

ОЦЕНКА РЫБАМИ ОБЪЕКТОВ ПИТАНИЯ С ПОМОЩЬЮ ВНУТРИРОТОВОЙ РЕЦЕПЦИИ: ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

А. О. Касумян

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия,
e-mail: alex_kasumyan@mail.ru*

Пищевое поведение рыб представляет собой сложный процесс, состоящий из многих этапов и фаз, последовательно переходящих одна в другую. Начинается пищевое поведение с момента, когда животное достигает определенного уровня пищевой мотивации и запускается пищевой поиск, вначале ненаправленный, а затем ориентированный к источнику пищевого сигнала. Завершается пищевое поведение обнаружением объекта, оценкой его соответствия пищевым потребностям рыбы, потреблением или отверганием (Павлов, Касумян, 1998). Пищевое поведение крайне разнообразно по проявлению и зависит от образа жизни рыб, систематики, возраста, физиологического состояния и т.п. Многие рыбы значительную часть своего суточного бюджета времени затрачивают именно на эту форму поведения. С сенсорной точки зрения пищевое поведение интересно тем, что в его регуляции у рыб принимают участие все без исключения органы чувств (Павлов, Касумян, 1990). В большинстве исследований, касающихся пищевого поведения, основное внимание уделяется этапам поиска, обнаружения, распознавания и выбора жертв. Значительно меньше известно о закономерностях и механизмах, касающихся последней фазы пищевого поведения – консуматорной, которая включает предварительную и окончательную оценку пищевой пригодности добычи, а в некоторых случаях – подготовку объекта к заглатыванию. Заканчивается фаза потреблением или отверганием схваченной добычи.

Тестирование рыбами схваченной добычи происходит за счет внутриротовых рецепторов, прежде всего вкусовых и тактильных. На основе этой информации рыбами принимается решение о заглатывании или об отказе от по-

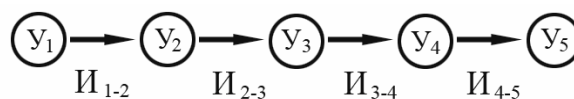
требления схваченного объекта. В последние годы получен большой экспериментальный материал, который дает представление об основных функциональных свойствах внутриротовой вкусовой рецепции рыб. Выяснено, что эта сенсорная система позволяет рыбам распознавать присутствие в пищевых объектах различных веществ. Определен уровень вкусовой чувствительности рыб, выяснено, что многие из химических веществ и их смесей обладают разной вкусовой привлекательностью и могут вызывать позитивные и негативные вкусовые ответы. Установлено также, что вкусовые предпочтения рыб характеризуются высокой видовой специфичностью, низкими популяционными и половыми отличиями, проявляют устойчивость к ряду внешних факторов биотической и абиотической природы (Касумян, 1997; Kasumyan, Døving, 2003).

Тактильная рецепция, в том числе ее внутриротовая компонента, у рыб изучена очень слабо. Существующие сведения крайне малочисленны, данные о структуре механочувствительных рецепторных образований рыб фактически отсутствуют, представления о функциональных параметрах тактильной рецепции и соматовисцеральной системы в целом фактически не сформированы даже в общем виде. Вместе с тем, разнообразные косвенные наблюдения и другие данные позволяют считать, что внутриротовая тактильная рецепция выполняет важную роль в жизни рыб, в обеспечении процесса выбора, внутриротовой обработки и потребления кормовых объектов. Поведение рыб на этих завершающих этапах питания может в значительной мере определяться и контролироваться на основе информации, поступающей от ротовых тактильных рецепторов в мозговые интегративные центры.

Поведение рыб, связанное с завершающей сенсорной оценкой (тестированием) пищевых объектов, с определением рыбами их вкусовых и текстурных свойств, ранее не являлось предметом специальных исследований. Упоминания об особенностях такой оценки встречаются лишь эпизодически в работах по питанию и пищевому поведению рыб. Целенаправленный поиск и систематизация таких данных, полученных другими авторами и анализ результатов собственных многолетних исследований, позволяет сформулировать некоторые общие положения, касающиеся пищевого тестирования и сенсорного обеспечения этого поведения.

Установлено, что заглатывание добычи или окончательный отказ от ее потребления у рыб большинства исследованных видов редко происходит после однократного внутриротового тестирования. Чаще всего пищевой объект многократно отвергается и схватывается повторно. Таким образом, структура поведения внутриротового тестирования довольно простая и состоит из последовательности элементарных циклов «схватывание-удержание-отвергание», разделяемых интервалами, предшествующими очередному схватыванию (рис. 1). Предназначение таких манипуляций с пищевым объектом может быть разным. У некоторых рыб, таких как щука *Esox lucius* и других, такие действия необходимы для перехватывания жертвы и ориентации ее определенным образом перед заглатыванием (Pavlov, Kasumyan, 2002). Это характерно не только для рыб-ихтиофагов, но и для питающихся зоопланктоном. Отмечается, что трехиглые колюшки *Gasterosteus aculeatus* при питании крупными планктонными объектами часто отвергают и повторно схватывают крупную добычу, с мелкими организмами они поступают более решительно (Hart, Gill, 1994). Такое поведение – отвергание схваченной пищи, обычно для повторного схватывания, многие авторы называют spitting behaviour. У трехиглой колюшки spitting behaviour зависит не только от размера жертвы, но и от социального фактора: если в непосредственной близости от питающейся особи находится другая рыба, то в такой ситуации колюшка после схватывания объекта отвергает добычу намного реже и пытается проглотить ее с первого раза. Ротан *Percottus glehnii* чаще демонстрирует spitting behaviour, когда хватает головастика серой жабы *Bufo*

bufo, в коже которых, как полагают, содержатся защитные вещества, и гораздо реже, если хватает головастика лягушек *Rana* (Мантейфель, Решетников, 2001).



Структура поведения внутриротового тестирования рыбами свойств пищевого объекта: Y_1 , Y_2 , Y_3 , Y_4 и Y_5 – удержание объекта после 1-го, 2-го и последующих схватываний; I_{1-2} , I_{2-3} , I_{3-4} и I_{4-5} – интервалы между 1-м и 2-м, 2-м и 3-м и последующими схватываниями

Несмотря на то, что spitting behaviour характерно для многих рыб, особенности этого поведения и причины его вызывающие не исследованы. Не ясно как оно организовано, чем и насколько сильно различается у разных рыб, от чего зависит, как формируется и т.п. Некоторые из этих вопросов решались нами попутно при проведении работ по изучению вкусовых предпочтений рыб, для выяснения других вопросов требовалось проведение специальных экспериментов.

Обнаружено, что число элементарных циклов поведения внутриротового тестирования пищевого объекта («схватывание-удержание-отвергание»), совершаемых рыбами при питании, широко варьирует. Среди исследованных видов рыб наибольшее число повторных схватываний зафиксировано нами в опытах на леще *Abramis brama* – до 15–16, а в отдельных опытах до 20 (Исаева, 2007). Учитывая, что время, затрачиваемое рыбами на поведение тестирования, в целом редко превышает 1–2 мин, такие элементарные циклы продолжаются обычно несколько секунд, а иногда – лишь сотни миллисекунд или даже меньше. Разные виды рыб в разной мере склонны отвергать и вновь схватывать один и тот же пищевой объект для повторного тестирования. Речные рыбы, живущие на потоке (кумжа *Salmo trutta*, голянь *Phoxinus phoxinus* и др.), рыбы со слабым зрением или малоподвижные (мешкожаберный сом *Heteropneustes fossilis*, полярная камбала *Liopsetta glacialis* и др.) совершают повторные схватывания редко. Биологический, адаптивный смысл такого поведения вполне понятен – ведь отказ от уже схваченного объекта может закончиться его потерей из-за сноса потоком, а у рыб с недостаточно хорошо развитым зрением – потерей из-за трудностей повторного обнаружения объекта. Рыбы, живу-

щие преимущественно в стоячей воде (линь *Tinca tinca*, карп *Cyprinus carpio*; трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*) совершают большее число повторных схватываний (Касумян, Морси, 1996; Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Прокопова, 2007; Михайлова, 2009). Полученные в последнее время данные показывают, что этот показатель – частота манипуляций с пищевым объектом, может модифицироваться индивидуальным опытом особи и отличаться у рыб-конспецификов речных и озерных популяций (Михайлова, 2009).

Число повторных тестирований объекта зависит от вкусовой привлекательности объекта. Этот вывод сделан на основании данных экспериментов с искусственными агар-агаровыми гранулами, отличающимися только содержащимся в них веществом, но унифицированных по размеру, форме и цвету. Обнаружено, что связь между числом повторных схватываний и вкусовой привлекательностью таких гранул разнообразна по своему проявлению и может быть положительной и отрицательной, линейной или более сложной. Наиболее распространенный случай – это куполообразная кривая, когда рыбы наиболее часто повторно тестируют объекты с невыраженными или со слабо выраженными вкусовыми свойствами, а объекты с высоко привлекательным или резко неприятным вкусом заглатывают или окончательно отвергают уже после 1–2 тестирующих схватываний и удержаний (Касумян, Сидоров, 1992, 2005; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002).

Влияние на повторные схватывания текстурных (тактильных) свойств объекта остается невыясненным. Первые эксперименты показывают, что снижение привлекательности объектов, вызванное изменением их твердости, сопровождается уменьшением частоты проявления рыбами spitting behavior. Возможно, что связь между этим параметром поведения тестирования и вкусовыми и текстурными свойствами пищевого объекта носит общий характер.

Исследование временной динамики проявления рыбами поведения тестирования выявило ряд важных особенностей. Было обнаружено, что удержания объекта не равнозначны по длительности: первое удержание всегда наиболее продолжительное, а все последующие значительно короче и их длительность закономерно снижается. По-видимому, первое зна-

комство с объектом и оценка его сенсорных свойств наиболее важная для принятия рыбами решения о соответствии или несоответствии пищевым потребностям особи. Длительности интервалов между схватываниями варьируют, на какая-либо тенденция изменения этого показателя по ходу тестирования не прослеживается. Временной интервал, в течение которого ротовая полость рыб свободна, по-видимому, требуется на восстановление чувствительности располагающихся здесь внутриротовых рецепторов. Известно, что вкусовые почки относятся к быстро адаптирующимся рецепторам и поэтому эффективность вкусовых раздражителей при постоянном воздействии сохраняется относительно короткое время. Такими же свойствами обладают и некоторые механорецепторы. Однако клетки Меркеля, которых находят в эпителии ротовой полости рыб (Lane, Whitear, 1977; Whitear, 1989), относятся к медленно адаптирующимся механорецепторам.

Процесс тестирования пищи, начиная от первого схватывания и кончая последним удержанием, заглатыванием или окончательным отказом от потребления, у рыб редко продолжается более 1–2 минут. Суммарная (общая) длительность вкусового тестирования объекта не является некой одинаковой, стандартной величиной, она достаточно широко варьирует в указанных выше пределах. Суммарное время пребывания объекта в ротовой полости рыб в течение всей процедуры тестирования обычно короче у речных рыб и у рыб с хорошим развитием зрения и гораздо длиннее у питающихся бентосом донных и придонных рыб. Хотя, в этом правиле встречается много исключений. Наибольшее значение, по-видимому, имеет первое тестирование объекта. Длительного первого удержания объекта и суммарная длительность – это два хорошо коррелирующих друг с другом параметра, которые тесно связаны и с вкусовыми свойствами объекта. У некоторых видов связь положительная, т.е. объекты с привлекательным вкусом удерживаются рыбами дольше, чем менее привлекательные. Такая связь проявляется не на всем диапазоне возможных значений вкусовой привлекательности. Например, первое и суммарное удержание объектов с максимальным уровнем вкусовой привлекательности у многих рыб очень короткое, в несколько раз короче, чем объектов с невысокими вкусовыми свойствами.

Этот факт подчеркивает, что на распознавание вкусовых качеств объекта и принятие адекватного решения рыбам требуется тем меньше времени, чем более отчетливым вкусом он обладает.

Суммарная длительность удержания объекта зависит и от числа повторных схватываний – чем их больше, тем больше суммарное время пребывания объекта в ротовой полости рыб. Однако эта положительная зависимость не прямолинейная, а затухающая: с увеличением числа повторных схватываний быстрый рост суммарной длительности удержания объекта замедляется, а затем и вовсе прекращается. Это указывает на существование некоего отрезка времени, за пределы которого рыбы редко выходят при распознавании вкусовых качеств объекта и реализации вкусового ответа. У рыб это время составляет от нескольких секунд до нескольких десятков секунд и редко превышает 1 минуту. Минимальное время, требуемое рыбами на тестирование свойств пищевых объектов и реализацию негативного поведенческого ответа (отказ от потребления), как показали опыты на гольяне *Phoxinus phoxinus*, в среднем составляет от 250 до 400 мс и не зависит от вкусовых качеств объекта. В отдельных случаях негативный ответ реализуется в течение 40–80 мс. Это время суммирует длительность каскада процессов от рецепции сигнала в ротовой полости и проведения информации в первичные вкусовые мозговые центры, до ее анализа, формирования решения и реализации поведенческого акта.

Внутриротовое тестирование любого схваченного рыбами пищевого заканчивается его потреблением или отказом от заглатывания. Соотношение долей потребленных и отвергнутых пищевых объектов одного и того же качества является основным количественным выражением их привлекательности для рыб. Сравнение опытов, завершившихся потреблением рыбами искусственного пищевого объекта (гранулы корма) и опытов, в которых такие же объекты были отвергнуты, показало, что тестирование в этих двух случаях происходит по-разному. Так, усатый голец *Barbatula barbatula* в опытах, закончившихся потреблением объекта, в 3–4 и более раз дольше удерживает гранулу после первого схватывания и суммарно за всё время опыта. Причем эта особенность проявляется для всех типов гранул независимо от вкусовой

привлекательности содержащихся в них веществ. Повторные схватывания происходят примерно в 1,5 раза чаще в опытах, в которых гранулы рыбами поедались, но эти отличия проявляются в опытах не со всеми типами гранул (Касумян, Сидоров, 2010). Такие же по характеру отличия опытами с потреблением и с отверганием корма выявлены у линя *Tinca tinca*, у карпа *Cyprinus carpio* и у других исследованных рыб.

Эти результаты дают основание считать, что тестирование рыбами пищевых объектов осуществляется по двум разным поведенческим стереотипам. Знание этих стереотипов позволяет с определенной степенью уверенности прогнозировать исход тестирования еще в его начале. Длительное первое удержание с большой вероятностью указывает на то, что объект будет потреблен рыбой, даже после вполне возможных, но немногочисленных повторных схватываний. Короткое первое удержание пищевого объекта и большое число промежуточных отказов и повторных схватываний служит признаком, указывающим на то, что в итоге рыба откажется от потребления объекта, с которым она производит манипуляции. Еще одним отличием между опытами с потреблением и с отказом от гранулы, является время, затрачиваемое рыбами на определение свойств гранулы и реализацию принятого решения. В первом случае общее время тестирования (сумма длительности всех фаз реакции от момента подачи гранулы рыбе и до завершения опыта) значительно больше (у карпа в 2 и более раз), несмотря на меньшее число повторяющихся элементарных циклов тестирования «схватывание-удержание-отвергание». Предполагается, что решение о заглатывании или отвергании пищевого объекта формируется у рыб рано, еще во время первого схватывания, т.е. при первой оценке свойств объекта, которое обычно бывает наиболее длительным. Таким образом, первое знакомство рыб с вкусовыми свойствами схваченного объекта является наиболее значимым.

Известно, что оценка пригодности пищи и принятие животными решения о ее потреблении представляет собой результирующую интеграции в мозговых центрах информационных потоков, поступающих по разным сенсорным каналам. Приведенные результаты показывают, что у рыб такое решение основано на сигналах, идущих от расположенных

в ротовой полости вкусовых и тактильных рецепторов. Вполне вероятно, что определенную роль в этом играют и другие типы рецепторов соматосенсорной системы (болевые, температурные), а также относящиеся к другим сенсорным системам. Решение о потреблении пищевого объекта формируется у рыб рано, еще в ходе первого тестирования, а его реализация, требующая относительно короткого времени, протекает по одному из двух возможных стереотипов независимо от того,

какая из внутриротовых сенсорных систем, вкусовая или тактильная, является ведущей в решении рыб проглотить или отказаться от потребления схваченного пищевого объекта.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 10-04-00349) и Программы «Ведущие научные школы» НШ-3231.2010.4 и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (Госконтракт № 02.740.11.0280)

Литература

Исаева О. М. 2007. Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карповых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский государственный университет, 25 с.

Касумян А. О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 37. № 1. С. 78–93.

Касумян А. О., Морси А. М. Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа, *Cyprinus carpio*, к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // *Вопр. ихтиологии*. Т. 36. № 3. С. 386–399.

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., Сидоров С. С. 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 1. С. 111–123.

Касумян А. О., Сидоров С. С. 2010. Вкусовые предпочтения и поведение тестирования вкусовых качеств корма у усатого гольца *Barbatula barbatula* (Balitoridae, Cypriniformes) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 50. № 6.

Мантейфель Ю. Б., Решетников А. Н. 2001. Избирательность потребления хищниками головасти-

ков трех видов бесхвостых амфибий // *Журн. общ. биол.* Т. 62. № 2. С. 150–156.

Михайлова Е. С. 2009. Вкусовые предпочтения и особенности пищевого поведения трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и девятииглой колюшки *Pungitius pungitius*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 23 с.

Павлов Д. С., Касумян А. О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 30. Вып. 5. С. 720–732.

Павлов Д. С., Касумян А. О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 38. № 1. С. 123–136

Gill A.B., Hart P.J.B. 1994. Feeding behavior and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness // *Anim. Behav.* V. 47 P. 921–932.

Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // *Fish and Fisheries*. V. 4. № 4. P. 289–347.

Kasumyan A.O., Nikolaeva E.V. 2002. Comparative analysis of taste preferences in fishes with different ecology and feeding // *J. Ichthyol.* V. 42. Suppl. 2. P. 203–214.

Lane E.B., Whitear M. 1977. On the occurrence of Merkel cells in the epidermis of teleost fishes // *Cell Tissue Res.* V. 182. P. 235–246.

Pavlov D.S., Kasumyan A.O. 2002. Feeding diversity in fishes: trophic classification of fish // *J. Ichthyol.* V. 42. Suppl. 2. P. S137–S159.

Whitear M. 1989. Merkel cells in lower Vertebrates // *Arch. Histol. Cytol.* V. 52. Suppl. P. 415–422.

EVALUATION OF FOOD ITEM QUALITY BY INTRAORAL RECEPTORS IN FISHES: BEHAVIORAL AND PHYSIOLOGICAL ASPECTS

A.O. Kasumyan

Moscow State University, Moscow, Russia,
e-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Fish evaluate the quality of a food item and make final decision to swallow or to reject it on the base of information obtained through the

gustatory and tactile receptors located in the oral epithelium. Several repeated test events (grasp-retention-rejection) usually are performed

before fish swallow or refuse a food item. Riverine fish and fish with poor vision perform low number of repeated tests instead of fish from lakes and ponds who have inclination to manipulate with food items many times. The number of grasps depend on palatability and most probably on texture of food item also. The

time for final decision takes not more than several seconds or several dozen seconds only. The shortest retention time is around 250–400 ms (minnow *Phoxinus phoxinus*). The strong difference was founded between patterns of fish testing behavior in trials finished by swallowing or by refusing of offered food item.