

УДК 597.556.331.5.591.185.31.591.53

СРАВНЕНИЕ ВКУСОВОЙ РЕЦЕПЦИИ И ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ У НИЛЬСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS NILOTICUS* (CICHLIDAE) РАЗНОГО ВОЗРАСТА

© 2023 г. А. О. Касумян¹, *, А. Д. Левина¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.

После доработки 24.06.2022 г.

Принята к публикации 24.06.2022 г.

Сравнение вкусовых предпочтений особей двух возрастных групп нильской тилапии *Oreochromis niloticus* не выявило существенных различий. Для ювенильных особей (возраст 1.5 мес, длина тела 6.5–7.0 см, масса 5–7 г) привлекательным вкусом обладают *L*-цистеин, *L*-лизин и лимонная кислота; для половозрелых особей (4 мес, 12–15 см, 45–50 г) — *L*-цистеин и лимонная кислота. Вкус других восьми *L*-аминокислот индифферентен для рыб обеих групп. На основании полученных данных и результатов других исследований предложена гипотетическая схема, согласно которой наиболее быстрые функциональные преобразования вкусовой рецепции у рыб происходят в онтогенезе после начала внешнего питания личинок и завершаются до наступления половой зрелости. Рыбы обеих возрастных групп крайне редко повторно схватывают гранулы с вкусовыми веществами, но ювенильные особи затрачивают значительно больше времени на их оросенсорную оценку — до 1.4–1.6 раза. Независимо от возраста рыб такая оценка требует больше времени, если тестирование гранул завершается их заглатыванием. Выявленные различия могут указывать на несформированность стереотипа пищевого поведения у ювенильных особей нильской тилапии.

Ключевые слова: нильская тилапия, хеморецепция, вкус, вкусовые предпочтения, вкусовая привлекательность, пищевое поведение, онтогенез.

DOI: 10.31857/S0042875223030086, **EDN:** BYCYPW

Согласно многим исследованиям, появление морфологически сформированных вкусовых почек в онтогенезе рыб происходит при переходе ранней молоди на внешнее питание либо на несколько часов или суток раньше/позже этого возраста (Døving, Kasumyan, 2008; Касумян, 2011). Первые вкусовые почки локализованы в глубине ротовой полости ближе к глоточной зоне, но затем их число быстро увеличивается и постепенно зона их распространения расширяется в ростральном направлении вплоть до ротового отверстия (Певзнер, 1985; Hansen et al., 2002). На поверхности тела наружные (экстраоральные) вкусовые почки у тех видов рыб, для которых они характерны, появляются позже внутриротовых (интраоральных) — вначале на губах, усах и прилегающих участках головы, но в дальнейшем могут возникать на туловище и плавниках молоди (Девидина, Кажлаев, 1992; Northcutt, 2005). Общее число вкусовых почек по мере роста рыб увеличивается (Finger et al., 1991).

О развитии вкусовой рецепции в онтогенезе рыб известно мало. Морфологическая сформированность вкусовых почек у ранней молоди, нали-

чие в них всех типов клеток, присущих взрослым рыбам, и открытая наружу вкусовая пора неоспоримо указывают на функциональную зрелость этих структур (Døving, Kasumyan, 2008). Однако экспериментальные подтверждения этого всё ещё мало численны. Показано, что личинки ряда видов рыб (каarp *Cyprinus carpio*, радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, щука *Esox lucius*, судак *Zander luciopectra*, нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, европейская ряпушка *Coregonus albula*) в возрасте нескольких недель различаются по потреблению науплий артемии *Artemia salina*, предварительно вымоченных в соке лимона или в растворах хлорида натрия и некоторых других веществ (Appelbaum, 1980). Личинки сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus*, находящиеся на этапе смешанного питания, и личинки, перешедшие на полное экзогенное питание, реагируют на пищевые гранулы, содержащие сахарозу, хлорид натрия или кальция, таким же образом, как и более старшие по возрасту мальки. Но реакция на некоторые из вкусовых веществ (лимонная кислота), проявляемая мальками, у личинок ещё отсутствует (Касумян, Кажлаев, 1993). Различия в широте

спектра вкусовых веществ у молоди осетровых рыб (Acipenseridae) разного возраста подтверждают данные, полученные с использованием свободных аминокислот. Для личинок русского осетра *A. gueldenstaedtii* (общая длина (*TL*) 21–25 мм, возраст 3–5 сут после начала экзогенного питания) число аминокислот, эффективных для внутриротовых и наружных вкусовых рецепторов, значительно меньше, чем для мальков (*TL* 60–70 мм, 30–35 сут) (Касумян и др., 1992). Заметно различаются вкусовые спектры аминокислот у молоди озёрного гольца *Salvelinus namaycush* возрастом 4 и 11–12 мес (*TL* соответственно 2.7–3.0 и 70–90 мм) (Касумян, Сидоров, 2001). Выявлены различия в интенсивности потребления корма со вкусовыми добавками у мелкой (0.4 г) и крупной (2.0 г) молоди чавычи *O. tshawytscha* (Hughes, 1991, 1993). Однако эксперименты на молоди кумжи *Salmo trutta* в возрасте 3, 6 и 18 мес не обнаруживают каких-либо существенных изменений вкусовой рецепции у рыб в этом возрастном диапазоне (Касумян, Сидоров, 2005).

В целом имеющиеся результаты указывают на то, что начинающая питаться ранняя молодь рыб способна дифференцировать вкусовые качества корма, однако её вкусовая система ещё не может быть признана функционально сформированной (Kasumyan, 1992). Вопрос о том, насколько быстро и к какому возрасту вкусовая рецепция достигает в онтогенезе рыб своего дефинитивного состояния, остаётся дискуссионным, и для его выяснения требуются дополнительные исследования. В связи с этим цель нашей работы: сравнить вкусовые предпочтения особей нильской тилляпии двух возрастных групп — ювенильных и половозрелых, а также выяснить особенности пищевого поведения, сопровождающего процесс тестирования оросенсорных качеств корма, у рыб, различающихся по возрасту.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты выполнены на 12 ювенильных (возраст ~ 1.5 мес, длина 6.5–7.0 см, масса тела 5–7 г) и 12 половозрелых (4 мес, 12–15 см, и 45–50 г) особях нильской тилляпии. Некоторые из рыб старшей группы имели характерную для зрелых самцов вида красную окраску на брюхе и нижней поверхности головы. Все рыбы предоставлены “Craft Tau Ltd.” (Москва) соответственно в 2015 и 2017 гг. После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких суток содержали в аквариуме объёмом 150 л при температуре воды 24°C. Кормление проводили живыми личинками хирономид (Chironomidae).

Для опытов рыб размещали индивидуально по пластиковым прямоугольным аквариумам (10 л) с непрозрачными стенками кроме передней, что препятствовало зрительным контактам соседних рыб. Воду в каждом аквариуме аэрировали микроком-

прессорами АЗН-4 (“Киевское научно-производственное объединение реле и автоматики”, СССР), температуру воды поддерживали ~ 24°C регулируемые термонагревателями Aquael Easy Heater 25 W (“Aquael”, Польша). Рыб кормили живыми личинками хирономид один раз в сутки (~ 18:00) после завершения опытов, излишки корма удаляли через 15 мин после его внесения в аквариум.

До начала опытов рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем гранулы, вырезанные из агар-агарового геля (Reanal, 2%) и содержащие водный экстракт личинок хирономид (175 г/л) и краситель Ponceau 4R (5 мкМ; “Chroma-Gesellschaft Schmidt GmbH”, Германия). Обучение завершали после того, как все рыбы начинали подплывать и быстрым броском схватывать поданную гранулу почти сразу же после падения её в воду (в течение первых 2–3 с). Обученные рыбы обеих размерных групп крайне редко игнорировали внесённую гранулу.

Для опытов использовали гранулы, содержащие одну из 10 L-аминокислот (цистеин, лизин, пролин, гистидин, глицин, аланин — 0.1 М; триптофан, аспарагиновая и глутаминовая кислоты — 0.01 М; тирозин — 0.001 М) или лимонную кислоту (0.1 М). Выбор этих веществ обусловлен их разной вкусовой привлекательностью для нильской тилляпии (Levina et al., 2021). Гранулы с экстрактом личинок хирономид использовали для оценки пищевой мотивации опытных рыб. Все гранулы содержали краситель Ponceau 4R. В качестве контроля использовали гранулы, содержащие только краситель. Вкусовые вещества, экстракт личинок хирономид и краситель вносили в горячий раствор агар-агара (60–70°C). Агар-агаровый гель с экстрактом хранили при 5°C не более 3 сут, остальные — до двух недель при тех же условиях. Гранулы (длина 4 мм, диаметр 2 мм, объём 12.56 мм³) вырезали трубкой из нержавеющей стали непосредственно перед внесением их в аквариум.

В ходе опыта регистрировали число схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, а также фиксировали, завершался ли опыт заглатыванием или отказом рыбы от потребления гранулы. Об окончательном отказе от потребления судили по прекращению повторных схватываний, потере рыбой интереса к грануле и уходу в сторону. Каждый опыт продолжался ~1–2 мин. Если рыба не схватывала гранулу в течение 1 мин или потребление гранулы невозможно было определить из-за её разрушения рыбой и образования большого числа фрагментов, опыт не учитывали. Несъеденную гранулу или её фрагменты из аквариума удаляли сразу после окончания опыта. Гранулы с разными веществами подавали рыбам в случайной последовательности, с каждой рыбой выполняли равное число опытов с каждым типом гранул. Ин-

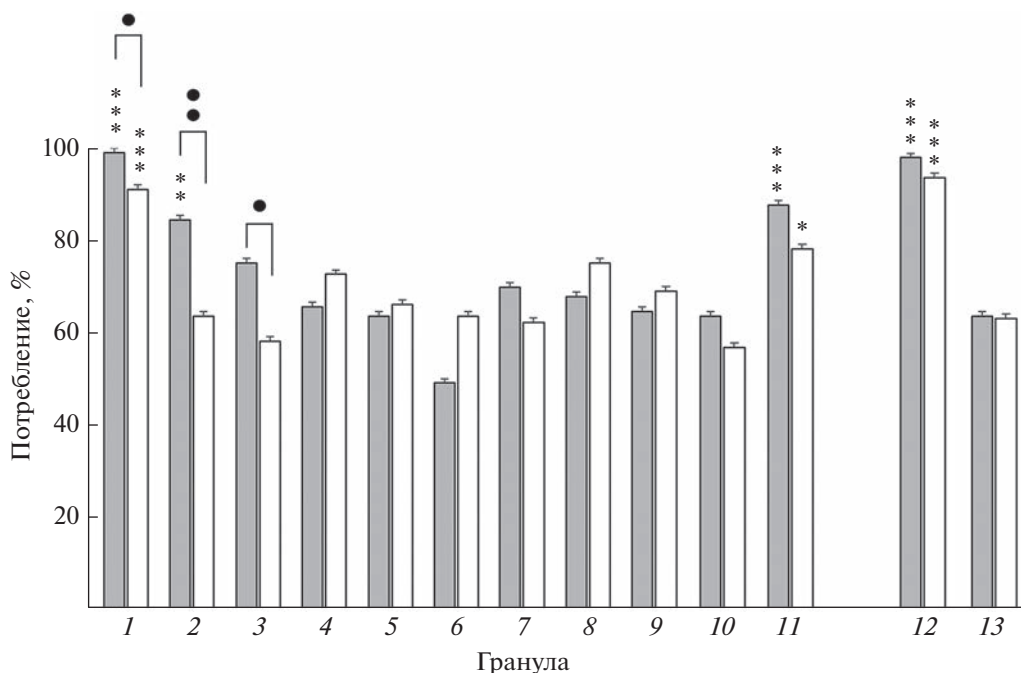


Рис. 1. Потребление (средние значения) нильской тилапией *Oreochromis niloticus* разного возраста агар-агаровых гранул с веществами: 1–6 (0.1 М): 1 – L-цистеин, 2 – L-лизин, 3 – L-пролин, 4 – L-гистидин, 5 – глицин, 6 – L-аланин; 7–9 (0.01 М): 7 – L-триптофан, 8 – L-аспарагиновая кислота, 9 – L-глутаминовая кислота; 10 – L-тирозин, 0.001 М, 11 – лимонная кислота, 0.1 М, 12 – водный экстракт личинок Chironomidae, 175 г/л, 13 – контроль; (■) – ювенильные рыбы, (□) – половозрелые рыбы; (┐) – ошибка средней; отличия по отношению к контролю достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; различия между ювенильными и половозрелыми рыбами достоверны при p : ● < 0.05, ●● < 0.01.

тервал между опытами был не менее 10–15 мин. Детальная процедура приготовления гранул и проведения опытов изложена ранее (Касумян, Прокопова, 2001; Levina et al., 2021).

Общее число выполненных опытов – 2787. Для статистического анализа результатов использовали критерий χ^2 , U-критерий Манна–Уитни и ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для молоди тилпии привлекательным вкусом обладают две из 10 использованных аминокислот – цистеин и лизин, повышающие потребление гранул в 1.6 и 1.3 раза относительно контроля. У тилпии старшей по возрасту группы таким действием обладает только цистеин, вызывающий повышение потребления гранул в 1.4 раза относительно контроля. Для младших и старших по возрасту групп привлекательным вкусом обладают также лимонная кислота, усиливающая потребление гранул соответственно в 1.4 и 1.2 раза, и экстракт личинок хиромид, гранулы с которым рыбы обеих групп потребляют в 1.5 раза лучше, чем контрольные (рис. 1).

Потребление контрольных гранул практически совпадает у младших и старших по возрасту рыб – соответственно 63.5 и 63.0%. Из остальных 12 типов

гранул потребление гранул пяти типов несколько выше у рыб старшей группы ($p > 0.05$), а гранулы семи других типов потребляются охотнее молодью, но эти различия значимы лишь для гранул, содержащих цистеин, лизин и пролин (рис. 1).

Для обеих возрастных групп характерны крайне редкие случаи, когда отвергнутую гранулу рыбы схватывали повторно. Так, при использовании гранул с аминокислотами доля опытов с повторными схватываниями составляет всего 4.4 и 1.8% соответственно для младших и старших по возрасту рыб, причём максимальное число схватываний гранулы в опыте не более соответственно трёх и двух (рис. 2). Таким же образом рыбы реагируют на гранулы других типов – с лимонной кислотой, экстрактом хиромид и контрольные гранулы.

Поскольку опыты, в которых происходили повторные схватывания гранулы, крайне малочисленны, средние значения длительности удержания гранулы рыбами во время первого схватывания и суммарно за опыт различаются незначительно или совпадают. У молоди рыб суммарная длительность удержания гранулы, по сравнению с контролем, выше в опытах с цистеином, лизином, аланином и лимонной кислотой, у рыб старшей группы – только в опытах с цистеином, во всех других случаях различия недостоверны ($p > 0.05$).

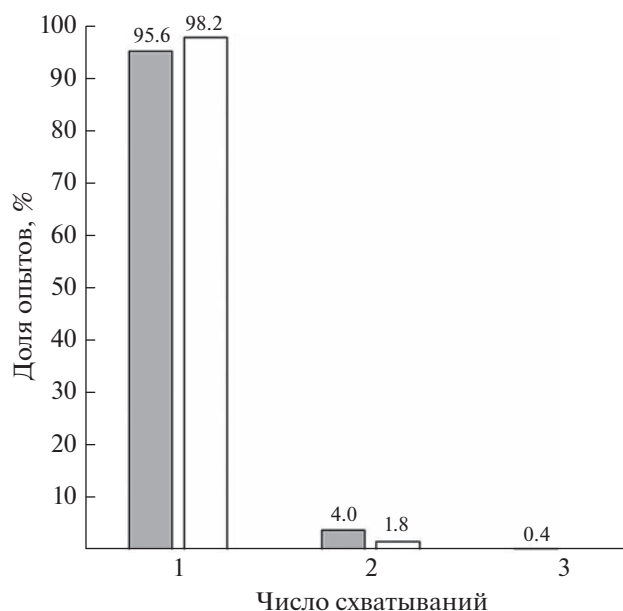


Рис. 2. Доля всех опытов с разным числом схватываний гранулы. Обозначения см. на рис. 1.

Рыбы младшей возрастной группы удерживают гранулы всех без исключения 13 типов дольше, чем старшие рыбы – до 1.4–1.6 раза, причём для

всех типов гранул эти различия высоко достоверны ($p < 0.1$) (рис. 3).

Сравнение поведения рыб в опытах, завершившихся заглатыванием гранулы (ПГ-опыты), и в опытах, в которых гранула рыбами в итоге была отвергнута (ОГ-опыты), показывает, что более молодые рыбы в ОГ-опытах схватывают гранулы шести типов достоверно большее число раз, чем в ПГ-опытах. Для рыб старшей группы статистически значимые различия по числу схватываний в ПГ- и ОГ-опытах отсутствуют. Рыбы обеих возрастных групп удерживают гранулы всех типов достоверно дольше в ПГ-опытах, чем ОГ-опытах. И только у молодых рыб это различие недостоверно в опытах с лимонной кислотой. Различие между ПГ- и ОГ-опытами по длительности удержания гранулы у старшей группы выражено сильнее по кратности превышения и по степени достоверности (табл. 1, 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

У многих видов рыб первые зрелые вкусовые почки появляются в возрасте, когда ранняя молодь переходит на питание внешним кормом, а у некоторых видов ещё у эмбрионов до вылупления (Døving, Kasumyan, 2008; Atkinson et al., 2016). У нильской тилляпии, развивающейся при 27–29°C,

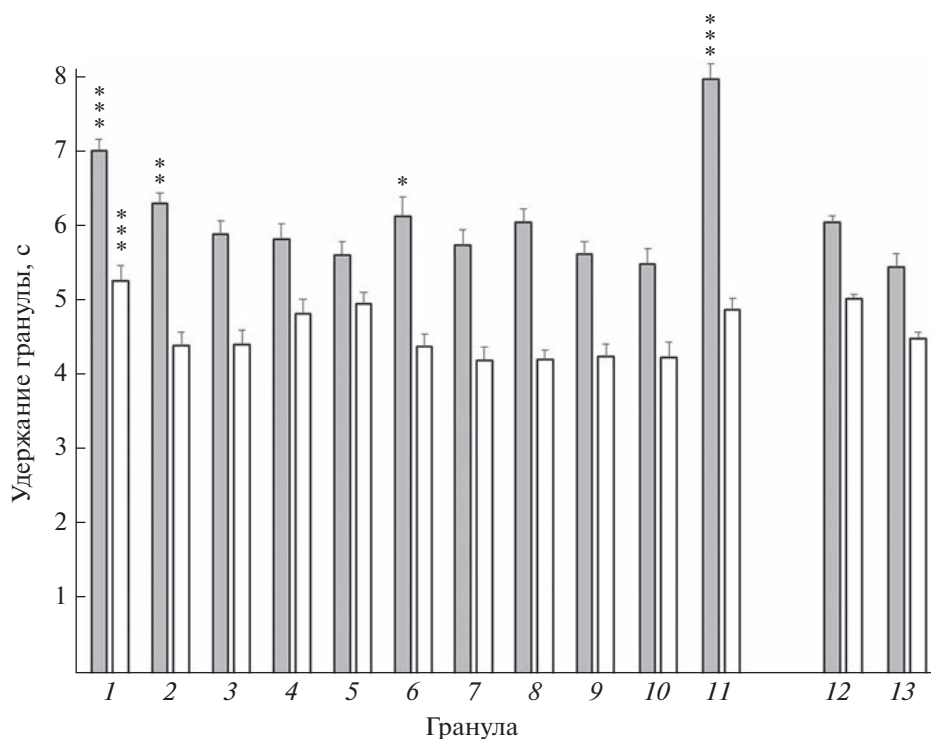


Рис. 3. Длительность удержания (средние значения) нильской тилляпией *Oreochromis niloticus* агар-агаровых гранул с веществами. Различия между ювенильными и половозрелыми рыбами достоверны при $p < 0.1$ для всех типов гранул. Обозначения см. на рис. 1.

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) ювенильных особей нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) и отверганием (под чертой) гранулы с тестируемыми веществами

Вещество	Концентрация, М	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
L-цистеин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.00}$	$\frac{6.94 \pm 0.15}{9.32}$	$\frac{6.94 \pm 0.15}{9.32}$	$\frac{95}{1}$
L-лизин	0.1	$\frac{1.01 \pm 0.01^{**}}{1.13 \pm 0.09}$	$\frac{6.36 \pm 0.12^*}{5.32 \pm 0.51}$	$\frac{6.41 \pm 0.13^*}{5.49 \pm 0.50}$	$\frac{81}{15}$
L-пролин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.08 \pm 0.06}$	$\frac{6.38 \pm 0.13^{***}}{3.72 \pm 0.43}$	$\frac{6.54 \pm 0.13^{***}}{3.78 \pm 0.43}$	$\frac{72}{24}$
L-гистидин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0^{***}}{1.33 \pm 0.09}$	$\frac{6.57 \pm 0.13^{***}}{3.39 \pm 0.41}$	$\frac{6.57 \pm 0.13^{***}}{4.30 \pm 0.42}$	$\frac{63}{33}$
Глицин	0.1	$\frac{1.05 \pm 0.03}{1.11 \pm 0.07}$	$\frac{6.27 \pm 0.17^{***}}{3.79 \pm 0.30}$	$\frac{6.48 \pm 0.11^{***}}{4.01 \pm 0.30}$	$\frac{61}{35}$
L-аланин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.06 \pm 0.05}$	$\frac{7.23 \pm 0.18^{***}}{4.68 \pm 0.35}$	$\frac{7.46 \pm 0.26^{***}}{4.77 \pm 0.34}$	$\frac{47}{49}$
L-триптофан	0.01	$\frac{1.01 \pm 0.01^{**}}{1.17 \pm 0.07}$	$\frac{6.46 \pm 0.15^{***}}{3.41 \pm 0.30}$	$\frac{6.53 \pm 0.18^{***}}{3.83 \pm 0.32}$	$\frac{67}{29}$
L-аспарагиновая кислота	0.01	$\frac{1.00 \pm 0^*}{1.06 \pm 0.04}$	$\frac{6.38 \pm 0.14^{***}}{5.10 \pm 0.40}$	$\frac{6.38 \pm 0.14^{**}}{5.25 \pm 0.41}$	$\frac{65}{31}$
L-глутаминовая кислота	0.01	$\frac{1.02 \pm 0.02^*}{1.03 \pm 0.03}$	$\frac{6.24 \pm 0.13^{***}}{4.20 \pm 0.29}$	$\frac{6.34 \pm 0.12^{***}}{4.23 \pm 0.29}$	$\frac{62}{34}$
L-тирозин	0.001	$\frac{1.02 \pm 0.02^*}{1.11 \pm 0.05}$	$\frac{6.16 \pm 0.14^{***}}{3.94 \pm 0.46}$	$\frac{6.21 \pm 0.13^{***}}{4.16 \pm 0.45}$	$\frac{61}{35}$
Лимонная кислота	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.00 \pm 0}$	$\frac{8.06 \pm 0.21}{6.68 \pm 0.77}$	$\frac{8.10 \pm 0.20}{6.68 \pm 0.77}$	$\frac{99}{14}$
Экстракт Chironomidae	175	$\frac{1.00 \pm 0}{1.00 \pm 0}$	$\frac{6.03 \pm 0.08}{5.04 \pm 1.03}$	$\frac{6.03 \pm 0.08}{5.04 \pm 1.03}$	$\frac{94}{2}$
Контроль		$\frac{1.00 \pm 0.1}{3 \pm 0.03}$	$\frac{6.38 \pm 0.12^{***}}{3.72 \pm 0.28}$	$\frac{6.38 \pm 0.12^{***}}{3.75 \pm 0.28}$	$\frac{61}{35}$

Примечание. Здесь и в табл. 2: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта хинономид приведена в г/л; различия между опытами, завершившимися потреблением и отверганием гранул, достоверны при p : * < 0.05 , ** < 0.01 , *** < 0.01 . Отмечены (затенены) типы гранул, для которых статистическое сравнение не проведено из-за недостаточности объёма ($n < 6$) одной из выборок.

первые вкусовые почки обнаруживают в эпителии глотки у начавших питаться личинок длиной 7.3 мм в возрасте 9 сут после оплодотворения (Morrison et al., 2001). По другим данным, первые вкусовые почки у нильской тилляпии появляются в области глотки на второй день после вылупления, а на пятый день – на губах личинок, если развитие протекает при 28–31°C (Kawamura, Washiyama, 1989). В дальнейшем число вкусовых почек продолжает увеличиваться (Iwai, 1980), и у рыб длиной 4.5–10.0 см вкусовые почки встречаются по всей ротовой полости – на губах и челюстях, на нёбе, языке и ротовых складках (Elsheikh et al., 2012).

О функциональном состоянии вкусовой системы у молоди нильской тилляпии известно, что личинки в возрасте менее трёх недель одинаково охотно потребляют живых науплиев артемии, вымоченных в течение 3–5 мин в соке лимона или в растворах хлорида натрия, цикломата, хинингидрохлорида или сульфата хинина. Но для молоди в возрасте 3–8 недель науплии, вымоченные в лимонном соке, становятся менее привлекательными (Appelbaum, 1980). Отсутствие контроля в этих экспериментах не позволяет прийти к заключению, обладают ли ранние личинки способностью дифференцировать корм по его вкусовым свой-

Таблица 2. Вкусовые ответы ($M \pm m$) половозрелых особей нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) и отверганием (под чертой) гранулы с тестируемыми веществами

Вещество	Концентрация, М	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
<i>L</i> -цистеин	0.1	1.02 ± 0.02	$5.29 \pm 0.13^{**}$	$5.33 \pm 0.13^{**}$	<u>61</u>
		1.00 ± 0	4.17 ± 2.06	4.17 ± 2.06	6
<i>L</i> -лизин	0.1	1.02 ± 0.02	$5.14 \pm 0.16^{***}$	$5.19 \pm 0.17^{***}$	<u>47</u>
		1.00 ± 0	2.92 ± 0.19	2.92 ± 0.19	27
<i>L</i> -пролин	0.1	1.05 ± 0.03	$5.29 \pm 0.12^{***}$	$5.41 \pm 0.14^{***}$	<u>43</u>
		1.00 ± 0	2.98 ± 0.25	2.98 ± 0.25	31
<i>L</i> -гистидин	0.1	1.02 ± 0	$5.40 \pm 0.16^{***}$	$5.47 \pm 0.17^{***}$	<u>53</u>
		1.00 ± 0	3.04 ± 0.27	3.04 ± 0.27	20
Глицин	0.1	1.02 ± 0.02	$5.30 \pm 0.13^{***}$	$5.40 \pm 0.14^{***}$	<u>41</u>
		1.00 ± 0	4.01 ± 0.30	4.01 ± 0.30	21
<i>L</i> -аланин	0.1	1.04 ± 0.03	$5.11 \pm 0.11^{***}$	$5.22 \pm 0.12^{***}$	<u>47</u>
		1.00 ± 0	2.86 ± 0.20	2.86 ± 0.20	27
<i>L</i> -триптофан	0.01	1.02 ± 0.02	$5.10 \pm 0.12^{***}$	$5.15 \pm 0.12^{***}$	<u>46</u>
		1.00 ± 0	2.60 ± 0.20	2.60 ± 0.20	28
<i>L</i> -аспарагиновая кислота	0.01	1.02 ± 0.02	$4.57 \pm 0.10^{***}$	$4.62 \pm 0.11^{***}$	<u>54</u>
		1.00 ± 0	2.90 ± 0.26	2.90 ± 0.26	18
<i>L</i> -глутаминовая кислота	0.01	1.04 ± 0.03	$4.91 \pm 0.10^{***}$	$5.02 \pm 0.12^{***}$	<u>51</u>
		1.00 ± 0	2.47 ± 0.14	2.47 ± 0.14	23
<i>L</i> -тирозин	0.001	1.02 ± 0.02	$5.31 \pm 0.16^{***}$	$5.38 \pm 0.17^{***}$	<u>42</u>
		1.00 ± 0	2.69 ± 0.17	2.69 ± 0.17	32
Лимонная кислота	0.1	1.02 ± 0.02	$5.42 \pm 0.11^{***}$	$5.48 \pm 0.12^{***}$	<u>56</u>
		1.00 ± 0	2.98 ± 0.21	2.98 ± 0.21	17
Экстракт Chironomidae	175	1.01	$5.13 \pm 0.05^{***}$	$5.14 \pm 0.05^{***}$	<u>350</u>
		1.00	2.98 ± 0.43	2.98 ± 0.43	24
Контроль		1.02 ± 0.01	$3.14 \pm 0.06^{***}$	$5.31 \pm 0.07^{***}$	<u>225</u>
		1.02 ± 0.01	2.99 ± 0.08	3.00 ± 0.08	132

ствам или такая возможность возникает лишь у более старшей молодежи.

Из методически строго выполненных экспериментов следует, что крупная молодь нильской тилляпии длиной 6.5–7.0 см и массой тела 5–7 г проявляет вкусовое предпочтение ко многим аминокислотам, сахарам, другим веществам и к экстрактам кормовых организмов (Виноградская, Касумян, 2019; Касумян, Виноградская, 2019; Levina et al., 2021). Близкая по размерам нильская тилляпия (5.5–11.5 г) с разной интенсивностью потребляет корм, содержащий разные органические кислоты (лимонная, уксусная, щавелевая, пропионовая, молочная кислоты), причём реакция рыб зависит от концентрации кислот в корме (Xie et al., 2003).

Наше сравнение двух групп нильской тилляпии, в которых рыбы различаются по возрасту и длине тела более чем в два раза (1.5 и 4 мес, 6.5–7 и 12–15 см), а по массе тела почти в 10 раз (5–7 и 45–50 г), не обнаруживает существенных различий в их вкусовых предпочтениях. Для рыб обеих групп наиболее привлекательны по вкусу цистеин и лимонная кислота, а также экстракт хирономид – комплексный натуральный вкусовой стимул. Все остальные использованные вещества также одинаковы по своим вкусовым качествам для рыб сравниваемых групп – вкус этих веществ для рыб безразличен, поскольку их присутствие в составе гранул не оказывает значимого влияния на потребление, за исключением лизина, гранулы с которым ювенильные особи тилляпии, в отличие

от старших рыб, потребляют более охотно, чем контрольные гранулы (рис. 1).

Потребление рыбами разных групп большинства из использованных типов гранул — 10 из 13 — сходно или совпадает, несмотря на разницу рыб в возрасте и размерах. Статистически значимое различие между потреблением рыбами двух групп выявлено лишь для гранул с цистеином, наиболее привлекательным по вкусу веществом для рыб обеих групп, с лизином, привлекательным только для рыб младшей группы, и с пролином, имеющим безразличный вкус. Гранулы с этими аминокислотами охотнее потребляют ювенильные особи, что, возможно, обусловлено особенностями метаболизма рыб этого возраста (Clements, Raubenheimer, 2006; He et al., 2013; Rønnestad et al., 2013).

В целом результаты нашего исследования показывают значительное совпадение вкусовой рецепции у сравниваемых возрастных групп нильской тилапии. Это даёт основание считать, что в онтогенезе рыб процесс функционального формирования вкусовой системы завершается или близок к завершению уже у ювенильных особей, т.е. задолго до достижения половой зрелости. Аналогичные результаты известны для лососёвых рыб. У ранней молоди кумжи вскоре после перехода на полное экзогенное питание (3 мес, *TL* 3–4 см, 1.2 г) и у более старшей молоди (6 и 18 мес, *TL* 5–6 и 10–15 см, 2 и 9–15 г) вкусовые предпочтения различаются слабо (Касумян, Сидоров, 2005). У личинок озёрного гольца, полностью перешедших на экзогенное питание, спектр веществ, влияющих на потребление гранул, существенно уже, чем у подросших мальков (соответственно 4 и 11–12 мес, *TL* 2.7–3.0 и 7.0–9.0 см), но в дальнейшем у старшей молоди (15 мес, *TL* 9–11 см) вкусовые предпочтения уже не изменяются (Касумян, Сидоров, 2001). Данные, полученные для озёрного гольца, а также результаты исследований вкусовых предпочтений молоди осетровых рыб (Касумян и др., 1992; Касумян, Кажлаев, 1993), позволяют заключить, что наиболее быстрые функциональные преобразования вкусовой системы, прежде всего расширение вкусовых спектров, происходят в онтогенезе рыб после начала внешнего питания и завершаются до наступления половой зрелости. К этому времени, по-видимому, достигает предела и уровень чувствительности рыб к вкусовым стимулам (Kasumyan, 2018).

У многих рыб этот период жизни сопряжён с быстрыми изменениями состава потребляемых организмов и ростом разнообразия питания (Keast, 1978; Ringler, 1994; Hughes, 1997). Ранняя молодь нильской тилапии питается в основном животной пищей — организмами зоопланктона, водными клещами (Hydracarina), водными личинками насекомых (Insecta). Но с возрастом доля фитопланктона в питании быстро увеличивается и по достиже-

нии рыбами длины ~ 6 см он начинает доминировать (Trewavas, 1983). Взрослые особи в основном питаются планктонными цианобактериями (Cyanophyta), зелёными (Chlorophyta) и диатомовыми водорослями (Diatomeae), реже — макрофитами, донными водорослями и детритом, ракообразными (Crustacea), личинками Chironomidae и другими мелкими животными (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983; Getachew, 1987, 1993; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, Fernando, 1989).

Пищевое поведение у сравниваемых возрастных групп нильской тилапии сходное — рыбы обоего возраста не склонны совершать манипуляции с гранулами, т.е. отвергать и схватывать их повторно (рис. 2). Такое поведение может быть связано с социальным образом жизни тилапии и некоторыми другими факторами (Levina et al., 2021). Обращает на себя внимание более длительное удержание гранулы в ротовой полости молодыми тилапиями, причём различие при сравнении со старшими рыбами (до 1.4–1.6 раза) высоко достоверно для всех без исключения типов гранул (рис. 3).

Возможно, длительное удержание гранулы, т.е. время, требуемое для оценки её сенсорных качеств, обусловлено разным соотношением размера гранулы и размера ротовой полости рыб. В опытах с рыбами обеих возрастных групп использовали стандартные по размерам гранулы, поэтому их относительные размеры значительно больше для младших по возрасту тилапий, чем для старших. Вполне возможно, сенсорная оценка относительно крупных гранул требует больших затрат времени. Нельзя исключать, что более длительное удержание гранул младшими рыбами обусловлено небольшим числом вкусовых почек или недостаточной зрелостью механизмов обработки сенсорной информации в мозговых центрах. Сенегальский многопёр *Polypterus senegalus* удерживает во рту гранулы тем дольше, чем они крупнее, причём независимо от их вкусовых качеств (Sataeva, Kasumyan, 2022). Сходным образом реагируют на разные по размерам пищевые объекты и некоторые другие рыбы (Stradmeyer et al., 1988; Linnér, Brännäs, 1994). Однако связь между относительными размерами объекта и временем удержания не всегда прямолинейна (Smith et al., 1995) или может отсутствовать (Касумян, Сидоров, 2005).

Независимо от возраста нильская тилапия затрачивает значительно больше времени на оценку оросенсорных качеств гранулы в случае её заглатывания, чем перед отказом от потребления схваченной гранулы. Длительность удержания половозрелыми тилапиями всех типов гранул в ПГ-опытах достоверно больше, чем в ОГ-опытах. Такой же стереотип поведения характерен и для молодых тилапий, однако разница между длительностью удержаний гранул в ПГ- и ОГ-опытах у них выра-

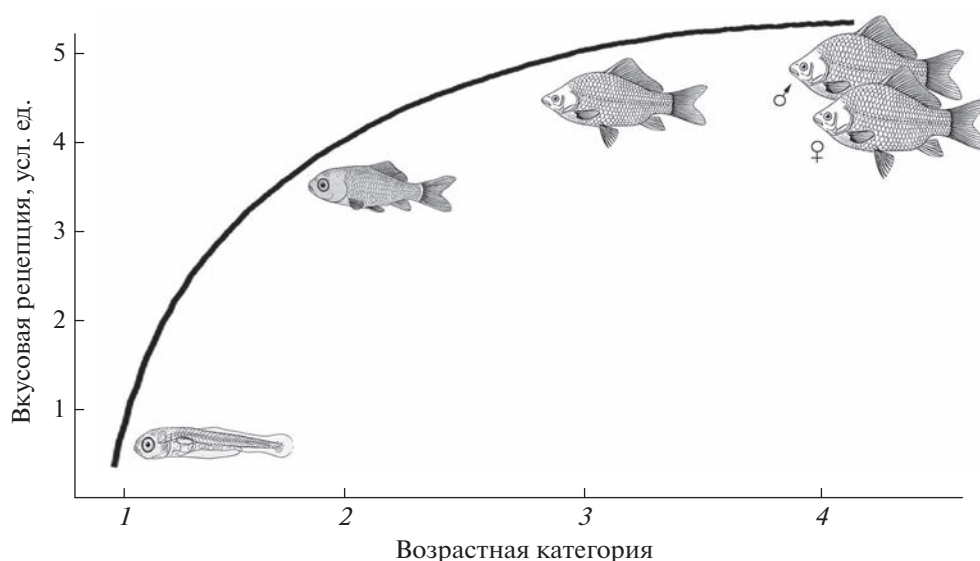


Рис. 4. Гипотетическая схема формирования вкусовой рецепции в онтогенезе рыб: 1 — личинки, 2 — мальки, 3 — ювенильные особи, 4 — половозрелые особи.

жена слабее, причём молодым рыбам, как отмечено выше, для оценки многих типов гранул чаще требуются промежуточные тестирования (табл. 1, 2). Эти различия могут указывать на то, что стереотип пищевого поведения у молодых рыб ещё не сформировался окончательно.

Таким образом, наше исследование позволило уточнить сроки и темпы формирования вкусовой функции в онтогенезе рыб. Полученные результаты с большой очевидностью показывают, что спектр стимулов, эффективных для вкусовой системы, стабилизируется по достижению рыбами ювенильного возраста. Каких-либо явных изменений широты и состава спектра вкусовых стимулов в дальнейшем не происходит. Исходя из выполненного исследования и учитывая данные других работ, проведённых на различных по систематике и образу жизни видах (Appelbaum, 1980; Касумян и др., 1992; Касумян, Кажлаев, 1993; Касумян, Сидоров, 2001, 2005), предложена гипотетическая схема развития вкусовой рецепции в онтогенезе рыб (рис. 4). Согласно схеме, способность реагировать на вкусовые раздражители возникает уже у личинок рыб, переходящих или только что перешедших на полное экзогенное питание, т.е. практически в то же время, когда появляются первые морфологически зрелые вкусовые почки (Døving, Kasumyan, 2008). У личинок этого возраста спектр эффективных стимулов ещё узкий, но вкусовая рецепция быстро развивается, и у мальков она обеспечивает восприятие и адекватную реакцию уже на большое число вкусовых веществ. У рыб ювенильного возраста функцию вкусовой системы следует признать близкой к дефинитивному уровню развития или достигшей его, причём не только по

широте воспринимаемых вкусовых стимулов, но, по-видимому, и по уровню чувствительности к вкусовым стимулам, как это следует из результатов, полученных для молоди осетровых рыб (Касумян, Кажлаев, 1993). Становится ли к ювенильному возрасту хорошо проявляющаяся у взрослых особей способность рыб различать вкус близких по структуре веществ максимально развитой, остаётся невыясненным. Ответ на этот важный вопрос требует дальнейших исследований.

Функциональное развитие вкусовой системы остаётся недостаточно изученным не только у рыб, но и у других позвоночных, в том числе у человека (Kapsimali, Barlow, 2013; Forestell, Mennella, 2015). Но имеющиеся данные свидетельствуют о значительном сходстве темпов формирования вкусовой функции в онтогенезе у этих филогенетически далёких групп позвоночных. У рыб и млекопитающих зрелые вкусовые почки появляются рано, у человека, например, задолго до рождения, и к началу питания обеспечивают дифференцированные ответы на многие вкусовые стимулы (Steiner, 1979). Эти возможности быстро развиваются и некоторые функциональные параметры вкусовой системы у человека в подростковом возрасте даже выше, чем у взрослых (Temple et al., 2002; Pavlidis et al., 2013; Mennella et al., 2014). Учитывая многообразие рыб по образу жизни и питанию, процесс формирования вкусовой рецепции у некоторых видов может отклоняться от предложенной гипотетической схемы (рис. 4). Выяснение этих особенностей является важным для понимания базовых закономерностей развития функции вкусовой системы животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Л.Р. Тауфику (ООО "Craft Tau Ltd.") за предоставление нильской тилипии для опытов, А.А. Кажлаеву (МГУ) за содержание рыб, Е.А. Марусову (МГУ) за высказанные 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

- Виноградская М.И., Касумян А.О. 2019. Вкусовая привлекательность водных организмов для нильской тилипии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 318–328. <https://doi.org/10.1134/S0042875219030226>
- Девицина Г.В., Кажлаев А.А. 1992. Развитие хемосенсорных органов у сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus* // Там же. Т. 32. № 5. С. 167–175.
- Касумян А.О. 2011. Функциональное развитие хемосенсорных систем в онтогенезе рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 205–213.
- 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., Кажлаев А.А. 1993. Поведенческие ответы ранней молоди сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus* (Acipenseridae) на вещества, вызывающие основные типы вкусовых ощущений // Там же. Т. 33. № 3. С. 427–436.
- Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Там же. Т. 41. № 5. С. 670–685.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2001. Вкусовая чувствительность молоди озерного гольца *Salvelinus namaycush* (Salmonidae) // Вопр. рыболовства. Прилож. 1. С. 121–125.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 117–130.
- Касумян А.О., Сидоров С.С., Пащенко Н.И., Немчинов А.В. 1992. Экстраоральная и интраоральная вкусовая чувствительность молоди русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* к аминокислотам // ДАН СССР. Т. 322. № 1. С. 193–195.
- Певзнер Р.А. 1985. Ультраструктурная организация вкусовых рецепторов костно-хрящевых рыб. III. Личинки в период желточного питания // Цитология. Т. 27. № 11. С. 1240–1246.
- Appelbaum S. 1980. Versuche zur Geschmacksperezeption einiger Süßwasserfische im larvalen und adulten Stadium // Arch. Fischereiwiss. V. 31. № 2. P. 105–114.
- Atkinson C.J.L., Martin K.J., Fraser G.J., Collin S.P. 2016. Morphology and distribution of taste papillae and oral den-ticles in the developing oropharyngeal cavity of the bamboo shark, *Chiloscyllium punctatum* // Biol. Open. V. 5. № 12. P. 1759–1769. <https://doi.org/10.1242/bio.022327>
- Clements K.D., Raubenheimer D. 2006. Feeding and nutrition // The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press. P. 47–82.
- Døving K.B., Kasumyan A. 2008. Chemoreception // Fish Larval Physiology. Boca Raton: CRC Press. P. 331–394. <https://doi.org/10.1201/9780429061608-15>
- Elsheikh E.H., Nasr E.S., Gamal A.M. 2012. Ultrastructure and distribution of the taste buds in the buccal cavity in relation to the food and feeding habit of a herbivorous fish: *Oreochromis niloticus* // Tissue Cell. V. 44. № 3. P. 164–169. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2012.02.002>
- Finger T.E., Drake S.K., Kotrschal K. et al. 1991. Postlarval growth of the peripheral gustatory system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Comp. Neurol. V. 314. № 1. P. 55–66. <https://doi.org/10.1002/cne.903140106>
- Forestell C.A., Mennella J.A. 2015. The ontogeny of taste perception and preference throughout childhood // Handbook of olfaction and gustation. Hoboken: John Wiley and Sons, Inc. P. 795–827. <https://doi.org/10.1002/9781118971758.ch36>
- Getachew T. 1987. A study on an herbivorous fish, *Oreochromis niloticus* L., diet and its quality in two Ethiopian Rift Valley lakes, Awasa and Zwai // J. Fish. Biol. V. 30. № 4. P. 39–449. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05767.x>
- Getachew T. 1993. The composition and nutritional status of the diet of *Oreochromis niloticus* L. in Lake Chamo, Ethiopia // Ibid. V. 42. № 6. P. 865–874. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00396.x>
- Getachew T., Fernando C.H. 1989. The food habits of an herbivorous fish (*Oreochromis niloticus* Linn.) in Lake Awasa, Ethiopia // Hydrobiologia. V. 174. № 3. P. 195–200. <https://doi.org/10.1007/BF00008157>
- Hansen A., Reutter K., Zeiske E. 2002. Taste bud development in the zebrafish, *Danio rerio* // Dev. Dyn. V. 223. № 4. P. 483–496. <https://doi.org/10.1002/dvdy.10074>
- He J.-Y., Tian L.-X., Lemme A. et al., 2013. Methionine and lysine requirements for maintenance and efficiency of utilization for growth of two sizes of tilapia (*Oreochromis niloticus*) // Aquacult. Nutr. V. 19. № 4. P. 629–640. <https://doi.org/10.1111/anu.12012>
- Hughes R.N. 1997. Diet selection // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 134–162.
- Hughes S.G. 1991. Response of first-feeding spring chinook salmon to four potential chemical modifiers of feed intake // Prog. Fish. Cult. V. 53. № 1. P. 15–17. [https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1991\)053<0015:CROFFS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1991)053<0015:CROFFS>2.3.CO;2)
- Hughes S.G. 1993. Single-feeding response of chinook salmon fry to potential feed intake modifiers // Ibid. V. 55. № 1. P. 40–42. [https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1993\)055<0040:SFROCS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1993)055<0040:SFROCS>2.3.CO;2)
- Iwai T. 1980. Sensory anatomy and feeding of fish larvae // Proc. conf. «Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes». V. 5. Manila: ICLARM. P. 124–145.

- Kapsimali M., Barlow L.A.* 2013. Developing a sense of taste // *Semin. Cell Dev. Biol.* V. 24. № 3. P. 200–209.
<https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2012.11.002>
- Kasumyan A.O.* 1992. Development of olfactory and taste responses to chemical signals in acipenserid fishes // *Chemical signals in vertebrates VI*. Boston: Springer. P. 135–139.
https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9655-1_22
- 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
- Kawamura G., Washiyama N.* 1989. Ontogenetic changes in behavior and sense organ morphogenesis in largemouth bass and *Tilapia nilotica* // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 118. № 2. P. 203–213.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1989\)118<0203:OCIBAS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1989)118<0203:OCIBAS>2.3.CO;2)
- Keast A.* 1978. Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake // *Environ. Biol. Fish.* V. 3. № 1. P. 7–31.
<https://doi.org/10.1007/BF00006306>
- Khallaf E.A., Alne-na-ei A.A.* 1987. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) and *Tilapia zillii* (Gervias) in a Nile canal // *Hydrobiologia*. V. 146. № 1. P. 57–62.
<https://doi.org/10.1007/BF00007577>
- 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>
- Linnér J., Brännäs E.* 1994. Behavioral response to commercial food of different sizes and self-initiated food size selection by Arctic char // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 123. № 3. P. 416–422.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1994\)123%3C0416:BR-TCFO%3E2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1994)123%3C0416:BR-TCFO%3E2.3.CO;2)
- Mennella J.A., Reed D.R., Roberts K.M. et al.* 2014. Age-related differences in bitter taste and efficacy of bitter blockers // *PLoS ONE*. V. 9. № 7. Article e103107.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103107>
- Moriarty D.J.W., Moriarty C.M.* 1973. Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in Lake George, Uganda // *J. Zool.* V. 171. № 1. P. 15–23.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb07513.x>
- Morrison C.M., Miyake T., Wright J.R., Jr.* 2001. Histological study of the development of the embryo and early larva of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae) // *J. Morphol.* V. 247. № 2. P. 172–195.
[https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200102\)247:2<172::AID-JMOR1011>3.0.CO;2-H](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200102)247:2<172::AID-JMOR1011>3.0.CO;2-H)
- Northcutt R.G.* 2005. Taste bud development in the channel catfish // *J. Comp. Neurol.* V. 482. № 1. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1002/cne.20425>
- Pavlidis P., Gouveris H., Anogeianaki A. et al.* 2013. Age-related changes in electrogustometry thresholds, tongue tip vascularization, density, and form of the fungiform papillae in humans // *Chem. Senses*. V. 38. № 1. P. 35–43.
<https://doi.org/10.1093/chemse/bjs076>
- Philippart J.-Cl., Ruwet J.-Cl.* 1982. Ecology and distribution of tilapias // *Proc. conf. "The biology and culture of tilapias"*. V. 7. Manila: ICLARM. P. 15–59.
- Ringler N.H.* 1994. Fish foraging: adaptations and patterns // *Advances in fish biology*. Delhi: Hindustan Publ. Corp. P. 33–59.
- Rønnestad I., Yúfera M., Ueberschär B. et al.* 2013. Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: current knowledge, and gaps and bottlenecks in research // *Rev. Aquacult.* V. 5. № s1. P. S59–S98.
<https://doi.org/10.1111/raq.12010>
- Sataeva V.V., Kasumyan A.O.* 2022. Orosensory preferences and feeding behavior of Cladistia: a comparison of gray bichir *Polypterus senegalus* and saddle bichir *P. endlicherii* (Polypteridae) // *J. Ichthyol.* V. 62. № 7. P. 1501–1520.
<https://doi.org/10.1134/S003294522204021X>
- Smith I.P., Metcalfe N.B., Huntingford F.A.* 1995. The effects of food pellet dimensions on feeding responses by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a marine net pen // *Aquaculture*. V. 130. № 2–3. P. 167–175.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)00207-5](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00207-5)
- Steiner J.E.* 1979. Human facial expression in response to taste and smell stimulation // *Adv. Child Dev. Behav.* V. 13. P. 257–295.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2407\(08\)60349-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2407(08)60349-3)
- Stradmeyer L., Metcalfe N.B., Thorpe J.E.* 1988. Effect of food pellet shape and texture on the feeding response of juvenile Atlantic salmon // *Aquaculture*. V. 73. № 1–4. P. 217–228.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90056-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90056-7)
- Temple E.C., Laing D.G., Hutchinson I., Jinks A.L.* 2002. Temporal perception of sweetness by adults and children using computerized time-intensity measures // *Chem. Senses*. V. 27. № 8. P. 729–737.
<https://doi.org/10.1093/chemse/27.8.729>
- Trewavas E.* 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia* // *Brit. Mus. Nat. Hist. Publ.* № 878. 583 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.123198>
- Xie S., Zhang L., Wang D.* 2003. Effects of several organic acids on the feeding behavior of *Tilapia nilotica* // *J. Appl. Ichthyol.* V. 19. № 4. P. 255–257.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00451.x>