

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ

1871



20

1985

водорослей при непрерывном освещении средней интенсивности ($0,12 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$). Это может подтверждать наличие эндогенной компоненты в суточных ритмах фотосинтеза. 2. Амплитуда суточных колебаний интенсивности фотосинтеза водорослей при непрерывном освещении составляет в среднем 6,9. 3. В культуре *P. tricornutum*, находившейся в стационарной фазе роста, суточные колебания ассимиляционного числа не отмечены, что может свидетельствовать о наличии функциональной связи между суточными ритмами фотосинтеза и клеточного деления.

1. Бессемянова Н. П. Суточный фотосинтез у некоторых черноморских диатомовых водорослей. — Тр. Севастоп. биол. станции, 1959, 12, с. 121—129.
2. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
3. Остапеня А. П. Методы мокрого сжигания. — В кн.: Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г. Г. Винберга. — Минск: Вышэйшая школа, 1968. — 246 с.
4. Hastings J. W., Sweeney B. M. Phased cell division in the marine dinoflagellates. — In: Synchrony in cell division and growth. New York—London—Sydney: Ed. E. Zeuthen, 1964. — 306 p.
5. Jorgensen E. G. Photosynthetic activity during the life cycle of synchronous *Skeletonema costatum* cells. — *Physiol. Plant*, 1966, 19, N 3, p. 786—799.
6. Prezelin B. B., Ley A. C. Photosynthesis and chlorophyll a fluorescence rhythms of marine phytoplankton. — *Marine Biology*, 1980, 55, p. 295—307.
7. SCOR—UNESCO Report of Working Group 17 on determination of photosynthetic pigments. — In: UNESCO Monographs on oceanographic methodology. 1. Determination of photosynthetic pigments in sea water, 1966, p. 9—18.

Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского
АН УССР, Севастополь

Получено 01.03.84

L. V. STELMAKH

DAILY COURSE OF PHOTOSYNTHESIS IN THE PLANKTON ALGAL CULTURES UNDER CONTINUOUS ILLUMINATION

Summary

Daily rhythm of photosynthesis intensity was observed under conditions of continuous illumination ($0.12 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) with two species of diatoms and four species of Pyrophyta preliminary grown under natural lighting. This may confirm the presence of endogenous component in daily rhythms of photosynthesis. The amplitude of daily variations in algal photosynthesis intensity was at an average 6.9. Daily rhythm of photosynthesis was not observed with *P. tricornutum* culture, being at stationary growth stage which may evidence for the existence of a functional relation between daily rhythms and cell division.

УДК 597.556.4:591.43

Е. В. ГРЕЗЕ

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЖАБЕРНО-ГЛОТОЧНОГО АППАРАТА И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ НИКТОЭПИПЕЛАГИЧЕСКИХ МИКТОФИД ТРОПИЧЕСКОЙ АТЛАНТИКИ

Никтоэпипелагическим миктофидам, включающим около 40 видов, благодаря их многочисленности и высокой скорости воспроизводства, принадлежит исключительно важная роль в биологической структуре и функционировании эпипелагических сообществ тропической зоны Мирового океана. Они составляют основное трофическое звено между мезозоопланктоном, с одной стороны, и среднеразмерными и крупными нектонными хищниками — с другой. Кроме того, они представляют интерес как потенциальные промысловые объекты. Поэтому в плане

развития экосистемных исследований пелагиали всестороннее изучение эпипелагических миктофид имеет важное значение.

Цель данной работы — изучение характерных особенностей строения ряда органов пищеварительной системы миктофид в связи с экологическими особенностями их питания и пищевого поведения.

Материалом для исследования послужили сборы приповерхностных миктофид из тропической зоны Атлантического океана, собранные в разное время накидными сетками и сачками. Изучено 16 экз. *Mystophum nitidulum*, 20 экз. *M. obtusirostre*, 21 экз. *Nygophum macrochir*, 22 экз. *M. asperum* и 23 экз. *M. affine*. Для каждого вида были использованы половозрелые особи одного размерного класса. Измерялись стандартная длина рыбы и длина головы, диаметр глаза, ширина и максимальное раскрытие рта, а также длина верхней и нижней челюстей, в полости рта и глотки — число, длина и толщина жаберных тычинок I жаберной дуги и расстояние между ними у основания и в средней части тычинок. Измерялись длина кишечника и желудка при разной степени наполнения, количество и длина пилорических придатков. Все пластические признаки выражены в абсолютных и относительных величинах, проведена статистическая обработка, определено стандартное отклонение.

Никтоэпипелагические миктофиды имеют довольно плотное мускулистое тело, покрытое чешуей, крупную голову с хорошо развитыми глазами. Основу питания их составляют зоопланктонные организмы, принадлежащие к разным таксономическим группам (ракообразные, кишечнополостные, щетинкочелюстные, моллюски, рыбы и др.).

Питание происходит ночью в приповерхностном слое. Основным рецептором при добывании пищи является зрение, значение боковой линии, обоняния, вкуса и осязания — ничтожно [3]. Относительная величина глаз достигает 9—10 % длины тела.

Интересной особенностью экологии питания миктофид является чрезвычайно широкий диапазон размеров потребляемых ими жертв: относительные размеры зоопланктонных кормовых организмов варьируют от 1 до 50 % собственной длины рыб. В связи с этим функционально-морфологический анализ особенностей строения пищеварительной системы этих рыб представляет особый интерес.

Величина и общее строение рта у рыб определяются многими факторами. Прежде всего относительные размеры рта у разных видов зависят от состава и размеров пищевых объектов. У видов, потребляющих растительную пищу, планктон или мелкие бентосные организмы, рот, как правило, меньше, чем у хищных видов. Размеры рта также могут зависеть от плотности распределения пищевых объектов в толще воды: чем ниже плотность кормовых объектов, тем, как правило, больше относительные размеры рта [1]. Кроме того, последние могут быть обусловлены подвижностью кормовых организмов.

Величина рта у изученных видов определялась несколькими показателями: длиной верхней (по предчелюстной кости) и нижней (по зубной кости) челюстей, шириной рта, а также максимальным раскрытием челюстей (расстояние между передними краями челюстей при наибольшем раскрытии рта). Величина рта миктофид, определяемая по длине челюстей, варьирует от 13,2 % длины тела у *M. obtusirostre* до 15,7 % — у *M. nitidulum* (табл. 1). Такие величины характерны для рыбоядных видов родов *Trachurus*, *Pomatomus*, *Germo*, *Lucioperca*, *Alosa* и др. [1].

О характере питания рыб свидетельствует наличие или отсутствие зубов на челюстях: редукция зубов рассматривается как следствие микрофагии [3], т. е. питания, при котором исчезает необходимость в сильных зубах для захвата добычи. У миктофид на верхне- и нижнечелюстных костях имеется множество мелких гомодонтных зубчиков длиной 50—100 мкм, образующих шероховатый край на челюстях, что способствует удержанию крупных кормовых объектов.

Таблица 1. Морфометрические характеристики никтоэпипелагических миктофид

Признак	Вид				
	M. nitidulum	M. affine	M. asperum	M. obtusirostre	H. macrochir
Длина рыбы <i>l</i> , мм	64,8	50,0	62,2	78,0	46,6
Длина головы <i>C</i> , мм	17,7	12,5	17,0	22,3	12,0
σ	1,7	0,7	1,0	0,9	1,3
% от <i>l</i>	23,7	25,1	26,2	28,5	25,7
σ	1,1	0,7	1,6	0,9	1,9
Диаметр глаза, мм	6,5	4,5	—	—	—
σ	0,7	0,4	—	—	—
% от <i>l</i>	10,0	9,5	—	—	—
σ	0,6	0,9	—	—	—
Длина нижней челюсти, мм	10,2	6,7	8,5	10,3	6,2
σ	1,1	0,5	0,7	0,5	0,5
% от <i>C</i>	57,6	53,9	50,6	46,4	51,3
σ	0,9	3,7	4,2	1,3	4,2
% от <i>l</i>	15,7	13,4	13,7	13,3	13,2
Длина верхней челюсти, мм	11,7	6,7	12,0	10,0	6,2
σ	1,2	0,5	1,2	0,6	0,5
% от <i>C</i>	66,0	53,7	56,9	45,1	51,3
σ	2,0	4,3	4,4	1,8	4,2
Ширина рта, мм	6,5	5,0	5,9	6,6	4,5
σ	0,7	0,5	0,5	0,4	0,4
% от <i>C</i>	36,3	40,0	34,7	29,8	37,0
σ	3,1	3,6	3,4	2,0	2,8
Максимальное раскрытие рта, мм	5,7	4,2	—	5,2	4,5
σ	1,1	0,7	—	0,5	0,5
% от <i>C</i>	32,9	33,8	—	23,1	36,4
σ	5,2	5,5	—	2,5	3,6
Длина жаберных тычинок: средней, мм	3,5	2,8	3,0	5,1	2,8
σ	0,33	0,25	0,33	0,22	0,24
% от <i>C</i>	19,7	22,4	18,0	23,0	23,4
σ	0,8	1,5	1,5	1,1	1,6
крайней, мм	1,1	0,7	1,0	1,7	1,0
σ	0,36	0,20	0,36	0,33	0,35
% от <i>C</i>	6,2	5,3	6,0	7,5	8,4
σ	1,7	1,6	2,0	1,4	2,8
Расстояние между жаберными тычинками: в основании, мм	0,70	0,45	0,61	0,52	0,40
σ	0,13	0,10	0,15	0,13	0,10
% от <i>C</i>	3,9	3,6	3,4	2,3	3,5
σ	0,9	0,5	0,9	0,6	0,9
в средней части, мм	0,23	0,16	0,23	0,11	0,10
σ	0,07	0,00	0,06	0,03	0,00
% от <i>C</i>	1,3	1,3	1,4	0,5	0,8
σ	0,3	0,2	0,4	0,1	0,1
Количество жаберных тычинок на 1 дуге	17 (12)* 18 (23) 19 (47) 20 (18)	19 (26) 20 (22) 21 (52)	14 (9) 15 (82) 16 (9)	22 (20) 23 (40) 24 (35) 25 (5)	18 (43) 19 (24) 20 (33)
Толщина жаберных тычинок, мм	—	—	0,2	—	0,1
σ	—	—	0,0	—	0,0
Длина пластинки верхних глоточных зубов, мм	3,6	2,0	3,1	5,0	1,9
σ	0,4	0,0	0,2	0,4	0,2
% от <i>C</i>	20,6	15,8	19,0	22,0	15,5
σ	1,0	0,7	2,0	1,0	1,2

Признак	Вид				
	<i>M. nitidulum</i>	<i>M. affine</i>	<i>M. asperum</i>	<i>M. obtusirostre</i>	<i>M. macrochir</i>
Длина желудка, мм	7,0	6,1	16,3	—	9,2
σ	1,2	1,0	1,1	—	1,7
% от <i>l</i>	11,0	12,2	25,2	—	19,7
σ	1,2	1,9	2,2	—	3,3
Длина кишечника, мм	24,0	21,3	29,4	—	18,6
σ	4,7	2,0	5,9	—	3,6
% от <i>l</i>	37,0	42,4	44,9	—	39,3
σ	6,2	3,5	9,1	—	5,8
Количество пилорических придатков	9 (47)*	7 (4)	6 (14)	6 (18)	7 (7)
	10 (40)	8 (22)	7 (14)	7 (41)	8 (29)
	11 (13)	9 (43)	8 (36)	8 (41)	9 (50)
		10 (31)	9 (36)		10 (7)
					11 (7)

* Частота встречаемости, %.

Жаберно-тычиночный аппарат. Основным механизмом удержания пищи в ротовой полости является система жаберных тычинок. Жаберный аппарат всегда адаптирован к питанию. Основной тип у планктофагов — это многочисленные длинные тычинки с боковыми выростами, благодаря которым при смыкании жаберных дуг образуется частая сетка. У рыб с объектами питания средней величины жаберные тычинки, как правило, немногочисленные, крепкие [3].

Количество жаберных тычинок у исследованных видов различно, но варьирует незначительно. Наименьшее количество тычинок наблюдается у *M. asperum* — 14—16, наибольшее — у *M. obtusirostre* — 20—25 (см. табл. 1).

Жаберный аппарат миктофид, или «ловчая сеть», представлен комплексом относительно длинных жаберных тычинок первой дуги и короткими тычинками остальных дужек, расположенных относительно друг друга как зубцы застежки-молнии. Боковые грани жаберных тычинок несут узкий ряд мелких шипов. Эти конструкции образуют сеть, которая уменьшает межжаберное пространство [7] и усиливает эффект отцеживания (рис. 1). Следовательно, возможные минимальные размеры жертв определяются именно расстоянием между жаберными тычинками. В связи с разным развитием тычиночного аппарата миктофид последний может быть подразделен на следующие четыре типа [6]: 1 — тычинки короткие, тонкие, очень широко расставлены, расстояние между ними 1,0—1,6 мм (приблизительно 4—5 значений толщины); 2 — тычинки короткие, тонкие, широко расставлены, расстояние между ними 0,8—1,0 мм, что составляет 2—3 значения их толщины; 3 — тычинки умеренно длинные, плоские, расстояние между ними примерно равно их толщине; 4 — тычинки длинные, плотно посаженные, расстояние от 0,1 до 0,3 мм, приблизительно равное или меньше толщины тычинок.

Развитие жаберных тычинок исследованных миктофид соответствует третьему типу предложенной шкалы (рис. 2). Тычинки плоские, длинные, длина средней тычинки в месте сгиба жаберной дуги составляет от 18,0 % длины головы у *M. asperum* до 23,4 % — у *H. macrochir* (3,0—5,1 мм соответственно). Длина самых коротких тычинок (измерялась крайняя на нижней ветви жаберной дуги) составила от 5,3 % у *M. affine* до 8,4 % у *H. macrochir* от длины головы, или от 0,67 до 1,0 мм соответственно. Толщина жаберных тычинок 0,10—0,17 мм, что составляет менее 1 % длины головы (0,91—0,99 %).

В работе [6] на мезопелагических миктофидах показано, что если расстояние между тычинками 1 мм, то при фильтровании будут задерживаться организмы мельче 1 мм, поскольку размер ячеек «ловчей сети» несколько меньше расстояния между тычинками ввиду оснащения последних мелкими шипами. Наибольший размер ячеек для миктофид определен 1,6 мм.

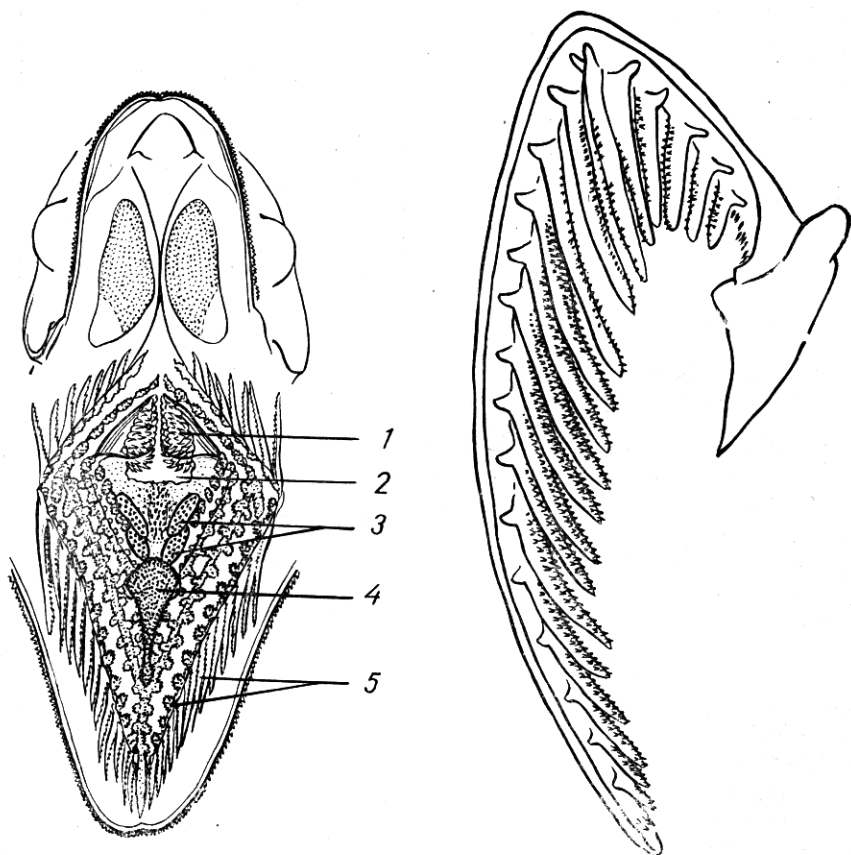


Рис. 1. Схема строения жаберно-глоточного аппарата миктофид:

1 — верхние глоточные зубы; 2 — глотка; 3 — нижние глоточные зубы; 4 — глоссохиале; 5 — жаберные тычинки.

Рис. 2. Расположение тычинок на I жаберной дуге *M. nitidulum*.

Нами измерено расстояние между тычинками у основания их и в средней части, или собственно ячеек «ловчей сети» (см. табл. 1). Расстояние в основании тычинок варьировало в пределах от 2,3 % у *M. obtusirostre* до 3,9 % у *M. asperum* (0,52—0,7 мм). Расстояние между сложенными тычинками в средней их части значительно меньше и находится в пределах 0,5 % длины головы у *M. obtusirostre*, 1,4 % — у *M. asperum* (0,11—0,23 мм соответственно).

Исходя из анализа пищевых спектров миктофид можно сделать вывод о том, что вид *M. affine*, в рационе которого около 50 % по массе (91 % по частоте встречаемости) составляют копеподы, обладает наибольшей специализацией жаберно-тычиночного аппарата, характерной для зоопланктофага. В табл. 2 показаны расположение тычинок на жаберных дугах *M. affine* и расстояние между ними.

Таким образом, жаберный аппарат миктофид приспособлен для отцеживания организмов размером менее 1 мм, но таковые в их рационе — случайные компоненты. В то же время величина их рта позволяет захватывать организмы, составляющие по величине до 50 % длины тела рыб.

Таблица 2. Расположение жаберных тычинок на дугах *M. affine*

Дуга	Наружный ряд		Внутренний ряд	
	Количество тычинок	Расстояние между тычинками, мм	Количество тычинок	Расстояние между тычинками, мм
I	19—21	0,4—0,6	16—18	0,35—0,70
II	17—19	0,4—0,7	14—16	0,40—0,50
III	10—14	0,3—0,5	12—15	0,15—0,35
IV	6—15	0,1—0,2	6—11	0,05—0,10

Глоточные зубы. Нижнечелюстные элементы IV и V жаберных дуг несколько видоизменились в связи с выполняемой функцией (см. рис. 1): располагаясь непосредственно перед глоткой, они участвуют в удержании и направлении пищевого комка в пищевод, ввиду чего поверхность этой части жаберных дуг имеет вид расширенных площадок, несущих множество мелких конусовидных гомодонтных зубчиков. Это так называемые глоточные зубы. Перед ними располагается глоссохиаля—костная основа языка, представляющая собой конусообразный хрящ, покрытый сверху костной пластинкой, на которой сплошным слоем расположены такие же мелкие гомодонтные зубцы.

Верхнечелюстные элементы III и IV жаберных дуг образуют верхние глоточные зубы, имеющие вид бугров, тесно сближенных между собой и оснащенных большим количеством конусовидных зубов, сидящих сплошным слоем. В связи с типом питания, характерным для планктофага, функция глоточных зубов у миктофид не связана с раскусыванием или перетиранием пищи. Отдельные крупные кормовые организмы или комки из мелкого зоопланктона отправляются в пищевод почти не поврежденными. Направлению пищевого комка в глотку способствует кривизна глоточных зубов, обращенных в ту же сторону.

Длина площадки верхних глоточных зубов у исследованных видов миктофид находится в пределах 15,5—22,0 % от длины головы, что составляет соответственно 1,9 мм для *M. affine* и 5,0 мм для *M. obtusirostre*. Размер конусовидных зубов у всех видов примерно одинаковый — 0,2—0,3 мм. По форме наблюдались зубы двух типов: одни — широкие, длина в 1,5 раза больше ширины у основания, конусообразный канал внутри зуба проходит до середины его; другие — тонкие, длиннее предыдущих, длина в 3,5 раза больше ширины в основании, канал составляет 3/4 длины зуба.

Таким образом, комплекс, состоящий из сети жаберных тычинок, подъязычной кости и глоточных зубов, имеет строение, характерное для типа планктофага-фильтраатора и выполняет функции удержания добычи и формирования пищевого комка.

Желудок. Исследованные виды миктофид имеют хорошо развитый желудок мешковидной формы с четкими морфологическими границами (рис. 3). Желудок достаточно емкий, в его строении можно различить фундальный и пилорический отделы. Стенки плотные, мускулистые, изнутри их выстилают 7—10 продольных складок эпителия. На границе желудка и кишечника имеется узкий пилорический клапан.

Размер желудка связан с характером питания, в частности, с размерами жертв. У рыб, заглатывающих крупную добычу или потребляющих много корма, желудок обычно большой [4]; у рыб, питающихся мелкими беспозвоночными, — средней величины. Размер желудка у исследуемых видов миктофид варьировал в пределах 11—25 % длины тела (6—16 мм) ввиду различной степени наполнения органа. В целом форма и размер желудка никтоэпипелагических миктофид приспособлены к питанию мезозоопланктоном и характерны для типа животных рыб.

Кишечник. Пилорическую область желудка миктофид опоясывает группа пилорических придатков. Зависимость между характером пищи

и числом пилорических придатков, обнаруженная А. Н. Световидовым [5] на примере сельдей, свойственна и другим группам рыб. В частности, исследованные виды рыб — планктофаги, способные также потреблять относительно крупные объекты (молодь рыб и зуфаузиид размером до 30 мм), имеют небольшое число пилорических придатков — от 6 до 11 шт.; наименьшее количество (6—8 шт.) наблюдается у *M. obtusirostre*, наибольшее (9—11 шт.) — у *M. nitidulum*. Длина пилорических придатков составляет 10—13 % длины тела рыб (4,5—8,5 мм).

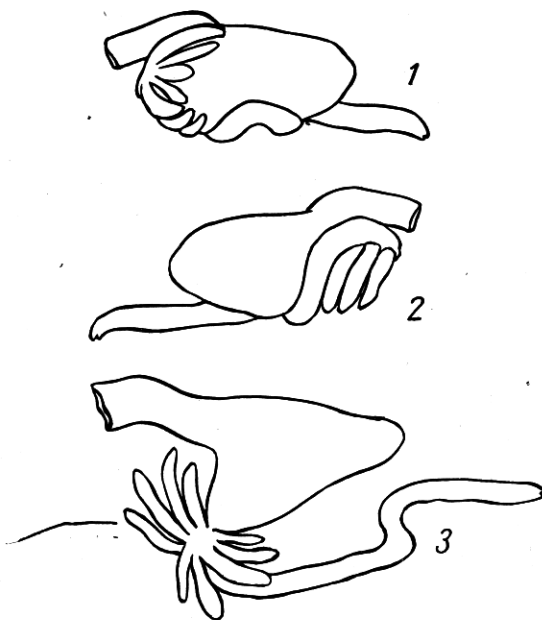


Рис. 3. Общий вид желудочно-кишечного тракта миктофид:

1, 2 — расположение желудка и кишечника *M. affine* (вид при вскрытии слева и справа); 3 — желудок и кишечник *M. nitidulum*.

Длина кишечника также находится в зависимости от характера пищи. Наименьшая она у хищных рыб (менее 100 % длины тела), наибольшая — у рыб с большим количеством в пище балластных веществ [2]. Длина кишечника миктофид составляет 37—45 % длины тела. Кишечная трубка S-образно изогнута (рис. 3), стенки ее тонкие, полупрозрачные в верхнем и среднем отделах. Из табл. 1 видно, что длина кишечника минимальна у *M. nitidulum* при наибольшем количестве у этого вида пилорических придатков. Вероятно, здесь имеет место компенсация функции одного участка пищеварительного тракта усилением другого [2].

В целом весь желудочно-кишечный тракт устроен по типу, характерному для животноядных рыб.

Выводы. 1. Величина рта миктофид, измеряемая длиной челюстей, составляет 13,2—15,7 % длины тела рыб, что позволяет захватывать крупные кормовые организмы размером до 50 % собственной длины рыб. Такие размеры рта характерны для хищных видов рыб. 2. Жаберно-глоточный аппарат миктофид устроен по типу планктофага и приспособлен к удержанию пищевых организмов широкого размерного спектра, нижний предел которого — около 300 мкм. Жаберные тычинки образуют эффективный цедильный аппарат с размером «ячей» 0,11—0,23 мм. Комплекс глоточных зубов, снабженных множеством мелких (300 мкм) зубцов, участвует в формировании пищевого комка и отправлении его в пищевод. 3. Приповерхностные миктофиды имеют развитый желудок с выраженными фундальным и пилорическим отделами. Размеры желудка при разной степени наполнения последнего составляют 11—25 % длины тела рыб. Кишечник короткий, длина его варьирует от 37 до 45 % собственной длины рыб. Такое строение желудочно-кишечного тракта миктофид характеризует последних как хищников. В процессе пищеварения участвует 6—11 пилорических придатков. В целом система органов, участвующих в удержании и утилизации пищевых объектов миктофид, построена по типу таковой животноядных рыб. В строении пищеварительной системы эпипелагических миктофид наблюдаются черты как планктофага-фильтратора (наличие густой «ловчей сети» жаберных тычинок, примитивно устроенных глоточных зубов и небольшого количества пилорических придатков), так и хищника (большой рот, хорошо развитый желудок и очень короткий кишеч-

ник). Приспособленность органов рото-глоточной полости и пищеварительного тракта к питанию разнообразными как по размерам, так и биохимическому составу организмами — важная экологическая адаптация к успешному питанию в трофологически различных районах.

1. Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 247 с.
2. Веригина И. А., Жолдасова И. М. Эколого-морфологические особенности пищеварительной системы костистых рыб. — Ташкент: Фан, 1982. — 154 с.
3. Мантейфель Б. П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970, с. 12—35.
4. Никольский Г. В. Экология рыб. — М.: Высшая школа, 1974. — 357 с.
5. Световидов А. Н. О зависимости между характером пищи и числом пиловрических придатков у рыб. — Докл. АН СССР, 1932, № 8, с. 202—204.
6. Ebeling A. W., Cailliet G. M. Mouth size and predator strategy of midwater fishes. — Deep-sea Res., 1974, 21, N 11, p. 959—968.
7. Jasuda F. The feeding mechanism in Young Fishes. — Rec. Ocean. Works. Jap., 1960, 5, N 2, p. 127—138.

Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского
АН УССР, Севастополь

Получено 20.02.84

E. V. GREZE

**FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF BRANCHIAL PHARYNGEAL
SYSTEM AND DIGESTIVE APPARATUS OF MYCTOPHIDAE
(MYCTOPHIFORMES) IN TROPICAL ATLANTIC**

Summary

Morphology of structures associated with capture, holding and utilization of feeding objects is considered for five species of phosphorescent anchovies. The branchial system and digestive tract of myctophidae are adapted to the nutrition by mesozooplankton and permit consuming a wide range of organisms of different taxonomic belonging with the size up to 50 % of the fish proper length. This is an important ecological adaptation for successive nutrition in trophologically different regions.