

УДК 597.5.591.3.577.212

РАННЕЕ РАЗВИТИЕ ИДЕНТИФИЦИРОВАННОГО С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕТОДА ДНК-БАРКОДИНГА *MONODACTYLUS ARGENTEUS* (*MONODACTYLIDAE*) ИЗ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЬЕТНАМА

© 2024 г. А. М. Шадрин^{1, *}, А. В. Семенова^{1, 2}, Нгуен Тхи Хай Тхань³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

³Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского
и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

*E-mail: shadrin-mail@mail.ru

Поступила в редакцию 13.11.2023 г.

После доработки 15.01.2024 г.

Принята к публикации 19.01.2024 г.

Представлены хронология развития и детальное описание морфологии яиц, эмбрионов, предличинок и ранних личинок *Monodactylus argenteus*. Икринки были получены из ихтиопланктонных сборов в прибрежных водах Центрального Вьетнама и инкубированы в лабораторных условиях до стадии перехода молоди на экзогенное питание при температуре около 24°C. Таксономическую идентификацию провели с применением молекулярно-генетического метода ДНК-баркодинга на основании анализа нуклеотидной последовательности первой субъединицы гена цитохромоксидазы (*COI*) митохондриальной ДНК.

Ключевые слова: *Monodactylus argenteus*, яйцо, личинка, ихтиопланктон, цитохромоксидаза, таксономическая идентификация.

DOI: 10.31857/S0042875224060092 EDN: QRXDSQ

Monodactylus argenteus (Linnaeus 1758) распространён в водах Индийского океана и Западной Пацифики: в Красном море и Восточной Африке, включая Персидский залив до Самоа, на север до островов Яэяма, на юг до Новой Каледонии и Австралии (Froese, Pauly, 2023). Встречается при полной морской солёности, в опреснённых участках моря и в пресной воде, в заливах, мангровых зарослях, приливных зонах и нижнем течении рек и ручьёв (Fricke et al., 2023; Froese, Pauly, 2023).

В семейство Monodactylidae входит один род *Monodactylus* с четырьмя видами (Smith et al., 2022; Fricke et al., 2023). *M. kottelati* распространён в Индийском океане (Шри-Ланка), *M. falciformis* — в его западной части, *M. sebae* — в Восточной Атлантике. Таким образом, *M. argenteus* является единственным представителем семейства, распространённым в западной части Тихого океана (Randall, Lim, 2000; Froese, Pauly, 2023).

Данные о морфологии эмбриональных и ранних личиночных стадий *M. argenteus*, представленные в литературе (Thomas et al., 2020), имеют крайне ограниченный характер. Для одного из представителей рода — *M. sebae* — выполнено довольно подробное и хорошо иллюстрированное описание раннего развития (Akatsu et al., 1977).

Способность молоди и взрослых представителей вида легко адаптироваться к разной солёности, вплоть до пресной воды, и привлекательный вид являются причинами широкого использования их в качестве объектов аквариумистики.

Цель работы — описать морфологию *M. argenteus* (видовая принадлежность определена методом ДНК-баркодинга) на стадиях раннего развития и представить характеристики, которые могут быть использованы при таксономической идентификации вида по морфологическим признакам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы результаты исследований, проведённых в 1995–2023 гг. на базе Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра. В 1995 г. работы проводили в августе–октябре; в 1996–2015, 2017, 2019, 2020 и 2023 гг. — в зимне-весенний период (февраль–май); кроме того в 2004–2012, 2017 и 2023 гг. — в сезон дождей (октябрь–декабрь). В 2016, 2021 и 2022 гг. исследования не проводили. Источником материала служили ихтиопланктонные сборы, выполненные в пределах акватории зал. Нячанг. В процессе каждого выхода в море собирали по три пробы на расстоянии от 500 до 1000 м друг от друга. Основные районы проведения ловов обозначены на карте залива (рис. 1).

Ловы проводили утром (с 05:00 до 08:00) в слое воды 0–5 м над глубинами 10–40 м стандартной планктонной сетью Джели с диаметром входного отверстия 36 см и процеживающим конусом из мельничного сита № 23 (сторона ячейки 0.333 мм) посредством 30-минутной циркуляции. Примерный объём прошедшей через сеть воды составлял ~ 142 м³. Продолжительность сезона работ составляла 1.5–2.0 мес. В течение этого времени исследовали материалы, собранные за 15–20 выходов в море. Рыб в термостатируемых ёмкостях доставляли в лабораторию, где из них извлекали живую икру для последующей инкубации. Икру и личинок содержали в пластиковых

стаканах (диаметр дна ~ 6 см, высота столба воды ~ 7 см) в объёме воды ~ 170 мл. Воду в используемых ёмкостях полностью заменяли два–три раза в сутки; температура воды в среднем составляла 24 (23.0–25.5)°, солёность — 32–34‰.

Измерения и морфологические описания выполняли на живом материале. Эмбриональное и личиночное развитие изучено до возраста 1.5–2.0 сут на основе наблюдений за 19 экз. В 2020 г. исследовали также 12 экз. до перехода на внешнее питание, четыре из них — до перехода к донному образу жизни. Представленные в публикации фото выполнены в 2017–2020 гг. Молекулярно-генетический анализ проведён на одной особи из зафиксированных в этот же период.

Измерения яиц и абсолютной длины (*TL*) предличинок сразу после вылупления выполнены в разные сезоны всего периода проведения работ, их результаты представлены как выборочное среднее со стандартной ошибкой. Результаты измерений *TL* более старших предличинок и личинок (по 2–5 экз. соответствующей стадии) представлены в виде диапазона значений.

Методика определения частичной последовательности митохондриального гена *COI* описана ранее (Шадрин и др., 2022). Для определения видовой принадлежности исследуемого объекта в Международных базах данных GenBank (алгоритм BLAST) (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) и BOLD (<https://www.boldsystems.org>) был выполнен поиск нуклеотидных последовательностей, гомологичных полученной нами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая идентификация объекта исследования

Частичную последовательность гена *COI* митохондриальной ДНК длиной 624 пар нуклеотидов, полученную в исследовании, депонировали в GenBank (№ OR717601). Сравнение с гомологичными последовательностями из базы GenBank показало сходство 99.8–100% с экземплярами *M. argenteus* из вод Вьетнама (№ MK777502, KY315354, FJ237813, FJ237819, FJ237822, FJ237823, FJ237825, FJ237826). При сравнительном анализе с данными, приведёнными на сайте BOLD, было обнаружено 14 нуклеотидных последовательностей *M. argenteus*, сходных с нашим образцом более чем на 99.8%.



Рис. 1. Карта залива Нячанг. Районы сбора проб: 1 — 12°16'42" с.ш., 109°15'04" в.д.; 2 — 12°14'44" с.ш., 109°15'36" в.д.; 3 — 12°11'39" с.ш., 109°15'04" в.д.; 4 — 12°09'52" с.ш., 109°15'22" в.д.

Встречаемость в пробах

В течение многолетних наблюдений икра *M. argenteus* была обнаружена в пробах, собранных почти во все периоды регулярного проведения работ (в пробах, собранных в сентябре–октябре 1995 г. *M. argenteus* не были обнаружены) — с конца октября по начало мая за исключением января, когда пробы не собирали. Икринки исследованного вида присутствовали в пробах относительно редко и в подавляющем большинстве случаев в небольшом количестве — 1–5 шт. на три пробы. За весь период работ было выбрано, идентифицировано и учтено ~ 250 икринок *M. argenteus*. Обычно максимальное число пойманных икринок исследуемого вида за весь зимне-весенний сезон составляло не более 13 шт., за осенний — 10 шт. Для сравнения: общее число выловленных за сезон проведения работ яиц рыб составляло ~ 5–10 тыс. осенью и 15–45 тыс. в зимне-весенний период. Однако 20.04.2017 г. в проливе между о-вами Там, Мьеу и Че (район 3) (рис. 1), было поймано >50 икринок *M. argenteus*, а в ноябре и декабре 2023 г. в пробах, собранных юго-восточнее о-ва Там (район 4), примерно такое же количество яиц *M. argenteus* встречалось неоднократно.

Морфологическое описание стадий раннего развития *M. argenteus*

Возраст ~ 6–7 ч до вылупления (д. в.) (рис. 2а). Это самая ранняя стадия развития *M. argenteus* из всех икринок, полученных из ихтиопланктонных сборов за весь период исследований. Яйца сферической формы диаметром 0.802 ± 0.005 (0.76–0.84) мм ($n = 22$). Оболочка прозрачная, с гладкой, без выраженной структурированности внешней поверхностью. Желток прозрачный, бесцветный, частично сегментированный на крупные разноразмерные гранулы, содержит одну бесцветную, иногда с едва заметным желтоватым оттенком, жировую каплю. Жировая капля диаметром 0.226 ± 0.002 (0.21–0.25) мм ($n = 22$) расположена почти в центре вентральной части желтка, но с небольшим смещением в каудальном направлении. Ткани зародышей прозрачны и бесцветны. Перивителлиновое пространство очень узкое.

На этой стадии развития эмбриона для икры *M. argenteus* характерна слабая, но хорошо выраженная положительная плавучесть. При солёности воды 32–34‰ яйцо с живым эмбрионом медленно всплывает и при отсутствии постоянного воздействия остаётся под поверхностью

воды. Жировая капля определяет положение яйца, неизменно оставаясь в верхней позиции. В теле зародыша выделилось 26–27 мускульных сегментов. Передние 15–17 имеют V-образную (шевронообразную) форму. Дифференцированы все отделы головного мозга, обонятельные капсулы, слуховые органы с отолитами, зачатки глаз с шаровидными хрусталиками. Хорошо развиты железы вылупления, расположенные в покровном слое желточного мешка в виде почти правильного узкого кольцевого скопления вокруг передней части головного отдела. Разрыв кольца головным отделом находится на уровне примерно задней границы зачатков глаз. На поверхности головного отдела желёз вылупления не обнаружено. Туловищная мускулатура совершает периодические подрагивания. Хвостовой отдел загнут в сторону и в результате сокращений мускулатуры положения не меняет. Сердце сокращается 70–80 раз в мин.

Меланофоры, окрашенные в тёмно-коричневый и чёрный (серый) цвет, распределены по всей поверхности покровов относительно равномерно, но на теле зародыша их немного больше. Чёрные имеют дендровидную форму. Их значительно меньше. Они присутствуют повсеместно среди коричневых пигментных клеток, но лучше всего заметны на желточном мешке. Коричневые меланофоры имеют форму, близкую к округлой или каплевидной, с немногочисленными короткими выростами или чаще без них. Жировая капля пигментирована примерно с такой же интенсивностью, что и тело зародыша. Чёрные и коричневые меланофоры присутствуют на ней почти в такой же пропорции и присутствуют как на её внутренней, погруженной в желток поверхности, так и на внешней.

Возраст ~ 1–2 ч д. в. (рис. 2б, 2в). В теле зародыша выделилось 31–32 мускульных сегмента. Плавниковая складка стала заметно шире во всех отделах. Передняя часть её спинного отдела интенсивно пигментирована. Общий характер пигментации принципиально не изменился, однако многие коричневые меланофоры сформировали выросты и демонстрируют довольно высокую двигательную активность, что даёт эффект её усиления. Так, часть таких клеток мигрировала с жировой капли на желточный мешок. Количество и расположение чёрных меланофоров также не претерпело явных изменений, но ветвление их отростков стало более сложным. Произошло визуально заметное сокращение объёма желтка. Зачатки свободных лопастей

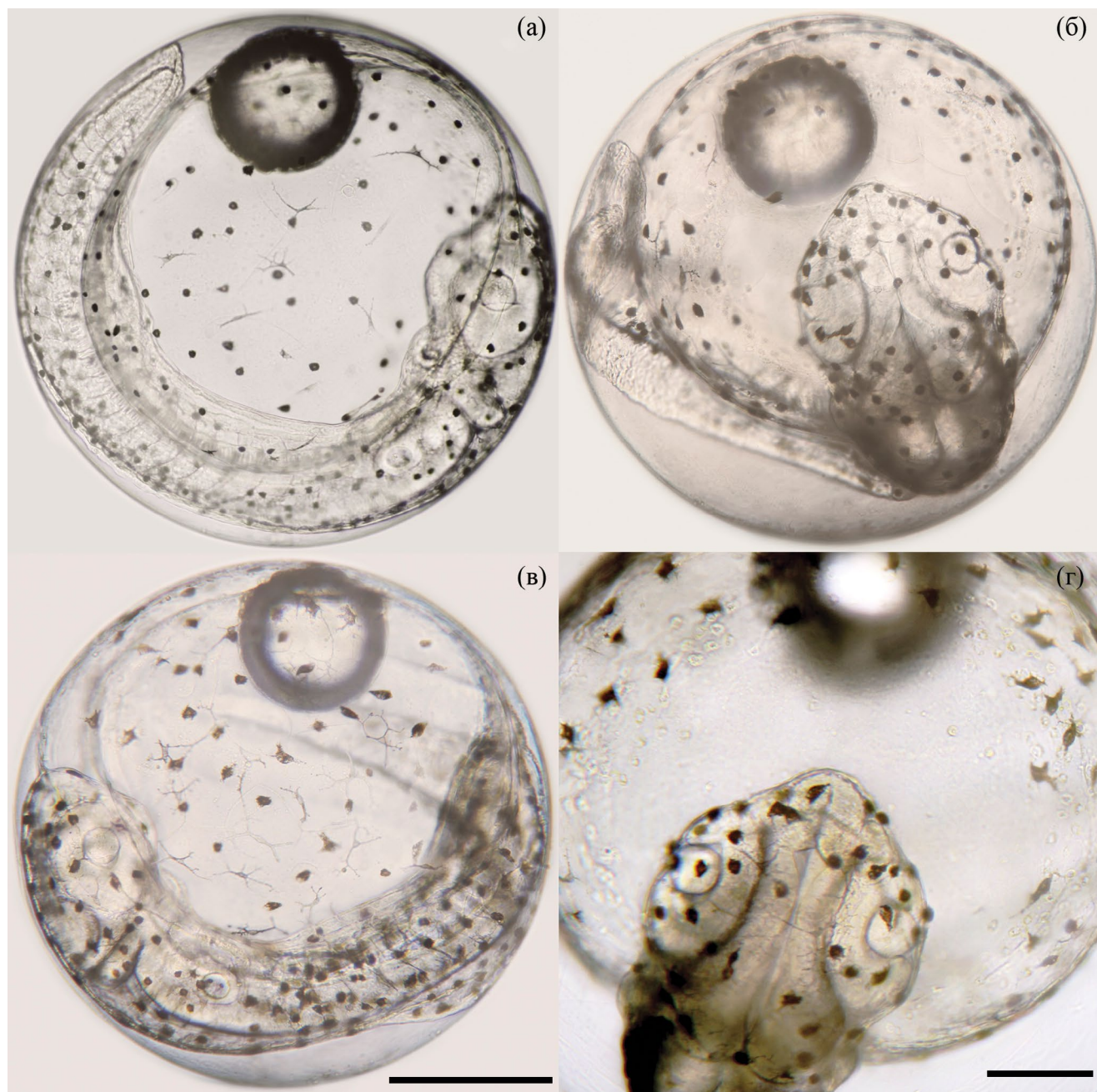


Рис. 2. Эмбриональное развитие *Monodactylus argenteus*: а – подвижный эмбрион, возраст ~6–7 ч до вылупления (д.в.); б, в – визуальная дифференцировка зачатков грудных плавников, повышение двигательной активности эмбриона, ~1–2 ч д.в.; г – эмбрион перед вылуплением, вид головного отдела и поверхности желточного мешка вокруг него, максимальное развитие жёлёз вылупления, < 1 ч д.в. Масштаб, мм: а–в (линейка общая) – 0.25, г – 0.1.

грудных плавников дифференцировались в виде скоплений клеточного материала. Они имеют форму бугорков, расположенных на дорсальной части желточного мешка рядом с телом эмбриона на уровне первого–третьего сегментов. Заметно возросла двигательная активность эмбриона. Сердце сокращается ~ 100–120 раз в мин. Туловищная мускулатура совершает серии подрагиваний, перемежающихся с перекладыва-

нием задней части хвостового отдела на другую сторону. При этом положение эмбриона относительно яичевых оболочек не меняется. Наблюдается снижение плавучести. У некоторых яиц она становится очень слабо положительной, и при малейшей турбулентности они начинают погружаться в толщу воды, у других она становится нейтральной.

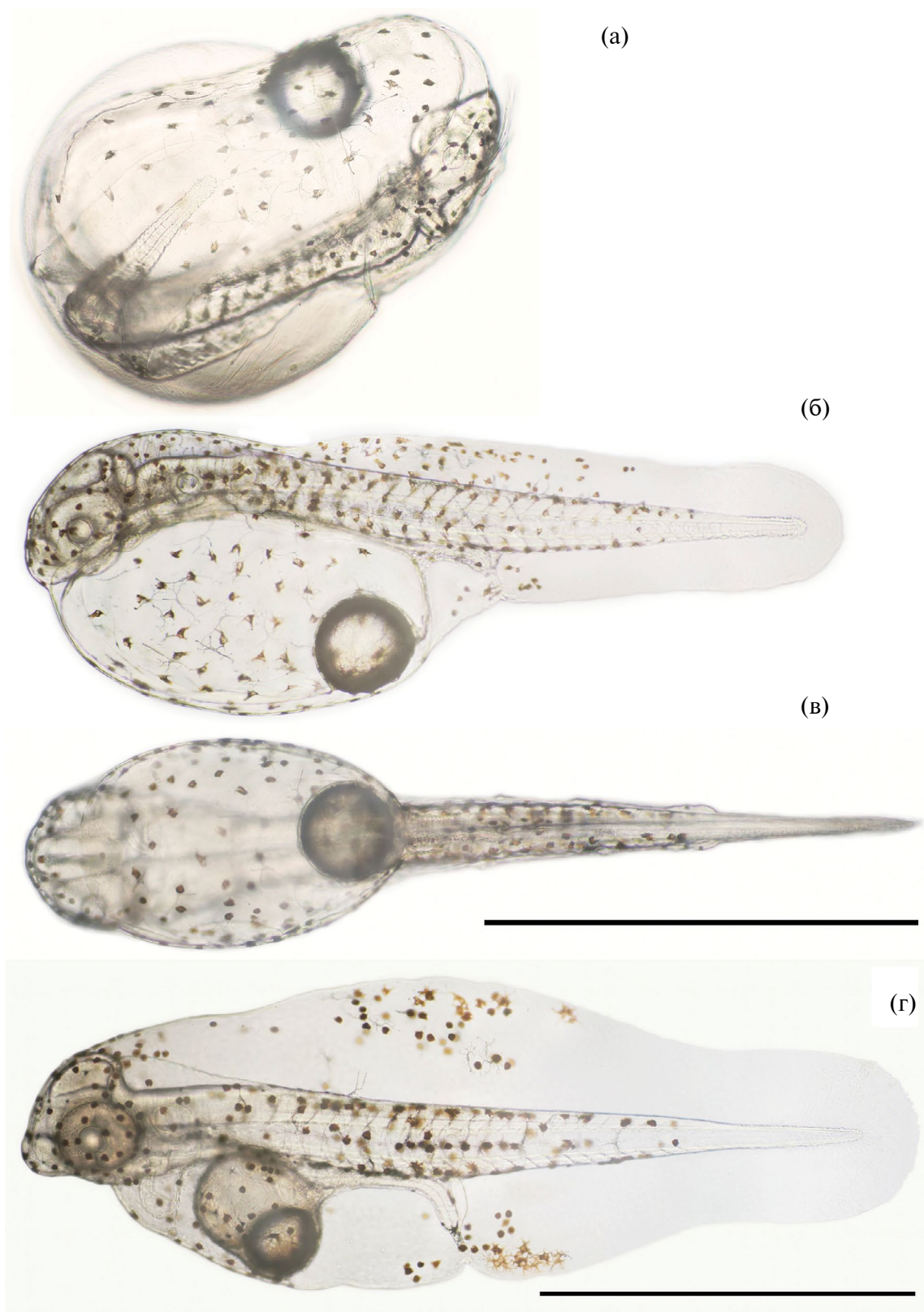


Рис. 3. Вылупление и предличиночное развитие *Monodactylus argenteus*: а — эмбрион в процессе выхода из яйцевых оболочек; б–г — предличинки: б — TL 1.88 (1.75–2.05) мм, возраст 1–2 ч после вылупления (п.в.); приведено выборочное среднее значение абсолютной длины тела и диапазон её варьирования для всех исследованных особей этого возраста; в — TL 2.05–2.15 мм, вид с вентральной стороны, 3–4 ч п.в.; г — TL 2.30–2.45 мм, 18–20 ч п.в. Здесь и в подписях к рис. 4, 5: для предличинок возраста от 3–4 ч п.в. и старше, а также для личинки TL указана в виде диапазона варьирования у 2–5 экз. соответствующего возраста. Масштаб: 1 мм (а–в — линейка общая).

Возраст <1 ч д.в. — вылупление. (рис. 2г, 3а). Плавучесть яиц продолжает снижаться и достигает нейтральной или слабо отрицательной. Железы вылупления достигли максимальной визуальной дифференцировки и кольцо, формируемое их скоплением, стало более отчётливым. Эмбрион начинает совершать длительные, по несколько секунд, серии интенсивных мелких подрагиваний с перекачиванием хвоста с разворотом над туловищным отделом, которые перемежаются с периодами покоя, но положение эмбриона, головного отдела, в частности относительно яйцевых оболочек, остаётся неизменным. Выход из яйцевых оболочек осуществляется через разрыв их участка вблизи головного отдела, очевидно наиболее ослабленного ферментом желёз вылупления. Процесс вылупления проходит почти без усилий со стороны эмбрионов, которые медленно выходят из оболочек, сохраняя неподвижное состояние.

Возраст 1–2 ч после вылупления (п.в.), $TL\ 1.88 \pm 0.003\ (1.75–2.05)$ мм ($n = 13$) (рис. 3б). В теле насчитывается 28–30 мускульных сегментов: 12–13 туловищных и 16–18 хвостовых. Предличинки с большим желточным мешком, имеющим в срединном сагиттальном сечении форму овала с соотношением малого и большого диаметров примерно 1.0 : 1.5. Плавучесть вылупившихся предличинок положительная или нейтральная, редко слабо отрицательная. Они малоподвижны и большую часть времени в случае положительной плавучести проводили в неподвижном состоянии под поверхностной плёнкой, касаясь её вентральной частью поверхности желточного мешка, или располагались в толще воды в положении вниз головой при отрицательной или нейтральной плавучести. Зачатки грудных плавников расположены на прежнем месте, но стали выражены более отчётливо. Слабо выраженный гидросинус охватывает небольшой участок в средней области тела, от начала спинной части протоптеригия, под ним, до третьего–четвёртого сегмента хвостового отдела.

Желточный мешок и тело предличинок пигментированы многочисленными крупными коричневыми меланофорами с примерно одинаковой интенсивностью. Исключение составляет только участок хвостового отдела в области пяти–шести последних сегментов и терминальной части хвостового отдела за ними. Везде, где есть коричневые меланофоры, но значительно реже, встречаются сильно разветвлённые с длин-

ными тонкими отростками чёрные меланофоры, имеющие серую окраску. Многие коричневые меланофоры приобрели более сложную форму, но не такую, как у чёрных. Часть из них остаются округлыми, овальными или каплевидными. У разных особей количественное соотношение вариантов формы этих клеток может значительно варьировать. Почти так же пигментированы спинная часть и участок протоптеригия от его начала до примерно середины хвостового отдела. По несколько меланофоров присутствуют на преанальной и постанальной частях плавниковой складки вблизи анального отверстия.

Возраст 3–4 ч п.в., $TL\ 2.05–2.15$ мм (рис. 3в). В теле насчитывается 28–30 мускульных сегментов: 12–13 туловищных и 16–18 хвостовых. Плавучесть от слабо положительной до слабо отрицательной, чаще нейтральная. Пигментация и поведение не изменились. Произошло некоторое визуальное сокращение объёма желтка. С момента вылупления хорошо наблюдается процесс формирования задней части боковой линии. Он распространяется в краниально-каудальном направлении. Терминальный зачаток расположен на уровне передней четверти хвостового отдела. В виде округлых скоплений с каждой стороны тела сформированы четыре–пять первичных невроматов, расположенных через каждые три–пять сегментов и связанных узкой полосой из клеток интерневроматов. Терминальный примордиум первичных невроматов уже переместился во вторую половину хвостового отдела. Билатеральная симметричность закладок первичных невроматов не соблюдается точно. Иногда разница в положении достигает двух сегментов.

Возраст 18–20 ч п.в., $TL\ 2.30–2.45$ мм (рис. 3г). В теле насчитывается 28–29 мускульных сегментов: 12–13 туловищных и 15–16 хвостовых. Последние два–три сегмента слабо различимы. За ними следует продолжительный несегментированный участок. Предличинки выглядят высокотелыми, что определяется хорошо выраженным гидросинусом, охватывающим участок от середины среднего мозга до примерно 10-го сегмента тела, и шириной плавниковых складок в средней части тела. Желток резорбирован на 70–80% первоначального объёма. Объём жировой капли уменьшился незначительно. В пигментации участвуют такие же меланофоры, что и раньше. Их распределение по телу и плавниковым складкам предличинки принципиально не изменилось за исключением некоторых

деталей. Пигментные клетки, расположенные на спинной части плавниковой складки и гидросинусе, сформировали обширное, но отчётливое скопление над границей туловищного и хвостового отделов. Меланофоры, расположенные на преанальной и постанальной складках, сформировали более выраженные группы около ануса. В пигментации тела можно заметить тенденцию к её некоторому уплотнению в направлении границы туловищного и хвостового отделов. В ретине зачатков глаз началась меланиновая пигментация в виде серого мелкоячеистого рисунка.

Зачатки свободных лопастей грудных плавников расположены на уровне первого—четвёртого сегментов в виде отчётливых скоплений клеточного материала на дорсальной поверхности желточного мешка. Дальнейшую дифференцировку лопастей плавников определяют удлинённая форма оснований зачатков и наметившиеся на их поверхности гребни вдоль этого удлинения. Формирующиеся лопасти плавников ориентированы под углом $\sim 45^\circ$ к боковой поверхности тела, а их передняя часть непосредственно контактирует с ней. Область формирования этих зачатков выделяется скоплением нескольких крупных коричневых меланофоров. Сердце сокращается с частотой 90—100 раз в мин. Функционируют сосуды мандибулярной и гиоидной дуг. Все жаберные сосуды сформированы, но не функционируют. В кровяном русле циркулирует несколько клеток. Сосуды висцеральных дуг объединяются в корни аорты, которые переходят в спинную аорту. Хвостовая артерия в области последних сегментов, не доходя до конца хвостового отдела, без петли направляется в краниальном направлении, переходя в хвостовую вену, которая в виде непарной кардинальной вены проходит вперёд над пищеварительным трактом к венозному синусу.

Пищеварительный тракт слабо дифференцирован. Просвет имеется только в области глотки и пищевода, который, сужаясь, направляется в каудальном направлении и переходит в участок с небольшим плавным расширением за счёт утолщённых стенок (место формирования будущего желудка) в области с четвёртого—пятого сегмента по седьмой—восьмой. Далее следует область кишечника без просвета с одинаковой толщиной стенок и без складчатости. Под расширенной частью будущего желудка заложен зачаток печени в виде треугольного в профиль образования с зернистой структурой. Зачаток примыкает к вентральной стенке будущего желудка,

вдавлен в каудально—дорсальную часть желтка и контактирует с дорсальной поверхностью жировой капли. Мочевой пузырь сокращается и наполняется с частотой ~ 1 раз в 5—10 мин. Плазучесть обычно слабо положительная, иногда нейтральная. Предличинки находятся в толще воды во взвешенном состоянии или медленно погружаются, ориентируясь вниз головой, почти всегда вертикально. Они, если их не беспокоить, находятся без движения 30—60 с, затем совершают короткие броски и возвращаются в неподвижное состояние.

Возраст ~ 33 — 36 ч п.в., *TL* 2.45—2.55 мм (рис. 4а). В теле насчитывается 25—27 мускульных сегментов: 10—11 туловищных и 14—16 хвостовых. Свободные лопасти зачатков грудных плавников плоские, тонкие, их основания расположены вертикально на боковой поверхности тела, но пока неподвижны. На уровне шестого—седьмого сегмента тела на вентрально—каудальной поверхности брюшного отдела дифференцируются зачатки брюшных плавников. Пищевод проходит над жировой каплей, окружённой слоем остатка желтка, и направляется вентрально—каудально, где на уровне четвёртого—пятого сегмента тела расширяется с формированием желудка. Пищевод входит в расширение левее. Здесь пищеварительный тракт делает изгиб вправо и вниз, потом направляется вверх и назад. Расширенная часть сужается и на уровне седьмого—восьмого сегмента переходит в кишечник, имеющий хорошо выраженный просвет. Во внутренней поверхности желудка и кишечника начинают формироваться складки и поперечные перемычки между будущими отделами. Зачаток печени значительно увеличивается в размере и частично охватывает крупную жировую каплю с окружающим её остатком желтка. Перистальтических движений не наблюдается.

Пигментация значительно изменилась. Глаза стали полностью чёрными, но многие другие участки, довольно интенсивно пигментированные раньше, стали более светлыми. Примерно с 3-го по 13-й сегмент сохранилась группа меланофоров, распространённых на теле, плавниковых складках и гидросинусе в пределах этого участка. Также некоторое количество отдельных пигментных клеток, преимущественно коричневых, расположено на головном отделе, над головным мозгом, вокруг глаз, на зачатках челюстей. Также они присутствуют на вентральной стороне перикардальной и брюшной полостей. Их немного больше вокруг остатка желтка и жировой капли.

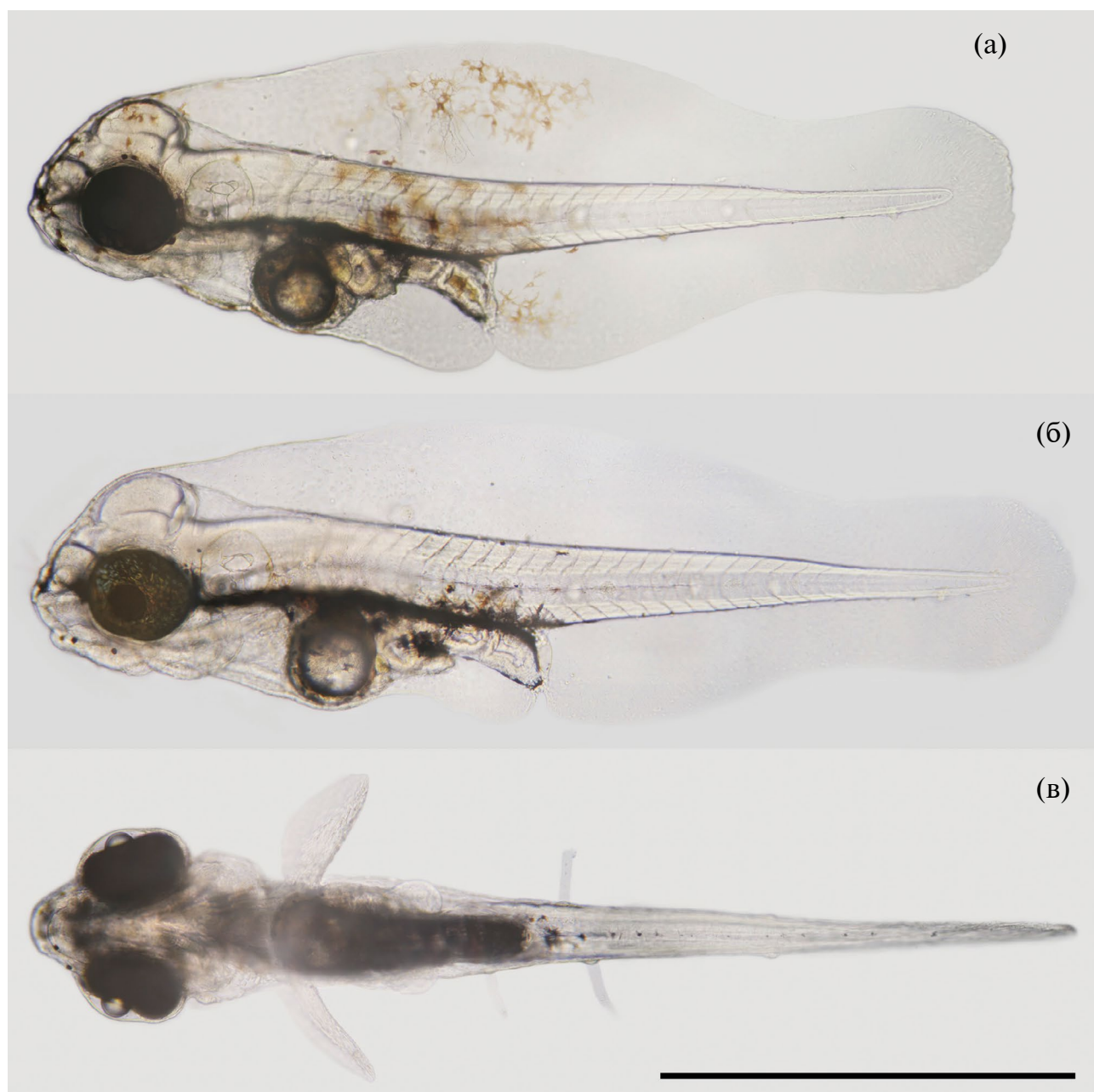


Рис. 4. Предличинки *Monodactylus argenteus*: а – TL 2.45–2.55 мм, возраст 33–36 ч после вылупления (п.в.); б – TL 2.49–2.54 мм, 47–53 ч п.в.; в – другая особь примерно этого же возраста, вид с вентральной стороны. Масштаб (линейка общая): 1 мм.

Сформировалась плотная пигментация чёрными меланофорами дорсальной области брюшины и нижней части туловищной мускулатуры, прилегающей к полости тела. Несколько крупных чёрных меланофоров присутствуют в области сформировавшегося зачатка брюшного плавника, а несколько очень мелких чёрных пигментных клеток формируют едва заметный непарный подхвостовой ряд. За пределами этих участков пигментные клетки отсутствуют. Плавучесть нейтральная

или слабо положительная. Поведение не изменилось. Форменных элементов, циркулирующих в кровеносном русле, очень мало.

Возраст 47–53 ч п.в., TL 2.49–2.54 мм (рис. 4б, 4в). В теле насчитывается 25–26 мускульных сегментов: 10–11 туловищных и 14–16 хвостовых. Нижняя челюсть значительно короче верхней. Челюстной аппарат неподвижен. Лопастей зачатков брюшных плавников увеличились. Грудные плавники подвижны. При плавании

предличинки они работают с высокой частотой. Траектория активного перемещения усложнилась. Плавучесть преимущественно нейтральная или слабо отрицательная. Предличинки большую часть времени находятся во взвешенном в толще воды пассивном состоянии. При этом они ориентированы вниз головой и периодически активно переплывают ближе к поверхности. Расположение и основные характеристики отделов пищеварительного тракта не изменились, но значительно усилилась их дифференцировка. Просвет участка, соответствующего желудку, стал шире. На внутренней поверхности стенок желудка и кишечника появились хорошо выраженные продольные складки. К зачатку печени сверху примыкает желчный пузырь, уже заполненный зеленовато-жёлтым секретом. Перистальтических движений не наблюдается.

В пигментации продолжили происходить заметные изменения. В пигментном слое ретины глаз появился гуанин, в их плотной чёрной окраске наблюдается множество опалесцирующих вкраплений с металлическим блеском. В пигментации предличинки доминирует чёрный пигмент. Коричневые меланофоры встречаются очень редко. Наиболее интенсивно окрашена дорсальная часть полости тела над пищеварительным трактом. Это скопление пигментных клеток на всём своём протяжении от глотки до анального отверстия, частично распространяется на боковую поверхность тела, охватывая нижнюю часть туловищной мускулатуры. На уровне от восьмого туловищного по первый–второй хвостовой мускульный сегмент меланофоры из этой группы распространяются на латеральную поверхность значительно дальше, иногда немного выше средней линии тела, а также каудальнее, в подхвостовое положение. Кроме этого, в непарном подхвостовом ряду присутствует ещё 8–12 отдельных очень мелких чёрных меланофоров. Одиночное крупное чёрное пятно присутствует между глазом и обонятельной капсулой и ещё одно непарное – на конце рыла сверху. Несколько таких клеток составляют пигментацию жировой капли, а также остатка желточного мешка и области непарного брюшного ряда. Отчётливое чёрное пятно располагается около основания зачатка брюшного плавника. На этой стадии отдельные штучные меланофоры могут встречаться на челюстях и разных участках поверхности тела.

Возраст 63–68 ч п.в., *TL* 2.53–2.66 мм (рис. 5а, 4б). В теле насчитывается 25–26 мускульных сегментов: 10–11 туловищных и 14–15

хвостовых. На продолжительном участке задней части хвостового отдела сегментация отсутствует. Плавучесть нейтральная или слабо отрицательная. Поведение не изменилось. Челюстной аппарат совершает слабые периодические движения, напоминающие мелкие судорожные подрагивания. Структура внутренней поверхности желудка и кишечника значительно усложнилась. Печень существенно увеличилась в размере. У некоторых особей в этом возрасте становятся заметны первые признаки перистальтической моторики.

В окраске предличинки участвуют только чёрные меланофоры. Интенсивная пигментация дорсальной части брюшины заметно распространилась в латеральном направлении, особенно в передней части брюшной полости. С ней полностью слилась группа меланофоров, расположенная ранее на нижнебоковой поверхности тела над задним отделом кишечника. Пигментное пятно у основания зачатка брюшного плавника сохраняется, начинается пигментация его свободной лопасти. В непарном подхвостовом ряду 15–19 мелких меланофоров.

Возраст ~80 ч п.в., *TL* 2.54–2.65 мм (рис. 5в). Переход на смешанное питание. В теле личинки насчитывается 24–26 мускульных сегментов: 10–11 туловищных и 14–15 хвостовых. Челюстной аппарат подвижен. В пищеварительном тракте периодически проходят волны перистальтической моторики. Личинки способны плавать по сложной траектории, легко ускоряясь и замедляясь, демонстрируют сложное поведение, пытаются захватывать челюстями объекты, напоминающие пищевые.

Количество форменных элементов в кровяном русле невелико, но заметно увеличилось. Значительно усложнилась кровеносная система. Функционируют сосуды мандибулярной, гиоидной и всех жаберных дуг. От спинной аорты на уровне второго–третьего сегментов тела отходит кишечная артерия, которая проходит над кишечником в каудальном направлении. Начиная с шестого–седьмого сегмента от неё в вентральном направлении отходят ветвящиеся в стенках кишечника сосуды, в результате чего формируется капиллярная сеть, охватывающая стенки кишечника почти до анального отверстия. Эти сосуды сливаются под пищеварительным трактом в подкишечную вену, направляющуюся в краниальном направлении под желудок, где начинают распадаться на капилляры, сеть которых охватывает жировую каплю с остатком желтка и

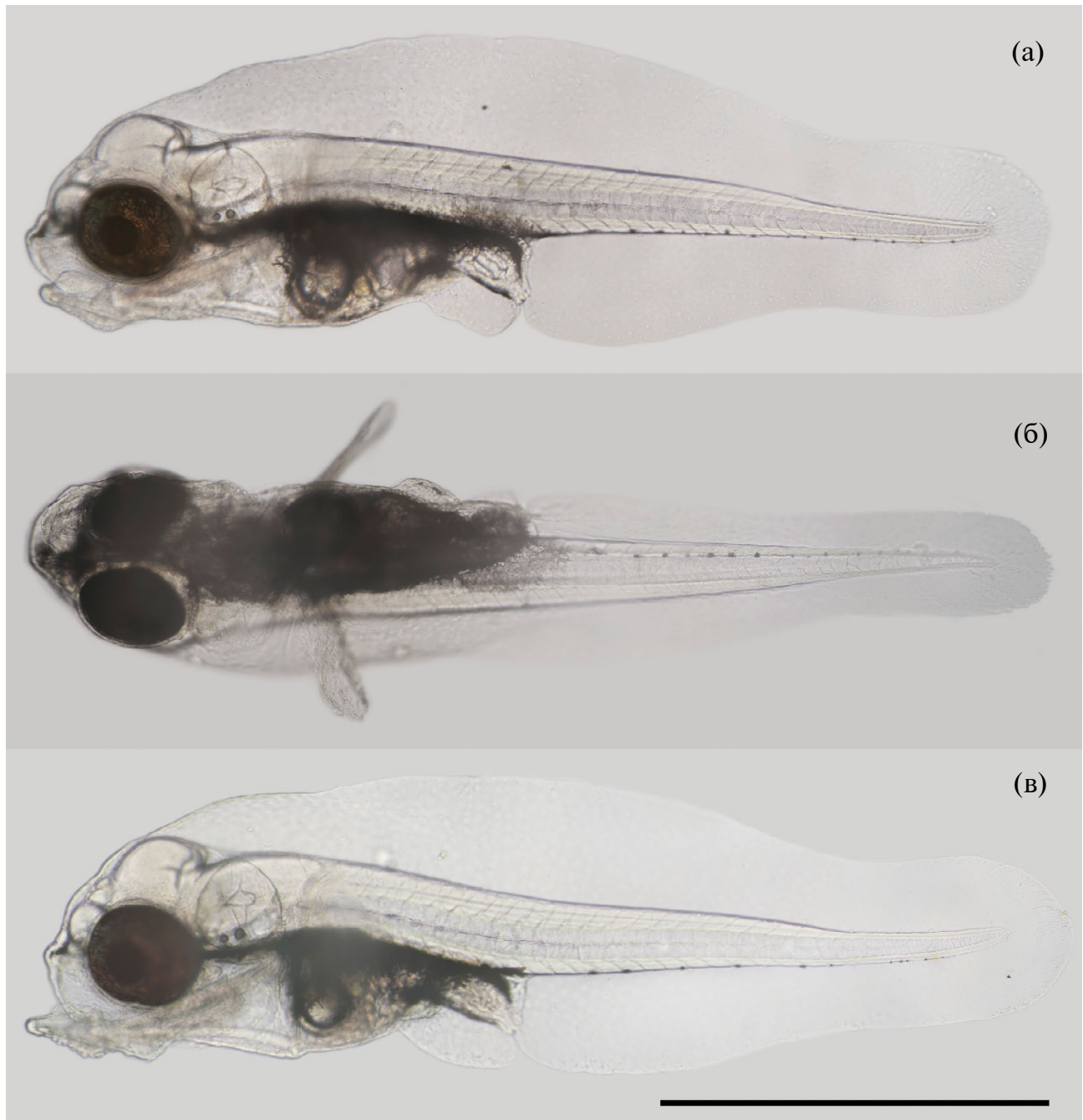


Рис. 5. Предличиночное и личиночное развитие *Monodactylus argenteus*: а — предличинка TL 2.53–2.66 мм, возраст 63–68 ч после вылупления (п.в.); б — другая предличинка примерно этого же возраста, вид с вентральной стороны; в — личинка, перешедшая на смешанное питание, TL 2.54–2.65 мм, ~80 ч. п.в. Масштаб (линейка общая): 1 мм.

печень. Потом эти сосуды собираются в один, самостоятельно впадающий в венозный синус. Так же хорошо развита капиллярная сеть сосудов, обеспечивающих головной отдел. Венозная кровь от головы собирается в парные передние кардинальные вены и по парным Кювьеровым протокам попадает в венозный синус. Функционирующие задние кардинальные вены на этой стадии обнаружить не удалось. Интенсивность

кровообращения в хвостовом отделе, по хвостовой артерии и хвостовой вене, значительно ниже, чем по описанным выше сосудам.

ОБСУЖДЕНИЕ

Уровни идентичности (> 99.8%) полученного сиквенса *COI* с таковыми для *M. argenteus* из GenBank и BOLD позволяют утверждать, что

исследуемый образец из акватории зал. Нячанг представляет вид *M. argenteus*. В этой части своего ареала *M. argenteus* не пересекается ни с одним из трёх других видов семейства Monodactylidae.

В работе Томас с соавторами (Thomas et al., 2020) продолжительность инкубационного периода *M. argenteus* составляла 18–20 ч. Принимая во внимание то, что во время проведения наших работ эмбрионы, инкубируемые в лаборатории, вылуплялись обычно в дневное время (~14:00–16:00), можно предположить, что *M. argenteus* нерестится вечером, в близкий к закату солнца период. У *M. sebae* в эксперименте (Akatsu et al., 1977) также отмечен вечерний нерест. Утром представители *M. argenteus* в зал. Нячанг скорее всего не нерестятся, так как в этом случае была бы высока вероятность поимки их икры на ранних стадиях развития, однако этого не происходило.

Данные о сезонности размножения *M. argenteus* в районе проведения работ отсутствуют. В наших ихтиопланктонных сборах икра вида встречалась с конца октября по начало мая. Это частично согласуется с результатами круглогодичного исследования состояния гонад *M. argenteus* Томас с соавторами (Thomas et al., 2020), проведённого в Индии: наличие у вида двух репродуктивных пиков – в феврале и октябре. Аналогичные результаты получены для другого вида рода – *M. falciformis*. Ласяк (Lasiak, 1984) считает, что *M. falciformis* в Ангольском заливе нерестится в течение всего периода – с октября по февраль. Возможно, что в районе проведения наших работ *M. argenteus* проявляет нерестовую активность и в другие периоды года, однако у нас пока нет данных для прояснения этого вопроса. В единственный сезон, в 1995 г, когда исследования были проведены в августе–октябре, в ихтиопланктонных пробах *M. argenteus* не обнаружен, а в июне–августе исследования ни разу не проводили.

M. argenteus известен как широко эвригалинный вид, однако данные об условиях и местах его нереста полностью отсутствуют. Его икра присутствовала в пробах, собранных в прибрежной зоне при морской солёности. Инкубация икры и содержание личинок в лабораторных условиях при полной морской солёности не вызывали отклонений в морфологии и гибели. Это даёт основания предполагать, что *M. argenteus* нерестится в местах с морской солёностью. В пользу этого свидетельствуют результаты исследования Томас с соавторами (Thomas et al., 2021), пока-

завшие, что в раннем онтогенезе до метаморфоза для *M. argenteus* из Индии наиболее благоприятна солёность от 20 до 35‰, а эвригалинность проявляется позже, после метаморфоза. Нерест такого же эвригалинного представителя рода, *M. falciformis* из Ангольского залива (Южная Африка), во взрослом состоянии встречающегося на сильно опреснённых участках, всё же проходит в прибрежной зоне моря, и даже не исключается его возможность в более удалённых от берега местах (Lasiak, 1984). В нашем исследовании наибольшее количество икры *M. argenteus* было обнаружено в пробах, собранных при высокой солёности и на удалении от ближайших эстуариев до 6 км.

В качестве морфологических особенностей яиц *M. argenteus*, кроме их размерных характеристик, можно отметить частичную сегментацию на гранулы желточной массы и относительно равномерную, интенсивную пигментацию поверхности тела, желточного мешка, жировой капли и передней половины спинной части протоптеригия зародыша в последней трети эмбрионального периода. В пигментации участвуют чёрные и коричневые меланофоры при полном доминировании последних. Особенности пигментации поздних эмбрионов сохраняются у предличинок после вылупления в течение примерно полусуток. Дополнительной деталью распределения пигментных клеток, более заметной у предличинок, является их полное отсутствие на апикальной части хвостового отдела, на протяжении области последних четырёх–шести сегментов и довольно продолжительной несегментированной части, следующей за ними. Эта особенность сохраняется и на более поздних стадиях до начала радикальной перестройки характера пигментации, результаты которой хорошо заметны уже в возрасте ~ 1.5 сут. По форме яиц, характеристикам их оболочек, положению единственной жировой капли, структурированности желтка и размеру перивителлинового пространства *M. argenteus* имеет определённое сходство с *M. sebae* (Akatsu et al., 1977). Предположительно вышеперечисленное характерно и для остальных представителей рода *Monodactylus*.

Размерные характеристики яиц *M. argenteus* в пределах его широкого ареала, очевидно, могут варьировать в значительно большем диапазоне, чем выявлено в наших исследованиях. Размер яиц *M. argenteus* из наших проб составлял 0.802 ± 0.005 (0.76–0.84) мм, а жировых капель в них 0.226 ± 0.002 (0.21–0.25) мм. У предста-

вителей вида из Индии оба размера оказались заметно больше — соответственно 0.860 и 0.233 мм (Thomas et al., 2020), возможно, это объясняется популяционными различиями. Абсолютная длина предличинки сразу после вылупления, по данным этих же авторов, была заметно меньше и составляла ~1.63 мм против нашего результата ~1.88 мм. Причиной такого расхождения может являться значительно более высокая температура инкубации, при которой выход из яйцевых оболочек может происходить на более ранних стадиях, с меньшими размерами и с более низкой общей морфологической дифференцировкой.

В изменении сегментной формулы наблюдалась характерная для большинства исследованных костистых рыб динамика. Максимальное число сегментов (31–32) отмечено в конце эмбрионального периода, за 1–2 ч до вылупления. В дальнейшем их количество плавно сокращалось как за счёт туловищных сегментов, так и за счёт хвостовых. К моменту перехода на внешнее питание в теле личинок насчитывалось 24–26 мускульных сегментов.

Отмеченные выше особенности в развитии пигментации от позднего эмбриогенеза до перехода в личиночное состояние состоят в быстрых переменах в количестве, распределении и изменении состава участвующих в окраске предличинки и ранних личинок пигментных клеток. Число доминировавших у эмбрионов и ранних предличинки коричневых меланофоров сокращается, и за сутки до перехода на внешнее питание они полностью исчезают.

Относительно равномерное распределение коричневых меланофоров с присутствием немногочисленных чёрных на всей поверхности тела, кроме апикальной части хвостового отдела, задней части спинной, всей хвостовой и передней части преанальной и задней части постанальной плавниковых складок у только что вылупившихся предличинки постепенно приобретает элементы неравномерности. Сначала это происходит за счёт перераспределения имеющихся пигментных клеток. Уже менее чем через сутки после вылупления области относительно более плотной пигментации формируются на поверхности головного отдела, перикардальной полости, остатка желточного мешка и на туловищной мускулатуре, а также складках протоптеригия с центрами на уровне анального отверстия. Примерно через 1.5 сут после вылупления при сохранении общего характера распределения пигментных клеток наблюдает-

ся заметное уменьшение числа коричневых меланофоров, которые вносили основной вклад в окраску предличинки на предыдущих стадиях. Постепенно происходит полная депигментация большей части поверхности туловищной мускулатуры, протоптеригия и головного отдела. При этом чёрные меланофоры начинают формировать интенсивную окраску дорсальной и латеральной частей брюшной полости и нижней части туловищной мускулатуры, прилежащей к ней, и в области перехода в хвостовой отдел. Кроме этого, отдельные чёрные меланофоры присутствуют на конце рыла сверху, несколько на вентральной части брюшного отдела и до 19 очень мелких составляют непарный подхвостовой ряд. Зачатки брюшных плавников у *M. argenteus* закладываются очень рано и начинают пигментироваться до перехода в личиночное состояние. У *M. sebae* брюшные плавники также закладываются очень рано и быстро достигают большого размера (Akatsu et al., 1977). При этом известно, что у всех видов рода *Monodactylus* в дальнейшем они подвергается редукции и у взрослых представителей рода отсутствуют или находятся в сильно редуцированном состоянии (Nelson et al., 2016).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы очень признательны дирекции и сотрудникам Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в организации и проведении исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при поддержке исследовательской программы Эколан Э 3.1 Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Шадрин А.М., Семенова А.В., Нгуен Тху Хай Тхань. 2022. Раннее развитие *Pardachirus pavoninus* (Soleidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам), идентифицированного с помощью метода ДНК-баркодинга // *Вопр. ихтиологии*. Т. 62. № 1. С. 100–116. <https://doi.org/10.31857/S0042875222010155>
- Akatsu S., Ogasawara Y., Yasuda F. 1977. Spawning behavior and development of eggs and larvae of the Striped Fingerfish, *Monodactylus sebae* // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 23. № 4. P. 208–214. <https://doi.org/10.11369/jji1950.23.208>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references

(<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 11/2023).

Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 11/2023).

Lasiak T. 1984. The reproductive biology of the moony, *Monodactylus falciformis*, in Algoa Bay // S. Afr. J. Zool. V. 19. № 3. P. 250–252.

<https://doi.org/10.1080/02541858.1984.11447888>

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>

Randall J.E., Lim K.K.P. Lim K.K.P. 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 8. P. 569–667.

Smith W.L., Ghedotti M.J., Domínguez-Domínguez O. et al. 2022. Investigations into the ancestry of the Grape-eye

Seabass (*Hemilutjanus macrophthalmos*) reveal novel limits and relationships for the Acropomatiformes (Teleostei: Percomorpha) // Neotrop. Ichthyol. V. 20. № 3. Article e210160.

<https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0160>

Thomas D., Kailasam M., Rekha M.U. et al. 2020. Captive maturation, breeding and seed production of the brackishwater ornamental fish silver moony, *Monodactylus argenteus* (Linnaeus, 1758) // Aquac. Res. V. 51. № 11. P. 4713–4723.

<https://doi.org/10.1111/are.14816>

Thomas D., Rekha M.U., Angel J.R.J. et al. 2021. Effects of salinity amendments on the embryonic and larval development of a tropical brackishwater ornamental silver moony fish, *Monodactylus argenteus* (Linnaeus, 1758) // Aquaculture. V. 544. Article 737073.

<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737073>

EARLY DEVELOPMENT OF *MONODACTYLUS ARGENTEUS* (MONODACTYLIDAE) FROM COASTAL WATERS OF CENTRAL VIETNAM, IDENTIFIED WITH DNA BARCODING

A. M. Shadrin^{1, *}, A. V. Semenova^{1, 2}, and Nguyen Thi Hai Thanh³

¹Moscow State University, Moscow, Russia

²Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³Coastal Branch, Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam

*E-mail: shadrin-mail@mail.ru

Late embryonic and early larval development (until first feeding) of *Monodactylus argenteus* have been studied. The chronology of development and a detailed morphological description of the eggs, embryos, and early larvae are presented. The eggs of *M. argenteus* were obtained from ichthyoplankton catches from the coastal waters of Central Vietnam and incubated under laboratory conditions at a temperature of about 24°C. The taxonomic identification was performed using the molecular-genetic method of DNA barcoding based on gene cytochrome oxidase 1 subunit (*COI*) from mitochondrial DNA.

Keywords: *Monodactylus argenteus*, silver damselfish, egg, larva, ichthyoplankton, cytochrome oxidase, taxonomic identification.