

ПРОВ. 1980

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

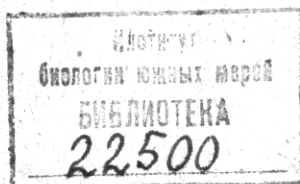
ПРОВ 98

ПРОВ 2010

БИОЛОГИЯ МОРЯ

вып. 16

ФУНКЦИОНАЛЬНО-
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКТОННЫХ
ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»
КИЕВ — 1969

К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ,
СВЯЗАННЫХ С ОБЕСПЕЧЕНИЕМ ФУНКЦИЙ РЕЦЕПТОРОВ ОРГАНОВ
ЧУВСТВ, ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НАДСЕМЕЙСТВА XIPHOIDEA,
И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ СКОМБРОИДНЫХ РЫБ

В.В. Овчинников

Институт биологии южных морей АН УССР

К подотряду scombroидных / Scombroidei / относятся хищные подвижные рыбы, населяющие пелагиаль морей и океанов. Многим из них свойственны движение с большой скоростью, особенно при преследовании добычи, а нередко и длительные сезонные миграции, что предопределяет развитие тех или иных рецепторов органов чувств.

Показано / Magnusson , 1903/, что все scomброидные рыбы отличаются большой остротой зрения, чутко реагируют на изменение окраски пищевых объектов, в связи с чем при промысле таких рыб чаще всего применяются ярко окрашенные или разнообразные по цвету и размерам примечки. Строение глаз Scombroidei не отличается в основном от строения глаз других костистых рыб, вместе с тем для него характерна некоторая специализация, определяемая обитанием в толще воды. В частности, глаза некоторых Scombroidei имеют двойные колбочки, более чувствительные к слабому освещению, чем простые. Кроме того, в отличие от большинства несcomброидных рыб, плотность колбочек у них выше в задней половине сетчатки, что обеспечивает большую остроту зрения и возможность хорошо видеть во всех направлениях / Temura, по Magnusson, 1963/.

Обоняние у Scombroidei развито значительно хуже, чем у других рыб. Однако многие из них, такие как тунцы, ощущают запах и вкус экстрактов из креветок и кальмаров. Кроме того, они, подобно акулам, избегают даже небольших концентраций уксуснокислой меди / van Weel , 1952/. В аспекте изучения внешнего строения наибольший интерес несомненно представляет величина и расположение на теле органов чувств, а также их изменение в ходе онтогенеза и филогенеза.

В настоящем сообщении помимо анализа литературных данных, касающихся морфологии скомброидных рыб, приведены и собственные исследования, относящиеся главным образом к органам чувств меч-рыбы /*Xiphias gladius* L. / и атлантического парусника /*Histiophorus americanus* Cuv. Val./, а также некоторых других представителей надсемейства Xiphioidae : голубого - *Makaira ampla* (Poeu) и белого - *Makaira albida* (Poly) марлинов, копьеносца - *Tetrapturus belone* Raf, морфологически очень близких к парусникам. Материал собирался в 1962-1963 гг. в тропической зоне Атлантического океана и обрабатывался в отделе нектона Института биологии южных морей АН УССР.

Приспособления, связанные с обеспечением работы зрительного рецептора

Расположение глаз у рыб различных сообществ определяется особенностями их экологии. По Ю.Г. Алееву /1963/, у придонных рыб глаза расположены большей частью на верхней стороне головы, а у рыб пелагических и придоннопелагических - по бокам головы, примерно на уровне продольной оси тела. Именно такое расположение глаз свойственно и всем Xiphioidae, так как в этом случае глаза находятся в одинаковом положении по отношению к верхней и нижней полусфере пространства, что способствует одновременному охвату значительного по величине расстояния и представляет большое удобство при отыскании пищи. Подобная закономерность в расположении глаз свойственна и другим водным животным, различным в экологическом отношении, как это видно из примера на Cephalopoda /Зуев, 1966/.

Величина глаз среди Xiphioidae варьирует незначительно. У взрослых рыб при длине тела больше 100 см величина горизонтального диаметра глаза O , выраженная в % длины тела L до конца позвоночного столба, составляет у *X. gladius* - 2,3-3,3, у *H. americanus* - соответственно 1,9-2,4, у *M. ampla* - 2,0-2,9, у *M. albida* - 2,2-2,5, у *T. belone* - 2,4-2,7 /Овчинников, 1967/.

Незначительные межвидовые отличия в величине глаз рассмотренных видов свидетельствуют об одинаковой степени развития их зрительного рецептора. По сравнению с другими пелагическими быстроплавающими формами относительная величина глаз у Xiphioidae несколько меньше. По данным Ю.Г. Алеева /1963/, относительная ве-

личина горизонтального диаметра глаз у *Germo alalunga* (Bonat.) составляет 4,1% длины, у *Sarda sarda* (Bl.) - 4,3, у *Auxis thazard* (Lac) 4,3, у *Corypaena hippurus* L. - 4,5, у *Scomber scombrus* L. - 4,5, у *Caranx speciosus* F. - 7,5% длины.

Уменьшение относительных размеров глаз у *Xiphiidae* может быть связано с увеличением размеров тела этих рыб, что является необходимым условием для развития большой скорости плавания. В данном случае относительная величина глаза *Xiphiidae* определяется не только их развитием как органа зрения, но в основном морфологической организацией этих рыб - большими размерами тела.

Другой особенностью внешнего строения рыбы, влияющей на размеры глаз, является высота тела. У рыб, наибольшая высота тела которых уменьшается в онтогенезе, происходит соответственное уменьшение высоты передней части тела в силу сохранения ее общей обтекаемой формы, что и лимитирует размеры глаз /Алеев, 1963/. У меч-рыбы и парусника, как, видимо, и у других представителей надсемейства, существует обратная связь между наибольшей высотой тела и величиной глаз /рис.1,2/. Эта особенность объясняется тем, что увеличение наибольшей высоты тела, как и увеличение его длины, происходит у этих рыб довольно быстро. Последнее особенно важно для становления наиболее выгодной формы тела в гидродинамическом смысле. Увеличение размера глаза не вызывается необходимостью, т.е. размеры глаз достигают своей оптимальной абсолютной величины, несмотря на то что увеличение относительной высоты тела не лимитирует размеры глаз.

Зависимость между относительной величиной глаз и размерами тела в онтогенезе *Xiphiidae*, как и других рыб, является обратно пропорциональной, с увеличением размеров меч-рыбы и парусника относительные размеры глаза уменьшаются /рис.3-4/.

Ю.Г.Алеевым /1963/ на примере *Sprattus*, *Engraulus*, *Trachurus* показано, что относительная величина глаза этих рыб в начале быстро увеличивается, а потом начинает снижаться. У меч-рыбы и парусника даже на ранних стадиях постэмбриального развития происходит постоянное уменьшение относительных размеров глаз на фоне общего увеличения их длины /рис.3,4/. Подобная закономерность свойственна и другим быстроплавающим обитателям океана - головоногим моллюскам /Зуев, 1966/. Увеличение относительных размеров глаз у этих животных происходит, по-видимому, в период эмбрионального развития.

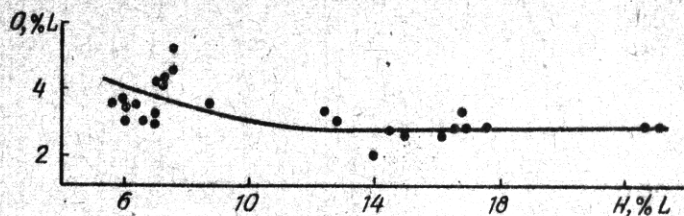


Рис. 1. Относительная величина горизонтального диаметра и наибольшая высота H тела у *Xiphias gladius* L. /в % длины тела/.

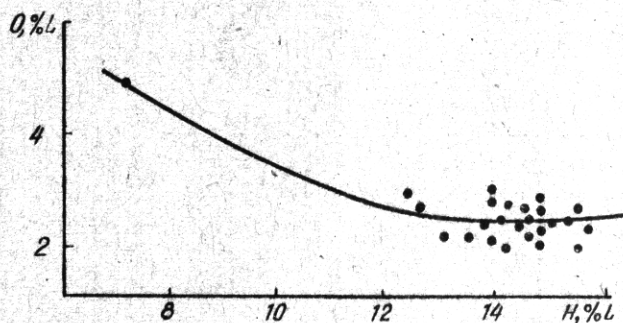


Рис. 2. Относительная величина горизонтального диаметра глаза O^2 и наибольшая высота H тела у *Histiophorus americanus* Cuv. Val.

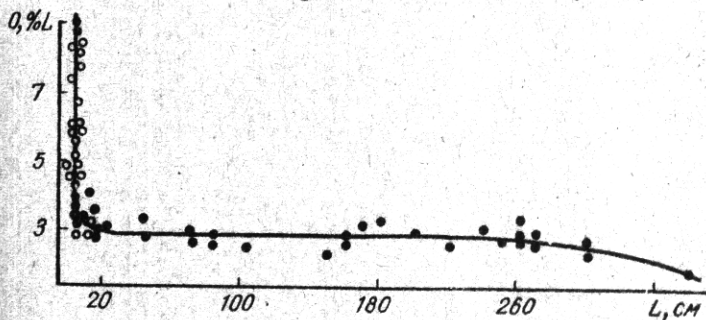


Рис. 3. Изменение относительной величины горизонтального диаметра глаза O у *Xiphias gladius* L. Светлые кружки - по материалам Арата/Арата, 1954/.

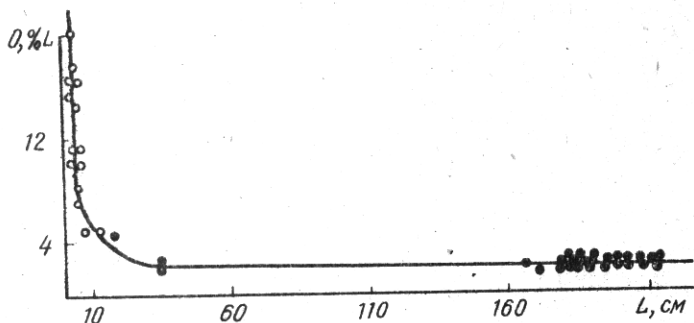


Рис.4. Изменение относительной величины горизонтального диаметра глаза O/L у *Histiophorus americanus* Cuv.Val. Светлые кружки - по материалам Герингера (Gehring, 1956).

Тело личинок меч-рыбы и парусника характеризуется сравнительно более низким телом, чем у взрослых рыб. Относительные размеры глаз довольно большие /у *X. gladius* L. = 7,8мм; $O, \% I = 9$. По мере роста тел становится менее прогонистым и более обтекаемым /происходит его укорачивание/, что является следствием приспособления к большим скоростям плавания. Изменение формы и быстрое увеличение размеров тела вызывает уменьшение размеров глаз. У меч-рыбы при длине около 20 см размеры глаз достигают своего оптимального значения /около 3,0/, и по мере дальнейшего роста длины тела уменьшения относительных размеров глаз почти не происходит /рис.3/.

Развитие глаз в онтогенезе *Xiphioidae*, в частности меч-рыбы, подчиняется общему правилу, отмеченному Ю.Г. Алеевым для других рыб. "...Если относительная высота тела не настолько мала, чтобы существенно лимитировать величину глаза, последняя как в онтогенезе, так и филогенезе относительно уменьшается с увеличением размеров рыбы" /1963, стр. 14/. В онтогенезе меч-рыбы и парусника, как уже отмечалось, относительная высота тела постоянно увеличивается и, таким образом, не лимитирует размеров глаз. В филогенезе *Xiphioidae* несколько большие размеры глаз *Xiphias* по сравнению с *Histiophorus*, *Macaira*, *Tetrapturus* связаны с большей относительной величиной наибольшей высоты тела у меч-рыбы.

Приспособление, обеспечивающее работу обонятельного рецептора

Как и у всех рыб с хорошо развитым зрением, ноздри *Xiphioidae* расположены на верхней стороне головы между глазом и концом рыла. У взрослых рыб каждая ноздря поделена перегородкой на автономные передние и задние отверстия. У меч-рыбы длиной 45 см первая ноздря более узкая и окружена тонкой соединительной тканью, вторая - более крупная, соединительная ткань, окружающая ее, отсутствует. Перегородка между ноздрями хорошо выражена, имеется слабо развитый направляющий щиток. Ноздри других представителей надсемейства имеют аналогичное строение.

Обонятельная капсула сравнительно большая. У *Xiphioidae* кожные обонятельные складки расположены радиально в виде овальной розетки. Число их у меч-рыбы достигает 40 штук, у парусника - до 20 штук. В онтогенезе величина ноздрей относительно уменьшается, что связано с увеличением скоростей движения. Соответственно уменьшению размеров ноздрей происходит и их внешняя дифференциация. У личинок парусника ноздри одинарные. В частности, у парусника длиной 4,7 мм ноздри не разделены на переднюю и заднюю, а процесс их деления происходит при длине свыше 5,0 мм /Gehring, 1956/.

Роль обоняния *Xiphioidae* в общей системе органов чувств невелика. Как и у всех *Scombroidei*, носовые отверстия взрослых *Xiphioidae* чрезвычайно малы, поскольку при больших скоростях движения вода в обонятельной капсуле сменяется довольно быстро благодаря большой скорости встречного обтекающего потока.

Строение мозга. Пинеальный аппарат

При изучении органов чувств особенности строения мозга во многом объясняют степень развития того или иного рецептора. Известно /Павловский и Курепина, 1953/, что строение головного мозга определяется особенностями поведения и экологии рыб. Представители различных экологических групп рыб имеют довольно существенные различия в строении и степени развития тех или иных отделов мозга.

Все Xiphioidae - активные хищники, преследующие свою добычу. Поэтому, как было показано, главная роль среди органов чувств у них принадлежит глазам, а обоняние развито слабо. У пелагических рыб в связи с этим сильно развиты *lobi optici*, хорошо развит мозжечок, загнутый далеко назад и прикрывающий *medulla oblongata* / Павловский и Курепина, 1958/. Однако и среди пелагических рыб, часто близких в систематическом отношении, могут проявляться существенные различия в степени развития той или иной части мозга. На рис. 5 схематически изображены степень развития переднего мозга /*prosencephalon* /, мозжечка / *cerebellum* / и зрительных долей / *lobi optici* / некоторых представителей Scombroidei - *Histiophorus*, *Xiphias*, *Scomber*, *Thunnus* и *Euthynnus*.

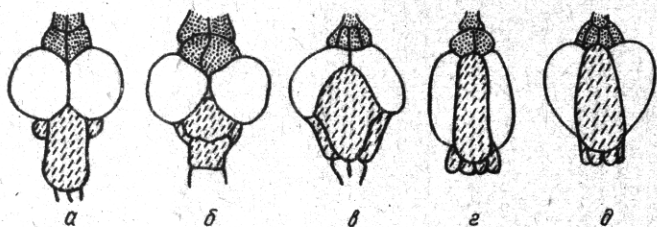


Рис.5. Головной мозг некоторых Scombroidei.

Точками отмечен передний мозг, штриховкой - мозжечок, зрительные доли не заштрихованы: а - *Histiophorus*; б - *Xiphias* / по Conrad, 1937/, в - *Scomber*, г - *Thunnus*, д - *Euthynnus*. / в, г, д - по Kishinouye, 1923, из Conrad, 1937.

Следует обратить внимание на сильное развитие мозжечка у *Thunnus* и *Euthynnus*, который достигает переднего мозга /рис. 5/. У *Scomber* мозжечок развит несколько слабее, а у *Histiophorus*, *Xiphias* он отделен от переднего мозга благодаря сильному развитию зрительных долей, что свидетельствует о значительном развитии зрительного рецептора у Xiphioidae. Передний мозг развит очень сильно, у меч-рыбы длина его составляет 35% наибольшей ширины мозга, у *Scomber* - соответственно 25%, у *Thunnus* - 20% и *Euthynnus* - 25% /Kishinouye, 1923; Conrad, 1937/.

Относительно большие размеры переднего мозга свидетельствуют о развитом обонянии, несмотря на сравнительно слабое развитие обонятельных рецепторов. По-видимому, быстрая смена потока, омывающего обонятельную капсулу при движении *Scombroidei*, обеспечивает надежную функцию органов обоняния. О способности *Scombroidei* различать запахи уже сообщалось /Magnusson, 1963/.

Строение мозга меч-рыбы и парусника в целом типично для пелагических рыб /рис.6/. Наиболее существенная особенность мозга *Xiphias* и *Histiophorus*, в отличие от *Thunnidae*, состоит в относительно слабом развитии мозжечка. На основании этого Конрад /Conrad, 1987/ пришел к выводу, что мускульная активность меч-рыбы является меньшей, чем у тунцов, которые более активны и более способны к длительному плаванию.

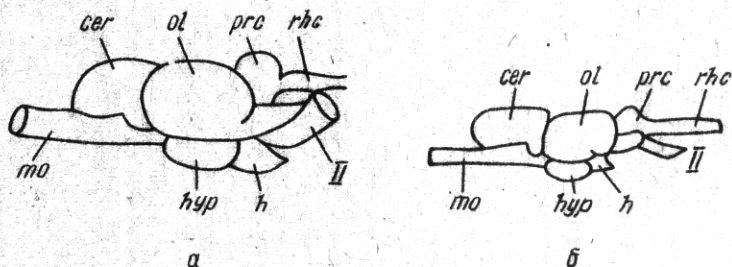


Рис. 6. Строение мозга *Xiphias gladius* L. /а/ и *Histiophorus americanus* Cuv. Val. /б/: cer-cerebellum, h-hypophysis, hyp-hypopharynx, ol-optic lobe, prc-prosencephalon, rhc-rhinencephalon, mo - medulla oblongata; II - n. optici.

Отмечено также /Световидов, 1948/, что о подвижности рыб можно судить не столько по относительному развитию их мозжечка, сколько по его положению. У рыб, ведущих наиболее подвижный образ жизни, мозжечок приподнят над продолговатым мозгом. Именно такое расположение мозжечка свойственно меч-рыбе и паруснику /рис.6/.

Справедливее признать, таким образом, что относительно более слабое развитие мозжечка Xiphioidae свидетельствует о малом разнообразии их движения. Преимущественным видом движения, свойственного им, является прямолинейное поступательное.

Большой интерес представляет наличие пинеального отверстия у многих Scombroidei, в том числе у Xiphioidae /Kishinouye 1923/. Обычно неполное срастание костей крыши черепа свойственно лишь низшим позвоночным, что выражается в существовании непарного отверстия-фонтанели. Среди рыб фонтанель имеется у Chondrostei, некоторых Crossopterygii, а также у Teleostei - некоторых Cypriniformes, Clupeiformes, Scombroidei (Kishinouye, 1923; Gregory, 1933;

Берг, 1939; Световидов, 1952, и др.). В большинстве случаев одинарное пинеальное отверстие у многих Teleostei располагается между frontalia, реже parietalia или даже на Supraoccipitale (Amiurus), у некоторых рыб (Catostomidae, Gymnotoidei / пинеальное отверстие парное /Берг, 1939/.

Фонтанель у парусника, как и других Histiophoridae, образуется путем расхождения frontalia в теменном отделе черепа и ограничена массивными лобными костями. В височной части фонтанель непосредственно примыкает к alisphenoideum, а в носовой - ограничена exethmoideum. У меч-рыбы пинеальное отверстие выражено слабее и ограничено в основном frontalia. Необходимо отметить, что кости черепа в районе пинеального отверстия намного тоньше, чем в соседних областях, а пинеальное отверстие затянуто тонкой хрящевой тканью.

В отличие от меч-рыбы у парусника фонтанель с дорсальной стороны образована frontalia, образующих большую выпуклость. У меч-рыбы пинеальный бугор не выражен. У Histiophoridae к задней части этого бугра крепятся мышцы /m. dorsalis/, которые, однако, не закрывают пинеального окна.

Пинеальный аппарат Xiphioidae состоит из пинеального окна, пинеальной трубки, образованной выдающимися в сторону мозга отростками frontalia, а также из пинеальной полости и пинеального органа. Принято считать /Суворов, 1948/, что эпифиз /железистое образование промежуточного мозга/ является рудиментом воспринимающего свет органа, ныне не функционирующего и функционально связанного с изменением окраски.

Последние исследования⁴ показали, что эпифиз и примыкающие к нему области промежуточного мозга обладают очень высокой светочувствительностью. В опыте с ослепленными рыбами, находившимися в аквариуме, которых кормили в сочетании со световым раздражителем, было установлено, что даже у слепых рыб вырабатывается условный рефлекс на свет. Такая форма восприятия света широко распространена у различных рыб.

Конрад / Conrad , 1937/, ссылаясь на Кишинуйе /Kishinouye ,1928/, отмечает, что эпифиз тунцов и меч-рыбы или отсутствует, или слабо развит и является, по-видимому, редуцированным органом. Однако у всех *Histiophoridae* железистое образование промежуточного мозга, являющееся аналогом эпифиза, сильно развито и заполняет всю пинеальную трубку, примыкая к пинеальному окну.

Роль пинеального аппарата у рыб до сих пор остается неясной. Не вызывает сомнения, по-видимому, лишь тот факт, что пинеальный аппарат реагирует на световой раздражитель. В строении его проявляется ряд признаков, направленных на передачу светового раздражителя к пинеальному органу.

Магнусон /Magnusson , 1963/ в обзоре литературы по поведению и физиологии тунцов отмечает, что в настоящее время нет работ, касающихся выяснения механизмов ориентации животных при длительных миграциях, однако возможны два случая ориентации: первый - ориентация по температурным градиентам; второй - ориентация по небесным светилам и углам падения их лучей.

В связи с этим заслуживает внимания тот факт, что пинеальная трубка у многих *Thunnidae* , как и у *Histiophoridae*, расположена под углом 20-30°, поэтому следует ожидать, что максимальное количество света попадает в пинеальный орган при высоте солнца 45-60° над горизонтом, т.е. в утренние или вечерние часы. У меч-рыбы, пинеальная трубка которой расположена вертикально, максимальное количество света в низких широтах попадает в пинеальный орган в полдень.

У *Xiphiidae* , совершающих длительные миграции, пинеальный орган, по-видимому, принимает участие в механизме ориентации, делающей возможным длительное направленное движение через океан,

⁴ См. Рыбное хозяйство, № 5, 1964, стр.13.

а также при совершении суточных вертикальных миграций. В части, касающейся изучения системы органов чувств, изучение функции пинеального аппарата, особенно развитого у *Histiophoridae*, представляет большой интерес.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А л е е в Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд-во АН СССР, М., 1963.
- Б е р г Л.Сл. Пинеальное отверстие у *Palaeoniscidae*: ДАН СССР, 25,7, 1939.
- З у е в Г.В. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. "Наукова думка", К., 1966.
- О в ч и н н и к о в В.В. Функциональные основы внешнего строения рыб надсемейства *Xiphioidae*. Автореф. дисс. Калининград, 1967.
- П а в л о в с к и й Е.Н. и К у р е п и н а М.Н. Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания. В кн.: Очерки по общим вопросам биологии. Изд-во АН СССР, 1953.
- С в е т о в и д о в А.Н. Трескообразные. - В кн.: Фауна СССР, IX. Изд-во АН СССР, М.-Л., 1948.
- С в е т о в и д о в А.Н. Сельдевые / *Clupeidae* / . - В кн.: Фауна СССР, Рыбы. Т.1.М.-Л., 1952.
- С у в о р о в Е.К. Основы ихтиологии. "Советская наука", М., 1948.
- A r a t a G.F. A contribution to the life history of the swordfish, *Xiphias gladius* Linnaeus from the South Atlantic coast of the United States and the Gulf of Mexico. - Bull. Mar. Sci. Gulf. a Carrib., 4, 1954.
- C o n r a d G. M. The brain of the swordfish (*Xiphias gladius*). - Am. Mus. Nov., 900, 1937.
- G e h r i n g e r J.V. Observations on the development of the Atlantic salfish, *Jstiophorus americanus* Cuv. With notes on an unidentified species of istiophorid. - Fish. Bull., 110, U. S. Fish a. Wildlife Serv., 57, 1956.
- G r e g o r y W.K. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms. - Trans. Amer. Philos. Soc., n.s., 22, 2, 1933.

- K i s h i n a u y e K. Contribution of the comparative study of the so-called scombroid fishes.-J. Coll. Agric., Imp. Univ, Tokyo, 8, 3, 1923.
- M a g n u s s o n J.J. Tuna behavior and physiology. - A review FAO Fish. Rep., 6, 3. Rome, 1963.
- T a m u r a T. A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accomodation. - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 22, (9), 1957.
- W e e l P.B.van.Reaction of tuna and other fishes to stimuli- 1951, part 2. Observations on the chemoreception of tuna.- Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wild. Serv. Fish, 91, 1952.