

УДК 597.5.591.531:57.084.1:612.357.15

## ВКУСОВАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛЧНЫХ ВЕЩЕСТВ ДЛЯ РЫБ

© 2019 г. А. О. Касумян<sup>1, 2, \*</sup>, М. И. Виноградская<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

\*E-mail: alex\_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 16.07.2018 г.

После доработки 04.12.2018 г.

Принята к публикации 06.12.2018 г.

Оценена вкусовая привлекательность холата натрия ( $10^{-1}$  М), таурохолата натрия ( $10^{-1}$  М) и дегидрохолевой кислоты ( $0.5 \times 10^{-3}$  М) для астианакса *Astyanax fasciatus* (слепая форма), серебристого мексиканца *Metynnis argenteus*, нильской тиляпии *Oreochromis niloticus*, меченосца *Xiphophorus hellerii* и плотвы *Rutilus rutilus*. Значимым вкусовым эффектом обладают все вещества, но отношение рыб к их вкусу разное, как и ответ на одно и то же вещество. Вкусовое предпочтение желчных веществ (таурохолата натрия, дегидрохолевая кислота) обнаружено только у астианакса, что, по-видимому, позволяет ему питаться своеобразной пищей (гуано летучих мышей), доступной в пещерных водоёмах, где другие пищевые ресурсы крайне незначительны. Для остальных рыб желчные вещества имеют инертный или отталкивающий вкус, что может препятствовать копрофагии и способствовать длительному сохранению в среде фекалий, являющихся важным источником запаховых сигналов для рыб. Предложено рассматривать желчные вещества в качестве важных химических регуляторов взаимоотношений рыб в водных сообществах.

**Ключевые слова:** *Astyanax fasciatus*, *Metynnis argenteus*, нильская тиляпия *Oreochromis niloticus*, меченосец *Xiphophorus hellerii*, плотва *Rutilus rutilus*, желчные кислоты, желчные соли, вкусовая привлекательность, вкус, пищевое поведение.

**DOI:** 10.1134/S0042875219040118

Вещества, вызывающие у человека основные типы вкусовых ощущений, а также аминокислоты, являющиеся компонентами внутренней среды организмов, широко используются в качестве стандартных раздражителей в электрофизиологических и поведенческих исследованиях функциональных свойств вкусовой системы человека и различных животных (Iwasaki et al., 1985; Tinti et al., 2000; Blüthgen, Fiedler, 2004; Kawai et al., 2012). На примере этих веществ выяснены вкусовые спектры многих видов рыб, определён уровень вкусовой чувствительности к наиболее эффективным веществам, оценено влияние на вкусовую рецепцию различных внешних факторов и мотивационного состояния особи, прослежены онтогенетические изменения (Kasumyan, Døving, 2003; Nara, 2006).

В последние годы в экспериментальных исследованиях вкусовой рецепции рыб начинают использовать и другие типы веществ — карбоновые кислоты, углеводы, спирты, некоторые амины и нуклеотиды, производные аминокислот (Nara, 2006; Morais, 2016). Число таких работ невелико и существующие знания об эффективности веществ, не относящихся к классическим вкусовым веще-

ствам и свободным аминокислотам, остаются ограниченными. Эти сведения, однако, позволили бы лучше понять роль вкусовой рецепции, являющейся ведущей сенсорной системой в оценке качества пищи, в селективном выборе и потреблении рыбами адекватных пищевых объектов (Павлов, Касумян, 1998; Касумян, Тинькова, 2014). Среди химических соединений, ранее редко использовавшихся в качестве вкусовых раздражителей, особое внимание привлекают желчные вещества — конъюгированные и неконъюгированные желчные кислоты, их соли и спирты. Эти вещества представляют собой производные холановой кислоты и относятся к конечным продуктам обмена холестерина; основная функция их связана с эмульгацией и процессами переваривания и всасывания липидов (Haslewood, 1967; Hofmann, 1999; Hofmann, Nagey, 2008). Для обонятельной системы рыб желчные вещества относятся к числу наиболее эффективных стимулов. С помощью электрофизиологических и поведенческих экспериментов на разных видах показано, что обонятельная чувствительность к этим веществам достигает  $10^{-10}$ – $10^{-11}$  М, т.е. пороговые концентрации на несколько порядков ниже, чем, например, у свободных аминокислотам.

кислот (Døving et al., 1980; Michel, Lubomudrov, 1995; Huertas et al., 2010; Giaquinto et al., 2015). У морской миноги *Petromyzon marinus* вещества этой группы служат основными компонентами феромонов, экскретируемых в воду пескоройками и взрослыми самцами и привлекающих мигрирующих к местам нереста самок (Li et al., 1995, 2002; Polkinghorne et al., 2001; Buchinger et al., 2015; Brant et al., 2016). Предполагается, что желчные кислоты и различные их производные могут входить в состав и других феромонов (Huertas et al., 2007; Giaquinto et al., 2015), а также быть химическими маркерами популяций, используемыми лососёвыми рыбами (Salmonidae) при хоминге (Døving et al., 1980; Døving, Stabell, 2003). Растворы некоторых желчных веществ привлекают мигрирующих в реки личинок европейского угря *Anguilla anguilla* (Sola, Tosi, 1993), вызывают пищевую реакцию у атлантической трески *Gadus morhua* (Hellström, Døving, 1986). Выделяя желчные вещества вместе с фекалиями, территориальные рыбы, как полагают, метят таким образом собственные участки и руководствуются этими химическими ориентирами при возвращении на свои территории (Stabell, 1987; Døving et al., 2006). Таурохолат натрия был одним из большого числа испытанных химических раздражителей, который вызывал ответные реакции в нервных волокнах, иннервирующих одиночные хемосенсорные клетки, принадлежащих к системе общего химического чувства у трёхусого налима *Gaidropsarus vulgaris* (Kotrschal et al., 1996).

Сведения о желчных веществах как о вкусовых стимулах для рыб значительно менее полные. Полагают, что желчные кислоты и их соли являются вкусовыми раздражителями лишь для лососёвых рыб и не воспринимаются другими рыбами (Magui, Caprio, 1992). Пороговые концентрации некоторых из желчных кислот, установленные в электрофизиологических экспериментах на радужной форели *Oncorhynchus* (= *Parasalmo*) *mykiss*, озёрном гольце-крестивомере *Salvelinus namaycush* и кундже *S. leucamaenis*, достигают  $10^{-12}$  М, что не уступает обонятельной чувствительности этих рыб (Hara et al., 1984, 1999; Yamashita et al., 2006). Крайне высокая вкусовая чувствительность к желчным веществам подтверждена в электрофизиологических экспериментах на канальном соме *Ictalurus punctatus* (Rolen, Caprio, 2008). Обнаружено также, что восприятие этих веществ обеспечивается особым типом вкусовых рецепторов — иным, чем те, что предназначены для восприятия аминокислот (Yamashita et al., 2006; Rolen, Caprio, 2008). Какие-либо предположения о назначении высокой вкусовой чувствительности рыб к желчным кислотам и их производным отсутствуют, специальные исследования вкусовой привлекательности этих веществ для рыб не выполнялись.

Цель настоящей работы — оценить вкусовые свойства желчных веществ для астианакса *Astyanax fasciatus* и метинниса *Metynniss argenteus* (Characiformes: Characidae), нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* (Perciformes: Cichlidae), меченосца *Xiphophorus hellerii* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) и плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes: Cyprinidae), а также выяснить, зависят ли вкусовые свойства этих веществ от типа питания рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на половозрелых особях слепой формы астианакса (средняя полная длина (TL) 5.9 см, средняя масса 4.8 г; доставлены из Индонезии, популяционное происхождение неизвестно), молоди нильской тилляпии (TL 8.0 см, масса 9.0 г; получена от ООО “Крафт Тау”, Московская область), молоди серебристого метинниса (TL 7.5 см, масса 12.50 г; приобретены в аквариумной компании “Аквалого”, Москва), молоди красно-чёрной формы меченосца (TL 3–4 см, приобретены в зоомагазине, Москва), молоди плотвы (TL 7.0 см, масса 4.8 г; отловлены в р. Воря, Московская область).

После доставки в лабораторию и содержания в общих аквариумах (70 л) в течение 2–6 недель при ежедневном кормлении живыми личинками хирономид (Chironomidae) рыб для опытов рассаживали по индивидуальным аквариумам (5–10 л). Непрозрачные задняя и боковые стенки аквариумов предотвращали визуальные контакты между соседними особями. Грунт в аквариумах отсутствовал, искусственное освещение не использовали. Температура воды в аквариумах с плотвой была 20–22°C, в аквариумах с другими рыбами температуру поддерживали на уровне ~26°C с помощью терморегуляторов AquaEL EH-25W. Кормили рыб живыми личинками хирономид один раз в день после проведения опытов.

До проведения опытов рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем агар-агаровые гранулы (2%), содержащие водный экстракт личинок (75–300 г/л) и краситель Ponceau 4R (5 мкМ). После этого предварительного этапа приступали к опытам, в которых в аквариум подавали агар-агаровую гранулу, содержащую кроме красителя одно из желчных веществ: холат натрия ( $10^{-1}$  М), таурохолат натрия ( $10^{-1}$  М) или дегидрохололеву кислоту ( $0.5 \times 10^{-3}$  М). В качестве контроля применяли гранулы, содержащие только краситель. Для оценки мотивационного состояния рыб (их готовность потреблять предлагаемые гранулы) выполняли опыты, используя гранулы с экстрактом хирономид. Гель с желчными веществами хранили при 5°C не более трёх недель, с экстрактом хирономид — не более 3 сут. Гранулы вырезали с по-

мощью трубки из нержавеющей стали непосредственно перед подачей их в аквариум. Гранулы были 4.0 мм в длину; в опытах с тилапией и метиннисом имели диаметр 2.0 мм, с плотвой и астианаксом — 1.35, с меченосцем — 1.0 мм.

В каждом опыте регистрировали число схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, заглатывание или отказ от потребления гранулы к концу опыта. В опытах с астианаксом и тилапией дополнительно регистрировали продолжительность латентного периода — время от падения гранулы в воду до начала её поиска (астианакс) или схватывания (тилапия), а также продолжительность поисковой реакции — время от начала поиска до момента схватывания гранулы (астианакс). Каждый опыт продолжался ~1–2 мин и заканчивался проглатыванием гранулы либо окончательным отказом от потребления, о котором судили по поведению рыбы (отказ от повторных схватываний гранулы, потеря интереса к грануле и уход в сторону). Немногочисленные опыты, в которых рыбы гранулу не схватывали в течение 1 мин после внесения в аквариум или потребление гранулы нельзя 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 разными типами гранул проводили в случайной последовательности с интервалом 10–15 мин.

Опыты выполнены на 12 тилапиях, 14 астианаксах, 10 метиннисах, 18 особях плотвы и 15 меченосцах. Общее число опытов — 2605. Для количественной оценки вкусового предпочтения веществ рассчитывали индекс вкусовой привлекательности по формуле:  $Ind_{\text{pal}} = [(R - C)/(R + C)] \times 100$ , где  $R$  — потребление гранул с веществом, %;  $C$  — потребление контрольных гранул, %. Для статистического анализа результатов использовали критерий  $\chi^2$ ,  $U$ -критерий Манна–Уитни и ранговый коэффициент корреляции Спирмена ( $r_s$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

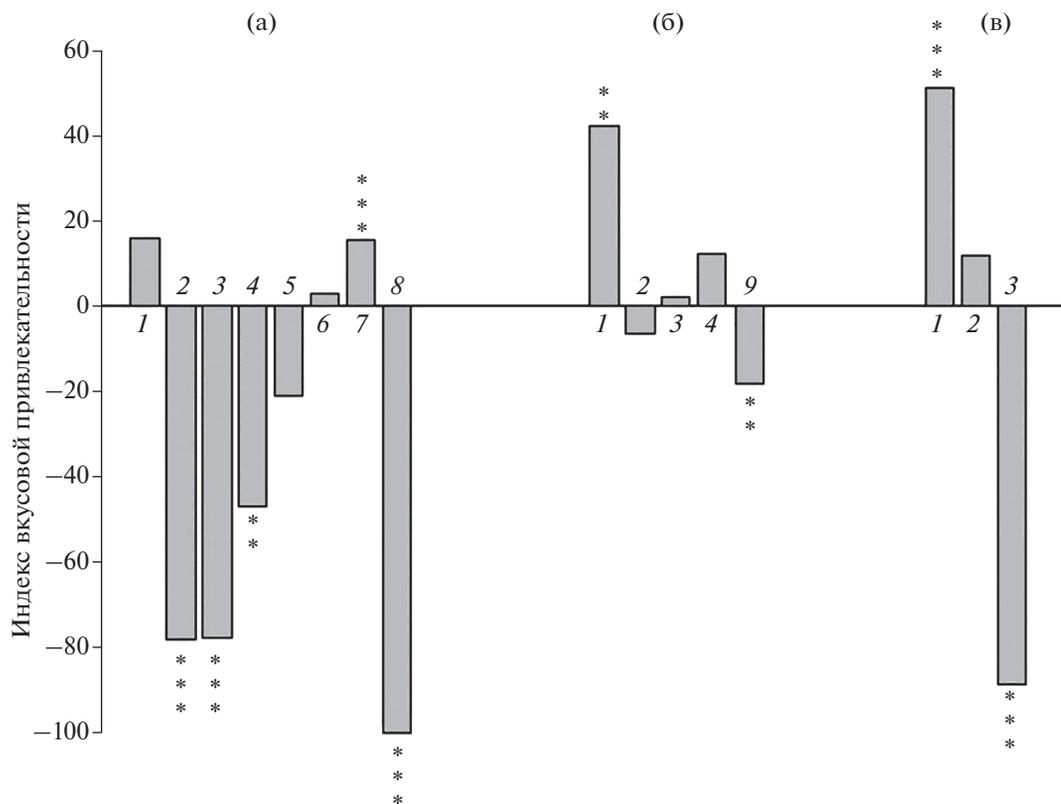
Тестированию подвергнуты три желчных вещества. Каждое вещество вызывало значимые изменения потребления гранул хотя бы у одного из исследованных видов рыб (таблица). Холевая соль натрия, испытанная на всех пяти видах рыб, у большинства из них подавляет потребление гранул по сравнению с контролем: у тилапии и метинниса — в восемь раз, у плотвы — почти в три раза. Для меченосца и астианакса это вещество имеет индифферентный вкус. Присутствие в гранулах таурохолевой соли натрия повышает их вкусовую привлекательность для астианакса в 2.5 раза, но не влияет на отношение к ним тилапии, метинниса и

плотвы. Дегидрохолевая кислота в силу своей плохой растворимости в воде испытана в концентрации в 200 раз более низкой ( $0.5 \times 10^{-3}$  М), чем два предыдущих вещества ( $10^{-1}$  М). Несмотря на низкую концентрацию, присутствие в гранулах дегидрохолевой кислоты приводит к резкому снижению их потребления у тилапии (почти в 17 раз) и к повышению потребления у астианакса (почти в три раза). Отношение метинниса к гранулам с этой кислотой такое же, как и к контрольным. Потребление всеми рыбами гранул с экстрактом хирономид высокое — от 75 до 100%.

Слепые астианаксы в отличие от остальных рыб не реагируют на гранулу сразу же после её падения в воду. Латентный период (время от момента падения гранулы до начала её активного поиска) в среднем длится 19–29 с, почти столько же (14–20 с) продолжается поиск гранулы рыбой. Продолжительности латентного периода и пищевого поиска сходны для всех типов гранул и значимо не отличаются от контроля. Во время поиска астианакс, приняв характерный наклон вперёд под углом  $30^\circ$ – $40^\circ$ , быстро перемещается у дна по сложной траектории, совершает резкие развороты; схватывание гранулы происходит только после случайного касания её губами. Тилапия реагирует на гранулу быстрым броском и схватыванием, затрачивая на это в среднем от 1.6 до 3.1 с, причём время реакции на гранулы с тестируемыми веществами такое же, как на контрольные ( $p > 0.05$ ). Схватенную гранулу рыба могла многократно отвергать и повторно схватывать в ходе опыта. Такое поведение типично для всех видов рыб, кроме астианакса, который совершает такие действия редко. Тилапия, метиннис и плотва чаще совершают повторные схватывания гранул, которые потребляются хуже, чем контрольные. Наиболее долго схваченную гранулу удерживает в ротовой полости астианакс: в опытах с привлекательной для него дегидрохолевой кислотой в среднем это время достигает почти 40 с, гранулы других типов он тестирует не столь долго, но всё же дольше, чем другие рыбы (таблица).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведённых опытов показали, что для исследованных нами видов рыб желчные вещества обладают вкусовыми качествами. Значимые изменения потребления гранул вызывают все три использованные вещества, но их эффект разный. В четырёх случаях реакция рыб на тестируемые вещества резко аверсивная, в двух случаях эти вещества стимулируют потребление гранул и в шести отношении к их вкусу индифферентное. Ответ рыб разных видов на одни и те же вещества также не совпадает (рисунок). Так, вкус дегидрохолевой кислоты для тилапии отталкивающий,



Индекс вкусовой привлекательности желчных веществ (а – холат натрия,  $10^{-1}$  М; б – таурохолат натрия,  $10^{-1}$  М ( $10^{-2}$  М – для европейской соли); в – дегидрохолевая кислота,  $0,5 \times 10^{-3}$  М) для разных видов рыб: 1 – астианакс *Astyanax fasciatus* (слепая форма), 2 – серебристый метиннис *Metynniss argenteus*, 3 – нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, 4 – плотва *Rutilus rutilus*, 5 – меченосец *Xiphophorus hellerii*, 6 – линь *Tinca tinca*, 7 – горчак *Rhodeus sericeus amarus*, 8 – девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, 9 – европейская морская соля *Solea solea*; 1–5 – наши данные; 6 – Касумян, Прокопова, 2001; 7 – Исаева, 2007; 8 – Михайлова, Касумян, 2018; 9 – рассчитано по данным: Mackie, Mitchell, 1982. Достоверные различия потребления гранул относительно соответствующего контроля при  $p$ : \*\* < 0.01, \*\*\* < 0.001.

для астианакса – привлекательный, для метинниса – безразличный. Таурохолат натрия привлекателен для астианакса и безразличен для тилапии, метинниса и плотвы. Холат натрия подавляет потребление гранул у тилапии, метинниса и плотвы, но не эффективен для астианакса и меченосца. Столь же разное отношение к вкусу желчных веществ и у других ранее исследовавшихся видов рыб. Холат натрия безразличен по вкусу для линя *Tinca tinca*, привлекателен для горчача *Rhodeus sericeus amarus* и неприятен для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Касумян, Прокопова, 2001; Исаева, 2007; Михайлова, Касумян, 2018). Таурохолат натрия снижает потребление корма у европейской соля *Solea solea* (Mackie, Mitchell, 1982). Такое разнообразие вкусовых ответов в полной мере соответствует выводу о видовой специфичности вкусовых предпочтений у рыб, сформулированному ранее на примере других групп веществ (Касумян, 1997; Kasumyan, Døving, 2003; Виноградская и др., 2017).

Отношение рыб к вкусу желчных веществ, в основном к холату натрия, к настоящему времени известно: с учётом данных литературы, из девяти исследованных видов индифферентные ответы проявляют только меченосец и линь; для остальных рыб желчные вещества являются значимыми вкусовыми раздражителями. Эти виды принадлежат к пяти разным отрядам, среди них есть пресноводные и морские рыбы и рыбы, существенно различающиеся по питанию: эврифаги с разной долей растительной пищи в рационе – от высокой (нильская тилапия, серебристый метиннис) до менее заметной или эпизодической (плотва, горчак), и типично животоядные, питающиеся преимущественно бентосными (европейская соля) или планктонными (девятииглая колюшка) организмами (Hynes, 1950; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Horppila, 1994; Beveridge, Baird, 2000; Froese, Pauly, 2018). Среди этих видов особое внимание привлекает астианакс, для которого, в отличие от других, большинство желчных веществ обладают

Вкусовые ответы ( $M \pm m$ ) астианакса *Astyanax fasciatus* (слепая форма), нильской тилэпии *Oreochromis niloticus*, серебрястого метинниса *Melunnis argenteus*, меченосца *Xiphophorus hellerii* и плотвы *Rutilus rutilus* на агар-агаровые гранулы с желчными кислотами и их солями

Раздражитель	Концентрация, М (г/л)	Латентный период реакции, с	Длительность поисковой реакции, с	Потребление гранул, %	Число схватываний	Длительность удержания гранулы, с		Число опытов
						после первого схватывания	в течение всего опыта	
<b>Астианакс</b>								
Холат натрия	$10^{-1}$	$25.0 \pm 3.6$	$17.9 \pm 3.3$	$33.3 \pm 8.3$	$1.2 \pm 0.1$	$18.6 \pm 2.8$	$20.6 \pm 3.3$	33
Таурохолат натрия	$10^{-1}$	$19.4 \pm 2.6$	$15.1 \pm 2.7$	$59.4 \pm 8.8^{**}$	$1.2 \pm 0.1$	$18.4 \pm 2.0^{**}$	$22.6 \pm 2.9^{**}$	32
Дегидрохолевая кислота	$0.5 \times 10^{-3}$ (175)	$24.3 \pm 3.0$	$19.6 \pm 3.6$	$74.2 \pm 8.0^{***}$	$1.1 \pm 0.1$	$37.2 \pm 8.8^{***}$	$37.9 \pm 8.8^{***}$	31
Экстракт хирономид	—	$26.7 \pm 2.4$	$15.0 \pm 2.1$	$84.0 \pm 0.1^{***}$	$1.1 \pm 0.0$	$9.4 \pm 0.0$	$9.8 \pm 0.0$	50
Контроль	—	$29.4 \pm 3.9$	$13.8 \pm 2.6$	$24.2 \pm 7.6$	$1.0 \pm 0.0$	$14.5 \pm 3.9$	$15.5 \pm 3.9$	33
<b>Нильская тилэпия</b>								
Холат натрия	$10^{-1}$	$1.7 \pm 0.3$	—	$5.6 \pm 2.8^{***}$	$2.3 \pm 0.2^{***}$	$3.8 \pm 0.8^{***}$	$6.9 \pm 1.1^{**}$	71
Таурохолат натрия	$10^{-1}$	$3.1 \pm 1.1$	—	$47.0 \pm 6.2$	$2.0 \pm 0.2$	$18.4 \pm 2.6$	$22.4 \pm 2.6^{***}$	66
Дегидрохолевая кислота	$0.5 \times 10^{-3}$ (175)	$1.6 \pm 0.3$	—	$2.7 \pm 1.9^{***}$	$2.9 \pm 0.2^{***}$	$3.0 \pm 0.4^{***}$	$5.9 \pm 0.6^*$	74
Экстракт хирономид	—	$2.1 \pm 0.3$	—	$100 \pm 0.0^{***}$	$1.0 \pm 0.0^{***}$	$3.6 \pm 0.2^{***}$	$3.7 \pm 0.2^{***}$	102
Контроль	—	$2.1 \pm 0.3$	—	$45.2 \pm 5.5$	$1.5 \pm 0.1$	$6.0 \pm 0.5$	$7.3 \pm 0.5$	84
<b>Серебрястый метиннис</b>								
Холат натрия	$10^{-1}$	—	—	$7.7 \pm 3.7^{***}$	$2.1 \pm 0.2$	$4.1 \pm 1.6^{***}$	$6.6 \pm 1.8^{***}$	52
Таурохолат натрия	$10^{-1}$	—	—	$55.8 \pm 7.0$	$2.3 \pm 0.3$	$10.5 \pm 2.2$	$19.9 \pm 2.8^*$	52
Дегидрохолевая кислота	$0.5 \times 10^{-3}$ (175)	—	—	$71.7 \pm 6.2$	$1.8 \pm 0.2$	$14.0 \pm 3.7$	$19.6 \pm 3.7^{**}$	53
Экстракт хирономид	—	—	—	$100 \pm 0.0^{***}$	$1.0 \pm 0.0^{**}$	$6.6 \pm 0.3^*$	$6.8 \pm 0.3$	51
Контроль	—	—	—	$63.5 \pm 6.7$	$1.5 \pm 0.1$	$5.6 \pm 0.8$	$8.7 \pm 0.9$	52
<b>Меченосец (серия 1)</b>								
Холат натрия	$10^{-1}$	—	—	$6.7 \pm 2.6$	$2.2 \pm 0.2^{***}$	$1.0 \pm 0.2^*$	$2.7 \pm 0.5$	90
Контроль	—	—	—	$10.3 \pm 2.3$	$1.5 \pm 0.1$	$1.9 \pm 0.3$	$2.8 \pm 0.3$	174
<b>Меченосец (серия 2)</b>								
Экстракт хирономид	(75)	—	—	$74.7 \pm 3.6^{***}$	$2.1 \pm 0.1^{**}$	$9.1 \pm 0.8^{***}$	$14.0 \pm 0.7^{***}$	150
Контроль	—	—	—	$0.6 \pm 0.6$	$1.7 \pm 0.1$	$0.8 \pm 0.1$	$1.4 \pm 0.2$	150
<b>Плотва (серия 1)</b>								
Холат натрия	$10^{-1}$	—	—	$9.0 \pm 7.0^{**}$	$2.3 \pm 0.4^{**}$	$2.5 \pm 2.1$	$7.4 \pm 3.4$	67
Таурохолат натрия	$10^{-1}$	—	—	$31.8 \pm 11.5$	$2.7 \pm 0.6^{***}$	$6.6 \pm 2.1^*$	$14.7 \pm 4.1^{***}$	66
Контроль	—	—	—	$25.0 \pm 12.2$	$1.6 \pm 0.3$	$3.3 \pm 1.0$	$3.6 \pm 1.0$	52
<b>Плотва (серия 2)</b>								
Экстракт хирономид	(300)	—	—	$97.0 \pm 1.2^{***}$	$1.1 \pm 0.0^{***}$	$7.9 \pm 0.3$	$8.1 \pm 0.2$	735
Контроль	—	—	—	$48.3 \pm 1.2$	$1.4 \pm 0.2$	$7.2 \pm 1.3$	$8.0 \pm 1.2$	60

Примечание.  $M \pm m$  — среднее значение показателя и его ошибка; отличия от контроля достоверны при  $p: * < 0.05$ ,  $** < 0.01$ ,  $*** < 0.001$ .

привлекательным вкусом: таурохолат натрия и дегидрохолевая кислота высокоэффективные стимулы ( $p < 0.01$  и  $p < 0.001$ ) и повышают потребление гранул соответственно в 2.5 и 3.0 раза. Ни одно из трёх желчных веществ, подвергнутых тестированию, не имеет для астианакса отталкивающего вкуса. Для других видов (за исключением горчака), в том числе для метинниса, принадлежащего, как и астианакс, к Chaetidae, использованные желчные вещества не обладают привлекательным вкусом и либо не влияют на вкусовые качества гранул, либо резко подавляют их потребление.

Заметно отличающееся от других рыб отношение астианакса к вкусу желчных кислот хорошо согласуется с особенностями его питания. Пища слепых астианаксов, населяющих небольшие пещерные водоёмы, почти полностью состоит из гуано летучих мышей, пережидаящих здесь дневное время (Wilkins, 1972; Mitchell et al., 1977; Нурпор, 1987). Известно, что большинство желчных веществ образуются у позвоночных животных в печени в результате преобразований холестерина и экскретируются в кишечник. Некоторые из желчных веществ, такие как дезоксихолевая кислота, возникают из первичных желчных веществ под влиянием ферментов организмов кишечной микрофлоры. Другие переходят в так называемые конъюгаты, связываясь с некоторыми аминокислотами (глицин, таурин), например, в таурохолевую кислоту. Многие из желчных веществ присутствуют в желчи в форме хорошо растворимых натриевых и калиевых солей. Большая часть многочисленных желчных веществ из полости кишечника поступает в кровь, а затем в печень и вновь экскретируется в кишечник, другая часть выводится из организма вместе с непереваренной пищей (Haslewood, 1967, 1978). В фекалиях рыб идентифицированы разнообразные желчные кислоты и их соли (Li et al., 2015).

Большинство исследованных рыб реагируют на вкус желчных кислот негативно или индифферентно (Maskie, Mitchell, 1982; Касумян, Прокопова, 2001; Михайлова, Касумян, 2018; наше исследование). Человек вкус желчи воспринимает как горький или неприятный (Frank, Nettinger, 1992). Иное отношение астианакса к вкусу этих веществ следует рассматривать в качестве сенсорной адаптации, позволяющей ему использовать пищу с неблагоприятными для других рыб вкусовыми качествами, и благодаря этому успешно выживать в небольших пещерных водоёмах, где пищевые ресурсы крайне незначительны, а кормовые организмы могут попадать в эти водоёмы лишь с паводковыми водами (Wilkins, 1972; Mitchell et al., 1977; Espinasa et al., 2017). О благо-

получии пещерных популяций астианакса свидетельствует не только длительная история их существования – сотни тысяч лет (Chakraborty, Nei, 1974; Wilkins, 1988; Romero, Green, 2005; Gross, 2012), но и относительно высокая плотность популяций (Espinasa et al., 2017). Возможно, привлекательный или индифферентный вкус желчных веществ имеют и для других рыб-копрофагов. В некоторых водных сообществах таких рыб довольно много. Например, из 88 исследованных видов рыб коралловых рифов копрофагия выявлена у 45 (Robertson, 1982), что вызвано, как полагают, высокой энергетической и пищевой ценностью фекалий, особенно у рыб с животной пищей (зоопланктофаги, хищники и т.п.). Фекалии этих рыб потребляются совместно обитающими с ними рыбами почти полностью (до 99%) (Bailey, Robertson, 1982). Копрофагия встречается не только у рыб коралловых рифов (Barlow, 1975; Moyer, Nakazono, 1978; Conway et al., 1999; Sazima et al., 2003; Yallaly et al., 2015).

Длительное существование астианакса в подземных водоёмах не приводит к компенсаторному усилению функциональных характеристик сенсорных систем с большой дистантностью – слуховой и обонятельной (Popper, 1970; Касумян, Марусов, 2015б), но вызывает адаптивные преобразования в других сенсорных системах – боковой линии и вкуса. Слепой астианакс, благодаря свободным невромастам, более многочисленным и с более высокой куполой, способен лоцировать ближе пространство, легко обнаруживать подводные объекты и не сталкиваться с ними, распознавать их форму и размеры (von Campenhausen et al., 1981; Weissert, von Campenhausen, 1981; Teuyke, 1990). У слепого астианакса больше, чем у астианакса зрячей формы, населяющего наземные водоёмы, вкусовых почек, они шире распределены на теле рыб, имеют более развитую иннервацию, отличаются морфологическими параметрами (Breder, Rasquin, 1943; Schemmel, 1967; Bensonilah, Denizot, 1991; Boudriot, Reutter, 2001; Девицина, Головкина, 2018), что, несомненно, облегчает поиск пищи. Сравнительные исследования функции вкусовой системы у разных форм астианакса отсутствуют. Однако результаты, демонстрирующие иное, чем у других рыб, отношение слепого астианакса к вкусу желчных кислот, позволяют предположить, что функциональные характеристики этой системы могли претерпеть изменения.

В настоящей работе мы не определяли пороговые концентрации желчных веществ, однако имеющиеся данные указывают на высокий уровень вкусовой чувствительности рыб к некоторым из них. Так, дегидрохолевая кислота при

концентрации  $0.5 \times 10^{-3}$  М обладает эффективностью для двух видов из трёх, на которых такое тестирование проведено. Несмотря на низкое содержание этой кислоты в гранулах, у одного из видов (тиляпия) она вызывает 17-кратное снижение потребления гранул по сравнению с контролем. Учитывая характер снижения эффекта от концентрации вкусового вещества (Касумян, Сидоров, 2005, 2012), можно полагать, что пороговая концентрация этого вещества может быть на один–два порядка ниже, т.е. составлять  $10^{-4}$ – $10^{-5}$  М. Пороги высокоэффективных вкусовых веществ, установленные с помощью методов, сходных с использованным в настоящей работе, варьируют в пределах  $10^{-1}$ – $10^{-3}$  М и лишь в некоторых случаях достигают  $10^{-4}$  М (Jones, 1989; Lamb, Finger, 1995; Kasumyan, Døving, 2003; Goli et al., 2015). Реакция на гранулы, лежащая в основе этих методов тестирования привлекательности веществ, у рыб обеспечивается внутриротовой вкусовой рецепцией (Kasumyan, Døving, 2003) и не связана с обонятельной чувствительностью (Касумян, Сидоров, 2005, 2012). Это должно быть справедливым и для астианакса, несмотря на то что схватывание гранулы у него предваряют длительные латентный период и пищевой поиск, вызываемые, возможно, запахом гранулы. Однако наличие запахов в воде не влияет на решение рыб потребить или отвергнуть схваченную гранулу (Касумян, Марусов, 2015а). Ещё одна хемосенсорная система – общее химическое чувство – также не участвует в рецепции желчных веществ, как это показано на примере хемочувствительных свободных нервных окончаний тройничного нерва у радужной форели (Mettam et al., 2012).

В специальные задачи работы не входило детальное исследование поведения, проявляемого рыбами при реакции на гранулы с желчными веществами, поскольку оно в большей мере определяется не типом вещества, а зависит от итогового результата тестирования гранулы – заглатывания или отказа от потребления (Виноградская и др., 2017). Однако следует отметить, что среди исследованных видов наиболее своеобразным поведением обладает астианакс. Схватив гранулу, найденную в результате длительного поиска, астианакс необычно долго удерживает её в ротовой полости и до заглатывания или отказа от потребления не совершает повторных тестирований. Многократные промежуточные схватывания и отвергания гранулы, проявляемые остальными видами рыб, не характерны для астианакса, что можно объяснить полным отсутствием у него зрения. Остальные рыбы обычно совершают такие действия многократно, но времени на принятие и

реализацию окончательного решения о пригодности гранулы затрачивают намного меньше, чем астианакс. Поиск причин, объясняющих такие особенности поведения, требует дополнительных исследований.

Таким образом, выполненная работа показывает, что желчные вещества – кислоты и их соли – могут быть отнесены к высокоэффективным хемосенсорным раздражителям для рыб. Вещества этой крайне разнообразной группы химических соединений воспринимаются не только обонятельной системой и входят в состав феромонов рыб, но и обладают для них значимыми вкусовыми свойствами. Для большинства видов желчные вещества имеют инертный или отталкивающий (детеррентный) вкус. Желчные вещества, попадающие в окружающую среду вместе с фекалиями, часто используются рыбами в качестве химических маркеров и запаховых ориентиров в репродуктивном, миграционном и территориальном поведении (Stabell, 1987; Døving, Stabell, 2003; Døving et al., 2006; Huertas et al., 2007; Buchinger et al., 2015; Giaquinto et al., 2015). Вполне возможно, что инертные или отталкивающие вкусовые качества желчных веществ препятствуют копрофагии, что, как следствие, будет способствовать длительному сохранению источников этих важных запаховых сигналов в среде. У копрофагов – широко распространённой среди рыб трофической категории – отношение к вкусу желчных веществ преимущественно позитивное, что позволяет им использовать такой ценный пищевой ресурс как фекалии, особенно в условиях, где другая пища отсутствует или крайне ограничена. Несомненно, что желчные вещества являются важными химическими регуляторами взаимоотношений рыб в водных сообществах и эта роль остается ещё слабо изученной.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны А.В. Яковлеву (ООО “Арт-Деко М”) за помощь в приобретении астианаксов, Л.Р. Тауфику (ООО “Крафт Тау”) за предоставление нильской тилляпии, А.Н. Грубаню и Т.В. Тиньковой (МГУ) за участие в выполнении опытов. Авторы признательны Е.А. Марусову (МГУ) за плодотворное обсуждение полученных результатов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспериментальная часть работы поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 19-04-00367), обработка первичных данных, их анализ и подготовка статьи выполнены в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.  
https://doi.org/10.7868/S004287521703016X
- Девушина Г.В., Головкина Т.В. 2018. Структурная организация вкусового аппарата у харациновых рыб (Characidae, Teleostei) // Там же. Т. 58. № 1. С. 53–66.  
https://doi.org/10.7868/S0042875218010071
- Исаева О.М. 2007. Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карповых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Касумян А.О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 78–93.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2015а. Избирательное питание рыб: влияние пищевой и оборонительной мотиваций, вызванных натуральными запахами // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 3. С. 195–211.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2015б. Хемоориентация в пищевом поведении у слепой пещерной рыбы *Astyanax fasciatus* (Characidae, Teleostei) // Экология. № 6. С. 439–443.  
https://doi.org/10.7868/S0367059715060050
- Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 670–685.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения у рыб с хронической аносмией // Там же. Т. 45. № 3. С. 539–547.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2012. Влияние длительной аносмии, совмещенной с зрительной депривацией, на вкусовую чувствительность и пищевое поведение радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Там же. Т. 52. № 1. С. 116–126.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2014. Распространение детергентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // ДАН. Т. 454. № 2. С. 237–240.  
https://doi.org/10.7868/S0869565214020273
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 496–502.  
https://doi.org/10.1134/S0042875218040124
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Bailey T.G., Robertson D.R. 1982. Organic and caloric levels of fish feces relative to its consumption by coprophagous reef fishes // Mar. Biol. V. 64. P. 45–50.
- Barlow G.W. 1975. On the sociobiology of four Puerto Rican parrotfishes (Scaridae) // Ibid. V. 33. P. 281–293.
- Bensonilah M., Denizot J.-P. 1991. Taste buds and neuro-masts of *Astyanax jordani*: distribution and immunohistochemical demonstration of co-localized substance P and enkephalins // Europ. J. Neurosci. V. 3. P. 407–414.
- Beveridge M.C.M., Baird D.J. 2000. Diet, feeding and digestive physiology // Tilapias: biology and exploitation / Eds. Beveridge M.C.M., McAndrew B.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 59–87.
- Blüthgen N., Fiedler K. 2004. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community // J. Anim. Ecol. V. 73. P. 155–166.
- Boudriot F., Reutter K. 2001. Ultrastructure of the taste buds in the blind cave fish *Astyanax jordani* (“*Anoptichthys*”) and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* (Teleostei, Characidae) // J. Comp. Neurol. V. 434. P. 428–444.
- Brant C.O., Huertas M., Li K., Li W. 2016. Mixtures of two bile alcohol sulfates function as a proximity pheromone in sea lamprey // PLoS ONE. V. 11(2). P. e0149508.  
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149508
- Breder C.M., Rasquin P. 1943. Chemical sensory reactions in the Mexican blind characins // Zoologica. V. 28. P. 169–200.
- Buchinger T.J., Siefkes M.J., Zielinski B.S. et al. 2015. Chemical cues and pheromones in the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) // Front. Zool. V. 12. P. 32.  
https://doi.org/10.1186/s12983-015-0126-9
- Campehausen C., von, Riess I., Weissert R. 1981. Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143A. P. 369–374.
- Chakraborty R., Nei M. 1974. Dynamics of gene differentiation between incompletely isolated populations of unequal sizes // Theor. Populat. Biol. V. 5. P. 460–469.
- Conway D.V.P., Coombs S.H., Lindley J.A., Llewellyn C.A. 1999. Diet of mackerel (*Scomber scombrus*) larvae at the shelf-edge to the south-west of the British Isles and the incidence of piscivory and coprophagy // Vie Milieu. V. 49. P. 213–220.
- Døving K.B., Stabell O.B. 2003. Trails in open waters: sensory cues in salmon migration // Sensory processing in aquatic environments / Eds. Collin S.P., Marshall N.J. N.Y.: Springer-Verlag. P. 39–52.
- Døving K.B., Sæset R., Thommesen G. 1980. Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes // Acta Physiol. Scand. V. 108. P. 123–131.
- Døving K.B., Stabell O.B., Östlund-Nilsson S., Fisher R. 2006. Site fidelity and homing in tropical coral reef cardinalfish: are they using olfactory cues? // Chem. Senses. V. 31. P. 265–272.
- Espinosa L., Bonaroti N., Wong J. et al. 2017. Contrasting feeding habits of post-larval and adult *Astyanax* cavefish // Subterr. Biol. V. 21. P. 1–17.
- Frank M.E., Hettlinger T.P. 1992. The sense of taste: neurobiology, aging, and medication effects // Critical Rev. Oral Biol. Med. V. 3. № 4. P. 371–393.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 02/2018).
- Giaquinto P.C., Barreto R.E., Volpato G.L. et al. 2015. Bile acids as potential pheromones in pintado catfish *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz, 1829): electrophysiological and behavioral studies // Neotrop. Ichthyol. V. 13. № 1. P. 237–244.
- Goli S., Jafari V., Ghorbani R., Kasumyan A. 2015. Taste preferences and taste thresholds to classical taste substances in the carnivorous fish, kutum *Rutilus frisii kutum* (Teleostei: Cyprinidae) // Physiol. Behav. V. 140. P. 111–117.
- Gross J.B. 2012. The complex origin of *Astyanax* cavefish // BMC Evol. Biol. V. 12. P. 105.  
https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-105

- Hara T.J. 2006. Gustation // Fish physiology. V. 25. Sensory systems neuroscience / Eds. Hara T.J., Zielinski B.S. San Diego: Acad. Press. P. 45–96.
- Hara T.J., Macdonald S., Evans R.E. et al. 1984. Morpholine, bile acids and skin mucus as possible chemical cues in salmonid homing: electrophysiological reevaluation // Mechanisms of migration in fishes / Eds. McCleave J.D. et al. N.Y.: Plenum Press. P. 363–378.
- Hara T.J., Carolsfeld J., Kitamura S. 1999. The variability of the gustatory sensibility in salmonids, with special reference to strain differences in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 13–24.
- Haslewood G.A.D. 1967. Bile salt evolution // J. Lipid Res. V. 8. P. 535–550.
- Haslewood G.A.D. 1978. The biological importance of bile salts. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 206 p.
- Hellström T., Døving K.B. 1986. Chemoreception of taurocholate in anosmic and sham-operated cod *Gadus morhua* // Behav. Brain Res. V. 21. P. 155–162.
- Hofmann A.F. 1999. Bile acids: the good, the bad, and the ugly // News Physiol. Sci. V. 14. P. 24–29.
- Hofmann A.F., Hagey L.R. 2008. Bile acids: chemistry, pathochemistry, biology, pathobiology, and therapeutics // Cell. Mol. Life Sci. V. 65. P. 2461–2483.
- Horppila J. 1994. The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation // Hydrobiologia. V. 294. P. 35–41.
- Huertas M., Hubbard P.C., Canário A.M., Cerdà J. 2007. Olfactory sensitivity to conspecific bile fluid and skin mucus in the European eel *Anguilla anguilla* (L) // J. Fish Biol. V. 70. P. 1907–1920.
- Huertas M., Hagey L., Hofmann A.F. et al. 2010. Olfactory sensitivity to bile fluid and bile salts in the European eel (*Anguilla anguilla*), goldfish (*Carassius auratus*) and Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) suggests a 'broad range' sensitivity not confined to those produced by conspecifics alone // J. Exp. Biol. V. 213. P. 308–317.
- Huppok K. 1987. Food-finding ability in cave fish (*Astyanax fasciatus*) // Int. J. Speleol. V. 16. P. 59–66.
- Hynes H.B.N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes // J. Anim. Ecol. V. 19. P. 36–58.
- Iwasaki K., Kasahara T., Sato M. 1985. Gustatory effectiveness of amino acids in mice: behavioral and neurophysiological studies // Physiol. Behav. V. 34. P. 531–542.
- 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.
- Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish Fish. V. 4. № 4. P. 289–347.
- Kawai M., Sekine-Hayakawa Y., Okiyama A., Ninomiya Y. 2012. Gustatory sensation of L- and D-amino acids in humans // Amino Acids. V. 43. P. 2349–2358.
- Khallaf E.A., Alne-na-ei A.A. 1987. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) & *Tilapia zillii* (Gervais) in a Nile Canal // Hydrobiologia. V. 146. № 1. P. 57–62.
- Kotrschal K., Peters R.C., Døving K.B. 1996. Chemosensory and tactile nerve responses from the anterior dorsal fin of a rockling, *Gaidropsarus vulgaris* (Gadidae, Teleostei) // Prim. Sens. Neuron. V. 1. № 4. P. 297–309.
- Lamb C., Finger T.E. 1995. Gustatory control of feeding behavior in goldfish // Physiol. Behav. V. 57. P. 483–488.
- Li K., Buchinger T.J., Bussy U. et al. 2015. Quantification of 15 bile acids in lake charr feces by ultra-high performance liquid chromatography–tandem mass spectrometry // J. Chromatogr. V. 1001B. P. 27–34.
- Li W., Sorensen P.W., Gallaher D.D. 1995. The olfactory system of migratory adult sea lamprey (*Petromyzon marinus*) is specifically and acutely sensitive to unique bile acids released by conspecific larvae // J. Gen. Physiol. V. 105. № 5. P. 569–587.
- Li W.M., Scott A.P., Siefkes M.J. et al. 2002. Bile acid secreted by male sea lamprey that acts as a sex pheromone // Science. V. 296. № 5565. P. 138–141.
- Mackie A.M., Mitchell A.I. 1982. Further studies on the chemical control of feeding behaviour in the Dover sole, *Solea solea* // Comp. Biochem. Physiol. V. 73A. № 1. P. 89–93.
- Marui T., Caprio J. 1992. Teleost gustation // Fish chemoreception / Ed. Hara T.J. London: Chapman and Hall. P. 171–198.
- Mettam J.J., McCrohan C.R., Sneddon L.U. 2012. Characterisation of chemosensory trigeminal receptors in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: responses to chemical irritants and carbon dioxide // J. Exp. Biol. V. 215. P. 685–693.
- Michel W.C., Lubomudrov L.M. 1995. Specificity and sensitivity of the olfactory organ of the zebrafish, *Danio rerio* // J. Comp. Physiol. V. 177A. P. 191–199.
- Mitchell R.W., Russell W.H., Elliott W.R. 1977. Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: environment, distribution, and evolution // Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. V. 12. P. 1–89.
- Morais S. 2016. The physiology of taste in fish: potential implications for feeding stimulation and gut chemical sensing // Rev. Fish. Sci. Aquacult. V. 25. № 2. P. 133–149. <https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1249279>
- Moyer J.T., Nakazono A. 1978. Population structure, reproductive behavior and protogynous hermaphroditism in the angelfish *Centropyge interruptus* at Miyakejima, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 25. P. 25–39.
- Polkinghorne C.N., Olson J.M., Gallaher D.G., Sorensen P.W. 2001. Larval sea lamprey release two unique bile acids to the water at a rate sufficient to produce detectable riverine pheromone plumes // Fish Physiol. Biochem. V. 24. № 1. P. 15–30.
- Popper A.N. 1970. Auditory capacities of the Mexican blind cave fish (*Astyanax jordani*) and its eyed ancestor (*Astyanax mexicanus*) // Anim. Behav. V. 18. P. 552–562.
- Robertson D.R. 1982. Fish feces as fish food on a pacific coral reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 7. P. 253–265.
- Rolen S.H., Caprio J. 2008. Bile salts are effective taste stimuli in channel catfish // J. Exp. Biol. V. 211. P. 2786–2791.
- Romero A., Green S.M. 2005. The end of regressive evolution: examining and interpreting the evidence from cavefish // J. Fish Biol. V. 67. P. 3–32.
- Sazima I., Sazima C., Silva J.M., Jr. 2003. The cetacean offal connection: feces and vomits of spinner dolphins as a food source for reef fishes // Bull. Mar. Sci. V. 72. P. 151–160.
- Schemmel C. 1967. Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen // Z. Morphol. Tiere. Bd. 61. S. 255–316.

- Sola C., Tosi L.* 1993. Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels, *Anguilla anguilla*: a behavioral study // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 197–204.
- Stabell O.B.* 1987. Intraspecific pheromone discrimination and substrate marking by Atlantic salmon parr // J. Chem. Ecol. V. 13. № 7. P. 1625–1643.
- Teyke T.* 1990. Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* // Brain Behav. Evol. V. 35. P. 23–30.
- Tinti J.M., Glaser D., Wanner M., Nofre C.* 2000. Comparison of gustatory responses to amino acids in pigs and in humans // LWT – Food Sci. Technol. V. 33. № 8. P. 578–583.
- Weissert R., Campenhausen C., von.* 1981. Discrimination between stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143A. P. 378–381.
- Wilkens H.* 1972. Zur phylogenetischen Rückbildung des Auges Cavernicoler: Untersuchungen an *Anoptichthys jordani* (= *Astyanax mexicanus*) // Ann. Spéléol. V. 27. P. 411–432.
- Wilkens H.* 1988. Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces) support for the neutral mutation theory // Evolutionary biology. V. 23 / Eds. Hecht M.K., Wallace B. N.Y.: Plenum Publ. Co. P. 271–367.
- Yallaly K.L., Seibert J.R., Phelps Q.E.* 2015. Synergy between silver carp egestion and benthic fishes // Environ. Biol. Fish. V. 98. P. 511–516.
- Yamashita S., Yamada T., Hara T.J.* 2006. Gustatory responses to feeding- and nonfeeding-stimulant chemicals, with special emphasis on amino acids, in rainbow trout // J. Fish Biol. V. 68. P. 783–800.