

Э. М. КАЛИНИНА

К АНАТОМИИ ЧЕРНОМОРСКИХ КАМБАЛООБРАЗНЫХ (Pleuronectiformes)

Три наиболее массовых вида черноморских камбалообразных: *Rhombus maeoticus* (Pallas), *Pleuronectes flesus* (L.), *Solea nasuta* (Pallas) принадлежат к различным родам и семействам и сильно различаются между собой по форме тела, размерам, биологии и некоторым чертам внутреннего строения. Исходя из этого, будет небезынтересно провести описание и сравнение некоторых черт внутреннего строения этих рыб, тем более, что описание анатомии двух видов (*Rhombus maeoticus* *Solea nasuta*) в литературе отсутствует. Для вида *Pleuronectes flesus* известно описание черепа (Cole, Johnstons, 1901), мозга (Павловский и Курепина, 1953), внутреннего строения (Koltzer, 1956). Поэтому литературными данными об этом виде мы воспользуемся только в целях сравнения.

Строение черепа

а. Черноморский калкан — *Rhombus maeoticus* (Pallas).

Скручивание черепа у черноморского калкана происходит вдоль горизонтальной оси тела справа налево и глазной стороной становится левая сторона тела. Подобно всем остальным камбалообразным, наиболее сильной перестройке подвергается у калкана в период метаморфоза орбитальная часть черепа, меньше затрагивается передняя носовая, еще меньше — затылочная. Однако в большей или меньшей степени меняются толщина и очертание всех костей мозгового черепа (рис. 1). Затылочная область *Supraoccipitale* крупное, в форме вытянутого прямоугольника со слегка неровными краями. В середине дорзальной стороны тянется крупный высокий гребень. В задней части он узкий, клиновидный, а в передней превращается в горизонтально уплощенный клюв, который вытягивается за пределы *supraoccipitale* и идет между правым и левым *frontale* до глазницы. Длина гребня превосходит длину самого *supraoccipitale* в два раза. *Occipitale lateralia* слегка асимметричные, окостеневают неполностью. Больше всего хряща остается в области *foramen occipitale magnum*. Особенно ярко выражена асимметрия этих костей в форме и размерах сочленованных поверхностей для соединения с первым позвонком. Сочленованная поверхность левого *occipitale laterale* более узкая и короткая, в то время как на правом *occipitale laterale* она шире и массивнее и благодаря смещению *basioccipitale* вправо, ее нижний край приподнимется вверх. *Basioccipitale* имеет такое же строение, как и у других рыб, но заметно отклоняется от продольной оси вправо. Кости ушного отдела черепа *sphenoticum*, *prooticum*, *epioticum*, *pteroticum*, *opisthoticum* — небольшие, слегка асимметричные. *Epioticum*

— не совсем правильный усеченный конус, верхняя часть которого служит площадкой для сочленения с *post-temporale*. *Sphenoticum* — наиболее крупные и асимметричные кости ушного отдела. В задней их части находится массивный выступ для соединения с гиомандибулярной дугой, а позади выступа — ямка для *hyomandibulare*. С левой стороны выступ несколько массивнее, а ямка соответственно меньше. *Pteroticum*, *opisthoticum* с большим количеством хряща. *Prooticum* — толстое, в виде неправильного треугольника. Подводя итог всему вышесказанному, мож-

но сделать следующее заключение: в затылочном и ушном отделах черепа черноморского калкана кости правой слепой стороны более массивные, чем соответствующие им кости глазной стороны. *Parietalia* — плоские, парные, слегка асимметричные, довольно тонкие в середине, но по внешнему краю заметно утолщаются. Левое *parietale* выдвигается вперед больше, чем правое. *Frontalia* подвергаются в период метаморфоза коренной перестройке. Правое *frontale* имеет вид довольно глубокой конусообразной чаши, которая вытянута в продольном направлении. Левое *frontale* представлено такой же конусообразной чашей, только здесь она немного шире и короче, а от ее нижней части отходит большой серпообразный отросток, который, соединяясь впереди с *prae frontale*, делит левую орбиту на две части; верхняя из них становится новой орбитой для правого глаза, перешедшего на левую сторону тела. *Praefrontalia* — сильно асимметричные, правое располагается не только около *vomer* и *mesethmoideum*, но дает массивный отросток назад, к правому *frontale*. Этот отросток ограничивает вышеупомянутую новую глазницу для правого глаза сверху. Левое *prae frontale* небольшое, неправильной формы, левым обонятельным отверстием делится на два треугольника, меньший передний и более крупный задний, вся кость лежит целиком на глазной стороне. *Mesethmoideum* — непарная кость неправильной формы, располагается в передней части головы между левым и правым *prae frontale* и образует внутренние стенки носовых отверстий. Задняя часть *mesethmo-*

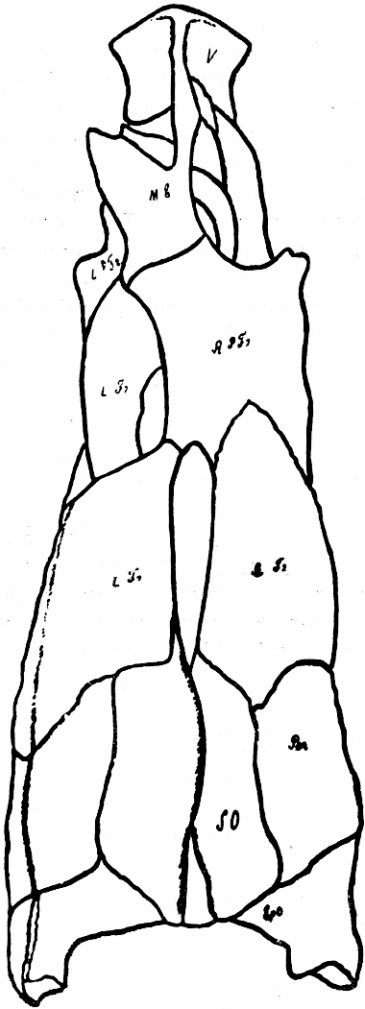


Рис. 1. Череп черноморского калкана *Rhombus maeoticus* (Pallas). Длина черепа 1 см (сверху).

S. O. — supraoccipitale

Ep. O. — epioticum

Par. — parietalia

L. Fr. — frontale левое

Rh. Fr. — frontale правое

L. P. Fr. — praefrontale левое

R. P. Fr. — praefrontale правое

M. E. — mesethmoideum

V. — vomer.

moideum лежит целиком на глазной стороне, передняя часть заметно приближается к горизонтальной оси тела. Очевидно, скручивание черепа повлияло исключительно на заднюю часть mesethmoideum. Vomer в своей передней части утолщен, и боковые стороны этого утолщения служат сочленованными площадками для верхней челюсти. Подобно mesethmoideum, он испытывает наибольшее отклонение от горизонтальной оси в своей задней части, а его передняя часть занимает центральное положение. В передней части vomer на его нижней поверхности располагаются компактно, в виде кучки, мелкие зубы, числом до 10. Parasphenoideum сильно вытянуто и проходит в виде киля вдоль основания черепа, заметно сильное отклонение этой кости на слепую сторону, и только в своих крайних точках она совпадает с горизонтальной осью тела. Hyomandibulare на слепой стороне немного шире, чем на глазной. По заднему краю этой кости на внешней поверхности идет сильно окостеневший гребень, а противоположный край кости занимает тонкая прозрачная пластинка. Quadratum — пластинчатые, треугольной формы, по своему нижнему краю образуют сильно вытянутый гребень. Впереди вся кость суживается и заканчивается седлообразным суставом, который соединяется с нижней челюстью. Различия в размерах и очертаниях quadratum с левой и правой стороны незначительны: правое quadratum уже, но длиннее; левое шире, но короче. Metapterigoideum — тонкие четырехугольные, на слепой стороне немного крупнее, а по толщине разница незаметна. Maxillare — довольно длинная кость, ее задний конец пластинчатый и широкий, а впереди становится уже и массивнее и заканчивается очень крупными седловидными площадками для соединения с praemaxillare. Praemaxillaria — довольно тонкие, саблевидно изогнуты, несут зубы; praemaxillare глазной стороны несколько длиннее, толще и сильнее изогнуто. Подобное строение отмечает Траквер (Traquair, 1865) для *Rhombus maximus* (L.). Dentalia и articularia крупные, массивные, немного асимметричные, со слепой стороны нижняя челюсть длиннее и уже, с глазной шире и короче. Pterigoideum слепой стороны крупнее и толще, меньше изогнуто, чем на глазной. Mesopterygoideum слепой стороны таких же очертаний, как и на глазной, но немного длиннее.

6. Морской язык — *Solea nasuta* (Pallas)

Череп *Solea nasuta* (рис. 2) тонкостенный, отдельные кости его, соединяясь между собой, дают многочисленные выросты. Особенно вытянута вниз его затылочная часть, в результате чего parasphenoideum не прямой, как у калкана, а, начиная от заднего края глазницы, резко опускается вниз. Новообразовавшаяся глазница для мигрировавшего левого глаза относительно крупнее, чем у калкана, и имеет вид продолговатой чаши, которая повернута на правую сторону. При рассмотрении затылочной части черепа бросается в глаза очень крупное затылочное отверстие, которое имеет вид трапеции, повернутой меньшим основанием вниз. Supraoccipitale чрезвычайно крупное, пластинчатое, с тонкими зубчатыми краями. Эта кость занимает почти целиком всю верхнюю часть мозгового черепа. По ее дорзальной поверхности проходит широкий уплощенный гребень, который дает заметное отклонение влево к слепой стороне, а в передней части supraoccipitale он становится малозаметным. Occipitale laterale имеют вид небольших треугольных костей, которые совместно с отростками, отходящими от их вершин, ограничивают крупное затылочное отверстие сверху и с боков. Basioccipitale сильно вытянуто вниз, ниже сочленованных площадок видны три тонких плотных тре-

угольных отростка. В ушном отделе черепа кости сильно окостеневают и плотней срастаются, поэтому трудно определить границы между ними. Заметим только, что места соединения плечевого пояса и мозгового черепа у *Solea nasuta* не дают таких сильных утолщений, как у калкана. Parietalia слегка асимметричные, пластинчатые, с зубчатыми неровными краями. Очертания левого *frontale* у морского языка имеет много общего с таковым глоссы. Это прежде всего крупная кость, которая образует целиком всю переднюю часть черепной коробки и дает довольно крупный отросток вперед, последний делит бывшую левую глазницу пополам. Обе praefrontalia небольшие, совершенно асимметричные. Mesethmoideum серпообразной формы, располагается над сошником, выдвигается над ним несколько вперед и показывает сильное отклонение в сторону слепой стороны. Vomer — небольшая крючковидная кость, сильно отклоненная влево к слепой стороне. Parasphenoideum при миграции левого глаза на правую сторону испытывает искривление влево и только в своих крайних



Рис. 2. *Solea nasuta* (Pallas). Длина черепа 3 см.

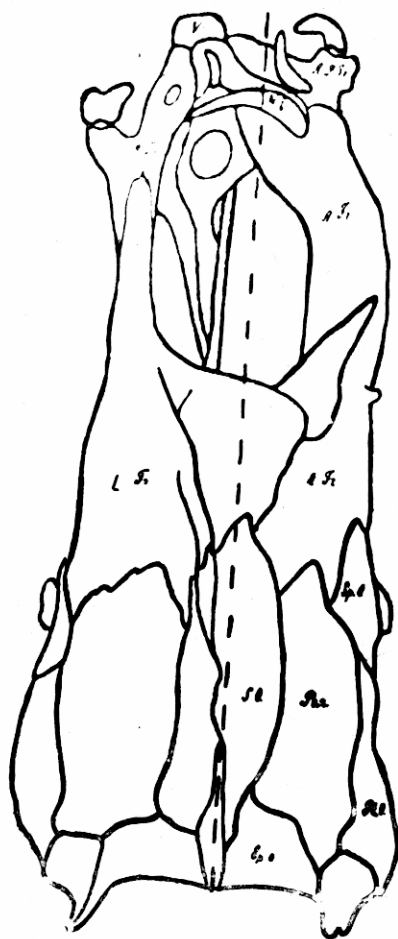


Рис. 3. *Pleuronectes flesus* (L.). Длина черепа 5 см.

точках совпадают с горизонтальной плоскостью тела. Искривление получает и гребень, идущий по нижней поверхности *parasphenoideum*. В средней части кости этот гребень перемещается с нижней поверхности на боковую и принимает вид тонкой пластинки, располагающейся с левого края *parasphenoideum*. Жаберные крышки слегка асимметричны. *Suboperculum* глазной стороны слегка длиннее и шире. *Praeoperculum* глазной стороны несколько шире и равномерней изогнут, чем слепой стороны. *Interoperculum* глазной стороны короче, но несколько шире. *Quadratum*, *metapterigoideum*, *mesoptergoideum*, *ptergoideum* гораздо крупнее и толще на глазной стороне, а *hyomandibularia* почти симметричные. Верхняя и нижняя челюсти сильно асимметричны. И анатомической особенностью для всего рода *Solea* является: 1. Сочленение левого *dentale* с левым *praemaxillare*. 2. Расположение зубов только на левом *dentale* и левом *praemaxillare*. *Maxillaria* сильно асимметричные, левое длиннее и уже, правое короче и в своей передней части полукруглой выемкой делится на два широких отростка. Правое *praemaxillare* очень тонкое, изогнуто под прямым углом, левое крупное, озубленное, в своей задней части несет специальный отросток для сочленения с *dentale*. Кости нижней челюсти менее асимметричны. Левое *dentale* более короткое и широкое, чем правое, а его верхний край несет щеточку мелких зубов. В задней части левого *dentale* есть специальный отросток для соединения с *praemaxillare*.

в. Сравнение черепов калкана, глоссы и морского языка.

При рассмотрении черепов вышеперечисленных видов с затылочной части выделяем в первую очередь череп *Solea nasuta*, благодаря его очень крупному затылочному створстину и значительной высоте черепа в этой части, однако гребень на *supraccipitale* выражен у этого вида довольно слабо. Затылочная область черепа калкана имеет небольшое отверстие и длинный крепкий гребень на *supraoccipitale*, который незначительно отклоняется от горизонтальной оси. Череп глоссы занимает промежуточное положение между этими двумя типами. В основании черепа у калкана *vomere* и *parasphenoideum* прямые, лишь слегка отклоняются в сторону слепой стороны. Передняя часть *vomere* почти совпадает с горизонтальной осью, поэтому челюсти слегка асимметричны. Основание черепа глоссы очень сходно с вышеописанным, отличается только тем, что вся передняя часть черепа сильнее отклоняется к слепой стороне, этим объясняется и смещение челюстей. *Parasphenoideum* морского языка отличается от *parasphenoideum* предыдущих видов тем, что, кроме искривления в сторону, испытывает в задней части еще искривление вниз. Кости височного отдела у всех трех видов небольшие, слегка асимметричные. У калкана они на слепой стороне массивнее, чем на глазной. У глоссы асимметрия этих костей выражена сильнее, особенно в величине мышечков на *sphenoticum*, то же можно сказать и о мышечках *Solea nasuta*, добавив еще о значительной асимметрии отверстий тройничного нерва у данного вида. *Parietalia* у всех трех видов слегка асимметричные, пластинчатые и только у калкана по внешнему краю получают заметное утолщение. *Frontalia* у калкана имеют вид неправильных четырехугольных чаш, разделенных гребнем *supraoccipitale*. Левое *frontale* дает в своей нижней части крупный отросток, который делит бывшую левую глазницу на две. У морского языка и глоссы вращение черепа происходит направо, поэтому подобный отросток дает правая *frontale*. Кроме того, у этих видов левое *frontale* сильно сдвинуто направо и занимает почти це-

ликом переднюю часть мозговой коробки. Правое *praefrontale* калкана образует массивный отросток, который ограничивает глазницу левого глаза сверху, а в своей нижней части имеет на значительном расстоянии соединение с *parasphenoideum*. То же самое можно сказать о левом *praefrontale* глоссы и морского языка, только у последнего оно менее массивно и соединяется посредством тонкого отростка с *parasphenoideum*. *Praefrontale* глазной стороны, у калкана левое, у глоссы и морского языка правое, свою связь с *parasphenoideum* в период метаморфоза теряют. *Mesethmoideum* лежит почти целиком на слепой стороне тела, на ее дорзальной поверхности виден своеобразный клюв, служащий для соединения с *intermaxillare*. У калкана эта кость образует внутренние стенки носовых отверстий, а у глоссы носовые отверстия располагаются в *praeifrontale*. Жаберные крышки тонкие, слегка асимметричные. У глоссы со слепой стороны эти кости несколько уже, но окостеневают сильнее, у морского языка наблюдается такая же картина.

Челюстной аппарат у всех трех рассматриваемых видов обнаруживает свои индивидуальные особенности. У калкана челюсти наиболее симметричные, особенно это определение подходит к нижней челюсти, где *dentale* и *articulare* глазной и слепой стороны почти одинаковы. Зубы имеются и слева и справа. Кости верхней челюсти отличаются между собой больше, особенно *praeimaxillare* — левая плоская и длинная, зато правая круче изогнута. У глоссы асимметрия выражена сильнее, зубы развиты преимущественно на слепой стороне. У *Solea nasuta* наблюдается наибольшее искривление и асимметрия челюстей, *praeimaxillare* слепой стороны в два раза длиннее и гораздо массивнее *praeimaxillare* глазной стороны, зубы только на челюстных костях слепой стороны.

Следовательно, основные новообразования в черепах камбалообразных, отличающих их от остальных костистых рыб, такие:

1. Образование переднего отростка *frontale* глазной стороны, который разделяет глазницу на два отверстия.
2. Сильное разрастание задней части *praeifrontale* слепой стороны, этот отросток образует верхнюю часть новой глазницы.

Форма брюшной полости и внутренние органы.

а. Калкан — *Rhombus maeoticus* (Pallas).

Брюшная полость калкана высокая и короткая, она доходит до середины тела и отделяется от хвостовой части утолщенной парой ребер и базальными элементами первых лучей анального плавника. Пищевод у калкана практически отсутствует, и глотка непосредственно переходит в желудок (рис. 4). Последний имеет вид широкого мешка, который располагается по верхнему, а затем по заднему краю брюшной полости, ближе к глазной стороне тела. От общей длины пищеварительного канала желудок составляет примерно одну треть. В месте соединения желудка и кишечника виден ясный перехват — сфинктер и два пилорических придатка, которые имеют вид толстых коротких выростов. Кишечник калкана располагается в своей большей части на слепой стороне тела и идет двумя ветвями: восходящей и нисходящей, причем обе идут в дорзо-вентральном направлении. Задняя нисходящая ветвь впадает в заметно расширяющуюся прямую кишку, которая имеет даже несколько иное строение своих стенок. Исследование пищеварительного тракта мальков черноморского калкана дало точно такую же картину, только прямая кишка у мальков выделяется еще резче и окрашена несколько темнее,

чем остальной кишечник. Печень калкана имеет сложную многолопастную форму, чаще всего четырехлопастную. Самая крупная и вытянутая лопасть располагается в верхнем переднем углу брюшной полости. Если рассматривать печень при вскрытии со слепой стороны тела, то ясно видны все ее четыре лопасти. Три из них располагаются в петле кишечника, а четвертая — в верхнем углу над этой петлей. У вскрываемых



Рис. 4. Пищеварительный тракт.
Rhomphus maeoficns.

нами мальков печень имела относительно более крупные размеры, чем у взрослых, и более простые очертания. Желчный пузырь калкана довольно крупный, овальной формы, располагается в верхнем переднем углу брюшной полости. Печеночный проток, соединяющий желчный пузырь и кишечник, на всем своем протяжении дает многочисленные ветвящиеся сосуды, идущие к печени. Очевидно, что в данном случае желчный пузырь является только резервуаром, и из некоторых отделов печени желчь может попадать в кишечник, минуя желчный проток. Селезенка калкана хорошо видна при вскрытии с брюшной стороны, она лежит прямо под кишечником и имеет вид пластного, миндалевидного темно-красного тельца. Поджелудочная железа, как у большинства рыб, еще не единый компактный орган, а многочисленные островки железистой ткани, разбросанные по поверхности кровеносных сосудов, выходящих из печени и кишечника. Особенно много таких островков поджелудочной железы расположено между восходящей ветвью кишечника и лопастями печени. Те кровеносные сосуды, которые ветвятся непосредственно на самом кишечнике, более тонки и лишены оболочек из

ткани поджелудочной железы. Почки имеют вид узких лент, но тянутся не вдоль позвоночника, а по задней стенке брюшной полости, расширенные нижние части мочеточников образуют вытянутый мочевой пузырь. Гонады в виде крупных, слегка асимметричных мешков.

6. Глосса — *Pleuronectes flesus* (L.)

Брюшная полость глоссы напоминает правильный четырехугольник, высота которого немного превышает длину. Короткий пищевод впадает в слегка растянутый желудок, который в виде изогнутой трубки тянется в брюшнохвостовом направлении. Кишечник немного уже желудка. На границе кишечника и желудка два пилорических придатка. У взрослых особей глоссы небольшая часть кишечника выдвигается над

анальными костями в область хвостовой мускулатуры. Прямая кишка короткая и не имеет расширения. Печень глоссы в виде большого диска, причем замечено, что у отдельных особей размеры и очертания печени сильно варьируют. Строение гонад тоже имеет свои особенности: во-первых, они целиком лежат в хвостовой части тела, а во-вторых, имеют вид сильно удлинненного конуса.

в. Морской язык — *Solea nasuta*

Брюшная полость небольшая и короткая. Interspinalе отсутствуют. Пищеварительный канал в виде простой трубки, которая шире впереди и уже в задней части, но нет явного деления на желудок, среднюю и прямую кишку, пилорические придатки также отсутствуют. При вскрытии морского языка с глазной стороны можно видеть пищеварительную трубку, идущую в строго горизонтальном направлении к хвосту; немного не доходя до основания хвоста, кишечник делает петлю и поворачивает назад к передней части тела (рис. 5). Анальное отверстие в передней части тела на слепой стороне. Большую часть брюшной полости занимает треугольная печень, лопасти ее выделяются не резко. Желчный пузырь относительно крупный и располагается на своем обычном месте, в верх-



Рис. 5. Пищеварительный тракт *Solea nasuta*,

нем переднем углу брюшной полости. Печеночный проток имеет такое же строение, как и у калкана. Селезенка двулопастная и лежит между петлями кишечника на слепой стороне. Почки асимметричного строения, также и гонады. Яичники имеют вид сильно вытянутых лент, которые расширяются в середине и суживаются к концам, причем яичник глазной стороны в два раз шире яичника слепой стороны и располагается вместе с петлей кишечника в специальном выросте брюшной полости в хвостовой части тела. О подобном же явлении писали Фреунд (Freund, 1927) и Тило (Thilo, 1902), последний, описывая вырост брюшной полости у *Pleuronectes platessa* (L), дает ему название «внутренняя грыжа».

Сравним некоторые черты строения брюшной полости трех описанных видов черноморских камбалообразных. У глоссы брюшная полость ограничена сильными защитными костями (Interspinalе). У калкана это образование заметно утолщенной парой ребер. У морского языка наблюдается утолщение первых анальных лучей, которые несут ту же самую

функцию — ограничение брюшной полости сзади. Наиболее крупная брюшная полость у глоссы (брюшной отдел содержит 12 позвонков), более короткая, но и более высокая у калкана (12 позвонков), рис. 6, и самая небольшая у морского языка (8 позвонков), рис. 7. Что касается пищеварительной системы, то у калкана начало ее всегда лежит на глазной стороне, и она ясно расчленена на отделы. У глоссы и морского языка начало пищеварительной трубки лежит на слепой стороне, рот повернут на слепую сторону, отделы пищеварительного канала слабо вычленены. Длина тела и кишечника находится в таких отношениях: у калкана 1 : 0,8; у глоссы 1 : 1,2; у морского языка 1 : 1.

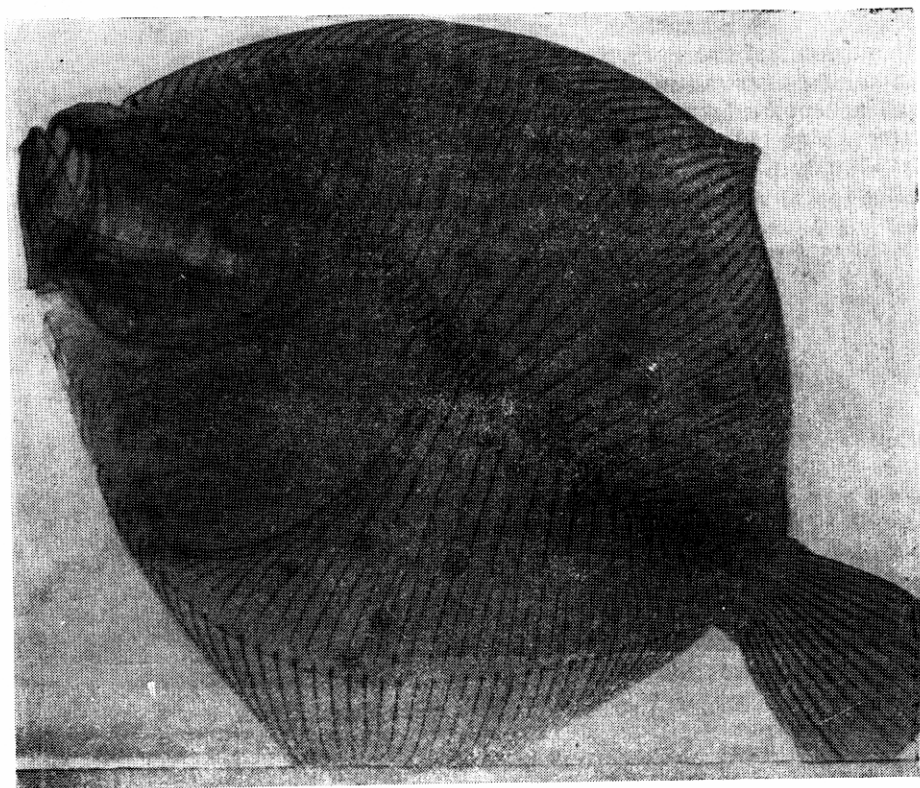


Рис. 6. Рентгенограмма *Rhombus maeoticus*.

У камбал различают две формы печени (Koltzer I. 1956):

1. Печень дискообразной формы и располагается на слепой стороне тела.
2. Печень в виде компактного органа лежит между ветвями кишечника.

У глоссы и морского языка наблюдается дискообразная форма печени, у *Rhombus* имеет место второй случай.

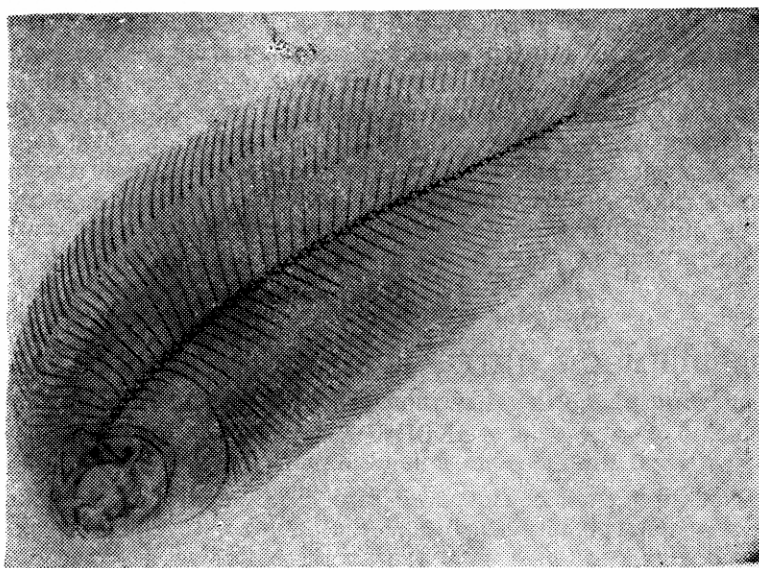


Рис. 7. Рентгенограмма *Solea nasuta*.

ЛИТЕРАТУРА

- Павловский Е. Н., Курепина М. Н., 1953. Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания. Очерки по общим вопросам биологии и ихтиологии. М.
- Cole Franc I., Johnstone James, 1901. VIII Pleuronectes. Liverpool Marine Biology topographische Anatomia den Hohlen Körpers... X e Congressintern. Zool.
- Koltzer Inge, 1956, Vergleichende Untersuchungen über die Leibeshohlenverhältnisse der Plattfische. Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften, Band, IV N. F. Heft 7—8.
- Thilo, 1902, Umbild am Knochengerüste d. Sollen. Bull. Acad. Imp. St Petersburg,
- Traquair R. H. 1865, On the asymmetrie of the Pleuronectide, as elucidated by an Examination of the Skeleton in the Turbot, Halibot and Plaice. Transactions the Society of London Vol. XXV.

