

МНЕНИЕ

УДК 591.56+597.556

**Забота о потомстве у рыбы-ползуна (*Anabas testudineus*):
ошибка или утерянные данные?**Д.Д. Зворыкин 

Лаборатория поведения низших позвоночных, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, РАН,
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33
e-mail: d.zvorykin@gmail.com

Ползуновидные рыбы представляют собой уникальную группу, большинство представителей которой проявляют многообразную по формам заботу о потомстве. Реконструкция эволюции репродуктивных стратегий ползуновидных проблематична, что, в частности, связано с отсутствием достоверных подтверждений родительской заботы у ряда ее представителей, наиболее известным из которых является анабас. Более того, существуют прямые противоречия между литературными источниками по данному вопросу. В кратком обзоре представлен анализ вероятных причин разногласий, от прояснения которых зависит дальнейшее развитие представлений о филогенезе жизненных стратегий в группе ползуновидных и о возможных направлениях эволюционных преобразований размножения рыб в целом.

Ключевые слова: рыба-ползун, *Anabas*, забота о потомстве, репродуктивная стратегия, филогенез жизненных стратегий, адекватная методика

Подотряд ползуновидных рыб (Anabantoidei) характеризуется высоким разнообразием репродуктивных стратегий, а большинству его представителей присуща развитая забота о потомстве, проявляемая в различных формах, включая строительство гнезда и оральную инкубацию икры. В то же время существует небольшая группа ползуновидных, у которых родительская забота не отмечена. Один из самых известных таких видов – анабас, или рыба-ползун (*Anabas testudineus*). Это массовый обитатель пресных вод Южной и Юго-Восточной Азии с мелкой и многочисленной икрой, типичной преимущественно для пелагофилов, не заботящихся о потомстве.

Несмотря на широкое распространение рыбы-ползуна, естественный нерест этих рыб почти не изучен. При этом ни в одном из задокументированных описаний нереста анабаса не зарегистрировано никаких элементов родительского поведения [1–3]. В то же время в целом ряде фундаментальных трудов содержатся не подтвержденные конкретными данными утверждения о наличии у рыбы-ползуна примитивной заботы об икре [4, 5].

Данные филогенетического анализа не позволяют однозначно интерпретировать эволюцию родительской заботы у ползуновидных рыб [6, 7]. Наиболее вероятно, что забота о потомстве либо (1) является плезиоморфным признаком данной группы, утраченным впоследствии в некоторых кладах, либо (2) она трижды возникала независимо [6]. Анабас занимает в группе базальное поло-

жение по отношению как к ктенопомам (*Stenopoma* spp.), не проявляющим заботу о потомстве, так и микроктенопомам (*Microctenopoma* spp.), у которых данный феномен отмечен. Такое положение обуславливает важность вопроса о способе размножения анабаса для дальнейшего развития филогенетических представлений [8]. В частности, если бы было подтверждено наличие у него факультативной родительской заботы, это явилось бы свидетельством в пользу первого варианта эволюционного сценария. В свою очередь, для развития представлений об эволюции репродуктивных стратегий у животных в целом это было бы важным и сравнительно немногочисленным примером редукции заботы о потомстве.

В связи с этим прояснение ситуации с противоречивыми данными представляется важным и актуальным. В данной статье представлена попытка реконструкции истории сообщений о наличии у рыбы-ползуна заботы о потомстве, а также краткий анализ современной ситуации.

**Происхождение и распространения сведений
о родительской заботе у анабаса**

Во второй половине XX в. известный исследователь Юджин Балон предложил и долгое время развивал систему так называемых репродуктивных гильдий у рыб [5, 9–11]. Она была популярна на протяжении нескольких десятилетий и в целом основана на достаточно точных фактах. Тем не менее, именно в ней впервые

появляется упоминание о заботе о потомстве у анабаса. В ранних версиях этой системы [9] Балон указывает *Anabas* spp. в качестве типичных представителей экологической группы рыб, не строящих гнезда, нерестящихся в пелагиале, но ухаживающих за своей икрой, имеющей положительную плавучесть (экологическая группа В.1.4 – пелагофилы, по версии 1975 г.).

Можно было бы предположить, что автор имеет в виду не рыбу-ползуна, а каких-то иных анабасов, коль скоро он говорит об *Anabas* spp., но сделать это затруднительно. Сейчас род *Anabas* насчитывает два плохо различимых вида, валидность одного из которых (*A. cobojius*) вызывает сомнения. В литературе 70–80-х гг. XX в. под этим родовым названием фигурировали и некоторые другие ползуновидные рыбы, большинство которых впоследствии были перемещены в роды *Stenopoma* и *Microctenopoma*. При этом микроктенопомы действительно заботятся о потомстве, это их родовой признак. В частности, это относится к «бывшим анабасам» *Microctenopoma congitum* и *M. lineatum*. Однако важное отличие заключается в том, что они строят типичные для многих ползуновидных рыб пенные гнезда [12], то есть не подходят под данное Балонем описание пелагофилов и относятся к совершенно другой группе в его системе. В более поздних версиях своей системы Балон не только не исправляет это сомнительное место, но, наоборот, уже в явном виде указывает конкретный вид – *Anabas testudineus* [5].

В 1987 г. выходит монография еще одного крупного ихтиолога – «Экологические исследования сообществ тропических рыб» Розмари Лоу-

Макконелл [4]. В одной из глав этой книги, пользующейся заслуженным авторитетом до сих пор, Лоу-Макконелл излагает систему Ю. Балона и вслед за ним приводит в качестве примера рыб, ухаживающих за свободно плавающей икрой, «некоторые виды *Channa* и *Anabas*». Однако в другом месте той же книги автор пишет, что «у *Anabas testudineus* и *Helostoma temmincki* очень мелкие пелагические икринки остаются без родительской охраны». Иначе говоря, автор знает, что у *Anabas testudineus* забота о потомстве неизвестна, но допускает, что у каких-то других представителей этого рода данный тип поведения может существовать.

Сходная ситуация с важной обзорной монографией Робина Уэлкомма [13], в которой автор также воспроизводит систему Балона и вслед за ним в качестве примера рыб, ухаживающих за плавающей икрой, указывает *Anabas* spp. Постепенно данное утверждение широко распространяется в литературе и находит отражение в учебниках [14, 15], определителях [16] и справочниках [17, 18]. Основные известные упоминания и даже описания якобы существующей заботы о потомстве у анабаса за последние 50 лет представлены в хронологическом порядке в таблице.

Откуда Балон мог взять информацию про анабаса? В самой первой версии своей системы [9] он приводит ссылку на работу Джорджа Барлоу с соавторами [19], в которой сказано, что ползуновидные рыбы демонстрируют широкий диапазон форм родительской заботы и «некоторые из них, такие как род *Anabas*, не строят пенное гнездо, а их икра просто расплывается по поверхности воды». Этот пассаж звучит несколько двусмысленно,

Таблица

Основные упоминания заботы о потомстве у анабаса в литературе в хронологическом порядке

Публикация, источник	Таксон	Суть утверждения	На кого ссылка	Тип публикации
Kühme, не позднее 1968 г.	неизвестно	неизвестно	нет; вероятно, личное наблюдение	личное сообщение
[19]	род <i>Anabas</i>	двусмысленное высказывание (см. текст)	Kühme, pers. comm.	статья
[9]	<i>Anabas</i> spp.	и самец, самка охраняют икру и личинок	[14]	статья
[11]	<i>Anabas testudinosus</i> [sic]	В.1.1. заботящиеся о потомстве в пелагиали	нет	глава в книге
[13]	<i>Anabas</i> spp.	В.1 охраняющие потомство пелагофилы	[10]	книга
[4]	некоторые виды <i>Anabas</i>	охраняют плавающую икру	[11]	книга
[5]	<i>Anabas testudineus</i>	В.1 ухаживающие за кладкой	нет	статья
[35]	<i>Anabas testudineus</i>	после нереста самец охраняет икру и отгоняет самок	нет	книга
[14]	<i>Anabas scandens</i> = <i>A. testudineus</i>	самец проявляет родительскую заботу;	нет	учебник
[17] не позднее 2004 г. и по настоящее время	<i>Anabas testudineus</i>	охраняет икру на поверхности бедной кислородом воды	[5]	электронная научная база данных
[36]	<i>Anabas testudineus</i>	охраняет икру на поверхности бедной кислородом воды	[5, 17]	книга
[15]	<i>Anabas testudineus</i>	самец проявляет родительскую заботу	нет	учебник
[37]	<i>Anabas testudineus</i>	охраняют свою икру	нет	статья
[18]	<i>Anabas testudineus</i>	охраняет икру на поверхности бедной кислородом воды	[5]	оценка инвазионного риска
[16]	<i>Anabas testudineus</i>	родители охраняют икру до вылупления	нет	определитель

поскольку непонятно, во-первых, про каких именно анабасов идет речь, а во-вторых, икра, расплывающаяся по поверхности воды, все-таки охраняется родителями (коль скоро речь идет о многообразии форм родительской заботы) или нет.

Балон трактует это однозначно и пишет про икринки анабасов буквально следующее: «Отложенные на поверхности воды в открытых промежутках между мелководными растениями, они плавают скоплениями и, перемещаемые ветром, часто дрейфуют в отдаленные места. И самец, и самка охраняют яйца и личинки» [9]. То есть он воспроизводит информацию Барлоу и даже дополняет ее подробностями, о происхождении которых ничего не сообщает. В свою очередь сам Барлоу, судя по всему, тоже не видел размножения рыбы-ползуна, а описывает ее со ссылкой на личное сообщение Кюме (Kühme, personal communication to George Webber Barlow). По всей видимости, речь идет об известном немецком этологе Вольфдитрихе Кюме.

Таким образом, вкратце последовательность событий была, видимо, такова: Кюме сообщил что-то Барлоу про каких-то анабасов. Барлоу пересказал это в своей статье, посвященной другим рыбам из рода *Badis*. Балон это прочитал и включил в свою систему репродуктивных гильдий. Спустя несколько лет Балон начинает писать не *Anabas* spp., а *Anabas testudineus*. Система Балона вместе с анабасом, якобы заботящимся о потомстве, начинает транслироваться в научной литературе и в XXI в. попадает в справочники, определители и учебники для университетов.

Если вернуться к самому началу этих событий, возникает вопрос – что же на самом деле наблюдал Кюме и о чем он рассказывал Барлоу? Кюме – этолог классической школы, его наблюдательность и аккуратность не подлежат никаким сомнениям. Он действительно исследовал репродуктивное поведение различных ползуновидных рыб и опубликовал несколько работ по этой теме, в частности чрезвычайно подробное и обстоятельное сравнение двух видов рода *Betta*, один из которых инкубирует икру во рту, а другой строит пенное гнездо [20]. Маловероятно, что Кюме сообщил коллеге информацию, в которой не был уверен. Джордж Барлоу – тоже авторитетный специалист по поведению рыб. Кто и в какой момент ошибся и была ли ошибка?

Особенности методики исследований как возможная причина противоречий

Как задачи, так и методы современных исследований размножения рыбы-ползуна существенно отличаются от тех, которые использовались в середине XX столетия. За первые 20 лет текущего века уже вышло около 8 тыс. публикаций, так или иначе связанных с биологией анабаса или хотя бы

упоминающих его [21]. Однако ни в одной из известных работ не была предпринята попытка создать условия для реализации естественного репродуктивного поведения этих рыб. Более того, поведение вообще редко является предметом современных исследований данного вида, а протокол этих немногочисленных исследований часто неудачен. Например, было показано, что такие исследования могут приводить к некорректным результатам по той причине, что в них осуществляется попытка исследовать поведение стайных животных в условиях одиночного тестирования [22]. Репродуктивное поведение рыб также весьма чувствительно к условиям и его изучение в лаборатории может приводить к появлению артефактов [23].

Отдельную проблему представляет использование гонадотропных препаратов для стимуляции нереста. Действительно, размножение анабасов в аквариумах представляет собой специфическую методическую задачу и часто требует длительной подготовки. Тем не менее, как представляется, применение гормональной стимуляции может вообще лишить поведенческие наблюдения всякого смысла. Показано, например, что даже использование одного и того же препарата в разных схемах оказывает разное влияние на репродуктивное поведение анабаса [24]. Известно лишь несколько описаний нереста этих рыб, осуществленных в аквариумах без использования искусственной стимуляции [1, 3], и ни одного опубликованного описания нереста в природе.

Одной из причин, по которой исследователи используют максимально упрощенную методику работы, является распространенное, но ошибочное представление о репродуктивной стратегии рыб как о консервативном видоспецифичном комплексе признаков. Из этого следует допущение о том, что нерестовое и постнерестовое поведение мало меняется в разных условиях. В действительности многочисленные исследования показывают, что это не так. Репродуктивная стратегия многих видов отличается высокой пластичностью, служащей основой для различных ситуационно зависимых альтернативных тактик размножения [25, 26]. Даже полный отказ от заботы о потомстве, так называемое родительское дезертирство, является частым вариантом альтернативной тактики у многих животных [27, 28]. Наконец, для ряда низших позвоночных, включая рыб, подтверждена факультативная родительская забота, проявление или отсутствие которой зависит от комплекса факторов [29, 30].

Совокупность черт жизненной стратегии анабаса с некоторыми оговорками характеризует его как рыбу, для которой с наибольшей вероятностью можно ожидать следования так называемой оппортунистической стратегии [31], включающей в себя отсутствие заботы о потомстве. Одна-

ко ряд особенностей биологии рыбы-ползуна указывает на возможность проявления ею родительского поведения [8]. Похожая ситуация характерна для змееголовов (семейство Channidae), относящихся к тому же отряду ползунообразных (Anabantiformes) и имеющих во многом сходную с анабасом репродуктивную биологию, включая мелкую плавающую икру, быстрое развитие и пр. Но с этими рыбами ситуация обратная – они почти всегда проявляют заботу о потомстве [32, 33], однако иногда данное поведение полностью отсутствует [34]. Возвращаясь к проблеме гормональной стимуляции нереста, важно подчеркнуть, что у змееголовов она может являться одной из причин исчезновения родительского поведения [34].

Таким образом, нельзя исключать вероятность того, что неопубликованные наблюдения Кюме позволили ему зарегистрировать поведение анабаса, которое не проявляется в условиях современных экспериментальных подходов. Возможно,

что, в зависимости от условий размножения, рыба-ползун может как проявлять какие-то элементы родительской заботы, так и не проявлять их. В условиях современных лабораторных экспериментов такое поведение не проявляется. Соответственно, вопрос о родительской заботе у анабаса должен пока считаться открытым, а его прояснение требует новых, корректно спланированных, исследований.

Работа выполнена в рамках программы Эколан Э-3.2. Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра. Автор благодарит Динь Тхи Хай Йен и Во Тхи Ха за многолетнее сотрудничество в исследованиях анабаса, Д.С. Павлова, К.Ф. Дзержинского и анонимного рецензента за плодотворное обсуждение отдельных тезисов этой рукописи, а также заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mookerjee H.K., Mazumdar S.R. On the life history, breeding and rearing of *Anabas testudineus* Bloch // J. Dep. Sci. Cal. Univ. 1946. Vol. 2. P. 101–140.
2. Sarkar U.K., Deepak P.K., Kapoor D., Negi R.S., Pau S.K., Sing S. Captive breeding of climbing perch *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) with Wova-FH for conservation and aquaculture // Aquac. Res. 2005. Vol. 36. N 10. P. 941–945.
3. Zworykin D.D. Reproduction and spawning behavior of the climbing perch *Anabas testudineus* (Perciformes, Anabantidae) in an aquarium // J. Ichthyol. 2012. Vol. 52. N 6. P. 379–388.
4. Lowe-McConnell R.H. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987. 382 pp.
5. Balon E.K. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes // Guelph Ichthyol. Rev. 1990. Vol. 1. P. 1–48.
6. Rüber L., Britz R., Zardoya R. Molecular phylogenetics and evolutionary diversification of Labyrinth fishes (Perciformes: Anabantoidei) // Syst. Biol. 2006. Vol. 55. N 3. P. 374–397.
7. Wu F., He D., Fang G., Deng T. Into Africa via docked India: a fossil climbing perch from the Oligocene of Tibet helps solve the anabantid biogeographical puzzle // Sci. Bull. 2019. Vol. 64. N 7. P. 455–463.
8. Zworykin D.D. Phylogenesis of reproductive strategies in labyrinth fishes (Anabantoidei) and their sister groups // Biol. Bull. Rev. 2017. Vol. 7. N 5. P. 428–441.
9. Balon E.K. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition // J. Fish. Res. Board Can. 1975. Vol. 32. N 6. P. 821–864.
10. Balon E.K. Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes // Env. Biol. Fish. 1981. Vol. 6. N 3–4. P. 377–389.
11. Balon E.K. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes // Fish reproduction: strategies and tactics / Eds. G.W. Potts and R.J. Wootton. London: Acad. Press, 1984. P. 35–53.
12. Norris S.M. *Microctenopoma uelense* and *M. nigricans*, a new genus and two new species of anabantid fishes from Africa // Ichthyol. Explor. Fres. 1995. Vol. 6. N 4. P. 357–376.
13. Welcomme R.L. River fisheries. F.A.O. Fisheries Technical Paper 262. Rome: F.A.O. U.N., 1985. 330 pp.
14. Verma P.S. A manual of practical zoology chordates. 10th edition. Ram Nagar, New Delhi: S. Chand & Co. Ltd., 2000. 627 pp.
15. Lal S.S. Practical zoology: vertebrate. Vol. 3. Gangotri: Rastogi Publications, 2009. 485 pp.
16. Freshwater pest identification guide. Department of agriculture and water resources, Australian Government, 2019. 14 pp.
17. FishBase [Электронный ресурс]. Дата обновления: 12.2019. URL: <https://www.fishbase.se> (дата обращения: 25.07.2020).
18. Climbing perch (*Anabas testudineus*) // Ecological risk screening summary. U.S. Fish & Wildlife Service. F.A.C. program, 2019. 14 pp.
19. Barlow G.W., Liem K.F., Wickler W. Badidae, a new fish family – behavioural, osteological, and developmental evidence // J. Zool. 1968. Vol. 156. N 4. P. 415–447.
20. Kühme W. Verhaltensstudien am maulbrütenden (*Betta anabatooides* Bleeker) und am nestbauenden Kampffisch (*B. splendens* Regan) // Z. Tierpsychol. 1961. Vol. 18. N 1. P. 33–55.
21. Зворыкин Д.Д. Некоторые тенденций пресноводной тропической аквакультуры и их влияние на исследования репродуктивной биологии анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae) // Рыб. хоз. 2020. № 4. С. 85–89.
22. Zworykin D.D. The behavior of climbing perch, *Anabas testudineus*, with novel food in individual and social conditions // J. Ichthyol. 2018. Vol. 58. N 2. P. 260–264.
23. Candolin U., Voigt H.-R. No effect of a parasite on reproduction in stickleback males: a laboratory artefact? // Parasitology. 2001. Vol. 122. N 4. P. 457–464.
24. Behera S., Ahmed A.S., Kumar S., Gogoi R., Jomang O., Baksi S. Courtship behaviour and breeding success of climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) in

three different breeding sets with the application of a synthetic hormone (WOVA-FH) // *Int. J. Fish. Aquat. Stud.* 2016. Vol. 6. N 1. P. 1–6.

25. *Lee J.S.F.* Alternative reproductive tactics and status-dependent selection // *Behav. Ecol.* 2005. Vol. 16. N 3. P. 566–570.

26. *Taborsky M., Brockmann H.J.* Alternative reproductive tactics and life history phenotypes // *Animal behaviour: evolution and mechanisms* / Ed. P.M. Kappeler. Berlin: Springer, 2010. P. 537–586.

27. *McNamara J.M., Houston A.I., Szekely T., Webb J.N.* Do parents make independent decisions about desertion? // *Anim. Behav.* 2002. Vol. 64. N 1. P. 147–149.

28. *Lehtonen T.K., Wong B.B.M., Lindström K., Meyer A.* Species divergence and seasonal succession in rates of mate desertion in closely related Neotropical cichlid fishes // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2010. Vol. 65. N 4. P. 607–612.

29. *Warner R.R., Wernerus F., Lejeune P., van den Berghe E.* Dynamics of female choice for parental care in a fish species where care is facultative // *Behav. Ecol.* 1995. Vol. 6. N 1. P. 73–81.

30. *Pombal J.P., Martins M., Haddad C.F.B.* Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber* // *Amphibia–Reptilia.* 1998. Vol. 19. N 1. P. 65–73.

31. *Wootton R.J., Smith C.* Reproductive biology of teleost fishes. Chichester: John Wiley & Sons, 2015. 496 pp.

32. *Roberts T.R.* The freshwater fishes of Western Borneo (Kalimantan Barat, Indonesia). San Francisco: California Academy of Sciences, 1989. 210 pp.

33. *Haniffa M.A., Nagarajan M., Marimuthu K., Raj A.J.A.* Embryonic and larval development of spotted murrel, *Channa punctatus* (Bloch) // *Indian J. Fish.* 2003. Vol. 50. N 3. P. 355–362.

34. *Parameswaran S., Murugesan V.K.* Observations on the hypophysation of murrels (Ophicephalidae) // *Hydrobiologia.* 1976. Vol. 50. N 1. P. 81–87.

35. *Shrestha T.K.* Resource ecology of the Himalayan waters: a study of the ecology, biology and management strategy of fresh waters of Nepal. Kathmandu: Steven Simpson Books, 1995. 645 pp.

36. *Vann L.S., Baran E., Phen C., Thang T.B.* Biological reviews of important Cambodian fish species. Vol. 2. Phnom Penh: WorldFish Center, 2006. 154 pp.

37. *Rajan D.S.* An evaluation of the effect of a detergent on dissolved oxygen consumption rate of *Anabas testudineus* // *Int. J. Fish. Aquat. Stud.* 2015. Vol. 2. N 6. P. 46–48.

Поступила в редакцию 27.07.2020 г.

После доработки 07.09.2020 г.

Принята в печать 23.09.2020 г.

OPINION ARTICLE

Parental care in the climbing perch (*Anabas testudineus*): confusion or lost data?

D.D. Zworykin 

*Laboratory of Lower Vertebrates Behaviour, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Leninsky pr. 33, Moscow, 119071, Russia
e-mail: d.zworykin@gmail.com*

Anabantoid fishes form a unique group, most of which are characterized by diverse forms of parental care. Reconstruction of the reproductive strategies evolution in anabantoids remains a challenge. This is partly due to the lack of reliable evidence of parental care in a number of its representatives, the most famous of which is the climbing perch. Moreover, apparent contradictions between literary sources frequently occur on the subject. This brief overview attempts to analyze the situation and identify the likely causes of disagreement. The further development of understanding of the life strategies phylogeny in the group, as well as concept of evolutionary transitions among parental care modes in fishes in general, depend on clarification of this situation.

Keywords: *climbing perch, Anabas, parental care, reproductive strategy, phylogeny of life-history strategies, adequate approach*

Сведения об авторе

Зворыкин Дмитрий Дмитриевич – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории поведения низших позвоночных Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН. Тел.: 8-495-952-40-17, e-mail: *d.zworykin@gmail.com*; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6198-3299>