

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

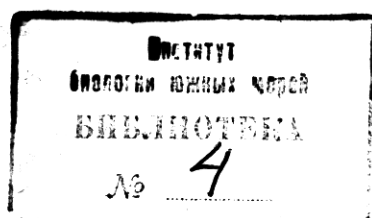
БИОЛОГИЯ МОРЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 38

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ
РЫБ И КАЛЬМАРОВ



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1976

АСИММЕТРИЯ ГЛАЗ КАЛЬМАРОВ СЕМЕЙСТВА *Histioteuthidae* В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ

Ю. Е. Битюкова, Г. В. Зуев

Разноглазые кальмары семейства *Histioteuthidae*, насчитывающие около двадцати видов, представляют собой уникальное явление не только среди головоногих моллюсков, но и во всем животном царстве. Один глаз у них заметно больше другого. Внешне эти кальмары напоминают медуз-корнелотов своей непропорционально крупной головой с длинными, бичевидно вытянутыми руками, соединенными между собой глубокой перепонкой, и относительно маленьким, коническим телом со слабо развитыми плавниками. Ткани тела кальмаров мягкие, студенистые, в значительной степени насыщенные водой. Голова, мантия и руки покрыты многочисленными (до нескольких сотен) сложно устроенными светящимися органами — фотофорами.

Каждый фотофор имеет по две прозрачные линзы, окруженные слоем хроматофоров. Помимо того, для направленного отражения света имеется система специальных зеркал, расположенных перед линзами. Свечение фотофоров очень яркое, интенсивно-голубое или светло-желтое. Интересно, что асимметрия глаз сопровождается различиями в числе и размерах фотофоров, окружающих глаза. Вокруг маленького глаза фотофоры крупные, хорошо развиты и образуют сплошное кольцо. Вокруг большого глаза фотофоров меньше, причем некоторые из них рудиментарны и даже атрофированы.

Батиальные и батипелагические виды преимущественно тропических и субтропических вод, обитающие, как правило, на глубине более 300 м и реже — в поверхностных слоях; отдельные особи известны с глубин 4000—5000 м. Кальмары средних размеров, общая длина отдельных экземпляров некоторых видов достигает 1 м. Цвет тела — красно-лиловый или пурпурно-фиолетовый с металлическим отливом.

Несмотря на видовую ограниченность, *Histioteuthidae* достаточно многочисленны в Мировом океане и составляют важное трофическое звено в экологической системе пелагиали, являясь пищей кашалотов, катиков, глубоководных рыб, тунцов, трески, алепизавров, ошибней, корифен, морских птиц (Зуев, Несис, 1971).

В данной работе рассматриваются некоторые оптические и анатомо-физиологические особенности развития зрительной системы трех видов — *Histioteuthis reversa*, *H. bonnellii*, *H. atlantica* — в связи с условиями их обитания.

Кальмары изученных видов имеют асимметрично развитые глаза. Их левый глаз по величине заметно больше правого. Несмотря на значительные различия в размерах, оба глаза по форме совершенно одинаковы. Мы специально обращаем на это внимание, поскольку на рисунке и в описании глаз *Calliteuthis meleagroteuthis*, который приводят в своей работе Дентон и Уоррен (Denton, Warren, 1968), большой глаз имеет необычную грушевидную форму с сильно вытянутой наружной частью, в то время как малый глаз — это идеальная полусфера (рис. 1). По нашему мнению, этот рисунок условен. Основные измерения, характеризующие размеры и пропорции глаз *Histioteuthis bonnellii*, приведены в таблице. Для измерения размеров глаз фиксированных формалином кальмаров и определения их формы использовали метод наполнения глаза водой иглой шприца, введенного в глаз.

Как видно из полученных данных, диаметр левого глаза почти в 1,5 раза превышает диаметр правого, а поверхностная площадь глаз имеет отношение 1 : 3. Хрусталик большого глаза в 1,7 раза больше, чем малого.

Рассмотрим некоторые оптические характеристики большого и малого глаза *Histioteuthidae*. Основной преломляющей и фокусирующей системой

глаз головоногих моллюсков является хрусталик. Величина его фокусного расстояния

$$f = Kr,$$

где K — коэффициент Маттисена¹, для большого глаза равный 3,1 и для малого — 2,6 (Denton, Warren, 1968); r — радиус хрусталика. Подставляя в эту формулу значения радиусов линз, получаем, что фокусное расстояние линзы малого глаза равно 1,43 см, а большого — 3,25. Для сравнения количества световой энергии, фокусируемой на сетчатку линзами большого и малого глаз, сопоставим светосилу этих линз. При $d = 2r$ светосила $\frac{1}{K} = \frac{1}{1,25}$ для малого глаза и $\frac{1}{1,82}$ — для большого. При сравнении свето-

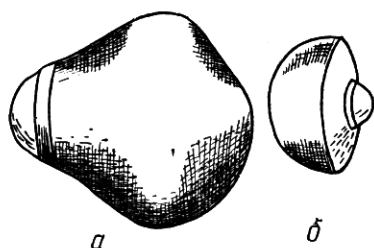


Рис. 1. Схематическое изображение строения глаз *Calliteuthis meleagroteuthis* (Chun) (по Denton, Warren, 1968):

а — большой глаз; б — малый глаз.

Основные характеристики глаз кальмара

Размер, мм	Левый глаз	Правый глаз
Горизонтальный диаметр глаза	50	35
Вертикальный диаметр глаза	45	30
Передне-задняя ось глаза	45	28
Горизонтальный диаметр хрусталика	18	11
Вертикальный диаметр хрусталика	18	11
Передне-задняя ось хрусталика	21	12

силы двух линз необходимо брать отношение квадратов чисел, выражающих светосилу, т. е.

$$\frac{1}{(1,25)^2} : \frac{1}{(1,82)^2} = 2,0.$$

Следовательно, линза малого глаза пропускает в два раза больше света на фокальную плоскость, чем линза большого, и оптика малого глаза оказывается более светосильной по сравнению с таковой большого. Поскольку у головоногих хрусталик является единственным диоптрическим элементом, мы попытались для малого и большого глаза определить расстояние до той точки пространства (точки наведения), изображение которой на сетчатке глаза при данном положении хрусталика наиболее резкое. Расчеты проводили по формуле

$$\frac{1}{a} + \frac{1}{b} = \frac{1}{f},$$

где f — фокусное расстояние; b — расстояние от главной задней плоскости до фокальной плоскости; a — расстояние от передней главной плоскости до плоскости наводки. Расчеты показывают, что при одинаковом положении хрусталика по отношению к сетчатке плоскость наводки малого глаза расположена примерно в 7—8 раз ближе, чем большого.

Анализ анатомо-физиологических свойств показывает, что глаза исследуемых кальмаров различаются по площади сетчатки, объему проводящих путей и центрального отдела переработки зрительной информации — оптическим долям. Сетчатка выстилает внутреннюю поверхность глаз и оказывается по площади неодинаковой, следуя за асимметрией глаз. По данным А. Паккарда (Packard, 1972), у головоногих абсолютное количество ретинальных клеток увеличивается в онтогенезе как квадрат диаметра глаза.

¹ Коэффициент Маттисена — отношение фокусного расстояния к радиусу хрусталика, равное для глаз рыб и головоногих моллюсков 2,6 (Pumphrey, 1961).

Поскольку размеры и плотность рецепторных клеток у них остаются постоянными в течение онтогенеза и каждая рецепторная клетка имеет свое нервное волокно, идущее в оптические доли мозга (в отличие от сетчаток позвоночных, у которых на одном нервном волокне замыкается через промежуточные нейроны несколько рецепторных клеток), различия в абсолютном числе рецепторных клеток сетчатки сопровождаются различиями в общем числе нервных волокон и соответственно в объеме оптических долей. У *Histioteuthidae* оптические доли, которые являются основным оптическим центром

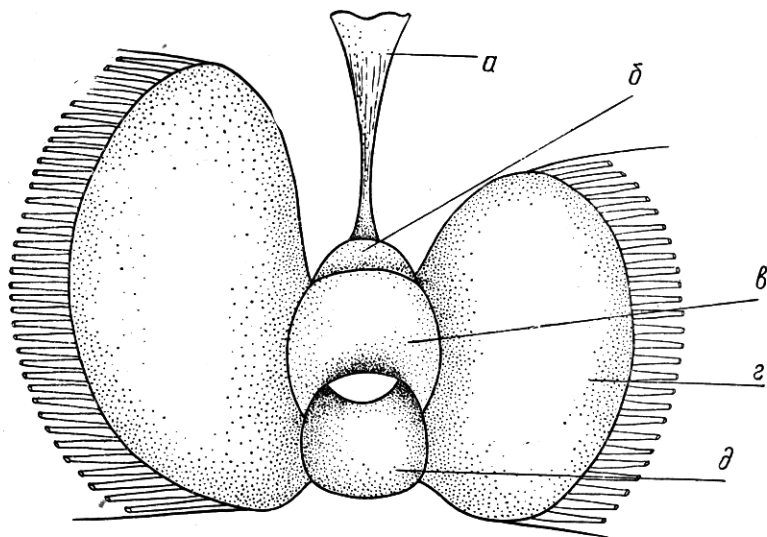


Рис. 2. Схематическое изображение строения мозга *Histioteuthis reversa*. Вид сверху. а — брахиальная; б — верхняя фронтальная; в — вертикальная; г — оптическая; д — педальная доли.

(Wells, 1966), осуществляющим передачу, переработку и хранение зрительной информации, оказались асимметричными: левая оптическая доля в 1,5—1,8 раза превышает правую (рис. 2). Диаметр волокон зрительного нерва на гистологических срезах для обоих глаз одинаков, поэтому можно считать, что объем оптических долей отражает различия в площади сетчатки. Следовательно, большой и малый глаз *Histioteuthidae* различаются по оптическим свойствам, площади сетчатки, объему проводящих путей и центрального отдела обработки зрительной информации — величине парных оптических долей.

Относительно адаптивного значения столь необычных различий в строении глаз *Histioteuthidae* существуют прямо противоположные мнения. Восс (Voss, 1967) высказал предположение, что большой глаз функционирует в слабо освещенных условиях на больших глубинах, малый же предназначен для зрения в поверхностных водах. Никаких подробных данных относительно изучения сетчатки *Histioteuthidae* он, однако, нигде не приводит.

Следующие авторы, упоминая об этом явлении, повторяют мнение Восса (Lape, 1960; Акимускин, 1968). Так, в шеститомном издании «Жизнь животных» читаем: «Профессор Джильберт Восс из океанографического института в Майами (США) думает, что большой глаз приспособлен к глубинам, он собирает своей мощной оптической системой рассеянные там крохи света. Маленьким глазом кальмар обзревает окрестности, всплывая на поверхность» (Акимускин, 1968).

Е. Дентон и Ф. Уоррен (Denton, Warren, 1968), исследуя абсорбционные свойства хрусталиков глаз *Calliteuthis meleagroteuthis*, нашли, что линза большого глаза имеет большее фокусное расстояние и большую величину коэффициента Маттисена: 3,1 для большого глаза и 2,6 — для малого.

Оба глаза отличаются и по своим абсорбционным свойствам: линза малого глаза пропускает ультрафиолетовые лучи короче 310 нм, в то время как линза большого абсорбирует ультрафиолетовый и иногда голубой участок спектра. Учитывая различия абсорбционных свойств хрусталиков, эти авторы приходят к выводу, что большой глаз приспособлен для обитания кальмаров вблизи поверхности моря, а малый — для менее освещенных глубинных слоев, т. е. высказывают точку зрения прямо противоположную мнению Дж. Восса.

Известно, что крупные глаза встречаются как у дневных, так и у ночных животных, и в основе этого явления лежат различные причины (Walls, 1942). Увеличение абсолютных размеров глаза у дневных животных связано с необходимостью увеличения его разрешающей силы, что приводит к увеличению изображения на сетчатке и вследствие этого — более детальному восприятию и оценке объектов окружающей среды. У ночных наземных животных, живущих в условиях низкой освещенности, а также у глубоководных рыб увеличение размера глаз вызвано необходимостью улавливать минимальное количество света. Этой же цели служит их более светосильная оптика, а именно, увеличение отношения ширины зрачка к длине глаза (Смирнов, 1971).

Адаптивный смысл различий в строении глаз *Histioteuthidae*, по нашему мнению, заключается в следующем. Обитание кальмаров в разных по освещенности слоях воды предполагает качественное и количественное изменения зрительно воспринимаемой информации.

В условиях полной темноты (глубже 700—1000 м) единственным источником света служит биолюминесценция, благодаря чему зрительно воспринимаются либо светящиеся объекты, либо объекты, которые находятся в непосредственной близости от кальмара и освещены отраженным светом, излучаемым его фотофорами. Как упоминалось выше, у *Histioteuthidae* асимметрия распространяется и на фотофоры. Вокруг небольшого правого глаза имеется кольцо из 17—19 хорошо развитых, тесно сближенных крупных фотофоров, тогда как вокруг большого глаза — только 7—9 фотофоров, удаленных друг от друга.

Распознавание светящихся объектов на глубинах, лишенных света, зависит, в основном, от интенсивности их свечения и от пороговой чувствительности сетчатки глаза. Величина изображения светящегося объекта на сетчатке может быть ничтожно мала, но этот объект будет виден, если вызывает достаточное возбуждение в рецепторных элементах. Поэтому источник люминесценции в темноте будет обнаружен, как только сила его света превысит величину порога чувствительности сетчатки. Естественно, что в этих условиях преимущество имеет малый глаз, обладающий более светосильной оптикой. Следовательно, более светосильная оптика малого глаза, большая прозрачность его хрусталика, близкое расположение плоскости наводки в сочетании с освещенностью, создаваемой развитыми фотофорами, способствуют тому, что малый глаз лучше приспособлен для зрения на глубине, чем большой.

Обитание кальмаров в освещенных слоях воды, сопровождаясь усложнением оборонительно-пищевых и коммуникационных взаимоотношений, требует увеличения объема зрительно-воспринимаемой информации. Плотность населения здесь оказывается выше, чем на глубине, поэтому важно детальное восприятие размеров, формы и движения окружающих предметов. Острота восприятия пищевых объектов и хищников в отраженном свете зависит от их угловой величины, контраста с фоном и определяется в основном разрешающей способностью сетчатки. В свою очередь последняя определяется оптическими свойствами, структурой сетчатки и свойствами вышележащих отделов зрительного анализатора (оптических долей мозга). Все эти характеристики у малого и большого глаза различны. Благодаря разнице в абсолютных размерах глаз изображение объектов на сетчатке большого

глаза будет занимать большую площадь. Поскольку плотность рецепторных элементов в сетчатке обоих глаз одинакова, а разница в их общем числе у левого и правого глаза сопровождается различиями в объеме проводящих путей (оптических долей), то суммирование информации не происходит. Поэтому разрешающая способность большого глаза будет выше.

Следовательно, большой глаз обладает высокой дифференциальной и дистантной способностью и, очевидно, лучше приспособлен для функционирования в освещенных слоях воды.

Различная степень специализации глаз кальмаров данного семейства предполагает первоначальное обитание их в условиях хорошей освещенности в поверхностных слоях воды. Лишь позднее в процессе эволюции они заселили батипелагаль до глубины 4000—5000 м, где в данное время являются биологически процветающей группой.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимущкин И. И. Жизнь животных. М., «Просвещение», 1968.
Зуев Г. В., Несис К. И. Кальмары. М., Пищепромиздат, 1971.
Смирнов М. С. Оптика глаза.— В кн.: Физиология сенсорных систем, 1. Физиология зрения. Л., «Наука», 1971, 37—56.
Denton E. J., Warren F. I. Eyes of the Histiotethidae.— *Nature*, 1968, 219, 5152, 400—401.
Lane F. Kingdom of the Octopus. Jarrolds, London, 1960.
Packard A. Cephalopods and fish: the limits of convergence.— *Biol. Rev.*, 1972, 47, 241—307.
Pumphrey R. J. Concerning vision. — In: *The Cell. and the organism*. Cambridge University Press, 1961, 193—208.
Voss G. L. The biology and bathymetric distribution of deepsea cephalopods.— *Stud. Trop. Oceanogr*, Miami, 1967, 5, 511—535.
Walls G. The vertebrate eye and its adaptive radiation.— *Grandbrook Inst. Sci. Bull.*, 1942.
Wells M. J. The Brain and Behavior of Cephalopods.— In: *Physiology of Mollusca*. Ed. K. M. Wilbur, C. M. Gorge, New York—London, 1966, 11, 547—590.
- Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь
- Поступила в редколлегию
27 декабря 1974 г.

ИНТЕНСИФИКАЦИЯ МОРСКИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ С ПОМОЩЬЮ НОВОЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ТЕХНИКИ

А. В. Чепурнов, Б. Н. Беляев

Дальнейшие успехи биологии, безусловно, тесным образом связаны с применением современных технических средств. Свидетельством тому являются бурные темпы развития космической и молекулярной биологии, биофизики, биохимии, физиологии и т. д.

До последнего времени экология как наука, изучающая закономерности влияния различных факторов внешней среды на состояние организмов, популяций и экосистемы, недостаточно испытывала влияние технических достижений. Однако очевидно, что детальное изучение экологических взаимосвязей невозможно без применения новых методов, отвечающих современному техническому уровню. Это касается как полевых, так и экспериментальных наблюдений. Становится очевидным, что сбор информации о среде, в которой находится популяция, и состоянии организмов должен вестись постоянно с помощью современной регистрирующей и анализирующей аппаратуры, с использованием средств автоматики. Интересно отметить уже накопившийся опыт применения технических новшеств в решении вопросов биологии водных организмов: специальные установки для анализа влияния отдельных параметров внешней среды на организмы; зарубежный