

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ



УДК 597.556.331.5+591.185.31+591.53

Вкусовая привлекательность органических кислот и их производных для цихлидовых рыб (Cichlidae)

А.О. Касумян* , А.Д. Левина 

Кафедра ихтиологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

*e-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Сравнена вкусовая привлекательность 15 карбоновых и других органических кислот и их производных (аскорбиновая, лимонная, сорбиновая, яблочная, щавелевая, уксусная, гликолевая, α - и γ -аминомасляные кислоты, их соли Na^+ и K^+ ; 0,1 М) для пяти видов цихлидовых (Cichlidae) рыб – нильской *Oreochromis niloticus* и мозамбикской *O. mossambicus* тиляпий, золотого меланохрома *Melanochromis auratus*, апельсинового неолампрологуса *Neolamprologus leleupi* и цихлазомы Хартвега *Vieja hartwegi*. Лимонная и щавелевая кислоты, аскорбат Na^+ , сорбат и цитрат K^+ , оксалат аммония обладают для рыб привлекательным, либо безразличным вкусом, аскорбиновая и сорбиновая кислоты, цитрат Na^+ и малат Na^+ – отталкивающим, либо также безразличным вкусом. Яблочная кислота имеет привлекательный вкус для цихлазомы, отталкивающий – для мозамбикской тиляпии и безразличный вкус для других цихлид. Уксусная кислота и изомеры аминотмасляные кислоты индифферентны по вкусу для всех рыб. Вкусовая привлекательность органических кислот может быть иной по сравнению с солями, образованными на их основе. Привлекательность солей выше, чем у соответствующих кислот в 10 случаях из 28, в 4 случаях – ниже, в 14 случаях не изменяется. Преобразование аскорбиновой и сорбиновой кислот в соли Na^+ и K^+ сопровождается повышением вкусовой привлекательности у большинства цихлид, яблочной кислоты в малат Na^+ – у половины видов. Для большинства рыб лимонная кислота и ее соли Na^+ и K^+ обладают сходной привлекательностью. Щавелевая кислота по сравнению с оксалатом аммония имеет более высокую привлекательность для неолампрологуса, более низкую – для мозамбикской тиляпии и одинаковые вкусовые свойства для остальных трех видов рыб. Различия между потреблением гранул с изомерами аминотмасляной кислоты и гранул с уксусной и гликолевой (гидроксиуксусной) кислотой отсутствуют у всех цихлид. Пищевое поведение, проявляемое цихлидами в ходе оросенсорного тестирования гранул, похоже – рыбы совершают небольшое число отверганий и повторных схватываний гранул, длительность их удержания в ротовой полости сходная.

Ключевые слова: хеморецепция, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения, карбоновые кислоты, пищевое поведение, цихлидовые рыбы

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-79-2S-7

Введение

Изучение хеморецепции у рыб – наиболее крупной и разнообразной группы позвоночных животных, проводится на биологическом факультете МГУ со второй половины прошлого века. Многие годы основное внимание уделялось изучению структуры и функции обонятельной системы и запаховой сигнализации в коммуникациях рыб. Научным руководителем этих исследований, выполнявшихся совместно сотрудниками кафедры ихтиологии и кафедры физиологии человека и животных, была Г.А. Малюкина, ученица Х.С. Коштоянца [1]. В настоящее время работы

в области хеморецепции рыб продолжают на кафедре ихтиологии, а проводимые исследования сосредоточены главным образом на выяснении функциональных возможностей вкусовой системы и ее значения в обеспечении пищевой избирательности рыб.

Вкусовая система у рыб высоко развита. Вкусовые почки имеют типичное для всех позвоночных строение, но у рыб их количество в десятки и сотни раз больше, распределены они по всей ротовой и жаберной полостям, а у многих видов находятся на поверхности тела – головы, туловища и плавников. На многих примерах показано, что

вкусовая чувствительность у рыб на несколько порядков выше, чем у амфибий, рептилий и млекопитающих [2–3].

Наличие большого массива данных о вкусовой системе рыб, полученных морфологическими, электрофизиологическими, молекулярно-генетическими и иными методами, долгое время сочеталось с полным отсутствием сведений о реакциях на вкусовые раздражители, проявляемых на организменном уровне. Создание и применение специальных поведенческих тестов позволило в последние 10–20 лет преодолеть этот разрыв и оценить вкусовые предпочтения нескольких десятков видов рыб, разных по таксономическому положению, образу жизни и питанию, выяснить насколько вкусовые ответы зависят от внешних факторов, возраста и других особенностей. Было обнаружено, что вкусовые спектры характеризуются высокой видовой специфичностью и различаются даже у близкородственных видов (представителей одного рода или семейства) и у рыб, сходных по потребляемым организмам, имеющих совпадающие ареалы (симпатрия) и занимающих в водоемах сходные экологические ниши. Однако своеобразие вкусовых спектров выражено слабо или не проявляется при внутривидовых сравнениях – у особей разных популяций, биологических форм, пола или с разным внутривидовым статусом и пищевым опытом [4–6].

Методы, основанные на поведенческих тестах, позволяют также исследовать молекулярно-физиологические особенности и свойства вкусовой рецепции животных, в том числе их способность различать свойства веществ, близких по структуре молекулы [7–8]. Такие работы на рыбах остаются эпизодическими, они выполнены с использованием отдельных аминокислот, их изомеров и некоторых производных и показывают, что модификация молекулы может приводить к изменениям вкусовых качеств веществ для рыб [9–10]. В какой мере эти выводы могут быть распространены на другие группы химических веществ и вызывают ли одни и те же изменения молекулы веществ сходные сдвиги их вкусовых свойств для рыб разных видов остается не выясненным. Особый интерес в этом отношении представляют карбоновые кислоты, относящиеся, как и аминокислоты, к веществам, наиболее распространенным в организмах, которыми питаются рыбы, и участвующим в важнейших метаболических процессах [11–12]. Учитывая высокую видовую специфичность вкусовых спектров особый интерес представляет сравнение вкусовых ответов на сходные вещества у близкородственных видов рыб, таких как цихлидовые (Cichlidae), являющиеся удобными объектами для экспериментальных работ [10, 13].

Целью настоящего исследования стало сравнение вкусовой привлекательности некоторых

карбоновых и других органических кислот и их производных для цихлидовых рыб, а также сравнение пищевого поведения, проявляемого этими рыбами при оросенсорном тестировании объектов, содержащих исследуемые вещества.

Материалы и методы

Объекты исследования. Эксперименты выполнены на молоди мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus* (длина тела 3,5–4,5 см, 15 экз.), половозрелой нильской тилапии *O. niloticus* (12,0–15,0 см, 12 экз.) и цихлазоме Хартвега *Vieja hartwegi* (длина тела 7,0–9,0 см, 15 экз.) и близких к половой зрелости апельсиновом неолампрологусе *Neolamprologus leleupi* (5,5–6,5 см, 15 экз.) и золотом меланохромом *Melanochromis auratus* (6,0–7,0 см, 15 экз.). Нильская и мозамбикская тилапии предоставлены ООО «Craft Tau Ltd.» (Москва), остальные рыбы приобретены в аквариумной компании «Аква Лого» (Москва). Рыб до начала опытов содержали в общих аквариумах (150–200 л) не менее двух недель при температуре воды 24°C и ежедневном кормлении живыми или свежемороженными личинками хирономид Chironomidae.

Изготовление гранул. Гранулы вырезали из агар-агарового геля (Reanal, 2%). В раствор агара (60–70°C) вносили красный краситель Ponceau 4R (5 мкМ; Chroma-Gesellschaft Schmidt GmbH, Германия), а также одно из 15 тестируемых веществ (0,1 М): лимонную кислоту, цитрат Na⁺ (тринатриевая соль лимонной кислоты), цитрат K⁺ (трикалийевая соль лимонной кислоты), шавелевую кислоту, оксалат аммония (аммоний шавелевокислый), яблочную кислоту, малат Na⁺ (двунариевая соль яблочной кислоты), сорбиновую кислоту, сорбат K⁺ (калийевая соль сорбиновой кислоты), уксусную и гликолевую кислоты, α- и γ-аминомасляную кислоты, аскорбиновую кислоту и аскорбат Na⁺ (натриевая соль аскорбиновой кислоты) (Sigma, США; Fluka, Швейцария). Готовили агар-агаровый гель с водным экстрактом личинок хирономид (175 г/л) и гель, содержащий только краситель для изготовления контрольных гранул. Гели с экстрактом хранили при 5°C не более 3 сут, остальные – до двух недель при тех же условиях. Гранулы вырезали из геля непосредственно перед внесением их в аквариум. Все гранулы имели длину 4 мм, диаметр гранул соответствовал размерам ротового отверстия рыб и был 2,00 мм в опытах с нильской тилапией и цихлазмой Хартвега, 1,35 мм – в опытах с золотым меланохромом и апельсиновым неолампрологусом и 0,95 мм – в опытах с мозамбикской тилапией.

Подготовка рыб к опытам. Рыб размещали поодиночке в прямоугольные аквариумы (10 л) с непрозрачными стенками кроме передней. Воду аэрировали микрокомпрессорами АЗН–4, температуру воды поддерживали ~ 24°C регулируемые

термонагревателями Aquael Easy Heater 25 W (Aquael, Польша). Грунт в аквариумах отсутствовал. Рыб кормили живыми личинками хирономид один раз в сутки (~ 18:00), излишки корма удаляли через 15 мин после его внесения в аквариум.

До начала опытов в течение 2–3 сут рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем подаваемые поштучно гранулы с экстрактом хирономид. Обучение завершали после того, как все рыбы подплывали и быстрым броском схватывали поданную гранулу в течение первых 2–3 с после падения ее в воду.

Процедура тестирования. В аквариум вносили одну гранулу и регистрировали число совершенных рыбой схватываний, длительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта и потребление – была ли гранула проглочена или отвергнута рыбой к концу опыта. Об отказе от потребления судили по прекращению повторных схватываний и потере рыбой интереса к грануле. Каждый опыт продолжался ~1–2 мин. Если рыба не схватывала поданную гранулу в течение первой минуты, или потребление гранулы невозможно было определить из-за ее фрагментации, опыт не учитывали. Несъеденную гранулу или ее фрагменты удаляли из аквариума сразу после окончания опыта. Гранулы с разными веществами подавали рыбам в случайной последовательности, с каждой рыбой выполняли сходное число опытов с каждым типом гранул. Подачу гранул с веществами чередовали с подачей гранул с экстрактом личинок хирономид для оценки пищевой мотивации

подопытных рыб и с подачей контрольных гранул. Интервал между опытами составлял не менее 10–15 мин. В течение дня каждая из рыб получала не более 30–35 гранул. Детальная процедура приготовления гранул и проведения опытов изложена ранее [14]. Опыты на разных видах рыб выполнены в виде последовательных сессий.

Объем материала. Число выполненных опытов – 5895, из них на нильской тилапии – 1291, на мозамбикской тилапии – 1150, цихлаземе – 1109, неолампрологусе – 1095, меланохроме – 1250. Для статистического анализа результатов использовали критерий χ^2 (сравнение потребления гранул), *U*-критерий Манна–Уитни (сравнение числа схватываний и длительности удержаний гранул). 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, %.

Результаты и обсуждение

Вкусовая привлекательность веществ. Подвергнутые тестированию вещества обладают для рыб привлекательным, отталкивающим и безразличным вкусом. Больше всего веществ, стимулирующих заглатывание схваченных гранул, у нильской и мозамбикской тилапий – 4 и 3 из 8 и 15 соответственно, использованных для экспериментов (табл. 1). Соотношение веществ с разными вкусовыми качествами хорошо согласуется у тилапий с выполненными ранее оценками, в которых тестированию подвергнуты аминокислоты и другие

Таблица 1

Потребление агар-агаровых гранул ($M \pm m$) с органическими кислотами и их производными (0,1 М) цихлидовыми рыбами

Вещество	Нильская тилапия		Мозамбикская тилапия		Золотой меланохром		Апельсиновый неолампрологус		Цихлазома Хартвега	
	<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>
Аскорбиновая кислота			16,7 ± 4,7***	66	31,1 ± 5,5**	74	28,1 ± 5,7	64	43,6 ± 6,4	62
Аскорбат натрия			63,8 ± 5,9**	69	47,3 ± 5,9	74	62,9 ± 6,2***	62	47,8 ± 6,2	67
Лимонная кислота	78,1 ± 5,2*	73	48,5 ± 6,2	68	50,7 ± 5,9	73	40,9 ± 6,1	66	66,2 ± 5,9	65
Цитрат натрия	60,0 ± 5,7	75	54,4 ± 6,1	68	38,4 ± 5,8*	73	29,7 ± 5,8	64	35,8 ± 5,9**	67
Цитрат калия	66,7 ± 5,6	72	35,3 ± 5,9	68	47,3 ± 5,9	74	75,0 ± 5,5***	64	49,2 ± 6,3	65
Сорбиновая кислота	41,7 ± 6,1*	68	24,2 ± 5,4*	66	41,7 ± 5,9	72	16,7 ± 4,6*	66	46,2 ± 6,2	65
Сорбат калия	97,1 ± 2,0***	70	64,7 ± 5,9**	68	59,5 ± 5,8	74	20,3 ± 5,1	64	50,8 ± 6,3	63
Щавелевая кислота	87,0 ± 4,1**	69	32,4 ± 5,8	68	47,3 ± 5,9	74	47,8 ± 6,2	67	53,8 ± 6,2	65
Оксалат аммония	83,1 ± 4,7**	65	61,2 ± 6,0*	67	52,1 ± 5,9	73	25,8 ± 5,4	66	69,7 ± 5,7	66
Яблочная кислота			20,9 ± 5,0**	67	47,3 ± 5,9	74	29,7 ± 5,8	64	82,8 ± 4,8**	64
Малат натрия			55,9 ± 6,1	68	31,0 ± 5,6**	71	46,7 ± 6,4	62	73,1 ± 5,5	67
α-Аминомасляная кислота			57,4 ± 6,1	68	60,8 ± 5,8	74	31,8 ± 5,9	63	69,7 ± 7,7	66
γ-Аминомасляная кислота			44,1 ± 6,1	68	48,0 ± 5,9	75	28,1 ± 5,7	64	64,7 ± 5,8	68
Уксусная кислота	73,5 ± 5,4	68	41,2 ± 6,1	68	41,9 ± 5,8	74	24,6 ± 5,4	65	65,2 ± 5,9	65
Гликолевая кислота			44,1 ± 6,1	68	39,2 ± 5,8*	74	12,9 ± 4,3**	62	73,0 ± 5,6	63
Экстракт Chironomidae	93,6 ± 1,3***	374	84,9 ± 4,5***	66	76,7 ± 5,0*	73	75,7 ± 5,3***	66	75,4 ± 5,4*	65
Контроль	63,0 ± 2,6	357	43,5 ± 6,1	69	56,8 ± 5,8	74	33,3 ± 5,9	66	59,1 ± 6,1	66

Примечание: *C* – потребление гранул, %; *n* – число опытов; $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация водного экстракта Chironomidae – 175 г/л; отличия от контроля достоверны при *p*: * < 0,05, ** < 0,01, *** < 0,001.

вещества [13–14]. У меланохрома, питающегося в природе, как и тилапии, растениями, вещества с привлекательным вкусом не обнаружены, у неолампрологуса и цихлазомы, использующих в пищу в основном водных животных, соотношение привлекательных и отталкивающих веществ равное, но эти вещества разные (табл. 2).

Яблочная кислота вызывает у цихлид противоположные по проявлению вкусовые ответы – усиление потребления гранул в 1,4 раза (относительно контроля) у цихлазомы и снижение потребления в 2,1 раза у мозамбикской тилапии. Включение яблочной кислоты в состав гранул не влияет на их потребление меланохромом и неолампрологусом. Уксусная кислота и изомеры аминокислотной кислоты индифферентны по вкусу для всех рыб. Остальные вещества обладают привлекательным или безразличным вкусом (лимонная и щавелевая кислоты, аскорбат Na^+ , сорбат и цитрат K^+ , оксалат аммония), либо отталкивающим или безразличным вкусом (аскорбиновая и сорбиновая кислоты, цитрат и малат Na^+) (табл. 1). Достоверная корреляция между потреблением гранул с веществами мозамбикской тилапией, меланохромом, неолампрологусом и цихлазмой отсутствует ($p > 0,05$), что соответствует представлениям о видовой специфичности и отсутствию связи вкусовых предпочтений с образом жизни, питанием и филогенией рыб [6]. Безразличное или отталкивающее отношение цихлид и других исследованных рыб к вкусу аскорбиновой кислоты [15–17] указывает на то, что очевидная связь между пищевой потребностью в важных микронутриентах (витамин С) и их вкусовыми свойствами не прослеживается. Такой же вывод получен при сопоставлении вкусовых предпочтений, проявляемых рыбами по отношению к заменимым и незаменимым аминокислотам [6].

Сравнение вкусовой привлекательности органических кислот и их производных. Потребление гранул с аскорбиновой кислотой ниже, чем с аскорбатом Na^+ , это различие достоверно у всех видов рыб, за исключением цихлазомы (на нильской тилапии оценка не проведена). Потребление гранул с лимонной кислотой по сравнению с цитратом Na^+ выше у нильской тилапии, неолампрологуса и цихлазомы и сходное у мозамбикской

тилапии и меланохрома. Но потребление гранул с лимонной кислотой почти в 2 раза ниже, чем с цитратом K^+ у неолампрологуса, у остальных видов различия отсутствуют. Вкусовая привлекательность цитрата Na^+ и цитрата K^+ разная у мозамбикской тилапии и неолампрологуса. Вкусовая привлекательность малата Na^+ по сравнению с яблочной кислотой выше у мозамбикской тилапии и неолампрологуса, ниже у меланохрома и одинакова у цихлазомы. Потребление гранул с сорбиновой кислотой ниже, чем с сорбатом K^+ у нильской и мозамбикской тилапий и меланохрома, потребление гранул с щавелевой кислотой ниже, чем с оксалатом аммония у мозамбикской тилапии, но выше у неолампрологуса. Различия между потреблением изомеров аминокислотной кислоты и между уксусной и гликолевой (гидроксиуксусной) кислотой отсутствуют у всех исследованных цихлид (рисунок).

Полученные результаты показывают, что вкусовая привлекательность органических кислот может быть иной по сравнению с солями, образованными на их основе. Привлекательность солей выше, чем у соответствующих кислот в 10 случаях из 28, в 4 случаях – ниже, в 14 случаях, т.е. в 50% от всех возможных вариантов сравнения, сохраняется прежней. Преобразование аскорбиновой и сорбиновой кислот в соли Na^+ или K^+ сопровождается повышением вкусовой привлекательности у большинства цихлид, яблочной кислоты в малат Na^+ – у половины видов. Для большинства рыб лимонная кислота и ее соли Na^+ и K^+ обладают сходной привлекательностью. Щавелевая кислота по сравнению с оксалатом аммония имеет более высокую привлекательность для неолампрологуса, более низкую – для мозамбикской тилапии и одинаковые вкусовые свойства для остальных трех видов рыб (табл. 3). Таким образом, органические кислоты и их соли могут обладать для рыб разными, вплоть до диаметрально противоположных, вкусовыми свойствами. У исследованных видов рыб эти различия не совпадают, в том числе у близкородственных рыб, таких как нильская и мозамбикская тилапии, принадлежащие к одному роду *Oreochromis* и входящих в одну трофическую категорию (растительоядные рыбы).

Таблица 2

Соотношение числа веществ с привлекательным, отталкивающим и безразличным вкусом у цихлидовых рыб

Рыбы	Вещества, обладающие вкусом:				Источник
	привлекательным	отталкивающим	безразличным	всего	
Нильская тилапия	4	1	3	8	Наши данные
	20	0	17	37	[14]
Мозамбикская тилапия	3	3	9	15	Наши данные
	4	8	25	37	[13]
Золотой меланохром	0	4	11	15	Наши данные
Апельсиновый неолампрологус	2	2	11	15	Наши данные
Цихлазома Хартвега	1	1	13	15	Наши данные

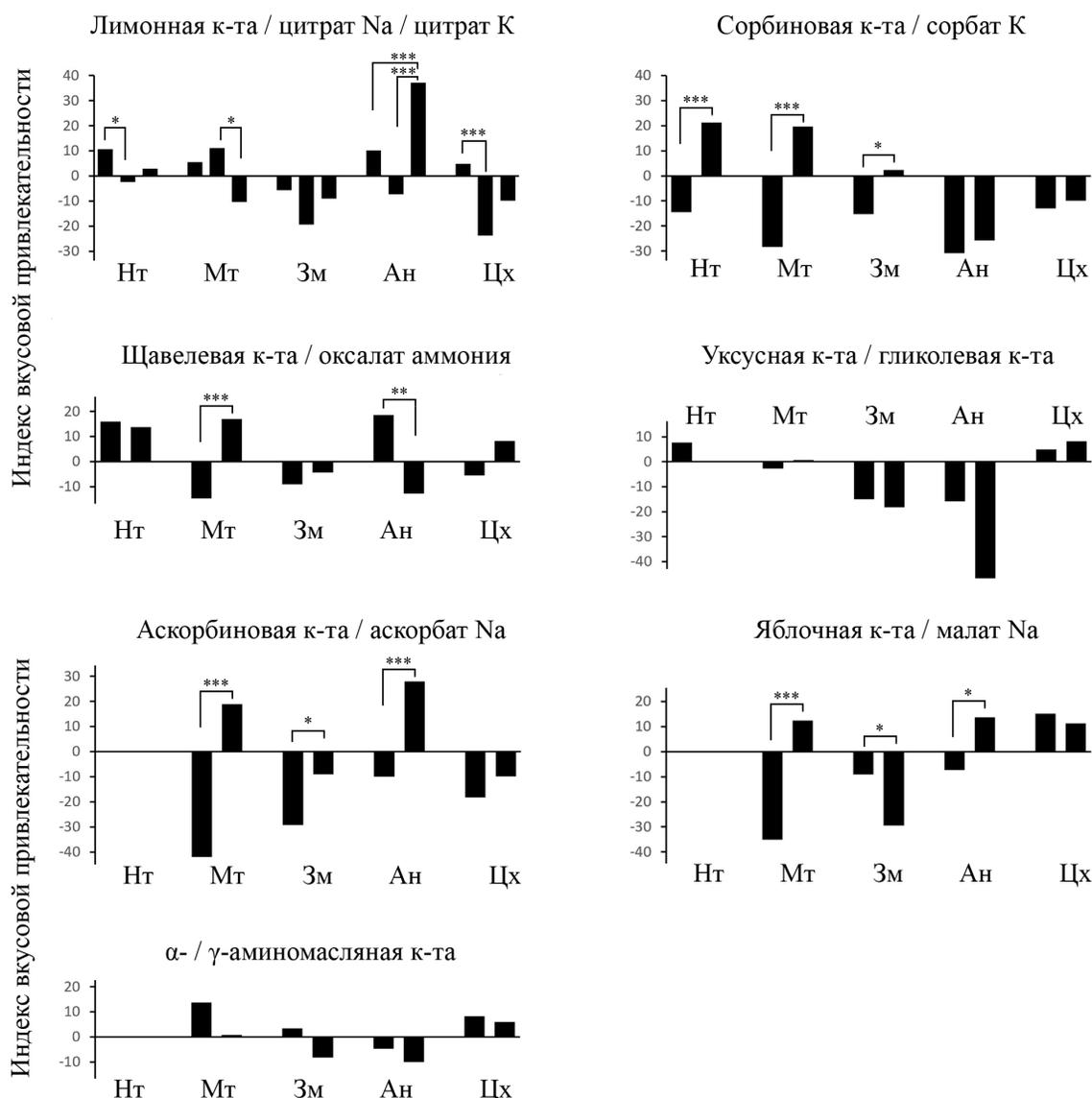


Рисунок. Индекс вкусовой привлекательности органических кислот и их производных для цихлидовых рыб. **Обозначения:** Нт – нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, Мт – мозамбикская тилапия *O. mossambicus*, Зм – золотой меланохром *Melanochromis auratus*, Ан – апельсиновый неолампрологус *Neolamprologus leleupi*, Цх – цихлазома Хартвега *Vieja hartwegi*; *, ** и *** – различия потребления гранул с разными веществами достоверны при $p < 0,05$, $< 0,01$, $< 0,001$ соответственно (критерий Манна-Уитни).

Таблица 3

Сравнительная вкусовая привлекательность органических кислот и их производных для цихлидовых рыб

Вещества	Нильская тилапия	Мозамбикская тилапия	Золотой меланохром	Апельсиновый неолампрологус	Цихлазома Хартвега
Аскорбиновая кислота : аскорбат Na^+		<***	<*	<***	=
Яблочная кислота : малат Na^+		<***	>*	<*	=
Лимонная кислота : цитрат Na^+	>*	=	=	=	>***
Лимонная кислота : цитрат K^+	=	=	=	<***	=
Сорбиновая кислота : сорбат K^+	<***	<***	<*	=	=
Цитрат Na^+ : цитрат K^+	=	>*	=	<***	=
Щавелевая кислота : оксалат аммония	=	<***	=	>**	=
α- : γ-аминомасляная кислота		=	=	=	=
Уксусная кислота : гликолевая кислота		=	=	=	=

Примечание: >, < и = – соответственно более высокая, низкая или сходная вкусовая привлекательность первого вещества относительно второго. *, ** и *** – различия потребления гранул с разными веществами достоверны при $p < 0,05$, $< 0,01$, $< 0,001$ (критерий Манна-Уитни).

Столь же разнообразно соотношение вкусовой привлекательности кислот и их солей для рыб одного вида. Для нильской тилапии, меланохрома и неолампрологуса вкусовая привлекательность кислот может быть выше, ниже или такой же как у соответствующей соли. Для мозамбикской тилапии вкусовая привлекательность большинства кислот ниже, чем у солей, для цихлазомы вкусовые свойства кислот и их солей в большинстве случаев совпадают (табл. 3). Для человека кислый вкус всех испытанных карбоновых кислот, включая лимонную, многократно выше, чем у соответствующей соли Na^+ [18]. Интенсивность ощущения кислого вкуса определяется не только способностью к диссоциации и протонированию органических кислот, но и строением их молекулы и особенностями рецепторных белков, обеспечивающих чувствительность к кислотам [19–21]. Существуют, по-видимому, и иные механизмы вкусовой рецепции, объясняющие, внутри- и межвидовое разнообразие вкусовой эффективности кислот и их солей и, в частности, привлекательный или отталкивающий вкус солей тех кислот, которые для рыб имеют безразличный вкус (яблочная кислота и малат Na^+ – для меланохрома; щавелевая кислота и оксалат аммония – для мозамбикской тилапии, и др.) или разную вкусовую привлекательность разных солей одной и той же кислоты (цитраты Na^+ и K^+ – для неолампрологуса).

Общий признак для исследованных цихлидовых рыб – сходство вкусовых ответов на гранулы с уксусной и гликолевой кислотами, различающихся наличием в молекуле гидроксильной группы, и сходство вкусовых ответов на гранулы с изомерами аминокислотной кислоты с α - и γ -положением аминогруппы. Однако у карповых (Cyprinidae) и других рыб отношение к вкусу веществ изменяется при появлении в их молекуле ОН-группы или при изменении положения или числа amino- и других функциональных групп [9–10, 17]. Различается и амплитуда электрических ответов во вкусовых нервах у многих видов рыб при стимуляции вкусовых почек растворами таких веществ [3, 22–23]. Учитывая, что семейство цихлидовых рыб насчитывает около 1800 валидных видов [24], можно уверенно полагать, что среди них присутствуют виды, для которых подобные структурные модификации веществ приводят к значимым сдвигам их вкусовых свойств.

Пищевое поведение. Цихлиды – дневные рыбы с хорошо развитым зрением. Подаваемую гранулу подопытные рыбы схватывают быстрым прицельным броском в течение первых 2–3 с. Промежуточные отвергания гранулы для повторного ее схватывания в ходе опыта совершают редко. Наименее склонна к таким действиям цихлазома – в среднем не более 1,1 схватываний, наиболее часто повторные схватывания совершает меланохром – в среднем до 1,4–1,6 за опыт. Для мелано-

хрома характерно также и наиболее длительное удержание гранулы в ротовой полости, которое в среднем длится от 5–6 до 7–9 с при первом схватывании и от 6–7 до 8–10 с суммарно в течение опыта. Наиболее короткое время удержания гранулы у неолампрологуса – 2–3 с. Число повторных схватываний и длительность удержания гранул с разными веществами сходное – небольшие, но статистически значимые различия относительно контроля обнаружены лишь в единичных случаях и не у всех видов рыб. Таким образом, пищевое поведение, проявляемое в ходе тестирования гранул, в отличие от вкусовых предпочтений, у разных цихлид похоже. Все они совершают небольшое число отверганий и повторных схватываний гранул, что, возможно, связано с социальным образом жизни этих рыб [14, 25].

Заключение

Выполненное исследование показывает, что органические кислоты и их производные обладают значимыми, но разными вкусовыми свойствами для исследованных цихлид. Это подтверждает видоспецифичность вкусовых спектров у рыб, выявленную ранее на примере свободных аминокислот. Подтверждено также, что вещества могут приобретать иные, в том числе противоположные, вкусовые качества при модификации молекулы, в частности, при преобразовании органических кислот в их соли. Поэтому практикуемое в ряде исследований выравнивание рН вкусовых стимульных растворов органических кислот с помощью NaOH и других щелочных агентов [19, 23, 26–32], может приводить к некорректным результатам и выводам. Высокая физиологическая потребность животных в определенных питательных веществах, по-видимому, не предопределяет наличие у таких веществ особых вкусовых качеств.

Способность ощущать кислый вкус считают эволюционно наиболее рано возникшей формой вкусовой чувствительности. Рецепторы, позволяющие воспринимать вещества, вызывающие кислый вкус у человека, обнаруживают даже у далеких предковых групп позвоночных животных, а функциональность генов, кодирующих вкусовые рецепторы к таким веществам сохраняется, как полагают, на протяжении всей эволюционной истории [20–21, 33–34]. Сведения о реакциях позвоночных животных на кислоты остаются ограниченными. Расширение этих знаний, особенно за счет рыб, являющихся удобными модельными объектами для экспериментальных исследований, важно для понимания не только исторических закономерностей развития вкусовой чувствительности, но и выяснения механизмов и особенностей вкусовой рецепции.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24–24–00009. Авто-

ры подтверждают, что все эксперименты проведены в соответствии с действующими принципами и правилами обращения с животными и что не был причинен вред рыбам, использовавшимся в экспериментах. Условия содержания рыб и метод, применявшийся в настоящем исследовании, одобрены Комиссией по биоэтике МГУ имени

М.В. Ломоносова (заявка № 170-ж на экспертизу исследования рассмотрена и одобрена Комиссией по биоэтике МГУ 15.02.2024, заседание № 159-д-з). Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов, связанного с публикацией данной статьи. Авторы искренне благодарны А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в содержании рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Малюкина Г.А., Касумян А.О., Марусов Е.А. Экологические аспекты химической сигнализации рыб. *Вопр. ихтиологии*. 1990;30(6):891–896.
2. Hara T.J. Neurophysiology of gustation. *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. Vol. 1. Ed. A.P. Farrell. San Diego: Elsevier; 2011:218–226.
3. Hara T.J. Morphology of the gustatory (taste) system in fishes. *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. Vol. 1. Ed. A.P. Farrell. San Diego: Elsevier; 2011:187–193.
4. Kasumyan A., Døving K.B. Taste preferences in fish. *Fish Fish*. 2003;4(4):289–347.
5. Morais S. The physiology of taste in fish: potential implications for feeding stimulation and gut chemical sensing. *Rev. Fish. Sci. Aquacult.* 2017;25(2):133–149.
6. Kasumyan A. The taste system in fish. *Encyclopedia of fish physiology, second edition*. Vol. 1. Eds. S.L. Alderman and E.T. Gillis. Amsterdam: Elsevier, Academic Press; 2024:106–123.
7. Oike H., Nagai T., Furuyama A., Okada S., Aihara Y., Ishimaru Y., Marui T., Matsumoto I., Misaka T., Abe K. Characterization of ligands for fish taste receptors. *J. Neurosci.* 2007;27(21):5584–5592.
8. Bachmanov A.A., Bosak N.P., Glendinning J.I., Inoue M., Li X., Manita S., McCaughey S.A., Murata Y., Reed D.R., Tordoff M.G., Beauchamp G.K. Genetics of amino acid taste and appetite. *Adv. Nutr.* 2016;7(4):806S–822S.
9. Kasumyan A.O., Mouromtsev G.E. The teleost fish, blue gourami *Trichopodus trichopterus*, distinguishes the taste of chemically similar substances. *Sci. Rep.* 2020;10(1):7487.
10. Левина А.Д., Касумян А.О. Вкусовая привлекательность изомеров аминокислот для цихлидовых рыб (Cichlidae). *Вопр. ихтиологии*. 2024;64(1):86–97.
11. Liu C., Meng F., Tang X., Shi Y., Wang A., Gu Z., Pan Z. Comparison of nonvolatile taste active compounds of wild and cultured mud crab *Scylla paramamosain*. *Fish. Sci.* 2018;84(5):897–907.
12. Nelson D.L., Cox M.M. *Lehninger principles of biochemistry*. 8th edition. N.-Y.: W.H. Freeman and Comp.; 2021. 4381 pp.
13. Kasumyan A., Levina A. Are the taste preferences similar in closely related fish of the same trophic category? A case of Nile and Mozambique tilapias. *Rev. Fish Biol. Fish.* 2023;33(4):1371–1386.
14. Levina A.D., Mikhailova E.S., Kasumyan A.O. Taste preferences and feeding behavior in the facultative herbivore fish, Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *J. Fish Biol.* 2021;98(1):1385–1400.
15. Касумян А.О., Прокопова О.М. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae). *Вопр. ихтиологии*. 2001;41(5):670–685.
16. Михайлова Е.С., Касумян А.О. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius*. *Вопр. ихтиологии*. 2018;58(4):496–502.
17. Касумян А.О., Исаева О.М. Вкусовые предпочтения карповых рыб (Cyprinidae). Сравнительное исследование. *Вопр. ихтиологии*. 2023;63(1):81–109.
18. Ganzel P.G.J., Kroeze J.H.A. The sour taste of acids. The hydrogen ion and the undissociated acid as sour agents. *Chem. Senses*. 1987;12(4):563–576.
19. Neta E.R.C., Johanningsmeier S.D., Drake M.A., McFeeters R.F. A chemical basis for sour taste perception of acid solutions and fresh-pack dill pickles. *J. Food Sci.* 2007;72(6):S352–S359.
20. Tu Y.-H., Cooper A.J., Teng B., Chang R.B., Artiga D.J., Turner H.N., Mulhall E.M., Ye W., Smith A.D., Liman E.R. An evolutionarily conserved gene family encodes proton-selective ion channels. *Science*. 2018;359(6379):1047–1050.
21. Frank H.E.R., Amato K., Trautwein M., Maia P., Liman E.R., Nichols L.M., Schwenk K., Breslin P.A.S., Dunn R.R. The evolution of sour taste. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 2022;289(1968):20211918.
22. Caprio J. Olfaction and taste in the channel catfish: an electrophysiological study of the responses to amino acids and derivatives. *J. Comp. Physiol. A*. 1978;123(4):357–371.
23. Marui T., Harada S., Kasahara Y. Gustatory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio* L. *J. Comp. Physiol. A*. 1983;153(3):299–308.
24. Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. *Fishes of the world*. New Jersey: Wiley; 2016. 707 pp.
25. Gonçalves-de-Freitas E., Bolognesi M.C., Gauy A.C.S., Brandão M.L., Giaquinto P.C., Fernandes-Castilho M. Social behavior and welfare in Nile tilapia. *Fishes*. 2019;4(2):23.
26. Yoshii K., Kamo N., Kurihara K., Kobatake Y. Gustatory responses of eel palatine receptors to amino acids and carboxylic acids. *J. Gen. Physiol.* 1979;74(3):301–317.
27. Kiyohara S., Yamashita S., Harada S. High sensitivity of minnow gustatory receptors to amino acids. *Physiol. Behav.* 1981;26(6):1103–1108.
28. Michel W.C., Kohbara J., Caprio J. Amino acid receptor sites in the facial taste system of the sea catfish *Arius felis*. *J. Comp. Physiol. A*. 1993;172(2):129–138.
29. Kohbara J., Caprio J. Taste responses of the facial and glossopharyngeal nerves to amino acids in the rainbow trout. *J. Fish Biol.* 2001;58(4):1062–1072.
30. Kohbara J., Oohara K., Masuda T., Hidaka I., Takii K., Kumai H. Gustatory receptor responses in marbled rockfish *Sebastes marmoratus*. *Fish. Sci.* 2002;68(4):862–871.
31. Kohbara J., Miyazaki T., Takii K., Hosokawa H., Ukawa M., Kumai H. Gustatory responses in Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Temminck and Schlegel). *Aquaculture Res.* 2006;37(9):847–854.

32. Ogawa K., Caprio J. Major differences in the proportion of amino acid fiber types transmitting taste information from oral and extraoral regions in the channel catfish. *J. Neurophysiol.* 2010;103(4):2062–2073.

33. Jiang P., Josue J., Li X., Glaser D., Lia W., Brand J.G., Margolskee R.F., Reed D.R., Beauchamp G.K. Major taste loss in carnivorous mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2012;109(13):4956–4961.

34. Zhu K., Zhou X., Xu S., Sun D., Ren W., Zhou K., Yang G. The loss of taste genes in cetaceans. *BMC Evol. Biol.* 2014;14:218.

Поступила в редакцию 21.05.2024

После доработки 28.06.2024

Принята в печать 04.07.2024

RESEARCH ARTICLE

Palatability of organic acids and their derivatives for cichlid fishes (Cichlidae)

A.O. Kasumyan* , A.D. Levina 

*Department of Ichthyology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie gory 1–12, Moscow, 119234, Russia*

*e-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Taste attractivity of 15 organic acids and their derivatives (ascorbic, citric, sorbic, malic, oxalic, acetic, glycolic, α - and γ -aminobutyric acids, their Na^+ - and K^+ -salts; 0,1 M) was compared for 5 species of cichlid fishes (Cichlidae) – Nile *Oreochromis niloticus* and Mozambique *O. mossambicus* tilapias, golden mbuna *Melanochromis auratus*, lemon cichlid *Neolamprologus leleupi* and tailbar cichlid *Vieja hartwegi*. Citric and oxalic acids, Na^+ -ascorbate, K^+ -sorbate and K^+ -citrate, ammonium oxalate have an attractive or indifferent taste for fish, ascorbic and sorbic acids, Na^+ -citrate and Na^+ -malate have an aversive or indifferent taste. Malic acid has an attractive taste for tailbar cichlid, an aversive taste for Mozambique tilapia and an indifferent taste for other cichlids. Acetic acid and isomers of aminobutyric acid have indifferent taste for all fishes. The taste attractivity of organic acids may be different compared to salts formed on their basis. The attractiveness of salts is higher than that of the corresponding acids in 10 out of 28 cases, lower in 4 cases, and the same in 14 cases. The conversion of ascorbic and sorbic acids into Na^+ and K^+ salts is accompanied by an increase in taste attractivity in most cichlids, malic acid to malate Na^+ – in half of the species. For most fish, citric acid and its Na^+ - and K^+ -salts have similar attractiveness. Oxalic acid, compared with ammonium oxalate, has a higher attractiveness for lemon cichlid, a lower one for Mozambique tilapia and the same taste quality for the other three fish species. There are no differences between the consumption of agar pellets with isomers of aminobutyric acid and pellets with acetic and glycolic (hydroxy acetic) acids in all cichlids. The feeding behavior shown by cichlids during the orosensory testing of pellets is similar – fish perform a small number of rejections and repeated grasps of pellets, the duration of pellet retention time in the oral cavity is similar.

Keywords: chemoreception, taste reception, taste preferences, carboxylic acids, feeding behavior, cichlid fishes

Funding: The research was funded by Russian Foundation for Basic Research, project number 24-24-00009.

Сведения об авторах

Касумян Александр Ованесович – докт. биол. наук, зав. кафедрой ихтиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-25; e-mail: alex_kasumyan@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4931-8787>

Левина Александра Дмитриевна – аспирант кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-25; e-mail: al7_ra@list.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8071-792X>