

Пров 68

Пров 1380

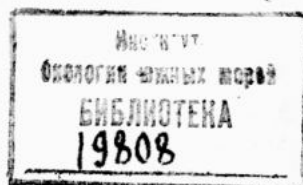
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Том IX



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА. 1957

В. Д. БУРДАК

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ
И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ЧЕРНОМОРСКИХ
КЕФАЛЕЙ
(*MUGIL SALIENS* RISSO, *MUGIL AURATUS* RISSO
И *MUGIL CEPHALUS* LINNÉ)

ВВЕДЕНИЕ

Онтогенетическое развитие кефалей представляет большой интерес, поскольку у этих рыб в ходе развития очень существенно меняется характер питания и образ жизни. В связи с последним возникает вопрос об этапности развития кефалей. Результаты исследования развития кефалей необходимы для суждения о филогенетических отношениях этих рыб и рассмотрены нами в связи с этим вопросом.

Объектом исследования служили три вида кефалей, обычные в Черном море: *Mugil saliens* Risso, *Mugil auratus* Risso и *Mugil cephalus* Linné. Материал был собран нами в районе Севастополя в 1952—1953 гг. За все время сборов материала предличинок и личинок кефалей добыть не удалось, поэтому оказалось возможным проследить развитие кефалей начиная с мальков, только что окончивших превращение (длина их 7—8 мм).

Из вопросов методики здесь целесообразно остановиться на схеме измерения кефалей.

Измерение кефалей производилось по следующей схеме (рис. 1).

1. Длина тела от вершины рыла до основания средних лучей хвостового плавника (I).
2. Длина головы от вершины рыла до наиболее выступающей назад точки жаберной крышки, включая жаберную перепонку (с).
3. Высота головы на вертикали наиболее выступающих в стороны точек жаберных крышек (hc).
4. Ширина головы на вертикали наиболее выступающих в стороны точек жаберных крышек (lc).
5. Расстояние от конца рыла до вертикали начала основания первого спинного плавника (aDI).
6. Расстояние от конца рыла до вертикали начала основания второго спинного плавника (aDII).
7. Расстояние от конца рыла до вертикали начала оснований брюшных плавников (aV).
8. Расстояние от конца рыла до вертикали начала основания анального плавника (aA).
9. Длина кишки.

Гистологические исследования желудочно-кишечного канала кефалей производились по общепринятой методике; фиксатором служил 4-процент-

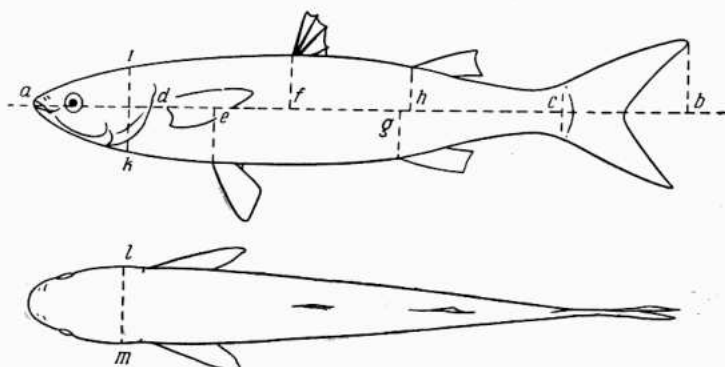


Рис. 1. Схема измерений кефали:

ab — абсолютная длина; ac — длина тела; ad — длина головы; ih — высота головы; lm — ширина головы; ae — антевентральное расстояние; af — антедорзальное расстояние; ag — антеанальное расстояние; ah — расстояние от конца рыла до второго спинного плавника

ный раствор формалина, окрашивались срезы гематоксилином Майера с последующей докраской эозином.

Глава I

КРАТКИЙ ОЧЕРК БИОЛОГИИ И МОРФО-АНАТОМО-ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЗРОСЛЫХ КЕФАЛЕЙ

Кефали — морские, прибрежные, придонные, детрито-перифитонадные рыбы. Образ жизни всех трех рассматриваемых видов в Черном море довольно сходен. Все они держатся у берегов, нерестятся в летне-осеннее время. Икра и личинки их пелагические, мальки первое время живут в пелагиали, но уже со второго лета переходят к придонному образу жизни.

Пищу взрослых кефалей составляет детрит, ил и перифитон; мальки первое время питаются зоопланктоном, затем постепенно переходят на питание детритом и перифитоном.

Из трех видов кефалей, обычных в Черном море, *M. saliens* является наиболее неритическим видом сравнительно с двумя другими. Это выражается в том, что *M. auratus* и *M. cephalus* во время нереста менее связаны с берегом, чем *M. saliens*. Об этом свидетельствует как распределение икры кефалей в море (Дехник, 1953, стр. 201), так и отсутствие в непосредственной близости от берегов мелких мальков *M. auratus* и *M. cephalus* (они никогда не встречались у берегов при длине менее 15—18 мм), и, наоборот, присутствие здесь мелких мальков *M. saliens*. Последние были в массе обнаружены нами в Севастопольской бухте и других бухтах, расположенных между Севастопольской бухтой и мысом Херсонес. Малые размеры мальков (от 7,3 мм) и их большая численность заставляют предполагать, что нерест *M. saliens* совершается не только в море, в непосредственной близости от берегов, но и в пределах бухт. Особенности биологии кефалей находят яркое отражение в их морфологической организации; как внешняя форма тела, так и анатомо-гистологическое строение их находятся в теснейшей

зависимости от их образа жизни, в частности, от способа питания. Рассмотрим эти морфо-анатомо-гистологические адаптации взрослых кефалей по отдельным разделам.

1. Общая форма тела, плавники, обтекатели

Кефали имеют в целом торпедообразное тело, толстое, почти круглое в сечении в передней части, перед первым спинным плавником, и сжатое с боков — в задней. Голова широкая, сжатая в дорзо-вентральном направлении, с широким плоским лбом. Из трех рассматриваемых видов все эти особенности в наиболее сильной степени выражены у *M. cephalus*, в наименьшей — у *M. saliens*. *M. auratus* занимает промежуточное положение.

Второй спинной и анальный плавники расположены заметно сзади центра тяжести, первый спинной — чуть сзади центра тяжести (почти над ним), брюшной — несколько спереди от первого спинного и значительно спереди от центра тяжести. Грудные плавники сидят высоко, основания их несколько ближе к спине, чем к брюху. Хвостовой плавник широкий с глубокой выемкой.

Второй спинной и анальный плавники кефалей функционируют как кили, фиксирующие направление движения. Кроме того, второй спинной плавник своим действием опускает заднюю часть тела, в результате чего передний конец тела поднимается; анальный плавник, напротив, способствует подниманию задней части тела и, соответственно, опусканию переднего конца тела (Васнецов, 1941, стр. 503). Действие спинного и анального плавников, приводящее к опусканию и подниманию заднего конца тела, а следовательно, и к изменению направления движения, происходит, по В. В. Васнецову, так: «... наружные костные лучи почти одновременно во всем плавнике отклоняются то в одну, то в другую сторону; при этом из-за упругости лучей образуется волна, проходящая вдоль луча, от его основания к вершине, по всему плавнику. Вследствие этого образуется сила, действующая в обратном движению волны направлении, — она и отклоняет заднюю часть тела» (Васнецов, 1948, стр. 14). Таким образом, второй спинной и анальный плавники кефали играют роль не только килей, но и локомоторных органов. Очевидно, что описанное действие их будет тем сильнее, чем большую величину имеет пластинка плавника, так как увеличение площади пластинки плавника увеличивает возникающую при его движении силу. В то же время это действие будет тем сильнее, чем дальше будет отставлено основание плавника (т. е. точка приложения силы) от центра тяжести, так как удаление точки приложения силы от центра тяжести увеличивает плечо вращающего момента, в результате чего увеличивается и сам вращающий момент, представляющий произведение приложенной силы на плечо.

Брюшные плавники у кефалей функционируют как рули поворотов и как рули глубины. При поворотах в стороны отводится от тела плавник с той стороны, в которую производится поворот. В этом случае брюшной плавник играет роль тормозного щитка, создающего дополнительное трение; вследствие увеличения трения с той стороны тела, где отведен плавник, происходит поворот в эту сторону. Совершенно так же действуют при поворотах в стороны и выполняют такую же функцию грудные плавники, однако им эта функция свойственна, по-видимому, в большей степени, так как они отводятся от тела на больший угол. При поворотах вниз брюшные плавники действуют как углубители: передние края их в этом случае опускаются, отчего при движении тела вперед возникает сила, направленная вниз. Естественно, чем ближе брюшные плавники

расположены к переднему концу тела, т. е. чем больше плечо вращающего момента, и чем больше их поверхность, т. е. чем больше приложенная сила, тем сильнее будет их действие как углубителей.

Грудные плавники при поворотах в вертикальной плоскости также играют роль рулей глубины; передние края их опускаются или поднимаются, из-за чего при движении рыбы вперед возникают силы, направленные соответственно вниз или вверх.

Первый спинной плавник у кефалей расположен почти над центром тяжести (чуть сзади от него); при прямолинейном движении он приложен к телу. При поворотах в стороны первый спинной плавник играет роль килля, уменьшающего снос тела вбок, происходящий под действием сил

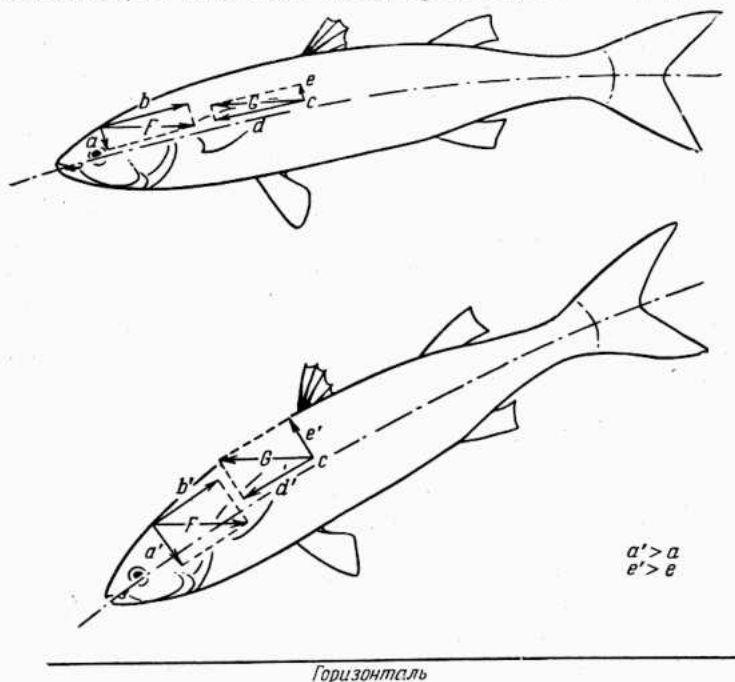


Рис. 2. Силы, действующие на кефаль при повороте вниз:
 c — центр тяжести; G — равнодействующая сил инерции; e и d — ее составляющие; F — равнодействующая сил лобового сопротивления; a и b — ее составляющие

инерции, способствуя тем самым движению по дуге, что ускоряет поворот и делает его более крутым.

Большая обособленность лопастей хвостового плавника позволяет им действовать в значительной степени автономно. При повороте вниз работает преимущественно нижняя лопасть хвостового плавника, поднимая заднюю часть тела и опуская его передний конец; при повороте вверх — верхняя, своим действием способствующая опусканию заднего конца тела и подниманию переднего.

Отмеченные выше особенности формы тела кефалей облегчают поворот вниз — движение, наиболее часто совершаемое взрослой рыбой при захвате пищи.

Широкий, более или менее плоский лоб, составляющий одну из характернейших особенностей кефалей, и расширенная передняя часть спины при поворотах вниз являются основным углубителем, заставляющим опускаться передний конец тела (рис. 2). При некотором, даже не-

значительном опускании переднего конца тела силы инерции, приложенные в центре тяжести, вместе с силами лобового сопротивления, приложенными в этом случае в основном на поверхности верхней стороны головы и передней части спины, образуют пару сил, опускающую передний конец тела. Из рис. 2 видно, что по мере опускания переднего конца тела вращающее действие этой пары сил увеличивается. Таким образом, сама форма тела кефалей такова, что при некотором, хотя бы незначительном, опускании переднего конца тела способствует повороту вниз, т. е. опусканию головы.

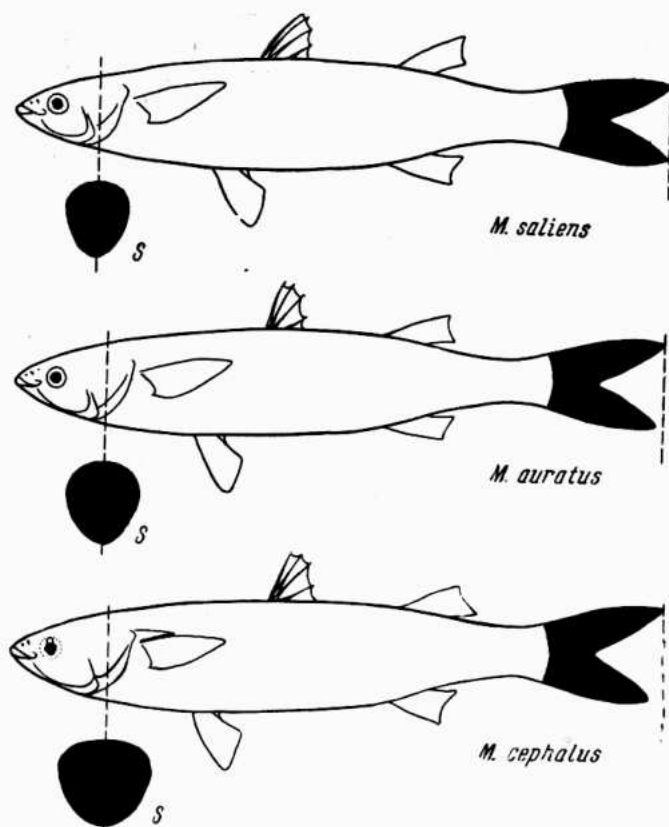


Рис. 3. Форма головы и соотношение лопастей хвостового плавника у *Mugil*.

S — поперечное сечение головы

Равнодействующие всех сил, возникающих в момент поворота вниз спереди от центра тяжести и, с другой стороны, сзади от него, включая и силу инерции, приложенную в центре тяжести, создают пару сил, опускающую передний конец тела и поднимающую его задний конец, благодаря чему и осуществляется изменение направления движения — поворот вниз.

Расширение головы и передней части спины, облегчающее опускание переднего конца тела, т. е. поворот вниз, одновременно делает более сложным возвращение тела в нормальное (горизонтальное) положение и поворот вверх, поскольку при этом широкая голова оказывает значительное сопротивление. Возвращение тела из наклонного положения, когда опущен его передний конец, в горизонтальное, как и дальнейший подъем переднего конца тела вверх, в основном осуществляется верхней лопастью хвосто-

вого плавника, которой в связи с этим приходится совершать тем большую работу, чем шире голова и чем больше ее верхняя сторона. Морфологически это выражается в более сильном развитии верхней лопасти хвостового плавника сравнительно с нижней у форм с широким лбом. Так, если у *M. saliens*, имеющего сравнительно слабо расширенную голову с довольно выпуклым лбом, обе лопасти хвостового плавника имеют более

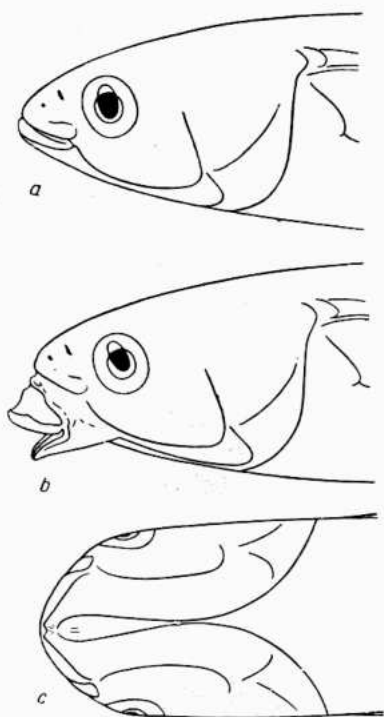


Рис. 4. Голова кефали (*M. cephalus*):

сбоку (а — рот закрыт, б — рот открыт и максимально выдвинут); снизу (с — рот закрыт)

или менее одинаковую длину, то у *M. auratus*, у которого голова шире, верхняя лопасть хвостового плавника несколько длиннее нижней, а у *M. cephalus*, имеющего очень широкую голову с плоским лбом и расширенную переднюю часть спины, верхняя лопасть хвостового плавника значительно длиннее нижней (рис. 3).

К числу образований, при движении играющих роль обтекателей, у кефалей относятся жировые веки и лопастинок над грудными плавниками. И то и другое получает наиболее сильное развитие у наиболее подвижных и наиболее океанических видов рода. В отношении жировых век это было отмечено А. Н. Световидовым (1954, стр. 865).

Так, из трех видов кефалей, обычных у берегов Крыма, наиболее неритическим является *M. saliens*. Жировые веки у этого вида отсутствуют, лопастинок-обтекателей над грудными плавниками нет.

M. auratus совершает более значительные нерестовые миграции в открытое море. Жировые веки у него имеются, хотя и выражены сравнительно слабо; лопастинок-обтекателей над грудными плавниками нет.

M. cephalus «... судя по его распространению и образу жизни, является наиболее океаническим видом семейства» (Световидов, 1954, стр. 867). Жировые веки у *M. cephalus* развиты очень сильно

и покрывают большую часть глаза, заходя и на зрачок, а также имеются лопастинок-обтекатели над грудными плавниками.

Таким образом, жировые веки и лопастинок-обтекатели наиболее сильно развиты у *M. cephalus* и отсутствуют у *M. saliens*; *M. auratus* занимает промежуточное положение и в этом отношении.

2. Ротовой аппарат

Рот кефалей — полунижний, выдвижной (рис. 4). Верхняя губа более или менее мясистая, с мелкими роговыми щетинками. Нижняя губа — тонкая, приостренная, форма ее приближается к форме равнобедренного треугольника с тупым углом при вершине (р с. 4). Верхний контур ротовой щели образован праemaxillaria, нижний — dentalia. У *M. cephalus*, как установила Е. Ф. Еремеева (1948, стр. 66), в дорзальной части ротового аппарата, кроме праemaxillaria, maxillaria и rostrale, имеются еще две дополнительные парные кости: submaxillare, играющая роль буфера между palatinum и maxillare и облегчающая дви-

жение последней, и *maxillo-praemaxillare*, лежащая между средним дорзальным отростком *maxillare* и *praemaxillare* и делающая соединение этих костей более подвижным.

Произведенное нами изучение ротового аппарата всех трех рассматриваемых видов (*M. cephalus*, *M. auratus* и *M. saliens*) показывает, что у двух последних, в отличие от *M. cephalus*, *maxillo-praemaxillare* отсутствует.

Submaxillare имеется у всех трех видов; через посредство этого элемента *maxillare* соединяется с *palatinum* (рис. 5, 6).

Выдвижение рта вперед у кефалей всех трех видов осуществляется путем отодвигания вперед вентральных концов максилл и выбрасывания вперед премаксилл. Отодвигание вперед вентральных концов максилл осуществляется, во-первых, посредством притягивания к черепу сокращением *m. maxilloethmoidalis* их наружных дорзальных отростков (точкой фиксации максиллы при этом служит передняя поверхность *submaxillare*); во-вторых — посредством опускания нижней челюсти, во время чего благодаря существованию *lig. maxillo-mandibulare anterius* вентральные концы максилл и премаксилл отводятся вперед и вниз. Выбрасывание вперед премаксилл осуществляется

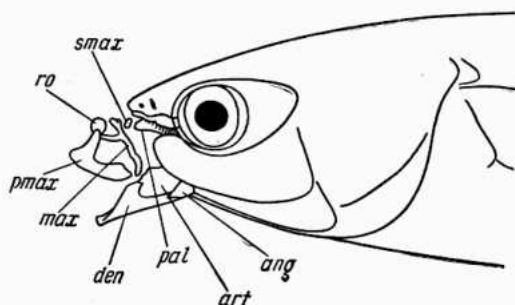


Рис. 5. Скелет ротового аппарата *M. auratus*: *pal* — palatinum; *smax* — submaxillare; *max* — maxillare; *ro* — rostrale; *pmaz* — praemaxillare; *den* — dentale; *art* — articulare; *ang* — angulare. Praeorbitale удалено

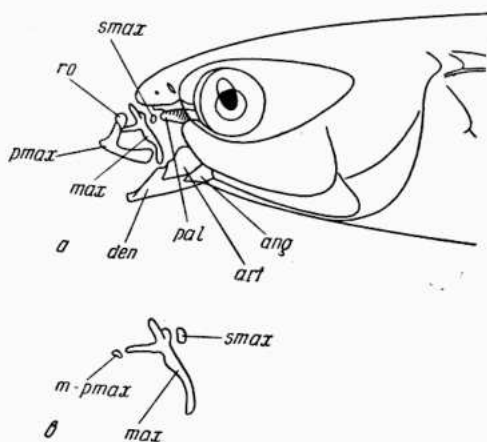


Рис. 6. Скелет ротового аппарата *M. cephalus*:

А — общий вид ротового аппарата; Б — *maxillare* с дополнительными (буферными) костями; *m-pmaz* — *maxillo-praemaxillare*, остальные обозначения — как на рис. 5. Praeorbitale удалено

по *mesethmoideum* вперед, благодаря чему выбрасываются вперед и соединенные с ним премаксиллы.

Очень своеобразно устроена нижняя челюсть кефалей. Как уже было отмечено, у всех трех исследованных видов форма ее приближается к

по обычной для костистых схеме (Dobben, 1935, стр. 36; Еремеева, 1948, стр. 54), существенной стороной которой является механизм, состоящий из дорзальных отростков *praemaxillaria*, *rostrale*, дорзальных отростков *maxillaria* и связки, соединяющей срединные дорзальные отростки *maxillaria* с *rostrale*. При опускании нижней челюсти максилла, благодаря подвижному соединению ее с черепом через *submaxillare*, опускается больше, чем *praemaxillare*, и через связку, соединяющую максиллу с *rostrale*, тянет последнее вниз. В то же время, *m. maxillo-ethmoidalis* сближает верхние концы максилл и притягивает их назад, оказывая тем самым давление на *rostrale* и способствуя сколь-

форме равнобедренного треугольника с тупым углом при вершине. Приостренные края нижней челюсти образуют два скребка (правый и левый).

Описанное устройство ротового аппарата кефалей прекрасно приспособлено к захвату со дна детрита, составляющего основной компонент пищи этих рыб. При помощи скребков, имеющих на правой и левой сторонах нижней челюсти, осуществляется соскабливание перифитона с подводных предметов. В зависимости от того, с какой стороны по ходу движения рыбы находится предмет, на котором помещаются водоросли, соскабливание осуществляется соответственно правым или левым скребком.

Таким образом, наличие двух скребков до минимума сокращает движение рыбы при соскабливании перифитона, так как нет необходимости менять при этом положение тела.

В заключение следует заметить, что *M. cephalus* имеет более специализированное строение ротового аппарата (наличие maxillo-praemaxillare), чем *M. auratus* и *M. saliens*.

3. Жаберно-глоточный аппарат

Жаберно-глоточный аппарат кефалей подробно описан Е. Цандером (Zander, 1906, стр. 666—669) и А. П. Андрияшевым (1948, стр. 108).

Строение жаберно-глоточного аппарата кефалей во многих отношениях своеобразно и представляет яркий пример приспособления к детритному питанию.

Своеобразие это заключается прежде всего в чрезвычайно большой густоте жаберных фильтров и особенностях строения верхнеглоточных.

На всех пяти жаберных дугах жаберные тычинки имеют поперечные выросты в виде пластинок. На пластинках в свою очередь имеются мелкие, остроконечные щетинки, сидящие, как правило, перпендикулярно к поверхности пластинок. У *M. cephalus* и *M. auratus* эти щетинки находятся на выростах тычинок 2-й—5-й дуг, у *M. saliens* — только на 3-й—5-й дугах (рис. 7). Наиболее густы жаберные фильтры у *M. cephalus* и *M. auratus*; расстояние между выростами (пластинками) на жаберных тычинках у них одинаковое; у



Рис. 7. Строение жаберного фильтра *M. auratus*. Жаберные тычинки второй жаберной дуги с выростами и щетинками на них (по микрофото)

M. saliens фильтр жаберного аппарата более редкий, расстояние между тычиночными выростами (пластинками) шире (табл. 1).

Пятая жаберная дуга имеет форму ложки, жаберные тычинки на ней наиболее длинные, и в совокупности образуют сплошную широкую вогнутую поверхность. Верхнеглоточные очень велики, имеют вид продолговатых округло-выпуклых валиков; длина их составляет около трети длины головы (рис. 8). Поверхность верхнеглоточных бугристая, причем на бугорках имеются длинные крепкие шипики или щетинки.

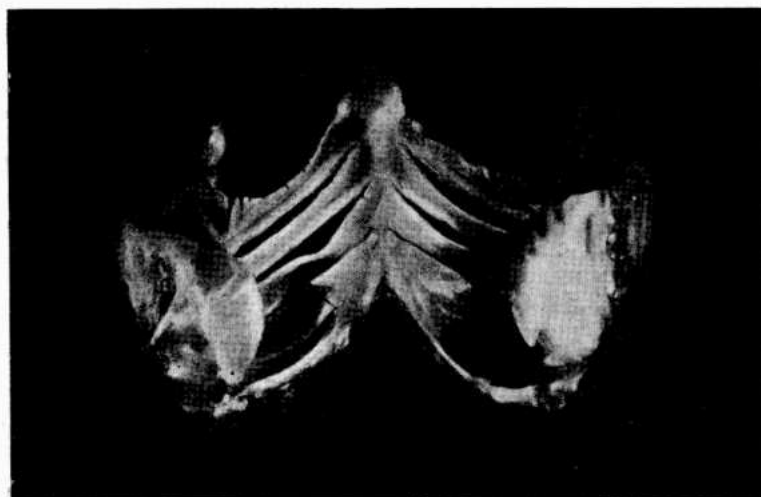
Таблица 1

Сравнительная таблица густоты педиального аппарата черноморских кефалей*

Показатели	<i>M. cephalus</i>		<i>M. auratus</i>		<i>M. saliens</i>		
	Сеголетки	Годовики	Годовики	Двухлетки	Сеголетки	Годовики	Трехлетки
Длина рыб, мм	27—33	90—100	35	140—200	47	95	250
Количество тычиночных пластинок на тычинках третьей жаберной дуги	6	35	5	47	6	6	13
Расстояние между тычиночными пластинками, мм	0,018	0,018	0,018	0,018	0,037	0,055	0,074

* По Ф. С. Замбриборщу (1951, стр. 144), с изменениями.

Густые жаберные фильтры служат для удержания мелких детритных частиц, щеткообразные верхнеглоточные — для сгребания детритных масс с поверхности фильтров и препрождения их в глотку. А. П. Андрия-

Рис. 8. Общий вид жаберно-глоточного аппарата *M. auratus* (фото)

щев (1948, стр. 111), детально изучивший механизм действия глоточного аппарата кефалей, описывает акт глотания следующим образом: — «Сперва происходит поворот верхнеглоточных наружу с прижиманием своей ворсистой поверхностью к жаберному фильтру и затем винтообразное обратное движение к середине и в глотку, во время которого

верхнеглоточные, наподобие щеток, счищают весь детрит с жаберных тычинок и, прижимаясь к ним и далее к своеобразной поверхности нижнеглоточных, отжимают воду из отфильтрованной массы и проводят ее к глоточному сфинктеру». Таким образом, жаберно-глоточный аппарат кефалей прекрасно приспособлен к питанию детритом.

Заканчивая описание жаберно-глоточного аппарата, можно отметить, что из трех рассматриваемых видов жаберно-глоточный аппарат наиболее сложен устроен у *M. cephalus* и *M. auratus* (частота жаберных фильтров, вооружение жаберных тычинок), тогда как *M. saliens*, напротив, имеет наиболее примитивное строение (слабое развитие вооружения жаберных тычинок, малая густота фильтра).

4. Пищеварительный канал

Строение пищеварительного канала кефалей имеет целый ряд как морфологических, так и гистологических особенностей.

Морфология желудочно-кишечного канала черноморских кефалей детально исследована Ф. С. Замбриборцем (1951, стр. 143).

Желудок кефалей представляет собой сложное образование. Наиболее просто устроен желудок у *M. saliens*. У этого вида желудок состоит из двух частей: сравнительно толстостенной пилорической части и маленького тонкостенного слепого мешка, при пустом желудке почти не выраженного. Пилорических придатков у *M. saliens* семь-девять, причем три из них значительно длиннее (длина их приблизительно равна длине желудка) и толще, чем остальные.

У *M. auratus* стенки пилорической части желудка намного толще, чем у *M. saliens*, слепой мешок (фундус) длинный, по длине примерно вдвое превосходит длину мускулистой части желудка. Пилорических придатков семь-девять, придатки все одинаковой длины и толщины, длина их, примерно, равна мускулистой части желудка.

Наиболее сложно устроен желудок у *M. cephalus*, у которого стенки мускулистой части желудка наиболее толсты и, кроме того, имеются особые кольцевые перехваты спереди и сзади того места, где к желудку присоединяется пищевод, в результате чего весь желудок оказывается разделенным на три отдела. Пилорических придатков у *M. cephalus* всего два, причем один в полтора-два раза длиннее другого.

Кишечник кефали сравнительно длинный. У взрослых особей *M. saliens* отношение длины кишки к длине тела составляет примерно 2,0 у *M. auratus* и *M. cephalus* 3,5—4,5. Просвет кишки у *M. saliens* несколько шире, чем у двух других видов.

Гистологическое строение пищеварительного канала кефалей в общем виде описано Замбриборцем (1953, стр. 107).

Произведенные нами в 1953 г. гистологические исследования позволили установить присутствие в слизистой желудка, пилорических придатков и кишечника взрослых кефалей громадных количеств эозинофильных гранулоцитов (Бурдак, 1955, стр. 313). У молоди всех трех рассматриваемых видов кефалей (*M. saliens*, *M. auratus* и *M. cephalus*) в собственной оболочке слизистой желудка, кишки и пилорических придатков в большом количестве присутствуют базофильные амебоциты. Переходные формы между базофильными амебоцитами и другими клеточными формами соединительной ткани редки. Клеточные формы, которые можно считать переходными формами от базофильных амебоцитов к гранулоцитам — единичны; можно наблюдать прямое деление этих клеточных форм. Эозинофилы у молоди единичны (рис. 9).

Резко отличную картину представляет слизистая желудка, кишечника и пилорических придатков взрослых рыб. В этом случае в слизистой между эпителиальными клетками мы видим, главным образом, клеточные формы, переходные от базофильных амебоцитов к гранулоцитам, причем они располагаются преимущественно густыми скоплениями. Эозинофильные гранулоциты чрезвычайно многочисленны, они локализируются в собственной

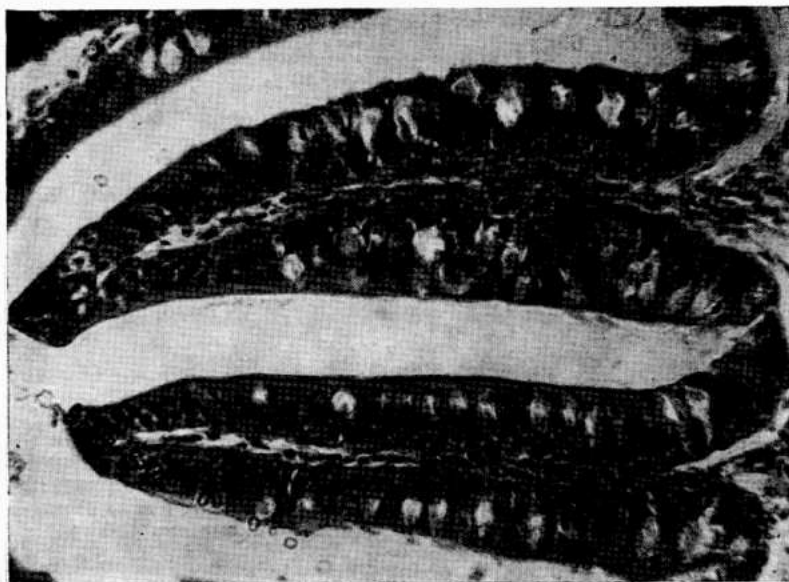


Рис. 9. Гистологическая картина слизистой задней части кишки молодой *Mugil auratus* Risso длиной (абс.) 4,2 см. В собственной оболочке слизистой многочисленные базофильные амебоциты, эозинофильных гранулоцитов нет. Микрофото. Увеличение 450

оболочке слизистой, образуя очень частые, густые и большие скопления, которые на срезе выглядят как «эозинофильные поля» (рис. 10, 11). Особенно богата эозинофилами слизистая задней части кишечника.

Из собственной соединительнотканной оболочки эозинофилы проникают в клеточный эпителий (рис. 10), где распадаются на отдельно рассеянные между эпителиальными клетками эозинофильные гранулы. Здесь гранулы растворяются и исчезают; некоторое количество эозинофилов проходит в просвет кишки и заканчивает свое разложение там. Функция кишечных эозинофилов состоит, как известно, в антитоксаци и является одним из главных условий иммунности кишечной слизистой к кишечным бактериям. Гранулы эозинофилов растворяют бактериальные клетки, осуществляя тем самым свою защитную функцию (Jordan and Speidel, 1924, стр. 529).

Наличие эозинофилов и их чрезвычайная многочисленность в кишечной слизистой взрослых кефалей объясняется, по нашему предположению, специфическим характером питания, связанным с постоянным присутствием в кишечнике гниющих детритных масс. Соответственно этому предположению, рыбы, в питании которых этот компонент отсутствует, не должны иметь такого большого количества эозинофилов в кишечной слизистой.

Для решения этого вопроса были исследованы рыбы, имеющие или исключительно животное, или преимущественно растительное питание.

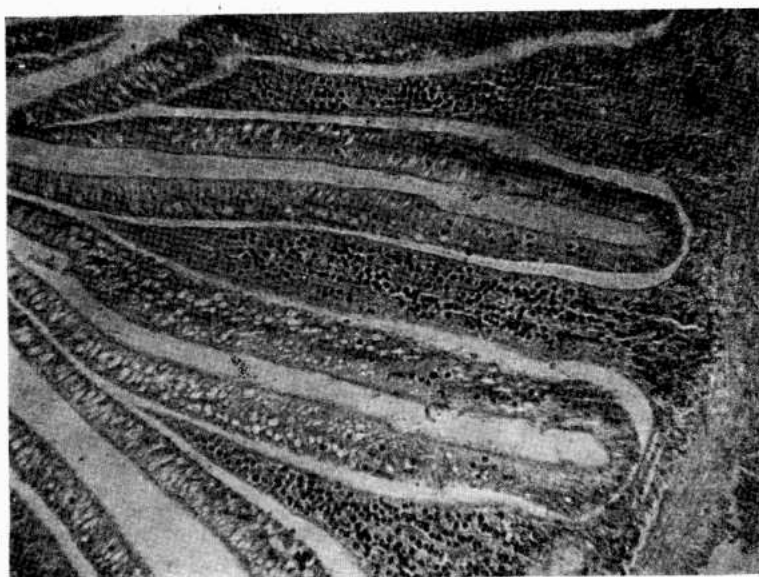


Рис. 10. Гистологическая картина слизистой задней части кишки взрослой *Mugil auratus* Risso длиной 33,5 см. В собственной оболочке слизистой многочисленные эозинофильные гранулоциты (мелкие, резко очерченные темные клетки), некоторые из них иммигрировали в эпителий. Микрофото. Увеличение 180

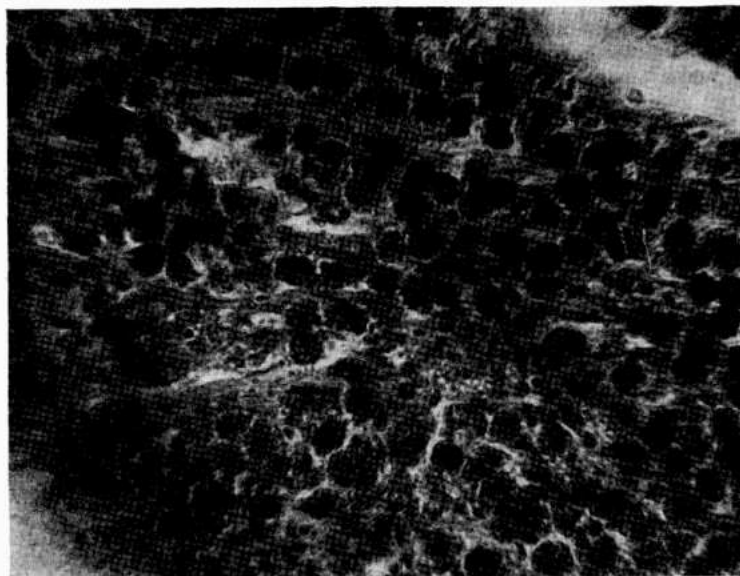


Рис. 11. То же, что на рис. 10. Собственная оболочка слизистой; скопление эозинофильных гранулоцитов. Микрофото. Увеличение 625

В качестве исключительно животнойядных были исследованы: морской ерш (*Scorpaena porcus* L.), луфарь (*Pomatomus saltatrix* L.), барабуля (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) и морской карась (*Diplodus annularis* L.). В качестве рыбы, преимущественно растительнойядной, был взят темный горбыль (*Corvina umbra* L.).

При тщательном изучении препаратов, изготовленных по той же методике, что и в случае кефалей, в кишечной слизистой и слизистой пилорических придатков и желудка перечисленных рыб эозинофилов совершенно не было найдено (рис. 12).

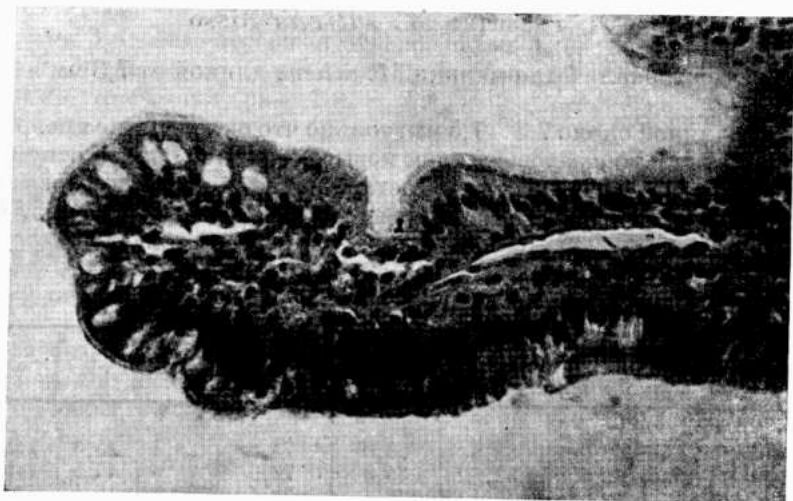


Рис. 12. Гистологическая картина слизистой задней части кишки взрослой *Scorpaena porcus* L. длиной (абс.) 18,0 см. В собственной оболочке слизистой многочисленные базофильные амебоциты, эозинофильных гранулоцитов нет. Микрофото. Увеличение 500

На основании всего изложенного можно заключить, что возрастные изменения в гистологическом строении слизистой желудка, пилорических придатков и кишечника, наблюдающиеся у кефалей, функционально связаны с изменением характера питания; резко выраженная эозинофилия у взрослых кефалей представляет одну из сторон приспособления к детритному питанию.

* * *

Сопоставляя особенности трех рассматриваемых видов кефалей, мы приходим к выводу, что *M. saliens* по комплексу разобранных морфологических особенностей, функционально связанных с питанием, наиболее примитивен (сравнительно узкая голова с выпуклым лбом, отсутствие жирового века, одинаковая длина верхней и нижней лопасти хвостового плавника, отсутствие maxillo-праеmaxillare, сравнительно редкий жаберный фильтр, сравнительно слабое развитие мускулатуры мускулистой части желудка, слабое развитие фундуса, сравнительно короткая кишка и т. д.). Более специализированной формой является *M. auratus* (наличие жирового века, густой жаберный фильтр, развитие мускулатуры мускулистой части желудка, сильное развитие фундуса, длинная кишка и др.). Наиболее специализированным видом является, несомненно, *M. ser-*

halus (широкая голова с плоским лбом, сильное развитие жирового века, наличие лопастинок-обтекателей над грудными плавниками, более сильное развитие верхней лопасти хвостового плавника по сравнению с нижней, наличие *maxillo-praemaxillare*, густой жаберный фильтр, очень сильное развитие мускулатуры мускулистой части желудка и подразделения желудка кольцевыми перехватами на три части, длинная кишка и др.).

Глава II

РАЗВИТИЕ КЕФАЛЕЙ

1. Развитие *M. saliens* Risso

В нашем материале были мальки *M. saliens* длиной от 7,3 мм и крупнее (табл. 2,3).

Мальки длиной около 7,3—7,5 мм, только что окончившие превращение, имеют сравнительно сжатое с боков, невысокое тело. Голова относительно большая и также сжатая с боков, составляет около 32% длины тела, лоб выпуклый, отношение высоты головы к ее ширине равно 1,5. Первый

Таблица 2

Возрастные изменения пластических признаков у *M. saliens*

l, мм	c, % l	aV, % l	aD I, % l	aA, % l	aD II, % l	hc, % l	lc, % l	hc/lc	n
7,5	31,7	42,9	53,8	66,0	73,4	23,4	15,3	1,5	3
8,6	30,0	41,6	52,3	65,8	72,6	21,6	14,5	1,5	4
9,4	29,8	42,0	52,1	66,4	72,1	21,3	16,1	1,3	12
10,9	30,1	42,0	51,9	66,6	71,9	21,1	16,1	1,3	23
13,6	29,6	41,0	52,3	67,0	73,2	20,5	15,6	1,3	11
17,6	29,9	39,8	51,7	67,1	72,3	19,9	14,8	1,3	11
22,2	29,1	39,8	51,8	68,2	73,1	20,2	16,3	1,2	12
26,5	29,0	39,7	51,8	68,5	73,5	20,0	16,7	1,2	10
30,9	28,0	39,4	51,4	68,8	73,9	20,0	16,5	1,2	10
37,1	27,8	39,2	51,8	69,2	73,0	19,4	15,9	1,2	10
45,1	26,2	38,6	51,2	70,0	74,3	18,7	15,3	1,2	16
60,4	25,2	38,8	50,1	71,2	74,2	17,6	14,5	1,2	4
88,8	23,8	36,5	49,4	70,8	73,0	16,4	14,0	1,2	6
103,1	22,8	36,0	49,5	71,3	73,6	16,0	13,8	1,2	10

Таблица 3

Возрастные изменения относительной длины кишки у *M. saliens*

l, мм	Длина кишки длина тела (l)	n	l, мм	Длина кишки длина тела (l)	n
9,0	0,5	8	26,8	1,0	10
10,0	0,5	10	32,7	1,2	10
11,0	0,5	10	37,1	1,3	10
12,0	0,6	10	45,1	1,4	10
14,0	0,7	10	60,4	1,5	10
17,8	0,7	11	88,8	1,7	9
21,7	0,8	9	103,1	1,9	10

спинной, анальный и брюшные плавники расположены сравнительно близко к середине тела, антеанальное расстояние составляет в среднем около 66% длины тела; антедорзальное расстояние в среднем около 54% той же длины; антевентральное расстояние — около 43% указанной длины. Второй спинной плавник, по сравнению с анальным, имеет несколько более заднее положение; расстояние от конца рыла до вертикали основания его первого луча составляет в среднем 73,5% длины тела (табл. 2). Хвостовой плавник почти без выемки; первый спинной и брюшные плавники развиты очень слабо, имеют малую подвижность и почти не отводятся от тела; грудные — широки и тупо закруглены. Носовые отверстия не разделены на передние и задние, хотя перешнуровка их уже намечается (рис. 13).

Рот полуверхний, губы сравнительно тонки, не мясисты. Уже на этой ранней стадии малек имеет выдвижной рот, как и у взрослых особей *M. saliens*, однако строение ротового аппарата в некоторых особенностях существенно отличается от такового у взрослых рыб. Способность к выдвижению рта у рассматриваемых мальков сравнительно со взрослыми рыбами явно понижена; причиной этому является несколько меньшая подвижность дорзальных концов премаксилл и особенно максилл, благодаря чему премаксиллы не могут выдвигаться вперед с такой легкостью, как у взрослой рыбы. Нижняя челюсть спереди закругленная, ротовая щель имеет форму подковы (рис. 13).

Жаберный аппарат мальков описываемой стадии сравнительно еще очень примитивен: жаберные тычинки на первой жаберной дуге немногочисленные, без выростов, относительно своей длины толстые (толщина тычинки, около семи раз укладывается в ее длине). На второй, третьей, четвертой и пятой дугах тычинки в виде коротких парных бугорков, выростов на них нет. Подушки верхнеглоточных покрыты мелкими бугорками, щетинок на бугорках нет.

Желудок слабо дифференцирован, пилорические придатки едва намечаются в виде маленьких вздутый на границе желудка и кишки. Кишка короткая, длина ее составляет 0,5 длины тела.

У мальков длиной 8,5—9,5 мм чешуи на теле нет. Голова несколько уменьшается в размерах (длина ее составляет теперь около 30% длины тела) и становится несколько более широкой, так что отношение высоты головы к ее ширине уменьшается до 1,3. Лоб остается выпуклым. Носовое отверстие почти разделено на переднюю и заднюю части. Вследствие усиленного роста средней части тела первый спинной и брюшные плавники получают относительно более переднее положение; вместе с тем эти плавники становятся выше и приобретают большую подвижность. Второй спинной и анальный плавники сохраняют примерно прежнее положение. Хвостовой плавник по-прежнему с очень мелкой выемкой.

Ротовой аппарат в принципе сохраняет прежнее строение, рот остается полуверхним; однако максиллы и премаксиллы получают большую подвижность, благодаря чему способность к выдвижению рта несколько увеличивается. Форма ротовой щели остается без существенных изменений.

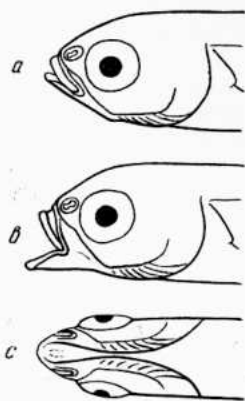


Рис. 13. Голова малька *M. saliens* длиной 7,35 мм: сбоку (а — при закрытом рте; б — при открытом и максимально выдвинутом рте); снизу (с — рот закрыт)

В строении жаберного аппарата также не происходит существенных изменений за исключением того, что несколько увеличивается длина жаберных тычинок на первой жаберной дуге; длина жаберных тычинок на указанной дуге превосходит половину длины жаберных лепестков, сидящих на той же дуге. Никаких отростков или шипиков на жаберных тычинках еще нет. Верхнеглоточные также еще не вооружены щетинками, поверхность их несколько бугристая.

Дифференциация желудочно-кишечного канала усиливается, пилорические придатки увеличиваются. Кишка сохраняет прежнюю относительную длину, длина ее составляет, как и у мальков предыдущей стадии, около 0,5 длины тела. В слизистой кишке преобладают амебоидные клетки, окрашивающиеся базофильно; эозинофильные гранулоциты отсутствуют.

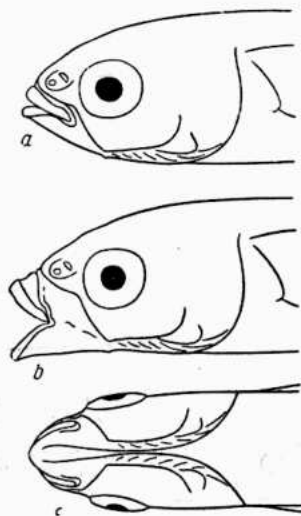


Рис. 14. Голова малька *M. saliens* длиной 13,0 мм:

сбоку (а — рот открыт, б — рот открыт и максимально выдвинут); снизу (с — рот закрыт)

При длине около 9,5—10 мм в строении малька происходят существенные изменения. Все тело покрывается чешуей (образование чешуи на боках туловища начинается при длине 9,5—9,6 мм) и становится более стройным, голова делается более прогонистой и заостряется спереди. Первый спинной и брюшные плавники увеличиваются, становятся более подвижными и приобретают более переднее положение; анальный плавник относительно приближается к заднему концу тела. Выемка на хвостовом плавнике делается более глубокой. Заканчивается разделение носового отверстия на переднюю и заднюю части. Верхняя губа несколько утолщается, рот остается полуверхним. Вследствие дальнейшего увеличения подвижности премаксилл, в частности, благодаря удлинению их дорзальных отростков, рот приобретает способность выдвигаться далеко вперед, как это свойственно взрослым рыбам (рис. 14).

Жаберный аппарат сравнительно с предыдущей стадией не изменяется; жаберные тычинки гладкие, без выростов и щетинок. Подушки верхнеглоточных покрыты мелкими бугорками.

Пилорические придатки увеличиваются, причем два из них становятся явно крупнее остальных. Кишка остается короткой, отношение длины кишки к длине тела по-прежнему составляет около 0,5. В собственной оболочке слизистой желудочно-кишечного тракта преобладают базофильные амебоциты, эозинофильных гранулоцитов нет.

По мере дальнейшего развития, до достижения длины 100—150 мм, в форме тела, рта и расположении плавников происходят плавные изменения. Так, голова постепенно относительно укорачивается: если у мальков длиной 10—11 мм длина головы составляет около 30% длины тела, то у мальков длиной около 100 мм — 22—24% той же длины. Изменяется форма головы: она становится относительно шире и ниже, так что отношение ее высоты к ширине уменьшается с 1,3 при длине 10—11 мм до 1,2 при длине 30—35 мм; в дальнейшем это отношение остается практически постоянным. Соответственно расширению головы расширяется и передняя часть тела (до первого спинного плавника). Лоб делается несколько более плоским. Первый спинной и брюшные плавники за счет усиленного роста средней части тела относительно приближаются к голове.

Антерозальное расстояние сокращается с 52% у мальков длиной 10—11 мм до 49—50% у мальков длиной около 100 мм; антевентральное расстояние— с 42 до 36% длины тела; анальный плавник относительно приближается к заднему концу тела, антеанальное расстояние увеличивается с 67% до 71—72% длины тела (табл. 2). При длине 100—150 мм первый спинной, брюшные и анальный плавники приобретают положение, близкое к тому, которое свойственно взрослым рыбам. Второй спинной плавник в ходе развития вообще мало изменяет свое положение относительно концов тела. Хвостовой плавник становится постепенно все более выемчатым, лопасти его заостряются. Все плавники, кроме хвостового, относительно удлиняются (рис. 16).

Рот из полуверхнего у мальков 10—11 мм постепенно становится конечным (при длине около 20 мм), а затем, при длине 30—35 мм— полунижним, так что передняя точка головы при закрытом рте образует вершиной верхней челюсти (рис. 16). Форма нижней челюсти постепенно изменяется следующим образом: если у мальков длиной 10—11 мм нижняя челюсть имеет закругленную форму, то по мере роста, благодаря частичному распрямлению образующих ее *dentalia*, она приобретает все более прямые края, вследствие чего форма нижней челюсти все более приближается к форме равнобедренного треугольника с тупым углом при вершине; при длине 60—70 мм ротовая щель имеет уже форму, свойственную взрослым особям.

Жаберно-глочный аппарат по мере развития постепенно усложняется. Жаберные тычинки на первой жаберной дуге становятся более тонкими и длинными. При длине около 14 мм края тычинок первой жаберной дуги, до тех пор гладкие, становятся волнистыми, а позднее, при длине около 17 мм, из этих неровностей образуются перпендикулярные телу тычинки выросты. Образование этих выростов начинается у основания тычинки и распространяется к ее вершине. На жаберных тычинках второй—пятой дуг, при длине около 14—15 мм, также начинается образование подобных выростов. При длине 45—50 мм начинается образование щетинок на выростах тычинок пятой жаберной дуги; несколько позднее, при длине 60—70 мм, появляются короткие щетинки также на выростах тычинок третьей и четвертой дуг. На выростах тычинок второй дуги, так же как и первой, щетинок вообще не образуется. При длине 90—100 мм жаберный аппарат имеет строение, свойственное взрослым рыбам. На подушках верхнеглочных, при длине около 30 мм, начинается образование остроконечных шпиков, при длине около 35 мм вся поверхность верхнеглочных покрыта шпиками; в дальнейшем существенных морфологических изменений в строении верхнеглочных не происходит.

По мере роста кишка и пилорические придатки постепенно относительно удлиняются; у мальков длиной 10—11 мм длина кишки составляет около 0,5 длины тела, а у мальков длиной 45—50 мм это отношение увеличивается до 1,4—1,5. При длине тела около 70—80 мм пилорические придатки приобретают окончательную относительную длину. Кишка продолжает удлиняться, существенное изменение ее относительной длины заканчивается при длине рыбы около 100—150 мм; длина кишки в это время примерно в два раза превосходит длину тела (табл. 3).

Гистологическое строение желудочно-кишечного тракта, при длине 10—100 мм, по-прежнему характеризуется преобладанием в собственной оболочке слизистой базофильных амебоцитов и отсутствием эозинофилов. У взрослых *M. saliens* в слизистой желудка, пилорических придатков и кишки в больших количествах присутствуют эозинофильные гранулоциты.

2. Развитие *M. auratus* Risso

Для *M. auratus* возрастные изменения удалось проследить начиная с мальков длиной 18 мм до взрослых особей (табл. 4, 5). Более мелких мальков этого вида на протяжении всего периода исследований добыть не удалось. Мальки длиной 18—19 мм уже покрыты чешуей, тело и голова их сравнительно сжаты с боков. Длина головы составляет около 29—30% длины тела; отношение высоты головы к ее длине равно 1,5; лоб выпуклый. Первый спинной, брюшные и анальный плавники расположены сравнительно близко к середине тела. Антедорзальное расстояние составляет около 52% длины тела, антевентральное—около 40—41%, антеанальное—около 65—66% (табл. 4). Ротовой аппарат вполне сформировавшийся, рот конечный, выдвижной, способность к выдвижению рта такая же, как и у взрослых рыб.

Таблица 4

Возрастные изменения пластических признаков у *M. auratus*

l, мм	c, % l	aV, % l	aD I, % l	aA % l	aD II, % l	hc, % l	lc, % l	hc/lc	n
18,4	29,4	40,7	52,1	65,5	72,9	19,9	13,1	1,5	4
24,0	29,5	39,6	52,0	65,5	72,5	19,6	14,6	1,3	4
26,9	28,9	38,4	49,9	65,7	71,6	19,4	14,5	1,3	10
32,1	28,7	37,9	49,6	66,4	71,9	19,3	14,3	1,3	11
37,0	28,5	39,2	52,2	68,2	73,2	19,6	16,4	1,2	10
42,5	27,5	37,8	49,9	66,6	71,9	19,2	15,9	1,2	8
47,6	27,8	38,2	51,3	67,6	72,4	18,9	17,1	1,1	8
53,7	27,9	38,3	50,8	67,5	72,7	18,1	16,3	1,1	7
111,8	24,2	36,5	48,8	69,3	72,7	15,9	14,6	1,1	10
203,1	24,2	34,9	48,0	68,4	72,6	15,7	14,5	1,1	10
342,7	23,3	34,8	47,9	69,8	72,7	16,6	15,6	1,1	10

На жаберных тычинках всех пяти жаберных дуг имеются выросты, еще короткие и малочисленные, щетинок на выростах нет. Подушки верхнеглоточных имеют бугристую поверхность, на вершинах некоторых бугорков есть щетинки.

Пилорические придатки вполне развиты, но имеют значительно меньшую относительную длину, чем у взрослых рыб. Кишка относительно короткая, составляет около 0,6 длины тела. В слизистой желудочно-кишечного тракта преобладают базофильные амебоциты, эозинофильных гранулоцитов нет.

В ходе дальнейшего развития, до достижения мальком длины 30—35 мм, голова и передняя часть тела до первого спинного плавника постепенно становятся более широкими. При длине 18—19 мм отношение высоты головы к ее ширине равно 1,5, а при длине 30—35 мм оно составляет 1,3 (табл. 4). Первый спинной и брюшные плавники постепенно приобретают относительно более переднее положение; анальный плавник, напротив, отодвигается несколько назад. Так, при длине 18—19 мм антедорзальное расстояние составляет около 52% длины тела, антевентральное — около 40—41% и антеанальное — около 65—66%, а при длине 30—35 мм антедорзальное составляет уже около 49—50% длины тела, антевентральное около 38% и антеанальное — около 66—67%. Положение второго спинного плавника существенно не изменяется — расстояние от конца рыла до второго спинного плавника равно 71,9% (табл. 4).

Рот из конечного постепенно (при длине около 30—35 мм) делается полунижним. Форма ротовой щели и нижней челюсти изменяется так, что нижняя челюсть приобретает постепенно форму, близкую к равнобедренному треугольнику.

При длине около 30 мм начинается усиленный рост выростов на тычинках всех пяти жаберных дуг. Верхнеглоточные покрыты многочисленными щетинками. Кишка постепенно удлиняется, при длине 30—35 мм длина ее составляет около 1,1 длины тела (табл. 5). Гистологическое строение желудочно-кишечного тракта у мальков длиной 30—35 мм остается таким же, как у мальков длиной 18—19 мм.

Таблица 5

Возрастные изменения относительной длины кишки у *M. auratus*

l, мм	Длина кишки длина тела (l)	n	l, мм	Длина кишки длина тела (l)	n
18,4	0,6	1	47,6	1,8	7
24,0	0,9	3	53,7	1,9	6
26,9	1,0	5	111,8	3,4	10
32,1	1,1	8	203,1	3,9	3
37,0	1,5	10	342,7	4,7	9
42,5	1,7	5			

При длине 35—40 мм происходят существенные изменения в расположении плавников, связанные с усиленным ростом передней части туловища, благодаря чему положение первого спинного, второго спинного, анального и вентральных плавников относительно переднего конца тела резко изменяется; так, антедорзальное расстояние увеличивается до 52—52,5%, антевентральное — до 39—40%, антеанальное до 68—69%, расстояние от конца рыла до второго спинного плавника — до 73—74% длины тела.

При длине 37—40 мм начинается образование щетинок на выростах тычинок второй, третьей, четвертой и пятой жаберных дуг; при длине около 45 мм образование их заканчивается. Верхнеглоточные густо покрыты щетинками.

Относительная длина кишки начинает быстро увеличиваться; при длине 30—35 мм длина кишки составляет 1,1 длины тела, при длине 35—40 мм — уже 1,5 этой длины (табл. 5).

Гистологическое строение желудочно-кишечного тракта остается прежним.

В ходе дальнейшего развития передняя часть тела и голова становятся относительно шире, лоб делается более плоским; отношение высоты головы к ее ширине у мальков длиной 40—50 мм достигает постоянной величины и составляет 1,1. Первый спинной и брюшные плавники постепенно приобретают более переднее положение, а анальный, напротив, отодвигается к хвосту (табл. 4).

По достижении длины 100—120 мм антедорзальное расстояние уменьшается до 48% длины тела, антевентральное — до 36—37%, антеанальное увеличивается до 69—70% длины тела. Положение второго спинного плавника существенно не изменяется. Относительная длина кишки к этому времени заметно увеличивается; отношение длины кишки к длине тела составляет около 3,4—3,5 (табл. 5).

При дальнейшем развитии положение анального и второго спинного плавников относительно концов тела практически не изменяется. Первый спинной и брюшные плавники несколько приближаются к голове.

У взрослых рыб длиной 340—350 мм антедорзальное расстояние составляет 47—48% длины тела, антевентральное — 34—35% той же длины. Длина головы у этих рыб составляет около 23—24% длины тела (табл. 4). Относительная длина кишки еще несколько увеличивается. При длине 340—350 мм длина кишки в среднем примерно в 4,7 раза превосходит длину тела (табл. 5). В слизистой желудка, кишечника и пилорических придатков взрослых *M. auratus* в больших количествах присутствуют эозинофильные гранулоциты; появление их начинается при длине более 120—130 мм.

3. Развитие *Mugil cephalus* Linné

Развитие этого вида мы имели возможность проследить начиная с мальков длиной 15 мм (табл. 6, 7).

У мальков 15—18 мм тело и голова сравнительно высокие (выше, чем у *M. saliens* и *M. auratus* при такой же длине), сжатые с боков, отношение высоты головы к ее ширине составляет 1,6. Лоб выпуклый. Длина головы около 29% длины тела. Все тело покрыто чешуей, жировые веки зачаточны, не покрывают глазное яблоко. Лопастинки над грудным плавником нет. Первый спинной, анальный и брюшные плавники расположены сравнительно близко к середине тела; антедорзальное расстояние составляет около 51% длины тела, антевентральное — около 40%, антеанальное — около 67—68%. Расстояние от конца рыла до начала основания второго спинного плавника составляет около 72—73% длины тела (табл. 6). Рот конечный, выдвигной, премаксиллы и максиллы достаточно подвижны, способность к выдвиганию рта развита примерно в такой же степени, как и у взрослых особей.

Жаберный аппарат сравнительно примитивен, образование выростов на жаберных тычинках только начинается, щетинок на выростах нет; верхнеглоточные имеют бугорчатую поверхность, на них уже имеются единичные щетинки.

Пилорические придатки более короткие, чем у взрослых особей; кишка также сравнительно короткая, отношение ее длины к длине тела составляет 0,7. В слизистой желудочно-кишечного тракта преобладают амебоидные базофильные клетки, эозинофильных гранулоцитов нет.

В ходе развития, до достижения длины 34—36 мм, тело и голова постепенно становятся относительно ниже, голова расширяется, лоб делается более плоским. Отношение высоты головы к ее ширине уменьшается до 1,3. Жировые веки остаются зачаточными, лопастинки над грудными плавниками не появляется. Первый спинной, брюшные и анальный плавники сохраняют примерно прежнее положение относительно концов тела, второй спинной плавник получает несколько более заднее положение. Так, при длине 31—32 мм антедорзальное расстояние составляет около 52% длины тела, антевентральное — около 42% той же длины, антеанальное — около 67%; расстояние от конца рыла до основания первого луча второго спинного плавника — около 74% (табл. 6). При длине 30—35 мм рот из конечного становится полунижним. Жаберно-глоточный аппарат постепенно усложняется. При длине 19—20 мм образование выростов на тычинках всех пяти дуг заканчивается, хотя щетинок на выростах по-прежнему нет. Подушки верхнеглоточных имеют по существу дефинитивное строение. При длине 25—27 мм на выростах тычинок второй, третьей, четвертой и пятой дуг появляются щетинки, образование их заканчивается при длине

около 30 мм, в ходе дальнейшего развития жаберно-глоточный аппарат не претерпевает существенных изменений.

Кишечник относительно несколько удлиняется; при длине около 32 мм отношение длины кишки к длине тела составляет 1,8. В слизистой желудочно-кишечного тракта по-прежнему преобладают амебоидные базофильные клетки; эозинофильных гранулоцитов нет.

При длине 35—40 мм в строении малька происходят существенные изменения. Прежде всего следует отметить усиленный рост передней и особенно средней части туловища и приближение анального отверстия и анального плавника к заднему концу тела; наряду с этим и другие плавники (первый и второй спинные и брюшные) также получают более заднее положение. Антеанальное расстояние увеличивается до 72—73% длины тела, расстояние от конца рыла до начала основания второго спинного плавника — до 75—76%, антедорзальное расстояние — примерно до 53%, антевентральное — до 41—42% (табл. 6).

Таблица 6

Возрастные изменения пластических признаков у *M. cephalus*

l, мм	c, % l	aV, % l	aD I, % l	aA, % l	aD II, % l	hc, % l	lc, % l	hc/lc	n
17,7	28,9	40,0	50,9	67,7	72,8	22,8	14,7	1,6	4
23,7	29,2	40,9	51,7	66,7	73,6	23,3	16,8	1,4	13
26,9	28,1	39,8	51,3	66,8	73,3	22,1	16,5	1,3	14
31,7	28,3	41,7	51,8	66,8	73,7	21,7	16,4	1,3	8
38,8	28,6	40,8	52,8	72,2	75,6	21,6	18,7	1,2	12
46,6	28,5	40,7	52,4	72,2	74,7	20,8	18,2	1,2	5
50,8	27,9	40,2	51,9	71,8	75,1	20,0	17,9	1,1	7
63,7	26,5	39,2	51,1	71,5	74,3	19,9	17,7	1,1	9
72,9	26,2	38,5	51,3	70,7	74,6	19,2	17,8	1,1	4
88,7	25,8	37,5	50,2	70,5	73,7	18,3	17,1	1,1	4
104,9	25,6	37,5	49,5	70,8	73,5	17,8	16,6	1,1	10
394,8	23,8	35,1	48,7	69,5	73,2	17,4	17,9	1,0	5

Одновременно начинается усиленный рост кишки; при длине 30—35 мм отношение длины кишки к длине тела составляет в среднем 1,8, при длине же 35—40 мм — уже около 3,1 (табл. 7).

Таблица 7

Возрастные изменения относительной длины кишки у *M. cephalus*

l, мм	Длина кишки длина тела (l)	n	l, мм	Длина кишки длина тела (l)	n
17,7	0,7	5	50,8	3,6	7
23,7	1,6	7	63,7	3,9	9
26,9	1,4	10	72,9	3,5	4
31,7	1,8	10	88,7	3,0	3
38,8	3,1	12	104,9	3,0	2
46,6	3,6	5	394,8	4,4	5

Гистологическое строение слизистой желудочно-кишечного канала существенно не изменяется; в собственной оболочке слизистой эозино-

фильных гранулоцитов нет, преобладают амeboидные клетки, окрашивающиеся базофильно.

При дальнейшем развитии голова и передняя часть тела продолжают расширяться, причем лоб постепенно делается все более плоским. У мальков длиной около 50 мм отношение высоты головы к ее ширине составляет в среднем 1,1; у взрослых рыб длиной более 150—200 мм это отношение, медленно уменьшаясь, становится равным 1,0.

При длине около 45—50 мм начинается более быстрое развитие жировых век; примерно в это же время начинается образование удлиненной лопасти над грудным плавником.

При длине 60—65 мм жировое веко покрывает глазное яблоко до зрачка, но еще не заходит на зрачок; лопасти над грудными плавниками имеют уже удлиненную форму, но еще сравнительно коротки, относительное удлинение их в основном заканчивается при длине около 150 мм (рис. 15).

Спинные, анальный и брюшные плавники из положения, характерного для мальков длиной 35—40 мм, постепенно приближаются к голове, причем по достижении длины 80—100 мм их положение относительно концов тела, особенно положение спинных и анального плавников, изменяется очень медленно, а при длине 350—400 мм делается более или менее постоянным. У мальков длиной 35—40 мм верхняя лопасть хвостового плавника примерно равна нижней, а в дальнейшем, по мере роста рыбы, она делается более длинной и по длине превосходит нижнюю лопасть; верхняя лопасть хвостового плавника

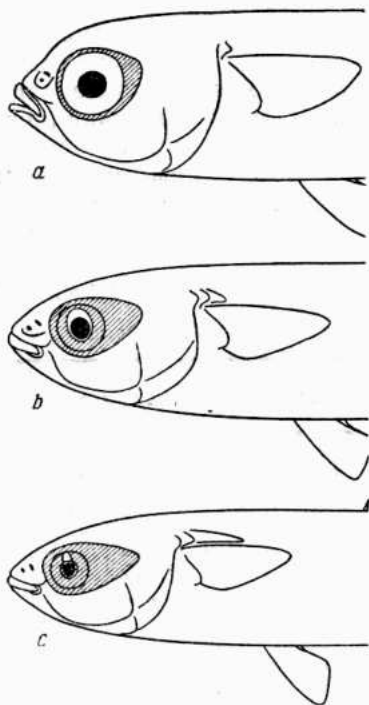


Рис. 15. Развитие жирового века и лопасти над грудным плавником у *M. cephalus*

a — малек длиной 15,4 мм; b — малек длиной 63,0 мм; c — взрослая рыба длиной 390,0 мм. жировое веко заштриховано

уже при длине около 60—65 мм всегда явно длиннее нижней.

Существенные изменения относительной длины кишки заканчиваются при длине около 70—75 мм; при этой длине отношение длины кишки к длине тела составляет около 4,0, а у взрослых рыб, длиной 390—400 мм оно равно в среднем 4,4 (табл. 7). У взрослых особей лобана в отличие от молодежи длиной 15—110 мм в слизистой кишки, желудка и пилорических придатков в громадном количестве присутствуют эозинофильные гранулоциты, отсутствующие у мальков.

Глава III

ОБ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ КЕФАЛЕЙ

Сравнивая теперь развитие всех трех видов, мы можем заметить, что в онтогенезе каждого из них переломные моменты, которые характеризуются сравнительно резким изменением морфологических структур, чередуются с периодами сравнительно медленных и более плавных изменений, в те-

чение которых процессы роста преобладают над процессами дифференцировки.

В. В. Васнецов, первым обративший внимание на такую особенность развития костистых рыб, назвал это явление этапностью развития, а сами периоды медленных постепенных изменений, отграниченные один от другого фазами резких скачкообразных сдвигов — этапами развития (Васнецов, 1948а, 1948б, 1948в, 1953).

Прежде чем переходить к рассмотрению этапов развития указанных видов кефалей, следует отметить, что в развитии всех трех видов много общего. Так, например, у всех трех видов, при длине 15—20 мм, тело и голова сравнительно сжаты с боков, лоб выпуклый, первый и второй спинные, анальный и брюшные плавники расположены довольно близко к середине тела, рот конечный и выдвижной, фильтр жаберного аппарата сравнительно несовершенен, кишка короткая, в кишечной слизи нет эозинофильных гранулоцитов, а преобладают базофильные амебоциты и т. д.

У всех трех видов первый спинной и брюшные плавники в ходе развития приближаются к переднему концу тела; анальный плавник, напротив, приближается к хвосту. Второй спинной плавник не изменяет заметно своего положения относительно концов тела. Увеличение относительной длины кишки у всех трех видов происходит в основном при длине от 30—35 до 70—80 мм.

1. Этапы развития *M. saliens* Risso

Не имея материала по предличинкам и личинкам этого вида, мы вынуждены ограничиться литературными сведениями о них (Перцева-Остроумова, 1951, стр. 127; Водяницкий и Казанова, 1954, стр. 250). Несомненно, что переход из состояния предличинки, имеющей желточный мешок, к состоянию активно питающейся личинки представляет собой границу двух этапов развития, которые можно назвать соответственно этапами А и В. Не исключена возможность, что при специальном изучении каждый из этих двух периодов (предличиночный и личиночный) окажется состоящим в свою очередь из ряда этапов.

Далее, совершенно очевидно, что обособление спинных, анального и брюшных плавников (формирование в них лучей) и уничтожение остатков первичной плавниковой складки (при длине 7,0—7,5 мм), т. е. превращение личинки в малька, также знаменует собой переход к новому этапу развития — этапу С. На этом этапе малек становится способным к сравнительно более быстрому движению, что позволяет ему питаться несколько более подвижными формами планктона. Однако рот еще слабо выдвигается (рис. 16), тело относительно коротко и толсто, первый спинной, анальный и брюшные плавники расположены довольно близко к середине тела, благодаря чему их действие как рулей и локомоторных органов сравнительно слабо; первый спинной и брюшные плавники развиты очень слабо и почти не отводятся от тела — в силу всего этого стайное движение мальков невозможно.

Отделы желудка слабо дифференцированы, пилорические придатки едва намечены, кишка короткая (вдвое короче тела). Слизистая желудочно-кишечного тракта (желудка, пилорических придатков и кишки) не содержит эозинофильных гранулоцитов, в собственной оболочке слизи преобладают базофильные амебоциты.

Пищу мальков на этапе С составляет мелкий зоопланктон (в частности, личинки *Copepoda*, личинки *Lamellibranchiata* и пелагические личинки *Gastropoda*). На этом этапе малек ведет малоподвижный образ жизни, пере-

двигаясь отдельными резкими бросками. На этапе С мальки не собираются в стаи и живут поодиночке; таким образом, этот этап является достаточным пелагическим периодом жизненного цикла *M. saliens*.

При длине 9,6—10,0 мм тело быстро покрывается чешуей и делается более стройным, голова становится более прогонистой и заостренной. Первый спинной и брюшные плавники получают более переднее положение,

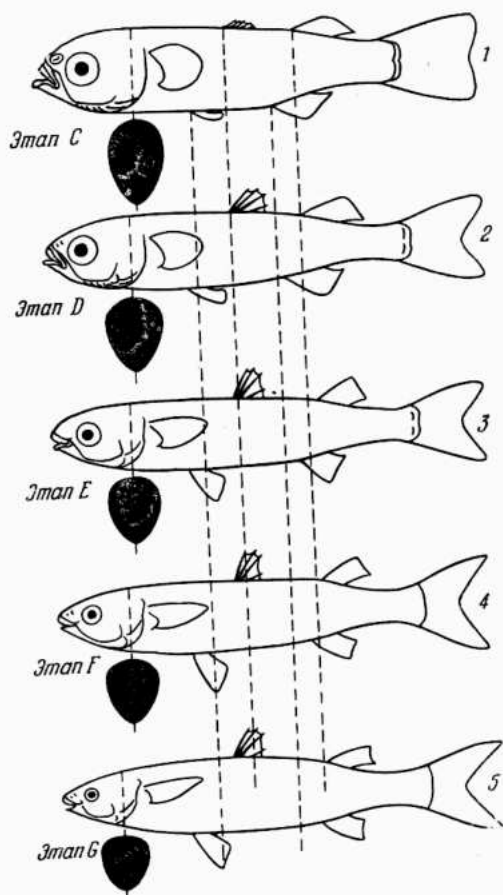


Рис. 16. Развитие формы тела и плавников у *M. saliens*. Длина рыб:
1 — 7,35 мм; 2 — 14,1 мм; 3 — 48,5 мм; 4 — 81,5 мм;
5 — 330,0 мм

анальный относительно приближается к заднему концу тела. Спинные, брюшные, грудные и анальный плавники удлиняются, выемка на хвостовом плавнике углубляется (рис. 16). Рот получает большую подвижность и выдвигается вперед так же свободно, как и у взрослой рыбы. С функциональной стороны это означает, во-первых, улучшение гидродинамических свойств тела, поскольку общая форма тела становится более обтекаемой, а поверхность тела — более гладкой (появляется чешуя). Во-вторых, это означает усиление действия второго спинного, анального и брюшных плавников как рулей и локомоторных органов, так как увеличиваются размеры этих плавников и они отодвигаются от центра тяжести. В-третьих, это означает большую дифференцированность движений хвостового плавника, поскольку лопасти его более заметно обособляются. В-четвертых, это означает усиление действия грудных плавников как рулей, потому что они несколько удлиняются. Впятых, это означает усиление действия первого спинного плавника как кила при резких поворотах, так как он увеличивается и приобретает способность

расправляться (рис. 16). Наконец, в-шестых, это означает усиление хватательной функции ротового аппарата, поскольку рот приобретает способность сильнее выдвигаться вперед. В результате всех этих изменений, знаменующих собой переход к новому этапу развития — этапу D, который длится до достижения длины 30—35 мм, малек приобретает способность к более быстрому движению и резким поворотам и к захвату более быстро двигающихся организмов, в частности взрослых *Copepoda*.

С переходом к этапу D, при длине около 10 мм, мальки начинают собираться в стаи.

На протяжении этапа D происходит постепенное усложнение жаберного аппарата. При длине 14—17 мм на жаберных тычинках образуются

на этапе С мальки не собираются в стаи и живут поодиночке; таким образом, этот этап является достаточным пелагическим периодом жизненного цикла *M. saliens*. При длине 9,6—10,0 мм тело быстро покрывается чешуей и делается более стройным, голова становится более прогонистой и заостренной. Первый спинной и брюшные плавники получают более переднее положение, анальный относительно приближается к заднему концу тела. Спинные, брюшные, грудные и анальный плавники удлиняются, выемка на хвостовом плавнике углубляется (рис. 16). Рот получает большую подвижность и выдвигается вперед так же свободно, как и у взрослой рыбы. С функциональной стороны это означает, во-первых, улучшение гидродинамических свойств тела, поскольку общая форма тела становится более обтекаемой, а поверхность тела — более гладкой (появляется чешуя). Во-вторых, это означает усиление действия второго спинного, анального и брюшных плавников как рулей и локомоторных органов, так как увеличиваются размеры этих плавников и они отодвигаются от центра тяжести. В-третьих, это означает большую дифференцированность движений хвостового плавника, поскольку лопасти его более заметно обособляются. В-четвертых, это означает усиление действия грудных плавников как рулей, потому что они несколько удлиняются. Впятых, это означает усиление действия первого спинного плавника как кила при резких поворотах, так как он увеличивается и приобретает способность

перпендикулярные телу тычинки вырасты. Поверхность подушек верхнеглоточных постепенно становится все более неровной, бугорки на ней увеличиваются.

При длине 30—35 мм наступает новый этап развития—этап Е. По достижении длины около 30 мм на вершинах бугорков, расположенных на подушках верхнеглоточных, быстро образуются длинные остроконечные роговые шипики; при длине около 35 мм образование их заканчивается. При длине 30—35 мм рот становится полунижним, пилорические придатки и кишка относительно удлиняются. Голова получает форму, близкую к таковой у взрослой рыбы; отношение высоты головы к ее ширине у мальков длиной 30—35 мм, так же как и у взрослых рыб, составляет около 1,2. Лоб становится более плоским, чем у мальков 10—20 мм. Анальный и брюшные плавники несколько удаляются от центра тяжести: анальный приобретает несколько более заднее положение, брюшные приближаются к голове. Анальное отверстие, как и анальный плавник, отодвигается назад, и брюшная полость увеличивается (рис. 16).

В результате облегчается захват пищи со дна. Во-первых, передняя часть тела и голова делаются более широкими и плоскими, т. е. спереди от центра тяжести образуется своеобразный «углубитель», поворачивающий передний конец тела вниз. Во-вторых, действие анального плавника как локомоторного органа, способствующего опусканию переднего конца тела, усиливается, так как этот плавник отодвигается от центра тяжести. В-третьих, действие брюшных плавников как рулей глубины также усиливается, так как они отодвигаются от центра тяжести. Таким образом, облегчается поворот по дуге вниз. Процесс захватывания пищи, находящейся внизу, облегчается также и тем, что рот становится полунижним. Появление щетинок на верхнеглоточных и превращение их подушек в весьма совершенные щетки, обеспечивает возможность питаться детритом и илом. Удлинение кишки облегчает переваривание растительной пищи. Все эти изменения и определяют переход к новому этапу развития — этапу Е. На этом этапе малек имеет смешанное питание; наряду с планктонными формами в пище присутствуют детрит и ил, чего не было на этапе D. Таким образом, этап Е является переходным, придонно-пелагическим периодом жизненного цикла.

Этап Е продолжается до достижения рыбой длины 60—70 мм. При этой длине на выростах жаберных тычинок третьей, четвертой и пятой жаберных дуг появляются щетинки, вследствие чего густота жаберных фильтров увеличивается. Ротовая щель приобретает форму, свойственную взрослым особям. Этим знаменуется переход к новому этапу развития — этапу F (рис. 16).

На этом этапе мальки имеют детрито-перифитонное питание и держатся, как правило, в придонных слоях воды. Однако на этапе F кишка еще не достигает окончательной относительной длины; в слизистой желудочно-кишечного канала по-прежнему преобладают базофильные формы лейкоцитов, эозинофильные гранулоциты отсутствуют.

Этап F представляет собой начальный этап придонного периода жизненного цикла.

При длине около 100—150 мм плавники приобретают положение, свойственное взрослым рыбам. Пилорические придатки и кишка получают дефинитивную относительную длину. В слизистой желудочно-кишечного тракта, при длине более 150 мм, появляются эозинофильные гранулоциты.

Сравнительно переднее положение брюшных плавников наряду с задним положением анального плавника (рис. 16) облегчает поворот вниз,

упрощая тем самым захват пищи со дна. Большая длина кишки облегчает переваривание растительной пищи (детрит, перифитон), а наличие в кишечной слизи эозинофилов предохраняет ее от токсического воздействия кишечной микрофлоры. Все это означает переход к новому и последнему этапу развития — этапу G (рис. 16). Тип строения и характер питания, свойственные этому этапу, обычны и для взрослых кефалей.

Таким образом, мы различаем следующие этапы в развитии *M. saliens*.

- Этап А (или группа близких этапов) — предличинка
- Этап В (или группа близких этапов) — личинка
- Этап С — от личинки до мальков длиной 10 мм
- Этап D — мальки длиной от 10 до 30—35 мм
- Этап E — мальки длиной от 30—35 до 60—70 мм
- Этап F — молодь длиной от 60—70 до 100—150 мм
- Этап G — рыбы длиной от 100—150 мм и крупнее.

2. Этапы развития *M. auratus* Risso

Развитие *M. auratus* мы имеем возможность проследить начиная от мальков, имеющих длину 18 мм. Ранний постэмбриональный период развития *M. auratus* плохо изучен, в настоящее время мы располагаем данными только о предличинках этого вида (Водяницкий, 1936, стр. 26) (этап А). Мальки длиной 18—19 мм находятся в состоянии, аналогичном описанному выше этапу D *M. saliens*. На этом этапе тело и голова сравнительно сжаты с боков; отношение высоты головы к ее ширине составляет около 1,5. Голова заостренная, лоб выпуклый. Брюшные и анальный плавники находятся довольно близко к середине тела, рот конечный, выдвижной, причем способность к выдвижению рта развита в такой же степени, как и у взрослых особей. Фильтр жаберного аппарата сравнительно примитивен; поперечные выросты на тычинках имеются, щетинок на них мало (менее чем на половине бугорков). Кишка короткая, при длине рыбы 18—19 мм длина кишки составляет около 0,6 длины тела. Пилорические придатки развиты сравнительно слабо, длина их значительно короче длины мускулистой части желудка. Эозинофилы в слизистой желудочно-кишечного канала отсутствуют.

На этапе D происходит постепенное приближение первого спинного и брюшных плавников к переднему концу тела. Передняя часть туловища и голова постепенно расширяются; при длине 30—35 мм отношение высоты головы к ее ширине составляет уже 1,3. Кишка постепенно медленно удлиняется. На этапе D мальки ведут стайный пелагический образ жизни. Пищу их на этом этапе составляет преимущественно зоопланктон, причем, и такие подвижные формы, как взрослые *Copepoda*.

Таким образом, этап D представляет собой стайный пелагический период жизненного цикла *M. auratus*.

Период развития от 30 мм до 45 мм характеризуется наличием существенных и резких изменений в организации малька. Благодаря усиленному росту передней части туловища первый и второй спинные, брюшные и анальный плавники приобретают более заднее положение. Так, при длине 30—35 мм антедорзальное расстояние составляет около 49—50% длины тела, антевентральное — около 38%, антеанальное — около 66—66,5%, а расстояние от конца рыла до второго спинного плавника — около 72%; при длине 35—40 мм антедорзальное расстояние составляет около 52% длины тела, антевентральное — около 39%, антеанальное — около 68%, расстояние до второго спинного плавника — около 73—73,5%. Брюшная

полость увеличивается, и кишка начинает быстро удлиняться; при длине 30—35 мм отношение длины кишки к длине тела составляет около 1,1, а при длине 35—40 мм это отношение составляет в среднем 1,5, при длине же 40—45 мм — уже 1,7. Голова еще более расширяется и при длине около 45 мм приобретает форму, свойственную взрослым рыбам; отношение высоты головы к ее ширине к этому времени становится равным в среднем 1,1. Рот при длине 30—35 мм из конечного становится полунижним, форма нижней челюсти приближается к равнобедренному треугольнику. На выростах жаберных тычинок второй — пятой дуг при длине 35—40 мм появляются щетинки; при длине около 45 мм образование их заканчивается.

Все эти изменения представляют собой развитие приспособлений к детритному питанию и означают переход к новому этапу развития — этапу F. Так, удаление анального и второго спинного плавников от центра тяжести (т. е. приближение их к заднему концу тела) и расширение передней части туловища и головы облегчают повороты в вертикальной плоскости, в частности, поворот вниз, важный при захвате пищи со дна. Захват пищи со дна облегчается также положением рта на нижней стороне головы (рот полунижний), треугольная форма нижней челюсти облегчает соскабливание перифитона. Большая густота жаберного фильтра, возросшая благодаря появлению щетинок на тычиночных выростах, и усиленное вооружение верхнеглоточных (наличие многочисленных щетинок на них) позволяют питаться мелкими детритными частицами. Резкое и значительное по величине удлинение кишки делает возможным переваривание растительной пищи.

На этапе F пищу мальков в отличие от этапа D составляет главным образом детрит и перифитон. В то же время в пище присутствует, особенно в самом начале этапа, зоопланктон, однако количество его постепенно уменьшается и очень скоро сходит на нет. Таким образом, этап F является по существу начальным этапом придонного периода жизненного цикла *M. auratus*.

На этапе F происходят плавные изменения в положении плавников: первый спинной и брюшные плавники постепенно перемещаются вперед, анальный получает более заднее положение. Кишка постепенно удлиняется.

При длине 100—130 мм наступает новый (последний) этап развития — этап G. При этой длине первый спинной, брюшные и анальный плавники получают более или менее окончательное положение на теле. Жировые веки достигают степени развития, характерной для взрослых особей. Увеличение относительной длины кишки в основном заканчивается; отношение длины кишки к длине тела составляет около 3,4—3,5. При длине более 130 мм в слизистой желудочно-кишечного тракта появляются эозинофилы. Удлинение кишки и появление в слизистой желудочно-кишечного тракта эозинофилов способствует более полному перевариванию растительной пищи и обеспечивает невосприимчивость кишечной слизистой к действию кишечных бактерий. На этапе G пища состоит исключительно из детрита и перифитона. Тип питания, свойственный этапу F, характерен и для взрослых особей *M. auratus*. Итак, мы различаем следующие этапы в развитии *M. auratus*:

Этап А (или группа близких этапов) — предличинка

Этап D — в нашем материале мальки длиной от 18 до 30—45 мм

Этап F — молодь длиной от 30—45 мм до 100—130 мм

Этап G — рыбы длиной более 130 мм.

3. Этапы развития *M. cephalus* Linné

Развитие этого вида мы могли проследить, начиная с мальков длиной 15 мм. Судя по литературным данным (Sanzo, 1936 стр. 3; Водяницкий и Казанова, 1954, стр. 248), предличиночный и личиночный периоды развития *M. cephalus* представляют собой этапы (А и В) или группы близких этапов.

Мальки длиной 15—18 мм находятся в состоянии, аналогичном этапу D *M. salieus* и *M. auratus*. На этом этапе туловище и голова сравнительно очень высокие, сильно сжатые с боков; отношение высоты головы к ее ширине у мальков длиной 15—18 мм составляет 1,6. Лоб сильно выпуклый. Первый спинной, брюшные и анальный плавники расположены сравнительно близко к середине тела. Рот конечный, выдвижной; нижняя челюсть спереди закругленная. При длине около 15 мм выросты на жаберных тычинках едва намечаются, на бугристой поверхности верхнеглоточных начинается образование щетинок. Пилорические придатки слабо развиты. Кишка короткая; при длине 17—18 мм отношение длины кишки к длине тела равно в среднем 0,7. В слизистой желудка, пилорических придатках и кишки преобладают амебоидные, базофильно окрашивающиеся клетки; эозинофильных гранулоцитов нет. На протяжении этапа D тело делается относительно более низким, передняя часть туловища и голова постепенно становятся относительно шире, лоб делается менее выпуклым; при длине 30—32 мм отношение высоты головы к ее ширине составляет 1,3.

На этапе D мальки ведут стайный пелагический образ жизни. Пищу их на этом этапе составляет в основном зоопланктон; детрит и перифитон в пище отсутствуют.

При длине 25—40 мм в организации малька происходят резкие и существенные перемены. При длине 25—27 мм на выростах тычинок второй—пятой дуг начинается образование щетинок, заканчивающееся при длине около 30 мм; подушки верхнеглоточных уже при длине 25 мм густо покрыты щетинками. Рот при длине около 30—35 мм из конечного становится полунижним, нижняя челюсть на конце начинает заостряться. При длине 35—40 мм происходит усиленный относительный рост передней и особенно средней части туловища; анальное отверстие и анальный плавник приобретают значительно более заднее положение, несколько более заднее положение получают также первый и второй спинные и брюшные плавники. Брюшная полость увеличивается, относительная длина кишки резко возрастает; если при длине 30—35 мм отношение длины кишки к длине тела составляет в среднем 1,8, то при длине 35—40 мм — уже около 3,1. Все эти изменения обеспечивают возможность перехода к детритному питанию и знаменуют собою начало нового этапа развития — этапа F.

На этапе F пищу мальков составляет в основном детрит и перифитон. Зоопланктон в пище встречается в малом количестве и преимущественно в начале этапа, при длине более 50 мм пища состоит практически исключительно из детрита и перифитона. Таким образом, этап F представляет собой начальный этап придонного периода жизненного цикла *M. cephalus*. На этапе F первый спинной и брюшные плавники постепенно относительно приближаются к переднему концу тела, несколько более переднее положение приобретает и анальный плавник.

При длине 80—110 мм тело, голова и ротовая щель приобретают форму, свойственную взрослым особям; лоб становится широким и плоским; отношение высоты головы к ее ширине к этому времени делается равным 1,1.

Спинные, брюшные и анальный плавники получают более или менее окончательное положение относительно концов тела. Заканчивается в основном образование жировых век и лопастинок-обтекателей над грудными плавниками. Увеличение относительной длины кишечника при длине около 100 мм практически прекращается; отношение длины кишки к длине тела в это время составляет около 4,2. Все это знаменует собой начало нового, последнего этапа развития — этапа G. На этапе G в слизистой желудочно-кишечного тракта появляются зоонофилы. Все эти изменения еще более облегчают питание детритом и перифитоном. На этапе G пища состоит исключительно из детрита и перифитона; такой тип питания свойственен и взрослым рыбам.

Таким образом, в развитии *M. cephalus* выделяются следующие этапы:

Этап А (или группа близких этапов) — предличинка

Этап В (или группа близких этапов) — личинка

Этап D — в нашем материале мальки длиной от 15 до 25—40 мм

Этап F — молодь длиной от 25—40 до 80—110 мм

Этап G — рыбы длиной более 80—110 мм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из изложенного в главах II и III, развитие всех трех рассматриваемых видов кефалей имеет много общего. Для всех трех видов общими являются: этап D — стайный пелагический период жизненного цикла, этап F — начальный этап придонного периода жизненного цикла и этап G — придонный период жизненного цикла — последний этап развития.

Наряду с этими общими чертами в развитии отдельных видов имеется целый ряд интересных особенностей.

При сравнении соответствующих этапов развития разных видов прежде всего обнаруживается, что у *M. auratus* этапы E и F и G начинаются при меньшей длине, чем у *M. saliens*, а у *M. cephalus* — при меньшей длине, чем у *M. auratus*. Таким образом, системы органов, связанные с питанием, у *M. auratus* получают дефинитивное строение при меньшей длине, чем у *M. saliens*, а у *M. cephalus* — при меньшей длине, чем у *M. auratus*.

Кроме того, что также очень важно отметить, этап E — переходный, придонно-пелагический период жизненного цикла, имеющий у *M. saliens* более или менее значительную продолжительность, у *M. auratus* и *M. cephalus* фактически сведен на нет, так как два периода, перестройки (между этапами D и E и между этапами E и F) у этих видов сливаются в один период, охватывающий период развития у *M. auratus* от длины 30 мм до длины 45 мм, у *M. cephalus* — от длины 25 мм до длины 40 мм.

Итак, следовательно, развитие *M. auratus* и особенно развитие *M. cephalus* идет более ускоренным темпом, чем развитие *M. saliens*. В частности, состояние, характерное для *M. saliens* при длине 60—70 мм (т. е. начало этапа F — начального этапа придонного периода жизненного цикла), у *M. auratus* наступает при длине 30—45 мм, а у *M. cephalus* — при длине 25—40 мм (табл. 8).

Из этого следует, что *M. saliens* более примитивный вид рода, чем *M. auratus* и *M. cephalus*. В развитии *M. saliens*, как и в морфологической организации взрослых особей этого вида, имеются примитивные черты. В качестве несомненно примитивных особенностей *M. saliens* могут быть отмечены: малая ширина головы, отсутствие жировых век и лопастинок-обтекателей над грудными плавниками, малая густота

жаберных фильтров и слабое развитие щетинок на жаберных тычинках, сравнительно слабая дифференциация отделов желудка, короткая кишка и некоторые другие; обо всех этих особенностях подробно говорилось в главе I. К этому мы теперь можем добавить, что *M. saliens* имеет,

Таблица 8

Длительность отдельных этапов развития у разных видов кефалей
(длина указана в мм)

Этапы	Виды		
	<i>M. saliens</i>	<i>M. auratus</i>	<i>M. cephalus</i>
С	От 7,0—7,5 до 10	?	?
D	От 10 до 30—35	От... (18) до 30—45	От... (15) До 25—40
E	От 30—35 до 60—70	—	—
F	От 60—70 до 100—150	От 30—45 до 100—130	От 25—40 До 80—110
G	Свыше 100—150	Свыше 100—150	Свыше 80—110

сравнительно с *M. auratus* и *M. cephalus*, наиболее примитивный тип развития, отличающийся медленным переходом от пелагического образа жизни к придонному и наличием длинного переходного придонно-пелагического периода (этап E), исчезающего у более высокоорганизованных видов — *M. auratus* и *M. cephalus*.

В свете всего этого нельзя не отметить правоту А. М. Попова, выделившего *M. saliens* в особый подвид *Protomugil* (Попов, 1930, стр. 47).

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р я ш е в А. П. Роль глоточного аппарата в питании кефали. Сборник памяти академика С. А. Зернова, изд. АН СССР, М.—Л., 1948.
- Б у р д а к В. Д. О возрастных изменениях в слизистой желудочно-кишечного тракта кефалей (*Mugil sp. sp.*). Докл. АН СССР, 1955, т. 104, 2.
- В а с н е ц о в В. В. Функция плавников костистых рыб. Докл. АН СССР, 1941, т. XXXI, 5.
- В а с н е ц о в В. В. Особенности движения и деятельности плавников леща, воблы и сазана в связи с питанием. Сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, изд. АН СССР, М.—Л., 1948а.
- В а с н е ц о в В. В. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, воблы и сазана. Сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, изд. АН СССР, М.—Л., 1948б.
- В а с н е ц о в В. В. Возможные кормовые объекты леща, воблы и сазана и соотношение этих видов на почве питания на разных этапах развития. Сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, изд. АН СССР, М.—Л., 1948в.
- В а с н е ц о в В. В. Этапы развития костистых рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии, М.—Л., 1953.
- В о д я н и ц к и й В. А. Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря. Тр. Севаст. биол. ст., 1936, т. V.
- В о д я н и ц к и й В. А. и К а з а н о в а И. И. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря. Труды ВНИРО, 1954, т. XXVIII.
- Д е х н и к Т. В. Размножение кефалей в Черном море. Докл. АН СССР, 1953, т. ХСIII, 1.
- Е р е м е е в а Е. Ф. Строение и развитие ротового аппарата леща, воблы и сазана. Сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, изд. АН СССР, М.—Л., 1948.
- З а м б р и б о р щ Ф. С. О некоторых анатомических признаках черноморских кефалей. Зоол. журн. 1951, т. XXX, 2.

- Замбриборщ Ф. С. К гисто-морфологии кишечного канала у кефали. Сборник биологического факультета Одесского государственного университета, 1953, т. VI.
- Перцева-Остроумова Т. А. О размножении и развитии кефалей, вселенных в Каспийское море. Рыбы Каспийского моря, МОИП, 1951.
- Попов А. М. Кефали (Mugilidae) Европы с описанием нового вида из тихоокеанских вод СССР. Тр. Севаст. биол. ст., 1930, т. II.
- Световидов А. Н. О функциональном значении жирового века у сельдевых. Докл. АН СССР, 1954, т. XCVIII, 5.
- Dobben W. H., van. Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. Archiv neerland. Zoolog. 1935, 2, 1.
- Jordan H. E. and Speidel C. C. Studies on lymphocytes. II. The origin, function, and fate of the lymphocytes in fishes. Journ. of morphology, 1924, vol. 38, 4.
- Sanzo L. Contributi alla conoscenza dello Sviluppo embrionario e post-embrionario nei Mugilidi. I Uova e larve di Mugil cephalus Cuv. Com. Talasogr. Italiano, Memoria, 1936, CCXXX.
- Zander E. Das Kiemenfilter der Teleosteer. Zeitschr. f. wissen. Zool., 1906, 84.