

1 пров 68

17751380

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

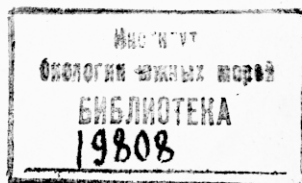
СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Том IX



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА. 1957

Ю. Г. АЛЕЕВ

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ *CARANGINAE*
(*CARANGIDAE*, *PERCIFORMES*)

Материалом, на основании которого написана настоящая статья, послужили коллекции Зоологического института Академии наук СССР и собственные сборы автора, сделанные на Черном море в 1950—1953 гг.

* * *

Подсемейство *Caranginae* Gill (Gill, 1882, стр. 487) представляет очень хорошо очерченную группу, резко отличающуюся от других подсемейств *Carangidae* наличием весьма своеобразных щитков на боковой линии. В экологическом отношении подсемейство очень разнообразно; наряду с типичными неритическими формами, каковы, например, представители родов *Caranx*, *Alectis*, *Vomer*, *Selen* и др., оно включает и пелагические виды, имеющие океаническое распространение, каковы, в частности, многие представители родов *Trachurus*, *Decapterus* и *Megalaspis*.

Внутри подсемейства выделяются две группы специализированных форм. Одна из них идет по пути приспособления к неритическому образу жизни, к обитанию среди подводных зарослей (*Alectis*, *Vomer*, *Selen* и др.), другая — по пути приспособления к жизни в пелагиали открытого моря (*Trachurus*, *Decapterus* и др.). Кроме того, имеется обширная группа менее специализированных неритических форм, в экологическом и морфологическом отношении занимающих некоторое промежуточное положение между двумя первыми (*Caranx* и некоторые близкие к нему роды: *Alepes*, *Hemicaranx* и др.).

Целью настоящей работы является рассмотрение группы пелагических форм подсемейства.

Приспособление к подвижному пелагическому образу жизни у рыб, в частности, и у представителей рассматриваемого подсемейства *Caranginae*, морфологически выражается прежде всего в изменении формы тела, а также формы и расположения на теле плавников. Неритические, сравнительно малоподвижные формы подсемейства, примером которых могут служить многочисленные виды рода *Caranx*, имеют в большинстве своем сжатое с боков тело и высокую голову с притупленным рылом. Горизонтальные кили, образуемые щитками боковой линии, у них выражены слабо [*Caranx hippos* (Linné)] или почти не выражены [*Caranx speciosus* (Forsskal)] и имеются только на хвостовом стебле; хвостовой стебель высокий, высота его примерно равна его ширине или даже превосходит ее. У более подвижных форм, каковы, в частности, представители родов *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus* и *Megalaspis*, тело делается более вытянутым и обтекаемым, голова заостряется; хвостовой стебель расширяется,

превращаясь в горизонтальный стабилизатор и отчасти, по-видимому, руль глубины, что особенно хорошо выражено у *Megalaspis*. Горизонтальные кили на боках тела у таких форм получают более сильное развитие;

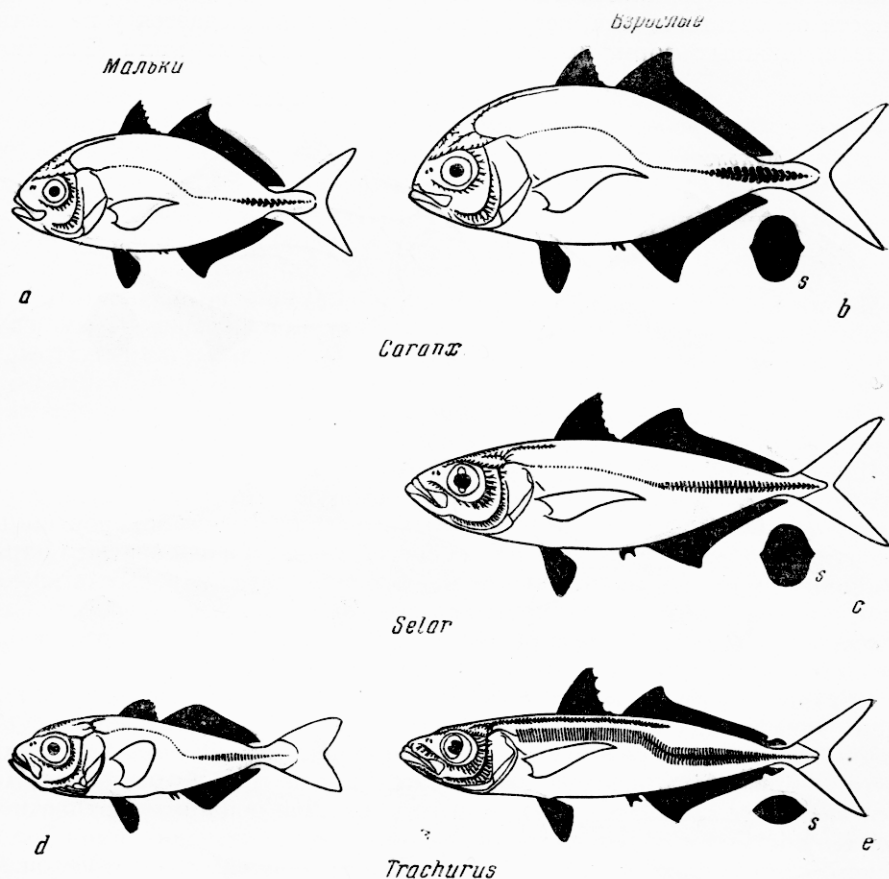


Рис. 1. *Caranx*, *Selar* и *Trachurus*:

a — *Caranx speciosus* (Forskål), длина¹ 8,5 см (из Wakiya, 1924; с изменениями); b — то же, длина 17,5 см; c — *Selar crumenophthalmus* (Bloch), длина 22,2 см; d — *Trachurus mediterraneus* (Steindachner), длина 1,7 см; e — *Trachurus picturatus* (Bowdich), длина 21,8 см; s — поперечное сечение хвостового стебля

у наиболее подвижного *Megalaspis cordyla* (Linné) кили хорошо выражены не только на хвостовом стебле, но и на протяжении большей части туловища (рис. 2).

С развитием горизонтальных килей на боках тела связано, несомненно, развитие щитков на боковой линии, которыми эти кили образованы: у наиболее подвижных форм, имеющих наиболее развитые кили (*Trachurus*, *Megalaspis*), щитки развиты наиболее сильно (рис. 1, 2). Эта зависимость наблюдается и внутри отдельных родов, в частности, среди представителей рода *Trachurus*: у наиболее подвижных океанических форм рода (*Tr. trachurus*, *Tr. japonicus* и др.) щитки развиты, как правило, сильнее, чем у типичных неритических форм (*Tr. mediterraneus* и др.). Механизм

¹ Здесь и всюду имеется в виду длина до конца средних лучей хвостового плавника.

этой зависимости понятен: по мере развития кия силы, действующие нормально к поверхности пластинки кия, увеличиваются, в связи с чем для сохранения устойчивости кия должно быть расширено основание его, которым он прикрепляется к телу, т. е., иначе говоря, должны удлиниться лопасти основания щитка, несущего киль, что и наблюдается у названных выше подвижных форм, имеющих наиболее развитые кили (*Trachurus*,

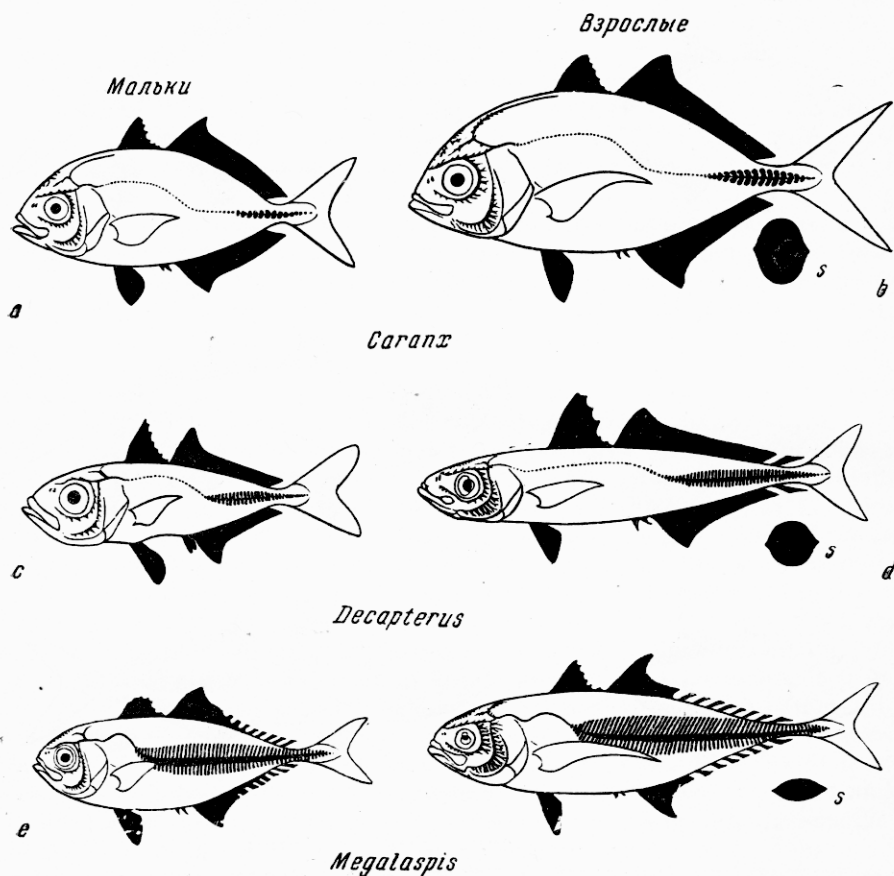


Рис. 2. *Caranx*, *Decapterus* и *Megalaspis*:

a — *Caranx speciosus* (Forskål), длина 8,5 см (из Wakiya, 1924; с изменениями); b — то же, длина 17,5 см; c — *Decapterus punctatus* (Agassiz), длина 2,0 см (из Hildebrand and Cable, 1930; с изменениями); d — то же, длина 11,9 см; e — *Megalaspis cordyla* (Linné), длина 7,3 см; f — то же, длина 19,3 см; s — поперечное сечение хвостового стебля

Megalaspis). Такова, надо полагать, общая зависимость между образом жизни и степенью развития килеватых щитков на боковой линии у представителей *Caranginae*.

Параллельно с изменениями формы тела изменяется строение плавников: происходит дифференцировка второго спинного и анального плавников на две функционально различные части. Передние части этих плавников, расположенные несколько сзади центра тяжести, сохраняют функцию вертикальных стабилизаторов; задние же их части, более удаленные от центра тяжести, превращаются в серии отдельно стоящих уплощенных лучей и приобретают новую функцию — функцию рулей поворотов (Алеев, 1955, стр. 377).

Эти отдельно стоящие маленькие рулевые плавнички, по недоразумению называемые обычно «дополнительными», у неритических малоподвижных форм подсемейства (*Caranx* и др.) отсутствуют; у более подвижных форм сзади второго спинного и анального плавников имеется по одному (*Decapterus*) или по несколько (*Megalaspis*) рулевых плавничков (рис. 2). У некоторых представителей подсемейства образование этих плавничков находится в начальной стадии (*Trachurus*; см. рис. 1).

С функциональной стороны рулевые плавнички изучены нами у ставриды [*Trachurus mediterraneus* (Steindachner)]. Наблюдение за движением ставриды в аквариуме позволило установить, что при поворотах в стороны удлиненные последние лучи второго спинного и анального плавников (рулевые лопастинки¹) отклоняются вправо или влево, т. е. действуют как рули поворотов.

Изменениям в форме тела и строении плавников сопутствуют и другие морфологические изменения, функционально связанные с приспособлением к движению с большими скоростями. В этом отношении особенно замечательны изменения жирового века, представляющего своеобразный «обтекатель» для глаза. Так, если у *Caranx* жировое веко отсутствует [*C. speciosus* (Forskål)] или выражено слабо [*C. hippos* (Linné)], то у более подвижных форм (*Selar*, *Trachurus*, *Decapterus*) оно имеется всегда и развито сильнее, чем у *Caranx*, а у одной из наиболее подвижных форм (*Megalaspis cordyla*) развито наиболее сильно: отверстие его мало и оставляет открытой только часть зрачка (рис. 2). Весьма характерно, что жировое веко появляется (в отогенезе и, судя по всему, в филогенезе) первоначально на задней части глаза (*Caranx hippos*, *Trachurus* sp. sp. и др.), т. е. там, где, как следует полагать, исходя из данных гидродинамики, возникают наиболее вредные завихрения².

Необходимо особо подчеркнуть, что как рулевые плавнички, так и жировое веко, представляют приспособления именно к движению с относительно большими скоростями, а не к подвижному образу жизни вообще. Так, если все рыбы, ведущие подвижный образ жизни и совершающие значительные по протяженности миграции, имеют, как правило, более или менее прогонистое, часто веретеновидное тело, поскольку при такой форме тела лобовое сопротивление (возникающее при движении с любыми скоростями) и связанные с ним бесполезные траты энергии сводятся к минимуму, то далеко не всегда при подобном подвижном образе жизни рыбы имеют рулевые плавнички и хорошо развитое жировое веко, так как необходимость в этих элементах возникает только после того, как средние скорости движения превышают определенный предел.

Одновременно со всеми этими изменениями, связанными непосредственно с приспособлением к движению, совершенствуется система боковой линии, функционально связанная с ощущением движения. У более подвижных форм (*Trachurus*, *Decapterus*, *Megalaspis* и др.) каналы боковой линии на голове и спине получают более сильное развитие (рис. 2 и 3).

Нетрудно заметить, что все перечисленные морфологические особенности в форме тела, строении плавников, жирового века и боковой линии

¹ Вполне обособленных рулевых плавничков, таких, как у *Decapterus* и *Megalaspis*, у ставриды нет.

² Сзади движущегося тела необтекаемой формы (например, шар) образуется, как известно, разреженное пространство, т. е. область пониженного давления, что вызывает завихрения и уменьшает скорость движения. Если движущееся тело имеет сзади обтекатель (примером может служить форма капли), этого не происходит, так как та-кой области пониженного давления не образуется.

составляют единый комплекс, функционально связанный с движением и обусловленный в своем появлении приспособлением к подвижному пелагическому образу жизни. Филогенетически этот комплекс развивается, как нечто целое, т. е. в ходе приспособления к подвижному пелагическому образу жизни происходит гармоничное, пропорциональное развитие всех его отдельных сторон.

Интересно проследить развитие указанного комплекса в онтогенезе. В связи с этим следует прежде всего отметить, что формы подвижные имеют

в онтогенезе стадии, во многих отношениях аналогичные взрослому состоянию менее подвижных форм. Так, например, у малька *Trachurus* щитки на боковой линии имеются только в задней части тела и кили на них выражены слабо, как это наблюдается у взрослых особей менее подвижных видов из родов *Selar* и *Caranx*; второй спинной и анальный плавники не образуют рулевых лопастинок, т. е. имеют такое же строение, как у взрослых *Selar* и *Caranx*; спинные туловищные каналы боковой линии на более ранних этапах онтогенеза имеют такое же строение, как у взрослых особей большинства представителей рода *Caranx* (т. е. не доходят до основания первого спинного плавника, оканчиваясь за затылком), на более поздних этапах — как у представителей более близкого к *Trachurus* рода *Selar* (оканчиваются под началом первого спинного плавника); жировые веки развиты слабо, как у взрослых представителей рода

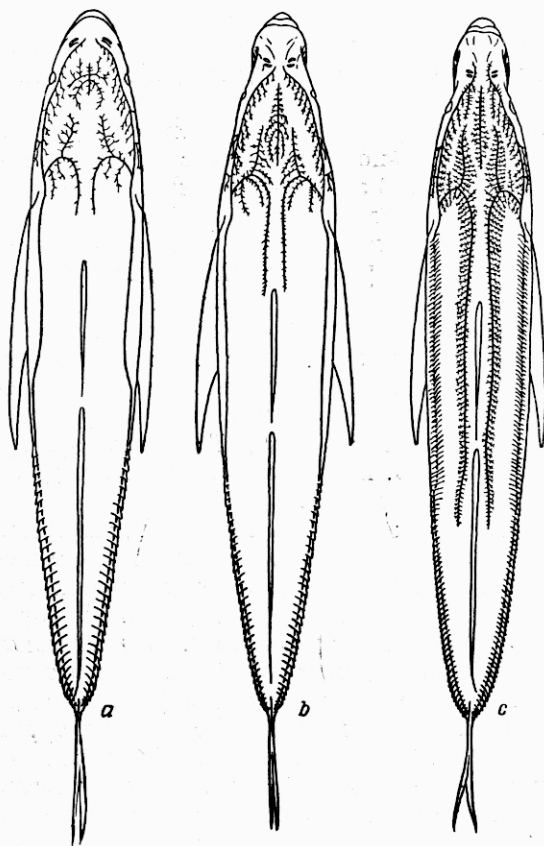


Рис. 3. Сейсмочувствительные каналы на верхней стороне тела у *Caranx*, *Selar* и *Trachurus*:

a — *Caranx hippos* (Linné), длина 23,0 см; b — *Selar crumenophthalmus* (Bloch), длина 22,2 см; c — *Trachurus picturatus* (Bowdich), длина 21,8 см

Caranx (рис. 1). У малька *Decapterus* рулевые плавнички не отделены, а жировое веко зачаточное, т. е. наблюдается такое же положение, как у взрослых *Caranx* (рис. 2). У малька *Megalaspis*, длиной 7,3 см, рулевые плавнички, свободные у взрослой рыбы, частью связаны перепонкой¹; жировое веко у малька развито значительно слабее, чем у взрослой рыбы (рис. 2).

¹ У более ранних мальков они не отделены от остальной части плавника (как у взрослых *Caranx*); однако таких мальков в нашем материале не было, поэтому на рис. 2 изображен малек длиной 7,3 см.

Все это свидетельствует о том, что тип строения, соответствующий менее подвижному образу жизни (*Caranx*), более примитивен (т. е. является более древним), чем тот, который свойственен более подвижным формам (*Selar*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Megalaspis*). Из этого также вытекает вывод о том, что *Caranx* более примитивен, чем более подвижные *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus* и *Megalaspis* и ближе стоит к наиболее древним представителям подсемейства, тогда как последние четыре рода принадлежат, напротив, к числу наиболее молодых групп *Caranginae*. Кроме того, из приведенных данных следует, что современные виды рода *Caranx* ближе стоят к предку современных *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus* и *Megalaspis*, чем другие ныне существующие формы подсемейства *Caranginae*.

Предположение о древности рода *Caranx*, помимо фактов онтогенеза, непосредственно подтверждается палеонтологическими данными: в ископаемом состоянии представители этого рода известны с эоцена (Woodward, 1901, стр. 441), чего нельзя сказать о *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus* и *Megalaspis*. По предположению Грэгори (Gregory, 1951; по Tortonese, 1951—1952, стр. 261), *Caranx* происходит, быть может, от мелового *Acanthonemus*.

Наконец, об относительной примитивности рода *Caranx* свидетельствует сравнительно малая специализация видов и форм этого рода: при наличии заметного экологического разнообразия внутри рода среди представителей его нет таких специализированных форм, как в других родах (*Decapterus*, *Megalaspis*, *Alectis*, *Vomer*, *Selen* и др.).

Таким образом, самые разнообразные данные говорят о том, что *Caranx* является сравнительно очень примитивным родом и весьма близок к предку современных пелагических форм *Caranginae*.

Более детальное рассмотрение пелагической группы подсемейства *Caranginae* показывает, что она в филогенетическом отношении не представляет единого ряда, а состоит из двух параллельных линий развития, имеющих общее начало. Одна из них может быть обозначена как линия *Caranx* — *Selar* — *Trachurus*, другая — как линия *Caranx* — *Decapterus* — *Megalaspis*.

Следует сразу же оговориться, что указанные линии нельзя понимать как линии непосредственных производных, имеющих в качестве исходной группы современный род *Caranx*; они отображают лишь косвенное родство. Нельзя, разумеется, считать, что, например, *Trachurus* происходит от современных *Selar*, а *Selar* — от современных *Caranx*; тем не менее современный род *Selar* чрезвычайно близок к предку современных *Trachurus*, точно так же, как современный род *Caranx* (особенно некоторые его формы из подрода *Selaroides* Bleeker) чрезвычайно близок к предку современных *Selar*.

Для каждой из названных линий характерно постепенное развитие указанных выше морфологических особенностей, функционально связанных с приспособлением к подвижному пелагическому образу жизни.

Однако при наличии большого количества общих особенностей эти линии существенно отличаются строением сейсмочувствительной системы. В линии *Caranx* — *Selar* — *Trachurus* по мере совершенствования комплекса морфологических особенностей, функционально связанных с движением, сильное развитие получают сейсмочувствительные каналы, расположенные на верхней стороне тела, тогда как в линии *Caranx* — *Decapterus* — *Megalaspis* эти каналы остаются слабо развитыми и преимущественное развитие получают каналы, расположенные по сторонам

головы. Так, если у большинства видов *Caranx* сейсмосензорные каналы на верхней стороне тела развиты почти исключительно на голове, то у *Selar* обнаруживается явная тенденция к распространению их на спину, что выражается в сильном развитии спинных каналов, у *Caranx* слабо развитых, и в относительном усилении задних ответвлений центральной (лобно-затылочной) группы головных каналов. У *Trachurus* спинные

ветви получают еще более сильное развитие (рис. 3). У *Decapterus* развитие сейсмосензорных каналов на верхней стороне тела остается примерно таким же, как у *Caranx*, но каналы, расположенные на боках головы, получают более сильное развитие. У *Megalaspis* на верхней стороне тела сейсмосензорные каналы развиты так же слабо, как у *Decapterus*; каналы, расположенные на боках головы, получают еще более сильное развитие (рис. 2, 4).

Итак, строение сейсмосензорной системы в пределах названных линий (*Caranx*—*Selar*—*Trachurus* и *Caranx*—*Decapterus*—*Megalaspis*) указывает на то, что эти линии развивались параллельно: независимо одна от другой и связаны только, общностью происхождения. Следовательно, сходные приспособления (форма тела, строение плавников, жирового века и др.) в каждой из линий

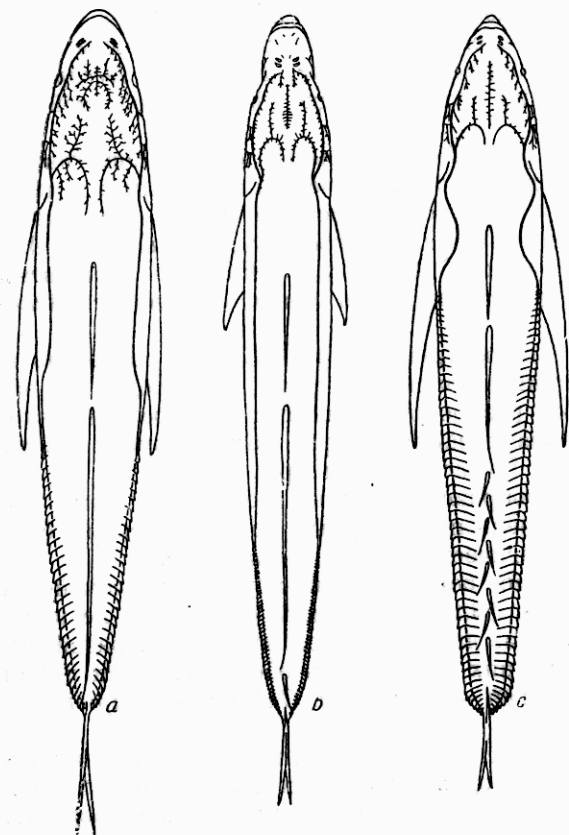


Рис. 4. Сейсмосензорные каналы на верхней стороне тела у *Caranx*, *Decapterus* и *Megalaspis*:

a — *Caranx hippos* (Linné), длина 32,0 см; b — *Decapterus russelli* (Rüppell), длина 19,5 см; c — *Megalaspis cordyla* (Linné), длина 19,3 см

являются не столько следствием первоначальной близости указанных линий (т. е. происхождения их от общего непосредственного предка), сколько результатом их параллельного развития. В некоторых случаях и самое возникновение этих сходных особенностей (например, рулевых лопастинок и рулевых плавничков) в разных линиях произошло, по-видимому, вполне независимо.

Таким образом, подводя итог всему изложенному, мы можем констатировать, что внутри подсемейства *Caranginae* приспособление к пелагическому образу жизни шло одновременно минимум по двум линиям, т. е. что сходные приспособления образовались в ряде групп параллельно и, в значительной мере (а иногда и вполне), независимо.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е е в Ю. Г. О функциональном и филогенетическом значении некоторых морфологических особенностей рыб подсемейства Caranginae (Carangidae, Perciformes). Докл. АН СССР, 1955, т. 100, № 2.
- G i l l T. On the family and subfamilies of Carangidae. Proc. U. S. Nat. Mus., 1882, vol. V.
- H i l d e b r a n d S. F. and C a b l e L. E. Development and life history of fourteen teleostean fishes at Beaufort, N. C. Bull. of the Bureau of fisheries, 1930, vol. XLVI, № 1093.
- T o r t o n e s e E. Monografia dei Carangini viventi nel Mediterraneo. Ann. del mus. civico di storia natur. Giacomo Doria, 1951—1952, vol. XLV.
- W a k i y a Y. The carangoid fishes of Japan. Annales of the Carnegie mus., 1924, vol. XV, № 2—3.
- W o o d w a r d A. S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum, p. IV, London, 1901.
-