

УДК 597.58.591.486

ОРГАН ОБОНЯНИЯ У АНЕМОНОВЫХ РЫБ РОДА *AMPHIPRION* (AMPHIPRIONINAE, POMACENTRIDAE)

© 2024 г. Н. И. Пащенко^{1,*}, Л. Т. К. Оань², А. О. Касумян^{1,3}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

³Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: visitgrusha@gmail.com

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.

После доработки 20.05.2023 г.

Принята к публикации 26.06.2023 г.

Изучена морфология органа обоняния у пяти видов анемоновых рыб рода *Amphiprion*: *A. polymnus*, *A. clarkii*, *A. frenatus*, *A. perideraion* и *A. ocellaris*. У всех рыб имеется одна ноздря, обонятельная розетка стреловидного типа, отсутствует вторичная складчатость на обонятельных складках, имеется два вентиляционных мешка (эпимаидальный и более крупный лакримальный). Розетка располагается на медиальной (*A. clarkii* и *A. perideraion*) или вентромедиальной (*A. polymnus*, *A. frenatus*, *A. ocellaris*) стороне обонятельной полости, число складок в розетке увеличивается по мере роста рыб. Наибольшее общее число складок у *A. polymnus* – 24. В розетке у большинства амфиприонов обнаружены интеркалярные (у четырёх видов) и дихотомические (у трёх видов) складки, крайне редко встречающиеся у других рыб. Нетипичные складки возникают в онтогенезе рыб позже обычных, но в разных частях розетки, их численность у амфиприонов различается, у отдельных особей *A. polymnus* они преобладают. Уклон медиальной и латеральной сторон розетки в сторону входных отверстий вентиляционных мешков (*A. polymnus*, *A. frenatus*) рассматривается как структурная адаптация, улучшающая водообмен у поверхности обонятельных складок и получение рыбами запаховой информации. Связь между устройством органа обоняния и эврибионтностью амфиприонов, их специализацией и прочностью ассоциации с симбионтными актиниями не выявлена. Изложено представление об эволюционном тренде от просто устроенного органа обоняния (*A. clarkii*) к морфологически более сложному (*A. polymnus* и *A. frenatus*) в роде *Amphiprion* после раннего отделения от общего ствола подрода *Actinicola* (*A. ocellaris*, *A. percula*).

Ключевые слова: анемоновые рыбы, *Amphiprion polymnus*, *Amphiprion clarkii*, *Amphiprion frenatus*, *Amphiprion perideraion*, *Amphiprion ocellaris*, орган обоняния, обонятельная розетка, атипичные обонятельные складки.

DOI: 10.31857/S0042875224010101, **EDN:** HMPFWR

Рыбы рода *Amphiprion*, включающего по разным оценкам 28 или 29 видов, относятся к одним из наиболее обычных помацентровых Pomacentridae, обитающих на коралловых рифах и других мелководных участках обширной Индо-Западно-Тихоокеанской области Мирового океана, в том числе в водах Вьетнама (Allen, 1991; Fautin, Allen, 1997; Randall et al., 1997; Астахов, 2002; Bridge et al., 2012; Colleye et al., 2016; Froese, Pauly, 2023). Благодаря своей способности вступать в тесные мутуалистические отношения с актиниями, в ассоциации с которыми амфиприоны проводят большую часть своей жизни, эти рыбы давно являются объектами наблюдений и

специальных исследований (Colleye et al., 2016; Feeney, Brooker, 2017; Klann et al., 2022). Большое число публикаций посвящено взаимоотношениям амфиприонов с симбиотическими актиниями и механизмам, обеспечивающим выбор рыбами специфичных видов актиний-хозяев; способности противостоять токсичности актиний, а также поведению, коммуникациям и многим другим особенностям биологии амфиприонов (Buston, 2004; Buston, García, 2007; Roopin, Chadwick, 2009; Ricciardi et al., 2010; Cleveland et al., 2011; Colleye et al., 2011; Iwata, Manbo, 2013; Burke da Silva, Nedosyko, 2016; Nguyen et al., 2019; Pryor et al., 2020).

Среди свыше 1000 видов актиний симбиотическими являются лишь 10 (Fautin, Allen, 1997; Daly et al., 2007). Некоторые из амфиприонов (*A. clarkii*) поселяются на актиниях любого из этих видов, другие избирают только определённые виды актиний, проявляя разный уровень специфичности. Например, *A. frenatus*, *A. perideraion* и *A. sandaracinos*, обитающие в прибрежных водах Южного Вьетнама, встречаются каждый в симбиозе только с одним видом актиний, но проявляют разную прочность ассоциации с актиниями-хозяевами (Астахов, 2002).

Выбор амфиприонами нужного им хозяина происходит при участии обоняния, позволяющего различать актинии по запаху и проявлять врождённое предпочтение по отношению к запаху специфических для каждого из амфиприонов симбиотических актиний (Miyagawa, Hidakaka, 1980; Arvedlund et al., 1999; Elliott, Mariscal, 2001; Brolund et al., 2003; Miyagawa-Kohshima et al., 2014; Roux, Lecchini, 2015). Обнаружена способность ранней молоди амфиприонов (ещё на стадии эмбриона до или сразу после вылупления) импринтировать запахи специфических актиний, что усиливает врождённые обонятельные предпочтения (Arvedlund, Nielsen, 1996; Arvedlund et al., 1999, 2000a; Dixon et al., 2011; Miyagawa-Kohshima et al., 2014). Обонятельная рецепция обеспечивает не только выбор нужной актинии при расселении молоди амфиприонов на рифе, но, как полагают, и восприятие химических сигналов-ориентиров, благодаря которым личинки, завершающие пелагическую фазу жизни в открытом океане, находят путь к родным местам в прибрежье (Dixon et al., 2008, 2011). Установлено, что ранняя молодь амфиприонов значительно лучше, чем молодь других коралловых рыб с пелагической фазой, способна возвращаться к родным местам для поселения (Jones et al., 2005; Almany et al., 2007). Многие запахи, сигнализирующие об опасности (запах хищных рыб; феромон тревоги, содержащийся в коже; вещества, выделяющиеся в воду стрессированными рыбами), вызывают у амфиприонов защитное поведение (Manassa et al., 2013a, 2013b).

Несмотря на важное значение запахов в поведении амфиприонов, сведения о морфологии обонятельной системы у взрослых рыб остаются отрывочными и бессистемными (Arvedlund, Kavanagh, 2009). Цель нашей работы – изучить

морфологию органа обоняния у амфиприонов, встречающихся в прибрежных водах Южного Вьетнама, и провести её сравнительный анализ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морфологическому исследованию подвергнуты амфиприоны пяти видов: *A. polymnus* абсолютной длиной тела (*TL*) 2.43–14.00 см (59 экз.), *A. frenatus* (8.2–12.5 см, 9 экз.), *A. clarkii* (6.6–14.0 см, 29 экз.), *A. perideraion* (7.0–9.0 см, 4 экз.) и *A. ocellaris* (4.5–5.6 см, 5 экз.). Рыбы приобретены в аквариумных магазинах г. Нячанг, в которые их поставляют местные рыбаки-дайверы, отлавливающие рыб на коралловых рифах зал. Нячанг или прилегающих участках Восточного моря. После доставки рыб в лабораторию Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра измеряли их длину (*TL*) и фиксировали в 10%-ном формалине, через 2 недели переводили в 70%-ный этанол. Под бинокулярным микроскопом МБС-1 у всех 106 рыб препарировали и исследовали морфологию левого органа обоняния, примерно у 25% рыб – оба органа. При подсчёте складок в обонятельной розетке учитывали все складки, независимо от их размера, две лопасти дихотомической складки считали за одну складку. Для измерений применяли окулярный микрометр. Фотографии сделаны цифровой фотокамерой Levenhuk M500 Base (Levenhuk, Inc.). Потоки воды в органе обоняния исследовали при механической имитации движения челюстей на фиксированных препаратах с использованием взвеси чёрной туши.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Орган обоняния

Орган обоняния расположен перед глазами: у *A. polymnus*, *A. clarkii*, *A. frenatus* и *A. perideraion* на небольшом от них расстоянии, у *A. ocellaris* рядом с глазами. Ноздря одна, небольшая, у *A. ocellaris* и *A. perideraion* располагается на равном расстоянии от края глаза и верхней челюсти; у *A. polymnus*, *A. clarkii* и особенно у *A. frenatus* – ближе к верхней челюсти (рис. 1). У *A. polymnus* ноздря выглядит в виде широкой и короткой воронки, слегка вытянутой в rostroкаудальном направлении, окружённой выступающим над поверхностью головы широким ободком, ко-

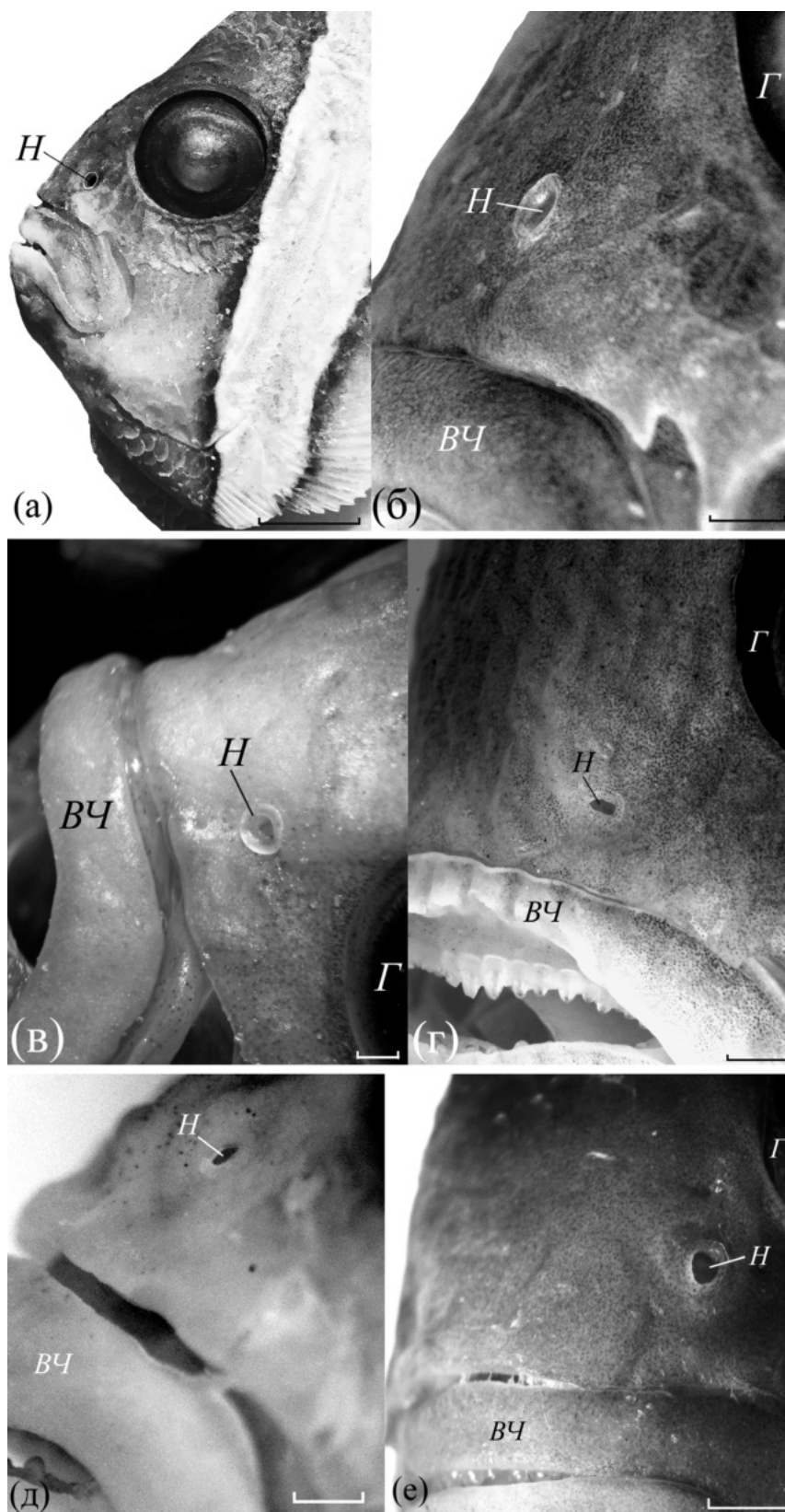


Рис. 1. Расположение органа обоняния у амфиприонов: а, б – *Amphiprion clarkii* TL 11.0 см; в – *A. polymnus* TL 8.7 см; г – *A. frenatus* TL 9.7 см; д – *A. ocellaris* TL 5.3 см; е – *A. perideraion* TL 8.0 см, вид слева сверху. Здесь и на рис. 2: *H* – ноздря; *Г* – глаз; *ВЧ* – верхняя челюсть. Масштаб, мм: а – 5.0; б, г, д – 1.0; в – 0.5; е – 2.0.

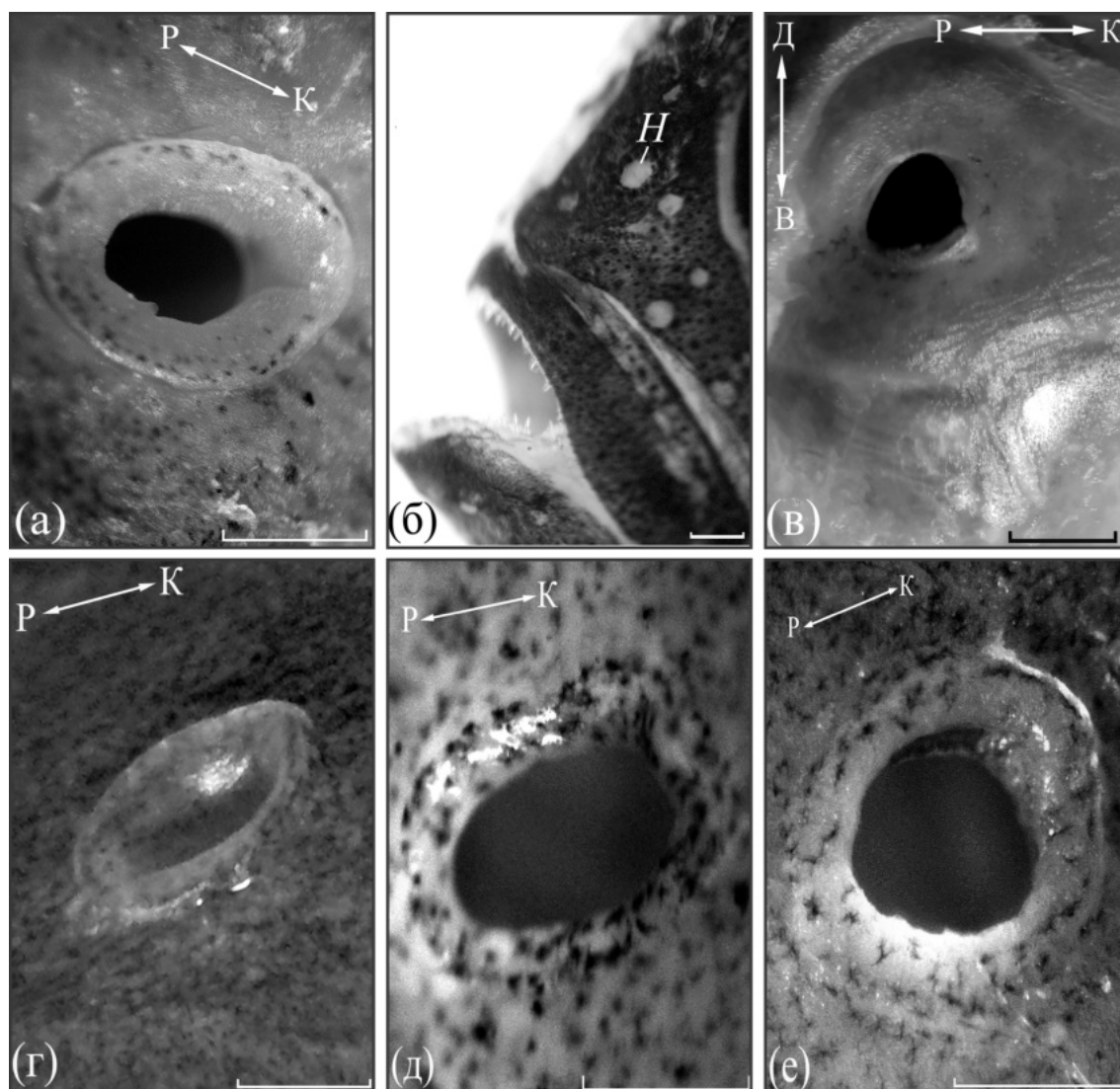


Рис. 2. Ноздря у амфиприонов: а, б – *A. polymnus* TL 12.5 и 2.43 см; в – *A. polymnus* TL 14.0 см, вид со стороны обонятельной полости; г – *Amphiprion clarkii* TL 11.0 см; д – *A. frenatus* TL 9.7 см; е – *A. perideraion* TL 8.0 см. Направления (↔): Д–В – дорсо-совентральное, Р–К – ростокаудальное. Масштаб: 0.5 мм.

торый у самого мелкого экземпляра TL 2.43 см ещё отсутствует (рис. 2а, 2б). Внутри обонятельной полости ноздря открывается в виде глубокой и широкой воронки с уплощёнными краями (рис. 2в). У *A. clarkii* ноздря вытянута в ростокаудальном направлении сильнее, но ободок выступает слабо. Ноздря у *A. ocellaris*, *A. perideraion* и *A. frenatus* круглая. Ободок у *A. ocellaris* отсутствует, у *A. perideraion* и *A. frenatus* он чуть выше с отчётливым возвышением его каудальной части. У *A. frenatus* ободок ноздри имеет фестончатые выросты (рис. 2г–2е).

Обонятельная розетка и складки

У всех амфиприонов обонятельная розетка стреловидного типа, расположена в эллипсо-

идной обонятельной полости напротив входа ноздри. Симметричная и овальная по форме розетка размещена у *A. clarkii* и *A. perideraion* на медиальной поверхности обонятельной полости, у *A. ocellaris* – на вентромедиальной поверхности, как и у *A. polymnus* и *A. frenatus*, у которых розетка несимметричная, у крупных особей сердцевидная по форме с расширенной ростральной частью, но почти круглая у мелких рыб (рис. 3, 4). У *A. polymnus* розетка занимает почти всю обонятельную полость по длине, но значительно меньше полости по ширине. У *A. frenatus* розетка не только меньше по ширине, но и короче, чем обонятельная полость, т. е. заполняет ещё меньший её объём (табл. 1).

Таблица 1. Некоторые морфологические показатели особей разного размера пяти видов рода *Amphiprion*

TL, см	Nof	c	o	Ln	Wn	Lo	Lr	Wr	Lr	Wr	Lr, в % Lo	Wr, в % Lr	n
<i>A. polymnus</i>													
2.43	7	6.7	2.9	0.20	0.15	0.60	0.50	0.27	2.06	1.03	83.33	54.00	1
5.1–6.0	13–17	13.8	4.3	0.56	0.46	1.84	1.54	1.34	2.73	2.38	84.24	86.92	8
6.1–7.0	15–16	14.8	4.5	0.60	0.55	1.97	1.80	1.30	2.76	2.00	91.85	72.57	3
7.1–8.0	14–19	17.2	5.1	0.73	0.71	2.08	1.88	1.61	2.49	2.14	90.12	85.71	13
8.1–9.0	15–19	19.0	5.6	0.84	0.80	2.24	2.02	1.63	2.38	1.92	90.30	80.79	11
9.1–10.0	17–21	21.2	6.0	0.90	0.86	2.59	2.28	1.85	2.38	1.94	88.02	81.27	8
10.1–11.0	19–21	23.9	7.1	1.02	1.00	2.78	2.44	1.86	2.28	1.74	88.06	75.98	5
11.1–12.0	20–23	25.0	6.9	1.15	1.08	3.12	2.64	1.96	2.23	1.66	84.58	75.02	5
12.1–13.0	18–21	27.8	7.3	1.20	1.10	3.18	2.70	2.23	2.12	1.74	85.03	82.84	4
14.0	24	29.5	8.8	1.20	1.20	3.70	3.20	2.30	2.29	1.64	86.49	71.88	1
<i>A. clarkii</i>													
6.6	13	15.0	5.0	0.60	0.50	1.80	1.50	1.30	2.27	1.97	83.33	86.67	1
7.1–8.0	15–17	15.9	4.9	0.70	0.60	2.40	1.90	1.40	2.47	1.82	80.44	79.96	4
8.1–9.0	15–18	18.6	5.6	0.80	0.70	2.50	2.00	1.30	2.29	1.49	80.88	64.15	5
9.1–10.0	13–17	21.0	6.1	0.90	0.70	2.50	2.10	1.45	2.18	1.50	82.91	70.15	5
10.1–11.0	17–21	22.7	6.2	1.00	0.85	2.75	2.30	1.50	2.13	1.39	83.22	65.84	12
12.0	16	24.0	7.1	1.20	1.00	2.70	2.00	1.40	1.67	1.17	74.07	70.00	1
14.0	19	29.0	8.2	1.20	1.00	3.00	2.20	1.80	1.57	1.29	73.33	81.82	1
<i>A. frenatus</i>													
8.1–9.0	12–13	18.0	5.1	0.80	0.75	2.20	1.70	1.30	1.98	1.51	77.43	76.47	2
9.1–10.0	12–13	22.9	5.6	0.90	0.83	2.63	2.20	1.60	2.23	1.62	83.65	72.73	4
11.1–12.0	11–14	25.0	6.8	0.95	0.80	3.05	2.30	1.55	1.97	1.33	75.27	67.12	2
12.5	20	28.0	6.8	1.20	1.10	3.50	2.40	2.00	1.92	1.60	68.57	83.33	1
<i>A. perideraion</i>													
7.0	14	16.0	3.6	0.50	0.50	1.70	1.50	1.30	2.14	1.86	88.24	86.67	1
7.1–8.0	14	18.5	4.6	0.75	0.65	1.75	1.40	1.15	1.81	1.49	80.23	82.31	2
9.0	15	23.0	5.1	0.70	0.65	1.90	1.60	1.20	1.78	1.33	84.21	75.00	1
<i>A. ocellaris</i>													
4.5	12	11.5	3.3	0.50	0.40	1.30	1.10	1.00	2.44	2.22	84.62	90.91	1
5.1–6.0	13–14	13.3	3.3	0.43	0.40	1.45	1.18	1.03	2.24	1.95	81.38	87.29	4

Примечание. Nof – число обонятельных складок всех типов, шт.; c – длина головы, o – диаметр глаза; Ln, Wn – длина и ширина ноздри; Lo – длина обонятельной полости; Lr, Wr – длина и ширина обонятельной розетки. Здесь и в табл. 2: TL – абсолютная длина тела, n – число исследованных рыб, экз.

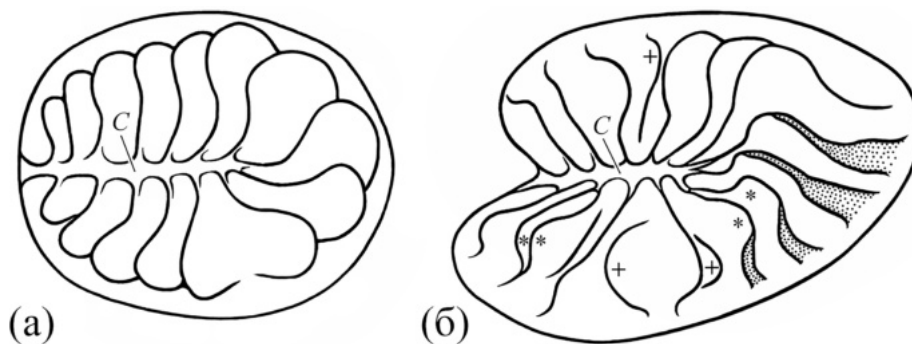


Рис. 3. Схема обонятельной розетки *Amphiprion clarkii* (а) и *A. polymnus* (б): C – септа центральной складки; складки: (*) – раздвоенные, (+) – не связанные с септой.

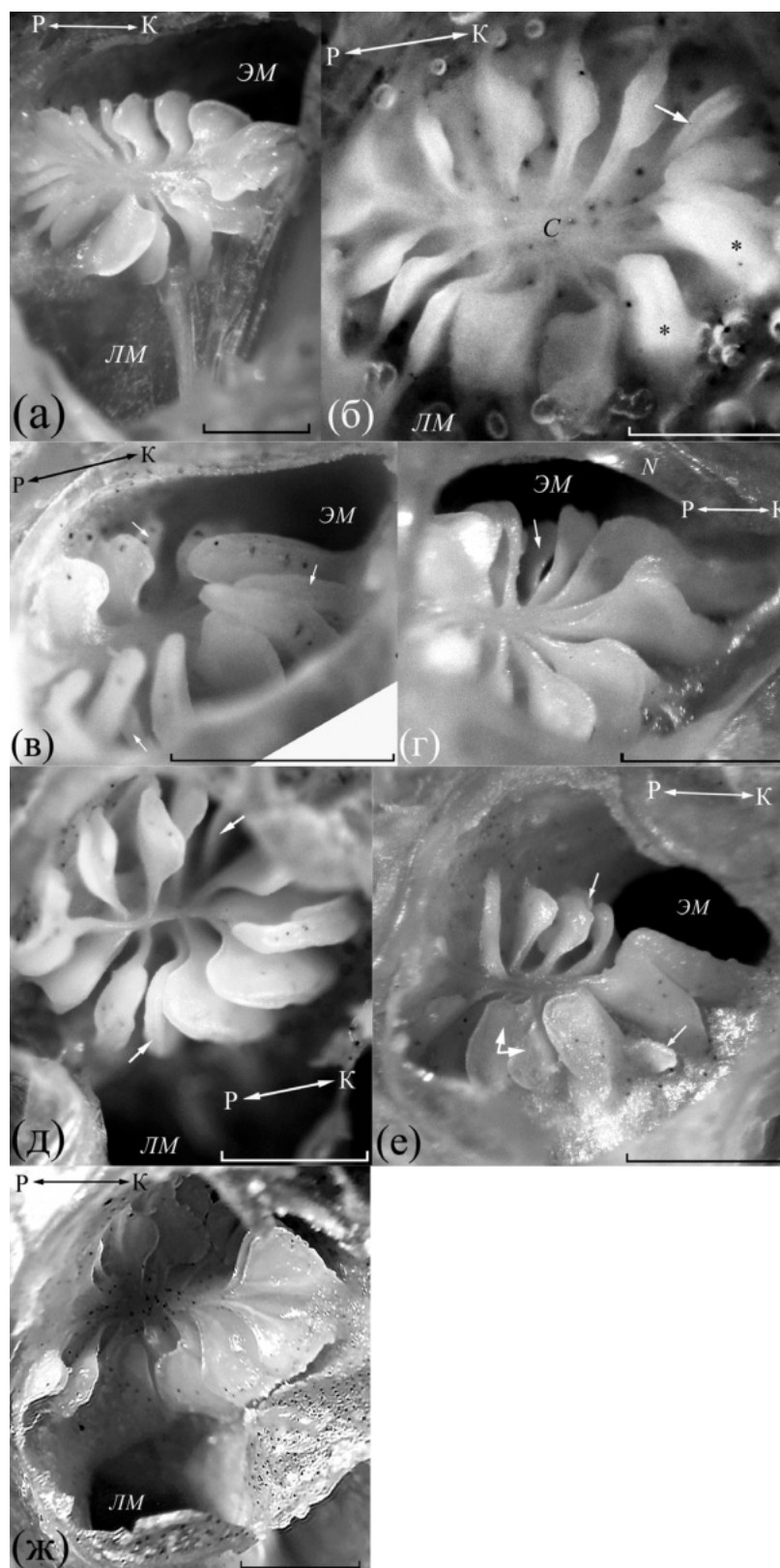


Рис. 4. Обонятельная розетка у амфиприонов: а – *Amphiprion clarkii* TL 11.0 см, б – *A. perideraion* TL 8.0 см, в – *A. ocellaris* TL 5.3 см, г – *A. polymnus* TL 8.0 см; д–ж – *A. frenatus* TL соответственно 9.7, 10.0 и 12.5 см. ЛМ, ЭМ – отверстия лакримального и этмоидального вентиляционных мешков; N – nasale; (→) – интеркалярные складки, (↗) – дихотомическая складка. Ост. обозначения см на рис. 2, 3. Масштаб, мм: а, б – 0.5; в–и – 1.0.

Розетка состоит из центральной складки, расположенной ростокаудально, и отходящих от её передней расширенной части (септы) боковых складок. С ростральной стороны септа соединена со стенкой обонятельной полости, каудальный конец центральной складки свободный и языкообразный по форме, как и дистальные концы боковых складок. У *A. polymnus* и *A. frenatus*, в отличие от других амфиприонов, центральная складка короче обонятельной розетки, а септа в местах отхождения боковых складок слегка расширена и сильно прогнута. Расширение септы составляет ~ 200–250 мкм, более заметно у *A. perideraion* и особенно у *A. clarkii* TL > 10.0 см – ~350–400 мкм. У одного из *A. perideraion* TL 8.0 см отмечено расширение септы до 400 мкм (рис. 4б).

Общее число обонятельных складок достигает у *A. ocellaris* 14, у *A. perideraion* – 15, у *A. frenatus* – 20, у *A. clarkii* – 21, у *A. polymnus* – 24 шт. У *A. polymnus* и *A. frenatus* складки на латеральной стороне розетки крупнее, чем на медиальной стороне. У *A. clarkii*, *A. ocellaris* и *A. perideraion* складки с обеих сторон розетки одинаковые по размерам. Число складок у рыб одного вида при сходной длине тела может различаться, при этом на латеральной стороне розетки складок, как правило, на 1–4 шт. больше, чем на медиальной. В левом и правом органах одной и той же особи число складок в розетке также может различаться на 1–2 шт. Толщина обонятельных складок у *A. frenatus* ~ 30–40, у *A. ocellaris* ~ 60–65, *A. polymnus* ~ 65–75, у *A. clarkii* ~ 75–80, а у *A. perideraion* ~ 85–105 мкм. Складки в каудальной части розетки у разных амфиприонов различаются по форме и толщине (рис. 5). Дистальный край складок в каудальной части розетки у *A. clarkii* и *A. perideraion* утолщён соответственно до ~ 100–

110 и ~ 150–200 мкм, а у крупных особей *A. polymnus* TL > 10.0 см расширено только его основание – ~ 200–250 мкм. Вторичная складчатость на складках отсутствует у всех видов.

У *A. polymnus* и *A. frenatus* медиальная и латеральная стороны в средней части розетки имеют хорошо выраженные уклоны, направленные от септы к отверстиям этмоидального и лакриального вентиляционных мешков (описание вентиляционных мешков приведено ниже). Складки, ориентированные в сторону отверстий вентиляционных мешков, меньше по размерам, чем другие, а их дистальные концы из-за уклонов розетки расположены ниже, чем проксимальные, и фактически вдаются в отверстия вентиляционных мешков (рис. 4ж). У остальных амфиприонов розетки находятся на плоском основании без уклонов.

Нетипичные складки

У *A. polymnus* и *A. frenatus* на медиальной и латеральной сторонах розетки обнаружены раздвоенные складки, встречающиеся обычно среди складок, находящихся напротив отверстий вентиляционных мешков (табл. 2). При отхождении от септы раздвоенные складки имеют общее начало, но дихотомически разделяются на две сходные по размерам самостоятельные лопасти. Лопасты могут тесно примыкать друг к другу или широко расходиться (рис. 6). У *A. polymnus* найдены складки, которые сохраняют общее основание не только в месте прикрепления к септе, но и по всей длине складки, расходясь вверх от основания на две равные лопасти (рис. 7). Раздваивающиеся складки мы назвали дихотомическими, с подразделением их на горизонтально дихотомические и вертикально дихотомические.

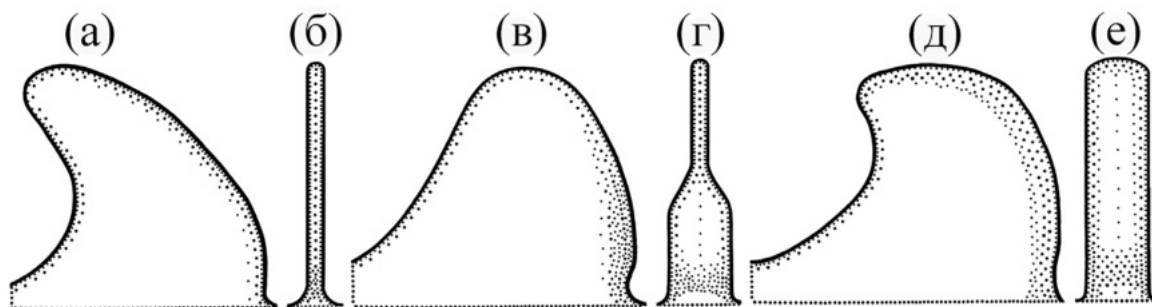


Рис. 5. Форма складок, располагающихся в каудальной части обонятельной розетки: а, б – *Amphiprion clarkii*, *A. frenatus* и *A. ocellaris*; в, г – *A. polymnus*; д, е – *A. perideraion*; а, в, д – вид складки сбоку; б, г, е – вертикальный профиль складки.

Таблица 2. Число нетипичных складок на латеральной и медиальной сторонах обонятельной розетки у особей *Amphiprion polymnus* и *A. frenatus* разного размера

TL, см	Дихотомические складки					Интеркалярные складки					n
	Сторона				n*	Сторона				n*	
	латеральная		медиальная			латеральная		медиальная			
	Nf	n*	Nf	n*		Nf	n*	Nf	n*		
<i>A. polymnus</i>											
2.1–3.0											1
5.1–6.0	$\frac{0-1}{0.4}$	3	$\frac{0-1}{0.1}$	1	4	$\frac{1-4}{2.0}$	8	$\frac{1-3}{1.4}$	8	8	8
6.1–7.0	$\frac{0-1}{0.7}$	2			2	$\frac{1-2}{1.3}$	3	$\frac{0-2}{1.0}$	2	3	3
7.1–8.0	$\frac{0-2}{0.9}$	10	$\frac{0-2}{0.5}$	5	12	$\frac{1-3}{2.1}$	13	$\frac{0-3}{1.8}$	12	13	13
8.1–9.0	1	11	$\frac{0-1}{0.3}$	3	11	$\frac{1-3}{2.4}$	11	$\frac{1-2}{1.6}$	11	11	11
9.1–10.0	$\frac{0-2}{1.3}$	7	$\frac{0-1}{0.3}$	2	8	$\frac{0-3}{2.1}$	7	$\frac{0-3}{1.6}$	7	8	8
10.1–11.0	$\frac{0-1}{0.8}$	4	$\frac{0-1}{0.4}$	2	4	$\frac{0-3}{1.6}$	4	$\frac{0-3}{1.8}$	4	4	5
11.1–12.0	$\frac{1-2}{1.4}$	5	$\frac{0-1}{0.8}$	4	5	$\frac{2-4}{2.8}$	5	$\frac{1-3}{2.0}$	5	5	5
12.1–13.0	1	4	$\frac{1-2}{1.3}$	4	4	$\frac{2-3}{2.3}$	4	$\frac{1-2}{1.5}$	4	4	4
13.1–14.0	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1
<i>A. frenatus</i>											
8.1–9.0	$\frac{0-1}{0.5}$	1			1	$\frac{0-1}{0.5}$	1			1	2
9.1–10.0	$\frac{0-1}{0.8}$	3	$\frac{0-1}{0.5}$	2		$\frac{1-3}{1.8}$	4	$\frac{0-2}{1.3}$	3	4	4
11.1–12.0	$\frac{0-1}{0.5}$	1	$\frac{0-1}{0.5}$	1	1	$\frac{1-3}{2.0}$	2	$\frac{0-2}{1.0}$	1	2	2
12.1–13.0	1	1			1	2	1	3	1	1	1

Примечание. Nf – число складок, шт.; *указано число рыб, у которых обнаружены соответствующие складки; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение.

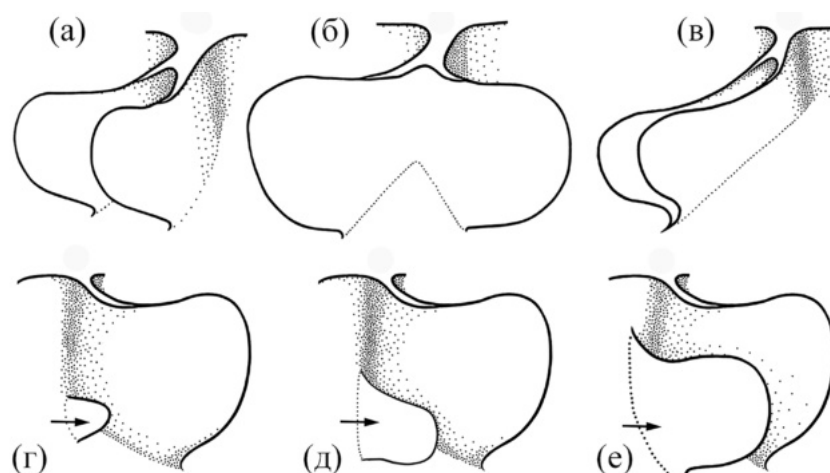


Рис. 6. Нетипичные складки в обонятельной розетке *Amphiprion polymnus*: а, б – горизонтально дихотомические складки с соответственно узко и широко расходящимися лопастями; в – вертикально дихотомическая складка, г–е – интеркалярная складка (→) на разных стадиях формирования.

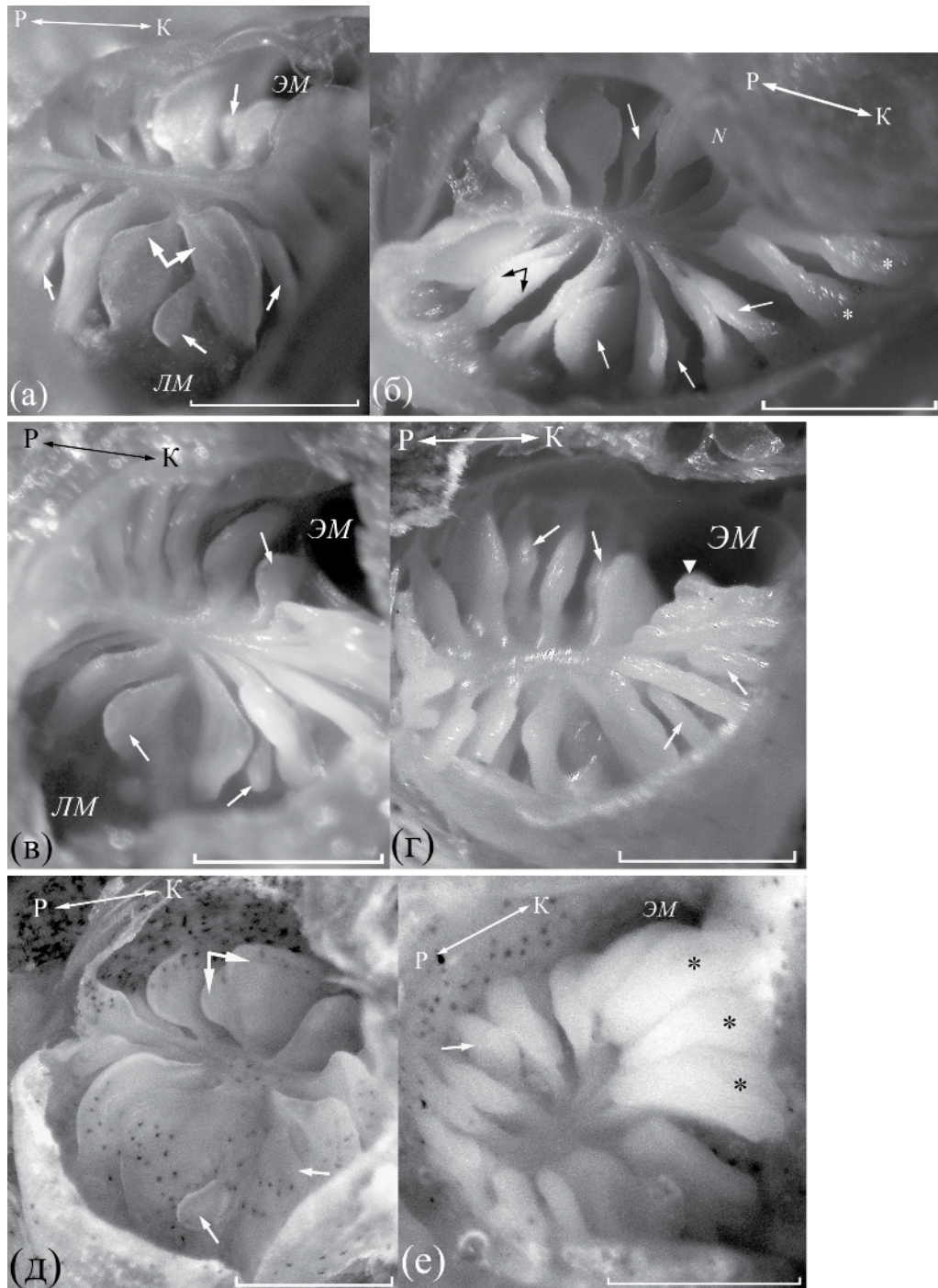


Рис. 7. Нетипичные складки в обонятельной розетке амфиприонов: а, б, в, г – *Amphiprion polymnus* TL соответственно 8.2, 12.0, 9.2 и 8.0 см; д – *A. frenatus* TL 9.8 см; е – *A. perideraion* TL 7.0 см; (*) – утолщения дистальных частей складок, (▽) – необычная вторичная складчатость. Ост. обозначения см. на рис. 2, 4. Масштаб: 1.0 мм.

У одного из *A. polymnus* TL 12.0 см в одном органе обоняния горизонтально дихотомической была лопасть центральной складки (рис. 7б). Горизонтально дихотомическая складка найдена у одного из *A. clarkii* TL 11.0 см, в розетке она занимает положение напротив входа в лакримальный вентиляционный мешок.

У всех особей *A. polymnus* TL > 5.0 см, *A. ocellaris* и *A. frenatus* TL > 8.5 см в обонятельной розетке найдены складки, нормально ориентированные по отношению к септе, но не соединяющиеся с ней. Такие складки мы назвали интеркалярными (рис. 7). Интеркалярные складки обнаружены также у трёх из четырёх исследован-

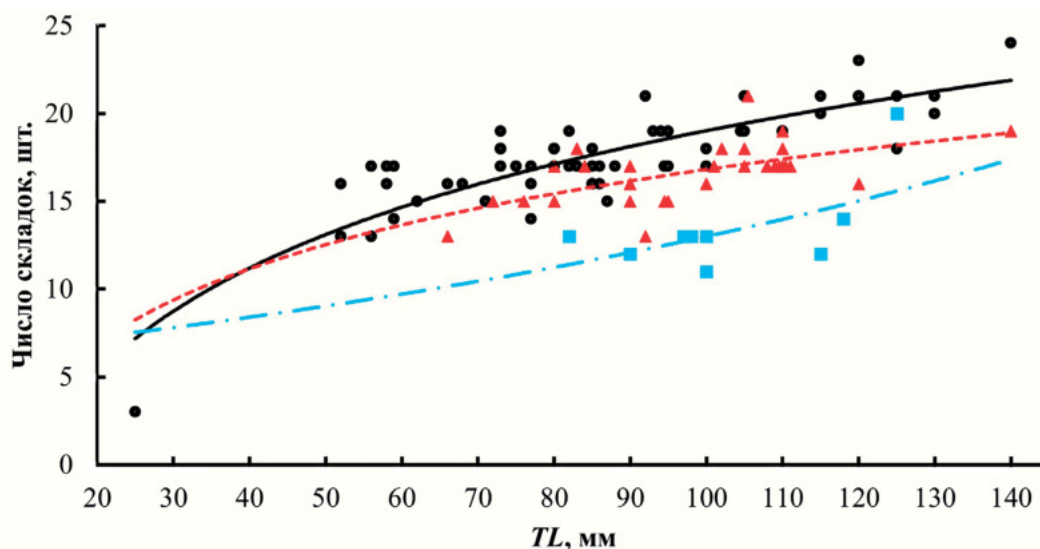


Рис. 8. Зависимость числа складок в обонятельной розетке от абсолютной длины тела (TL) у *Amphiprion polymnus* (●, —), *A. clarkii* (▲, ---) и *A. frenatus* (■, - · -).

ных особей *A. perideraion* TL 7.0–9.0 см, и только у одного *A. clarkii* TL 8.4 см отмечена одна такая складка. Интеркалярные складки располагаются между обычными складками и между лопастями горизонтально дихотомических складок. У *A. polymnus*, *A. frenatus* и *A. ocellaris* интеркалярные складки наиболее обычны в задней и средней частях розетки, но могут встречаться и в передней части (у крупных рыб), у *A. perideraion* такие складки встречены только в средней части розетки (табл. 2). Формирующиеся интеркалярные складки представляют собой небольшие тонкие выросты на дне обонятельной полости на уровне дистальных участков обычных складок. Постепенно интеркалярные складки по высоте и толщине становятся равными обычным складкам (рис. 6г–6е). Такие формирующиеся интеркалярные складки встречаются в разных частях розетки. Наиболее многочисленны интеркалярные складки у *A. polymnus* – у некоторых особей их больше половины от общего числа всех складок в розетке.

Изменения, связанные с длиной рыб

По мере роста рыбы число складок в розетке увеличивается, а сама обонятельная розетка становится крупнее (табл. 1). В рostrальной части розетки появляются новые складки, как правило попарно и симметрично с каждой стороны от септы. Это приводит к увеличению общего числа складок в розетке (рис. 8). Новые складки меньше по размерам, чем складки в задней части розетки, и не имеют дистального языкообразно-

го завершения (рис. 4, 7). У крупных *A. polymnus* (TL 14.0 см) и *A. frenatus* (TL 12.5 см) размеры и форма боковых обонятельных складок в рostrальной части розетки сходны. В онтогенезе у *A. clarkii* форма розетки меняется от почти круглой до овальной. У *A. polymnus* и *A. frenatus* по мере роста рыб размеры складок на латеральной стороне розетки увеличиваются быстрее, чем на медиальной, что делает розетку асимметричной.

Вентиляционные мешки

У всех исследованных видов имеется два вентиляционных (аксессуарных) мешка – этмоидальный и лакримальный. Этмоидальный примыкает к обонятельной полости с дорсомедиальной стороны, более крупный по объёму лакримальный расположен относительно розетки вентральнее (рис. 4, 7). Полость мешков выстлана плотной соединительной тканью. По ориентировочным оценкам, суммарный объём обоих вентиляционных мешков значительно больше объёма обонятельной полости. У *A. polymnus* и *A. clarkii* отверстие этмоидального мешка овальное и расположено над обонятельной розеткой каудальнее её средней части, отверстие лакримального мешка – на уровне средней части розетки и вентральнее от неё. У *A. frenatus* отверстие этмоидального мешка располагается каудальнее, чем у *A. polymnus* и *A. clarkii*. У *A. ocellaris* и *A. perideraion* отверстие этмоидального мешка круглое и смещено ещё сильнее вверх и назад (рис. 4, 7). Размеры обоих отверстий у *A. polymnus* и *A. frenatus* близки. У *A. clarkii*, *A.*

ocellaris и *A. perideraion* диаметр отверстия лакримального мешка значительно крупнее, чем этмоидального. Например, у *A. clarkii* TL 10.5 см диаметр отверстия лакримального и этмоидального мешков равен соответственно 1.6 и 0.6 мм. Отверстие лакримального мешка у *A. polymnus* крупнее, чем размер ноздри. У самого мелкого экземпляра *A. polymnus* TL 2.43 см лакримальный мешок имеется, тогда как этмоидальный мешок находится ещё в зачаточном состоянии, а его отверстие располагается каудальнее, чем у более крупных рыб.

При принудительном раскрытии челюстей у фиксированных рыб видно поступление воды в орган обоняния через ноздрию, а при закрытии челюстей – выход воды из неё наружу.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сходство органов обоняния у амфиприонов и других Pomacentridae

Расположение и морфология органов обоняния у амфиприонов, исследованных нами, и других Pomacentridae сходны (Yamamoto, Ueda, 1979; Arvedlund et al., 2003; Пашенко, Касумян, 2019; Пашенко и др., 2022). У всех складки в обонятельной розетке расположены симметрично поперечно или косо относительно удлинённой септы, что соответствует розеткам стреловидного типа, или категории G по классификации обонятельных розеток рыб, разработанной Ямамото (Yamamoto, 1982). У изученных нами амфиприонов в органе обоняния имеется лишь одна ноздря (монотремия), что присуще большинству других Pomacentridae в ювенильном и более старшем возрасте (Nelson, 2006; Biology of Damselfishes, 2016). В ходе эмбрионального и личиночного развития орган обоняния у Pomacentridae, как и у многих других рыб, преобразуется из широко открытой обонятельной ямки в орган обоняния с двумя хорошо разделёнными ноздями (Arvedlund et al., 2003; Kavanagh, Alford, 2003; Lara, 2008; Roux et al., 2019). Затем у большинства Pomacentridae, включая амфиприонов, но за исключением некоторых видов из родов *Chromis* и *Dascyllus*, одна из ноздрей исчезает (Arvedlund et al., 2000b; Kavanagh, Alford, 2003; Murphy et al., 2007; Roux et al., 2019; Пашенко и др., 2022). Сведения о том, какая именно из ноздрей элиминирует, отсутствуют. Обонятельные рецепторные клетки различного типа присутствуют в обонятельном эпителии у амфиприонов уже к моменту вылупления (Arvedlund et al., 2000b; Murphy et al., 2007).

У всех исследованных нами видов амфиприонов отсутствует вторичная складчатость на обонятельных складках. Наличие вторичных складок у них и у других Pomacentridae не отмечено также в ранее выполненных исследованиях (Yamamoto, Ueda, 1979; Arvedlund et al., 2003; Пашенко, Касумян, 2019; Пашенко и др., 2022). Отсутствие вторичной складчатости объясняет увеличение общего числа складок в обонятельной розетке у амфиприонов по мере их роста (рис. 8). Поскольку среди исследованных нами рыб были особи, имевшие длину тела, близкую к максимальной (*A. polymnus*, *A. clarkii*, *A. frenatus*, *A. perideraion*), можно утверждать, что у амфиприонов рост числа складок в обонятельной розетке происходит на протяжении всей их жизни по мере увеличения длины тела, начиная с возраста появления первых складок у личинок. Почти у всех описанных в литературных источниках рыб, имеющих вторичную складчатость, нарастание числа первичных складок прекращается с момента появления первых вторичных складок: у Salmonidae, например, это происходит ещё в ювенильном возрасте (Døving, Kasumyan, 2008). Однако у анабаса *Anabas testudineus* число первичных складок, на которых имеется вторичная складчатость, увеличивается по мере роста рыб (Касумян и др., 2021).

С исследованными ранее другими Pomacentridae, *Abudefduf vaigiensis* и *A. sexfasciatus*, амфиприонов объединяет наличие двух относительно крупных вентиляционных мешков – этмоидального и лакримального. Суммарный объём вентиляционных мешков у них, как и у амфиприонов, больше, чем у обонятельной полости. Совпадает и последовательность формирования вентиляционных мешков в онтогенезе – у *A. polymnus*, *A. vaigiensis* и *A. sexfasciatus* первым начинает формироваться лакримальный мешок и лишь затем – этмоидальный (Пашенко и др., 2022). Несмотря на то что большие по размерам отверстия, ведущие в вентиляционные мешки, хорошо заметны, в ранее выполненных исследованиях в органе обоняния амфиприонов (Arvedlund et al., 2003) они не отмечены.

Различия органов обоняния у амфиприонов и других рыб

Несмотря на очевидное сходство, морфология органов обоняния у исследованных амфиприонов не совпадает полностью. Так, ободок, окайм-

ляющий ноздрю и направляющий ток воды в полость органа, лучше всего развит у крупных *A. polymnus*. У молоди *A. polymnus* и у половозрелых особей *A. ocellaris* он отсутствует. Различается у амфиприонов число складок в обонятельной розетке, их больше всего у *A. polymnus*, причём у особей всех размерных классов, где такое межвидовое сравнение возможно выполнить (табл. 1). У наиболее крупного из исследованных нами *A. polymnus*, достигшего максимального для этого вида размера TL 14.0 см (Fautin, Allen, 1997; Froese, Pauly, 2023), число складок 24 – больше, чем у близких по размерам *A. clarkii* и *A. frenatus* – соответственно 21 и 20.

Различаются амфиприоны и по разнообразию складок в обонятельной розетке. Наряду с обычными складками могут присутствовать дихотомические и интеркалярные, тогда как других рыб, у которых находят аналогичные складки, известно крайне мало. Например, структуры, напоминающие интеркалярные складки, есть у щуки *Esox lucius* (Holl, 1965; Zeiske et al., 1992; Garwood et al., 2020). Своеобразие амфиприонов заключается и в том, что дихотомические и интеркалярные складки, в том числе ещё формирующиеся, у них встречаются чаще всего в задней и средней частях розетки среди уже развитых складок, тогда как, согласно существующим данным, новые складки у рыб закладываются в роstralной части розетки, в том числе и у Pomacentridae (Døving, Kasumyan, 2008; Пащенко, Касумян, 2017, 2019).

По наличию и числу нетипичных складок исследованные виды рода *Amphiprion* различаются. Дихотомические складки обнаружены у *A. polymnus*, *A. frenatus* и *A. clarkii*, причём у *A. polymnus* горизонтально дихотомические и вертикально дихотомические складки встречаются у большинства (у 51 из 59) исследованных особей. У 2/3 всех особей *A. frenatus* найдены только горизонтально дихотомические складки, и только у одной особи *A. clarkii* TL 11.0 см обнаружена единственная горизонтально дихотомическая складка. У всех *A. polymnus* $TL > 5.0$ см, кроме одной особи TL 11.0 см, в розетке присутствуют интеркалярные складки. Они имеются у большинства (до 75% особей $TL > 8.5$ см) *A. frenatus*, *A. ocellaris*, *A. perideraion*, и лишь у одного *A. clarkii* TL 8.4 см в обонятельной розетке есть интеркалярная складка. Таким образом, у всех видов *Amphiprion*, имеющих дихотомические складки в

розетке, присутствуют и интеркалярные складки, но не у всех видов с интеркалярными складками имеются и дихотомические. Совокупное число дихотомических и интеркалярных складок в обонятельной розетке отдельных особей *A. polymnus* может превышать число обычных складок, а у *A. frenatus* составлять половину общего числа складок. Возможно, эволюционный процесс в роде *Amphiprion* направлен на усиление разнообразия формы обонятельных складок в розетке и, как следствие, ведёт к её усложнению, изменению формы и к потере симметричности.

Очевидным следствием большого числа и разнообразия складок в обонятельной розетке рыб является увеличение площади обонятельного эпителия и числа рецепторных клеток. Вполне правомерно ожидать, что у амфиприонов с такими особенностями значительно выше функциональная нагрузка на обонятельную систему, что обычно наблюдается у эврибионтных рыб, освоивших различные условия обитания и имеющих более широкий спектр взаимоотношений, коммуникаций и разнообразный поведенческий репертуар (Kleerekoper, 1969; Døving, 1986; Kasumyan, 2004). Однако *A. polymnus* встречается лишь в песчано-илистых биоценозах и в ассоциации с ограниченным числом симбиотических актиний – по разным данным от двух до четырёх видов. Мало уступающий по сложности органа обоняния *A. frenatus* обитает, в отличие от *A. polymnus*, практически во всех зонах кораллового рифа и на террасах скальных склонов в симбиозе с актиниями только одного вида (Fautin, Allen, 1997; Астахов, 2002).

Наиболее эврибионтным среди всех видов рода *Amphiprion* является *A. clarkii*, имеющий наиболее широкий ареал и населяющий все типы биоценозов коралловых рифов, скальные склоны и песчано-илистые отмели в ассоциации со всеми 10 видами симбиотических актиний (Allen, 1991; Астахов, 2002). Но орган обоняния у него самый простой среди исследованных нами видов. В целом эти примеры не поддерживают предположение о том, что имеется связь между сложностью органа обоняния или числом складок в обонятельной розетке и эврибионтностью или специализацией амфиприонов к симбионтным актиниям. Трудно найти связь между устройством органа обоняния и прочностью ассоциации рыб с актиниями. Ассоциации поддерживаются рыбами, скорее всего, зрительно и

тактильно. Ассоциация у *A. perideraion*, поддерживающего постоянный контакт с актинией и не отрывающегося от её поверхности, оценивается как тесная. У *A. polymnus*, стремящегося далеко не уходить от актинии-хозяина, прочность ассоциации невысокая; у *A. clarkii*, который может легко покинуть актинию и использовать удалённые убежища, эта ассоциация слабая (Moyer, Steene, 1979; Moyer, 1980; Hattori, 1995; Astakhov, 2021). В этом ряду видов орган обоняния наиболее сложно устроен у *A. polymnus*, выглядит менее сложным у *A. perideraion* и наиболее простым у *A. clarkii*.

Интерес представляет сравнение органа обоняния у амфиприонов с разным филогенетическим положением в парафилетическом роде *Amphiprion*, в котором выделяют четыре подрода — *Paramphiprion*, *Phalerebus*, *Actinicola* и *Amphiprion*, последний подразделяют на два комплекса: *clarkii* complex и *ehippium* complex (Allen, 1980). Представления о том, что наименее специализированный *A. clarkii* находится в основании филогенетического древа *Amphiprion*, в настоящее время отвергаются. Считается, что базальной группой следует рассматривать *Actinicola* с двумя входящими в него видами *A. ocellaris* и *A. percula*, которые в отличие от генерализованных *A. clarkii* и других 10 видов *clarkii* complex относятся к специализированным и проявляют высокую специфичность при выборе актиний-хозяев (Elliott et al., 1999; Nguyen et al., 2020; Tang et al., 2021). К *ehippium* complex подрода *Amphiprion* принадлежит *A. frenatus* вместе с ещё пятью видами, к подроду *Phalerebus* — *A. perideraion* с шестью видами, к подроду *Paramphiprion* — *A. polymnus* с двумя видами (Colleye et al., 2016).

Полагают, что симбиоз между предковыми Pomacentridae и актиниями возник ~ 10 млн лет назад в центре Индо-Тихоокеанской области (Litsios et al., 2014). Согласно последним молекулярно-генетическим данным, наиболее рано от общего ствола *Amphiprion* отделился *A. ocellaris*, а затем *A. clarkii*, имеющие, по нашим данным, относительно просто устроенный орган обоняния. Наиболее молодыми из исследованных нами видов являются *A. frenatus* и *A. polymnus*, отличающиеся от других амфиприонов наибольшим разнообразием обонятельных складок и более сложно устроенным органом обоняния (рис. 9) (Tang et al., 2021). Такая схема филогенеза рода *Amphiprion* в целом соответствует логике после-

довательных изменений от просто устроенного органа обоняния к морфологически более сложному. Укладываются в эту последовательность также и другие морфологические преобразования органа обоняния. Так, место расположения обонятельной розетки смещается с медиальной стороны обонятельной полости (*A. clarkii* и *A. perideraion*) на вентромедиальную (*A. polymnus*, *A. frenatus*). Для подтверждения этих тенденций требуется продолжение исследований с привлечением других видов *Amphiprion*.

Особое внимание привлекают характерные уклоны в середине медиальной и латеральной сторон обонятельной розетки в сторону отверстий вентиляционных мешков у *A. polymnus* и *A. frenatus* — одних из наиболее молодых видов. Обонятельные складки здесь относительно небольшие по размерам, ориентированы к крупным отверстиям этмоидального и лагримального вентиляционных мешков и своими дистальными лопастями приближены или частично вдаются в них (рис. 4, 7). Несомненно, что изменения формы розетки вблизи отверстий вентиляционных мешков не случайны и, скорее всего, представляют собой структурную адаптацию, улучшающую водообмен у поверхности обонятельных складок, следовательно, повышающую надёжность получения рыбами запаховой информации. Вполне возможно, что на складках, обращённых к отверстиям вентиляционных мешков, больше площадь, занимаемая рецепторным эпителием, а плотность сенсорных клеток в эпителии выше. Проверка этого предположения с привлечением методов электронной и конфокальной микроскопии представляется интересной и важной задачей для дальнейших исследований, в том числе и потому, что обонятельный эпителий и сенсорная оснащённость органа обоняния у амфиприонов остаются слабо изученными.

Согласно имеющимся данным, в зал. Нячанг и прилегающих районах Восточного моря встречаются пять видов амфиприонов, из которых один, *A. sandaracinos*, не был объектом нашего исследования. В то же время присутствие в водах Вьетнама одного из пяти изученных нами видов — *A. ocellaris* — ранее отмечено не было (Астахов, 2002, 2015; Астахов, и др., 2016), хотя *A. ocellaris* указан для Восточного моря (Allen, 2000). Это даёт основание полагать, что в водах Вьетнама может обитать больше видов амфиприонов, чем это считается в настоящее время.

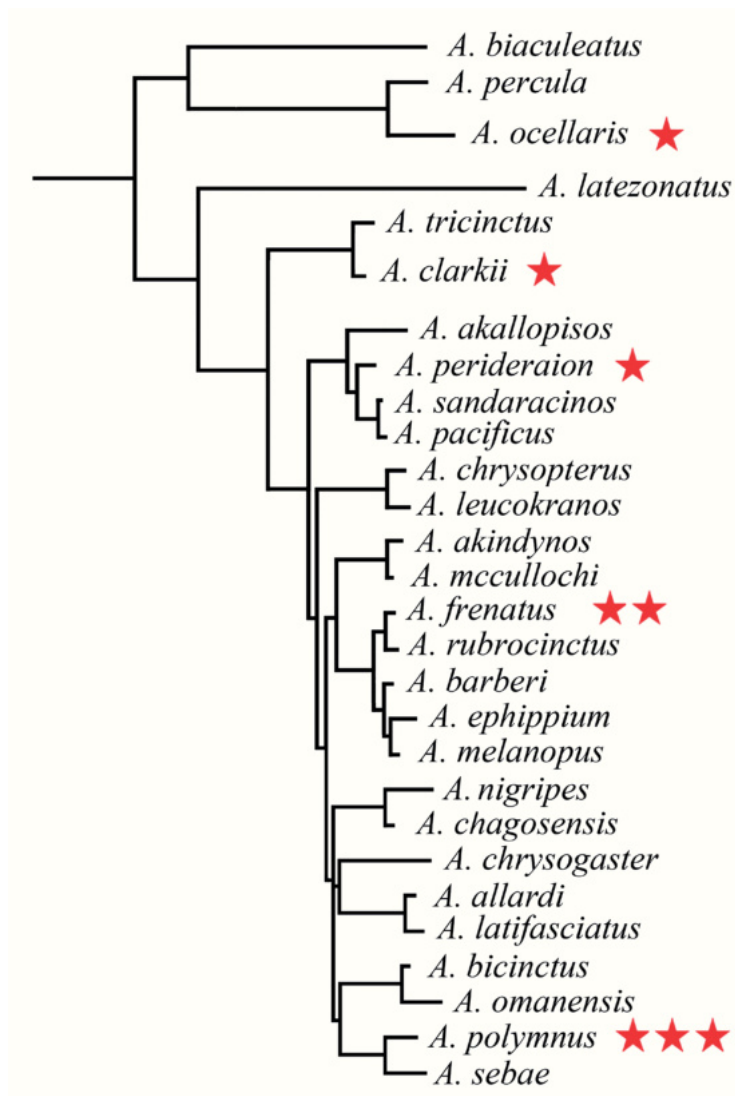


Рис. 9. Филогенетические отношения рыб рода *Amphiprion* (по: Tang et al., 2021); увеличение числа звёздочек (★) отражает морфологическое усложнение органа обоняния у исследованных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В наши задачи не входило получить данные, с помощью которых можно было бы подтвердить или опровергнуть существующие представления о филогении амфиприонов. В целом наши результаты находятся в соответствии с филогенетическими связями между видами рода *Amphiprion*, установленными по последним молекулярно-генетическим исследованиям (Tang et al., 2021). В частности, наши результаты поддерживают то, что *A. clarkii* и *A. frenatus* не являются сестринскими таксонами в подроде *Amphiprion*, как это считалось ранее на основании данных по морфологии тела и окраске рыб (Allen, 1972). Продолжение начатых работ и получение сведений

о морфологии органа обоняния у ещё неисследованных видов амфиприонов даст возможность соотнести особенности этой структуры с филогенетическим положением видов и выяснить, какие из изученных структурных элементов и в какой мере соответствуют филогенетической иерархии видов. Это позволит также оценить справедливость вывода о последовательном усложнении морфологии органа обоняния у амфиприонов. Такой эволюционный тренд может указывать на усиление функциональной нагрузки на обонятельную систему прежде всего в её обслуживании хемокоммуникаций, которые у амфиприонов все ещё мало изучены, особенно в сравнительном аспекте.

Амфиприоны широко распространены в центре Индо-Западно-Тихоокеанской области и являются обычными и хорошо узнаваемыми представителями прибрежной ихтиофауны. Популяции многих видов обитающих здесь рыб, в том числе амфиприонов, находятся в неблагоприятном состоянии из-за постоянно усиливающегося влияния хозяйственной деятельности человека в регионе (Jones et al., 2022). Большую угрозу для амфиприонов представляет обесцвечивание симбиотических актиний (выброс актиниями эндосимбиотических водорослей при стрессе), которое становится все более частым и масштабным явлением (Hobbs et al., 2013; Burke da Silva, Nedosyko, 2016). Внешне привлекательных и интересных по поведению амфиприонов массово и бесконтрольно вылавливают для публичных океанариумов и домашних аквариумов, что наносит большой ущерб их естественному воспроизводству и численности в природе (Shuman et al., 2005; Maddurra et al., 2018). Поддержание и восстановление популяций этих рыб невозможно без полных и глубоких знаний биологии этих рыб, в том числе их сенсорных систем, в частности обоняния. Сведения о морфологии периферического отдела обонятельной системы амфиприонов остаются ограниченными, особенно в сравнительном аспекте; функциональные характеристики этой системы (спектры воспринимаемых запахов, уровень чувствительности к ним и многое другое) практически не изучены. Выяснение этих вопросов важно также для понимания биологии этих рыб, их поведения, внутривидовой конкуренции и взаимоотношений с другими животными, в том числе рыбами. Амфиприоны могут быть модельными объектами для выяснения состояния популяций прибрежных тропических рыб и тенденций экосистемных изменений, вызываемых антропогенными воздействиями и глобальными климатическими процессами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность всем коллегам по Приморскому отделению Совместного российско-вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра, оказавшим содействие в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Совместного российско-вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра

(тема Э-3.1). Обработка первичных данных, анализ результатов и подготовка статьи выполнены в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100-5 в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов Д.А.* 2002. Видовой состав анемоновых рыб (Perciformes, Pomacentridae) и симбиотических актиний (Cnidaria, Actiniaria) провинции Ханьхоа (Южный Вьетнам) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 41–55.
- Астахов Д.А.* 2015. Материалы по фауне анемоновых рыб (Pomacentridae, Amphiprioninae) и их симбиотических актиний (Cnidaria, Actiniaria) на рифах островов Ли Сон (Южно-Китайское море, Центральный Вьетнам) // Там же. Т. 55. № 5. С. 618–621. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050033>
- Астахов Д.А., Савинкин О.В., Пономарев С.А.* 2016. Фауна анемоновых рыб (Pomacentridae, Amphiprioninae) и их симбиотических актиний (Cnidaria, Actiniaria) на рифах островов Фу Куи, Кон Сон и Ан Тхой (Южно-Китайское море, Южный Вьетнам и Сиамский залив) и обзор фауны этих групп из прибрежных вод Вьетнама // Там же. Т. 56. № 6. С. 670–684. <https://doi.org/10.7868/S0042875216060011>
- Касумян А.О., Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К.* 2021. Морфология органа обоняния анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae, Perciformes) // Зоол. журн. Т. 100. № 1. С. 40–56. <https://doi.org/10.31857/S0044513420110045>
- Пащенко Н.И., Касумян А.О.* 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. Вып. 1. С. 96–111. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010106>
- Пащенко Н.И., Касумян А.О.* 2019. Морфология и вентиляция органа обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* (Pomacentridae, Perciformes) // Там же. Т. 59. № 2. С. 154–161. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010132>
- Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К., Касумян А.О.* 2022. Морфология и вентиляция органа обоняния у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus* (Pomacentridae) // Там же. Т. 62. № 3. С. 282–293. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030158>
- Allen G.R.* 1972. The anemonefishes: their classification and biology. Neptune City: T.F.H. Publ., 288 p.
- Allen G.R.* 1980. Anemonefishes of the world: species, care and breeding. Mentor: Aquarium Systems, 104 p.
- Allen G.R.* 1991. Damselfishes of the World. Melle: Merkus, 271 p.

- Allen G.R. 2000. Family Pomacentridae (damselfishes) // Ruffles Bull. Zool. Suppl. 8. P. 626–627.
- Almany G.R., Berumen M.L., Thorrold S.R. et al. 2007. Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve // Science. V. 316. № 5825. P. 742–744. <https://doi.org/10.1126/science.1140597>
- Arvedlund M., Kavanagh K. 2009. The senses and environmental cues used by marine larvae of fish and decapod crustaceans to find tropical coastal ecosystems // Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems. Dordrecht: Springer. P. 135–184. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2406-0_5
- Arvedlund M., Nielsen L.E. 1996. Do the anemonefish *Amphiprion ocellaris* (Pisces: Pomacentridae) imprint themselves to their host sea anemone *Heteractis magnifica* (Anthozoa: Actinidae)? // Ethology. V. 102. № 2. P. 197–211. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01118.x>
- Arvedlund M., McCormick M.I., Fautin D.G., Bildsøe M. 1999. Host recognition and possible imprinting in the anemonefish *Amphiprion melanopus* (Pisces: Pomacentridae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 188. P. 207–218. <https://doi.org/10.3354/meps188207>
- Arvedlund M., Bundgaard I., Nielsen L.E. 2000a. Host imprinting in anemonefishes (Pisces: Pomacentridae): does it dictate spawning site preferences? // Environ. Biol. Fish. V. 58. № 2. P. 203–213. <https://doi.org/10.1023/A:1007652902857>
- Arvedlund M., Larsen K., Winsor H. 2000b. The embryonic development of the olfactory system in *Amphiprion melanopus* (Perciformes: Pomacentridae) related to the host imprinting hypothesis // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 80. № 6. P. 1103–1109. <https://doi.org/10.1017/S0025315400003179>
- Arvedlund M., Brolund T.M., Nielsen L.E. 2003. Morphology and cytology of the olfactory organs in small juvenile *Dascyllus aruanus* and *Amphiprion ocellaris* (Pisces: Pomacentridae) // Ibid. V. 83. № 6. P. 1321–1326. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008762>
- Biology of Damselfishes. 2016. Boca Raton: CRC Press, 340 p. <https://doi.org/10.1201/9781315373874>
- Astakhov D.A. 2021. Gap in the Continuous Range of *Amphiprion clarkii* (Pomacentridae) in the Gulf of Thailand (South China Sea). Possible Causes // J. Ichthyol. V. 61. № 6. P. 808–817. <https://doi.org/10.1134/S0032945221060023>
- Bridge T., Scott A., Steinberg D. 2012. Abundance and diversity of anemonefishes and their host sea anemones at two mesophotic sites on the Great Barrier Reef, Australia // Coral Reefs. V. 31. № 4. P. 1057–1062. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0916-x>
- Brolund T.M., Nielsen L.E., Arvedlund M. 2003. Do juvenile *Amphiprion ocellaris* Cuvier (Pisces: Pomacentridae) recognize conspecifics by chemical or visual cues? // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 83. № 5. P. 1127–1136. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008385h>
- Burke da Silva K., Nedosyko A. 2016. Sea anemones and anemonefish: a match made in Heaven // The Cnidaria, past, present and future. Cham: Springer. P. 425–438. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_27
- Buston P.M. 2004. Territory inheritance in clownfish // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 271. Suppl. 4. P. S252–S254. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0156>
- Buston P.M., García M.B. 2007. An extraordinary life span estimate for the clown anemonefish *Amphiprion percula* // J. Fish Biol. V. 70. № 6. P. 1710–1719. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01445.x>
- Cleveland A., Verde E.A., Lee R.W. 2011. Nutritional exchange in a tropical tripartite symbiosis: direct evidence for the transfer of nutrients from anemonefish to host anemone and zooxanthellae // Mar. Biol. V. 158. № 3. P. 589–602. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1583-5>
- Colleye O., Vandewalle P., Lanterbecq D. et al. 2011. Interspecific variation of calls in clownfishes: degree of similarity in closely related species // BMC Evol. Biol. V. 11. Article 365. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-365>
- Colleye O., Iwata E., Parmentier E. 2016. Clownfishes // Biology of damselfishes. Boca Raton: CRC Press. P. 246–266. <https://doi.org/10.1201/9781315373874>
- Daly M., Brugler M.R., Cartwright P. et al. 2007. The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus // Zootaxa. V. 1668. P. 127–182. <https://doi.org/10.5281/zenodo.180149>
- Dixson D.L., Jones G.P., Munday P.L. et al. 2008. Coral reef fish smell leaves to find island homes // Proc. R. Soc. B. V. 275. № 1653. P. 2831–2839. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0876>
- Dixson D.L., Munday P.L., Pratchett M., Jones G.P. 2011. Ontogenetic changes in responses to settlement cues by Anemonefish // Coral Reefs. V. 30. № 4. P. 903–910. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0776-9>
- Døving K.B. 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progress in Sensory Physiology. V. 6. Berlin: Heidelberg: Springer. P. 39–104. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70411-6_2
- Døving K.B., Kasumyan A.O. 2008. Chemoreception // Fish Larval Physiology. Boca Raton: CRC Press. P. 331–394. <https://doi.org/10.1201/9780429061608-15>
- Elliott J.K., Mariscal R.N. 2001. Coexistence of nine anemonefish species: differential host and habitat utilization, size and recruitment // Mar. Biol. V. 138. № 1. P. 23–36. <https://doi.org/10.1007/s002270000441>
- Elliott J.K., Lougheed S.C., Bateman B. et al. 1999. Molecular phylogenetic evidence for the evolution of specializa-

- tion in anemone fishes // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 266. № 1420. P. 677–685.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0689>
- Fautin D.G., Allen G.R.* 1997. Field guide to anemonefishes and their host sea anemones. Perth: West. Aust. Mus., 159 p.
- Feeney W.E., Brooker R.M.* 2017. Anemonefishes // Curr. Biol. V. 27. № 1. P. R6–R8.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.07.046>
- Froese R., Pauly D.* (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 03/2023).
- Garwood R.J., Behnsen J., Ramsey A.T. et al.* 2020. The functional nasal anatomy of the pike, *Esox lucius* L. // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 244. Article 110688.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110688>
- Hattori A.* 1995. Coexistence of two anemonefishes, *Amphiprion clarkii* and *A. perideraion*, which utilize the same host sea anemone // Environ. Biol. Fish. V. 42. № 4. P. 345–353.
<https://doi.org/10.1007/BF00001464>
- Hobbs J.-P.A., Frisch A.J., Ford B.M. et al.* 2013. Taxonomic, spatial and temporal patterns of bleaching in anemones inhabited by anemonefishes // PLoS One. V. 8. № 8. Article e70966.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070966>
- Holl A.* 1965. Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen am Geruchsorgan der Knochenfische // Z. Morph. Ökol. Tiere. V. 54. № 6. P. 707–782.
<https://www.jstor.org/stable/43262175>
- Iwata E., Manbo J.* 2013. Territorial behaviour reflects sexual status in groups of false clown anemonefish (*Amphiprion ocellaris*) under laboratory conditions // Acta Ethol. V. 16. № 2. P. 97–103.
<https://doi.org/10.1007/s10211-012-0142-0>
- Jones G.P., Planes S., Thorrold S.R.* 2005. Coral reef fish larvae settle close to home // Curr. Biol. V. 15. № 14. P. 1314–1318.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.06.061>
- Jones G.P., Srinivasan M., Galbraith G.F. et al.* 2022. Saving Nemo. Extinction risk, conservation status, and effective management strategies for anemonefishes // Evolution, development and ecology of anemonefishes: model organisms for marine science. Boca Raton: CRC Press. P. 285–297.
<https://doi.org/10.1201/9781003125365-30>
- Kasumyan A.O.* 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kavanagh K.D., Alford R.A.* 2003. Sensory and skeletal development and growth in relation to the duration of the embryonic and larval stages in damselfishes (Pomacentridae) // Biol. J. Linn. Soc. V. 80. № 2. P. 187–206.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00229.x>
- Klann M., Mercader M., Salis P. et al.* 2022. Anemonefishes // Handbook of marine model organisms in experimental biology. Boca Raton: CRC Press. P. 443–464.
<https://doi.org/10.1201/9781003217503-24>
- Kleerekoper H.* 1969. Olfaction in fishes. Bloomington: Ind. Univ. Press, 222 p.
- Lara M.R.* 2008. Development of the nasal olfactory organs in the larvae, settlement-stages and some adults of 14 species of Caribbean reef fishes (Labridae, Scaridae, Pomacentridae) // Mar. Biol. V. 154. № 1. P. 51–64.
<https://doi.org/10.1007/s00227-007-0899-2>
- Litsios G., Pearman P.B., Lanterbecq D. et al.* 2014. The radiation of the clownfishes has two geographical replicates // J. Biogeogr. V. 41. № 11. P. 2140–2149.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12370>
- Madduppa H.H., Timm J., Kochzius M.* 2018. Reduced genetic diversity in the clown anemonefish *Amphiprion ocellaris* in exploited reefs of Spermonde Archipelago, Indonesia // Front. Mar. Sci. V. 5. Article 80.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00080>
- Manassa R.P., Dixson D.L., McCormick M.I., Chivers D.P.* 2013a. Coral reef fish incorporate multiple sources of visual and chemical information to mediate predation risk // Anim. Behav. V. 86. № 4. P. 717–722.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.003>
- Manassa R.P., McCormick M.I., Chivers D.P., Ferrari M.C.O.* 2013b. Social learning of predators in the dark: understanding the role of visual, chemical and mechanical information // Proc. R. Soc. B. V. 280. № 1765. Article 20130720.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0720>
- Miyagawa K., Hidaka T.* 1980. *Amphiprion clarkii* juvenile: innate protection against and chemical attraction by symbiotic sea anemones // Proc. Jpn. Acad. Ser. B. V. 56. № 6. P. 356–361.
<https://doi.org/10.2183/pjab.56.356>
- Miyagawa-Kohshima K., Odoriba S., Okabe D. et al.* 2014. Embryonic learning of chemical cues via the parents' host in anemonefish (*Amphiprion ocellaris*) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 457. P. 160–172.
<http://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.04.004>
- Moyer J.T.* 1980. Influence of temperate waters on the behavior of the tropical anemonefish *Amphiprion clarkii* at Miyake-jima, Japan // Bull. Mar. Sci. V. 30. Suppl. 1. P. 261–272.
- Moyer J.T., Steene R.C.* 1979. Nesting behavior of the anemonefish *Amphiprion polymnus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 26. № 2.
<http://doi.org/10.11369/jji1950.26.209>
- Murphy B.F., Leis J.M., Kavanagh K.D.* 2007. Larval development of the Ambon damselfish *Pomacentrus ambo-*

- inensis*, with a summary of pomacentrid development // J. Fish. Biol. V. 71. № 2. P. 569–584.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01524.x>
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 601 p.
- Nguyen H.-T.T., Tran A.-N.T., Ha L.T.L. et al. 2019. Host choice and fitness of anemonefish *Amphiprion ocellaris* (Perciformes: Pomacentridae) living with host anemones (Anthozoa: Actiniaria) in captive conditions // J. Fish Biol. V. 94. № 6. P. 937–947.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13910>
- Nguyen H.-T.T., Dang B.T., Glenner H., Geffen A.J. 2020. Cophylogenetic analysis of the relationship between anemonefish *Amphiprion* (Perciformes: Pomacentridae) and their symbiotic host anemones (Anthozoa: Actiniaria) // Mar. Biol. Res. V. 16. № 2. P. 117–133.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2020.1711952>
- Pryor S.H., Hill R., Dixon D.L. et al. 2020. Anemonefish facilitate bleaching recovery in a host sea anemone // Sci. Rep. V. 10. Article 18586.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-75585-6>
- Randall J.E., Allen G.R., Steene R.C. 1997. Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. Bathurst: Crawford House Publ., 580 p.
- Ricciardi F., Boyer M., Ollerton J. 2010. Assemblage and interaction structure of the anemonefish-anemone mutualism across the Manado region of Sulawesi, Indonesia // Environ. Biol. Fish. V. 87. № 4. P. 333–347.
<https://doi.org/10.1007/s10641-010-9606-0>
- Roopin M., Chadwick N.E. 2009. Benefits to host sea anemones from ammonia contributions of resident anemonefish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 370. № 1–2. P. 27–34.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.11.006>
- Roux N., Lecchini D. 2015. Clownfish chemically recognized their sea-anemone host at settlement // Vie Milieu. V. 65. № 1. P. 17–20.
- Roux N., Salis P., Lambert A. et al. 2019. Staging and normal table of postembryonic development of the clownfish (*Amphiprion ocellaris*) // Devel. Dyn. V. 248. № 7. P. 545–568.
<https://doi.org/10.1002/dvdy.46>
- Shuman C.S., Hodgson G., Ambrose R.F. 2005. Population impacts of collecting sea anemones and anemonefish for the marine aquarium trade in the Philippines // Coral Reefs. V. 24. № 4. P. 564–573.
<https://doi.org/10.1007/s00338-005-0027-z>
- Tang K.L., Stiassny M.L.J., Mayden R.L., DeSalle R. 2021. Systematics of Damsel-fishes // Ichthyol. Herpetol. V. 109. № 1. 258–318.
<https://doi.org/10.1643/i2020105>
- Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of fish olfactory organ in teleosts // Chemoreception in fishes N.Y.: Elsevier. P. 39–59.
- Yamamoto M., Ueda K. 1979. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. X. Perciformes, Beryciformes, Scorpaeniformes, and Pleuronectiformes // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. V. 14. P. 273–297.
- Zeiske E., Theisen B., Breucker H. 1992. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system // Fish chemoreception. Dordrecht: Springer. P. 13–39.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_2