

УДК 597.554.3.591.185.31.591.53

ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE). СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

© 2023 г. А. О. Касумян¹, *, О. М. Исаева²

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Камчатский государственный технический университет, Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 04.04.2022 г.

После доработки 25.04.2022 г.

Принята к публикации 25.04.2022 г.

Приведены сведения о вкусовой привлекательности различных веществ (аминокислот, карбоновых и некоторых органических кислот, классических вкусовых веществ) для восьми видов карповых рыб (Cyprinidae) — леща *Abramis brama*, обыкновенного горчача *Rhodeus sericeus amarus*, верховки *Leucaspis delineatus*, золотого карася *Carassius carassius*, уклей *Alburnus alburnus*, ельца *Leuciscus leuciscus*, голавля *L. cephalus* и суматранского барбуса *Puntigrus tetrazona*. Оценён уровень вкусовой чувствительности рыб к некоторым веществам. С привлечением данных по другим видам семейства выполнен сравнительный анализ, который показал высокое видовое своеобразие вкусовых спектров карповых рыб. Не выявлена очевидная связь вкусовых предпочтений с образом жизни рыб, их питанием и филогенетической близостью. Все карповые рыбы удерживают пищевые объекты во рту тем дольше, чем выше их вкусовая привлекательность. Число манипуляций, совершаемых всеми рыбами с пищевым объектом, различается у рыб разного образа жизни и принадлежащих к разным трофическим категориям, но не коррелирует со вкусовыми свойствами объекта. При манипуляциях первое удержание схваченного объекта во рту наиболее длительное, чем последующие. Удержания многократно дольше, если в дальнейшем объект проглатывается, чем при отказе рыб от потребления. Большое сходство поведения, проявляемое карповыми рыбами при оросенсорном тестировании пищи, указывает на консервативность пищевого поведения по сравнению со вкусовой рецепцией.

Ключевые слова: карповые рыбы, Cyprinidae, пищевое поведение, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения, вкусовая привлекательность, аминокислоты.

DOI: 10.31857/S0042875223010071, EDN: DBWSTD

Карповые рыбы (Cyprinidae) — наиболее многочисленное по числу видов семейство не только рыб, но и позвоночных животных — 3006 видов (Nelson et al., 2016). Рыбы этого семейства составляют основу пресноводной ихтиофауны России и всей бореальной области Евразии (Bănărescu, Coad, 1991; Атлас ..., 2003). Большое разнообразие карповых рыб по образу жизни делает их удобными модельными объектами для различного рода сравнительных исследований, в том числе тех, целью которых является оценка сходства и различий морфологии, питания, размножения, физиологии и поведения у близкородственных рыб, включая развитие у них мозговых структур и сенсорных систем (Kotrschal et al., 1991; Lammens, Hoogenboezem, 1991; Wieser, 1991; Osse et al., 1997). Так, на примере карповых рыб показано, что морфология органа обоняния, число и расположение обонятельных складок, электронно-микроскопическая характеристика обонятельного эпителия похожи у рыб близкой систематики (Yamamoto, Ueda,

1978). Консервативность обонятельной системы подтверждается сходством формирования основных элементов органа обоняния в онтогенезе у этих рыб (Пашенко, Касумян, 2017). У карповых и других видов рыб совпадает распределение и плотность одиночных хемосенсорных клеток, осуществляющих, как полагают, хемосенсорные функции (Kotrschal, 1992).

Более разнообразна у карповых рыб макро-морфология мозга и его отделов, что даёт возможность выделить несколько паттернов, объединяющих близкие по этим признакам виды. В пределах паттернов наблюдаются более мелкие видовые различия. Особенно заметны различия карповых рыб по относительным размерам фациальной и вагальной долей заднего мозга, в которые от наружных и внутренних вкусовых рецепторов поступает информация о свойствах пищи (Kotrschal, Palzenberger, 1992). Эти различия соответствуют данным по распределению, плотности и численности вкусовых почек у карповых рыб разного образа

жизни. Зоны, покрываемые наружными вкусовыми почками, и плотность этих сенсорных структур на единицу поверхности тем больше, чем в большей мере рыбы тяготеют к бентосному питанию и к обитанию у дна или на глубине (Gomahr et al., 1992). Внешний вид и плотность вкусовых почек различаются не только у разных видов, но и в разных местах тела рыб (Jakubowski, Whitear, 1990; Devitsina, 2005).

Сравнительные исследования функциональных свойств вкусовой системы карповых рыб отсутствуют. Имеются сведения о способности аминокислот и некоторых других веществ вызывать электрофизиологические ответы во вкусовых нервах у карпа *Cyprinus carpio*, амурского чебака *Pseudorasbora parva*, полосатого данио *Danio rerio* (Kiyohara et al., 1981; Marui et al., 1983; Oike et al., 2007). У большего числа видов оценены вкусовые предпочтения — у карпа, плотвы *Rutilus rutilus*, кутума *R. frisii kutum*, золотой рыбки *Carassius auratus*, золотого карася *C. carassius*, линя *Tinca tinca*, голяка *Phoxinus phoxinus*, белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Appelbaum, 1980; Касумян, Морси, 1996, 1997; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Касумян, Марусов, 2003; Goli et al., 2015; Olsén, Lundh, 2016). Выяснено, что вкусовая привлекательность многих веществ у этих рыб не совпадает. Различается пищевое поведение, проявляемое рыбами при тестировании искусственных пищевых объектов, которые содержат вещества разного вкусового качества. Однако методы, использованные авторами для оценок вкусовых предпочтений рыб, не совпадают, а число изученных видов ограничивает возможности сравнительного анализа. Цель нашей работы — выяснить вкусовые предпочтения у нескольких ранее не исследованных видов карповых рыб, различающихся питанием и другими особенностями биологии, выполнить сравнительный анализ полученных результатов и данных предыдущих исследований для поиска связей между вкусовыми предпочтениями карповых рыб и их филогенетическими отношениями, образом жизни, потребляемыми организмами и особенностями пищедобывания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для опытов использованы лещ *Abramis brama* (средняя абсолютная длина 7.5 см, 21 экз.), обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus amarus* (5.3 см, 15 экз.), верховка *Leucaspis delineatus* (5.8 см, 34 экз.), золотой карась (10.8 см, 13 экз.), укля *Alburnus alburnus* (9 см, 3 экз.), елец *Leuciscus leuciscus* (5 см, 7 экз.), голавль *L. cephalus* (6 см, 6 экз.) и суматранский барбус *Puntigrus tetrazona* (4.0 см, 15 экз.). Молодь леща выращена в пруду базы “Сунюга” (Институт биологии внутренних вод РАН) из искусственно осеменённой икры, взятой от производителей, выловленных в Волжском плёсе Ры-

бинского водохранилища (пос. Борок, Ярославская обл.). Горчак, елец и голавль отловлены в р. Москва и в её мелких притоках (Московская обл.), верховка — в прудах Олимпийской деревни (г. Москва), золотой карась — в запруде (д. Сонино, Тульская обл.), укля — в оз. Глубокое (Московская обл.). Суматранский барбус приобретён в зоомагазине (г. Москва). После доставки в лабораторию рыб до начала опытов содержали в общих аквариумах (200 л) не менее двух недель при температуре воды 18–21°C и ежедневном кормлении живыми или свежемороженными личинками Chironomidae.

За 2–5 сут до начала опытов рыб рассаживали по индивидуальным аквариумам объёмом 4.5 (горчак, верховка, елец, голавль, суматранский барбус) или 10 л (лещ, золотой карась, укля) с непрозрачными боковыми и задней стенкой. Грунт в аквариумах отсутствовал, температура воды — 18–21°C, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Для аэрации использовали микрокомпрессоры. Частичную замену воды в аквариумах проводили еженедельно. Рыб кормили личинками Chironomidae до насыщения в конце каждого дня.

Для обучения рыб быстро схватывать подаваемый корм использовали личинок Chironomidae, а затем агар-агаровые гранулы, содержащие водный экстракт личинок (75 г/л). Гранулы вносили в аквариумы поштучно. Для опытов использовали гранулы, в составе которых присутствовало одно из тестируемых веществ (вещества и их концентрации приведены в таблицах 1–10) и красный краситель (Ponceau 4R, 5 мкМ). Гранулы, содержащие только краситель, использовали в качестве контроля. Все гранулы имели цилиндрическую форму, длину 4 мм (за исключением гранул для опытов с суматранским барбусом — 2.5 мм) и диаметр: 0.8 (суматранский барбус), 1.3 (горчак, верховка, елец, голавль, укля), 1.35 (лещ), 1.5 мм (золотой карась). Гранулы вырезали из агар-агарового геля непосредственно перед каждым опытом.

Для приготовления геля суспензию агар-агара (“Reanal”, 2%) подогревали на водяной бане до полного растворения. В горячий раствор агар-агара вносили раствор тестируемого вещества или экстракта Chironomidae и раствор красителя, перемешивали и выливали в чашку Петри. Гель с химическими веществами хранили при температуре 4°C не более двух недель, с экстрактом Chironomidae — не более 3 сут.

В опыте в аквариум вносили одну агар-агаровую гранулу и регистрировали число совершённых рыбой схватываний и длительность нахождения гранулы во рту рыбы при первом схватывании и в течение всего опыта (с использованием механического ручного секундомера суммирующего типа “Агат”, точность измерения — 0.2 с).

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) леща *Abramis brama* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов	
					после первого схватывания	в течение всего опыта		
Хлористый натрий Лимонная кислота Хлористый кальций Сахароза Экстракт Chironomidae Контроль	1.73 (10)	20.0 ± 3.4**	47.6	2.5 ± 0.2	3.3 ± 0.4**	5.9 ± 0.6**	140	
	0.26 (5)	19.3 ± 3.3**	46.2	2.8 ± 0.2	3.5 ± 0.5**	7.4 ± 0.7***	140	
	0.90 (10)	15.0 ± 3.0*	35.8	2.9 ± 0.2	2.7 ± 0.3	4.9 ± 0.4	140	
	0.29 (10)	10.0 ± 2.5	17.0	2.9 ± 0.2	2.2 ± 0.3	4.6 ± 0.5	140	
	75.00	57.1 ± 4.2***	77.9	3.0 ± 0.3	8.5 ± 0.7***	12.3 ± 0.8***	140	
		7.1 ± 2.2		2.7 ± 0.2	2.0±0.2	3.8 ± 0.4	140	
	Классические вкусовые вещества							
	Аминокислоты							
	Аланин	0.1	59.3 ± 5.2***	74.7	1.5 ± 0.1***	10.8 ± 1.1***	12.7 ± 1.1***	91
	Глицин	0.1	52.9 ± 6.0***	72.0	1.8 ± 0.2**	8.6 ± 1.1***	10.6 ± 1.1***	70
Цистеин	0.1	45.7 ± 6.0***	68.3	2.5 ± 0.2	6.1 ± 1.2**	10.0 ± 1.2***	70	
Глутамин	0.1	44.3 ± 6.0***	67.5	2.3 ± 0.3	7.4 ± 1.0***	10.1 ± 1.1***	70	
Лизин	0.1	38.6 ± 5.4***	63.6	2.3 ± 0.2	5.4 ± 0.8***	8.5 ± 1.0***	83	
Аспарагин	0.1	36.9 ± 5.3***	62.2	2.0 ± 0.2*	3.8 ± 0.5**	6.7 ± 0.8*	84	
Валин	0.1	32.5 ± 5.4***	58.2	2.2 ± 0.2	7.0 ± 0.9***	9.4 ± 1.0***	77	
Треонин	0.1	28.2 ± 5.4**	53.3	2.0 ± 0.2*	3.0 ± 0.5	5.7 ± 0.8	71	
Аргинин	0.1	19.0 ± 4.3	37.7	2.1 ± 0.2*	3.1 ± 0.5	5.1 ± 0.6	84	
Гистидин	0.1	18.6 ± 4.7	36.8	2.7 ± 0.4	4.2 ± 0.7**	6.8 ± 0.9*	70	
Серин	0.1	16.9 ± 4.5	32.5	2.8 ± 0.4	3.0 ± 0.5	5.9 ± 0.8	71	
Пролин	0.1	16.2 ± 4.3	30.6	2.6 ± 0.3	2.8 ± 0.5	5.0 ± 0.7	74	
Норвалин	0.1	10.0 ± 3.2	7.5	1.6 ± 0.1***	2.2 ± 0.3	3.1 ± 0.4*	90	
Фенилаланин	0.1	5.7 ± 2.8	−20.3	2.5 ± 0.3	1.7 ± 0.3	3.4 ± 0.5	70	
Метионин	0.1	2.6 ± 1.8	−53.6	2.3 ± 0.3	1.4 ± 0.1*	2.8 ± 0.4**	76	
Глутаминовая кислота	0.01	18.1 ± 4.6	35.6	2.8 ± 0.4	3.0 ± 0.5	5.9 ± 0.7	72	
Аспарагиновая кислота	0.01	14.3 ± 3.8	24.9	1.9 ± 0.2**	3.5 ± 0.6*	5.0 ± 0.6	84	
Лейцин	0.01	14.3 ± 4.0	24.9	2.2 ± 0.2	3.2 ± 0.6	5.1 ± 0.8	77	
Триптофан	0.01	2.9 ± 2.0	−49.6	2.3 ± 0.3	1.2 ± 0.1**	2.6 ± 0.3**	70	
Изолейцин	0.01	0**	−100.0	1.6 ± 0.1***	1.0 ± 0.1***	1.7 ± 0.2***	81	
Тирозин	0.001	7.1 ± 3.1	−9.6	2.4 ± 0.2	1.5 ± 0.2	3.0 ± 0.4*	70	
Контроль		8.6 ± 3.4		2.8 ± 0.3	2.1 ± 0.3	4.7 ± 0.5	70	

Примечание. Здесь и в табл. 2–10: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта хирономид приведена в г/л; отличия от контроля достоверны при p : * < 0.05 , ** < 0.01 , *** < 0.001 .

Таблица 2. Вкусовые ответы ($M \pm m$) леща *Abramis brama* на гранулы с различной концентрацией *L*-аланина

Концентрация <i>L</i> -аланина, М, %	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
0.1	55.0 ± 6.5***	67.7	1.8 ± 0.2***	8.8 ± 1.3***	12.7 ± 1.5***	60
0.05	33.3 ± 6.1**	51.7	1.6 ± 0.1***	4.2 ± 0.8	6.1 ± 0.9**	60
0.01	20.0 ± 5.2	30.7	1.4 ± 0.1*	2.8 ± 0.5	3.7 ± 0.7	60
0.005	8.3 ± 3.6	–12.2	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.3	2.2 ± 0.4	60
0.001	10.0 ± 3.9	–2.9	1.2 ± 0.1	2.7 ± 0.5	2.9 ± 0.5	60
0.0001	7.4 ± 2.7	–17.8	1.3 ± 0.1	2.3 ± 0.5	3.1 ± 0.6	95
Контроль	10.6 ± 3.8		1.1 ± 0.0	2.4 ± 0.5	2.6 ± 0.6	66

Подачу гранул, содержащих тестируемые вещества, и контрольных гранул чередовали с подачей гранул, содержащих экстракт личинок Chironomidae. Гранулы всех типов подавали одной и той же особи в случайной последовательности с интервалом 10–15 мин. Опыт заканчивался проглатыванием или окончательным отказом рыбы от гранулы и по длительности не превышал 1–2 мин. О проглатывании гранулы судили по завершению характерных движений челюстями и восстановлению у рыбы обычного ритма дыхательных движений жаберными крышками. Об окончательном отказе от потребления судили по потере интереса и уходу рыбы от гранулы или ориентации рыбы в другую, часто противоположную от гранулы, сторону. Если рыба не схватывала гранулу в течение 1 мин, гранулу из аквариума удаляли, а опыт не засчитывали. Опыты, в которых рыбы разрушали, но не заглатывали гранулу или заглатывали менее половины разрушенной гранулы, относили к таким, в которых потребления не происходило.

Статистическую оценку результатов проводили с применением критерия χ^2 , *t*-критерия Стьюдента и рангового коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Для построения дендрограмм сходства использовали иерархический кластерный анализ (метод single linkage) в пакете программ Statistica 10 (“StatSoft”, США). Вычисляли также индекс вкусовой привлекательности по формуле: $Ind_{pal} = (R - C)/(R + C) \times 100$, где *R* – потребление гранул с веществом, %; *C* – потребление контрольных гранул, % (Касумян, Морси, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Лещ

Классические вкусовые вещества. Лимонная кислота, хлорид кальция и хлорид натрия достоверно повышали потребление гранул, но эффективность этих веществ была почти в три–четыре раза ниже, чем у экстракта Chironomidae. Потреб-

ление гранул с сахарозой было таким же, как и контрольных гранул. В среднем рыбы в течение опыта схватывали все типы гранул одинаковое число раз, но время удержания было значительно продолжительнее у гранул с экстрактом Chironomidae, чем у других гранул (табл. 1).

Аминокислоты. Потребление гранул стимулировали восемь аминокислот, из них действие аланина и глицина было наиболее сильным. Одна аминокислота достоверно снижала потребление (изолейцин), остальные 12 аминокислот влияния на потребление не оказывали (табл. 1). Более чем в половине всех опытов происходило лишь одно схватывание гранулы, максимальное число схватываний, зарегистрированное в одном из опытов, – 25 (рис. 1а). Среднее число схватываний гранулы варьировало от 1.5 до 2.8 раза и в большинстве случаев было ниже, чем в контроле. Удержание гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт чаще всего не превышало 1 с, но в некоторых опытах рыбы удерживали гранулу до 30–50 с (рис. 1б, 1в). Значения коэффициента корреляции Спирмена между параметрами ответа на гранулы с *L*-аминокислотами для всех рассматриваемых видов отражены на рисунке 2. У леща средняя длительность удержания гранул после первого схватывания и суммарно за опыт тесно коррелировали с потреблением гранул (рис. 2а).

Пороговая концентрация. Для выяснения пороговой концентрации вещества в гранулах, достаточной для стимулирования эффекта, использовали наиболее привлекательную аминокислоту – аланин. Последовательное снижение концентрации аланина приводило к закономерному снижению потребления, длительности удержания и числа схватываний гранул (табл. 2).

Золотой карась

Классические вкусовые вещества. В этой группе веществ стимулирующим действием обладал хлорид кальция, но его эффект был слабым – потреб-

Таблица 3. Вкусовые ответы ($M \pm m$) золотого карася *Carassius carassius* на гранулы с тестируемыми веществами (число опытов с каждым типом гранул — 130)

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с	
					после первого схватывания	в течение всего опыта
	Классические вкусовые вещества					
Хлористый кальций	0.9 (10)	86.9 ± 3.0*	6.1	1.4 ± 0.1	14.1 ± 0.7	15.7 ± 0.7*
Хлористый натрий	1.73 (10)	77.7 ± 3.7	0.5	1.5 ± 1.2	11.3 ± 0.7	12.3 ± 0.6
Сахароза	0.29 (10)	76.9 ± 3.7	0	1.6 ± 0.1	10.4 ± 0.5*	11.9 ± 0.5*
Лимонная кислота	0.26 (5)	18.5 ± 3.4***	−61.2	3.0 ± 0.2***	5.4 ± 0.6***	8.4 ± 0.7***
Экстракт Chironomidae	75.0	89.2 ± 2.7**	7.4	1.5 ± 0.1	11.3 ± 0.5	12.5 ± 0.4
Контроль		76.9 ± 3.7		1.4 ± 0.1	12.1 ± 0.7	13.6 ± 0.6
	Аминокислоты					
Пролин	0.1	70.8 ± 4.0	0.6	1.6 ± 0.1	11.6 ± 0.7	13.0 ± 0.7
Аргинин	0.1	70.0 ± 4.0	0	1.4 ± 0.1	10.6 ± 0.7	11.7 ± 0.7
Гистидин	0.1	69.2 ± 4.1	−0.6	1.3 ± 0.1	11.0 ± 0.7	12.2 ± 0.6
Фенилаланин	0.1	69.2 ± 4.1	−0.6	1.3 ± 0.1	9.6 ± 0.6	10.5 ± 0.6
Глутамин	0.1	68.5 ± 4.1	−1.1	1.2 ± 0.1	10.6 ± 0.6	11.3 ± 0.6
Глицин	0.1	68.5 ± 4.1	−1.1	1.3 ± 0.1	11.0 ± 0.8*	12.1 ± 0.7
Аланин	0.1	67.7 ± 4.1	−1.7	1.2 ± 0.1	10.9 ± 0.7	11.5 ± 0.6
Серин	0.1	67.7 ± 4.1	−1.7	1.2 ± 0.0	10.0 ± 0.6	10.6 ± 0.6
Аспарагин	0.1	66.9 ± 4.1	−2.3	1.2 ± 0.1	11.4 ± 0.7	12.1 ± 0.7
Треонин	0.1	66.9 ± 4.1	−2.3	1.3 ± 0.1	11.8 ± 0.8	12.6 ± 0.7
Валин	0.1	66.2 ± 4.2	−2.8	1.4 ± 0.1	9.8 ± 0.6	10.9 ± 0.6
Метионин	0.1	65.4 ± 4.2	−3.5	1.3 ± 0.1	9.8 ± 0.7	10.6 ± 0.7
Лизин	0.1	63.8 ± 4.2	−4.6	1.4 ± 0.1	10.5 ± 0.7	11.6 ± 0.7
Норвалин	0.1	63.8 ± 4.2	−4.6	1.3 ± 0.1	10.5 ± 0.7	11.2 ± 0.7
Цистеин	0.1	55.4 ± 4.4*	−11.6	1.9 ± 0.2**	9.7 ± 0.8	11.8 ± 0.8
Изолейцин	0.01	70.8 ± 4.0	0.6	1.2 ± 0.1	10.6 ± 0.7	12.8 ± 0.6
Глутаминовая кислота	0.01	70.8 ± 4.0	0.6	1.2 ± 0.1	13.3 ± 0.8	14.0 ± 0.8*
Лейцин	0.01	70.8 ± 4.0	0.6	1.3 ± 0.1	11.0 ± 0.7	12.1 ± 0.7
Триптофан	0.01	70.0 ± 4.0	0	1.2 ± 0.1	11.2 ± 0.7	12.0 ± 0.7
Аспарагиновая кислота	0.01	68.5 ± 4.1	−1.1	1.2 ± 0.1	11.6 ± 0.7	11.9 ± 0.7
Тирозин	0.001	68.5 ± 4.1	−1.1	1.2 ± 0.0	10.9 ± 0.7	11.6 ± 0.7
Экстракт Chironomidae	75.0	83.1 ± 3.3*	8.6	1.8 ± 0.1**	12.0 ± 0.6	14.3 ± 0.5***
Контроль		70.0 ± 4.0		1.3 ± 0.1	10.4 ± 0.6	11.5 ± 0.6

ление гранул превышало контроль лишь в 1.1 раза. Лимонная кислота снижала потребление гранул в 4.2 раза и уменьшала длительность удержания гранул, но повышала число их схватываний. Хлорид натрия и сахароза влияли на потребление гранул не оказывали (табл. 3).

Аминокислоты. Среди аминокислот только цистеин вызывал достоверное изменение потребления гранул — снижение в 1.3 раза относительно контроля, который, как и в предыдущей серии, был высоким — 70%. Экстракт Chironomidae по-

вышал потребление гранул в 1.2 раза. Присутствие в гранулах аминокислот, за исключением цистеина, не влияло также и на остальные параметры ответа рыб (табл. 3). Выявлена положительная корреляция между длительностью удержания гранул и их потреблением (рис. 26).

Верховка

Классические вкусовые вещества. Сахароза и хлорид натрия не влияли на потребление гранул,

Таблица 4. Вкусовые ответы ($M \pm m$) верховки *Leucasprius delineatus* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Классические вкусовые вещества							
Сахароза	0.29 (10)	21.4 ± 3.8	−7.8	2.0 ± 0.1	2.4 ± 0.2	3.6 ± 0.3	117
Хлористый натрий	1.73 (10)	15.2 ± 3.6	−24.4	1.8 ± 0.1	1.8 ± 0.2	3.3 ± 0.4	99
Хлористый кальций	0.9 (10)	7.8 ± 2.7**	−52.4	1.8 ± 0.1	1.3 ± 0.1***	2.5 ± 0.3*	103
Лимонная кислота	0.26 (5)	3.8 ± 2.2***	−73.6	1.5 ± 0.1	1.0 ± 0.1***	1.7 ± 0.2***	79
Экстракт Chironomidae	75.0	73.2 ± 4.2***	49.1	1.9 ± 0.2	3.9 ± 0.2***	5.4 ± 0.3***	112
Контроль		25.0 ± 5.0		1.8 ± 0.2	2.2 ± 0.2	3.5 ± 0.3	76
Аминокислоты							
Аланин	0.1	43.4 ± 4.1***	73.3	1.1 ± 0.0***	7.1 ± 0.6***	7.5 ± 0.6***	143
Норвалин	0.1	19.2 ± 3.6***	48.3	1.5 ± 0.1	3.4 ± 0.5***	4.2 ± 0.5*	120
Цистеин	0.1	18.7 ± 3.2***	47.2	1.6 ± 0.1	4.1 ± 0.9*	7.5 ± 1.2***	150
Треонин	0.1	17.3 ± 3.1***	44.2	1.4 ± 0.1	2.7 ± 0.4	3.9 ± 0.4	150
Серин	0.1	16.7 ± 3.4***	42.7	1.5 ± 0.1	2.7 ± 0.5	3.9 ± 0.5	120
Пролин	0.1	15.8 ± 3.3***	40.4	2.0 ± 0.2*	2.3 ± 0.3	3.7 ± 0.4	120
Аспарагин	0.1	13.5 ± 3.1	33.7	1.5 ± 0.1	2.8 ± 0.4	3.6 ± 0.5	126
Валин	0.1	11.7 ± 2.9	27.2	2.0 ± 0.2*	2.1 ± 0.4	3.5 ± 0.4	120
Глутамин	0.1	10.8 ± 2.8	23.4	1.7 ± 0.1	1.8 ± 0.2	3.1 ± 0.3	120
Фенилаланин	0.1	9.2 ± 2.6	15.7	1.8 ± 0.1	2.9 ± 0.5	4.1 ± 0.5*	120
Аргинин	0.1	8.3 ± 2.5	10.7	1.5 ± 0.1	1.8 ± 0.3	2.9 ± 0.4	120
Лизин	0.1	6.7 ± 2.3	0	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.2	3.0 ± 0.3	120
Глицин	0.1	6.7 ± 2.3	0	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.2	2.4 ± 0.3	120
Метионин	0.1	5.6 ± 2.0	−8.9	1.3 ± 0.1	1.7 ± 0.3	2.1 ± 0.3	126
Гистидин	0.1	5.0 ± 2.0	−14.5	1.6 ± 0.1	1.8 ± 0.2	2.6 ± 0.3	120
Лейцин	0.01	25.8 ± 4.0***	58.8	1.4 ± 0.1	4.0 ± 0.6**	5.5 ± 0.7***	120
Аспарагиновая кислота	0.01	17.5 ± 3.5***	44.6	1.5 ± 0.1	3.9 ± 0.6**	5.1 ± 0.7**	120
Глутаминовая кислота	0.01	16.7 ± 3.4***	42.7	1.4 ± 0.1	3.3 ± 0.5*	4.3 ± 0.6*	120
Триптофан	0.01	14.2 ± 3.2	35.9	1.6 ± 0.1	2.6 ± 0.4	3.7 ± 0.5	120
Изолейцин	0.01	10.8 ± 0.0	23.4	1.6 ± 0.1	2.4 ± 0.4	3.4 ± 0.5	120
Тирозин	0.001	15.0 ± 3.2***	38.2	1.7 ± 0.1	2.8 ± 0.4	3.8 ± 0.4	120
Экстракт Chironomidae	75.0	51.3 ± 4.1*	76.9	1.5 ± 0.1	8.4 ± 0.6***	9.5 ± 0.6***	150
Контроль		6.7 ± 2.3		1.6 ± 0.1	2.0 ± 0.2	2.8 ± 0.3	120

Таблица 5. Вкусовые ответы ($M \pm m$) обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с тестируемыми веществами (число опытов с каждым типом гранул – 140)

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с	
					послепервого схватывания	в течение всего опыта
	Классические вкусовые вещества					
Сахароза	0.29 (10)	40.7 ± 4.2	5.6	1.7 ± 0.1*	4.0 ± 0.3	5.2 ± 0.3
Хлористый натрий	1.73 (10)	32.1 ± 4.0	−6.3	1.9 ± 0.2	3.6 ± 0.4	4.9 ± 0.4
Хлористый кальций	0.9 (10)	31.4 ± 3.9	−7.4	1.9 ± 0.1	2.6 ± 0.3**	4.2 ± 0.3**
Лимонная кислота	0.26 (5)	2.1 ± 1.2***	−89.1	2.1 ± 0.1	0.6 ± 0.0***	1.4 ± 0.2***
Экстракт Chironomidae	75.00	93.6 ± 2.1***	44.0	1.3 ± 0.1***	5.9 ± 0.2***	6.8 ± 0.2**
Контроль		36.4 ± 4.1		2.3 ± 0.2	3.9 ± 0.3	5.6 ± 0.3
	Аминокислоты					
Аланин	0.1	97.9 ± 1.2***	11.9	1.3 ± 0.0	6.9 ± 0.4	8.8 ± 0.2*
Лизин	0.1	87.9 ± 2.3*	6.6	1.3 ± 0.1	7.1 ± 0.4	9.0 ± 0.3*
Метионин	0.1	87.1 ± 2.8*	6.1	1.3 ± 0.0	6.1 ± 0.3	7.7 ± 0.2
Аргинин	0.1	85.0 ± 3.0	4.9	1.4 ± 0.1	6.2 ± 0.4	8.6 ± 0.3
Аспарагин	0.1	77.1 ± 3.6	0	1.5 ± 0.1	6.2 ± 0.4	8.0 ± 0.3
Серин	0.1	77.1 ± 3.6	0	1.4 ± 0.1	5.7 ± 0.3	7.3 ± 0.2
Норвалин	0.1	73.6 ± 3.7	−2.3	1.4 ± 0.1	5.3 ± 0.3*	6.9 ± 0.2**
Глицин	0.1	68.6 ± 3.9	−5.8	1.6 ± 0.1	5.4 ± 0.3	7.4 ± 0.3
Треонин	0.1	62.9 ± 4.1**	−10.1	1.5 ± 0.1	4.2 ± 0.3***	6.2 ± 0.3***
Пролин	0.1	52.9 ± 4.2***	−18.6	1.7 ± 0.1**	5.0 ± 0.3**	6.8 ± 0.3**
Глутамин	0.1	52.9 ± 4.2***	−18.6	1.5 ± 0.1	5.7 ± 0.4	7.3 ± 0.4
Фенилаланин	0.1	45.0 ± 4.2***	−26.3	1.7 ± 0.1**	5.0 ± 0.4*	6.9 ± 0.4*
Валин	0.1	42.1 ± 4.2***	−29.4	1.6 ± 0.1*	4.6 ± 0.3***	6.0 ± 0.3***
Цистеин	0.1	23.6 ± 3.6***	−53.1	2.7 ± 0.2***	3.0 ± 0.4***	5.2 ± 0.5***
Гистидин	0.1	20.0 ± 3.4***	−58.8	1.8 ± 0.1***	3.3 ± 0.3***	4.6 ± 0.3***
Триптофан	0.01	81.4 ± 3.3	2.7	1.4 ± 0.1	6.6 ± 0.4	8.3 ± 0.3
Глутаминовая кислота	0.01	78.6 ± 3.5	1.0	1.6 ± 0.1*	5.3 ± 0.4*	7.7 ± 0.3
Изолейцин	0.01	74.3 ± 3.7	−1.9	1.4 ± 0.1	5.9 ± 0.3	7.1 ± 0.3*
Лейцин	0.01	66.4 ± 4.0*	−7.5	1.4 ± 0.1	5.1 ± 0.3*	6.7 ± 0.3**
Аспарагиновая кислота	0.01	57.9 ± 4.2***	−14.2	1.7 ± 0.1**	4.5 ± 0.3***	6.1 ± 0.3***
Тирозин	0.001	89.3 ± 2.6**	7.3	1.3 ± 0.0	6.7 ± 0.3	8.3 ± 0.3
Контроль		77.1 ± 3.6		1.4 ± 0.1	6.2 ± 0.4	8.0 ± 0.3

хлорид кальция и лимонная кислота достоверно снижали потребление и длительность удержания гранул (табл. 4).

Аминокислоты. Десять аминокислот обладали привлекательным вкусом, из них эффект аланина был наиболее сильным и сходен с эффектом экстракта Chironomidae. Остальные 11 аминокислот влияния на потребление гранул не оказывали. Многие из эффективных аминокислот вызывали также увеличение длительности удержания гранул (табл. 4), что объясняет тесную корреляцию между этими параметрами ответа (рис. 2в).

Горчак

Классические вкусовые вещества. Среди веществ этой группы эффективным раздражителем была только лимонная кислота, вызывавшая резкое снижение потребления гранул – в 17 раз, а также приводившая к сокращению в несколько раз длительности удержания гранул. Гранулы всех типов рыбы схватывали в опыте реже, чем контрольные, но значимым это различие было только для сахарозы (табл. 5).

Аминокислоты. Четыре аминокислоты – аланин, лизин, метионин и тирозин – повышали потребление гранул, причём действие аланина было

Таблица 6. Вкусовые ответы ($M \pm m$) обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с органическими кислотами

Раздражитель	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Холат натрия	$57.7 \pm 5.2^{***}$	15.5	$1.7 \pm 0.2^{***}$	$8.7 \pm 0.7^{**}$	9.9 ± 0.7	90
Муравьиная кислота	45.7 ± 8.5	4.0	$2.1 \pm 0.5^*$	5.8 ± 1.0	8.3 ± 1.3	35
Уксусная кислота	44.1 ± 8.6	2.2	$1.7 \pm 0.2^{**}$	6.7 ± 1.6	7.6 ± 1.6	34
Масляная кислота	42.4 ± 8.7	0.2	$2.1 \pm 0.3^*$	7.9 ± 1.5	10.9 ± 1.9	33
Валериановая кислота	31.3 ± 8.3	-14.8	2.8 ± 0.3	4.3 ± 1.0	9.2 ± 1.6	32
Пропионовая кислота	28.6 ± 7.7	-19.2	$1.7 \pm 0.2^{**}$	5.3 ± 1.0	$5.8 \pm 1.0^*$	35
Гликолевая кислота	$18.7 \pm 7.0^*$	-38.6	2.7 ± 0.3	$3.9 \pm 1.4^*$	$5.7 \pm 1.4^*$	32
Капроновая кислота	$14.3 \pm 6.7^{**}$	-49.4	2.7 ± 0.3	$2.8 \pm 0.8^{**}$	$4.7 \pm 0.9^*$	28
Адипиновая кислота	$11.1 \pm 5.3^{***}$	-58.4	2.4 ± 0.3	$3.0 \pm 1.0^{**}$	$3.8 \pm 1.0^{**}$	36
Аскорбиновая кислота	$11.1 \pm 4.7^{***}$	-58.4	$2.0 \pm 0.2^{**}$	$2.1 \pm 0.8^{***}$	$2.8 \pm 0.9^{***}$	45
Янтарная кислота	$6.4 \pm 4.5^{***}$	-73.7	$2.0 \pm 0.2^*$	$1.8 \pm 0.6^{***}$	$2.2 \pm 0.6^{***}$	31
Фумаровая кислота	$6.3 \pm 4.3^{***}$	-74.0	2.6 ± 0.3	$2.3 \pm 0.8^{***}$	$3.0 \pm 0.8^{***}$	32
Лимонная кислота	$6.1 \pm 4.2^{***}$	-74.7	2.7 ± 0.4	$1.8 \pm 0.7^{***}$	$2.7 \pm 0.7^{***}$	33
Винная кислота	$5.4 \pm 3.7^{***}$	-77.3	2.4 ± 0.3	$1.3 \pm 0.6^{***}$	$2.8 \pm 0.9^{***}$	37
Малеиновая кислота	$3.4 \pm 3.4^{***}$	-85.1	2.5 ± 0.5	$1.3 \pm 1.0^{***}$	$2.4 \pm 1.0^{***}$	29
Яблочная кислота	$3.0 \pm 3.0^{***}$	-86.7	$1.7 \pm 0.2^{**}$	$1.8 \pm 0.7^{***}$	$2.1 \pm 0.8^{***}$	33
Малоновая кислота	$2.7 \pm 2.7^{***}$	-88.0	$2.2 \pm 0.3^*$	$0.8 \pm 0.4^{***}$	$2.0 \pm 0.7^{***}$	37
α -Кетоглутаровая кислота	0***	-100.0	$2.0 \pm 0.2^{**}$	$0.7 \pm 0.1^{***}$	$1.3 \pm 0.2^{***}$	54
Щавелевая кислота	0***	-100.0	2.5 ± 0.3	$0.8 \pm 0.4^{***}$	$1.5 \pm 0.5^{***}$	35
Экстракт Chironomidae*	$92.2 \pm 2.8^{***}$	37.2	$1.3 \pm 0.1^{***}$	$12.1 \pm 0.7^{***}$	$13.4 \pm 0.8^{***}$	90
Контроль	42.2 ± 5.2		3.2 ± 0.3	6.1 ± 0.6	8.4 ± 0.6	90

Примечание. *Концентрация М – 75.0%, всех остальных веществ – 0.1%.

Таблица 7. Вкусовые ответы ($M \pm m$) обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с различной концентрацией L-цистеина

Концентрация L-цистеина, М	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
0.1	$19.1 \pm 5.8^{**}$	-43.2	2.5 ± 0.3	$2.2 \pm 0.6^{***}$	$5.9 \pm 1.0^*$	47
0.05	31.3 ± 6.8	-21.2	1.6 ± 0.2	6.7 ± 1.2	7.5 ± 1.2	48
0.025	46.7 ± 7.5	-1.5	1.5 ± 0.1	6.8 ± 1.2	9.0 ± 1.4	45
0.01	34.0 ± 6.8	-17.2	1.9 ± 0.2	$4.6 \pm 1.0^*$	$6.4 \pm 1.0^*$	50
0.001	61.7 ± 7.2	12.4	1.3 ± 0.1	10.3 ± 1.1	10.9 ± 1.1	47
Контроль	48.1 ± 7.0		1.8 ± 0.2	8.0 ± 1.2	9.7 ± 1.2	52

наиболее высоким и приводило к потреблению почти всех предлагавшихся гранул – 97.9%. Наиболее многочисленными были снижавшие потребление аминокислоты (девять), из них цисте-

ин и гистидин имели наиболее сильное авersive действие. Они уменьшали потребление гранул соответственно в 3.3 и 3.9 раза относительно контроля. Многие из эффективных аминокислот из-

Таблица 8. Вкусовые ответы ($M \pm m$) ельца *Leuciscus leuciscus* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов	
					после первого схватывания	в течение всего опыта		
Сахароза Хлористый натрий Лимонная кислота Хлористый кальций Экстракт Chironomidae Контроль	0.29 (10)	63.8 ± 7.1**	28.6	1.1 ± 0.1	4.8 ± 0.3***	5.1 ± 0.3***	47	
	1.73 (10)	58.3 ± 7.2*	24.4	1.1 ± 0.1	4.6 ± 0.5**	5.2 ± 0.5**	48	
	0.26 (5)	50.0 ± 7.5	17.1	1.7 ± 0.2*	4.5 ± 0.5*	6.5 ± 0.7***	46	
	0.90 (10)	42.6 ± 7.3	9.2	1.3 ± 0.1	4.4 ± 0.6*	5.2 ± 0.5**	47	
	75.00	98.0 ± 2.0***	46.9	1.0 ± 0.0	6.5 ± 0.2***	6.7 ± 0.2***	49	
		35.4 ± 7.0		1.1 ± 0.1	3.0 ± 0.4	3.3 ± 0.4	48	
	Классические вкусовые вещества							
	Аминокислоты							
	Валин	0.1	56.0 ± 10.1***	73.1	1.4 ± 0.2	5.0 ± 0.7***	6.0 ± 0.8***	25
	Норвалин	0.1	41.7 ± 10.3**	65.5	1.1 ± 0.1	4.6 ± 0.7**	5.0 ± 0.7**	24
Аланин	0.1	40.0 ± 10.0*	64.3	1.2 ± 0.1	4.2 ± 0.8**	4.6 ± 0.7**	25	
Серин	0.1	37.5 ± 10.1*	62.3	1.2 ± 0.1	4.8 ± 0.8**	5.0 ± 0.8**	24	
Глицин	0.1	33.3 ± 9.8*	58.6	1.1 ± 0.1	3.3 ± 0.5*	3.8 ± 0.6*	24	
Пролин	0.1	32.0 ± 9.5*	57.2	1.5 ± 0.2	3.0 ± 0.7	4.1 ± 0.7*	25	
Цистеин	0.1	32.0 ± 9.5*	57.2	1.4 ± 0.2	3.8 ± 0.8*	5.2 ± 1.0*	25	
Треонин	0.1	26.1 ± 9.4	50.0	1.2 ± 0.1	3.4 ± 0.8	4.0 ± 0.9	23	
Глутамин	0.1	25.0 ± 9.0	48.4	1.4 ± 0.2	2.7 ± 0.5	3.3 ± 0.6	24	
Фенилаланин	0.1	20.8 ± 8.5	41.0	1.3 ± 0.1	3.7 ± 0.6*	4.0 ± 0.6*	24	
Аргинин	0.1	20.0 ± 8.2	39.4	1.1 ± 0.1	2.6 ± 0.5	2.8 ± 0.5	25	
Аспарагин	0.1	16.7 ± 7.8	31.5	1.4 ± 0.2*	2.7 ± 0.5	3.6 ± 0.5*	24	
Метионин	0.1	16.7 ± 7.8	31.5	1.1 ± 0.1	2.9 ± 0.6	3.1 ± 0.6	24	
Лизин	0.1	8.3 ± 5.8	-2.4	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.3	2.6 ± 0.5	24	
Гистидин	0.1	4.3 ± 4.3	-33.8	1.3 ± 0.1	2.0 ± 0.3	2.5 ± 0.3	23	
Глутаминовая кислота	0.01	34.6 ± 9.5*	59.8	1.1 ± 0.1	3.2 ± 0.6	3.4 ± 0.5	26	
Изолейцин	0.01	22.7 ± 9.1	44.6	1.2 ± 0.1	2.9 ± 0.6	3.2 ± 0.6	22	
Триптофан	0.01	20.0 ± 8.2	39.4	1.6 ± 0.2	3.3 ± 0.6	4.2 ± 0.7*	25	
Аспарагиновая кислота	0.01	9.1 ± 6.3	2.2	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.3	2.9 ± 0.7	22	
Лейцин	0.01	8.3 ± 5.8	-2.4	1.3 ± 0.1	2.3 ± 0.5	2.7 ± 0.5	24	
Тирозин	0.001	4.2 ± 4.2	-34.9	1.2 ± 0.1	2.0 ± 0.2	2.3 ± 0.3	24	
Контроль		8.7 ± 6.0		1.2 ± 0.1	1.9 ± 0.3	2.2 ± 0.4	23	

Таблица 9. Вкусовые ответы ($M \pm m$) голавля *Leuciscus cephalus* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов	
					после первого схватывания	в течение всего опыта		
Хлористый кальций Хлористый натрий Сахароза Лимонная кислота Экстракт Chironomidae Контроль	0.9 (10)	67.7 ± 8.5***	44.0	1.1 ± 0.1	5.8 ± 0.7**	6.5 ± 0.7***	31	
	1.73 (10)	37.8 ± 8.1	17.9	1.0 ± 0.0	4.1 ± 0.5	4.3 ± 0.5	37	
	0.29 (10)	25.6 ± 7.1	-1.3	1.2 ± 0.1	2.8 ± 0.4	3.1 ± 0.4	39	
	0.26 (5)	21.6 ± 6.9	-9.8	1.1 ± 0.1	2.9 ± 0.5	3.2 ± 0.5	37	
	75.00	87.8 ± 5.2***	53.9	1.0 ± 0.0	6.3 ± 0.3***	6.3 ± 0.3***	41	
		26.3 ± 7.2		1.1 ± 0.1	2.9 ± 0.4	3.1 ± 0.4	38	
	Классические вкусовые вещества							
	Аминокислоты							
	Аланин	0.1	81.3 ± 10.1**	53.0	1.2 ± 0.2*	5.0 ± 0.9**	5.1 ± 0.8*	16
	Пролин	0.1	58.3 ± 14.8	40.0	2.1 ± 0.3	4.1 ± 0.6**	6.5 ± 0.9**	12
	Серин	0.1	55.6 ± 12.1	38.0	1.2 ± 0.1*	4.0 ± 0.6*	4.7 ± 0.9	18
	Треонин	0.1	54.5 ± 15.7	37.1	1.4 ± 0.2	3.5 ± 0.8*	4.0 ± 0.8	11
	Метионин	0.1	53.8 ± 14.4	36.5	1.3 ± 0.1	4.8 ± 1.1**	6.1 ± 1.1**	13
	Цистеин	0.1	50.0 ± 15.1	33.3	1.4 ± 0.2	3.6 ± 0.8*	5.2 ± 1.2	12
	Валин	0.1	47.4 ± 12.0	30.9	1.5 ± 0.2	3.8 ± 0.5**	5.5 ± 0.8*	19
	Норвалин	0.1	46.2 ± 14.4	29.8	1.2 ± 0.1*	4.3 ± 0.7**	4.4 ± 0.6	13
Глутамин Аргинин Глицин Лизин Аспарагин Гистидин Триптофан Аспарагиновая кислота Глутаминовая кислота Лейцин Изолейцин Тирозин Фенилаланин Контроль	0.1	38.5 ± 14.0	21.2	1.5 ± 0.3	2.6 ± 0.6	3.6 ± 0.6	13	
	0.1	25.0 ± 13.1	0	1.5 ± 0.3	4.9 ± 0.9**	6.3 ± 1.1**	12	
	0.1	25.0 ± 13.1	0	2.1 ± 0.3	3.0 ± 0.6	4.2 ± 0.8	12	
	0.1	25.0 ± 13.1	0	1.3 ± 0.1	2.6 ± 0.6	3.3 ± 0.7	12	
	0.1	18.8 ± 10.1	-14.2	1.4 ± 0.3	4.6 ± 1.1*	5.4 ± 1.3	16	
	0.1	15.4 ± 10.4	-23.8	1.8 ± 0.3	2.5 ± 0.7	3.7 ± 0.9	13	
	0.01	30.8 ± 13.3	9.9	1.6 ± 0.2	2.9 ± 0.8	3.9 ± 0.8	13	
	0.01	23.1 ± 12.2	-4.0	2.2 ± 0.6	4.7 ± 1.6	6.4 ± 1.5*	13	
	0.01	23.1 ± 12.2	-4.0	1.4 ± 0.2	3.0 ± 0.9	3.6 ± 0.9	13	
	0.01	9.1 ± 9.1	-46.6	1.4 ± 0.2	2.0 ± 0.3	2.5 ± 0.6	11	
	0.01	8.3 ± 8.3	-50.1	1.3 ± 0.2	1.9 ± 0.3	2.5 ± 0.9	12	
	0.001	7.7 ± 7.7	-52.9	1.5 ± 0.2	2.0 ± 0.4	2.9 ± 0.8	13	
	0.1	0	-100	2.5 ± 0.5	1.5 ± 0.2	3.1 ± 0.7	11	
		25.0 ± 13.1		2.0 ± 0.4	1.7 ± 0.4	2.7 ± 0.6	12	

Таблица 10. Вкусовые ответы ($M \pm m$) уклей *Alburnus alburnus* и суматранского барбуса *Puntigrus tetrazona* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
	Уклея						
Сахароза	0.29 (10)	63.6 ± 0.2	−11.6	1.1 ± 0.1	9.5 ± 2.4	9.8 ± 2.3	11
Хлористый кальций	0.9 (10)	60.0 ± 13.1	−14.3	2.1 ± 0.4	5.5 ± 1.5	8.4 ± 1.5	15
Хлористый натрий	1.73 (10)	33.3 ± 11.4*	−41.2	2.2 ± 0.5	4.5 ± 1.0*	6.4 ± 1.1	18
Лимонная кислота	0.26 (5)	7.1 ± 1.7***	−83.7	2.8 ± 0.6	2.2 ± 0.9***	3.6 ± 0.9**	14
Экстракт Chironomidae	75.00	96.3 ± 3.7	9.2	1.0 ± 0.0	10.7 ± 0.8	11.4 ± 0.8	27
Контроль	0.29 (10)	63.6 ± 0.2	−11.6	1.1 ± 0.1	9.5 ± 2.4	9.8 ± 2.3	11
	Суматранский барбус						
Хлористый кальций	0.9 (10)	71.4 ± 5.7	15.7	1.5 ± 0.1	8.3 ± 0.8	9.9 ± 0.8	63
Хлористый натрий	1.73 (10)	64.9 ± 6.3	11.0	1.7 ± 0.2	7.3 ± 0.9	9.8 ± 0.8	57
Сахароза	0.29 (10)	63.5 ± 6.1	10.3	1.9 ± 0.2	6.6 ± 0.8	8.5 ± 0.8	63
Лимонная кислота	0.26 (5)	35.8 ± 6.6	−18.5	2.4 ± 0.2	4.9 ± 0.9	9.9 ± 1.4	53
Экстракт Chironomidae	175.0	97.8 ± 2.1***	30.6	1.1 ± 0.1***	6.5 ± 0.3	6.7 ± 0.3	46
Контроль		52.0 ± 10.2		1.7 ± 0.2	5.5 ± 1.1	8.1 ± 1.3	25

меняли число схватываний гранул и длительность их удержания (табл. 5). Все параметры ответа на гранулы между собой тесно взаимосвязаны (рис. 2г).

Органические кислоты и их производные. Большинство карбоновых кислот — 12 из 17, включая лимонную кислоту, — снижали потребление гранул (табл. 6). Такой же эффект вызывала аскорбиновая кислота, которая к карбоновым кислотам не относится. Остальные пять карбоновых кислот (муравьиная, уксусная, масляная, валериановая и пропионовая) были индифферентными вкусовыми веществами. Привлекательным вкусом обладал лишь хлорид натрия — натриевая соль холиевой кислоты. Все кислоты, но в разной мере снижали число схватываний и длительность удержания гранул. Длительность удержания гранул хорошо коррелировала с потреблением гранул (рис. 3).

Пороговая концентрация. Эксперименты по определению уровня вкусовой чувствительности выполнены на примере цистеина, вызывавшего в предыдущей серии аверсивные ответы при концентрации 0.1 М (табл. 5). Эффект подтвердился и в этой серии. Но при снижении концентрации

цистеина в два и более раз достоверного повышения потребления гранул не происходило. Сходным образом от концентрации цистеина зависела продолжительность удержания гранул. Значимых изменений числа схватываний гранулы не выявлено при использовании всех концентраций цистеина (табл. 7).

Елец

Классические вкусовые вещества. Наиболее привлекательными для ельца были гранулы с сахарозой и с хлоридом натрия, рыбы их потребляли соответственно в 1.8 и 1.6 раза лучше, чем контрольные. Присутствие в гранулах лимонной кислоты и хлорида кальция влияния на потребление не оказывало. Все вещества вызывали у рыб увеличение продолжительности удержания гранулы в ротовой полости (табл. 8).

Аминокислоты. Повышение потребления гранул вызывали восемь аминокислот, из которых у валина стимулирующее действие было наиболее высоким. Многие из этих аминокислот вызывали

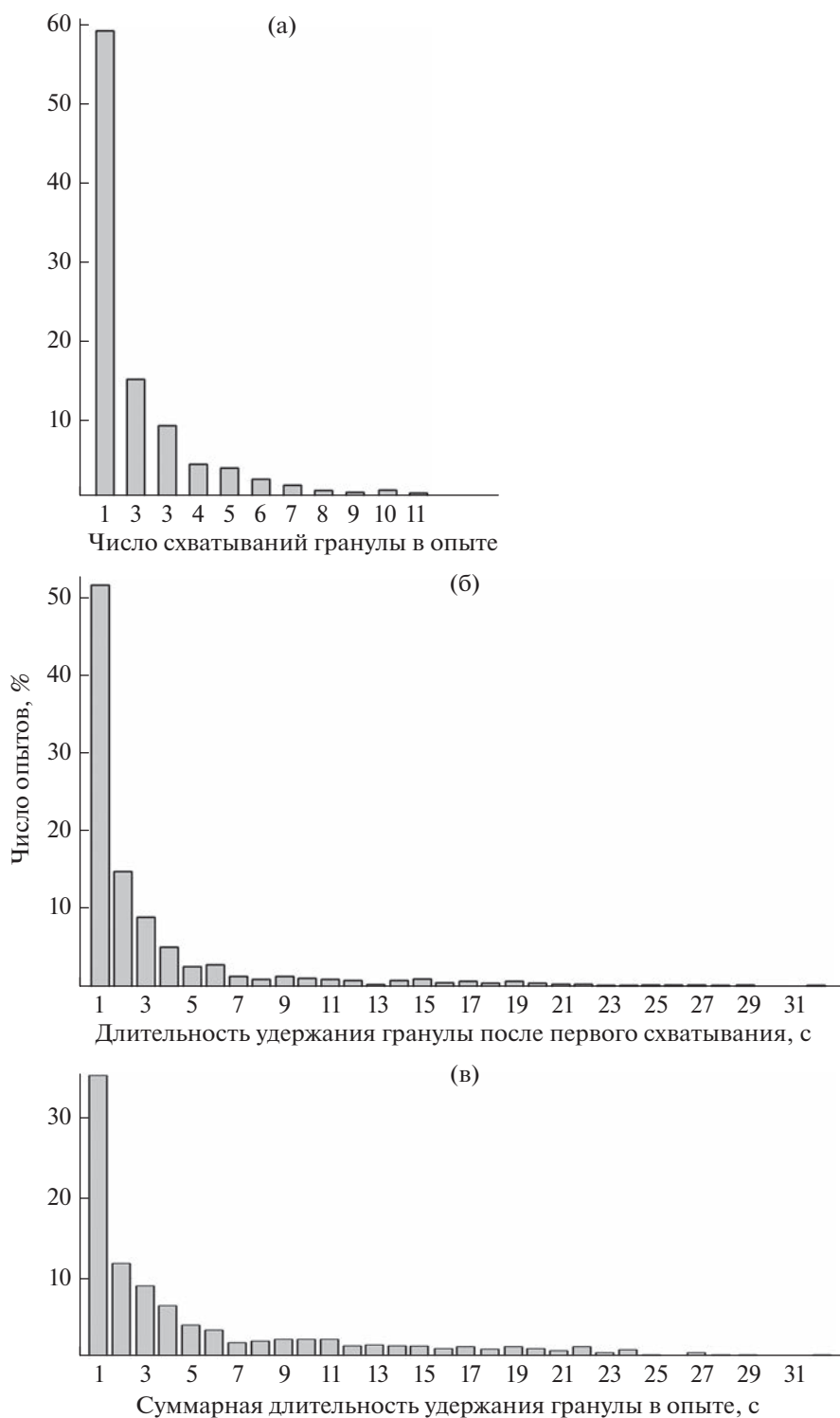


Рис. 1. Распределение опытов, выполненных на леще *Abramis brama*, по параметрам ответа на гранулы с *L*-аминокислотами ($n = 1605$): а — число схватываний гранулы, б — длительность удержания гранулы после первого схватывания, в — суммарная длительность удержания гранулы. Показаны выборки с числом опытов ≥ 3 .

также и более длительное удержание гранул по сравнению с контролем. Остальные 13 аминокислот к значимым изменениям потребления гранул

не приводили. Все аминокислоты, за исключением аспарагина, не влияли на число схватываний гранулы (табл. 8).

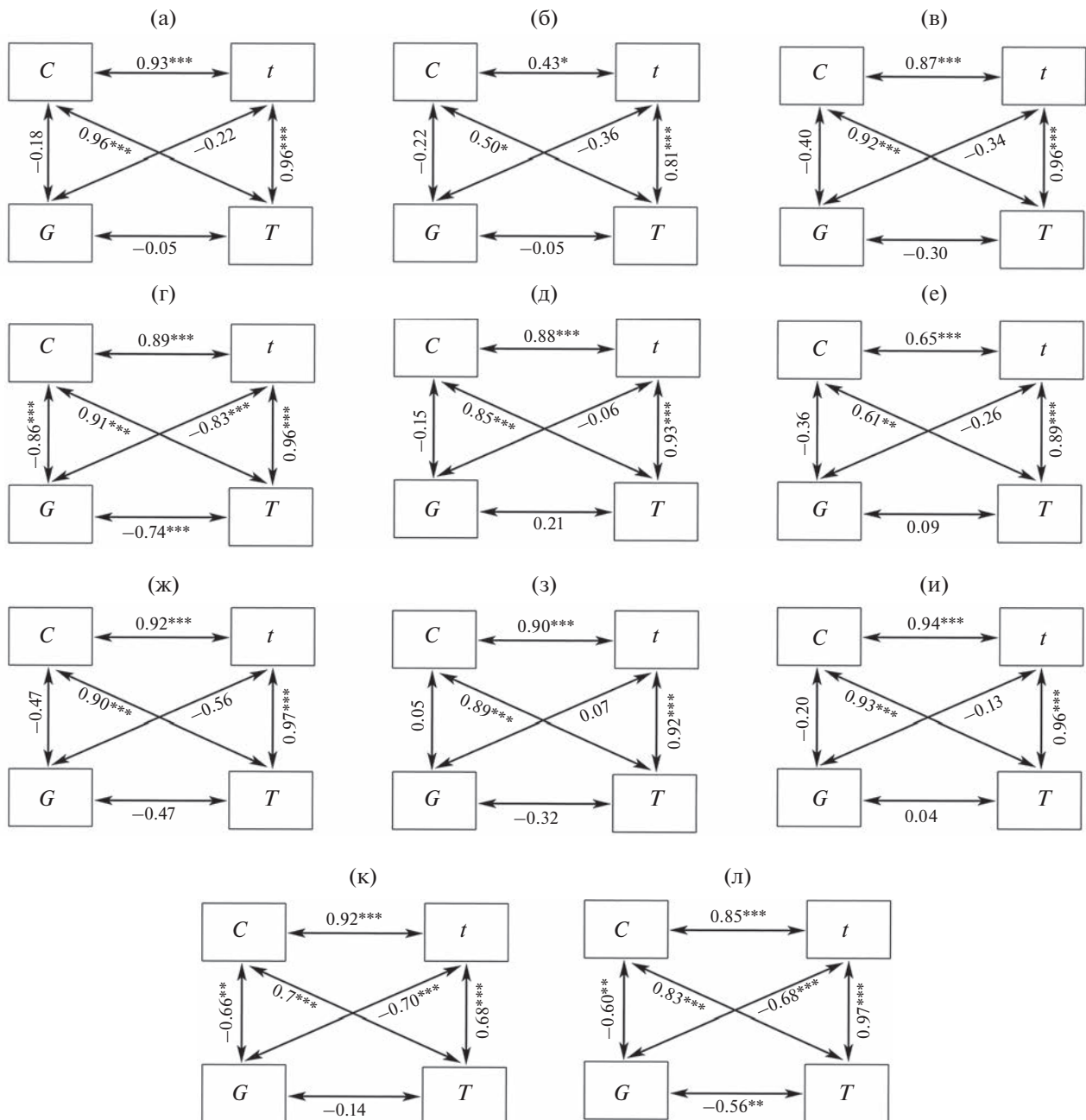


Рис. 2. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами ответа карповых рыб на гранулы с *L*-аминокислотами: а – лещ *Abramis brama*, б – золотой карась *Carassius carassius*, в – верховка *Leucaspis delineatus*, г – обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus amarus*, д – елец *Leuciscus leuciscus*, е – голавль *Leuciscus cephalus*, ж – обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (по: Касумян, Марусов, 2003), з – карп *Cyprinus carpio* (по: Касумян, Морси, 1996), и – линь *Tinca tinca* (по: Касумян, Прокопова, 2001), к – плотва *Rutilus rutilus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), л – золотая рыбка *Carassius auratus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002); *C* – потребление гранул, *G* – число схватываний гранулы в опыте, *t* – длительность удержания гранулы после первого схватывания, *T* – суммарная длительность удержания гранулы в опыте; коэффициент корреляции значим при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Голавль

Классические вкусовые вещества. Присутствие в гранулах хлорида кальция повышало потребление (в 2.6 раза) и длительность удержания гранул в ротовой полости (в 2.0 и 2.1 раза соответственно после первого схватывания и суммарно в течение

опыта) по сравнению с контролем. Остальные вещества какого-либо влияния на ответы рыб на гранулы не оказывали (табл. 9).

Аминокислоты. Среди аминокислот лишь аланин вызывал значительное повышение потребления гранул (в 3.3 раза), все остальные какого-ли-

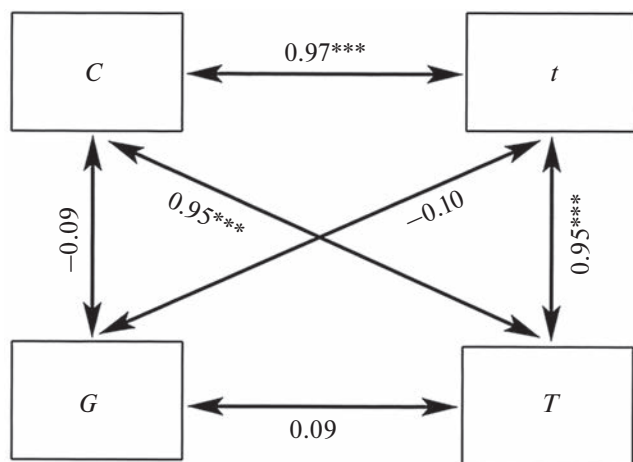


Рис. 3. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами ответа обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с органическими кислотами. Обозначения см. на рис. 2.

бо влияния на потребление не оказывали. Некоторые из аминокислот (аланин, норвалин и серин) вызывали снижение числа схватываний гранулы, многие аминокислоты приводили к увеличению длительности удержания гранулы рыбами (табл. 9).

Уклея

Классические вкусовые вещества. У уклеи сильное снижение потребления гранул вызывала лимонная кислота (в 11.3 раза) и хлорид натрия (в 2.4 раза), сахароза и хлорид кальция влияния не оказывали. Лимонная кислота также сокращала длительность удержания гранулы — в 3–4 раза. Из-за высокого уровня потребления контрольных гранул не выявлен стимулирующий эффект экстракта Chironomidae, несмотря на почти 100%-ное потребление этих гранул (табл. 10).

Суматранский барбус

Классические вкусовые вещества. Рыбы, рассаживаемые по одиночным аквариумам, испытывали сильный стресс. Глубокое замирание в углах аквариума чередовалось неожиданными проявлениями бурного двигательного беспокойства. Рыбы отказывались не только схватывать агар-агаровые гранулы, но и питаться живыми личинками Chironomidae. Такое поведение сразу же прекращалось после подсаживания в аквариум второй особи — исчезали пугливость и затаивание, восстанавливалось плавание по всему аквариуму и схватывание гранул и корма. В некоторых случаях наблюдали агрессивное поведение и доминирование одной особи над другой, проявлявшееся в том числе в схватывании предлагавшихся гранул только доминантом.

Использование гранул с классическими вкусовыми веществами показало, что все вещества этой группы не оказывали влияния ни на потребление гранул, ни на другие параметры ответа. Рыбы охотно потребляли лишь гранулы с экстрактом Chironomidae — почти в два раза лучше, чем контрольные (табл. 10).

ОБСУЖДЕНИЕ

Карповые рыбы опережают всех остальных по числу видов, для которых известны вкусовые предпочтения. Включая настоящее исследование, вкусовая привлекательность классических вкусовых веществ определена для 15 видов карповых рыб, аминокислот — для 12 видов. Это позволяет проводить сравнительный анализ имеющихся результатов, хотя большое число видов в этом семействе — 3006 (Nelson et al., 2016), дискуссионная систематика и необычайно высокое биологическое разнообразие его представителей ограничивают такие возможности.

Обобщение полученных данных показывает, что использованные для тестирования вещества обладают разными вкусовыми свойствами для карповых рыб (табл. 11). Некоторые из веществ имеют отталкивающий вкус, и их присутствие в гранулах приводит к отказу от потребления после схватывания и удержания гранулы во рту. Чаще других такой эффект вызывают лимонная кислота и фенилаланин, реже — аргинин, гистидин, метионин, пролин, треонин, хлориды натрия и кальция. Некоторые из этих веществ (лимонная кислота, пролин, хлористый кальций) попадают также в число тех, которые чаще, чем многие другие, своим присутствием обеспечивают обратный эффект — повышают потребление гранул. Но наиболее характерно такое действие для аланина, обладающего привлекательным вкусом для наибольшего числа исследованных видов — девяти из 12. Такие вкусовые свойства аланин имеет и для рыб других семейств и отрядов (Касумян, Сидоров, 1992; Shamushaki et al., 2011; Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015, 2021; Виноградская et al., 2017), что позволяет считать его вкусовым стимулятором рыб с широкой универсальностью действия.

Привлекательным вкусом для карповых рыб часто обладают также глутамин, глицин, валин, серин и цистеин. Редко в число привлекательных веществ попадают изолейцин, триптофан, норвалин, лейцин, аспарагин, метионин и лизин. Фенилаланин и гистидин не обладают вкусовой привлекательностью ни для одного из 12 видов карповых рыб, но для рыб других семейств эти аминокислоты могут быть привлекательными (Касумян, Сидоров, 1992; Shamushaki et al., 2011; Kasumyan, 2014; Михайлова, Касумян, 2021). Большое число испытанных веществ безразличны по вкусу

для многих карповых рыб и не оказывают влияние на потребление гранул — сахара, хлористый натрий и хлористый кальций, аспарагин, гистидин, норвалин, изолейцин, триптофан, лейцин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты, глицин, метионин, тирозин, фенилаланин и другие. Наиболее редко в число индифферентных веществ попадает аланин, а также цистеин, валин, серин, треонин и лимонная кислота (табл. 11).

Отношение рыб ко вкусу лимонной кислоты представляет особый интерес в связи с проблемой происхождения и эволюции рецепции веществ, вызывающих кислый вкус у человека (Frank et al., 2022). Считается, что способность воспринимать такие вещества (органические и неорганические кислоты) возникла в процессе эволюции первой и крайне редко терялась, а вкусовые рецепторы, обеспечивающие восприятие кислот, находят не только у позвоночных, но и у беспозвоночных животных (Tu et al., 2018). Для большинства исследованных позвоночных животных лимонная и другие кислоты обладают аверсивным вкусом, хотя имеются примеры и обратного отношения к их вкусу. Характер ответа связывают с особенностями питания животных (Frank et al., 2022). Среди карповых рыб доля видов, проявляющих аверсивные ответы на гранулы с лимонной кислотой, самая большая, что соответствует общей для всех позвоночных животных ситуации. Однако доля видов, для которых вкус лимонной кислоты привлекателен, также значительна (табл. 11). Трудно понять, каким образом расхождение на эти группы связано с питанием исследованных рыб. Необходимо принимать во внимание и то, что не только сила, но и знак вкусового ответа зависят от концентрации кислоты (Breslin et al., 1993).

Вкусовые ответы карповых рыб на использованные вещества крайне разнообразны. Не представляет труда найти многочисленные примеры веществ, вызывающих сходные ответы у одних видов и ответы, противоположные по знаку, — у других. Например, цистеин входит в число наиболее привлекательных аминокислот для леща, верховки, линя, карпа, но имеет сильный отталкивающий вкус для горчача и золотого карася и индифферентный — для голяка, ельца, голавля и плотвы. Лимонная кислота стимулирует потребление гранул у линя, леща, карпа, белого амура, кутума; вызывает отказ от потребления у верховки, горчача, уклей, золотого карася и золотой рыбки и имеет безразличный вкус для голяка, голавля, ельца, суматранского барбуса. Карп и линь проявляют сходное отношение ко вкусу лимонной кислоты, хлористого кальция, аланина, аспарагиновой кислоты, глутамин, пролина и цистеина, но отношение этих рыб к вкусу аргинина, валина, метионина и серина разное. Вкус хлористого натрия, аланина, глутамин, треонина, гистидина и аспарагиновой кислоты у плотвы и леща сходный, но вкус лимонной

Таблица 11. Число видов карповых рыб, проявляющих разное отношение к вкусу классических вкусовых веществ и L-аминокислот

Вещество, концентрация (М)	Вкус		
	“+”	“—”	“+/-”
Классические вкусовые вещества			
Сахароза, 0.29	3	1	11
Лимонная кислота, 0.26	5	6	4
Хлористый натрий, 1.73	4	3	8
Хлористый кальций, 0.9	5	3	7
Аминокислоты			
Аланин, 0.1	9	1	2
Аргинин, 0.1	3	3	6
Аспарагин, 0.1	2	1	9
Валин, 0.1	5	2	5
Гистидин, 0.1	0	3	9
Глицин, 0.1	5	0	7
Глутамин, 0.1	5	1	6
Лизин, 0.1	2	1	8
Метионин 0.1,	2	3	7
Норвалин, 0.1	2	1	9
Пролин, 0.1	6	3	3
Серин, 0.1	5	2	5
Треонин, 0.1	4	3	5
Фенилаланин, 0.1	0	5	7
Цистеин, 0.1	5	2	5
Аспарагиновая кислота, 0.01	4	1	7
Глутаминовая кислота, 0.01	3	1	8
Изолейцин, 0.01	1	2	9
Лейцин, 0.01	2	2	8
Триптофан, 0.01	1	2	9
Тирозин, 0.001	4	1	7

Примечание. Общее число видов рыб в опытах с классическими вкусовыми веществами — 15, с аминокислотами — 12 (по: Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001; Касумян, Nikolaeva, 2002; Kasumyan, Døving, 2003; Касумян, Марусов, 2003; Goli et al., 2015; наши данные). Здесь и в табл. 12: “+”, “—”, “+/-” — соответственно привлекательный, отталкивающий и безразличный вкус.

кислоты, изолейцина, аргинина, валина, глицина и других веществ — разный. Почти все аминокислоты имеют отталкивающий вкус для белого амура, но для голавля и золотого карася почти все они индифферентны. Для линя более половины всех аминокислот имеют привлекательный вкус, многие аминокислоты привлекательны по вкусу для верховки, золотой рыбки, плотвы, леща и ельца, но аминокислоты с такими свойствами не выявлены у золотого карася, а для голавля и белого

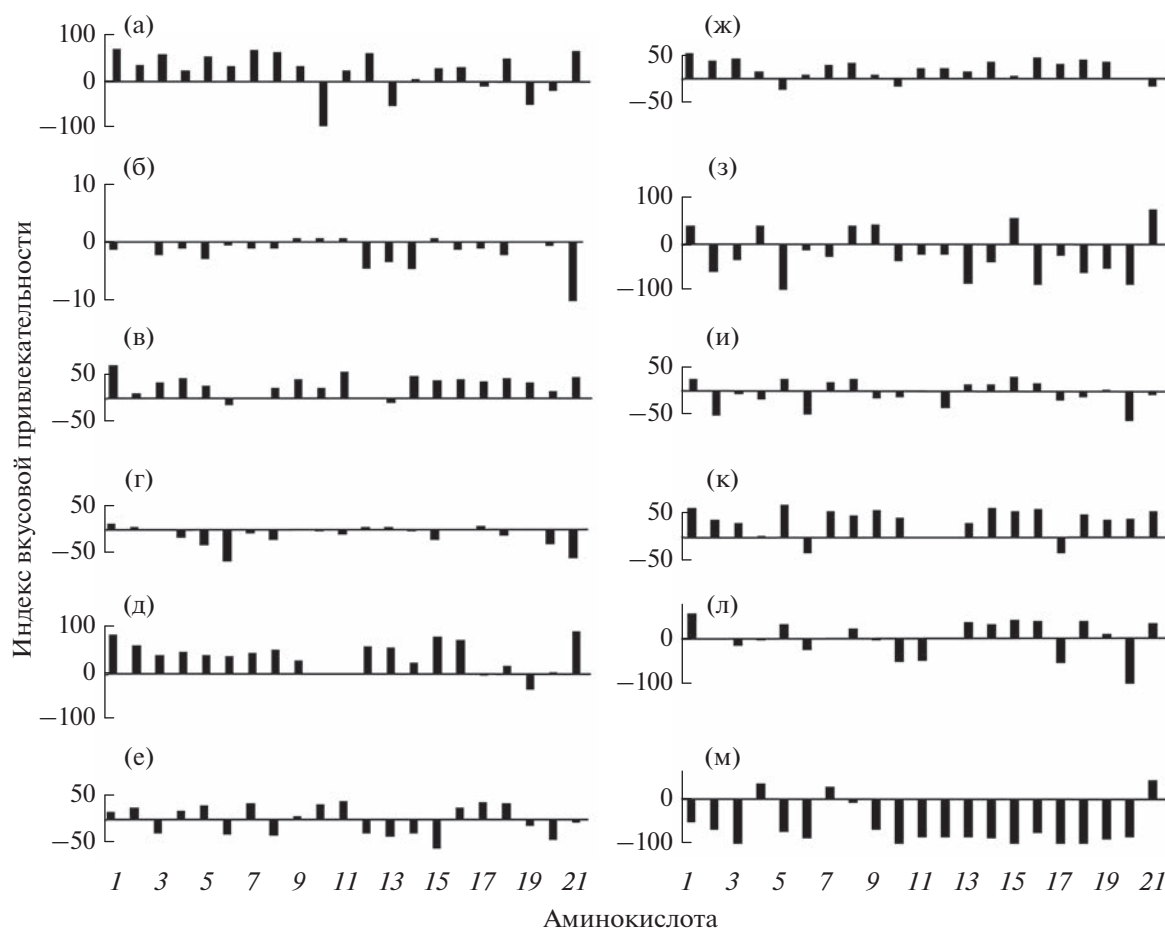


Рис. 4. Индекс вкусовой привлекательности аминокислот для карповых рыб: а — лещ *Abramis brama*, б — золотой карась *Carassius auratus*, в — верховка *Leuciscus deloneatus*, г — обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus*, д — линь *Tinca tinca* (по: Касумян, Прокопова, 2001), е — золотая рыбка *Carassius auratus* (по: Касумян, Nikolaeva, 2002), ж — плотва *Rutilus rutilus* (по: Касумян, Nikolaeva, 2002), з — карп *Cyprinus carpio* (по: Касумян, Морси, 1996), и — обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (по: Касумян, Марусов, 2003), к — елец *Leuciscus leuciscus*, л — голавль *Leuciscus cephalus*, м — белый амур *Stenopharyngodon idella* (по: Касумян, Døving, 2003). Аминокислоты: 1–8 (0.1 М): 1 — аланин, 2 — аргинин, 3 — аспарагин, 4 — аспарагиновая кислота, 5 — валин, 6 — гистидин, 7 — глицин, 8 — глутамин; 9–11 (0.01 М): 9 — глутаминовая кислота, 10 — изолейцин, 11 — лейцин; 12–16 (0.1 М): 12 — лизин, 13 — метионин, 14 — норвалин, 15 — пролин, 16 — серин; 17 — тирозин, 0.001 М; 18–21 (0.1 М): 18 — треонин, 19 — триптофан, 20 — фенилаланин, 21 — цистеин.

амура их число минимально (рис. 4, 5). Почти все классические вкусовые вещества стимулируют потребление гранул у линя и у леща, имеют отталкивающий вкус для золотой рыбки и кутума, но безразличны по вкусу для суматранского барбуса, голяня, голавля и горчача (табл. 12).

Своеобразие отношения карповых рыб к вкусу веществ подтверждают результаты корреляционного анализа потребления этими рыбами гранул с аминокислотами. Из 66 возможных вариантов парного сравнения для 12 видов исследованных карповых рыб в 59 случаях (89%) связь не выявлена. И лишь для семи пар достоверная связь установлена — линь–лещ, линь–голавль, линь–белый амур, голянь–елец, голянь–голавль, лещ–белый амур и елец–голавль (табл. 13). Во всех этих случаях связь положительная, что можно рассматри-

вать как признак того, что сходство вкусовых спектров у близкородственных рыб более вероятно, чем различие.

Филогения

В семействе карповых рыб выделяют 11 подсемейств (Nelson et al., 2016). Наибольшее число видов, для которых определены вкусовые предпочтения, у Leuciscinae — восемь видов (лещ, верховка, плотва, голянь, елец, голавль, укля и кутум, причём у последних двух — только к классическим вкусовым веществам) и Cyprininae — три вида (карп, золотая рыбка и золотой карась). Остальные четыре вида относятся к Acheilognathinae (горчак), Tincinae (лин), Squaliobarbinae (белый амур) и Barbinae (суматранский барбус). В

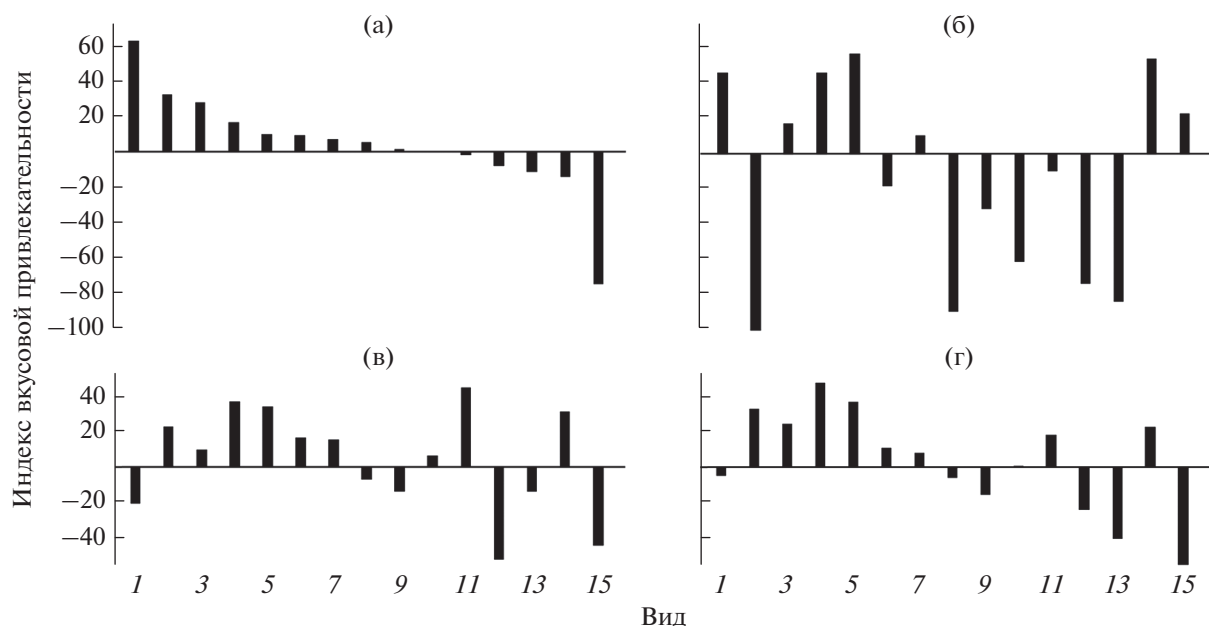


Рис. 5. Индекс вкусовой привлекательности классических вкусовых веществ для карповых рыб: а — сахароза, 0.29 М; б — лимонная кислота, 0.26 М; в — хлористый кальций, 0.9 М; г — хлористый натрий, 1.73 М. Виды рыб: 1 — белый амур *Ctenopharyngodon idella* (по: Kasumyan, Døving, 2003), 2 — плотва *Rutilus rutilus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), 3 — елец *Leuciscus leuciscus*, 4 — лещ *Abramis brama*, 5 — линь *Tinca tinca* (по: Касумян, Прокопова, 2001), 6 — суматранский барбус *Puntigrus tetrazona*, 7 — обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (по: Касумян, Марусов, 2003), 8 — обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus amarus*, 9 — золотая рыбка *Carassius auratus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), 10 — золотой карась *Carassius carassius*, 11 — голавль *Leuciscus cephalus*, 12 — верховка *Leucaspis delineatus*, 13 — укляя *Alburnus alburnus*, 14 — карп *Cyprinus carpio* (по: Касумян, Морси, 1996), 15 — кутум *Rutilus kutum* (по: Goli et al., 2015).

пределах Leuciscinae можно выделить кластеры верховка—плотва—укляя и елец—голавль—голянь. Более обособленное положение занимает лещ, и особенно кутум (рис. 6а, 6б).

В целом такая кластеризация соответствует филогении внутри Leuciscinae, разработанной на основе различных молекулярно-генетических критериев. Согласно этим данным, верховка и укляя близки друг другу, а елец и голавль принадлежат к разным линиям Leuciscinae (Briolay et al., 1998; Perea et al., 2010; Imoto et al., 2013). Интересно, что, согласно молекулярно-генетическим оценкам, дивергенция рода *Rutilus* произошла около 4.21 (4.75–15.38) млн лет назад (Perea et al., 2010). Поскольку отношение плотвы и кутума ко вкусу веществ резко различается, можно считать, что времени, прошедшего после дивергенции *Rutilus*, оказалось достаточно для расхождения плотвы и кутума не только морфологически и по биологии, но и по вкусовым предпочтениям.

При анализе Cyprininae золотая рыбка и золотой карась формируют единый кластер, хорошо обособленный от карпа (рис. 6в, 6г). Дендрограммы Cyprininae, построенные на основе данных по вкусовой привлекательности классических вкусовых веществ и аминокислот, полностью совпадают, несмотря на многократную разницу по числу веществ в этих двух группах стимулов. Полученные

дендрограммы также соответствуют взглядам на филогению видов Cyprininae, основанную на морфологических и молекулярно-генетических критериях (Howes, 1991; Wang et al., 2007; Yang et al., 2015).

Намного сложнее и менее логична кластеризация, полученная по вкусовым предпочтениям всех Cyprinidae, с использованием *Barbatula barbatula* (Balitoridae, Cypriniformes) и *Clarias gariepinus* (Clariidae, Siluriformes) в качестве аутгрупп (рис. 6д, 6е). На полученных дендрограммах отсутствуют кластеры, объединяющие виды подсемейства Leuciscinae, статус которого рядом исследователей поднят до уровня семейства Leuciscidae (Fricke et al., 2020). В одном кластере могут находиться филогенетически далёкие виды, а близкородственные виды, наоборот, — в разных. Например, на дендрограмме сходства вкусовой привлекательности аминокислот в один кластер попадают относящиеся к разным подсемействам золотой карась (Cyprininae), горчак (Acheilognathinae), голянь и голавль (Leuciscinae) (рис. 6д). Единый кластер образуют белый амур и *B. barbatula*, входящие в разные семейства отряда Cypriniformes, или линь и клариевый сом, принадлежащие к разным отрядам, занимающим в серии Otophysi максимально удалённые филогенетические позиции (Jondeung et al., 2007). Такая же ситуация возникает при кластериза-

Таблица 12. Число *L*-аминокислот и классических вкусовых веществ, имеющих разные вкусовые качества для карповых рыб

Вид	Аминокислоты			Классические вкусовые вещества		
	“+”	“—”	“+ / —”	“+”	“—”	“+ / —”
Линь <i>Tinca tinca</i> ¹	12	0	9	3	0	1
Верховка <i>Leucaspilus delineatus</i>	10	0	11	0	2	2
Золотая рыбка <i>Carassius auratus</i> ²	8	2	11	0	3	1
Лещ <i>Abramis brama</i>	8	1	12	3	1	0
Плотва <i>Rutilus rutilus</i> ²	8	0	13	2	1	1
Елец <i>Leuciscus leuciscus</i>	8	0	13	2	0	2
Карп <i>Cyprinus carpio</i> ³	6	7	8	2	0	2
Гольян <i>Phoxinus phoxinus</i> ⁴	4	3	14	0	0	4
Горчак <i>Rhodeus sericeus amarus</i>	4	9	8	0	1	3
Белый амур <i>Ctenopharyngodon idella</i> ⁵	3	17	1	2	0	2
Голавль <i>Leuciscus cephalus</i>	1	0	20	1	0	3
Золотой карась <i>Carassius carassius</i>	0	1	20	1	1	2
Барбус суматранский <i>Puntigrus tetrazona</i>				0	0	4
Кутум <i>Rutilus kutum</i> ⁶				1	3	0
Уклея <i>Alburnus alburnus</i>				0	2	2

Примечание. Общее число аминокислот — 21, классических вкусовых веществ — 4. По: ¹Касумян, Прокопова, 2001; ²Касумян, Nikolaeva, 2002; ³Касумян, Морси, 1996; ⁴Касумян, Марусов, 2003; ⁵Kasumyan, Døving, 2003 (рыбы выращены на животной пище); ⁶Goli et al., 2015.

Таблица 13. Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена для вкусовых предпочтений свободных аминокислот у разных видов карповых рыб

Вид	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. Лещ <i>Abramis brama</i>	−0.38	0.06	−0.11	0.59**	0.06	−0.15	0.35	0.33	0.31	0.37	0.48*
2. Золотой карась <i>Carassius carassius</i>		−0.06	−0.04	−0.37	0.13	0.27	0.17	−0.23	−0.20	−0.43	−0.20
3. Верховка <i>Leucaspilus delineatus</i>			0.02	0.03	0.31	−0.29	0.31	0.32	0.36	0.30	0.08
4. Горчак <i>Rhodeus sericeus amarus</i>				0.00	0.18	0.42	−0.11	−0.08	−0.14	0.05	−0.15
5. Линь <i>Tinca tinca</i> ¹					−0.31	−0.18	0.33	0.36	0.30	0.64**	0.54*
6. Серебряный карась <i>Carassius auratus</i> ²						0.00	0.16	0.04	0.03	−0.18	0.04
7. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> ²							−0.22	−0.02	−0.04	−0.00	−0.33
8. Карп <i>Cyprinus carpio</i> ³								0.07	−0.12	0.01	0.24
9. Гольян <i>Phoxinus phoxinus</i> ⁴									0.60**	0.67***	0.10
10. Елец <i>Leuciscus leuciscus</i>										0.62**	0.32
11. Голавль <i>Leuciscus cephalus</i>											0.21
12. Белый амур <i>Ctenopharyngodon idella</i> ⁵											

Примечание. Коэффициенты корреляции рассчитаны по вкусовым ответам рыб на 21 свободную аминокислоту. По: ¹Касумян, Прокопова, 2001; ²Kasumyan, Nikolaeva, 2002; ³Касумян, Морси, 1996; ⁴Касумян, Марусов, 2003; ⁵Kasumyan, Døving, 2003 (рыбы выращены на животной пище). Коэффициент корреляции значим при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

ции на основе данных по вкусовой привлекательности классических вкусовых веществ (рис. 6е).

В целом результаты кластерного анализа показывают, что у близкородственных рыб может наблюдаться сходство вкусовых предпочтений, но

более характерны несовпадения и значительные различия между видами. Последнее становится особенно наглядным при увеличении числа сравниваемых видов за счёт родственных, но филогенетически более далёких. Различие близкород-

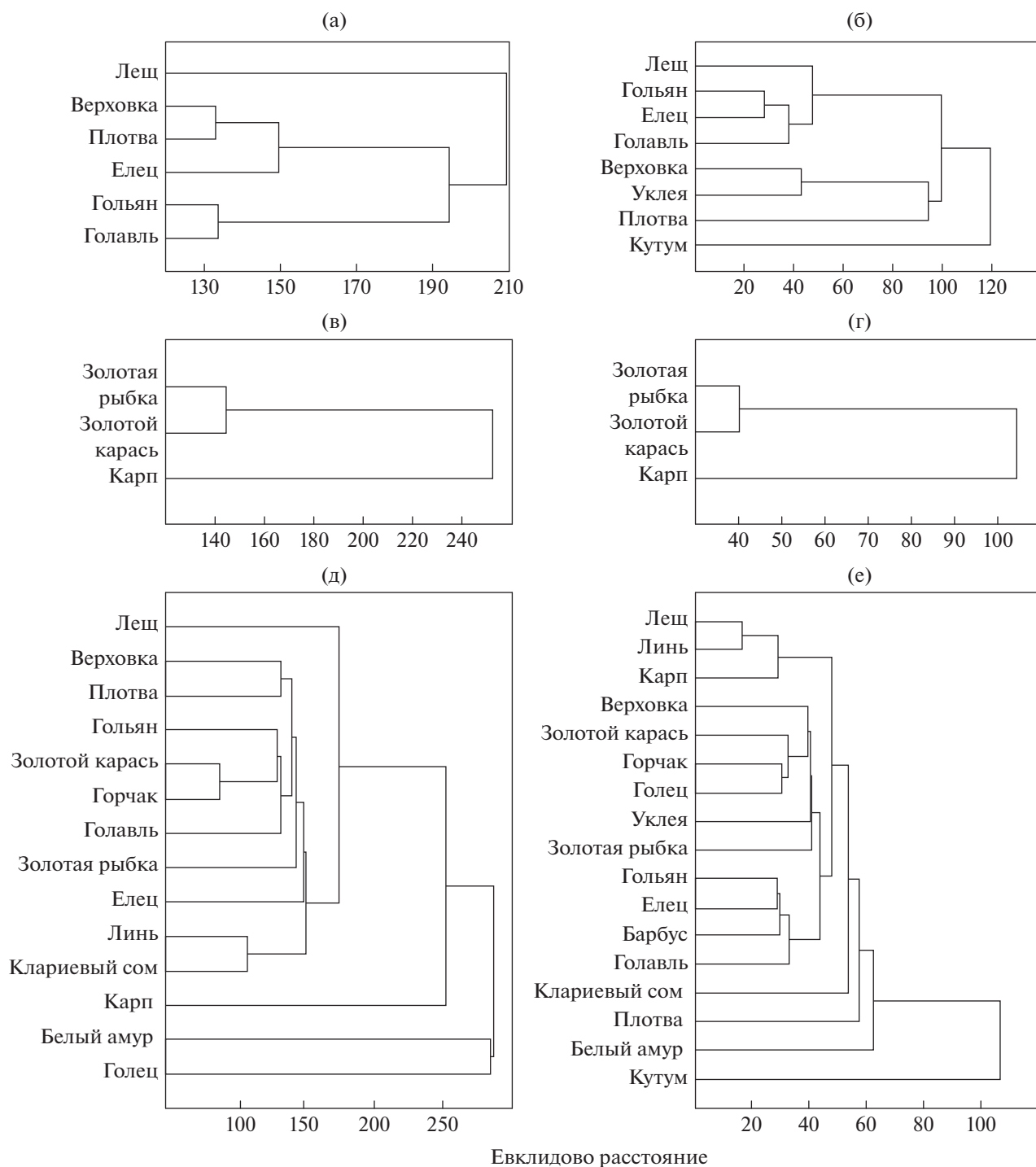


Рис. 6. Дендрограммы сходства вкусовой привлекательности аминокислот (а, в, д) и классических вкусовых веществ (б, г, е) для карповых рыб: а, б – Leuciscinae; в, г – Cyprininae; д, е – Cyprinidae, голец *Barbatula barbatula* и клариевый сом *Clarias gariepinus*.

ственных видов по вкусовым предпочтениям указывает на то, что вкусовая рецепция у рыб способна к преобразованиям, скорость которых не уступает процессам видообразования. Это отличает вкусовую рецепцию от обонятельной. Обонятельные

спектры более консервативны, чем вкусовые, и у представителей одного рода или семейства если и различаются, то слабо (Kasumyan, 2004). Полагаясь на сведения о времени дивергенции отдельных групп и линий семейства Cyprinidae (Wang et al.,

2007; Imoto et al., 2013), можно считать, что вкусовая система у рыб способна приобретать новые сенсорные свойства в течение нескольких миллионов или десятков миллионов лет.

Питание

Чем обусловлена или с чем связана вкусовая привлекательность тех или иных веществ для рыб, как и для других животных и для человека, остаётся непонятным (Касумян, 2016). Одним из факторов, который может влиять на вкусовые предпочтения, является питание. На это указывает то, что у многих питающихся растительной пищей животных имеется общий признак — позитивная реакция на вкус сахарозы (Harborne, 1993). Это правило справедливо и для карповых рыб. Вкус сахарозы привлекателен для белого амура, с возрастом переходящего на питание макрофитами и другими растениями (Соболев, 1970; Chilton, Muoneke, 1992; Pipalova, 2006; Dibble, Kovalenko, 2009). При питании белый амур демонстрирует хорошо выраженную избирательность, проявляющуюся в использовании в пищу одних растений и избегании других (Строганов, 1963; Colle et al., 1978; Wiley et al., 1986; Bonar et al., 1990).

Предпочтение ко вкусу сахарозы проявляет плотва, у которой в летние месяцы растительная пища в рационе занимает большую долю или преобладает (Prejs, 1984; Giles et al., 1990; Horppila, 1994). В это время года содержание в желудках плотвы макрофитов, эпифитов и фитопланктона может достигать 40% (Specziár et al., 1997; Horppila et al., 2000). У ельца, проявляющего позитивное отношение к вкусу сахарозы, наблюдается такая же, но менее выраженная сезонная встречаемость растительности в составе рациона (Mann, 1974; Lammens, Hoogenboezem, 1991). Растительные компоненты могут присутствовать в пище у животноводных карпа, леща, голавля, уклей, золотого карася, линя и горчача, но в минимальном количестве или спорадически (Никольский и др., 1947; Дмитриева, 1957; Спановская, Григораш, 1961; Шапошникова, 1964; Жуков, 1965; Prejs, 1984; Егоров, 1988; Giles et al., 1990; Petridis, 1990). Для этих карповых рыб вкус сахарозы безразличен, как и для большинства других рыб, в питании которых доминирует животная пища (Kasumyan, Døving, 2003). Важно, что похожее отношение белого амура, плотвы и ельца ко вкусу сахарозы не сопряжено сходством их отношения к вкусу других веществ. Следует также подчеркнуть, что, чем в большей мере у рыб выражена фитофагия, тем привлекательность сахарозы для них выше. Индекс вкусовой привлекательности сахарозы у белого амура, переходящего с ростом почти исключительно на питание макрофитами, значительно выше, чем у плотвы, питающейся растительностью лишь в летние месяцы. Ниже всего индекс вкусовой привлека-

тельности сахарозы у ельца, у которого доля растительности в рационе невелика (рис. 5).

У животных, перешедших в ходе своей ближайшей эволюционной истории от животноводности к питанию растениями, происходят молекулярно-генетические изменения, приводящие к утрате функциональности некоторых вкусовых генов. Такие нарушения выявлены у гигантской панды *Ailuropoda melanoleuca* (Zhao et al., 2010). У плотоядных млекопитающих чувствительность к сахарозе и другим веществам, вызывающим у человека ощущение сладкого, теряется за счёт псевдогенизации — изменений в генах и блокирования экспрессии соответствующих вкусовых рецепторов (Li et al., 2005; Jiang et al., 2012) — либо из-за мутаций, сохраняющих экспрессию, но изменяющих молекулярную структуру рецепторов (Jiao et al., 2021). Вполне можно допустить, что подобные изменения могли произойти у многих рыб, поскольку большинство их, в том числе карповые, питаются животной пищей и почти все они относятся к сахарозе индифферентно, т.е. присутствие сахарозы в гранулах никак не влияет на их потребление (рис. 5) (Kasumyan, Døving, 2003). Однако среди типично животноводных рыб есть виды, для которых сахароза является сильным вкусовым раздражителем, вызывающим отказ от пищи — *Fugu pardalis*, кутум (Hidaka, 1982; Goli et al., 2015). Широкому распространению высказанного предположения о возможных молекулярных изменениях, блокирующих восприятие рыбами веществ какого-либо одного типа, препятствует и то, что перестройки генетического аппарата, связанного со вкусовой рецепцией, не выявлены у единственной рыбы, для которой соответствующие исследования на настоящий момент выполнены, — у белого амура. Но у него, как выяснено, происходят значительные сдвиги в экспрессии некоторых из вкусовых генов (Cai et al., 2018; Yuan et al., 2020). Известно, что молодь белого амура питается зоопланктоном, а крупные особи используют в пищу макрофиты и другие растения, хотя могут частично сохранять питание донными организмами и другими животными (Соин, 1963; Fischer, 1973; Fowler, Robson, 1978; Chilton, Muoneke, 1992; Jones et al., 2017; Zhao et al., 2020). Таким образом, переход к фитофагии происходит у белого амура не в филогенезе, а в онтогенезе, и наблюдающиеся изменения в экспрессии некоторых из вкусовых генов совпадают по времени с возрастом перехода молоди с животного типа питания на растительный (Cai et al., 2018; Yuan et al., 2020). Следует отметить, что в состав растений кроме сахарозы входят различные моно- и дисахара, но, как показано для факультативной растительноядной нильской тиляпии *Oreochromis niloticus*, большинство этих веществ не обладают привлекательным вкусом для рыб (Levina et al., 2021).

Ранее высказывались предположения о возможном различии вкусовых спектров у растительноядных и животнойядных рыб и сходстве вкусовых спектров у рыб, входящих в одну трофическую группу (Johnsen, Adams, 1986; Johnsen et al., 1990). Однако сравнение вкусовых предпочтений двух видов тиляпий, в питании которых преобладает растительная пища — нильской тиляпии и *Coptodon zillii*, не выявило заметного сходства. Среди аминокислот, привлекательных по вкусу для *C. zillii*, только одна аминокислота обладает такими же свойствами для нильской тиляпии. Но аминокислоты, высоко привлекательные по вкусу для нильской тиляпии, инертны по вкусу для *C. zillii* (Johnsen, Adams, 1986; Adams et al., 1988). Сравнение питания этих двух растительноядных рыб показывает, что *C. zillii* использует в пищу в основном сосудистые растения, тогда как в питании нильской тиляпии чаще встречаются цианобактерии и водоросли (Payne, 1971; Bowen, 1982; Trewavas, 1983; Beveridge et al., 1989; Getachew, 1993).

Различия легко выявить также и при сравнении вкусовых спектров типично животнойядных карповых рыб. Так, большинство аминокислот, привлекательных по вкусу для верховки или линя, имеют отталкивающий вкус соответственно для горчака или карпа. Не совпадают аминокислоты, привлекательные для леща и горчака, линя и золотой рыбки (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Отсутствие сходства между вкусовыми аминокислотными спектрами животнойядных карповых рыб подтверждают сравнение числа аминокислот разного вкусового качества в их вкусовых спектрах и результаты корреляционного анализа (табл. 12, 13).

Карповые рыбы, как и многие другие виды, относятся к эврифагам, среди них трудно найти виды с узкой пищевой специализацией (Никольский, 1974; Lammens, Hoogenboezem, 1991). Наиболее специализированным из исследованных видов можно признать белого амура. Но по числу аминокислот, обладающих значимыми вкусовыми качествами, белый амур превосходит всех остальных карповых рыб, в том числе плотву, карпа, линя и других, являющихся типичными эврифагами (Lammens, Hoogenboezem, 1991). Это не позволяет говорить о наличии связи между разнообразием потребляемых рыбами пищевых объектов и шириной спектра аминокислот или других веществ, обладающих для рыб вкусовыми качествами. Сомнительно ожидать, что вкусовые предпочтения могут быть связаны с типом потребляемого корма (бентос, фито- и зоопланктон, дрефт, перифитон и т.п.), со способом добывания пищи (фильтраторы, диггеры, схватывающие жертв поштучно и т.п.) или стратегией пищевого поведения (угонщики, засадчики, пастбищные, чистильщики и т.п.). Вкусовые предпочтения не могут определяться принадлежностью к территориальным, ко-

чующим или мигрирующим рыбам; реофилам или обитателям стоячих вод, видам с дневным или ночным ритмом питания. Эти факторы могут влиять на выбор пищи, регулируемый вкусовой рецепцией, лишь опосредованно.

Симпатрия и образ жизни

Карп и линь имеют частично совпадающие ареалы, во многих водоёмах они встречаются совместно, принадлежат к бентофагам. При обилии корма в водоёме пищевые спектры этих рыб почти полностью совпадают, но при ухудшении условий линь не выдерживает конкуренции и начинает питаться менее привычным кормом (Рекать, Крупавер, 1968; Sukor, Adamek, 1995). Освоению линем новой пищи, по-видимому, способствует более широкий чем у карпа спектр привлекательных веществ, которых среди аминокислот у линя больше почти в два раза. В отличие от карпа ни одна из аминокислот не вызывает у линя аверсивные ответы. Несмотря на эти различия и отсутствие значимой корреляции между вкусовыми спектрами (табл. 13), питание карпа и линя при хороших условиях откорма совпадает (Рекать, Крупавер, 1968; Sukor, Adamek, 1995). Возможно, это происходит за счёт того, что довольно большое число веществ имеют сходные вкусовые свойства для этих рыб (цистеин, пролин, аланин, аспарагиновая кислота, глутамин, лимонная кислота и др.) (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001). Сравнение питания и вкусовых предпочтений карпа и линя — близкородственных, симпатрических и сходных по образу жизни рыб — демонстрирует, насколько сложной и неясной является связь между биологией рыб и их вкусовой рецепцией. Такой же вывод следует из многочисленных сведений о высокой пластичности питания рыб, о происходящих быстрых и значительных сдвигах у рыб спектров потребляемых организмов в зависимости от условий конкретного водоёма, сезонных ритмов, флуктуаций температуры воды и других факторов, при инвазиях (Giles et al., 1990; Gerking, 1994; Wootton, 1998).

Интересно также сравнение золотого караса и золотой рыбки. Некогда обычный для небольших прудов и озёр почти всей Европы золотой карась в последнее время быстро вытесняется карпом и инвазийными золотой рыбкой и серебряным карасём *C. gibelio* (Wheeler, 2000; Navodaru et al., 2002; Hänfling et al., 2005; Copp et al., 2008; Sayer et al., 2011). Среди возможных причин сокращения численности и распространения (изменение условий в водоёмах, закисление воды, гибридизация и др.) могут быть особенности вкусовой рецепции у золотого караса и в силу этого меньшие способности конкурировать с другими рыбами. В отличие от золотой рыбки и карпа, для которых многие аминокислоты имеют значимые вкусовые свойства, для

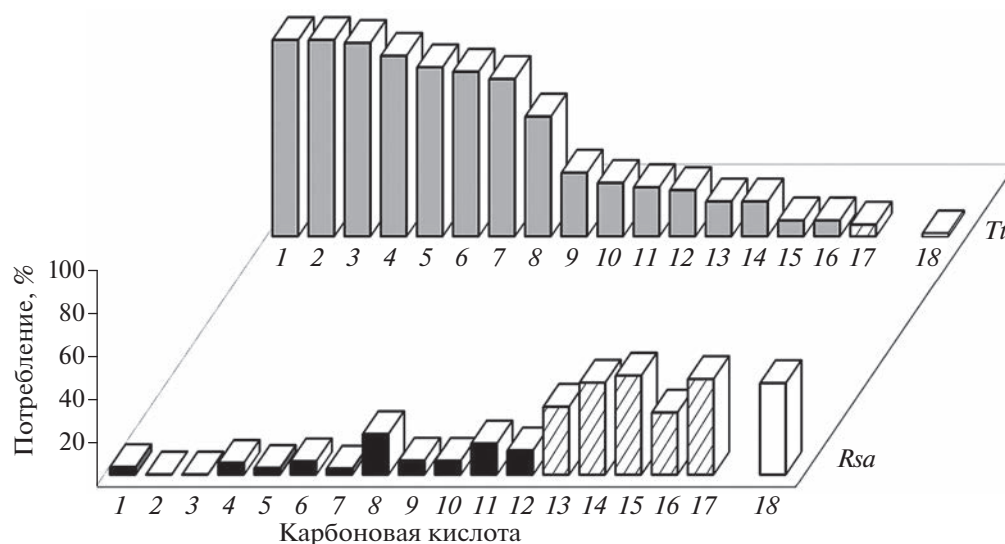


Рис. 7. Потребление обыкновенным горчаком *Rhodeus sericeus amarus* (Rsa) и линём *Tinca tinca* (Tt) (по: Касумян, Прокопова, 2001) агар-агаровых гранул, содержащих карбоновые кислоты (0.1 М): 1 – малеиновая, 2 – α -кетоглутаровая, 3 – щавелевая, 4 – винная, 5 – яблочная, 6 – лимонная, 7 – малоновая, 8 – гликолевая, 9 – янтарная, 10 – фумаровая, 11 – капроновая, 12 – адипиновая, 13 – валериановая, 14 – масляная, 15 – муравьиная, 16 – пропионовая, 17 – уксусная, 18 – контроль ($\square$); ($\blacksquare$), ($\bullet$), ($\boxtimes$) – потребление гранул соответственно достоверно выше или ниже, чем в контроле ($p < 0.05$) или не отличается от него ($p > 0.05$).

золотого карася практически все они, за исключением цистеина, имеют безразличный вкус и не влияют на пищевой выбор объектов питания (табл. 12).

Органические кислоты

Органические кислоты широко распространены в животных и растениях, которыми питаются рыбы (Brown, Miller, 1992; Справочник ..., 1999; Omran et al., 2020). Многие карбоновые кислоты участвуют в основных метаболических процессах у этих организмов. Несмотря на то что о способности вкусовой системы рыб реагировать на карбоновые кислоты известно давно (Sutterlin, Sutterlin, 1970; Yoshii et al., 1979; Marui, Caprio, 1992), вкусовые свойства этих веществ изучены слабо (Adams et al., 1988; Lim et al., 2017; Михайлова, Касумян, 2018; Касумян, Виноградская, 2019). Выполненные нами эксперименты показывают, что для горчака большинство карбоновых кислот (а также аскорбиновая кислота, не являющаяся карбоновой) обладают отталкивающим вкусом – 13 из 18, остальные пять кислот на потребление гранул влияния не оказывают (табл. 6). Обратная ситуация у линя – только уксусная кислота имеет для него инертный вкус, все остальные кислоты повышают потребление гранул (Касумян, Прокопова, 2001). Положение органических кислот в ранжированных по эффективности рядах у линя и горчака резко различается ($r_s = -0.89$; $p < 0.001$) – значительно сильнее, чем различаются ответы этих рыб на гранулы с аминокислотами или классиче-

скими вкусовыми веществами (рис. 4, 5, 7). Для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* все карбоновые кислоты обладают отталкивающим вкусом, для *Oxyeleotris marmorata* – привлекательным (Lim et al., 2017; Михайлова, Касумян, 2018). Таким образом результаты, полученные при тестировании органических кислот, полностью подтверждают вывод о видовом своеобразии вкусовых предпочтений рыб, сформулированный на основании результатов оценки вкусовых свойств аминокислот и других веществ. Есть все основания полагать, что это заключение справедливо в равной мере для всех вкусовых веществ.

Диаметрально противоположное отношение линя и горчака ко вкусу одних и тех же органических кислот делает бесперспективным поиск общих для рыб связей между вкусовой привлекательностью кислот и их молекулярной массой, pH раствора или основностью (числом карбоксильных групп). У линя и горчака эти связи носят противоположный характер. Так, коэффициент корреляции Спирмена между потреблением гранул и молекулярной массой кислоты у линя и горчака равен соответственно 0.46 ($p > 0.05$) и -0.55 ($p < 0.05$), между потреблением гранул и pH раствора кислот составляет -0.84 ($p < 0.001$) и 0.81 ($p < 0.001$). Отсутствие общих для рыб связей между вкусовой привлекательностью и основными физико-химическими свойствами характерно и для аминокислот (Касумян, 2016).

Пороги

Уровень чувствительности к стимулам является одной из базовых функциональных характеристик любой сенсорной системы. Пороговые концентрации вкусовых веществ определены для нескольких видов карповых рыб — карпа, линя, леща, горчача и кутума. Для веществ, вызывающих повышение потребления гранул, пороговые концентрации лежат в диапазоне 0.10–0.01 М. Наиболее низкая пороговая концентрация для таких веществ получена для кутума — 0.005 М (лимонная кислота) (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001; Goli et al., 2015). Пороговая концентрация для цистеина, обладающего отталкивающим вкусом для горчача, равна 0.1 М (табл. 7). В целом эти значения соответствуют величинам, полученным для рыб других систематических групп (Kasumyan, Døving, 2003).

Другим важным функциональным свойством вкусовой системы является способность дифференцировать близкие по структуре химические вещества. Электрофизиологические исследования показывают, что такой способностью карповые рыбы обладают (Marui et al., 1983), однако сведения о том, имеют ли близкие вещества сходные или разные вкусовые качества для рыб, причём не только для карповых, пока ещё крайне ограничены. На лине сравнению подвергнуты *L*- α -фенилаланин и *L*- β -фенилаланин, но каких-либо различий в потреблении гранул с этими изомерами найдено не было. Способность различать близкие вещества выявлена у линя при использовании карбоновых кислот — потребление гранул с малеиновой и фумаровой кислотами, представляющими собой цис- и трансизомеры бутендиовой кислоты, резко различается. Разной вкусовой привлекательностью для линя обладают также малеиновая кислота, не имеющая двойной связи в молекуле, и янтарная кислота, в молекуле которой такая связь присутствует (Касумян, Прокопова, 2001). Однако для горчача вкусовая привлекательность этих кислот — малеиновой, фумаровой и янтарной — практически совпадает (табл. 6). Для получения более ясных выводов о способности карповых рыб дифференцировать близкие вещества по вкусу необходимы дополнительные исследования.

Оросенсорное поведение

Всем исследованным видам карповых рыб, как и большинству рыб других групп, присуще манипулирование пищевыми объектами. Неоднократные схватывания и отвергания гранулы прежде чем она будет проглочена или окончательно отвергнута наиболее характерны для линя, карпа и леща, предпочитающих водоёмы со стоячей или слабо-текучей водой и питающихся относительно мало-

подвижными донными организмами. Манипуляции с гранулами менее характерны для типичных речных рыб — голяна, ельца, голавля, питающихся в условиях потока, где высок риск потери добычи из-за сноса течением. Промежуточное положение занимают верховка, золотая рыбка, золотой карась и плотва (Kasumyan, Nikolaeva, 2002).

Частота манипуляций с пищевыми объектами определяется не только подвижностью жертв или высокой вероятностью упустить их из-за потока, но и другими факторами. Отвергания и повторные схватывания менее характерны для социальных рыб, живущих группами или стаями, где возможна внутrigрупповая пищевая конкуренция и перехватывание объекта соседними особями (Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015). Риск потери пищевого объекта возможен в условиях плохой видимости, например, при высокой мутности воды или при наличии доступных укрытий, например, зарослей водной растительности, в которых жертва может легко скрыться. Обитающая в подобных условиях нильская тилapia редко отвергает схваченную гранулу для повторного схватывания (Levina et al., 2021). Повторные схватывания гранулы не характерны для рыб с плохим зрением или рыб, питающихся преимущественно в сумеречное и ночное время, таких как *Acipenseridae* и *Clariidae* (Kasumyan, 2014, 2018). Несомненно, что поведение рыб, проявляемое при взаимодействии с пищевыми объектами, определяется соотношением таких факторов, как относительная подвижность жертв и наличие доступных для них укрытий, течение воды, уровень развития у рыб зрительной рецепции и наличие условий для её реализации, социальность рыб и, возможно, другими ещё не выявленными факторами.

Речные рыбы, питающиеся в основном дрифтом (голянь, елец, голавль), удерживают пищевые объекты в ротовой полости меньше времени, чем рыбы-бентофаги (лещ, карп, линь), но эта разница невелика. Есть рыбы, затрачивающие на внутриротовое тестирование пищи значительно больше времени, чем остальные — золотая рыбка, золотой карась и несколько меньше плотва и горчак (Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Чем именно это может быть обусловлено, пока остаётся невыясненным. Можно полагать, что длительное удержание гранул этими рыбами связано с внутриротовым процессингом, характерным для рыб-бентофагов, которые вынуждены затрачивать усилия и время на избавление от бесполезного для питания сопутствующего донного материала, схватываемого вместе с пищей (Sibbing et al., 1986; Callan, Sanderson, 2003). Золотая рыбка и золотой карась питаются бентосом, но значительную часть в их рационе составляют планктонные организмы, схватываемые поштучно, что не предполагает необходимости внутриротовой сепарации пищи (Holopainen, Hyvärinen,

1985; Lammens, Hoogenboezem, 1991; Penttinen, Holopainen, 1992).

Несмотря на различия по вкусовым предпочтениям, образу жизни, потребляемым организмам и стратегии питания, для карповых рыб характерны общие черты в проявлении вкусового ответа. Это следует из результатов корреляционного анализа связей между параметрами реагирования рыб на гранулы с аминокислотами (рис. 2). У всех без исключения 11 видов рыб, у которых такой анализ был выполнен, связь между потреблением и продолжительностью удержания гранул в ротовой полости после первого схватывания и суммарно в течение всего опыта и между продолжительностью первого и суммарного удержаний гранулы была одинаковой — положительной и высоко достоверной. Чем более привлекательны по вкусу гранулы, тем дольше карповые рыбы их удерживают во рту для тестирования. Важно подчеркнуть, что у большинства видов число схватываний, совершаемых при тестировании, не связано со вкусовой привлекательностью гранул. Исключение составили плотва, золотая рыбка и горчак, которые тем чаще схватывали гранулы, чем менее привлекательными они были по вкусу. Другие связи между параметрами ответа на гранулы с аминокислотами — между числом схватываний и потреблением, числом схватываний и продолжительностью первого и суммарного удержаний гранулы — у большинства видов недостоверны, а у тех видов, у которых эти связи носили достоверный характер (плотва, золотая рыбка, горчак), они отрицательные. Но при использовании гранул с органическими кислотами у горчача все рассмотренные связи были такими же, как у большинства карповых рыб (рис. 3).

Интересно сравнение тестирования гранул в опытах, закончившихся заглатыванием или отказом от потребления. Все карповые рыбы, для которых такое сравнение было возможно (каarp, плотва, линь, лещ, горчак), перед заглатыванием удерживают гранулы в ротовой полости в несколько раз дольше, чем при отказе от потребления. Наиболее сильная эта разница у леща и горчача — соответственно в 6–7 и в 15 (!) раз. Такое поведение характерно и для других рыб, например для трёхиглой *Gasterosteus aculeatus* и девятииглой колюшек, для жемчужного *Trichopodus leerii* и мраморного *T. trichopterus* гурами (Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015, 2021; Виноградская и др., 2017). Длительное удерживание гранулы в ротовой полости предложено трактовать как стремление рыб к более строгой и безошибочной оценке оросенсорных качеств пищи перед заглатыванием (Касумян, Морси, 1996). Быстрый выброс гранулы наружу в случае отказа рыб от потребления рассматривается как адаптация, приводящая к сокращению потерь времени на оценку объектов, которые по каким-то причинам

не удовлетворяют требованиям рыб к качеству (Касумян, Прокопова, 2001; Levina et al., 2021). Но поведение рыб в этих двух разных вариантах завершения опыта более разнообразно, если сравнивать число схватываний, требующихся рыбам для принятия решения. Карп и плотва совершают примерно в 2–3 раза больше циклов схватывание–отвергание–схватывание перед окончательным отказом от потребления, линь и горчак совершают примерно равное число повторных схватываний в обоих вариантах, а у леща эта разница смещается в сторону более частых схватываний перед потреблением гранулы (Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Sidorov, 2010; Касумян, Тинькова, 2013). Ответы других рыб также разнотипны — жемчужный и мраморный гурами совершают больше схватываний и отверганий перед заглатыванием гранулы, а нильская тилapia — в опытах, в которых рыбы отказываются от потребления (Виноградская и др., 2017; Михайлова, Касумян, 2021; Levina et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Карповые рыбы составляют основу пресноводной ихтиофауны во многих странах мира. В России из 293 видов рыб, которые живут и размножаются в пресной воде, 84 вида, т.е. около 29%, принадлежат к семейству Cyprinidae (Атлас ..., 2003). Многие из этих рыб, разнообразных по своей биологии, доминируют по численности и являются важными компонентами водных экосистем, некоторые из карповых рыб служат объектами промысла, любительского рыболовства и культивирования. В силу этих и других причин исследованию различных сторон биологии карповых рыб уделяется большое внимание. Настоящая работа в значительной мере ликвидирует почти полное отсутствие сведений о вкусовой рецепции карповых рыб и их пищевом поведении при оросенсорном тестировании пищи. На примере общепринятых вкусовых стимулов, таких как классические вкусовые вещества, свободные аминокислоты и органические кислоты, входящих в состав пищевых организмов, впервые определены вкусовые предпочтения восьми видов рыб. Сравнительный анализ этих и других исследованных видов убедительно продемонстрировал своеобразие вкусовых предпочтений карповых рыб, выявил расхождение по вкусовым спектрам не только экологически близких или сходных по питанию рыб, но близкородственных видов. Совершенно очевидно, что филогенетическая близость не обеспечивает совпадение или сходство вкусовых предпочтений, и виды, недавно обособившиеся друг от друга, могут различаться. Это указывает на способность вкусовых предпочтений к относительно быстрому эволюционным изменениям. Ранее аналогичные результаты были получены при сравнении вкусовых

предпочтений других близкородственных рыб (Виноградская и др., 2017; Kasumyan, 2018; Михайлова, Касумян, 2021).

Видовое своеобразие вкусовых спектров является важнейшей хемосенсорной адаптацией, обеспечивающей избирательное питание и снижение межвидовой пищевой конкуренции, что в свою очередь позволяет рыбам более полно использовать доступные пищевые ресурсы в водоёме. Следует отметить, что видовая специфичность вкусовых спектров контрастирует с отсутствием или слабо выраженной у рыб видовой специфичностью обонятельных спектров или зрительно регулируемых предпочтений (Hsieh et al., 2001; Kasumyan, 2004; Smith et al., 2004; Egger et al., 2011; Ciccotto, Mendelson, 2016). Это дополнительно подчёркивает ведущую роль вкусовой рецепции в обеспечении селективности питания и важное значение этой хемосенсорной системы в регуляции трофических связей рыб.

В отличие от вкусовых предпочтений пищевое поведение, проявляемое при тестировании схваченной пищи, у разных видов карповых рыб имеет много общих черт. Все исследованные виды тем дольше удерживают пищевой объект во рту, чем выше его вкусовая привлекательность. Почти у всех видов вкусовая привлекательность объекта не коррелирует с частотой совершаемых с ним манипуляций, которые присущи всем видам. Все карповые рыбы перед заглатыванием удерживают объект многократно дольше, чем при отказе от него. Эти очевидные черты сходства подтверждают высказанное предположение о том, что пищевое поведение эволюционно более консервативно по сравнению с более лабильной вкусовой рецепцией, быстрее приспосабливающейся к новым условиям существования рыб (Михайлова, Касумян, 2021). Однако полное сходство в проявлении пищевого поведения отсутствует, его элементы (манипуляции и удержания объекта) реализуются в разной мере у рыб, различающихся образом жизни или принадлежащих к разным трофическим категориям.

Карповые рыбы благодаря своему большому биологическому разнообразию, в том числе в питании, могут служить удобными объектами для продолжения исследований различных аспектов вкусовой рецепции рыб, выяснения их вкусовых предпочтений и пищевого поведения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны студентам кафедры ихтиологии МГУ Е.Н. Докучаевой, К.Р. Геворкян и А.Н. Грбаню, принимавшим участие в выполнении экспериментов; С.С. Сидорову (МГУ) за помощь в отлове и содержании рыб; сотрудникам ИБВВ РАН Ю.В. Слынько, И.Г. Гречанову и Ю.В. Чеботаревой за предоставленную возможность использовать молодь леща для экспери-

ментов. Авторы признательны Е.А. Марусову (МГУ) за конструктивные замечания к тексту статьи и Л.С. Алексеевой (МГУ) за помощь в оформлении статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22-24-00125.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- 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) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337. <https://doi.org/10.7868/S004287521703016X>
- Дмитриева Е.Н. 1957. Морфо-экологический анализ двух видов карася // Тр. ИМЖ. Вып. 16. С. 102–170.
- Егоров А.Г. 1988. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (карпообразные, трескообразные, окунеобразные). Иркутск: Изд-во ИГУ, 328 с.
- Жуков П.И. 1965. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 415 с.
- Касумян А.О. 2016. Вкусовая привлекательность и физико-химические и биологические свойства свободных аминокислот (на примере рыб) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 52. № 4. С. 245–254.
- Касумян А.О., Виноградская М.И. 2019. Вкусовая привлекательность желчных веществ для рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 473–482. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040118>
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2003. Поведенческие ответы интактных и хронически аносмированных обыкновенных голянов *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на свободные аминокислоты // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 528–539.
- Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2014. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 446–469. <https://doi.org/10.7868/S004287521404002X>
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 386–399.
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1997. Вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ молоди белого амура, *Stenopharyngodon idella* (Cyprinidae, Pisces), выращенной на животном и растительном корме // ДАН. Т. 357. № 2. С. 284–286.
- Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 670–685.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 1992. Вкусовая чувствительность кеты *Oncorhynchus keta* к основным типам

- вкусовых раздражителей и аминокислотам // Сенсорные системы. Т. 6. № 3. С. 100–103.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2013. Вкусовая привлекательность различных гидробионтов для плотвы *Rutilus rutilus*, горчака *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Parasalmo (=Oncorhynchus) mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 4. С. 479–489. <https://doi.org/10.7868/S0042875213040024>
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 541–564. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050112>
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 496–502. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040124>
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2021. Вкусовые предпочтения и оросенсорное тестирование пищи у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 6. С. 697–712. <https://doi.org/10.31857/S0042875221060126>
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа, 174 с.
- Никольский Г.В., Громищева Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. 1947. Рыбы бассейна верхней Печоры // Рыбы бассейна верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП. С. 5–202.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 96–111. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010106>
- Соболев Я.А. 1970. Пищевые взаимоотношения молоди белого амура, обыкновенного толстолобика и карпа при совместном выращивании в прудах Белоруссии // Вопр. ихтиологии. Т. 10. № 4. С. 711–718.
- Соин С.Г. 1963. Морфоло-экологические особенности развития белого амура и толстолобика // Проблемы рыбохозяйственного использования растительных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР. С. 100–137.
- Спановская В.Д., Григораиш В.А. 1961. Суточный ритм питания некоторых карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 1. № 2. С. 297–306.
- Справочник по химическому составу и технологическим свойствам водорослей, беспозвоночных и морских млекопитающих. 1999. М.: Изд-во ВНИРО, 262 с.
- Строганов Н.С. 1963. Избирательная способность амура к пище // Проблемы рыбохозяйственного использования растительных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР. С. 181–191.
- Шапошникова Г.Х. 1964. Биология и распределение рыб в реках Уральского типа. М.: Наука, 349 с.
- Adams M.A., Johnsen P.B., Zhou H.Q. 1988. Chemical enhancement of feeding for the herbivorous fish *Tilapia zillii* // Aquaculture. V. 72. № 1–2. P. 95–107. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90150-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90150-0)
- Appelbaum S. 1980. Versuche zur Geschmacksperezeption einiger Süßwasserfische im larvalen und adulten Stadium // Arch. Fischereiwiss. V. 31. № 2. P. 105–114.
- Bănărescu P., Coad B.W. 1991. Cyprinids of Eurasia // Cyprinid fishes. Dordrecht: Springer. P. 127–155. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_5
- Beveridge M.C.M., Begum M., Frerichs G.N., Millar S. 1989. The ingestion of bacteria in suspension by the tilapia *Oreochromis niloticus* // Aquaculture. V. 81. № 3–4. P. 373–378. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90161-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90161-0)
- Bonar S.A., Sehgal H.S., Pauley G.B., Thomas G.L. 1990. Relationship between the chemical composition of aquatic macrophytes and their consumption by grass carp, *Ctenopharyngodon idella* // J. Fish Biol. V. 36. № 2. P. 149–157. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05591.x>
- Bowen S.H. 1982. Feeding, digestion and growth-qualitative considerations // The biology and culture of tilapias. Manila: ICLARM. P. 141–156.
- Breslin P.A., Kaplan J.M., Spector A.C. et al. 1993. Lick rate analysis of sodium taste-state combinations // Am. J. Physiol. V. 264. № 2. P. R312–R318. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1993.264.2.R312>
- Briolay J., Galtier N., Brito M., Bouvet Y. 1998. Molecular phylogeny of Cyprinidae inferred from cytochrome b DNA sequences // Mol. Phylogenet. Evol. V. 9. № 1. P. 100–108. <https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0441>
- Brown M.R., Miller K.A. 1992. The ascorbic acid content of eleven species of microalgae used in mariculture // J. Appl. Phycol. V. 4. № 3. P. 205–215. <https://doi.org/10.1007/BF02161206>
- Cai W., He S., Liang X.-F., Yuan X. 2018. DNA methylation of T1R1 gene in the vegetarian adaptation of grass carp *Ctenopharyngodon idella* // Sci. Rep. V. 8. Article 6934. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25121-4>
- Callan W.T., Sanderson S.L. 2003. Feeding mechanisms in carp: crossflow filtration, palatal protrusions, and flow reversals // J. Exp. Biol. V. 206. № 5. P. 883–892. <https://doi.org/10.1242/jeb.00195>
- Chilton E.W., Muoneke M.I. 1992. Biology and management of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*, Cyprinidae) for vegetation control: a North American perspective // Rev. Fish Biol. V. 2. № 4. P. 283–320. <https://doi.org/10.1007/BF00043520>
- Ciccotto P.J., Mendelson T.C. 2016. Phylogenetic correlation between male nuptial color and behavioral responses to color across a diverse and colorful genus of freshwater fish (*Etheostoma* spp., Teleostei: Percidae) // Ethology. V. 122. № 3. P. 245–256. <https://doi.org/10.1111/eth.12465>
- Colle D.E., Shireman J.V., Rottmann R.W. 1978. Food selection by grass carp fingerlings in a vegetated pond // Trans. Am. Fish. Soc. V. 107. № 1. P. 149–152. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1978\)107<149:FSBG-CF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1978)107<149:FSBG-CF>2.0.CO;2)
- Copp G.H., Warrington S., Wesley K.J. 2008. Management of an ornamental pond as a conservation site for a threatened native fish species, crucian carp *Carassius carassius* // Hydrobiologia. V. 597. № 1. P. 149–155. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9220-0>
- Devitsina G.V. 2005. Comparative morphology of intraoral taste apparatus in fish // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S286–S306.

- Dibble E.D., Kovalenko K. 2009. Ecological impact of grass carp: a review of the available data // J. Aquat. Plant Manag. V. 47. P. 1–15.
- Egger B., Klaeffer Y., Theis A., Salzburger W. 2011. A sensory bias has triggered the evolution of egg-spots in cichlid fishes // PLoS ONE. V. 6. № 10. Article e25601. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025601>
- Fischer Z. 1973. The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). Pt. IV: Consumption rate of grass carp fed on different types of food // Pol. Arch. Hydrobiol. V. 20. P. 309–318.
- Fowler K.L., Robson T.O. 1978. The effects of the food preferences and stocking rates of grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) on mixed plant communities // Aquat. Bot. V. 5. P. 261–276. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(78\)90069-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(78)90069-4)
- Frank H.E.R., Amato K., Trautwein M. et al. 2022. The evolution of sour taste // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 289. № 1968. Article 20211918. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1918>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2020)
- Gerking S.D. 1994. Feeding ecology of fish. San Diego: Acad. Press, 416 p.
- Getachew T. 1993. The composition and nutritional status of the diet of *Oreochromis niloticus* L. in Lake Chamo, Ethiopia // J. Fish Biol. V. 42. № 6. P. 865–874. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00396.x>
- Giles N., Street M., Wright R.M. 1990. Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* L. and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl // Ibid. V. 37. № 6. P. 945–947. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03598.x>
- Goli S., Jafari V., Ghorbani R., Kasumyan A. 2015. Taste preferences and taste thresholds to classical taste substances in the carnivorous fish, kutum *Rutilus frisii kutum* (Teleostei: Cyprinidae) // Physiol. Behav. V. 140. P. 111–117. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.12.022>
- Gomahr A., Palzenberger M., Kotschal K. 1992. Density and distribution of external taste buds in cyprinids // Environ. Biol. Fish. V. 33. № 1–2. P. 125–134. <https://doi.org/10.1007/BF00002559>
- Hänfling B., Bolton P., Harley M., Carvalho G.R. 2005. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwat. Biol. V. 50. № 3. P. 403–417. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01330.x>
- Harborne J.B. 1993. Introduction to ecological biochemistry. London: Acad. Press, 384 p.
- Hidaka I. 1982. Taste receptor stimulation and feeding behavior in the puffer // Chemoreception in fishes. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. P. 243–257.
- Holopainen I.J., Hyvärinen H. 1985. Ecology and physiology of crucian carp [*Carassius carassius* (L.)] in small Finnish ponds with anoxic conditions in winter // SIL Proc. 1922–2010. V. 22. № 4. P. 2566–2570. <https://doi.org/10.1080/03680770.1983.11897726>
- Horppila J. 1994. The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation // Hydrobiologia. V. 294. № 1. P. 35–41. <https://doi.org/10.1007/BF00017623>
- Horppila J., Ruuhijärvi J., Rask M. et al. 2000. Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of the large lake // J. Fish Biol. V. 56. № 1. P. 51–72. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02086.x>
- Howes G.J. 1991. Systematics and biogeography: an overview // Cyprinid fishes. Dordrecht: Springer. P. 1–33. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_1
- Hsieh K.-Y., Huang B.-Q., Wu R.-L., Chen C.-T. 2001. Color effects of lures on the hooking rates of mackerel longline fishing // Fish. Sci. V. 67. № 3. P. 408–414. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00276.x>
- Imoto J.M., Saitoh K., Sasaki T. et al. 2013. Phylogeny and biogeography of highly diverged freshwater fish species (Leuciscinae, Cyprinidae, Teleostei) inferred from mitochondrial genome analysis // Gene. V. 514. № 2. P. 112–124. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.10.019>
- Jakubowski M., Whitemar M. 1990. Comparative morphology and cytology of taste buds in teleosts // Z. Mikrosk. Anat. Forsch. V. 104. P. 529–560.
- Jiang P., Josue J., Li X. et al. 2012. Major taste loss in carnivorous mammals // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 109. № 13. P. 4956–4961. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118360109>
- Jiao H., Xie H.-W., Zhang L. et al. 2021. Loss of sweet taste despite the conservation of sweet receptor genes in insectivorous bats // Ibid. V. 118. № 4. Article e2021516118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2021516118>
- Jones L.A., Mandrak N.E., Cudmore B. 2017. Updated (2003–2015) Biological Synopsis of Grass Carp (*Ctenopharyngodon idella*) // DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/102. iv + 63 p.
- Johnsen P.B., Adams M.F. 1986. Chemical feeding stimulants for the herbivorous fish, *Tilapia zillii* // Comp. Biochem. Physiol. A Physiol. V. 83. № 1. P. 109–112. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90096-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90096-4)
- Johnsen P.B., Zhou H., Adams M.F. 1990. Gustatory sensitivity of the herbivore *Tilapia zillii* to amino acids // J. Fish Biol. V. 36. № 4. P. 587–593. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03559.x>
- Jondeung A., Sangthong P., Zardoya R. 2007. The complete mitochondrial DNA sequence of the Mekong giant catfish (*Pangasianodon gigas*), and the phylogenetic relationships among Siluriformes // Gene. V. 387. № 1–2. P. 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2006.08.001>
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kasumyan A.O. 2014. Behavior and gustatory reception of air-breathing catfishes (Clariidae) // Ibid. V. 54. № 10. P. 934–943. <https://doi.org/10.1134/S0032945214100075>
- Kasumyan A. 2018. Olfaction and gustation in Acipenseridae, with special references to the Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* // The Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869). V. 1. Biology. Cham: Springer. P. 173–205. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61664-3_10

- Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // *Fish Fish. (Oxf.)* V. 4. № 4. P. 289–347.
<https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00121.x>
- Kasumyan A.O., Nikolaeva E.V. 2002. Comparative analysis of taste preferences in fishes with different ecology and feeding // *J. Ichthyol.* V. 42. Suppl. 2. P. S203–S214.
- Kasumyan A.O., Sidorov S.S. 2010. Behavior of food objects testing by taste in the carp *Cyprinus carpio* in the norm and at chronic anosmia // *Ibid.* V. 50. № 11. P. 1043–1059.
<https://doi.org/10.1134/S003294521011010X>
- Kiyohara S., Yamashita S., Harada S. 1981. High sensitivity of minnow gustatory receptors to amino acids // *Physiol. Behav.* V. 24. № 6. P. 1103–1108.
[https://doi.org/10.1016/0031-9384\(81\)90215-8](https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90215-8)
- Kotrschal K. 1992. Quantitative scanning electron microscopy of solitary chemoreceptor cells in cyprinids and other teleosts // *Environ. Biol. Fish.* V. 35. № 3. P. 273–282.
<https://doi.org/10.1007/BF00001894>
- Kotrschal K., Palzenberger M. 1992. Neuroecology of cyprinids: comparative, quantitative histology reveals diverse brain patterns // *Ibid.* V. 33. № 1–2. P. 135–152.
<https://doi.org/10.1007/BF00002560>
- Kotrschal K., Brandstätter R., Gomahr A. et al. 1991. Brain and sensory systems // *Cyprinid fishes*. Dordrecht: Springer. P. 284–331.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_10
- Lammens E.H.R.R., Hoogenboezem W. 1991. Diets and feeding behavior // *Ibid.* P. 353–376.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_12
- Levina A.D., Mikhailova E.S., Kasumyan A.O. 2021. Taste preferences and feeding behavior in the facultative herbivore fish, Nile tilapia *Oreochromis niloticus* // *J. Fish Biol.* V. 98. № 5. P. 1385–1400.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14675>
- Li X., Li W., Wang H. et al. 2005. Pseudogenization of a sweet-receptor gene accounts for cats' indifference toward sugar // *PLoS Genet.* V. 1. № 1. Article e3. P. 27–35.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0010003>
- Lim L.S., Lai S.K.J., Yong A.S.K. et al. 2017. Feeding response of marble goby (*Oxyeleotris marmorata*) to organic acids, amino acids, sugars and some classical taste substances // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 196. P. 113–118.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.06.014>
- Mann R.H.K. 1974. Observations on the age, growth, reproduction and food of the dace *Leuciscus leuciscus* L. in two rivers in Southern England // *J. Fish Biol.* V. 6. № 3. P. 237–253.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1974.tb04542.x>
- Marui T., Caprio J. 1992. Teleost gustation // *Chemoreception in fishes*. Dordrecht: Springer. P. 171–198.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_9
- Marui T., Harada S., Kasahara Y. 1983. Gustatory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio* L. // *J. Comp. Physiol.* V. 153. № 3. P. 299–308.
<https://doi.org/10.1007/BF00612584>
- Navodaru I., Buijse A.D., Staras M. 2002. Effects of hydrology and water quality on the fish community in Danube delta lakes // *Intern. Rev. Hydrobiol.* V. 87. № 2–3. P. 329–348.
[https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200205\)87:2/3<329::AID-IROH329>3.0.CO;2-J](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200205)87:2/3<329::AID-IROH329>3.0.CO;2-J)
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. *Fishes of the World*. Fifth edition. Hoboken: John Wiley and Sons, xxxix + 707 p.
<https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- Oike H., Nagai T., Furuyama A. et al. 2007. Characterization of ligands for fish taste receptors // *J. Neurosci.* V. 27. № 21. P. 5584–5592.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0651-07.2007>
- Olén K.H., Lundh T. 2016. Feeding stimulants in an omnivorous species, crucian carp *Carassius carassius* (Linnaeus 1758) // *Aquacult. Repts.* V. 4. P. 66–73.
<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2016.06.005>
- Omran N.E., Salem H.K., Eissa S.H. et al. 2020. Chemotaxonomic study of the most abundant Egyptian sea-cucumbers using ultra-performance liquid chromatography (UPLC) coupled to high-resolution mass spectrometry (HRMS) // *Chemoecology.* V. 30. № 1. P. 35–48.
<https://doi.org/10.1007/s00049-019-00296-y>
- Osse J.W.M., Sibbing F.A., Van den Boogaart J.G.M. 1997. Intra-oral food manipulation of carp and other cyprinids: adaptations and limitations // *Acta Physiol. Scand.* V. 161. Suppl. 638. P. 47–57. Available: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9421579>
- Payne A.I. 1971. An experiment on the culture of *Tilapia esculenta* (Graham) and *Tilapia zillii* (Gervais) (Cichlidae) in fish ponds // *J. Fish Biol.* V. 3. № 3. P. 325–340.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1971.tb03688.x>
- Penttinen O.-P., Holopainen I.J. 1992. Seasonal feeding activity and ontogenetic dietary shifts in crucian carp, *Carassius carassius* // *Environmental biology of European cyprinids* Dordrecht: Springer. P. 215–222.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2544-4_19
- Perea S., Böhme M., Zupančič P. et al. 2010. Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data // *BMC Evol. Biol.* V. 10. Article 265.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-265>
- Pekař Č., Krupauer V. 1968. Food relationships between two-year old carp and tench in mixed multispecies stock. *Práce VÚRH Vodňany*. V. 8. P. 29–54.
- Petridis D. 1990. The influence of grass carp on habitat structure and its subsequent effect on the diet of tench // *J. Fish Biol.* V. 36. № 4. P. 533–544.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03555.x>
- Pipalova I. 2006. A review of grass carp use for aquatic weed control and its impact on water bodies // *J. Aquat. Plant Manag.* V. 44. P. 1–12.
- Prejs A. 1984. Herbivory by freshwater fishes and its consequences // *Environ. Biol. Fish.* V. 10. № 4. P. 281–296.
<https://doi.org/10.1007/BF00001481>
- Sayer C.D., Copp G.H., Emson D. et al. 2011. Towards the conservation of crucian carp *Carassius carassius*: Understanding the extent and causes of decline within part of its native English range // *J. Fish Biol.* V. 79. № 6. P. 1608–1624.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03059.x>
- Shamushaki V.A.J., Abtahi B., Kasumyan A.O. 2011. Olfactory and taste attractiveness of free amino acids for Persian sturgeon *Acipenser persicus*: a comparison with other acipenserids // *J. Appl. Ichthyol.* V. 27. № 2. P. 241–245.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01687.x>

- Sibbing F.A., Osse J.W.M., Terlouw A.* 1986. Food handling in the carp (*Cyprinus carpio*): its movement patterns, mechanisms and limitations // *J. Zool.* V. 210. № 2. P. 161–203. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03629.x>
- Smith C., Barber I., Wootton R.J., Chittka L.* 2004. A receiver bias in the origin of three-spined stickleback mate choice // *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* V. 271. № 1542. P. 949–955. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2690>
- Specziár A., Tölg L., Bíró P.* 1997. Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton // *J. Fish Biol.* V. 51. № 6. P. 1109–1124. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01130.x>
- Sukop I., Adamek Z.* 1995. Food biology of one-, two- and three-year-old tench in polycultures with carp and herbivorous fish // *Pol. Arch. Hydrobiol.* V. 42. № 1–2. P. 9–18.
- Sutterlin A.M., Sutterlin N.* 1970. Taste responses in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 27. № 11. P. 1927–1942. <https://doi.org/10.1139/f70-218>
- Trewavas E.* 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. London: BMNH, 583 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.123198>
- Tu Y.-H., Cooper A.J., Teng B. et al.* 2018. An evolutionarily conserved gene family encodes proton-selective ion channels // *Science.* V. 359. № 6379. P. 1047–1050. <https://doi.org/10.1126/science.aao3264>
- Wang X., Li J., He S.* 2007. Molecular evidence for the monophyly of East Asian groups of Cyprinidae (Teleostei: Cypriniformes) derived from the nuclear recombination activating gene 2 sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 42. № 1. P. 157–170. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.014>
- Wheeler A.C.* 2000. Status of the crucian carp, *Carassius carassius* (L.), in the UK // *Fish. Manag. Ecol.* V. 7. № 4. P. 315–322. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.2000.007004315.x>
- Wieser W.* 1991. Physiological energetics and ecophysiology // *Cyprinid fishes*. Dordrecht: Springer. P. 426–455. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_15
- Wiley M.J., Pescitelli S.M., Wike L.D.* 1986. The relationship between feeding preferences and consumption rates in grass carp and grass carp x bighead carp hybrids // *J. Fish Biol.* V. 29. № 4. P. 507–514. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb04966.x>
- Wootton R.J.* 1998. Ecology of teleost fishes. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 386 c.
- Yamamoto M., Ueda K.* 1978. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. III. Cypriniformes // *Nippon Suisan Gakkaishi* V. 44. № 11. P. 1201–1206. <https://doi.org/10.2331/suisan.44.1201>
- Yang L., Sado T., Hirt M.V. et al.* 2015. Phylogeny and polyploidy: resolving the classification of Cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 85. P. 97–116. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.01.014>
- Yoshii K., Kamo N., Kurihara K., Kobatake Y.* 1979. Gustatory responses of eel palatine receptors to amino acids and carboxylic acids // *J. Gen. Physiol.* V. 74. № 3. P. 301–317. <https://doi.org/10.1085/jgp.74.3.301>
- Yuan C.-X., Liang X.-F., Cai W.-J. et al.* 2020. Expansion of sweet taste receptor genes in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) coincided with vegetarian adaptation // *BMC Evol. Biol.* V. 20. Article 25. <https://doi.org/10.1186/s12862-020-1590-1>
- Zhao H., Yang J.R., Xu H., Zhang J.* 2010. Pseudogenization of the umami taste receptor gene Tas1r1 in the giant panda coincided with its dietary switch to bamboo // *Mol. Biol. Evol.* V. 27. № 12. P. 2669–2673. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq153>
- Zhao Y., Zhang L., Wang C., Xie C.* 2020. Biology and ecology of grass carp in China: a review and synthesis // *N. Am. J. Fish. Manag.* V. 40. № 6. P. 1379–1399. <https://doi.org/10.1002/nafm.10512>