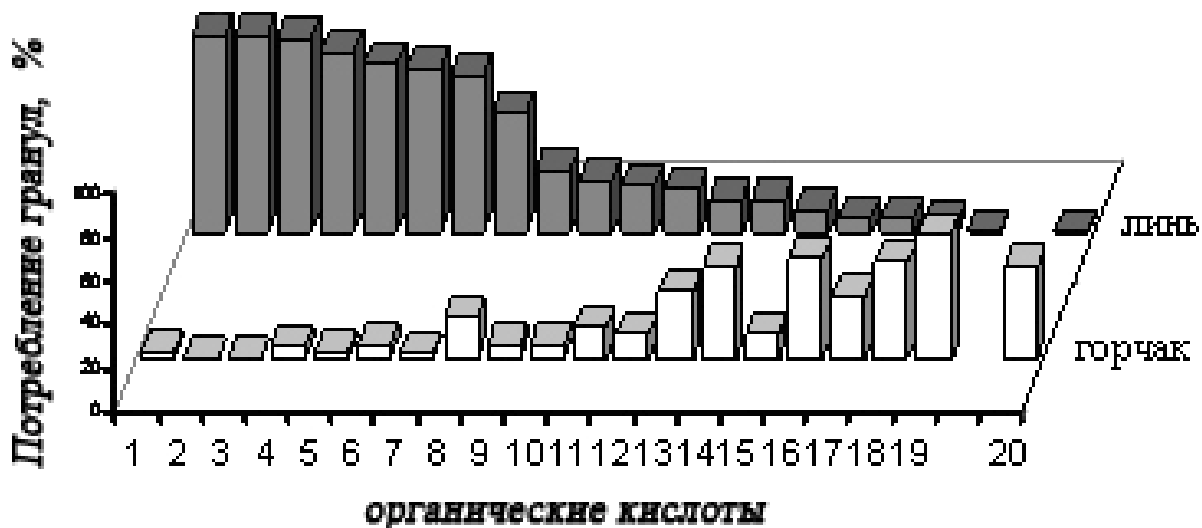


Рис. 2. Вкусовые предпочтения линя и горчака органических кислот (0.1 М). 1 – малеиновая, 2 – α -кетоглутаровая, 3 – щавелевая, 4 – винная, 5 – яблочная, 6 – лимонная, 7 – малоновая, 8 – гликолевая, 9 – янтарная, 10 – фумаровая, 11 – капроновая, 12 – адипиновая, 13 – валериановая, 14 – масляная, 15 – аскорбиновая, 16 – муравьиная, 17 – пропионовая, 18 – уксусная, 19 – холиевая, 20 – контроль.

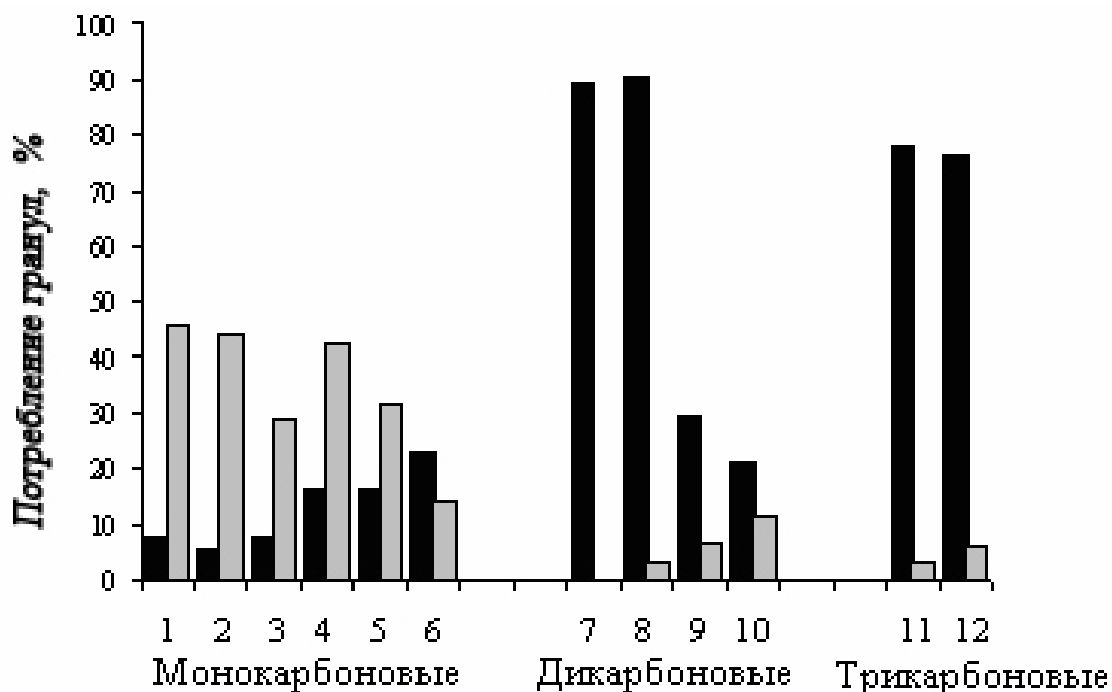


Рис. 3. Вкусовая привлекательность для линя и горчака моно-, ди- и трикарбоновых кислот (0.1 М) с различным числом атомов углерода (С) в молекуле. Темные столбцы – вкусовые ответы линя, светлые – горчака. 1 – муравьиная (С=1); 2 – уксусная (С=2); 3 – пропионовая (С=3); 4 – масляная (С=4); 5 – валериановая (С=5); 6 – капроновая (С=6); 7 – щавелевая (С=2); 8 – малеиновая (С=3); 9 – янтарная (С=4); 10 – адипиновая (С=6); 11 – яблочная (С=4); 12 – лимонная (С=6).

У горчака рассмотренные выше связи в большинстве случаев имели обратный характер (рис. 3).

Изменения конфигурации молекулы кислоты существенным образом отражаются на ее вкусовой привлекательности. Так, эффективность для линя малеиновой и фумаровой кислот, представляющих собой цис- и транс- изомеры бутендионовой кислоты резко различаются ($p < 0.001$). У линя хорошо выражена зависимость уровня потребления гранул от pH раствора кислот ($r_s = -0.84$; $p < 0.001$) (рис. 4).

3.4. Вкусовая чувствительность карповых рыб

Пороговые концентрации для некоторых из наиболее эффективных вкусовых веществ были определены, основываясь на показателе вкусового ответа «потребление гранул». Для линя пороговая концентрация цистеина и малеиновой кислоты равна 2.5×10^{-2} и 10^{-2} М соответственно. Для леща пороговая концентрация аланина равна 5.0×10^{-2} М. На примере горчака впервые определена пороговая концентрация для детергентного стимула – цистеина, она составила 10^{-1} М.

Выполненные расчеты показывают, что при пороговой для линя концентрации действующего вещества одна гранула содержит 17.3 мкг в случае цистеина и 6.6 мкг в случае малеиновой кислоты. Реально действующее количество вещества, приводящее к достоверному усилению потребления рыбами гранул, ниже, поскольку с вкусовыми рецепторами взаимодействует часть содержащихся в грануле молекул, находящаяся в ее поверхностном слое. Необходимо отметить, что величина пороговой концентрации может различаться при использовании разных параметров вкусового ответа в качестве критериев реагирования рыб. Так, пороговая концентрация малеиновой кислоты для линя по критерию «число актов схватывания гранулы» составляла 10^{-3} М, т.е. в 10 раз ниже, чем при использовании критерия «потребление гранул».

Глава 4. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ВКУСОВОГО ПОВЕДЕНЧЕСКОГО ОТВЕТА У КАРПОВЫХ РЫБ

4.1. Структура вкусового поведенческого ответа

Заглатывание или отвергание схваченной добычи обычно происходило после нескольких тестирований. Наиболее часто отвергают и повторно схватывают гранулы лещ и линь, реже – горчак, золотой карась и верховка. Эти видовые отличия, несомненно, связаны с образом жизни рыб и характером питания: лещ и линь питаются преимущественно мало подвижной добычей, тогда как в питании горчака, золотого карася и верховки большую долю составляют подвижные планктонные организмы. Многократное тестирование таких объектов повышает риск их потери и может снижать эффективность питания.

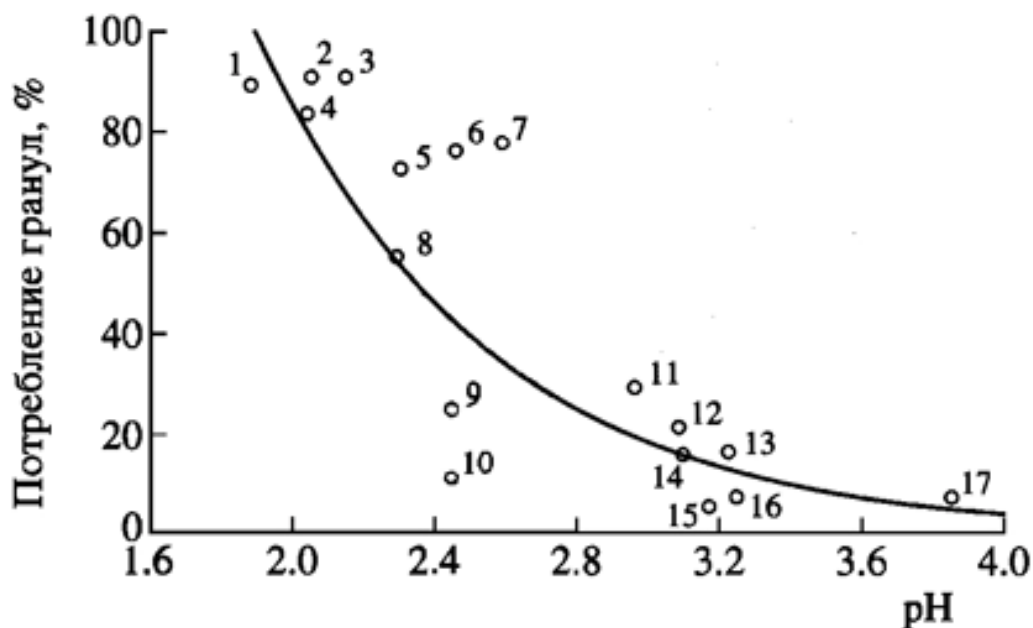


Рис. 4. Зависимость вкусовой привлекательности органических кислот (0.1 М) от величины pH их стимулирующего раствора у линя. 1 – щавелевая, 2 – малеиновая, 3 – α -кетоглутаровая, 4 – винная, 5 – малоновая, 6 – лимонная, 7 – яблочная, 8 – гликолевая, 9 – фумаровая, 10 – аскорбиновая, 11 – янтарная, 12 – адипиновая, 13 – масляная, 14 – валериановая, 15 – уксусная, 16 – пропионовая, 17 – муравьиная.

Гранулы с привлекательными по вкусу веществами подвергаются рыбами более длительному тестированию, чем гранулы с веществами отталкивающего вкуса. Высоко достоверная положительная корреляция между вкусовой привлекательностью и продолжительностью удержания гранулы проявляется у всех без исключения исследованных видов. Быстрое отвержение корма с неприятными для рыб вкусовыми свойствами может быть объяснено минимизацией непродуктивных затрат времени при питании. Наиболее привлекательные гранулы удерживаются рыбами в несколько раз дольше гранул, содержащих отталкивающие по вкусу вещества. Длительное удержание добычи в ротовой полости может способствовать более точной оценке ее вкусовых качеств (Тамар, 1976). Таким образом, гранулы, вероятность заглатывания которых высокая, тестируются рыбами более тщательно, что подчеркивает важную роль вкусовой системы в сенсорном контроле финальной фазы пищевого поведения, когда рыбами принимается решение о заглатывании или отвержении схваченной добычи.

Время, затрачиваемое на тестирование гранул, по-видимому, зависит и от особенностей питания рыб. Наиболее кратковременным тестирование гранул было у верховки – типичного зоопланктофага, и более продолжительным у леща, горчака, линя и золотого карася, в питании которых доля бентоса выше.

Особый интерес представляют величины, характеризующие длительность однократного (разового) удержания гранулы. Это время требуется для

реализации целого комплекса процессов - рецепции содержащегося в грануле вкусового вещества, передачи полученной информации во вкусовые центры и ее переработки, на формирование и осуществление одного из возможных поведенческих сценариев: заглатывание гранулы, отвергание гранулы с целью последующего ее схватывания, окончательное отвергание гранулы. В наших опытах средние значения продолжительности однократного удержания гранул широко варьировали и зависели от вида рыб, вкусовой привлекательности вещества и его концентрации в грануле. В опытах с линем среднее минимальное значение продолжительности однократного удержания гранулы составляло 1.0 с в опытах, завершившихся заглатыванием гранулы, и 0.6 с в опытах, завершившихся отверганием гранулы. В опытах с лещом это время в ряде случаев было еще меньше – 0.3-0.4 с. Согласно имеющимся в литературе данным, большая часть этого времени затрачивается на обработку информации в мозговых центрах и формирование соответствующего поведенческого ответа.

4.2. Динамика вкусового поведенческого ответа

Как уже отмечалось, заглатывание или окончательное отвергание гранулы происходит обычно после нескольких отверганий и повторных схватываний гранулы. Использование программы “ВН-Fish” позволило впервые определить продолжительность каждого из последовательных периодов удержаний рыбами гранулы и интервалов между схватываниями и таким образом выяснить динамику вкусового поведенческого ответа во времени, выяснить некоторые его особенности и закономерности.

Наиболее детальным образом динамика вкусового ответа была исследована на примере леща, для которого типичными были многократные отвергания и повторные схватывания гранулы. Число таких повторных схватываний в опытах с использованием гранул с цистеином (0.1 М) достигало 16. Однако наиболее многочисленны опыты, в которых гранулы схватываются по 2-3 раза (рис. 5). Чем больше число повторных схватываний, тем больше времени рыба затрачивает на принятие окончательного решения – заглотить или отвергнуть гранулу. Это время варьирует от 17.3 с до 92.2 с. Средняя продолжительность удержаний гранулы несколько больше (4.1 с), чем средняя продолжительность интервалов между схватываниями (3.1 с). Почти во всех случаях интервалы между схватываниями были короче предшествовавшего или последующего удержания гранулы. Наиболее длительное удержание гранулы происходит после первого схватывания ($U_1=12.3$ с), которое было в 3-4 раза продолжительнее всех последующих удержаний. С каждым последующим схватыванием гранулы продолжительность ее удержания закономерно снижается. Длительность интервалов между схватываниями варьирует слабее и какой-либо отчетливой тенденции в изменении этого параметра по мере прохождения опыта выявить не удается (рис. 6).

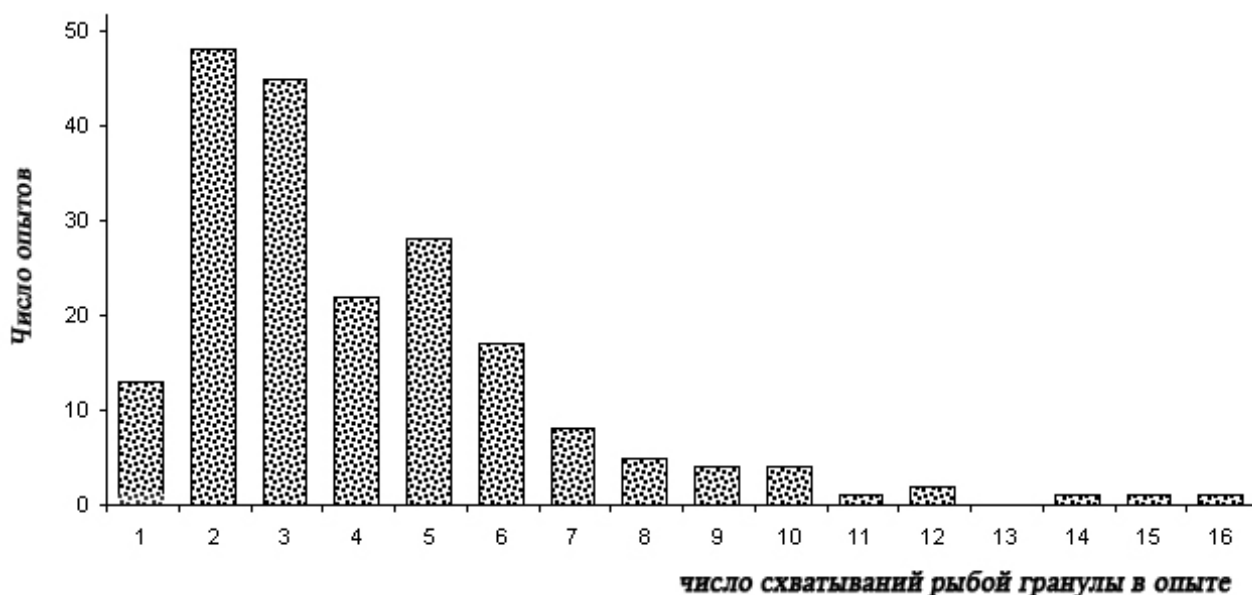


Рис. 5. Опыты, с различным числом схватываний лещом гранул, содержащих цистеин (0.1 М).

Перечисленные особенности вкусового ответа леща на гранулы с цистеином характерны для случаев, закончившихся заглатыванием гранулы (ЗГ-опыты). В опытах, закончившихся отверганием гранулы (ОГ-опыты), длительность удержаний гранулы всегда в несколько раз ниже. Наиболее резко отличается длительность удержания гранулы при первом схватывании – она почти в 10 раз меньше (1.7 с). В целом, в ОГ-опытах длительность удержаний гранулы слабо варьировала и не проявляла какой-либо заметной тенденции к повышению или снижению с каждым последующим схватыванием гранулы. Интервалы между схватываниями в ОГ-опытах всегда были более длительными, чем в ЗГ-опытах. Продолжительность всего вкусового ответа более длительна в ЗГ-опытах, эта разница была сильнее выражена в опытах с небольшим числом схватываний гранулы (1–2) и слабее в опытах с 4–5 схватываниями. В ОГ-опытах более продолжительным был период реагирования рыб на упавшую в воду гранулу, т.е. интервал между падением ее в воду и схватыванием рыбой (I_0). В ОГ-опытах эта величина превышала 6 секунд, т.е. была почти в 2 раза больше, чем в ЗГ-опытах. Возможно, этот параметр отражает пищевую мотивацию подопытных рыб – фактор, способный влиять на проявление рыбами вкусового ответа.

Если рассматривать то, как изменяются параметры вкусового ответа в зависимости от числа совершенных в опыте схватываний гранулы, то для ЗГ-опытов обнаруживается отрицательная связь: длительность удержаний гранулы и интервалов между схватываниями обычно наиболее высоки в опытах с небольшим числом схватываний и быстро уменьшаются с увеличением числа схватываний гранулы. При использовании в опытах с лещом гранул с другой аминокислотой – глутамином (0.1 М) продолжительность последовательных периодов удержания гранулы и интервалов между схватываниями и динамика их изменений были близкими к тем, что и в опытах с цистеином.

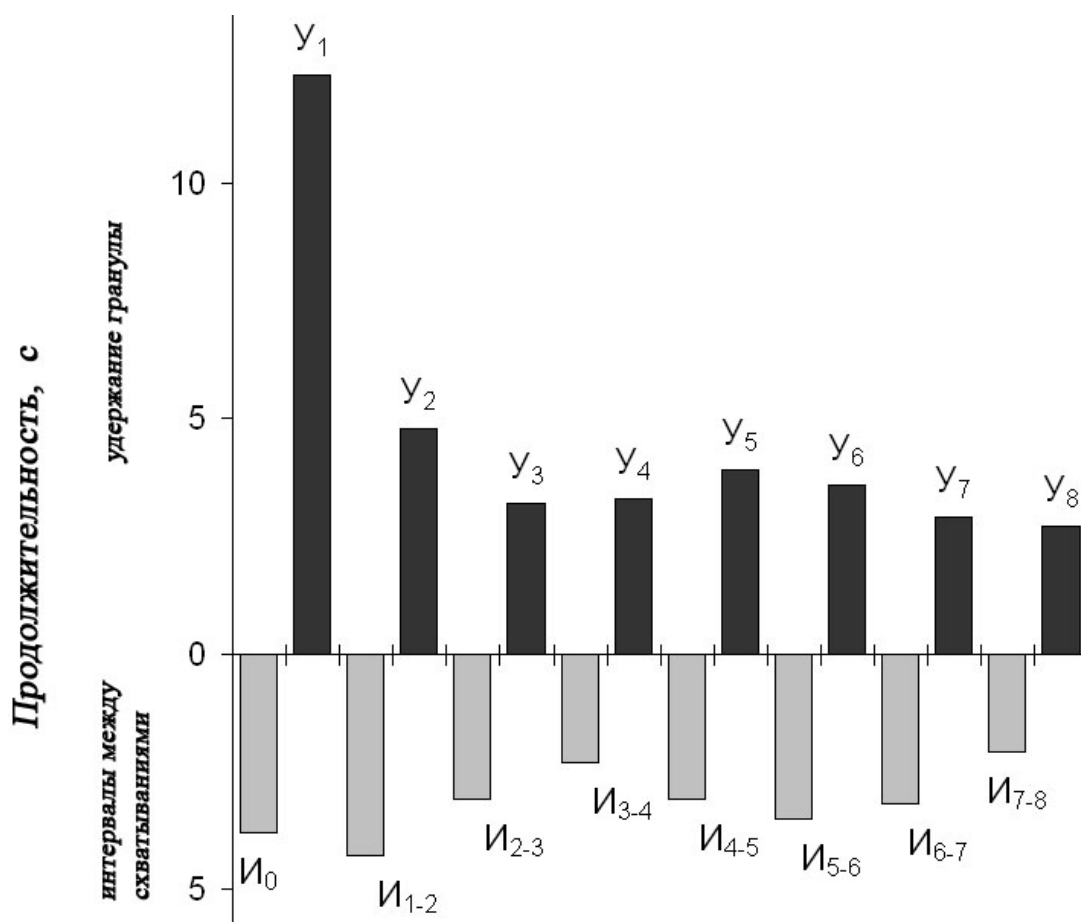


Рис. 6. Продолжительность последовательных периодов поведенческого вкусового ответа леща на гранулы, содержащие L-цистеин (0.1 М) (суммарно для всех опытов). Y_1, Y_2, Y_3, \dots – удержание гранулы, соответственно, после первого, второго, третьего и последующих схватываний гранулы; $I_{1-2}, I_{2-3}, I_{3-4}, \dots$ – периоды соответственно между первым и вторым схватываниями гранулы, вторым и третьим, третьим и четвертым и т.д. I_0 – интервал между падением гранулы в воду и ее схватыванием рыбой.

Линь, в отличие от леща совершает меньшее число повторных тестирований гранулы (аланин, 0.1 М). В большинстве опытов наблюдалось 1-2 схватываний, максимально – 6. Как и у леща, продолжительность ответа прямо зависела от числа повторных схватываний гранулы и варьировала от 5.7 с в случае одного схватывания до 33.1 с при 6-ти схватываниях. В среднем, периоды удержания гранулы были значительно короче (2.72 с), чем интервалы между схватываниями (4.52 с), что отличает линя и леща. Наиболее длительным было удержание гранулы после первого схватывания гранулы (Y_1) и интервал между 1-м и 2-м схватываниями (I_{1-2}). При последующих схватываниях проявляется тенденция к сокращению продолжительности периодов удержания гранулы и интервалов между схватываниями. Близкие результаты были получены и при анализе динамики проявления линем вкусового поведенческого ответа отдельно для опытов, закончившихся заглатыванием и для опытов, закончившихся отверганием гранулы.

Повторные схватывания гранулы наименее выражены у горчака (гранулы с аланином, 0.1 М). Заглатывание или окончательное отвергание гранулы происходило в большинстве опытов в результате однократного тестирования. Доля опытов, в которых зарегистрировано 2-3 и более схватываний (максимально – 6) незначительна. Периоды удержаний гранулы значительно продолжительнее, чем интервалы между схватываниями, наиболее длительное удержание гранулы после 1-го схватывания, причем в опытах, где происходило заглатывание гранулы, этот показатель был почти в 20 раз выше (25.3 с), чем в опытах, где рыбы отвергали гранулу (1.4 с) (рис. 7).

Таким образом, у исследованных рыб заглатывание или окончательное отвергание гранулы происходит после нескольких отверганий и повторных схватываний гранулы. Чем больше число повторных актов схватывания гранулы, тем длительнее вкусовой ответ. Это в полной мере относится к опытам, завершившимся заглатыванием гранулы и к опытам, в которых гранула в итоге была рыбой отвергнута. Продолжительность вкусового ответа в последнем случае значительно короче, прежде всего из-за менее длительных периодов удержания гранулы в ротовой полости. Продолжительность удержания гранулы быстро и закономерно снижается с каждым последующим схватыванием, тогда как интервалы между схватываниями изменяются менее существенно. Следовательно, время, затрачиваемое рыбами на оценку вкусовых качеств схваченного пищевого объекта, последовательно уменьшается с каждым повторным его схватыванием.

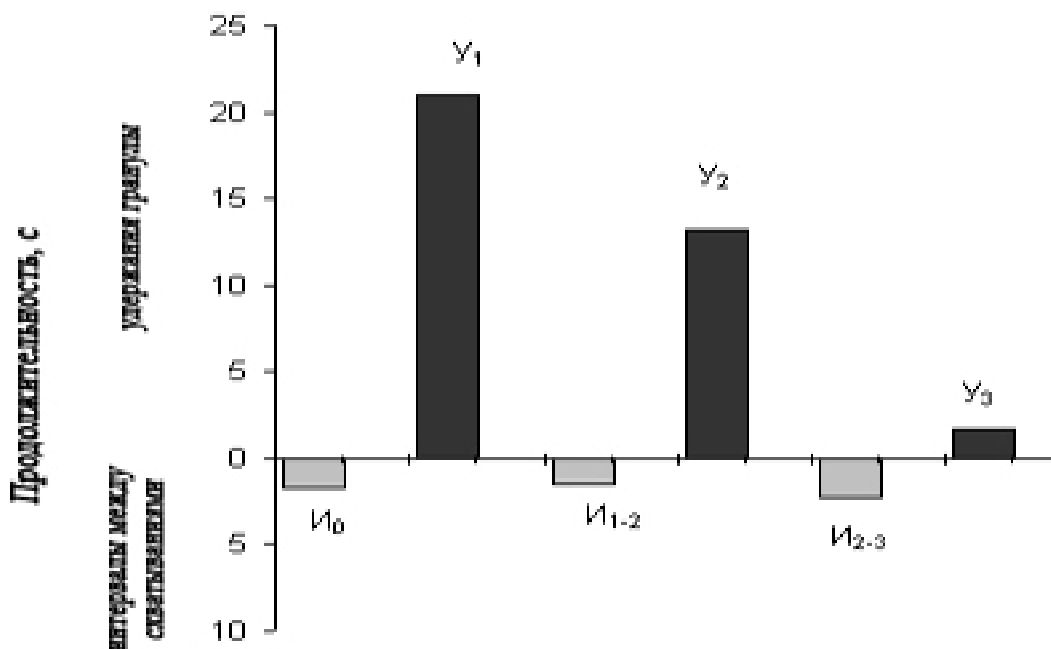


Рис. 7. Продолжительность последовательных периодов поведенческого вкусового ответа горчака на гранулы, содержащие L-аланин (0.1 М) (суммарно для всех опытов). Условные обозначения те же, что на рис. 6.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные в ходе выполнения настоящей работы, подтверждают высокий уровень видовой специфичности вкусовых спектров у рыб, в том числе и у близкородственных видов. Видовое своеобразие вкусовых спектров проявляется по отношению ко всем исследованным группам соединений – классическим вкусовым веществам, свободным аминокислотам, органическим кислотам. Вместе с тем, отношение к вкусу некоторых веществ у близкородственных рыб может быть близким или даже совпадать, что свидетельствует об определенном сходстве у них вкусовых предпочтений. Несомненно, что для формулирования более строгих выводов о связи между вкусовыми предпочтениями и систематической принадлежностью рыб требуются дополнительные исследования. Продолжение работ в этом направлении и увеличение числа исследованных видов рыб помогут найти ответы и на некоторые другие еще недостаточно раскрытые вопросы вкусовой рецепции рыб, в частности, о взаимосвязи между вкусовой избирательностью рыб и их образом жизни и характером питания.

В работах, посвященных вкусовой рецепции рыб, большое внимание уделяется поиску структурных или физико-химических характеристик химических веществ, которые могли бы объяснять или коррелировать с их вкусовыми свойствами для рыб. Результаты работы показывают, что рыбы проявляют разный уровень вкусовых предпочтений к веществам, отличающимся структурными особенностями молекулы или различающимся своими свойствами. Однако общих для рыб связей между структурными и физико-химическими характеристиками вещества и его вкусовой привлекательностью не выявлено, что объясняется видовой спецификой вкусовых спектров.

Впервые получены данные о структуре вкусового поведения и его динамике у рыб. Заглатывание или окончательное отвергание гранулы происходит у рыб после нескольких отверганий и повторных схватываний гранулы. Чем больше число повторных актов схватывания гранулы, тем длительнее время, затрачиваемое рыбами на вкусовое поведение, на оценку вкусовых качеств добычи. Это в полной мере относится к опытам, закончившимся заглатыванием гранулы и к опытам, в которых гранула в итоге была рыбой отвергнута. Продолжительность вкусового ответа в последнем случае значительно короче, прежде всего из-за менее длительных периодов удержания гранулы в ротовой полости. Продолжительность удержания гранулы быстро и закономерно снижается с каждым последующим схватыванием, тогда как интервалы между схватываниями изменяются менее существенно. Динамика вкусового ответа различается у горчака, леща и линя. Возможно, это связано с различиями характера и стратегии питания рыб, их образа жизни. Рыбы, обитающие в стоячей воде и питающиеся в основном представителями инфауны (лещ, лень), склонны к очень длительному анализу вкусового объекта из-за повышенной вероятности попадания в ротовую полость несъедобных частиц грунта и необходимости сепарировать пищевые объекты. Эти рыбы совершают и большое количество повторных схватываний гранулы.

Закономерности вкусовой рецепции рыб, специфические особенности реагирования рыб на различные типы вкусовых веществ, динамика проявления вкусового поведенческого ответа представляют важный практический интерес и могут найти применение для решения различных проблем рыболовства и аквакультуры. Выполненные исследования показывают перспективность поиска и создания высокоэффективных стимуляторов и детеррентов для рыб, служат биологической основой для разработки способов управления пищевым поведением рыб с помощью вкусовых раздражителей. Полученные нами результаты могут быть использованы для повышения вкусовой привлекательности кормов, рыболовных приманок и наживок, для проведения работ по коррекции их рецептуры за счет внесения специальных веществ, обладающих высоким стимулирующим действием, либо путем исключения из состава компонентов, содержащих детеррентные соединения. Это позволит не только сократить прямые потери искусственных кормов, но и обеспечит более эффективное конвертирование корма на рост рыб. Известно, что потребление хемосенсорно привлекательных кормов сопровождается у рыб более интенсивной секрецией пищеварительных ферментов (Takeda, Takii, 1992).

ВЫВОДЫ

1. Исследованные виды карповых рыб обладают хорошо выраженной вкусовой чувствительностью к химическим веществам различного типа – свободным аминокислотам, органическим кислотам, классическим вкусовым веществам.

2. Вкусовые спектры свободных аминокислот, органических кислот и классических вкусовых веществ у карповых рыб различаются по широте, составу и относительной эффективности веществ. Значимая корреляция между вкусовыми спектрами карповых рыб в большинстве случаев не обнаруживается, что подтверждает высокий уровень видовой специфичности вкусовых предпочтений у рыб, в том числе и у близкородственных видов.

3. Вкусовые предпочтения карповых рыб к отдельным веществам могут совпадать или быть сходными. Уровень вкусовой чувствительности к веществам, обладающим для рыб привлекательными или отталкивающими вкусовыми свойствами, существенно не различается.

4. Структурные изомеры обладают разной вкусовой привлекательностью для рыб и вызывают вкусовые ответы, различающиеся количественными характеристиками. Не выявлено общих для карповых рыб связей между уровнем вкусовой привлекательности веществ и их структурными особенностями и физико-химическими свойствами (молекулярная масса, рН раствора, число функциональных групп и т.п.).

5. Характерной чертой вкусового поведения рыб являются многократные схватывания и отвергания пищевого объекта, предшествующие заглатыванию или окончательному отказу от его потребления. Число повторных схватываний, продолжительность удержаний объекта, а также общее время, затрачиваемое

рыбами на тестирование пищи зависят от вкусовых качеств пищевого объекта и от образа жизни и особенностей питания рыб.

6. Вкусовое поведение протекает сходным образом у рыб разных видов. В случаях заглатывания рыбами добычи или окончательного отказа от ее потребления вкусовое поведение различается по продолжительности последовательных удержаний пищевого объекта и интервалов между схватываниями и по динамике этих параметров.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Проколова О.М., Касумян А.О. 1998. Вкусовые предпочтения у половозрелых особей горчака *Rhodeus sericeus amarus* // Возрастная и экологическая физиология рыб. Тез. докл. Всеросс. симпозиума. Борок. С. 89-90.

2. Проколова О.М. 1998. Сравнение вкусовых предпочтений двух видов рыб семейства карповых - золотого карася (*Carassius carassius*) и горчака (*Rhodeus sericeus amarus*) // Тез. докл. Международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов-98», М: МГУ. С. 45.

3. Проколова О.М. 1999. Особенности вкусовой рецепции у линя *Tinca tinca* L. // Тез. докл., 2-ая межвузовская конференция, посвященная Всемирному дню сохранения водно-болотных угодий, Рыбное.

4. Проколова О.М. 1999. Вкусовые предпочтения у золотого карася *Carassius carassius* L. // Тез. докл., 2-ая межвузовская конференция, посвященная Всемирному дню сохранения водно-болотных угодий, Рыбное.

5. Проколова О.М. 1999. Изучение особенностей поведенческого ответа линя *Tinca tinca* L. на вкусовые стимулы различной природы // Водные организмы и экосистемы. Материалы науч. конф.. М.: Диалог-МГУ. С. 50.

6. Prokova O. 1999. Parameters of behavioral taste response in tench, *Tinca tinca* (Pisces; Cypriniformes). Advances in Ethology 34. Suppl. to Ethology. Contributions to the XXVI Intern. Ethological Conf. Bangalore, India. P. 135.

7. Касумян А.О., Проколова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae). // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 670-685.

8. Касумян А.О., Марусов Е.А., Николаева Е.В., Проколова О.М. 2003. Вкусовые и обонятельные поведенческие реакции плотвы и линя в связи с особенностями их питания // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Материалы международной конференции. Борок. С.53-54.

9. Проколова-Исаева О.М., Касумян А.О. 2004. Исследование временных характеристик тестирования рыбами вкусовых качеств пищевого объекта // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Материалы международной конференции. Петрозаводск. С.113.

10. Проколова-Исаева О.М. 2004. Особенности вкусового поведенческого ответа на классические вкусовые вещества у трех видов карповых рыб – верховки *Leucaspis delineatus*, горчака *Rhodeus sericeus amarus* и золотого карася *Carassius carassius* // Тез. докл. второй международной научной конференции "Биотехнология – охране окружающей среды". М. С. 72.

11. Проколова-Исаева О.М., Касумян А.О. 2004. Вкусовое предпочтение к классическим вкусовым веществам у трех видов карповых рыб – верховки, горчака и золотого карася. // Тр. Международного биотехнологического центра МГУ им. М.В.

Ломоносова. М: Изд-во "Спорт и культура". Ч.1. С. 158-161.

12. **Исаева О.М.**, Касумян А.О. 2005. Исследование поведенческого вкусового ответа у леща, линя и горчача // Поведение рыб. Материалы докладов международной конференции. М: АКВАРОС. С.220-224.

13. **Исаева О.М.** 2006. Вкусовые предпочтения родственных видов карповых рыб разной экологии // Материалы 9-го съезда ГБО РАН. Тезисы докладов. Тольятти. Т.1. С. 194.

14. **Исаева О.М.** 2006. Особенности вкусового поведенческого ответа у карповых рыб разной экологии на свободные аминокислоты // Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова, Томск: Томский государственный университет. С. 485.

15. **Исаева О.М.** 2006. Сравнение вкусовых предпочтений карповых рыб // Материалы IV международной конференции «Химическая коммуникация животных. Фундаментальные проблемы». М. С. 45.