

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ТЕСТИРОВАНИЯ ВКУСОВЫХ СВОЙСТВ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ И ЕГО ТЕМПОРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ У РЫБ С РАЗНЫМ ТИПОМ ПИТАНИЯ

Е. С. Михайлова¹, О. М. Исаева², А. О. Касумян¹

¹ МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия,
elena_mikhailova@mail.ru

² ФГНУ НИИЭРВ, Красноярск, Россия,
olga-isa2@yandex.ru

Введение

Пищевое поведение рыб представляет собой последовательную цепь разнообразных двигательных актов и реакций, заканчивающуюся схватыванием пищевого объекта и оценкой его соответствия потребностям особи. В отличие от пищевого поиска, проявление которого изучено у большого числа видов, поведение тестирования рыбами свойств схваченных объектов питания остается практически неисследованным. Известно, что большое значение в сенсорном обеспечении этого завершающего этапа пищевого поведения принадлежит внутривидовой вкусовой рецепции. Согласно имеющимся в литературе данным, рыбы часто принимают решение о заглатывании или об отказе от потребления схваченной добычи после многократных отверганий и повторных схватываний (Gill, Hart 1994, 1996). Число повторных схватываний и длительность удержаний пищевого объекта во многом связаны с образом жизни конкретного вида. В задачи настоящей работы входило изучить структуру поведенческого ответа рыб с разным типом питания на искусственные пищевые объекты с известными вкусовыми свойствами, выявить его динамику и длительность отдельных поведенческих актов.

Материалы и методика

Эксперименты выполнены на 4 видах рыб: девятииглой колюшке *Pungitius pungitius* (6–7 см), горчаке *Rhodeus sericeus amarus* (5 см), леще *Abramis brama* (7,5 см) и лине *Tinca tinca* (8–9 см). Рыб помещали в аквариумы поодиночке и обучали схватывать подаваемые поштуч-

но гранулы, изготовленные из агар-агарового геля. В ходе каждого опыта в аквариум вносили по одной грануле и регистрировали длительность реагирования рыбы (время от падения гранулы в воду и до первого ее схватывания), длительность всех последовательных удержаний гранулы и интервалов между схватываниями. Продолжительность событий регистрировали с точностью 0,1 сек с помощью компьютерной программы ВН-fish. Для каждого вида рыб были использованы гранулы, содержавшие аминокислоты, которые согласно нашим предварительным опытам, вызывали максимальное число повторных схватываний и потребление которых было близким к 50%. Для девятииглой колюшки таким веществом была аспарагиновая кислота (0,01 М), для леща – цистеин (0,1 М), линя и горчака – аланин (0,1 М). Всего выполнено 407 опытов с девятииглой колюшкой, 199 опытов с лещом, 110 с линем и 22 с горчаком.

Результаты и обсуждение

В опытах рыбы всех исследованных видов схватывали тестируемые гранулы неоднократно, однако максимальное число таких схватываний оказалось разным. У леща в опытах зафиксировано до 16 повторных схватываний, у девятииглой колюшки – 11, у линя и горчака – 6. В большинстве опытов число схватываний было меньше. Так, горчак чаще всего заглатывал или окончательно отказывался от потребления гранулы после одного схватывания, линь после 1–2, лещ – после 2–3, а колюшка – после 1–4 схватываний (рис. 1). Почему рыба отвергает и снова схватывает тестируемую гранулу

несколько раз подряд пока не совсем ясно. Возможно, таким образом достигается лучшее восприятие вкуса предлагаемого корма. Это может быть обусловлено также быстрой адаптацией вкусовых рецепторов, затрудняющей распознавание вкусовых качеств корма (вкус – это быстро адаптирующаяся сенсорная система (Кассиль, 1972). Чем больше происходит повторных схватываний, тем более продолжителен

опыт. Для леща, горчача и девятииглой колюшки средняя продолжительность удержаний гранулы (4,1 с, 16,5 с и 2,6 с) всегда была больше средней продолжительности интервалов между схватываниями (3,1 с, 2,2 с и 0,9 с соответственно), причем во всех случаях интервалы между схватываниями были короче предшествовавшего и последующего удержания гранулы (рис. 2). И лишь для линя периоды удержания

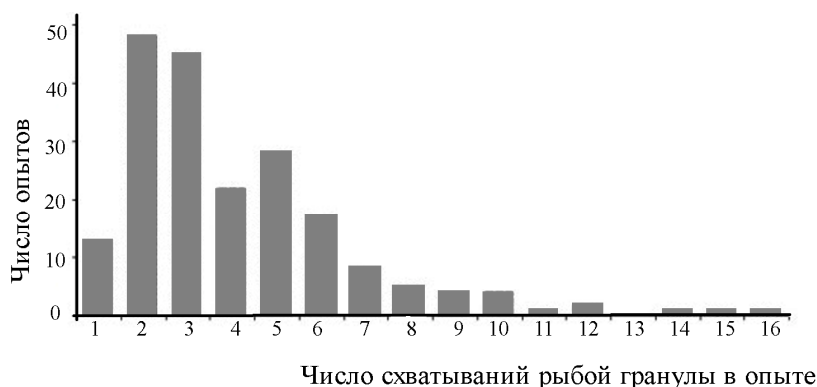


Рис. 1. Распределение опытов по числу схватываний лещом, *Abramis brama*, гранул, содержащих цистеин (0,1 М)

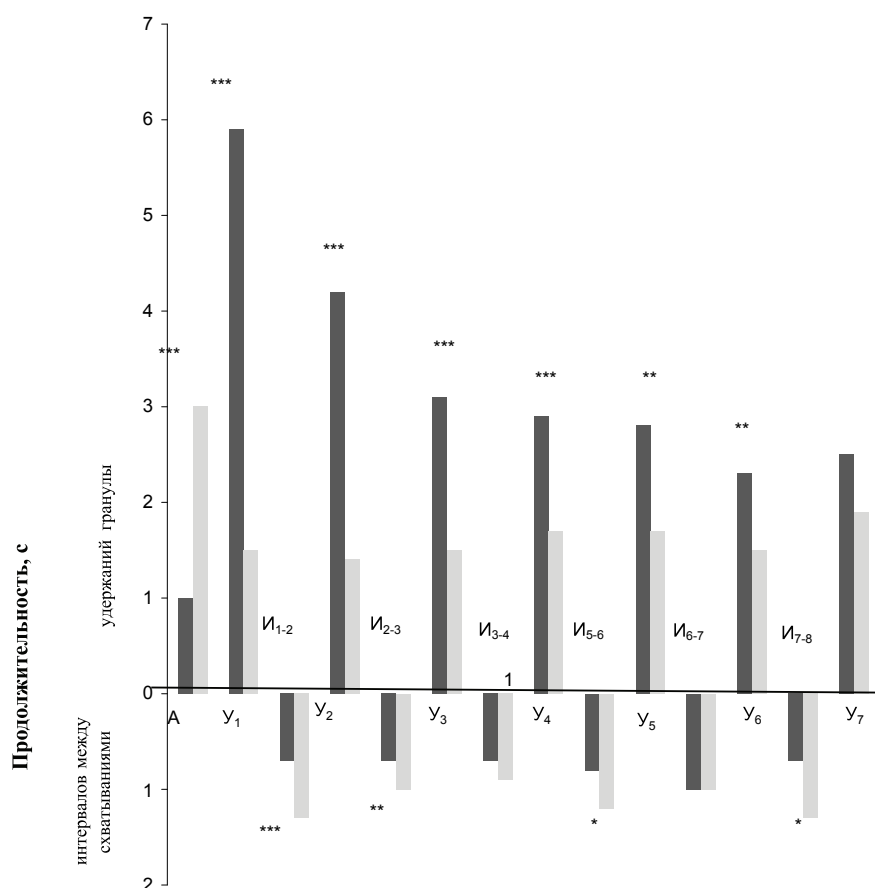


Рис. 2. Продолжительность последовательных периодов поведенческого ответа девятииглой колюшки, *Pungitius pungitius*, на гранулы с аспарагиновой кислотой (0,01 М) в опытах, закончившихся заглатыванием (темные столбцы) или отверганием гранулы (светлые столбцы)

Примечание: А – период реагирования на упавшую в воду гранулу. Y₁, Y₂, ..., Y₇ – продолжительность удержания гранулы после первого, второго, ..., седьмого схватывания гранулы, соответственно. I₁₋₂, I₂₋₃, ..., I₆₋₇ – продолжительность интервалов между соответствующими схватываниями гранулы. *, **, *** – уровень значимости $p < 0,05$, 0,01, 0,001 соответственно.

гранул были значительно короче (2,72 с), чем интервалы между схватываниями (4,52 с). Для всех исследованных видов наиболее продолжительным было первое удержание гранулы, продолжительность последующих удержаний закономерно снижалась. Возможно, первое тестирование может иметь особое значение в установлении вкусовых качеств пищевого объекта. Продолжительность интервалов между схватываниями варьирует гораздо слабее и остается примерно на одном уровне по мере прохождения опыта, какой либо отчетливой тенденции в изменении этого параметра не удается выявить ни у одного из исследованных видов рыб. Причины, определяющие длительность интервалов между схватываниями гранулы, не ясны. Возможно, это то время, которое необходимо для восстановления чувствительности вкусовых рецепторов к стимулам. Абсолютная и относительная длительность последовательных удержаний гранулы и интервалов между схватываниями у исследованных видов различны и, по-видимому, как и многие другие признаки, связаны с характером и стратегией питания рыб, с их образом жизни.

Продолжительность вкусового поведенческого ответа зависит и от итогового результата тестирования, то есть, была ли, в конечном счете, гранула заглочена или отвергнута рыбой: при равном числе схватываний опыты с заглатыванием гранулы всегда более продолжительны, чем опыты, заканчивающиеся отверганием, однако это различие снижается с увеличением числа повторных схватываний (табл. 1). В тех случаях, когда гранула рыбами заглатывается, средняя продолжительность каждого удержания всегда больше, чем в опытах, завершающихся отверганием гранулы, различие уменьшается с каждым последующим схватыванием. В опытах, заканчивающихся отверганием, первое удержание у исследованных рыб значительно короче, чем в опытах, в которых гранула заглатывалась: у линя – в 3,5 раза, у девятииглой колюшки – в 3,9 раза, у леща и горчака – в 10 и 20 раз соответственно (рис. 2). Таким образом, по продолжительности уже первого удержания гранулы можно с большой долей вероятности прогнозировать закончится ли опыт заглатыванием гранулы или ее окончательным отверганием.

Достоверная связь между продолжительностью удержания гранулы и последующим интервалом между отверганием и следующим схватыванием гранулы не выявлена ни для одного вида рыб ни в случаях отвергания гранулы,

Таблица 1. Средняя суммарная продолжительность вкусового поведенческого ответа девятииглой колюшки, *Pungitius pungitius*, на гранулы с аспарагиновой кислотой (0,01 M) в опытах с разным числом повторных схватываний гранулы

Число схватываний в опыте	Продолжительность вкусового ответа (в секундах) в опытах, в которых гранула была:	
	заглочена	отвергнута
1	13,4±0,8	01,2±0,1
2	15,2±0,8	04,1±0,3
3	15,0±0,9	06,6±0,4
4	17,2±0,7	08,8±0,4

ни в случаях ее заглатывания. Обнаружено также, что в опытах, заканчивающихся отверганием, период реагирования рыб на упавшую в воду гранулу, т. е. промежуток времени от подачи гранулы до ее первого схватывания рыбой, более продолжительный. Так, для леща эта величина превышала 6 сек и была почти в 2 раза выше, чем в опытах, заканчивающихся заглатыванием гранулы, а для девятииглой колюшки составила почти 3 сек и превышала аналогичную величину в опытах с потреблением гранулы в 3 раза. Возможно, быстрота реагирования на гранулу связана с физиологическим состоянием подопытных особей и отражает их пищевую мотивацию, влияющую на проявление рыбами вкусового ответа. Так известно, что степень накормленности рыб может менять их восприимчивость к пищевым химическим сигналам, в частности к вкусовым. При этом у голодных рыб повышается двигательная активность и снижается пищевая избирательность, резко расширяется спектр сигналов, вызывающих проявление пищевой поисковой активности, повышается вероятность заглатывания схваченной добычи. По мере насыщения рыб пищевая селективность возрастает (Wu et al., 2003; Касумян, Сидоров, 2010). Голодные рыбы более активные, они быстрее схватывают экспериментальные гранулы или предложенные им кормовые объекты (собственные наблюдения).

Одной из интереснейших задач физиологии вкуса в настоящее время является выяснение количества времени, требуемого на проявление реакции. У девятииглой колюшки и линя длительность удержания гранулы во рту часто составляет менее 1 сек, а в отдельных опытах –

менее 0,5 сек. Это время затрачивается на реализацию целого комплекса процессов: рецепцию содержащегося в грануле вкусового вещества, передачу полученной информации во вкусовые центры и ее обработку, формирование и осуществление одного из возможных поведенческих сценариев: заглатывание гранулы, отвергание гранулы с целью последующего ее схватывания, окончательное отвергание гранулы. Согласно имеющимся литературным данным, большая часть этого времени затрачивается на обработку информации в мозговых центрах и формирование соответствующего поведенческого ответа (Halpern, 1986).

Заключение

Таким образом, исследованные рыбы заглатывают или отвергают пищевой объект после нескольких последовательных тестирований с помощью внутриротовых рецепторов. Чем больше число таких повторных апробаций, тем длитель-

нее в целом вкусовой ответ. Это в полной мере относится к опытам, завершившимся заглатыванием гранулы и к опытам, в которых гранула в итоге рыбой отвергается. Продолжительность вкусового ответа в последнем случае значительно короче, прежде всего из-за менее длительных периодов удержания гранулы в ротовой полости. Продолжительность удержания гранулы быстро и закономерно снижается с каждым последующим схватыванием, тогда как интервалы между схватываниями изменяются менее существенно. Следовательно, время, затрачиваемое рыбами на оценку вкусовых качеств схваченного пищевого объекта, последовательно уменьшается с каждым повторным его схватыванием.

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

Кассиль В. Г. 1972. Вкус // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Л.: Наука. С. 562–606.

Касумян А. О., Сидоров С. С. 2010. Влияние голодания на вкусовые предпочтения и поведение тестирования пищевых объектов у карпа *Cyprinus carpio* // Вопр. ихтиологии. Е. 50. № 3. С. 388–399.

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.

Gill A.B., Hart P.J.B. 1996. Unequal competition between threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey // Anim. Behav. V. 51 P. 689–698.

Halpern B.P. 1986. Constraints Imposed on taste physiology by human taste reaction time data // Neuroscience & Biobehavioral Reviews V. 10 P. 135–151.

Wu L., Xie S., Cui Y., Wootton R.J. 2003. Effect of cycles of feed deprivation on growth and food consumption of immature Threespined sticklebacks and European minnows // J. Fish. Biol. V. 62. P. 184–194.

FEATURES OF TESTING BEHAVIOR AND ITS TEMPORAL CHARACTERISTICS FOR FLAVORED PELLET IN FISH WITH DIFFERENT FEEDING

E.S.Mikhailova¹, O.M.Isaeva², A.O.Kasumyan¹

¹ Moscow State University, Moscow, Russia,

elena_mikhailova@mail.ru

² Federal State Research Institution 'Institute of Ecology of Fishery Water Bodies', Krasnoyarsk, Russia,

olga-isa2@yandex.ru.

Fish make several repeated tests (grasping-retention-rejection) for the final decision about swallowing or rejection a food object (agar-agar pellets flavored with free amino acids). The response on flavored pellets was studied for ninespined stickleback *Pungitius pungitius*, european bitterling *Rhodeus sericeus amarus*, bream *Abramis brama* and tench *Tinca tinca*. It was found that number of repeated tests reaches up to 16 in bream, 11 in

stickleback, and 6 in both bitterling and tench. The more repeated tests, the longer the pellet testing. For all species, except a tench, the first retention of pellet was longest; duration of the subsequent pellet keepings naturally decreases from the first grasp to the last one. Duration of intervals between keepings was shorter than pellet retention time, had low variability and remains approximately at the same level during the experiment.