

УДК 597.58:591.53.185.31

ВКУСОВАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ ДЛЯ НИЛЬСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS NILOTICUS* (CICHLIDAE)

© 2019 г. М. И. Виноградская¹, А. О. Касумян^{1, 2, *}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 30.07.2018 г.

После доработки 08.10.2018 г.

Принята в печать 09.10.2018 г.

Оценена вкусовая привлекательность для нильской тилапии *Oreochromis niloticus* шести видов водных животных и пяти видов растений. Водные экстракты большинства организмов (10 видов из 11) обладают привлекательным вкусом, что соответствует эврифагии и пищевой пластичности нильской тилапии. Несмотря на фитофагию, вкусовая привлекательность экстракта животных выше, чем растений. Невысокий стимулирующий эффект экстракта малой ряски *Lemna minor* предполагает присутствие в ней природных вкусовых детергентов. Экстракт канадской элодеи *Elodea canadensis* в зависимости от происхождения растения либо полностью блокирует потребление, либо имеет инертные вкусовые свойства. Разные части водяного гиацинта *Eichhornia crassipes* (листья, корни) имеют сходную вкусовую привлекательность. Для пищевого поведения нильской тилапии, проявляемого при оросенсорном тестировании пищи, повторные схватывания мало характерны. Результаты исследования свидетельствуют о способности рыб тонко дифференцировать пищевые организмы по их вкусовым качествам и подчёркивают важную роль вкусовой рецепции в выборе рыбами объектов питания.

Ключевые слова: нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения, пищевое поведение, химическая защита, вкусовые детергенты, канадская элодея *Elodea canadensis*, водяной гиацинт *Eichhornia crassipes*, малая ряска *Lemna minor*.

DOI: 10.1134/S0042875219030226

В последние десятилетия благодаря разработанным методам поведенческого тестирования начаты и быстро развиваются исследования вкусовых предпочтений у рыб. Для этих целей в качестве вкусовых стимулов обычно используют свободные аминокислоты и другие химические соединения (Hidaka, 1982; Mackie, 1982; Jones, 1989, 1990; Lim et al., 2017). Это позволило оценить широту вкусовых спектров и выяснить уровень вкусовой чувствительности рыб, сравнить функциональные характеристики вкусовой системы у разных по биологии и систематике видов и у особей, находящихся под влиянием различных внешних факторов (Kasumyan, Døving, 2003; Абтахи и др., 2018; Kasumyan, 2019).

Несмотря на очевидный прогресс в изучении вкусовой рецепции и отношения рыб к различным вкусовым стимулам, слабо исследованной остаётся их способность оценивать вкусовые качества водных организмов, с которыми они встречаются в природных водоёмах и которые могут быть объектами питания. Большинство выполненных с этой целью работ основаны на сравнении соотно-

шения доступных организмов в водоёме и в пищеварительном тракте рыб (Шорыгин, 1952; Stoecker, Govoni, 1984; Pryor, Epifanio, 1993; Sudo, Azeta, 2001; Shaw et al., 2003; Alford, Beckett, 2007; Verliin et al., 2011) или на сравнении потребления рыбами в эксперименте нескольких одновременно или последовательно предъявляемых пищевых организмов или их фрагментов (Строганов, 1962, 1963, 1968; Beukema, 1968; Ивлёв, 1977; Antoine et al., 1986; Bonar et al., 1990; Chifamba, 1990; Barry, Ehret, 1993; Soriguer et al., 2002; Parker et al., 2006). При этом возможное влияние запаховых, текстурных или иных особенностей сравниваемых объектов на проявляемую рыбами пищевую избирательность, как правило, не учитывается, несмотря на то что эти свойства могут влиять на выбор рыб (Prado, Heck, 2011; Касумян, 2012). Сведения, полученные с использованием методов, позволяющих исключить эти эффекты и определять именно вкусовую привлекательность пищевых организмов, всё ещё малочисленны. Большинство таких работ выполнены в области водной химической экологии и касаются химиче-

ской защищённости от рыб преимущественно морских животных и растений (O'Neal, Pawlik, 2002; Long, Hay, 2006; Nusnbaum et al., 2012; Тинькова и др., 2014; Marty et al., 2016). Вкусовые свойства пищевых организмов для пресноводных рыб изучены крайне слабо (Parker et al., 2006; Касумян, Тинькова, 2013; Lari et al., 2013).

Цель настоящей работы заключалась в сравнительной оценке вкусовых качеств разных водных растений и беспозвоночных животных для нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* — всеядной пресноводной рыбы с хорошо выраженной фитофагией.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты выполнены на двух группах молоди нильской тилляпии (24 экз., средняя общая длина (*TL*) 8.0 см, масса 9 г), полученной в ООО “Крафтфиш” (популяционное происхождение неизвестно) в 2015 г. (серии 1 и 2) и 2016 г. (серия 3). До начала опытов рыб в течение двух недель содержали в аквариуме объёмом 70 л при температуре воды 26°C. Кормление проводили живыми личинками хирономид (*Chironomidae*).

За несколько дней до опытов рыб рассаживали поодиночке в аквариумы (10 л) с непрозрачными задней и боковыми стенками, предотвращавшими визуальные контакты соседних особей. Грунт в аквариумах отсутствовал, искусственное освещение не использовали. Температуру воды поддерживали около 26°C с помощью терморегуляторов AquaEL EH-25W. Кормили рыб живыми личинками хирономид один раз в день после завершения опытов. До начала опытов рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем гранулы, вырезанные из 2%-ного агар-агарового геля (“Reanal”, Венгрия) и содержащие водный экстракт личинок и 5 мкМ красителя Ponceau 4R (“Chroma-Gesellschaft Schmidt GmbH”, Германия).

В каждом опыте в аквариум вносили одну агар-агаровую гранулу, содержащую кроме красителя водный экстракт живых или свежемороженых водных растений или животных (175 г/л). Их полный перечень с указанием происхождения и систематики приведён в табл. 1.

Растения и животных гомогенизировали в фарфоровой ступке в 4 мл дистиллированной воды. Гомогенат центрифугировали при 6000 об/мин (4000 g) в течение 15 мин при температуре 20°C в центрифуге ЦУМ-1, супернатант вместе с раствором красителя Ponceau 4R вносили в горячий 2%-ный раствор агар-агара, перемешивали и выливали в чашку Петри. В качестве контроля применяли гранулы, содержащие только краситель. Агар-агаровый гель с экстрактами хранили при 5°C не более 3 сут. Гранулы (длина 4 мм, диаметр 2 мм,

объём 12.56 мм³) вырезали с помощью трубки из нержавеющей стали непосредственно перед внесением их в аквариум.

В ходе опыта регистрировали длительность интервала между падением гранулы в воду и схватыванием её рыбой (латентный период реакции на гранулу), число повторяющихся схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, заглатывание или отказ рыбы от потребления гранулы. Каждый опыт продолжался ~1–2 мин и заканчивался заглатыванием гранулы либо окончательным отказом от потребления, о котором судили по прекращению повторных схватываний гранулы, потере у рыбы интереса к ней и уходу в сторону. Немногочисленные опыты, в которых рыбы гранулу не схватывали в течение 1 мин или потребление гранулы невозможно было определить из-за её разрушения рыбой и образования большого числа фрагментов, не учитывали. Несъеденную гранулу или её фрагменты из аквариума удаляли сразу после окончания опыта. Опыты с гранулами, содержащими разные экстракты, проводили в случайной последовательности с интервалом 10–15 мин. Общее число выполненных опытов — 1187. Для относительной оценки вкусовых свойств экстрактов рассчитывали индекс вкусовой привлекательности по формуле: $Ind_{pal} = [(R - C)/(R + C)] \times 100$, где *R* — потребление гранул с экстрактом; *C* — потребление контрольных гранул, %.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

До подачи гранулы рыбы обычно спокойно перемещаются по всему аквариуму, иногда поднимаются к поверхности воды или на несколько секунд замирают на месте. Приближение экспериментатора привлекает рыб к передней стенке аквариума, где они остаются в ожидании корма. Внесённую гранулу рыбы схватывают быстрым и резким броском, затрачивая на это в среднем не более 3 с. Во время удержания схваченной гранулы рыбы не перемещаются и остаются у передней стенки аквариума. Проглатывание гранулы предваряют хорошо заметные характерные жующие движения челюстями и учащённый ритм жаберных крышек. После проглатывания гранулы ритм сразу же нормализуется и рыбы восстанавливают исходное спокойное плавание по аквариуму. Поведение восстанавливается также и при отказе от потребления после одного или нескольких повторных схватываний гранулы. В этом случае рыбы прекращают реагировать на гранулу и возвра-

Таблица 1. Животные и растения, использованные для исследования вкусовой привлекательности нильской тилляпии *Oreochromis niloticus*

Организм	Систематика	Естественный ареал и условия обитания	Происхождение объектов	Материал, использованный для экстракции
Хирономиды	Chironomidae, Diptera, Insecta	Всесветное (кроме Антарктиды), пресные воды	Зоомагазин, Москва	Живые личинки
Коретра <i>Chaoborus</i> sp.	Culicidae, Diptera, Insecta	То же	То же	Свежемороженые личинки
Дафния <i>Daphnia magna</i>	Daphniidae, Cladocera, Branchiopoda, Crustacea	Голарктика, Африка, пресные воды	»	Свежемороженые взрослые особи
Артемия <i>Artemia salina</i>	Artemidae, Anostraca, Branchiopoda, Crustacea	Всесветное (кроме Антарктиды), солёные водоёмы	»	Свежемороженые науплии
Каланида <i>Hemidiaptomus</i> sp.	Calanidae, Copepoda, Maxillopoda, Crustacea	Всесветное, пресные воды	»	Свежемороженые взрослые особи
Креветка северная <i>Pandalus borealis</i>	Pandalidae, Decapoda, Malacostraca, Crustacea	Атлантический и Тихий океаны, арктическая и бореальная зоны	Супермаркет, Москва	Брюшко (без экзоскелета) свежемороженных взрослых особей
Салат-латук <i>Lactuca sativa</i>	Asteraceae, Asterales, Magnoliopsida	Европа, Средняя и Передняя Азия, Сибирь (до Алтая), Северная Африка	То же	Листья свежего растения
Ряска малая <i>Lemna minor</i>	Lemnaceae, Arales, Liliopsida	Европа, Азия, Африка, Северная Америка, пресные воды	р. Москва, Звенигородский район, Московская область	Свежее растение целиком
Элодея канадская <i>Elodea canadensis</i>	Hydrocharitaceae, Hydrocharitales, Liliopsida	Северная Америка, пресные воды	Шараповский карьер, Звенигородский район, Московская область; зоомагазин, Москва	Верхняя часть побега и листья свежего растения
Риччия <i>Riccia</i> sp.	Ricciaceae, Marchantiales, Marchantiopsida	Европа, Азия, Африка, Северная Америка, пресные воды	Зоомагазин, Москва	Свежее растение целиком
Водяной гиацинт <i>Eichhornia crassipes</i>	Pontederiaceae, Pontederiales, Liliopsida	тропическая Америка, пресные воды	Питомник растений, Калужская область	Свежее растение: корни, листья

щаются к прежнему плаванию. Отвергнутая гранула обычно остаётся неразрушенной.

Гранулы с водным экстрактом животных были высоко привлекательными для тилляпии (табл. 2): рыбы потребляли их либо в 100% (хирономиды, креветка), либо в 93–96% (дафния, артемия, коретра, каланиды) опытов (серия 1). В большинстве случаев рыбы потребляли гранулы сразу после первого схватывания, средняя длительность удержания гранулы в ротовой полости не превы-

шала 5 с. Экстракт большинства растений также повышал потребление гранул (серия 2). Наиболее привлекательными были гранулы с экстрактом риччии и листьев водяного гиацинта, менее охотно тилляпия потребляла гранулы с экстрактом корней гиацинта, салата-латука и ряски. Гранулы с экстрактом элодеи, приобретённой в зоомагазине, рыбы после схватывания отвергли во всех опытах. Экстракт элодеи, взятой из естественного водоёма, влияния на потребление гранул не

Таблица 2. Вкусовые ответы (среднее значение показателя и его ошибка) нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты (175 г/л) животных и растений

Раздражитель	Латентный период реакции на гранулу, с	Потребление гранул, %	Число схватываний гранулы	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Серия 1						
Хирономиды	2.1 ± 0.3	100.0 ± 0.0***	1.0 ± 0.0***	3.6 ± 0.2***	3.7 ± 0.2***	102
Креветка северная	2.1 ± 0.3	100.0 ± 0.0***	1.0 ± 0.0***	3.2 ± 0.2***	3.2 ± 0.2***	81
Дафния	2.8 ± 0.5	96.1 ± 2.2***	1.1 ± 0.0***	4.6 ± 0.3	4.8 ± 0.4***	77
Артемия	2.9 ± 0.5	95.8 ± 2.4***	1.1 ± 0.0***	4.1 ± 0.3*	4.3 ± 0.3***	71
Коретра	2.3 ± 0.4	94.7 ± 2.6***	1.1 ± 0.0***	4.6 ± 0.3	4.9 ± 0.3***	75
Каланида	1.4 ± 0.2*	92.8 ± 3.1***	1.1 ± 0.0***	3.9 ± 0.2*	4.1 ± 0.3***	69
Контроль	2.1 ± 0.3	45.2 ± 5.5	1.5 ± 0.1	6.0 ± 0.5	7.3 ± 0.5	84
Серия 2						
Риччия	1.3 ± 0.2**	95.4 ± 2.6***	1.0 ± 0.0***	5.7 ± 0.5	5.8 ± 0.5	65
Водяной гиацинт:						
— листья	1.7 ± 0.2	93.9 ± 3.0***	1.0 ± 0.0***	4.7 ± 0.3	4.8 ± 0.3***	65
— корни	1.3 ± 0.2*	86.9 ± 4.4***	1.2 ± 0.1**	5.0 ± 0.5	5.4 ± 0.5**	61
Салат-латук	1.8 ± 0.2	80.8 ± 3.9 ***	1.1 ± 0.0 ***	5.8 ± 0.4	6.3 ± 0.4	104
Ряска малая	1.8 ± 0.3	76.6 ± 4.9***	1.3 ± 0.1**	5.7 ± 0.3	6.2 ± 0.4	77
Элодея канадская (зоомагазин)	1.5 ± 0.2	0.0 ± 0.0***	3.9 ± 0.3***	2.5 ± 0.2***	5.4 ± 0.4*	72
Контроль	1.8 ± 0.2	50.0 ± 5.9	1.7 ± 0.1	5.9 ± 0.5	7.1 ± 0.5	74
Серия 3						
Элодея канадская (карьер)	2.0 ± 0.3	44.0 ± 5.0	1.6 ± 0.1	6.0 ± 0.5*	7.8 ± 0.5*	100
Контроль	2.1 ± 0.3	50.0 ± 4.7	1.6 ± 0.1	8.1 ± 0.5	9.6 ± 0.5	114

Примечание. Отличия от контроля достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

оказывал (серия 3). Во всех трёх выполненных сериях потребление контрольных гранул было сходным (45–50%).

Рыбы редко схватывали гранулы повторно, особенно с экстрактом наиболее привлекательных животных и растений (потребление >90%) и удерживали во рту более короткое время, чем контрольные гранулы. Наибольшее число раз рыбы схватывали гранулы с экстрактом элодеи из зоомагазина, но длительность их удержания была минимальной (табл. 2). Статистические расчёты выявили значимую отрицательную связь между потреблением гранул и числом их схватываний в опыте ($r_s = -0.88$, $p < 0.001$), удержанием после первого схватывания ($r_s = -0.55$, $p < 0.05$) и суммарно в течение всего опыта ($r_s = -0.80$, $p < 0.001$). Чем больше раз гранула схватывалась, тем более длительным было суммарное время удержания ($r_s = 0.71$, $p < 0.01$). Высоко значимой была связь между длительностью первого и суммарного удержания гранулы ($r_s = 0.90$, $p < 0.001$).

Для гранул, которые были потреблены рыбами или окончательно отвергнуты не менее, чем в шести опытах, было проведено сравнение ответов, закончившихся потреблением или отверганием гранулы (ПГ- и ОГ-опыты). Потреблению предшествует значимо более быстрая реакция схватывания (три типа гранул из семи), схваченная гранула подвергается меньшему числу отверганий и повторных схватываний (все типы гранул), а также в среднем меньше по времени удерживается рыбой (четыре типа гранул) (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что большинство использованных для тестирования животных и растений (10 из 11) имеют привлекательный вкус для нильской тилляпии. Включение в состав агар-агарового геля водного экстракта этих организмов приводит к значимому повышению потребления гранул, предлагавшихся опыт-

Таблица 3. Параметры вкусового ответа (среднее значение показателя и его ошибка) нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением и отверганием гранул, с водными экстрактами растений (175 г/л) и контрольных гранул

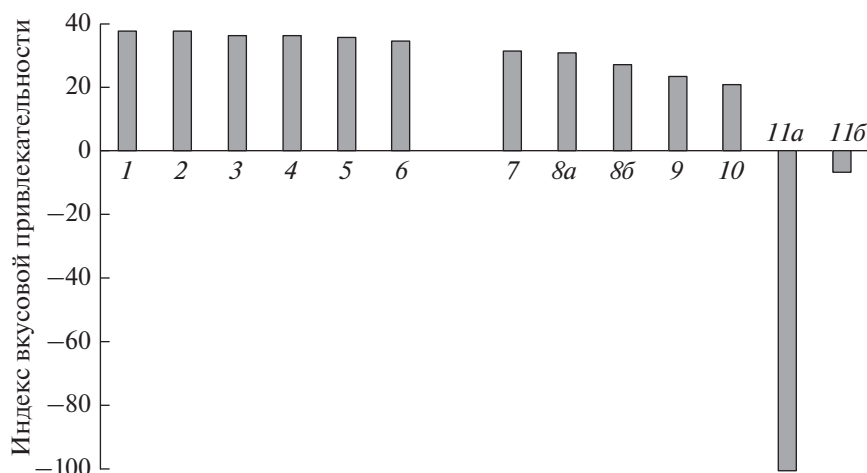
Раздражитель	Латентный период реакции на гранулу, с	Число схватываний гранулы	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
Водяной гиацинт, корни	1.2 ± 0.1	$1.1 \pm 0.1^{***}$	5.2 ± 0.6	5.5 ± 0.6	53
	2.4 ± 0.9	2.0 ± 0.2	3.4 ± 0.7	4.6 ± 0.6	8
Салат-латук	1.6 ± 0.2	$1.0 \pm 0.0^{**}$	5.9 ± 0.4	6.1 ± 0.4	84
	2.7 ± 0.8	1.5 ± 0.1	5.5 ± 1.0	7.2 ± 1.3	20
Ряска малая	$1.6 \pm 0.2^*$	$1.1 \pm 0.0^{***}$	5.9 ± 0.4	6.0 ± 0.4	59
	2.5 ± 0.7	2.2 ± 0.3	5.0 ± 0.6	6.7 ± 0.8	18
Элодея канадская (карьер)	$1.4 \pm 0.3^{**}$	$1.4 \pm 0.1^*$	$8.4 \pm 0.7^{***}$	$9.8 \pm 0.8^{***}$	44
	2.5 ± 0.4	1.8 ± 0.1	4.9 ± 0.5	6.2 ± 0.6	56
Контроль, серия 1	1.9 ± 0.5	$1.2 \pm 0.1^{**}$	$8.9 \pm 0.8^{***}$	$10.2 \pm 0.8^{***}$	38
	2.3 ± 0.4	1.8 ± 0.1	3.5 ± 0.3	4.9 ± 0.4	46
Контроль, серия 2	$1.5 \pm 0.3^*$	$1.3 \pm 0.1^{***}$	$7.9 \pm 0.9^{***}$	$9.0 \pm 0.9^{***}$	37
	2.1 ± 0.3	2.1 ± 0.2	3.8 ± 0.4	5.1 ± 0.4	37
Контроль, серия 3	1.7 ± 0.2	$1.4 \pm 0.1^*$	$11.1 \pm 0.8^{***}$	$12.8 \pm 0.7^{***}$	57
	2.5 ± 0.5	1.8 ± 0.1	5.1 ± 0.5	6.3 ± 0.6	57

Примечание. Отличия между опытами, закончившимися потреблением (над чертой) и отверганием гранул (под чертой), достоверны при p : * <0.05 , ** <0.01 , *** <0.001 .

ным рыбам. Столь большая доля объектов, обладающих вкусовой привлекательностью, может быть связана с эврифагией, присущей многим видам тилляпий (Philippart, Ruwet, 1982). К сожалению, питание нильской тилляпии в природных водоёмах, как и питание большинства других тилляпий, входящих в род *Oreochromis* и близких к нему *Sarotherodon* и *Danakilia*, изучено крайне слабо. Сообщается, что основу питания крупных особей нильской тилляпии составляют планктонные сине-зелёные, зелёные и диатомовые водоросли, реже в пищу используются макрофиты, донные водоросли и детрит. Эпизодически объектами питания нильской тилляпии становятся различные водные животные — планктонные ракообразные, коловратки, упавшие в воду воздушные насекомые, их личинки (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983; Getachew, 1987, 1993; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, Fernando, 1989). Иногда такие объекты, например личинки хирономид, могут составлять значительную долю в рационе (Trewavas, 1983). У личинок и ювенильных особей нильской тилляпии доля животной пищи в рационе значительно выше (Trewavas, 1983; Froese, Pauly, 2018).

Тилляпиям свойственна высокая пищевая пластичность, проявляющаяся в освоении новых пищевых организмов при сезонных или иных изменениях условий существования и в использова-

нии разной пищи в разных водоёмах (Philippart, Ruwet, 1982). Однако только эврифагией и пищевой пластичностью вряд ли можно объяснить высокую вкусовую привлекательность для нильской тилляпии организмов, которые далеки от неё по среде обитания и ареалу и не могут рассматриваться даже в качестве её потенциальных пищевых объектов. Тилляпия — пресноводная рыба, тогда как северная креветка — типично морское животное, артемия населяет замкнутые водоёмы с высокой солёностью. В африканских водоёмах, населяемых тилляпией, не встречаются водяной гиацинт и малая ряска, салат-латук не является водным растением. И тем не менее экстракты всех животных и большинства растений придавали гранулам высоко привлекательный вкус. Повидимому, стимулирующий потребление эффект вызван присутствием в составе этих и многих других организмов широко распространённых химических веществ, таких как свободные аминокислоты, карбоновые кислоты и другие низкомолекулярные соединения (Dabrowski, Rusiecki, 1983; De la Noue, Choubert, 1985; Holm, Walther, 1988; Kumai et al., 1989; Шивокене, 1989; Carr et al., 1996; Bogut et al., 2007; Kamio, Derby, 2017; Jiménez-Prada et al., 2018). Так, в листьях салата-латука много аспарагина, глутамина, пролина, серина, аланина и других аминокислот и их производных (Uhazy et al., 1978), по другим данным — глутаминовой и



Индекс вкусовой привлекательности водных экстрактов животных и растений (175 г/л) для нильской тилляпии *Oreochromis niloticus*: 1 – личинки хирономид Chironomidae, 2 – северная креветка *Pandalus borealis*, 3 – дафния *Daphnia magna*, 4 – артемия *Artemia salina*, 5 – личинки коретры *Chaoborus* sp., 6 – каланида *Hemidiaptomus* sp., 7 – риччия *Riccia* sp., 8 – водяной гиацинт *Eichhornia crassipes* (a – листья, б – корни), 9 – салат-латук *Lactuca sativa*, 10 – ряска малая *Lemna minor*, 11 – канадская элодея *Elodea canadensis* (a – из зоомагазина, б – из естественного водоёма).

аспарагиновой кислот и лизина (Johnsen, Adams, 1986). В ряске большое содержание аспарагиновой и глутаминовой кислот (Зеленая лавка, 2018).

Растительная пища доминирует в рационе нильской тилляпии в природных водоёмах (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Getachew, 1987, 1993; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, Fernando, 1989). Экстракты большинства использованных нами растений имеют для неё привлекательный вкус и повышают потребление агар-агаровых гранул, что соответствует хорошо выраженной фитофагии нильской тилляпии. Известно, что для многих рыб и других животных, принадлежащих к факультативным и облигатным фитофагам, привлекательным вкусом обладает сахароза (Бронштейн, 1950; Кассиль, 1972; Харборн, 1985; Касумян, Морси, 1997; Касумян, Николаева, 1997; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Подтверждается ли это правило на примере нильской тилляпии, остаётся неизвестным.

Из использованных нами растений ранее оценке вкусовой привлекательности для рыб была подвергнута малая ряска. Плотва *Rutilus rutilus* потребляла агар-агаровые гранулы с экстрактом ряски лучше, чем контрольные, но менее охотно, чем с экстрактом другого растения – нитчатки *Cladophora* sp. (Касумян, Тинькова, 2013). Интересно, что нильская тилляпия также потребляла гранулы с экстрактом ряски хуже, чем с экстрактом других растений – риччии, водяного гиацинта и салата-латука (рисунок). Избираемость ряски была невысокой в опытах с белым амуром *Ctenopharyngodon idella*, в которых рыбам одновременно предлагалось шесть–восемь видов растений из около 80, использованных для исследо-

вания (Строганов, 1963). В других экспериментах белый амур ряску отвергал, как полагают, из-за неприятного вкуса (Vincent, Sibbing, 1992). Ряска, плавающая на поверхности воды и обычно имеющая в водоёме большую численность, хорошо заметна и легко доступна для рыб. В ней содержатся не только аминокислоты, придающие пище благоприятный вкус, но и много флавоноидов и тритерпеновых соединений (Зеленая лавка, 2018). Присутствие именно этих широко распространённых веществ, относящихся к вторичным метаболитам, вынуждает растительноядных рыб и других фитофагов отказываться частично или полностью от питания растениями (Lewis, 1985; Targett et al., 1986; Hay et al., 1987; Steinberg, Paul, 1990; Capper et al., 2006; Paul et al., 2006, 2007; Kamio et al., 2016).

В отличие от ряски вкус водяного гиацинта, также плавающего на поверхности воды, оказался высоко привлекательным для нильской тилляпии, причём не только вкус корней, но и листьев (рисунок). Это инвазийное растение в настоящее время широко распространено во внутренних водоёмах тропической и субтропической зон всех континентов и часто создаёт здесь большую биомассу. Возможно, отсутствие химической защиты у водяного гиацинта от потребления нильской тилляпией обусловлено несовпадением естественных ареалов этих видов (табл. 1). Нельзя исключать, что отсутствие вкусовой детергентности вызвано использованием водяным гиацинтом других защитных механизмов, препятствующих или компенсирующих выедание фитофагами, таких как необычайно быстрый рост и размножение. Сообщается, что водяной гиацинт относится к

опасным растениям из-за большого содержания в нём кристаллов оксалата кальция (Шанцер, 2017). Кристаллы могут снижать текстурные качества водяного гиацинта, а кальций — влиять на его вкусовые свойства. Так, у человека степень выраженности горького вкуса пищевых растений хорошо коррелирует с концентрацией в них Ca^{2+} (Tordoff, Sandell, 2009).

Канадская элодея также принадлежит к инвазийным гидрофитам. Однако её вкусовые качества для нильской тилапии иные, чем у водяного гиацинта и других использованных нами растений. Присутствие в гранулах экстракта элодеи не стимулирует их заглатывание рыбами, а полностью блокирует потребление либо не оказывает на него какого-либо влияния (рисунок). Обнаруженная вкусовая deterrentность элодеи (серия 2) подтверждает высказывавшиеся ранее предположения о химической защищённости этого растения от фитофагов (Newman 1991; Kornijow et al., 1995) и соответствует экспериментальным данным об избегании использования в пищу элодеи *Elodea nuttallii* гусеницами подводной белой огнёвки *Acentria ephemerella* (Erhard et al., 2007). У элодеи *E. nuttallii* и *E. canadensis* выявлена аллелопатическая активность в отношении эпифитов и планктонных водорослей (Erhard, Gross, 2006). Защитные свойства могут быть обусловлены флавоноидами, обнаруженными у обоих видов элодеи (Mues, 1983; Erhard et al., 2007) и являющимися, как отмечено выше, эффективными природными вкусовыми deterrentами для рыб.

Вкусовые deterrentы, по-видимому, не обеспечивают полную защиту канадской элодеи от потребления рыбами. Сообщается, что элодею в пищу использует плотва *Rutilus rutilus* (Hörppila, 1994; Prejs, Jackowska, 1978 — обе цит. по: Hörppila, Nurminen, 2009). Канадской элодеей в эксперименте питается белый амур (Bonar et al., 1990; Vincent, Sibbing, 1992), а при наличии выбора белый амур избирает канадскую элодею намного чаще, чем несколько десятков других испытанных растений (Строганов, 1963). Разное отношение к вкусу канадской элодеи можно объяснить видовой специфичностью вкусовых спектров рыб (Kasumyan, Døving, 2003).

Однако более реальной причиной, по-видимому, следует считать вариабельность химического состава водных растений, в том числе элодеи. При сравнении канадской элодеи, взятой из относительно близко расположенных, но отличающихся по гидрохимии воды озёр, выяснено, что элодея из этих водоёмов существенно различается по содержанию ряда химических элементов и некоторых органических веществ. Тестирование образцов элодеи, взятых из этих озёр, обнаружило, что в эксперименте белый амур потребляет её с разной интенсивностью: тем чаще, чем больше

в элодее кальция и лигнина и чем меньше железа, кремния и целлюлозы (Bonar et al., 1990). Известны и другие примеры значительной географической, сезонной, биотопической и иной вариабельности химического состава и пищевой привлекательности растений для рыб и других фитофагов (Coen, Tanner, 1989; Cronin, Hay, 1996b; Cole, Haggitt, 2001; Taylor et al., 2003; Capper et al., 2006; Elger et al., 2006; Oliveira et al., 2013). В наших опытах вкусовые качества элодеи разного происхождения также различались ($p < 0.001$). Весьма вероятно, что состав воды и условия выращивания у элодеи, взятой нами из карьера и приобретённой в магазине, отличались, что и обусловило столь сильные различия вкусовых свойств двух исследованных образцов. Следует отметить, что общая жёсткость воды в карьере составляла около 10° , карбонатная жесткость — 8° , общее содержание растворённых солей — 237 мг/л. Элодея из карьера была взята для тестирования в начале лета (1 декада июня), т.е. представляла собой молодое растение. За редким исключением (Cronin, Hay, 1996a) молодые верхушечные части у многих растений накапливают в себе больше защитных веществ и оказывают на фитофагов более сильный deterrentный эффект, чем более старые (Hay et al., 1988; Carlson et al., 1989; Meyer, Paul, 1992, 1995; Lima et al., 2008). Такое распределение deterrentности хорошо согласуется с теорией оптимальной защиты, согласно которой защитные вещества должны накапливаться в организме так, чтобы наибольшая их концентрация создавалась в наиболее уязвимых структурах или частях растений и животных (Rhoades, 1979). Таким образом, наличие deterrentности у элодеи, приобретённой в магазине, и отсутствие deterrentности даже у молодых побегов элодеи из карьера свидетельствуют о том, что вкусовые свойства растений, использующих химическую защиту, лабильны и существенно зависят от внешних факторов.

Для пищевого поведения нильской тилапии характерно редкое проявление повторных схватываний гранулы в процессе оросенсорного тестирования её качеств. Такая особенность поведения присуща в основном рыбам с плохим развитием зрения, например осетровым (Acipenseridae) (Kasumyan, 1999, 2018), либо рыбам, живущим на течении, где отвергание пищевого объекта с большой вероятностью ведёт к его потере (Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Касумян Сидоров, 2005). В природе тилапия питается преимущественно в дневные часы, что косвенно указывает на хорошо развитое зрение, и населяет водоёмы с проточной или стоячей водой (Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983). Отсутствие у тилапии склонности совершать многократные отвергания и повторные схватывания объекта питания, по-видимому, связано с групповым образом жизни и снижает у находящихся рядом рыб возможность перехватить добычу. Такая

же особенность пищевого поведения характерна, например, для трёхиглой *Gasterosireus aculeatus* и девятииглой *Pungitius pungitius* колюшек (Gill, Hart, 1996a, 1996b; Михайлова, Касумян, 2015).

Детальное исследование пищевого поведения не входило в число специальных задач настоящей работы. Однако сравнение опытов, завершившихся потреблением или отверганием гранулы, показывает, что пищевое поведение нильской тилляпии развивается по разным стереотипам. Потреблению предшествует более быстрое схватывание рыбой упавшей в воду гранулы, которая на момент тестирования повторно и меньше во времени удерживается рыбой во рту, чем это происходит в случае отказа от потребления гранулы. Провести такое сравнение было возможно только для гранул с экстрактом четырёх пищевых организмов из 11. Для более убедительных выводов о закономерностях пищевого поведения нильской тилляпии необходимо использование более широкого набора вкусовых стимулов.

Выполненное исследование показывает, что пищевые организмы различаются по своим вкусовым свойствам для рыб. Это подтверждает результаты более ранних исследований, в том числе выполненных с использованием аналогичной или сходной методик (Касумян, Тинькова, 2013; Lari et al., 2013; Тинькова и др., 2014). Биологический смысл различий объектов питания по вкусовой привлекательности вполне очевиден и имеет прямое отношение к селективному питанию рыб, к избирательному потреблению ими одних доступных кормовых организмов и отказу от других. Используемая методика в отличие от экспериментов по скормливанию рыбам растений и животных или их фрагментов (Строганов, 1962, 1963, 1968; Beukema, 1968; Ивлев, 1977; Antoine et al., 1986; Bonar et al., 1990; Chifamba, 1990; Barry, Ehret, 1993; Soriguer et al., 2002; Parker et al., 2006) позволяет избежать побочное влияние запаховых и текстурных свойств пищевого объекта и получать строгие оценки его вкусовой привлекательности. Результаты исследования свидетельствуют о способности рыб тонко дифференцировать пищевые организмы по их вкусовым качествам и подчеркивают важную роль вкусовой рецепции в выборе рыбами адекватных объектов питания.

Полученные данные о вкусовой привлекательности пищевых организмов, особенно водных растений, могут иметь практическое значение. Нильская тилляпия принадлежит к наиболее распространённым объектам культивирования во многих странах, объём её производства в мире постоянно растёт и в 2015 г. составил свыше 3.9 млн т (FAO, 2017). Учитывая дефицит и высокую стоимость искусственных кормов, сведения о вкусовых качествах для тилляпии различных широко распространённых и массовых животных и расте-

ний могут способствовать выявлению малоиспользуемых или неиспользуемых ресурсов и созданию новых технологий аквакультуры. Сведения о вкусовой привлекательности водяного гиацинта для нильской тилляпии могут представлять интерес для разработки новых способов биологической борьбы с этим инвазийным растением.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Л.Р. Тауфику (ООО “Крафтфиш”) за предоставление нильской тилляпии для опытов; Е.А. Пивоварову и К.Ю. Самойлову (МГУ) — за предоставленные данные по качеству воды; Е.А. Марусову и Е.С. Михайловой (МГУ) — за полезные советы по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспериментальная часть работы поддержана РФФИ (проект № 19-04-00367); обработка первичных данных, их анализ и подготовка статьи выполнены при поддержке РНФ (грант № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абтахи Б., Набави Х., Джафари Шамушаки В. и др. 2018. Воздействие инсектицидов диазинона и эндосульфана на вкусовую рецепцию персидского осетра *Acipenser persicus* (Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 223–229. doi 10.7868/S004287521802011X
- Бронштейн А.И. 1950. Вкус и обоняние. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 306 с.
- Зеленая лавка. 2018. Ряска малая (трава). (<http://zelenaya-lavka.ru/shop/travy/riaska-malaia-trava/>)
- Ивлев В.С. 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка, 272 с.
- Кассиль В.Г. 1972. Вкус // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Л.: Наука. С. 562–606.
- Касумян А.О. 2012. Исследование внутриротовой тактильной рецепции и её взаимодействия с вкусовой системой у рыб // ДАН. Т. 447. № 5. С. 579–581.
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1997. Вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ молоди белого амура, *Stenopharyngodon idella* (Cyprinidae, Pisces), выращенной на животном и растительном корме // Там же. Т. 357. № 2. С. 284–286.
- Касумян А.О., Николаева Е.В. 1997. Вкусовые предпочтения гуппи, *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes, Pisces) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 696–703.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Там же. Т. 45. № 1. С. 117–130.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2013. Вкусовая привлекательность различных гидробионтов для плотвы *Rutilus rutilus*, горчака *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Parasalmo (=Oncorhynchus) mykiss* // Там же. Т. 53. № 4. С. 479–489. doi 10.7868/S0042875213040024

- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Там же. Т. 55. № 5. С. 541–564. doi 10.7868/S0042875215050112
- Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 444 с.
- Строганов Н.С. 1963. Избирательная способность амуров к пище // Проблемы рыбохозяйственного использования растительных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТССР. С. 181–191.
- Строганов Н.С. 1968. Акклиматизация и выращивание осетровых рыб в прудах. М.: Изд-во МГУ, 377 с.
- Тинькова Т.В., Касумян А.О., Дгебуадзе П.Ю. и др. 2014. Детергентность морских лилий (Comatulida) Южного Вьетнама для помацентровой рыбы *Abudefduf vaigiensis* // ДАН. Т. 456. № 3. С. 370–373. doi 10.7868/S0869565214150250
- Харборн Дж. 1985. Введение в экологическую биохимию. М.: Мир, 312 с.
- Шанцер И.А. 2017. Растения средней полосы Европейской России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 390 с.
- Шивокене Я.С. 1989. Симбионтное пищеварение у гидробионтов и насекомых. Вильнюс: Мокслас, 223 с.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Каспийском море. М.: Пищепромиздат, 268 с.
- Alford J.B., Beckett D.C. 2007. Selective predation by four darter (Percidae) species on larval chironomids (Diptera) from a Mississippi stream // Environ. Biol. Fish. V. 78. P. 353–364.
- Antoine T., Carraro S., Micha J.-C., Van Hove C. 1986. Comparative appetency for *Azolla* of *Cichlasoma* and *Oreochromis* (*Tilapia*) // Aquaculture. V. 53. P. 95–99.
- Barry J.P., Ehret M.J. 1993. Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 75–95.
- Beukema J.J. 1968. Predation by three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): the influence of hunger and experience // Behaviour. V. 31. P. 1–126.
- Bogut I., Has-Schön E., Adamek Z. et al. 2007. *Chironomus plumosus* larvae – a suitable nutrient for freshwater farmed fish // Poljoprivreda. V. 13. № 1. P. 1–5.
- Bonar S.A., Sehgal H.S., Pauley G.B., Thomas G.L. 1990. Relationship between the chemical composition of aquatic macrophytes and their consumption by grass carp, *Ctenopharyngodon idella* // J. Fish Biol. V. 36. P. 149–157.
- Capper A., Tibbetts I.R., O'Neil J.M., Shaw G.R. 2006. Feeding preference and deterrence in rabbitfish *Siganus fuscus* for the cyanobacterium *Lyngbya majuscula* in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia // Ibid. V. 68. P. 1589–1609.
- Carlson D.J., Lubchenco J., Sparrow M.A., Trowbridge C.D. 1989. Fine-scale variability of lanosol and its disulfate ester in the temperate red alga *Neorhodomela larix* // J. Chem. Ecol. V. 15. P. 1321–1333.
- Carr W.E.S., Netherton J.C., III, Gleeson R.A., Derby C.D. 1996. Stimulants of feeding behavior in fish: analyses of tissues of diverse marine organisms // Biol. Bull. V. 190. P. 149–160.
- Chifamba P.C. 1990. Preference of *Tilapia rendalli* (Boulenger) for some species of aquatic plants // J. Fish Biol. V. 36. P. 701–705.
- Coen L.D., Tanner C.E. 1989. Morphological variation and differential susceptibility to herbivory in the tropical brown alga *Lobophora variegata* // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 54. P. 287–298.
- Cole R.G., Haggitt T. 2001. Dietary preferences of *Evechinus chloroticus* and the persistence of the fucal macroalga *Carpophyllum flexuosum* on coralline-dominated areas in northeastern New Zealand // Echinoderms 2000 / Ed. Barker M.F. Lisse: Swets & Zeitlinger. P. 425–430.
- Cronin C., Hay M.E. 1996a. Within-plant variation in seaweed palatability and chemical defenses: optimal defense theory versus the growth-differentiation balance hypothesis // Oecologia V. 105. P. 361–368.
- Cronin G., Hay M.E. 1996b. Induction of seaweed chemical defenses by amphipod grazing // Ecology. V. 77. P. 2287–2301.
- Dabrowski K., Rusiecki M. 1983. Content of total and free amino acids in zooplanktonic food of fish larvae // Aquaculture. V. 30. № 1–4. P. 31–42.
- De la Noue J., Choubert G. 1985. Apparent digestibility of invertebrate biomasses by rainbow trout // Ibid. V. 50. P. 103–112.
- Elger A., Barrat-Segretain M.H., Willby N.J. 2006. Seasonal variability in the palatability of freshwater macrophytes: a case study // Hydrobiologia. V. 570. P. 89–93.
- Erhard D., Gross E.M. 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton // Aquat. Bot. V. 85. P. 203–211.
- Erhard D., Pohnert G., Gross E.M. 2007. Chemical defense in *Elodea nuttallii* reduces feeding and growth of aquatic herbivorous Lepidoptera // J. Chem. Ecol. V. 33. P. 1646–1661.
- FAO. 2017. Fishery and Aquaculture Statistics. Statistiques des pêches et de l'aquaculture. Estadísticas de pesca y acuicultura. 2015. Rome: FAO, 78 p.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 02/2018).
- 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. P. 439–449.
- Getachew T. 1993. The composition and nutritional status of the diet of *Oreochromis niloticus* L. in Lake Chamo, Ethiopia // Ibid. V. 42. P. 865–874.
- Getachew T., Fernando C.H. 1989. The food habits of an herbivorous fish (*Oreochromis niloticus* Linn.) in Lake Awasa, Ethiopia // Hydrobiologia. V. 174. P. 195–200.
- Gill A.B., Hart P.J.B. 1996a. Unequal competition between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey // Anim. Behav. V. 51. P. 689–698.
- Gill A.B., Hart P.J.B. 1996b. How feeding performance and energy intake change with a small increase in the body size of the three-spined stickleback // J. Fish Biol. V. 48. P. 878–890.
- Hay M.E., Fenical W., Gustafson K. 1987. Chemical defense against diverse coral-reef herbivores // Ecology. V. 68. № 6. P. 1581–1591.
- Hay M.E., Paul V.J., Lewis S.M. et al. 1988. Can tropical seaweeds reduce herbivory by growing at night? Diel patterns of

- growth, nitrogen content, herbivory, and chemical versus morphological defenses // *Oecologia*. V. 75. P. 233–245.
- Hidaka I. 1982. Taste receptor stimulation and feeding behavior in the puffer // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Co. P. 243–257.
- Holm J.C., Walther B. 1988. Free amino acids in live freshwater zooplankton and dry feed: possible importance for first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Aquaculture*. V. 71. P. 341–354.
- Horppila J., Nurminen L. 2009. Food niche segregation between two herbivorous cyprinid species in a turbid lake // *J. Fish Biol.* V. 75. 1230–1243.
- Jiménez-Prada P., Hachero-Cruzado I., Giráldez I. et al. 2018. Crustacean amphipods from marsh ponds: a nutritious feed resource with potential for application in integrated multi-trophic aquaculture // *PeerJ*. 6:e4194. doi 10.7717/peerj.4194
- Johnsen P.B., Adams M.F. 1986. Chemical feeding stimulants for the herbivorous fish, *Tilapia zillii* // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 83A. № 1. P. 109–112.
- Jones K.A. 1989. The palatability of amino acids and related compounds to rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // *J. Fish Biol.* V. 34. № 1. P. 149–160.
- Jones K.A. 1990. Chemical requirements of feeding in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum); palatability studies on amino acids, amides, amines, alcohols, aldehydes, saccharides, and other compounds // *Ibid.* V. 37. P. 413–423.
- Kamio M., Derby C.D. 2017. Finding food: how marine invertebrates use chemical cues to track and select food // *Nat. Prod. Rept.* V. 34. № 5. P. 463–560.
- Kamio M., Koyama M., Hayashihara N. et al. 2016. Sequestration of dimethylsulfoniopropionate (DMSP) and acrylate from the green alga *Ulva* spp. by the sea hare *Aplysia juliana* // *J. Chem. Ecol.* V. 42. P. 452–460.
- Kasumyan A.O. 1999. Olfaction and taste senses in sturgeon behaviour // *J. Appl. Ichthyol.* V. 15. P. 228–232.
- 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* / Eds. Williot P., Nonnotte G. et al. Cham: Springer. P. 173–205.
- Kasumyan A.O. 2019. The taste system in fishes and the effect of environmental variables // *J. Fish Biol.* V. 94. doi 10.1111/jfb.13940
- Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // *Fish Fish.* 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. S203–S214.
- Khallaf E.A., Alne-na-ei A.A. 1987. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) & *Tilapia zillii* (Gervias) in a Nile canal // *Hydrobiologia*. V. 146. P. 57–62. doi 10.1007/BF00007577
- Kornijow R., Gulati R.D., Ozimek T. 1995. Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga // *Freshw. Biol.* V. 33. P. 205–212.
- Kumai H., Kimura I., Nakamura M. et al. 1989. Studies on digestive system and assimilation of a flavored diet in ocellate puffer // *Nippon Suisan Gakkaishi*. V. 55. № 6. P. 1035–1043.
- Lari E., Kasumyan A., Falahat F. et al. 2013. Palatability of food animals for stellate sturgeon *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 // *J. Appl. Ichthyol.* V. 29. P. 1222–1224. doi 10.1111/jai.12324
- Lewis S.M. 1985. Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes // *Oecologia*. V. 65. P. 370–375.
- Lim L.-S., Lai S.-K.J., Yong A.S.-K. et al. 2017. Feeding response of marble goby (*Oxyeleotris marmorata*) to organic acids, amino acids, sugars and some classical taste substances // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 196. P. 113–118.
- Lima L.M.S., Alor R., Uriostegui R. et al. 2008. Within-plant variation in palatability and chemical defenses in the green seaweed *Avrainvillea eliottii* // *Bot. Mar.* V. 51. P. 21–25.
- Long J.D., Hay M.E. 2006. Fishes learn aversions to a nudibranch's chemical defense // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 307. P. 199–208.
- Mackie A.M. 1982. Identification of the gustatory feeding stimulants // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Co. P. 275–291.
- Marty M.J., Blum J.E., Pawlik J.R. 2016. No accounting for taste: palatability of variably defended Caribbean sponge species is unrelated to predator abundance // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 485. P. 57–64.
- Meyer K.D., Paul V.J. 1992. Intraplant variation in secondary metabolite concentration in three species of *Caulerpa* (Chlorophyta: Caulerpales) and its effects on herbivorous fishes // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 82. P. 249–257.
- Meyer K.D., Paul V.J. 1995. Variation in secondary metabolite and aragonite concentrations in the tropical green seaweed *Neomeris annulata*: effects on herbivory by fishes // *Mar. Biol.* V. 122. P. 537–545.
- Moriarty D.J.W., Moriarty C.M. 1973. The assimilation of carbon from phytoplankton by two herbivorous fishes: *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nignipinnis* // *J. Zool.* V. 171. P. 41–55.
- Mues R. 1983. Species specific flavone glucuronides in *Elo-dea* species // *Biochem. Syst. Ecol.* V. 11. P. 261–265.
- Newman R.M. 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review // *J. North Amer. Benthol. Soc.* V. 10. P. 89–114.
- Nusbaum M., Aggio J.F., Derby C.D. 2012. Taste-mediated behavioral and electrophysiological responses by the predatory fish *Ariopsis felis* to deterrent pigments from *Aplysia californica* ink // *J. Comp. Physiol.* V. 198A. P. 283–294.
- Oliveira A.S., Sudatti D.B., Fujii M.T. et al. 2013. Inter- and intrapopulation variation in the defensive chemistry of the red seaweed *Laurencia dendroidea* (Ceramiales, Rhodophyta) // *Phycologia*. V. 52. № 2. P. 130–136.
- O'Neal W., Pawlik J.R. 2002. A reappraisal of the chemical and physical defenses of Caribbean gorgonian corals against predatory fishes // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 240. P. 117–126.
- Parker J.D., Collins D.O., Kubanek J. et al. 2006. Chemical defenses promote persistence of the aquatic plant *Micranthemum umbrosum* // *J. Chem. Ecol.* V. 32. P. 815–833.
- Paul V.J., Puglisi M.P., Ritson-Williams R. 2006. Marine chemical ecology // *Nat. Prod. Rept.* V. 23. P. 153–180.
- Paul V.J., Arthur K.E., Ritson-Williams R. et al. 2007. Chemical defenses: from compounds to communities // *Biol. Bull.* V. 213. P. 226–251.

- Philippart J.-Cl., Ruwet J.-Cl.* 1982. Ecology and distribution of tilapias // Proc. conf. "The biology and culture of tilapias". V. 7 / Eds. Pullin R.C.V., Lowe-McConnell. Manila: ICLARM. P. 15–59.
- Prado P., Heck K.L., Jr.* 2011. Seagrass selection by omnivorous and herbivorous consumers: determining factors // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 429. P. 45–55.
- Pryor V.K., Epifanio C.E.* 1993. Prey selection by larval weakfish (*Cynoscion regalis*): the effects of prey size, speed, and abundance // Mar. Biol. V. 116. P. 31–37.
- Rhoades D.F.* 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores // Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites / Eds. Rosenthal G.A., Janzen D.H. N.Y.: Acad. Press. P. 3–54.
- Shaw G.W., Pankhurst P.M., Purser G.J.* 2003. Prey selection by greenback flounder *Rhombosolea taparina* (Günther) larvae // Aquaculture. V. 22. P. 249–265.
- Soriguer M.C., Domezain A., Aragonés J. et al.* 2002. Feeding preference in juveniles of *Acipenser naccarii* Bonaparte 1836 // J. Appl. Ichthyol. V. 18. P. 691–694.
- Steinberg P.D., Paul V.J.* 1990. Fish feeding and chemical defenses of tropical brown algae in Western Australia // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 58. P. 253–259.
- Stoecker D.K., Govoni J.J.* 1984. Food selection by young larval gulf menhaden (*Brevoortia patronus*) // Mar. Biol. V. 80. P. 299–306.
- Sudo H., Azeta M.* 2001. The microhabitat and size of gammarid species selectively predated by young red sea bream *Pagrus major* // Fish. Sci. V. 67. P. 389–400.
- Targett N.M., Targett T.E., Vrolijk N.H., Ogden J.C.* 1986. Effect of macrophyte secondary metabolites on feeding preferences of the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians* // Mar. Biol. V. 92. № 1. P. 141–148.
- Taylor R.B., Lindquist N., Kubanek J., Hay M.E.* 2003. Intraspecific variation in palatability and defensive chemistry of brown seaweeds: effects on herbivore fitness // Oecologia. V. 136. P. 412–423.
- Tordoff M.G., Sandell M.A.* 2009. Vegetable bitterness is related to calcium content // Appetite. V. 52. P. 498–504.
- Trewavas E.* 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia* // Brit. Mus. Nat. Hist. Publ. № 878. 583 p.
- Uhazy L.S., Tanaka R.D., MacInnis A.J.* 1978. *Schistosoma mansoni*: identification of chemicals that attract or trap its snail vector, *Biomphalaria glabrata* // Science. V. 201. P. 924–926.
- Verliin A., Kotta J., Orav-Kotta H. et al.* 2011. Food selection of *Coregonus lavaretus* in a brackish water ecosystem // J. Fish Biol. V. 74. № 2. P. 540–551.
- Vincent J.F.V., Sibbing F.A.* 1992. How the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) chooses and chews its food—some clues // J. Zool. V. 226. P. 435–444.