

Пров. 1980

АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

БИОЛОГИЯ МОРЯ

вып. 16

ФУНКЦИОНАЛЬНО-
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКТОННЫХ
ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»
КИЕВ — 1969

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ МАНТИИ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
/ МАНТИЯ *SYMPLECTOTECTHIS OUALANIENSIS* / LESSON /

Г.В. ЗУЕВ

Институт биологии южных морей АН УССР

Морфологическое изучение отдельных органов и систем органов с функциональной стороны дает возможность уяснить истинное значение этих органов, их адаптивный смысл в общей системе приспособлений организма к условиям среды. В первую очередь, это относится к тем особенностям внешнего и внутреннего строения, которые связаны с наиболее характерными и принципиально важными чертами экологии данного вида. К числу таковых у головоногих моллюсков можно отнести приспособления к движению, в частности, строение мантийного комплекса мышц.

Строение мышц мантии у головоногих моллюсков изучено недостаточно, хотя *Cephalopoda* обладают хорошо развитой мускулатурой. Прежде всего это относится к нектонным формам *Teuthoidea*, у которых относительная толщина стенок мантии достигает 4-5% абсолютной длины тела.

Томпсэт / Tompsett, 1939/ в своей подробной анатомической сводке лишь вскользь упоминает, что брюшная стенка мантии каракатицы /*Sepia*/ состоит из толстого слоя мышц.

Н.Н. Кондаков /1940/ пишет, что мантия состоит из поперечных и продольных мускульных слоев. Продольные мышечные волокна лежат непосредственно под покровами и с внутренней стороны мантии, поперечные - располагаются в виде толстого слоя между ними. На это указывают и другие авторы /Догель, 1940; Беклемишев, 1964/.

В "Большом практикуме по зоологии беспозвоночных" под редакцией Ю.И. Полянского /1946/ сказано, ... мантия *Sepia officinalis* содержит большое количество мускулистых пучков, образующих толстый слой. Особенно мощного развития достигают поперечные, т.е. кольцевые мантийные мышцы, сокращение которых прижимает мантию к туловищу. Таким образом, в известной нам литературе сведения о строении мускулатуры *Cephalopoda* довольно ограниченные и немногочисленные.

Движение, наряду с питанием, обменом, ростом, размножением и раздражимостью, — одно из основных свойств живого организма, поэтому вопросы строения /в том числе микроструктуры/ локомоторного аппарата преобладают особый интерес. С целью выяснения функционального значения мышц мантии кальмара при реактивном движении было предпринято изучение их строения, расположения и степени развития на примере кальмара *Symplectoteuthis oualaniensis*. Этот кальмар принадлежит к сем. *Ommastrephidae* и является типичным нектонным видом, широко распространенным в тропической области Тихого и Индийского океанов / Berry, 1912; Sasaki, 1929; Adam, 1952/.

Для гистологического анализа был использован материал, фиксированный в 4-8%-ном формалине. Срезы готовились на замораживающем микротоме, их толщина составляла 25 μ . Указанная толщина срезов вполне достаточна для установления взаимного расположения мышц. Для окрашивания применялась смесь оранжей — J и метиленовой синей.

Вентральная стенка мантии резалась в трех взаимно перпендикулярных направлениях: продольном вертикальном, поперечном вертикальном и продольном горизонтальном. Форма мантии *S. oualaniensis* цилиндрическо-коническая, с хорошо заостренным мантийным концом. Подобная форма, явившаяся результатом длительного исторического развития, определяется функциями, которые она выполняет. Основным видом плавания кальмаров является реактивное, при котором мантийный конец топографически становится передним концом тела, тогда как морфологически он остается задним концом животного. Столь необычное положение тела головоногих в момент поступательного движения приводит к тому, что мантия вытягивается по направлению продольной оси тела и приобретает хорошо обтекаемую форму, отвечающую основным требованиям гидродинамики. Относительная длина / l_m / мантии *S. oualaniensis* достигает порядка 60% абсолютной длины / L_a / тела. Условия продольного обтекания мантии кальмаров, а соответственно, и условия обтекания всего тела еще более улучшаются за счет гладкой кожи, которая не имеет никаких выступающих частей и неровностей. С точки зрения гидродинамики, подобные морфологи-

ческие особенности строения мантии кальмаров, следовательно, вполне понятны и объяснимы.

Относительное постоянство формы мантии кальмаров достигается наличием жесткого рогового скелета, так называемого гладиуса, который имеет вид узкой и тонкой прозрачной пластинки, лежащей под покровами спины и проходящей от свободного края мантии до мантийного конца. Толщина стенок неодинакова на всем протяжении длины мантии. Мантийная стенка постепенно утолщается от свободного края и достигает максимальной толщины в средней части мантии. Степень развития дорсальных, вентральных и латеральных отделов мышц практически одинакова. Максимальная толщина вентральной стенки мантии у исследованных экземпляров варьирует от 3,9 до 4,3% длины мантии /см. таблицу/.

У всех подвижных крупных организмов, как доказано многочисленными исследованиями, мускулатура достигает половины общего веса тела. В этом отношении не представляют исключения и некоторые кальмары. Согласно нашим данным /таблица/, вес мантии *S. oualaniensis* без плавников составляет около 41-47% общего веса /Р / тела.

Если же учитывать вес парных латеральных плавников, которые также используются для создания пропульсивной силы, то общий вес мышц составляет 52-58% общего веса тела /см. таблицу/. Таким образом, мускулатура, приводящая в действие локомоторный аппарат *S. oualaniensis*, достигает сильного развития. Развитие мантийного комплекса мышц обуславливает создание такой силы тяги, которая позволяет кальмарам плавать со скоростью несколько десятков километров в час.

Гистологическое изучение срезов мышц мантии *S. oualaniensis* показало, что мантия составлена тремя слоями мышц: поперечными кольцевыми, поперечными радиальными и продольными.

Поперечные кольцевые мышцы особенно хорошо развиты и пронизывают всю толщу мантии. Отдельные мускульные волокна объединены вместе по несколько штук, образуя толстые пучки мышц. Кольцевые мышцы не образуют единой сплошной массы по всей длине мантии, они разделяются на отдельные, обособленные друг от друга кольца.

Поперечные радиальные мышцы также проходят через всю толщу мантии подобно кольцевым, однако в отличие от последних они не достигают столь сильной степени развития. Радиальные поперечные мышцы образуют своеобразные поперечные перегородки, которыми разделяются кольцевые мышцы. Они расположены правильными, по-видимому, замкнутыми рядами, через практически равные интервалы вдоль мантии. Таким образом, наблюдается вполне определенная и четкая картина расположения кольцевых и радиальных мышц в мантии.

Продольные мышцы проходят по наружному краю мантии вдоль нее. По сравнению со всеми остальными мышцами продольные развиты наиболее слабо: продольные мускульные волокна расположены всего несколькими рядами.

Большинству головоногих моллюсков присущи два способа движения — медленное спокойное плавание и быстрое реактивное движение. При медленном спокойном плавании пропульсивная сила создается одновременно ундуляцией парных латеральных плавников и действием воронки, причем основная сила создается ундуляцией. При быстром реактивном движении участие плавников в создании силы тяги исчезает, поскольку они в этот момент плотно обворачиваются вокруг мантийного конца тела кальмаров. Пропульсивная сила создается исключительно за счет выбрасывания струи воды из воронки и возникающего вследствие этого обратного толчка тела.

Реактивное движение является главным, основным способом движения нектонных *Teuthoidea*. Мантийная полость, являющаяся своеобразным резервуаром для воды, используемой для создания силы тяги, в момент заполнения ее водой имеет объем, величина которого достигает половины общего объема тела. Масса воды, выбрасываемая кальмаром в течение одного импульса, составляет, следовательно, половину массы самого животного.

Выталкивание воды из мантийной полости обеспечивается работой мантийного комплекса мышц, которые при сокращении сжимают мантийную полость. Частота импульсов /мышечных сокращений/ при реактивном плавании у *S. oualaniensis* достигает 4-6 раз в секунду, в течение одной секунды кальмар успевает 4-6 раз набрать воду в мантийную полость и выбросить ее обратно. Такая стреми-

тельность действия мышц, безусловно, может свидетельствовать о чрезвычайно высокой степени развития всего нервно-мышечного аппарата *Cephalopoda*. Недаром самые толстые нервные волокна обнаружены у головоногих моллюсков. Скорость передачи импульса по их нервным стволам достигает 90 км/час /Young, 1938; Pumphrey a. Young, 1938; Акимускин, 1963/.

Форма мантии при реактивном движении не остается постоянной, она все время периодически изменяется. При заполнении водой мантийной полости ее объем значительно увеличивается. Увеличение объема влечет за собой соответствующее изменение общей формы мантии. Мантия, подобно эластичной емкости, раздувается, причем местоположение ее наибольшей толщины перемещается к середине, по направлению к переднему/ топографически/ концу тела. При выбрасывании воды из мантийной полости ее объем резко уменьшается, а форма мантии снова изменяется: возрастает относительное удлинение, перемещается к головному концу тела - местоположение ее наибольшей толщины. Перечисленные показатели являются наиболее характерными для общей оценки формы мантии и ее изменения.

Указанные сильные и часто повторяющиеся изменения формы мантии при поступательном движении обуславливают непостоянство условий ее обтекания, что сопровождается периодическими изменениями величины лобового сопротивления. В момент заполнения водой мантийной полости мантия расширяется и лобовое сопротивление возрастает, в момент выбрасывания воды из мантийной полости условия обтекания должны улучшаться, так как мантия сужается и величина лобового сопротивления падает /Прандтль, 1949/.

Известно /Kramer, 1960/, что сопротивление мягких тел при движении в воде, в частности нектонных животных, значительно меньше, чем сопротивление жестких тел такой же формы. Снижение сопротивления у мягких тел достигается за счет управления пограничным слоем путем создания микрорельефа кожных покровов, который предотвращает преждевременную турбулизацию пограничного слоя и образование вихрей. Демпфирующие свойства кожи обнаружены, в частности, у дельфинов и китов. Доказано /Соколов, 1960/, что изменение микроструктуры кожи у водных млекопитающих достигается за счет морфологических особенностей ее строения.

У головоногих моллюсков, в отличие от млекопитающих, кожа очень тонкая и непрочная, она состоит /Кондаков, 1940/ из наружного однослойного цилиндрического эпителия и кутиса. Обычно кожа легко отделяется от подстилающего ее слоя мышц и легко повреждается, так что говорить о каких-либо гидродинамических свойствах ее, способствующих уменьшению лобового сопротивления /сопротивления формы/, по-видимому, нельзя. Скорее всего у головоногих и прежде всего у кальмаров имеются другие приспособления, направленные на уменьшение сопротивления, — именно структурные особенности мантийного комплекса мышц.

При анализе функций мышц мантии у *S. oualaniensis* прежде всего следует отметить различную степень развития разных мышц. Как уже упоминалось, наибольшее развитие получают поперечные кольцевые мышцы. Большая степень развития этих мышц по сравнению с поперечными радиальными и продольными может, безусловно, свидетельствовать и об их функциональной неравноценности, не только качественной, но и количественной. При сокращении кольцевые мышцы прижимают мантию к туловищу, следствием чего является выбрасывание сильной струи воды через воронку. Частота и сила струи находятся в прямой зависимости от работы кольцевых мышц. Не удивительно, что поперечные кольцевые мышцы особенно сильно развиты у нектонных *Teuthoidea*, которые являются одними из наиболее совершенных пловцов не только среди *Cephalopoda*, но и среди остальных представителей нектона. Относительная толщина слоя мышц позволяет, с известной долей условности, судить об их силе, поэтому можно сделать заключение, что наиболее сильные мышцы мантии *S. oualaniensis* — поперечные кольцевые.

Продольные мышцы также принимают участие в акте сокращения объема мантийной полости, однако, как нам кажется, основной функцией продольных мышц следует считать обеспечение гибкости мантии. В результате сокращения дорсальных продольных мышц достигается изгибание мантийного конца в сторону спины, в результате сокращения вентральных — в сторону брюха, латеральных — вбок. Таким образом, действие продольных мышц увеличивает поворотливость кальмаров, которая крайне необходима им в условиях жизни в пелагиали.

Функциональное значение поперечных радиальных мышц может быть расшифровано только на основании знания экологии кальмаров. Исходя из того, что для кальмаров характерно постоянное движение в воде с большими скоростями, можно предположить, что развитие радиальных мышц связано именно с этой особенностью их экологии.

Действительно, при сокращении поперечных радиальных мышц должно иметь место изменение формы мантии по ее окружности, т.е. при последовательном сокращении радиальных мышц вдоль мантии пробегает жесткая волна, амплитуда которой регулируется этими мышцами. Наблюдается, возможно, нечто подобное тому, что имеет место у дельфинов в момент их быстрого движения - возникновение кольцевой продольной волны /Essarian, 1955/. Другими словами, поперечные радиальные мышцы нектонных кальмаров при последовательном сокращении могут, в принципе, создавать демпфирующий эффект, который гасит образующиеся вихри, тем самым снижая величину лобового сопротивления.

Кроме того, образованию продольной волны, проходящей вдоль мантии, при реактивном движении кальмаров способствует сокращение поперечных кольцевых мышц. В процессе наблюдений за движением живых кальмаров в аквариуме установлено, что вода выталкивается из мантийной полости путем последовательных сокращений поперечных кольцевых мышц в направлении от "хвоста" к свободному краю мантии. По-видимому, эта последовательность сокращений обеспечивается разделением всей массы кольцевых мышц на отдельные кольца поперечными перегородками, выстланными радиальными мускульными волокнами. При заполнении водой мантийной полости, видимо, также имеет место последовательный характер сокращения поперечных кольцевых мышц.

По нашему мнению, последовательный характер сокращения поперечных кольцевых мышц у кальмаров в комплексе с действием поперечных радиальных мышц может обуславливать тот демпфирующий механизм, который сводит величину лобового сопротивления к минимуму, позволяя кальмарам развивать высокую скорость движения в воде.

В заключение нужно отметить, что полученные нами данные о строении мантии *S. oualaniensis* находятся в некотором противоречии с указанием Н.Н. Кондакова /1940/ о наличии трех мускульных слоев в мантии головоногих - двух продольных и одного по-

перечного. Однако Н.Н.Кондаков не уточняет, на примере изучения какого объекта были получены эти данные.

СТЕПЕНЬ РАЗВИТИЯ МАНТИИ У КАЛЬМАРА
Symplectoteuthis oualaniensis

L_a	P	Пол	P_m	P_{m+p}	l_m	T_m	V_m	У
20,4	51,4	♀	41,0	58,0	57,8	4,1	49,0	49,0
22,8	73,2	♂	42,6	53,8	58,5	3,9	52,0	68,9
23,5	79,1	♂	44,6	56,4	59,7	4,3	48,0	75,3
24,8	99,0	♂	47,0	58,0	62,0	4,1	50,0	94,4
32,0	179,0	♀	41,4	52,5	56,3	4,0	52,0	171,0

Примечание: L_a - абсолютная длина тела / в см /;
P - общий вес тела / в г /; У - общий объем тела / в см³ /; P_m - вес мантии без плавников / в % P /; P_{m+p} - вес мантии с плавниками / в % P /; l_m - длина мантии / в % L_a /;
 T_m - толщина брюшной стенки мантии / в % l_m /;
 V_m - объем мантийной полости / в % V /.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Акимовский И.И. Головоногие моллюски морей СССР. Изд-во АН СССР, М., 1963.
- Беклемишев В.И. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд-во АН СССР, М.-Л., 1964.
- Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Под ред. Ю.А.Полянского. М., 1946.
- Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. I. Учпедгиз, Л., 1938.
- Кондаков Н.Н. Класс головоногих моллюсков /Cephalopoda /. Руководство по зоологии, 2. Изд-во АН СССР, 1940.
- Прандтль Л. Гидроаэромеханика. ИЛ, 1950. /пер.с англ./.
- Соколов В.Е. Структура кожного покрова ластоногих. -Бюлл. МОИП, 65, 4, 1960.

- Adam W. Les Cephalopodes de la mer Rouge.- Bull. Inst. ocnogr. 822. Monaco, 1942.
- Berry S.S. The Cephalopoda of the Hawaiian Islands.- Bull. U.S. Bur. Fish., 32, 1914.
- Essapian F.S. Speed-induced skin folds in the bottle-nosed porpoise.- Breviora, 43, 1955.
- Kramer M.O. The dolphins secret.- New Scientist, 7., 181.
- Pumphrey R.J., Young J.Z. The rates of conduction of nerve fibres of various diameters in cephalopods.- J. Exp. Biol., 15, 1938.
- Sasaki M. A monograph of the dibranchiata cephalopods of the Japanese and adjacent waters.- J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ., 20 Suppl., 1929.
- Young J.Z. The functioning of the gland nerve fibres of the squid.- J. Exp. Biol., 15, 1938.

О ПЕРЕДВИЖЕНИИ ПО ГРУНТУ SOLEA LASCARIS

NASUTA (Pallas)

О.П.Овчаров

Институт биологии южных морей АН УССР

Уже давно известна способность некоторых придонных рыб ползать по грунту. Так, *Trigla lucerna* Linne' передвигается по грунту с помощью грудных плавников. Причем три нижних луча грудного плавника преобразовались в самостоятельные пальцевидные органы, перебирая которыми петух ползает по дну. Одновременно эти образования играют роль и органа осязания, с помощью которого он отыскивает пищу. С помощью грудных плавников может перемещаться по грунту и *Lophius piscatorius* Linne' /морской черт/, опираясь на них, как на ходули.