

УДК 597.593.7.574.24

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS* (ANABANTIDAE), СВЯЗАННЫЕ С ДИНАМИКОЙ ПЛАВУЧЕСТИ

© 2019 г. К. Ф. Дзержинский¹, *, Д. Д. Зворыкин¹, С. В. Будаев²

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

²Университет Бергена, Берген, Норвегия

*E-mail: kirilljulia@gmail.com

Поступила в редакцию 08.11.2018 г.

После доработки 04.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.

Представлены результаты исследования раннего развития анабаса *Anabas testudineus* в связи с динамикой его плавучести. Описаны основные особенности онтогенеза на протяжении первых 140 ч развития. Нетипичная для пресноводных рыб положительная плавучесть икры и ранних личинок анабаса, благодаря которой они развиваются под самой поверхностью воды, обеспечивается крупной жировой каплей, содержащейся в желтке. Приведены данные по ориентации тела личинок в пространстве, их вертикальному распределению в толще воды, началу экзогенного питания и локомоции, а также по двигательной реакции личинок на испуг в разном возрасте. Наиболее значимые изменения поведения личинок анабаса связаны с изменением формы желточного мешка, который с ~80-го ч развития начинает выполнять функции провизорного гидростатического органа.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, пелагическая икра, личинки, динамика плавучести, поведение личинок, испуг, дисперсные системы, пресная вода.

DOI: 10.1134/S0042875219050023

Анабас, или рыба-ползун, *Anabas testudineus* – широко распространённый обитатель водоёмов Южной и Юго-Восточной Азии, относящийся к подотряду ползуновидных, или лабиринтовых, рыб (Anabantoidae)¹. Для него характерна пелагическая икра с положительной плавучестью (Зворыкин, 2012; Zalina et al., 2012), что редко встречается у представителей пресноводной ихтиофауны (Davis, 1959; Mellinger, 1994; Макеева, Павлов, 2000). Предполагается, что в бедных кислородом тропических водоёмах расположение икры у поверхности воды улучшает условия дыхания эмбриона. У ранних личинок сохраняющийся запас жира, по-видимому, выполняет временную гидростатическую функцию (Соин, 1968; Соин и др., 1973). Адаптации, в раннем онтогенезе обеспечивающие анабасу положительную плавучесть, очевидно, должны иметь отражение в особенностях его развития и специфике поведения ранних личинок. Однако в публикациях, посвящённых онтогенезу данной рыбы (Moitra et al., 1987; Amornsakun et al., 2005; Morioka et al., 2009; Zalina et al., 2012; Sarkar et al., 2015), вопросы, связанные с

плавучестью, не рассматриваются. Это относится и к другим известным представителям подотряда, в частности *Trichopodus trichopterus* (Hodges, Behre, 1953; Morioka et al., 2012), *T. pectoralis* (Amornsakun et al., 2004), *Trichogaster lalius* (Saha et al., 2017), *Osphronemus goramy* (Amornsakun et al., 2014) и *Helostoma temminckii* (de Sousa, Severi, 2000).

Измерение плавучести (особенно положительной) у мелких организмов представляет собой непростую задачу (Power et al., 1991). Её оценка у анабаса потребовала разработки специальной методики, в которой используется свойство взвешенных в воде веществ влиять на плавучесть погружённых объектов, подобно растворённым веществам (Дзержинский, 2012). В предыдущих работах (Дзержинский, Зворыкин, 2012; Дзержинский, 2016) нам удалось определить с помощью этой методики динамику плавучести анабаса в раннем онтогенезе, которая, как оказалось, имеет сложный характер.

Цель настоящей работы – описать морфофункциональные особенности гидростатически значимых структур икры и личинок анабаса и проанализировать поведение личинок в связи с изменениями гидростатических характеристик их тела.

¹ Некоторые специалисты выделяют отдельный отряд Anabantiformes (Ruggiero et al., 2015; Betancur-R et al., 2017).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проведены в лаборатории Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Вьетнам). Использованный биологический материал был приобретён в Институте рыбного хозяйства Ниньфунг (провинция Кханьхоа). Работа проведена на трёх сериях оплодотворённой икры, полученных 18 и 19.12.2011 г. и 11.01.2012 г. Первая серия икры была перевезена из института, 2-я и 3-я получены непосредственно в Тропцентре в результате искусственно индуцированного нереста (Зворыкин, 2012). Икру из нерестового аквариума извлекали сразу после окончания естественного нереста производителей. Возраст эмбрионов и личинок отсчитывали от момента окончания нереста.

Развитие икры и вылупившихся личинок² проходило в аэрируемом аквариуме, температура воды в котором зависела от таковой воздуха в помещении. В период содержания двух первых партий (19–23.12.2011 г.) она варьировала в пределах 21.6–25.6°C (в среднем 24.1°C), третьей партии (11–16.01.2012 г.) – 24.1–26.1 (24.9)°C. Для стимулирования развития простейших, которые могли бы служить личинкам стартовым кормом, на дно аквариума добавляли небольшое количество высушенной кожуры банана и хлопья корма для аквариумных рыб. По мере развития икры и личинок отбирали пробы: измерение плавучести проводили одновременно с наблюдениями за развитием и поведением личинок, причём на одном и том же живом материале.

Определение плотности икры и личинок в ходе развития проводили по принципу титриметрического анализа с использованием дисперсных систем различной плотности. Значение исходной плотности ещё не набухшей икры рассчитано математически (Дзержинский, 2016).

Наше внимание было в основном сосредоточено на изучении развития структур, имеющих непосредственное отношение к плавучести и влияющих на положение и ориентацию икры и личинок в пространстве. Для наблюдения за развитием анабаса использовали микроскоп ОРТСА в комплекте с цифровой камерой Nikon Coolpix 4500. При фотографировании личинок анестезировали спиртовым раствором бензокаина. Наблюдение проводили как сверху, так и сбоку. Для наблюдения сверху объекты располагались в часовом стекле. Для рассматривания объектов сбоку была использована вертикальная камера, представляющая собой прямоугольную стеклянную кювету с внутренним размером 5 × 18 × 52 мм. При этом микроскоп устанавливали таким обра-

зом, чтобы оптическая ось объектива была расположена горизонтально, а кювета с помещёнными в неё объектами закреплялась вертикально (Черняев, 1962).

Размерные характеристики икры, а также общую (TL) длину тела личинок определяли по цифровым микроснимкам (Дзержинский, 2016). Диаметр икринки, желтка и жировой капли рассчитывали как среднее между двумя диаметрами – наибольшим и перпендикулярным ему. Исходный диаметр неактивированной икры оценивали по анализу содержимого яичника анабаса, предположительно находящегося на завершающей стадии созревания, незадолго перед овуляцией. Поскольку анабасу свойствен многопорционный нерест (Зворыкин, 2012), измеряли диаметр ооцитов только старшей генерации. Объём плавательного пузыря вычисляли по формуле эллипсоида вращения (Lindsey et al., 2010): $V = 4/3\pi ab^2$, где a и b – соответственно больший и меньший радиусы плавательного пузыря.

Поведенческую активность личинок регистрировали в описанной выше вертикальной камере путём непосредственных наблюдений и фотографически. Следует подчеркнуть, что предметом нашего исследования были лишь те формы простейшей поведенческой активности личинок, которые имели непосредственное отношение к изменению их гидростатических особенностей. Регистрировали следующие характеристики: ориентацию тела личинки в пространстве (какой частью тела ориентирована вверх), вертикальное распределение личинок в толще воды в состоянии покоя и испуга, способность личинок к скоординированной локомоции и экзогенному питанию.

В результате предварительных наблюдений было установлено, что в спокойном состоянии личинки располагаются у самой поверхности воды либо (начиная с возраста 60 ч) в её толще, а при испуге резко устремляются ко дну. Для подтверждения данной реакции было поставлено пять экспериментов (табл. 1), в ходе которых вертикальное распределение личинок разного возраста в толще воды в покое и в состоянии испуга регистрировали фотографически. Для их проведения каждый раз в кювету помещали случайное число (от 10 до 21) интактных личинок из аквариума, где их выращивали и куда после экспериментов никогда не возвращали. Распределение личинок в покое фотографировали через случайные промежутки времени. Испуг вызывали двукратным постукиванием пинцетом по боковой стенке кюветы, снимок делали через 1–2 с после этого. Характер распределения личинок определяли, подсчитывая их число в верхней и нижней половинах камеры.

Для статистического анализа полученных данных использовали критерий Краскела–Уоллиса (H) и критерий рандомизации (Z) (Hollander, Wolfe,

² За период проведения эксперимента отмечен переход анабаса на смешанное питание, тем не менее для всего периода после вылупления в работе используется термин “личинка”.

Таблица 1. Характеристика биологического материала, использованного в поведенческих экспериментах

№ эксперимента	Дата	Число личинок, экз.	Возраст личинок (с момента окончания нереста), ч:мин
1	13.01.2011	21	62:40
2	14.01.2011	15	79:10
3	14.01.2011	15	90:30
4	15.01.2011	18	107:15
5	16.01.2011	10	139:10

Таблица 2. Размерные характеристики ооцитов, икры и личинок анабаса *Anabas testudineus*

Показатель, возраст	<i>M</i>	min	max	<i>SD</i>	<i>n</i> , шт.
Диаметр зрелых неовулировавших ооцитов, мм	0.72	0.67	0.77	0.019	23
Диаметр развивающейся икры, мм:					
– 15 мин	1.02	0.97	1.09	0.028	21
– 17 ч 5 мин	1.00	0.94	1.08	0.029	21
– 20 ч 25 мин	1.01	0.95	1.09	0.036	21
– 20 ч 34 мин	1.01	0.97	1.04	0.019	19
Диаметр жировой капли, мм:					
– 15 мин	0.55	0.53	0.58	0.013	21
– 17 ч 5 мин	0.55	0.52	0.58	0.016	21
– 20 ч 34 мин	0.54	0.51	0.58	0.020	19
Диаметр желтка, мм					
15 мин	0.64	0.61	0.67	0.019	21
Объём плавательного пузыря, см ³					
94–140 ч	1.2×10^{-6}	0.8×10^{-6}	1.8×10^{-6}	4.13×10^{-7}	9

Примечание. *M* – среднее значение, min и max – пределы варьирования показателя, *SD* – среднее квадратичное отклонение, *n* – число исследованных икринок или личинок; объём плавательного пузыря измерен у личинок TL 3.80 (*SD* = 0.076) мм.

1999). Обработку данных проводили с использованием программной среды R.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эмбриональное развитие. Икра анабаса сравнительно мелкая (табл. 2). В течение первых 15 мин после вымета она достигает окончательного размера ~1 мм. Развивающаяся икра обладает обширным перивителлиновым пространством. В желтке имеется крупная жировая капля, обеспечивающая положительную плавучесть (рис. 1а). Её диаметр незначительно меньше диаметра всего желтка. На протяжении первых 20 ч развития не отмечено достоверных изменений ни диаметра икры ($H: \chi^2 = 3.6, df = 2, p = 0.162$), ни диаметра жировой капли ($H: \chi^2 = 2.5, df = 2, p = 0.291$). Дальнейшие изменения размера жировой капли трудно оценить точно из-за того, что её границы отчётливо не видны, а форма изменчива. По мере развития на поверхности икры появляются об-

растания, а к концу эмбрионального периода оболочка сильно деформируется.

Начало дробления отмечено на 35-й мин развития при 24.6°C. Начиная с этой стадии развития и до начала сегментации зародыш в своей пространственной ориентации всегда обращён вниз (рис. 1а). Жировая капля, обеспечивающая положительную плавучесть, вызывает также подъём зародыша к верхней стенке яйца внутри перивителлинового пространства. Более тяжёлый желток остаётся внизу. С возраста ~16 ч, когда у зародыша уже имеется Купферов пузырьёк и сформирована хвостовая почка, его положение лишено чёткой ориентации, видимо, по причине сближения центров тяжести и плавучести зародыша в результате увеличения размера его тела (рис. 1б).

Вылупление личинок из икры, привезённой из Ниньфунг (серия 1), началось в возрасте 30 ч. В серии 2 массовое вылупление личинок отмечено в возрасте 31 ч 30 мин; через 1 ч практически не осталось личинок внутри яйцевых оболочек. Начало вылупления личинок в серии 3 отмечено в

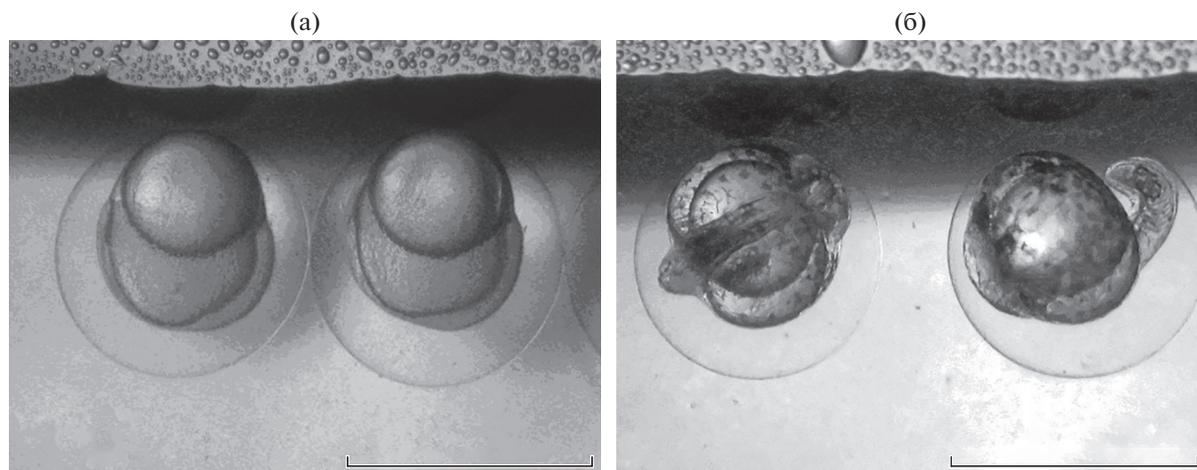


Рис. 1. Эмбриональное развитие анабаса *Anabas testudineus* под поверхностной плёнкой воды, вид сбоку: а – гастрюла, 8 ч 51 мин с момента нереста; б – подвижный эмбрион с отделившимся хвостовым отделом, 20 ч 51 мин. Масштаб здесь и на рис. 2: 1 мм.

возрасте 29 ч 30 мин. В возрасте 30 ч 23 мин зарегистрировано 29% вылупившихся, в возрасте 32 ч 38 мин – 60% вылупившихся, к 35 ч 30 мин вылупились все личинки.

При вылуплении личинки первый прорыв оболочки происходил под действием её интенсивных движений хвостом. Нередко хвост личинки первым освобождался от яичевой оболочки. Передняя часть тела личинки могла оставаться внутри оболочки ещё продолжительное время. Такие личинки располагались у поверхности воды в положении, близком к вертикальному, головой вниз, касаясь кончиком хвоста поверхностной плёнки воды. Остатки яичевой оболочки представляли собой покрытую различными обрастаниями бесформенную полупрозрачную массу, которая, судя по положению таких личинок, обладала значительно более высокой плотностью, чем эмбрион. Личинки, освободившиеся от оболочки, первоначально располагались в горизонтальном положении под самой поверхностью воды, желточным мешком вверх (рис. 2а).

Постэмбриональное развитие и поведение. Первое время, по крайней мере до возраста 40 ч, личинки ведут малоподвижный образ жизни, располагаясь непосредственно под поверхностной плёнкой воды в горизонтальном положении желточным мешком кверху (рис. 2а). В дальнейшем их двигательная активность увеличивается, что выражается, прежде всего, в периодических энергичных погружениях на различную глубину, сменяющихся пассивным всплытием к поверхности. Такое поведение напоминает “свечки”, которые совершают на данной стадии развития личинки многих пресноводных рыб (Соин, 1968; Макеева и др., 2011), с той принципиальной разницей, что

у последних активным является всплытие, а пассивным – оседание.

К возрасту 62–63 ч (рис. 2б) личинки в покое продолжали ориентироваться в пространстве вверх желточным мешком. Но при этом они осваивали средние и нижние горизонты экспериментальной кюветы, а время их нахождения у самой поверхности воды заметно сократилось. При испуге их вертикальное распределение относительно слабо отличалось от состояния покоя. В верхней половине аквариума в состоянии покоя находилось 58.3 (29.4–71.4)%³ личинок, при испуге – 40.0 (12.5–47.1)% ($Z = -1.9, p = 0.059$), но при анестезии из-за положительной плавучести все личинки в этом возрасте оказывались у поверхности. Подобная ориентация личинок в пространстве (кверху брюхом) наблюдалась до возраста 67 ч.

Среди связанных с поведением морфологических изменений, происходящих в строении личинок с момента вылупления, обращает на себя внимание серьёзная модификация формы желточного мешка. Вплоть до возраста 43 ч желточный мешок сохранял правильную, слегка вытянутую округлую форму, жировая капля также имела форму, близкую к сферической (рис. 2а). В дальнейшем желточный мешок постепенно сокращался в длину и увеличивался в высоту. При этом по обе стороны тела в дорсальной части образовались выпуклые выпячивания, заполненные жиром. Сначала они небольшие (рис. 2б), но к возрасту 80 ч достигли верхнего края тела в туловищном отделе (рис. 2в). Результатом такого разрастания желточного мешка являлось существенное перераспределение жира в теле личинки. Во-первых, он разделя-

³ Здесь и далее: за скобками – медиана, в скобках – пределы варьирования показателя.

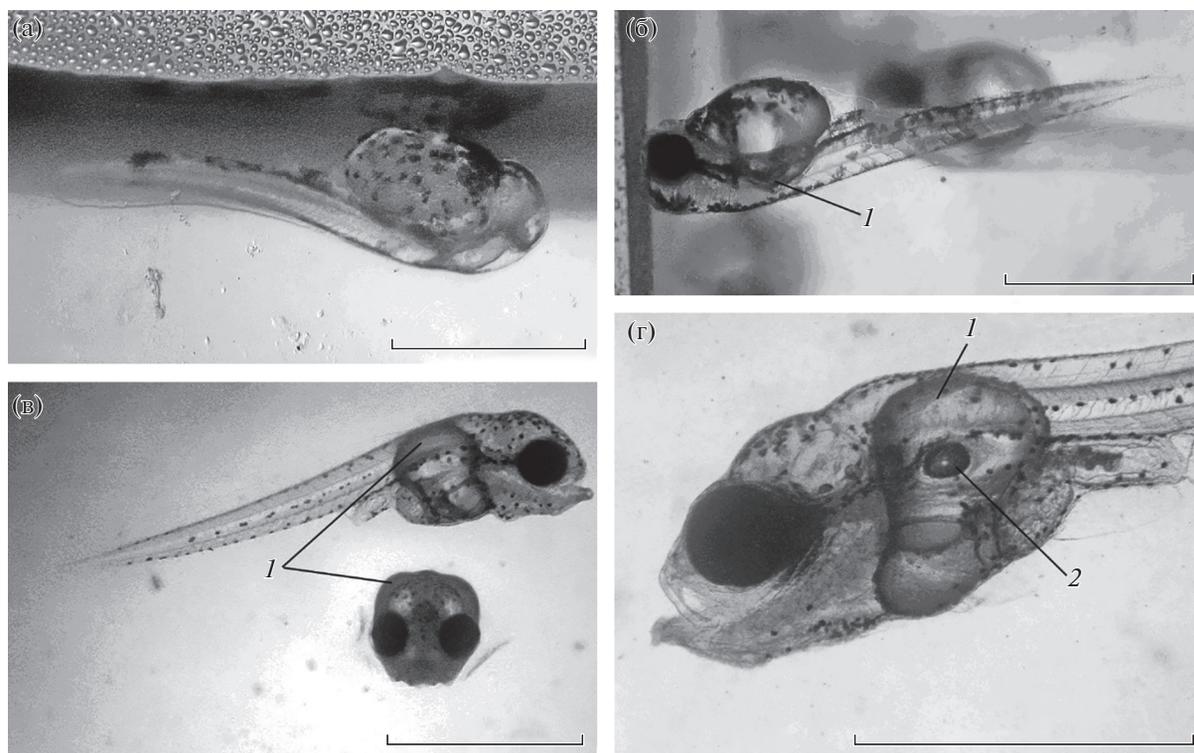


Рис. 2. Личинки анабаса *Anabas testudineus* возраста: а – 31 ч 48 мин с момента нереста, б – 62 ч 44 мин, в – 79 ч 51 мин, г – 107 ч 55 мин; 1 – дорсальный вырост желточного мешка, 2 – плавательный пузырь, заполненный газом.

ется на две симметричные порции, охватывающие тело с двух сторон. Во-вторых, разрастание желточного мешка в дорсальном направлении обеспечивает максимально высокое расположение жировой капли. В результате описанных изменений к возрасту 80 ч характер плавания личинок коренным образом менялся. Они начинали плавать спиной вверх, в состоянии покоя были равномерно распределены по всем горизонтам 2-сантиметрового столба воды. При испуге практически все личинки прижимались ко дну. В верхней половине камеры в покое распределялось 48.3 (30.8–57.1)% личинок, при испуге – 0 (0–7.1)% ($Z = -3.2, p = 0.002$). Плавучесть анестезированных личинок этого возраста близка к нейтральной. На данной стадии развития плавательный пузырь у всех обследованных личинок не был заполнен газом. При этом у многих из них впервые отмечено содержимое в кишечнике.

Первые личинки с заполненным плавательным пузырем отмечены в возрасте 87 ч 30 мин. К возрасту 90 ч 30 мин 20% личинок (3 из 15) заполнили плавательный пузырь газом. Так же как и ранее, в состоянии покоя они достаточно равномерно распределялись по всем горизонтам воды, а при беспокоействе уходили на дно. В верхней половине аквариума в покое находилось 38.5 (20.0–53.9)% личинок, при испуге – 0 (0–7.6)% ($Z = -3.9, p < 0.001$). Однако все анестезирован-

ные личинки лежали на дне, т.е. имели отрицательную плавучесть.

К возрасту 107 ч плавательный пузырь был наполнен у 47% (8 из 17) личинок. Часть желточного мешка, заполненная жиром, относительно уменьшилась в размере. В высоту она уже не достигала вершины дорсальной поверхности личинки, но при этом характерная расширенная кверху форма жировой капли сохранилась. У личинок с наполненным плавательным пузырем можно было наблюдать практически полное совпадение латеральных проекций центра жировой капли и центра плавательного пузыря (рис. 2г). У всех личинок (независимо от наличия или отсутствия газа в плавательном пузыре) в кишечнике имелось содержимое. В распределении личинок в состоянии покоя и испуга ничего заметно не изменилось по сравнению с предыдущими наблюдениями: в верхней половине камеры находилось соответственно 42.8 (22.2–56.3)% и 5.8 (0–12.5)% личинок ($Z = -3.2, p < 0.001$). Что же касается плавучести личинок, то более половины анестезированных личинок (9 из 17) имели нейтральную или очень близкую к ней плавучесть, остальные – отрицательную.

В возрасте 139–140 ч поведение в состоянии покоя и испуга не претерпело каких-либо заметных изменений. В верхней половине камеры находилось 45.0 (30.0–70.0)% личинок в покое и

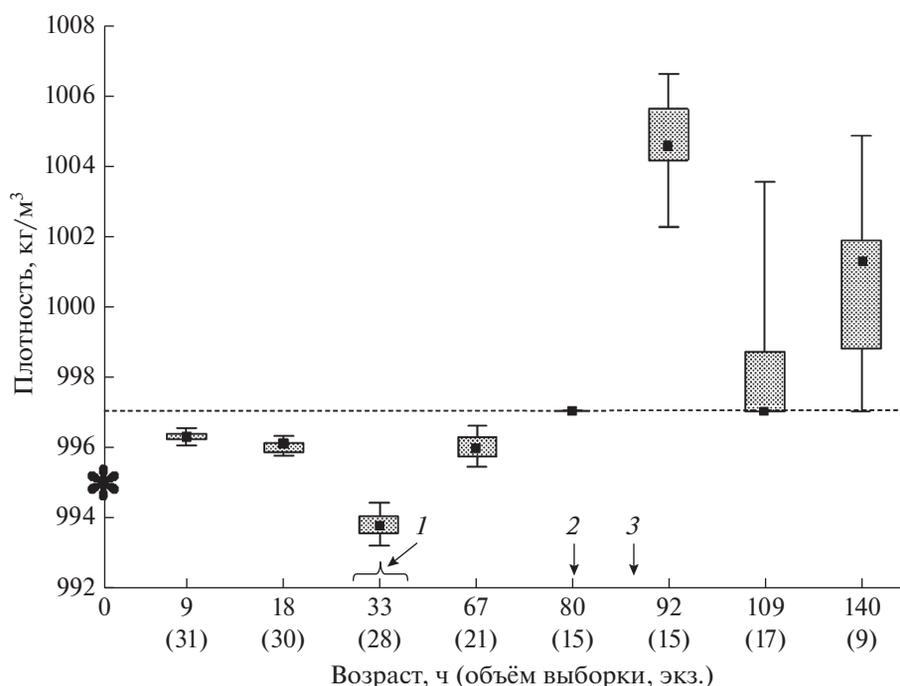


Рис. 3. Динамика плотности икры и личинок анабаса *Anabastes tudineus*: (*) – расчётное среднее значение плотности неактивированной икры на момент вымета, (■) – медиана, (□) – 25–75% квантили, (I) – пределы варьирования показателя, (---) – нейтральная плавучесть, 1 – период вылупления, 2 – переход на экзогенное питание, 3 – заполнение плавательного пузыря воздухом (по: Держинский, 2016, с дополнениями).

0 (0–0)% при испуге ($Z = -3.3$, $p = 0.002$). Плавательный пузырь был наполнен у 89% личинок (8 из 9). После анестезии плавучесть восьми из девяти личинок оказалась отрицательной. Только у одной личинки плавучесть была близка к нейтральной. Каких-либо нарушений в развитии единственной личинки с незаполненным плавающим пузырем не обнаружено.

Динамика плотности икры и личинок анабаса отображена на рис. 3. Положительная плавучесть свойственна раннему развитию анабаса до возраста 80 ч: икра и личинки до начала экзогенного питания располагаются у поверхности воды в непосредственном контакте с поверхностной плёнкой. Временное погружение икры и личинок можно вызвать слабым перемешиванием воды, однако вскоре они возвращаются к поверхности. Скорость всплытия икринки на стадии начала сегментации (возраст 12 ч 40 мин), измеренная визуально на отрезке 25 мм, составила 0.95 мм/с ($n = 23$, $SD = 0.198$). Плавучесть икры и личинок меняется на протяжении развития. Только что выметанная неактивированная икра отличается высокой плавучестью. Во время активации яйца происходит гидратация, которая осуществляется в основном за счёт поступающей воды извне, что приводит к снижению плавучести. Последующее повышение этого показателя происходит при вылуплении. Плотность личинки, только что освободившейся от

яйцевой оболочки, даже ниже расчётного значения плотности неактивированной икры. В дальнейшем плотность личинок постепенно растёт вплоть до начала заполнения плавательного пузыря, после чего она снова несколько снижается.

ОБСУЖДЕНИЕ

У большинства пресноводных рыб-пелагофилов, изначальная плавучесть икры которых отрицательна, как оводнение, так и жировые включения приводят к снижению её плотности (Зотин, 1961; Соин, 1968) и приближают плавучесть к нейтральным значениям. Тем не менее в целом такая икра сохраняет отрицательную плавучесть и в толще воды остаётся лишь благодаря турбулентности течения (Battle, Sprules, 1960; Hopson, 1969; Макеева, Павлов, 2000). У анабаса плавучесть ооцитов исходно положительная, а гидратация приводит к её снижению с тем же конечным результатом – сдвигом к нейтральным значениям. Таким образом, оводнение и жировые включения в определении плавучести икры анабаса выступают как антагонисты. Но даже при значительном оводнении икринки сохраняют положительную плавучесть, обеспечивающую её развитие у поверхности или в толще воды насыщенной кислородом (Соин, 1968).

Таблица 3. Относительный объём жировой капли в икре некоторых пресноводных рыб-пелагофилов

Вид (семейство)	Объём жировой капли, % объёма			Источник информации
	яйца	желтка	перивителлинового пространства	
<i>Lates niloticus</i> (Latidae)	13.9	27.7	28.0	Hopson, 1969
<i>Aplodinotus grunntiens</i> (Sciaenidae)	10.9	30.8	16.9	Davies, 1959 (цит. по: Hopson, 1969)
<i>Macquaria ambigua</i> (Percichthyidae)	0.9	38.5	0.9	Lake, 1967 (цит. по: Hopson, 1969)
<i>Trichogaster lalius</i> (Osphronemidae)	27.2	47.6	63.6	Анализ изображений из: Saha et al., 2017
<i>Trichogaster fasciata</i> (Osphronemidae)	32.7	56.8	77.2	Анализ изображений из: Islam et al., 2017
<i>Anabas testudineus</i> (Anabantidae)	15.7	63.5	20.8	Наши данные

Положительная плавучесть истинно пелагической икры пресноводных рыб обеспечивается, прежде всего, большим размером жировой капли, плотность которой ниже плотности пресной воды. При отсутствии возможности точного измерения плотности пелагической икры в качестве условного показателя её плавучести иногда использовали объём жировой капли, отнесённый к объёму более тяжёлого желтка (Hopson, 1969). Несмотря на очевидное несовершенство данного подхода, сопоставление относительных значений объёма жировой капли в икре разных видов рыб с истинно пелагической икрой даёт интересные результаты (табл. 3). В частности, такое сопоставление позволяет увидеть, что икра анабаса обладает самой крупной жировой каплей относительно объёма желтка из всех известных нам пресноводных пелагофилов. На основании этого факта можно предположить, что икра анабаса обладает наивысшей плавучестью. В то же время по сравнению с икрой близких *Trichogaster lalius* и *T. fasciata* относительно большое перивителлиновое пространство в его икре может частично нивелировать тот положительный эффект, что создаётся сверхбольшой жировой каплей. Существенно прояснить картину могло бы точное измерение плавучести предложенным нами ранее способом (Дзержинский, 2016).

Повышение плавучести при вылуплении, на наш взгляд, связано с потерей балласта, каковым является хорион. Повышенная плотность хориона по отношению к остальной части икринки известна у пелагофилов (Craik, Harvey, 1987; Kjesbu et al., 1992; Nissling et al., 1994).

Выполнение жировой каплей гидростатической функции связано с её размером, формой и расположением. Постепенное образование дорсальных выростов желточного мешка приводит к максимальному сближению центра плавучести и

центра тяжести тела, что позволяет личинке, до того способной плавать исключительно вверх брюхом, перейти к нормально ориентированному плаванию вверх спиной. Положение центров плавательного пузыря и жировой капли (рис. 2г) очень важно для выполнения обеими структурами общей гидростатической функции и, очевидно, привязано к центру тяжести тела личинки. Иное расположение данных структур могло бы сильно усложнить контроль над положением тела в пространстве, особенно в условиях постепенного замещения одной структуры другой.

Таким образом, гидростатическая функция жировой капли у личинок анабаса не ограничивается обеспечением положительной плавучести. Особенности её формы и относительное расположение указывают на то, что она играет важную роль в обеспечении свободного ориентированного плавания. Особые свойства жировой капли и плавательного пузыря могут дополнять друг друга и оптимизировать гидростатические возможности личинок. Принципиальное отличие жировой капли от плавательного пузыря состоит в её несжимаемости и, как следствие, независимости её гидростатических свойств от глубины. Тогда как заполненный газом плавательный пузырь приносит вертикальную нестабильность в положение тела рыбы, которая особенно выражена при быстром изменении глубины (Steen, 1970). Жировая капля лишена этого недостатка, и это можно считать её важным преимуществом. С другой стороны, сжимаемость плавательного пузыря в отличие от жировой капли позволяет личинке управлять своей плавучестью.

Расположение жировой капли существенно варьирует у разных видов рыб (Hopson, 1969). Её нахождение в стороне от развивающегося плавательного пузыря можно наблюдать, например, у личинок рыб, где она относительно мала (Sum-

merfelt, 1996; Hamm, Hinton, 2000; Villalobos et al., 2000; Chalde et al., 2014), а её гидростатическая роль, по-видимому, незначительна. У некоторых других видов, в частности у нильского окуня *Lates niloticus*, жировая капля крупная, за счёт чего она обеспечивает положительную плавучесть личинок, однако она в своём расположении настолько далеко вынесена вперёд, что начальное развитие личинки проходит в вертикальном положении головным отделом вверх (Hopson, 1969). Автор предполагает, что по мере роста личинки и увеличения её головного отдела центры тяжести и плавучести должны сблизиться. Однако к моменту, когда это может быть действительно важно (начало свободного плавания и экзогенного питания), жировая капля практически исчезает.

Судя по имеющимся данным о раннем развитии анабаса (Mogioka et al., 2009; Zalina et al., 2012), сосуществование жировой капли и плавательного пузыря у его личинок продолжается относительно долго, как минимум до возраста 7 сут. после оплодотворения. Начальное наполнение плавательного пузыря у личинок рыб происходит в течение определённого ограниченного периода, который, как правило, приурочен к переходу личинки на экзогенное питание (Chatain, 1986; Trotter et al., 2005) или предшествует ему (Palińska-Żarska et al., 2014), обеспечивая дальнейшее ориентированное плавание, необходимое для успешного поиска кормовых объектов. У анабаса свободное ориентированное плавание и связанное с ним начало экзогенного питания наблюдалось у личинок ещё до начала заполнения плавательного пузыря воздухом, что указывает на важную самостоятельную роль жировой капли в их гидростатике.

С возраста 87 ч 30 мин у анабаса отмечено заполнение плавательного пузыря, и гидростатику личинок определяют как минимум три фактора: желточный мешок, плавательный пузырь, желудочно-кишечный тракт и его содержимое. Этим, видимо, может объясняться увеличенный разброс полученных значений плотности личинок (подробнее см.: Держинский, 2016). На сегодняшний день остаётся неясным, каким образом происходит согласование и координация функционирования разных гидростатических систем у личинок рыбы-ползуна.

По разным оценкам, объём плавательного пузыря, необходимый пресноводной рыбе для обеспечения нейтральной плавучести, составляет обычно 7–8% объёма тела (Schmidt-Nielsen, 1979; Evans, 1998). Однако у некоторых сомообразных (Siluriformes) и ползуновидных рыб, обладающих дополнительными органами дыхания, может наблюдаться заметная редукция размеров плавательного пузыря (Gee, 1976; Hasan, 1966). Было высказано предположение (Qasim, Hasan, 1961) о том, что данные органы, как и набранный в рото-

вую полость воздух (Gee, Gee, 1995), оказывают значимое влияние на гидростатику тела рыбы. В итоге гидростатическая нагрузка на плавательный пузырь снижается, вследствие чего его объём может быть редуцирован (Alexander, 1964).

В связи с этим примечательно, что при сходном возрасте и размере тела ($TL = 3.8$ мм) объём плавательного пузыря личинок анабаса меньше, чем у личинок данио *Danio rerio* (Lindsey et al., 2010) почти в 13 раз (1.2×10^{-6} против 1.5×10^{-5} см³). В отличие от рыбы-ползуна личинки данио лишены дополнительных гидростатических приспособлений. Визуальное сравнение имеющихся изображений личинки анабаса с изображениями личинок других пресноводных рыб, представленными в литературе, также указывает на относительно малый объём плавательного пузыря у анабаса. Несмотря на то что редукция плавательного пузыря у личинок анабаса имеет логичные морфологические и физические основания, для подтверждения этого необходима дополнительная экспериментальная работа, учитывающая помимо линейных размеров объём и удельную плотность тела личинок.

Своеобразие гидростатических особенностей анабаса не исчерпывается ранним онтогенезом. В дальнейшем развитии по мере редукции жировой капли образуется дополнительный орган дыхания – лабиринт (Mogioka et al., 2009). Участвуя в гидростатике тела в целом, лабиринт в отличие от личиночной жировой капли в своём расположении по отношению к плавательному пузырю сильно вынесен вперёд, образуя тем самым дополнительный обособленный центр плавучести. Это должно вносить дополнительные осложнения в процесс горизонтальной стабилизации положения тела рыбы.

Описанные в нашей статье особенности плавательного пузыря и жировой капли анабаса, а также их сочетание в виде комплексного признака в различных вариантах присущи и другим представителям подотряда ползуновидных рыб (Bhattachar et al., 1944; Соин, 1968; Соин и др., 1973). Следует при этом заметить, что строение и особенности развития икры, плавучесть, время начала экзогенного питания и локомоции наряду с целым рядом других признаков составляют комплекс репродуктивной стратегии. В свою очередь репродуктивная стратегия играет серьёзную роль в эволюции группы и имеет большое значение для исследования филогенеза (Britz, 1997; Rüber et al., 2006; Зворыкин, 2016).

Результаты регистрации поведения личинок также представляют несомненный интерес и нуждаются в дальнейшем целенаправленном исследовании. Резкий скачок как реакция избегания хищника является одним из самых онтогенетически ранних видов поведения, известных у

многих рыб (Noakes, Godin, 1988). Такого рода стремительное рефлекторное движение, как правило, направлено в сторону от источника испуга и проходит через фазу С-образного изгиба тела (Hale et al., 2002; Witt et al., 2015). Данный тип поведения характерен для рыб не только на личиночной стадии развития, но именно в этот период он представляет особый интерес с точки зрения онтогенеза поведения, в частности, развития и модификации самого скачка (Kimmel et al., 1974; Li et al., 2014; Roberts et al., 2016). Примечательно, что способность к рефлекторным скачкам в ответ на испуг формируется у личинок анабаса сравнительно рано. Известно, например, что у данио такая реакция начинает проявляться на 4–5-е сут. после оплодотворения (Kimmel et al., 1974; Roberts et al., 2011), в то время как у рыбы-ползуна мы начинали её регистрировать не позднее середины 3-х сут. Разумеется, начало проявления данной реакции зависит как от типа стимула, так и от развития у рыбы соответствующих этому стимулу систем.

Классическими видами рыб, у которых традиционно исследуется данная реакция, являются данио, золотая рыбка *Carassius auratus* и несколько других. Нам не известны публикации, предшествующие нашей, в которых такой тип раннего поведения был бы описан у ползуновидных рыб. Очевидно, что в случае с личинками анабаса, находящимися в покое под поверхностной плёнкой воды, направление скачка геометрически ограничено и возможно только в глубь воды под тем или иным углом. Кроме того, личинка, обладающая положительной плавучестью, после скачка вглубь пассивно возвращается к поверхности. Можно предположить, что для личинок данного вида, часто размножающегося во временных водоёмах с мутной водой и сравнительно небольшим количеством водных хищников, скачки в глубь воды являются способом избежать угрозу с воздуха. Несомненный интерес могут представлять исследования, в ходе которых данное предположение будет проверено.

Таким образом, ранний онтогенез анабаса представляет большой интерес с точки зрения понимания взаимосвязи между различными провизорными и дефинитивными органами и системами, развития и трансформации этих взаимосвязей и взаимодействий с возрастом животного, а также их влиянием на поведение рыбы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Приморского отделения Тропцентра Динь Тхи Хай Йен и Во Тхи Ха за помощь в организации работы и её реализации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках темы Эколан Э-3.2., раздел “Размножение, репродуктивное и пищевое поведение лабиринтовых рыб (Anabantoidei)” Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дзержинский К.Ф.* 2012. Взвешенные в воде вещества и плавучесть гидробионтов на примере икры рыб // ДАН. Т. 443. № 3. С. 387–389.
- Дзержинский К.Ф.* 2016. Оценка динамики плавучести анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae) в раннем онтогенезе // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 86–94.
- Дзержинский К.Ф., Зворыкин Д.Д.* 2012. Желточный мешок как провизорный гидростатический орган рыбы-ползуна (*Anabas testudineus*) // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Экология, эволюция и систематика животных”. Рязань: Голос губернии. С. 245–246.
- Зворыкин Д.Д.* 2012. Размножение и репродуктивное поведение рыбы-ползуна *Anabas testudineus* (Perciformes, Anabantidae) в аквариуме // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 469–479.
- Зворыкин Д.Д.* 2016. Филогенез репродуктивных стратегий у ползуновидных рыб (Anabantoidei) и в сестринских группах // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 6. С. 464–481.
- Зотин А.И.* 1961. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М.: Изд-во АН СССР, 318 с.
- Макеева А.П., Павлов Д.С.* 2000. Морфологическая характеристика и основные признаки для определения пелагической икры рыб пресных вод России // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 6. С. 780–791.
- Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А.* 2011. Атлас молodi пресноводных рыб России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 383 с.
- Соин С.Г.* 1968. Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 89 с.
- Соин С.Г., Авни А.А., Дорбачев В.П.* 1973. Приспособительные особенности развития лабиринтовых рыб (Anabantidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 6 (83). С. 1056–1064.
- Черняев Ж.А.* 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Там же. Т. 2. № 3. С. 457–462.
- Alexander R. McN.* 1964. The structure of the Weberian apparatus in the Siluri // Proc. Zool. Soc. London. V. 142. P. 419–440.
- Amornsakun T., Sriwatana W., Promkaew P.* 2004. Some aspects in early life stage of Siamese gourami, *Trichogaster pectoralis* (Regan) larvae // Songklanakarin J. Sci. Technol. V. 26. № 3. P. 347–356.
- Amornsakun T., Sriwatana W., Promkaew P.* 2005. Some aspects in early life stage of climbing perch, *Anabas testudineus* larvae // Ibid. V. 27. № 1. P. 403–418.
- Amornsakun T., Kullai S., Hassan A.* 2014. Some aspects in early life stage of giant gourami, *Osphronemus gouramy* (Lacepede) larvae // Ibid. V. 36. № 5. P. 493–498.
- Battle H.I., Sprules W.M.* 1960. A description of the semi-buoyant eggs and early developmental stages of the goldeye,

- Hiodon alosoides* (Rafinesque) // J. Fish. Res. Board Can. V. 17. № 2. P. 245–266.
- Betancur-R R., Wiley E., Bailly N. et al.* 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. V. 17. e162. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>
- Bhimachar B.S., David A., Muniappa B.* 1944. Observations on the acclimatization, nesting habits and early development of *Osphronemus goramy* (Lacépède) // Proc. Indian Acad. Sci. V. 20. № 3. P. 88–101.
- Britz R.* 1997. Egg surface structure and larval cement glands in nandid and badid fishes (Teleostei, Percomorpha), with remarks on phylogeny and zoogeography // Amer. Mus. Novit. № 3195. P. 1–17.
- Chalde T., Elisio M., Miranda L.A.* 2014. Quality of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) eggs and larvae in captivity throughout spawning season // Neotrop. Ichthyol. V. 12. № 3. P. 629–634.
- Chatain B.* 1986. La vessie natatoire chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus* // Aquaculture. V. 53. № 3–4. P. 303–311.
- Craik J.C.A., Harvey S.M.* 1987. The causes of buoyancy in eggs of marine teleosts // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. V. 67. № 1. P. 169–182.
- Davis C.C.* 1959. A planktonic fish egg from fresh water // Limnol. Oceanogr. V. 4. P. 352–355.
- De Sousa W.T.Z., Severi W.* 2000. Desenvolvimento larval inicial de *Helostoma temminckii* Cuvier & Valenciennes (Helostomatidae, Perciformes) // Revta Bras. Zool. V. 17. № 3. P. 637–644.
- Evans D.H.* (ed.). 1998. The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press, 533 p.
- Gee J.H.* 1976. Buoyancy and aerial respiration: factors influencing the evolution of reduced swim-bladder volume of some Central American catfishes (Trichomycteridae, Callichthyidae, Loricariidae, Astroblepidae) // Can. J. Zool. V. 54. P. 1030–1037.
- Gee J.H., Gee P.A.* 1995. Aquatic surface respiration, buoyancy control and the evolution of air-breathing in gobies (Gobiidae: Pisces) // J. Exp. Biol. V. 198. P. 79–89.
- Hale M.E., Long J.H., McHenry M.J., Westneat M.W.* 2002. Evolution of behavior and neural control of the fast-start escape response // Evolution. V. 56. № 5. P. 993–1007.
- Hamm J.T., Hinton D.E.* 2000. The role of development and duration of exposure to the embryotoxicity of diazinon // Aquat. Toxicol. V. 48. № 4. P. 403–418.
- Hasan R.N.* 1966. Hydrostatic significance of accessory respiratory organs in some air-breathing fishes // Copeia. № 1. P. 136–139.
- Hodges W., Behre E.* 1953. Breeding behavior, early embryology, and melanophore development in the anabantid fish, *Trichogaster trichopterus* // Ibid. № 2. P. 100–107.
- Hollander M., Wolfe D.A.* 1999. Nonparametric statistical methods. N.Y.: John Wiley and Sons, 816 p.
- Hopson A.J.* 1969. A description of the pelagic embryos and larval stages of *Lates niloticus* (L.) (Pisces: Centropomidae) from Lake Chad, with a review of early development in lower percid fishes // Zool. J. Linn. Soc. V. 48. № 1. P. 117–134.
- Islam S., Ray L.R., Boidya P. et al.* 2017. Embryonic development of banded gourami, *Colisa fasciata* in captive condition // J. Entomol. Zool. Stud. V. 5. № 6. P. 420–425.
- Kimmel C.B., Patterson J., Kimmel R.O.* 1974. The development and behavioral characteristics of the startle response in the zebra fish // Devel. Psychobiol. V. 7. № 1. P. 47–60.
- Kjesbu O.S., Kryvi H., Sundby S., Solemdal P.* 1992. Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to chorion thickness and egg size: theory and observations // J. Fish Biol. V. 41. № 4. P. 581–599.
- Li G., Muller U.K., van Leeuwen J.L., Liu H.* 2014. Escape trajectories are deflected when fish larvae intercept their own C-start wake // J. Roy. Soc. Interface. V. 11. № 101. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0848>
- Lindsey B.W., Smith F.M., Croll R.P.* 2010. From inflation to flotation: contribution of the swimbladder to whole-body density and swimming depth during development of the zebrafish (*Danio rerio*) // Zebrafish. V. 7. № 1. P. 85–96.
- Mellinger J.* 1994. La flottabilité des œufs de téléostéens // Ann. Biol. V. 33. № 3. P. 117–138.
- Moitra A., Ghosh T.K., Pandey A., Munshi J.S.D.* 1987. Scanning electron microscopy of the post-embryonic stages of the climbing perch, *Anabas testudineus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 1. P. 53–58.
- Morioka S., Ito S., Kitamura S., Vongvichith B.* 2009. Growth and morphological development of laboratory-reared larval and juvenile climbing perch *Anabas testudineus* // Ichthyol. Res. V. 56. № 2. P. 162–171.
- Morioka S., Chanthasone P., Phommachan P., Vongvichith B.* 2012. Growth and morphological development of laboratory-reared larval and juvenile three-spot gourami *Trichogaster trichopterus* // Ibid. V. 59. № 1. P. 53–62.
- Nissling A., Kryvi H., Vallin L.* 1994. Variation in egg buoyancy of Baltic cod (*Gadus morhua*) and its implications for egg survival in prevailing conditions in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 110. P. 67–74.
- Noakes D.L.G., Godin J.-G.J.* 1988. Ontogeny of behavior and concurrent developmental changes in sensory systems in teleost fishes // Fish Physiol. V. 11. Pt. B. P. 345–395.
- Palińska-Żarska K., Żarski D., Krejszef S. et al.* 2014. Dynamics of yolk sac and oil droplet utilization and behavioural aspects of swim bladder inflation in burbot, *Lota lota* L., larvae during the first days of life, under laboratory conditions // Aquacult. Int. V. 22. № 1. P. 13–27.
- Power J.H., Morriwson W.L., Zeringue J.* 1991. Determining the mass, volume, density, and weight in water of small zooplankters // Mar. Biol. V. 110. P. 267–271.
- Qasim S.Z., Hasan R.A.* 1961. Hydrostatic function of the accessory respiratory organs in air-breathing fishes // Nature. V. 191. P. 396–397.
- Roberts A.C., Reichl J., Song M.Y. et al.* 2011. Habituation of the C-start response in larval zebrafish exhibits several distinct phases and sensitivity to NMDA receptor blockade // PLoS ONE. V. 6. № 12. P. e29132. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029132>
- Roberts A.C., Pearce K.C., Choe R.C. et al.* 2016. Long-term habituation of the C-start escape response in zebrafish larvae // Neurobiol. Learn. Mem. V. 134. № 3. P. 360–368.
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M. et al.* 2015. A higher level classification of all living organisms // PLoS ONE. V. 10. № 4. P. e0119248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Rüber L., Britz R., Zardoya R.* 2006. Molecular phylogenetics and evolutionary diversification of labyrinth fishes (Perciformes: Anabantoidei) // Syst. Biol. V. 55. № 3. P. 374–397.

- Saha S., Behera S., Bhakta D., Mandal A. 2017. Breeding and embryonic development of an indigenous ornamental fish *Trichogaster lalius* (Hamilton, 1822) in captive condition // J. Entomol. Zool. Stud. V. 5. № 3. P. 111–115.
- Sarkar S., Rai B.K., Bhutia D. et al. 2015. Study on the breeding performance and developmental stages of climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) in the laboratory (Siliguri, India) // Int. J. Fish. Aquat. Stud. V. 2. № 6. P. 198–201.
- Schmidt-Nielsen K. 1979. Animal physiology adaptation and environment. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 560 p.
- Steen J.B. 1970. The swim bladder as a hydrostatic organ // Fish Physiology. V. 4 / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 413–443.
- Summerfelt R.C. 1996. Intensive culture of walleye fry // Walleye culture manual / Ed. Summerfelt R.C. NCRAC Culture Ser. 101. Ames: Iowa State Univ. P. 161–185.
- Trotter A.J., Pankhurst P.M., Battaglione S.C. 2005. A finite interval of initial swimbladder inflation in *Latris lineata* revealed by sequential removal of water-surface films // J. Fish Biol. V. 67. № 3. P. 730–741.
- Villalobos S.A., Hamm J.T., Teh S.J., Hinton D.E. 2000. Thiobencarb-induced embryotoxicity in medaka (*Oryzias latipes*): stage-specific toxicity and the protective role of chorion // Aquat. Toxicol. V. 48. P. 309–326.
- Witt W.C., Wen L., Lauder G.V. 2015. Hydrodynamics of C-start escape responses of fish as studied with simple physical models // Integr. Comp. Biol. V. 55. № 4. P. 728–739.
- Zalina I., Saad C.R., Christianus A., Harmin S.A. 2012. Induced breeding and embryonic development of climbing perch (*Anabas testudineus*, Bloch) // J. Fish. Aquat. Sci. V. 7. № 5. P. 291–306.