

УДК 591.473.31:597.5

А. А. Вронский, Л. А. Николайчук

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ МИОМЕРОВ ЛАТЕРАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ КОСТИСТЫХ РЫБ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ СООБЩЕНИЕ I

Анализ работ по анатомии миомеров латеральной мускулатуры рыб показывает, что существует ряд вопросов, на которые однозначные ответы еще не получены. К ним относятся: 1. Количество мышечных пластин в сегментах латеральной мускулатуры костистых рыб и соответственно количество конусов в них. 2. Расположение продольных фронтальных септ, разделяющих миомеры на отделы. 3. Назначение и причины образования сложной пространственной организации миомеров. В основу некоторых функциональных построений авторы (Кашин, 1971; Кашин, Смолянинов, 1969; Nursall, 1956; Willemse, 1959, 1966; Jagtap, 1961) ставили не только форму миомеров, но и ориентацию волокон в пределах всех сегментов одной стороны тела. При этом большинство из них не учитывали, что форма миомеров в процессе адаптации рыб к определенным способам плавания изменяется. Это, вероятно, объясняется тем, что сравнительно-анатомическое изучение миомеров латеральной мускулатуры костистых рыб проводится крайне недостаточно, так как только Нарсел (Nursall, 1956) и Ефимова (1971) попытались сравнить форму миомеров костистых рыб различных экологических групп.

Поэтому мы попытались провести сравнительно-анатомическое исследование формы миомеров костистых рыб с разными (угреобразным, субставридообразным, ставридообразным и тунцеобразным) типами волнообразного плавания, различной формой тела и хвостового плавника.

Материал и методы исследования. Изучена анатомия миомеров более 170 видов костистых рыб из 20 отрядов. Рыба была зафиксирована в 4 %-ном растворе формалина в растянутом на планках виде во избежание появления осевой деформации.

Мышечные структуры выделяли способом послойного препарирования. Изучались также серии сагиттальных, фронтальных и трансверсальных срезов тела. Поскольку рыбы исследованных видов существенно различаются по количеству сегментов туловищной мускулатуры, мы сравнивали миомеры не с определенными порядковыми номерами, а миомеры на определенном расстоянии от головного конца тела.

При описании элементов миомеров мы использовали названия, введенные ранее Рындзюнским (1939), с некоторыми изменениями. Мышечные пластины, составляющие миомер, мы обозначаем первыми буквами латинского алфавита — а, b, с, начиная от горизонтальной септы. На принадлежность пластины к дорсальной или вентральной части миомера указывает вторая буква обозначения — d (dorsalis) или v (ventralis). Таким образом, формула миомера выглядит так: bd, ad, av, bv. Мышечные пластины, образующие два смежных конуса с направленными вперед вершинами, мы обозначаем ad (add, adp), av (avd, avp). В этих обозначениях третья буква указывает на расположение пластины относительно продольной оси — d — дистальная, p — проксимальная часть пластины ad или av.

Конусы, образуемые при изгибе мышечных пластин, обозначены согласно их топографии: срединный дорсальный конус — D₁, срединный вентральный конус — V₁. Конусы, расположенные выше срединного дорсального и ниже срединного вентрального конуса, мы именуем краевыми с указанием ориентации их вершин — D₂ и V₂ (вершина направлена назад), D₃ и V₃ (вершина направлена вперед). Таким образом, конусы D₁, D₃, V₁, V₃ будут именоваться передними, а конусы D₂ и V₂ — задними.

Для изгибов, образуемых дистальными краями мышечных пластин миомеров, мы используем обозначения Нарсела (Nursall, 1956) в несколько измененном виде. Пе-

редний изгиб миомера, расположенный в области горизонтальной септы, мы называем срединным передним изгибом. В случае, когда по линии горизонтальной септы образуются два (дорсальный и вентральный) изгиба, обозначения будут следующими: дорсальный передний изгиб, вентральный передний изгиб, задний изгиб с обязательным указанием на то, что они срединные (медиальные), так как выше и ниже от них мышечные пластины миомеров, изгибаясь, образуют задние (дорсальный и вентральный) и передние (дорсальный и вентральный) краевые изгибы.

Угол, образуемый глубокими частями пластин при их изгибе, именуется вершиной конуса, а участок мышечных пластин, прилегающий к ним — конусом. Если медиальные края мышечных пластин миомеров соединяются на значительной протяженности, они образуют замкнутый конус, а если пластины образуют полукольцо, повернутое открытой частью к осевому скелету, структура названа полуконусом.

Свободные краевые пластины мы называем флангами миомеров (дорсальный — Fd, вентральный — Fv).

Результаты исследования и их обсуждение. Дефинитивный мышечный сегмент латеральной мускулатуры костистых рыб представляет собой W-образно изогнутый блок мышечной ткани, обособленный с двух сторон миосептами. Рисунок, образуемый дистальными краями миосепт на поверхности мускулатуры, не отражает всей сложности пространственной структуры миомеров. При послойном препарировании обнаруживается, что глубокие края мышечных пластин миомеров смещены в медиальной части краниально, а в области краевых задних изгибов — каудально. Смещенная краниально медиальная часть миомеров (пластины ad и av в туловищном отделе тела, и adr, avd и avr — в хвостовом) образует полуконус в туловищном отделе тела и два самостоятельных срединных замкнутых конуса (D_1 , V_1) с ориентированными вперед вершинами в хвостовом отделе. В местах стыка пластин add и bd, avd и bv образуются конусы задних краевых изгибов — дорсальный задний краевой конус (D_2) и вентральный задний краевой конус (V_2). Они частично замкнуты, так как образующие их пластины соединены на незначительной длине или только у вершин конусов. У подавляющего большинства исследованных нами видов костистых рыб пластины bd и bv составляют свободные краевые участки миомеров, которые мы называем флангами. Таково типичное строение миомеров латеральной мускулатуры большинства видов костистых рыб.

Исследования показали, что у ряда видов образуются дополнительные элементы миомеров и отмечена редукция некоторых пластин. Вопрос о наличии конуса D_3 и V_3 и пластин cv и cd обсуждается в литературе давно. Ряд авторов (Dietz, 1913; Рындзюнский, 1939; Le Danois, 1958) указывали на наличие у отдельных видов костистых рыб конусов D_3 . Другие (Tricht, 1907; Nishi, 1922; Alexander, 1969) считали, что мускулатура непарных плавников является дериватом пластин, образующих конусы D_3 и V_3 .

Нами установлено, что передние краевые дорсальные конусы образуются в эпаксиальной части латеральной мускулатуры только в переднетуловищном отделе тела, а передние краевые вентральные конусы — в гипаксиальной части латеральной мускулатуры только в переднехвостовом отделе тела рыб с уплощенным дорсовентрально вытянутым телом (рис. 1—3). Дорсовентральная вытянутость тела рыб повлекла за собой удлинение отдельных элементов, чаще всего пластин add и avd, bd и bv. Это позволяет нам предположить, что образование дополнительных передних изгибов глубоких краев удлиненных мышечных пластин bd и bv вызвано необходимостью обеспечения дополнительных точек крепления, вынесенных за пределы проекции миомера на медиальную плоскость.

Это, однако, не означает, что миомеры всех видов костистых рыб с высоким уплощенным телом характеризуются наличием конусов D_3 и V_3 . К этому следует прибавить, что ни у одного из исследованных нами

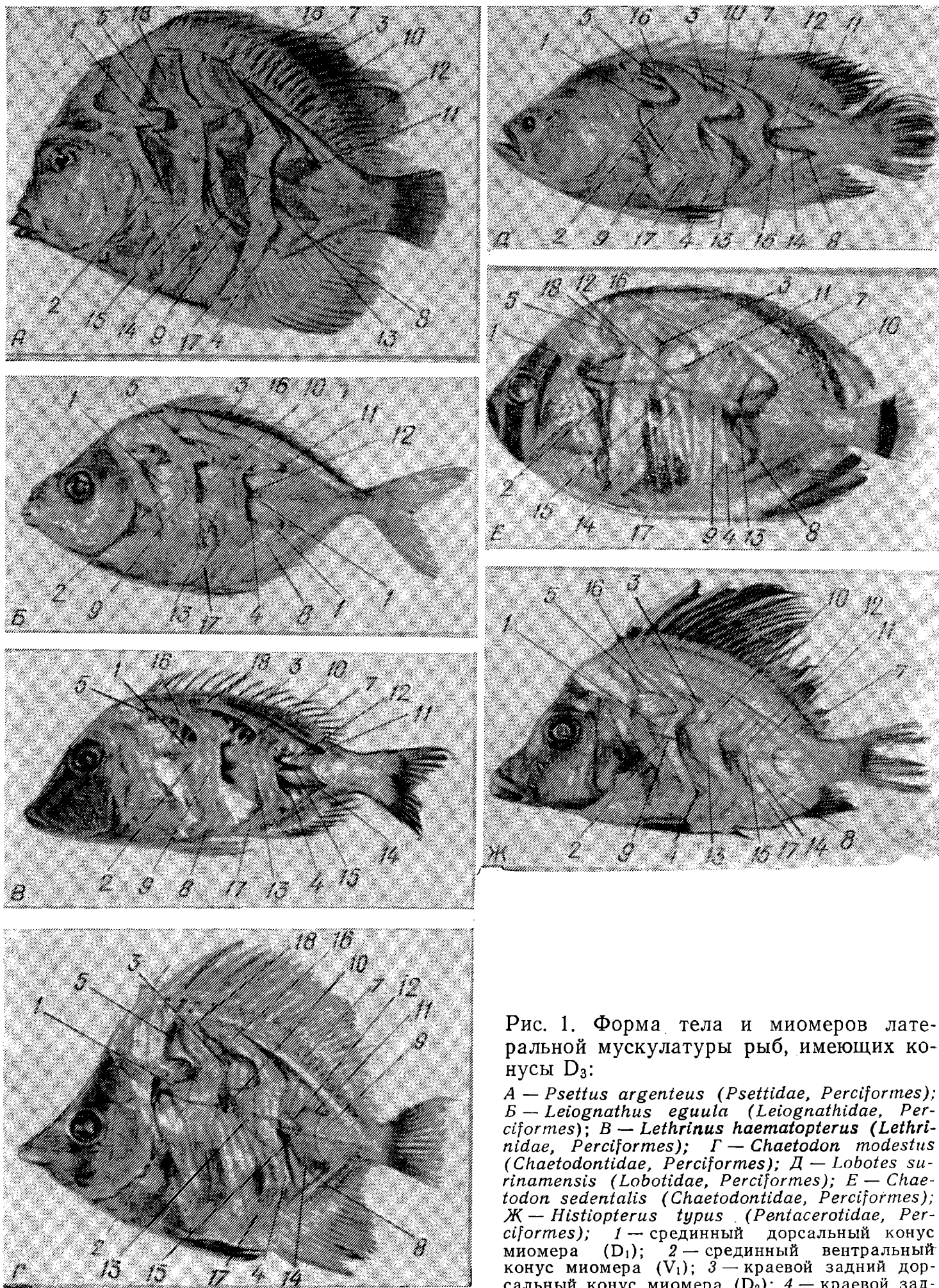


Рис. 1. Форма тела и миомеров латеральной мускулатуры рыб, имеющих конусы D_3 :

А — *Psetta argenteus* (Psettidae, Perciformes);
 Б — *Leiognathus eguula* (Leiognathidae, Perciformes);
 В — *Lethrinus haematopterus* (Lethrinidae, Perciformes);
 Г — *Chaetodon modestus* (Chaetodontidae, Perciformes);
 Д — *Lobotes surinamensis* (Lobotidae, Perciformes);
 Е — *Chaetodon sedentalis* (Chaetodontidae, Perciformes);
 Ж — *Histiopertus typus* (Pentacerotidae, Perciformes);

1 — срединный дорсальный конус миомера (D_1); 2 — срединный вентральный конус миомера (V_1); 3 — краевой задний дорсальный конус миомера (D_2); 4 — краевой задний вентральный конус миомера (V_2); 5 — краевой передний дорсальный конус миомера (D_3); 6 — краевой передний вентральный конус миомера (V_3); 7 — дорсальный фланг миомера; 8 — вентральный фланг миомера; 9 — горизонтальная септа; 10 — пластина ad; 11 — дистальная часть пластины ad — add; 12 — проксимальная часть пластины ad — adp; 13 — пластина av; 14 — дистальная часть пластины av — avd; 15 — проксимальная часть пластины av — avp; 16 — пластина bd; 17 — пластина bu; 18 — пластина cd.

видов высокотелых рыб, имеющих одновременно увеличенные дорсальный и вентральный овалы профиля тела, не обнаружены одновременно оба передних конуса.

Изучение препаратов рыб, у которых имеются дорсальные конусы миомеров, показывает, что «истинными» конусами в привычном для нас

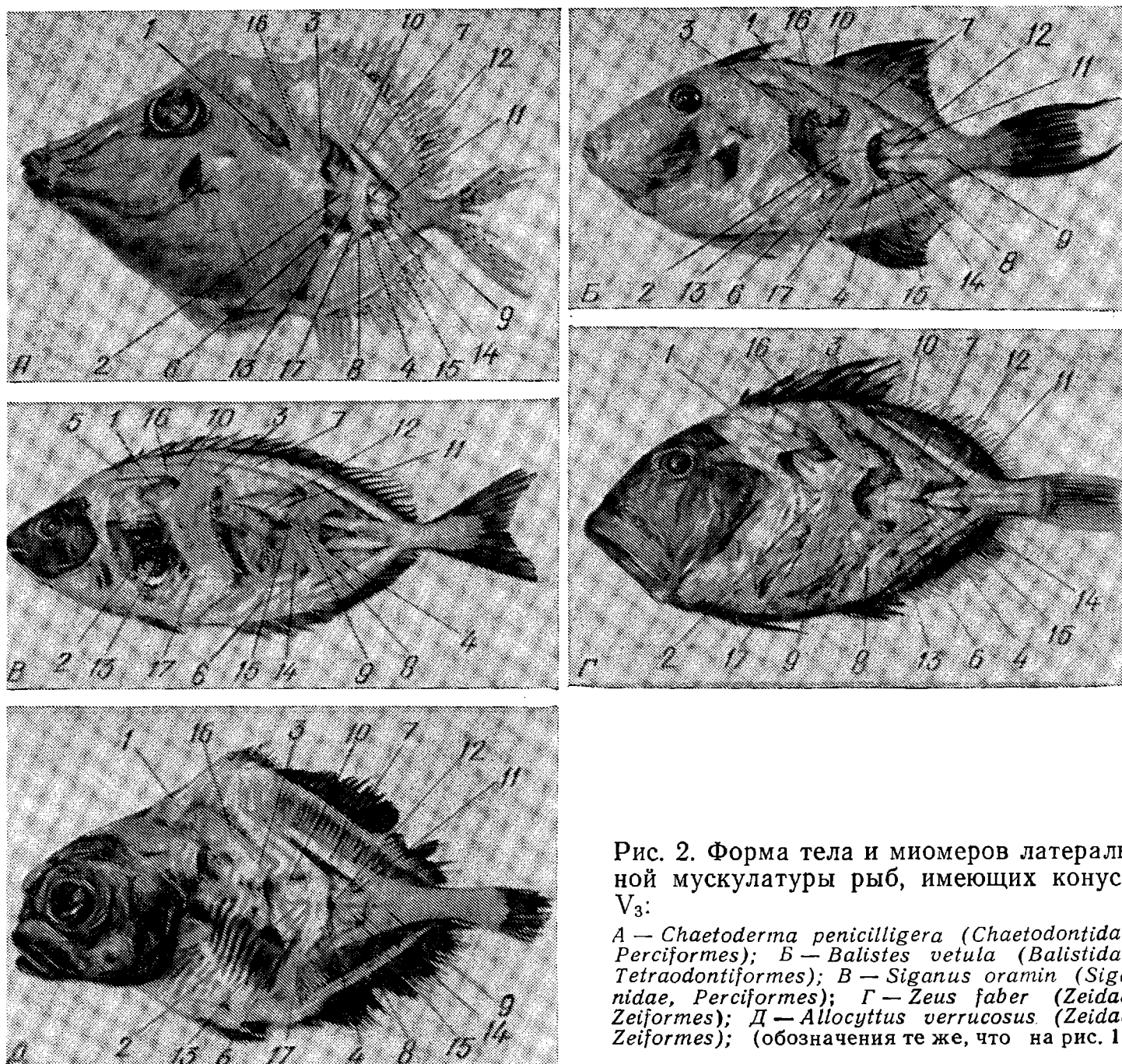


Рис. 2. Форма тела и миомеров латеральной мускулатуры рыб, имеющих конусы V_3 :

А — *Chaetoderma penicilligera* (Chaetodontidae, Perciformes); Б — *Balistes vetula* (Balistidae, Tetraodontiformes); В — *Siganus oramin* (Siganidae, Perciformes); Г — *Zeus faber* (Zeidae, Zeiformes); Д — *Alloctytus verrucosus* (Zeidae, Zeiformes); (обозначения те же, что на рис. 1).

виде обладают только рыбы семейств Lethrinidae, Pomadosyidae, Leiopathidae, у которых глубокие края мышечных пластин bd и cd встречно загибаются и смыкаются. Вершина конуса D_3 у них крепится с помощью апоневроза к затылочным костям черепа. У многих же видов рыб это не конусообразные структуры, а выпуклости, образованные изгибами глубоких краев мышечных пластин bd и bv в местах их крепления к элементам посткраниального отдела осевого и периферического скелета (рис. 1, 2).

В этой связи следует подчеркнуть, что введенное ранее Рындзюнским (1939) определение, гласящее, что «каждый конус образован двумя сходящимися под углом пластинками» (с. 14), требует в свете полученных нами данных уточнения: конусы миомеров могут образовываться как при стыке двух смежных пластин, так и в результате выпячивания глубоких краев мышечных пластин по их ходу в направлении к ближайшему скелетному элементу медиальной плоскости.

Редукция краевых участков пластин bd и bv отмечена нами у рыб семейств Euxoetidae и Clupeidae. У рыб семейств Chaetodontidae, Lophiidae, стенки брюшной полости которых образуют не косые мышцы, а заднеключичная (*m. postcleithrale*), отмечена редукция пластин bv .

2. Проведенные нами исследования подтвердили существующие литературные данные (Humphry, 1872; 1873; Knauer, 1910; Maurer, 1913; Джумалиев, Ефимова, 1963, Ефимова, 1971; Гуртовой и др., 1976). Разделение дорсального и вентрального глубоких латеральных мускулов на медиодорсальный и латеродорсальный, медиовентральный и ла-

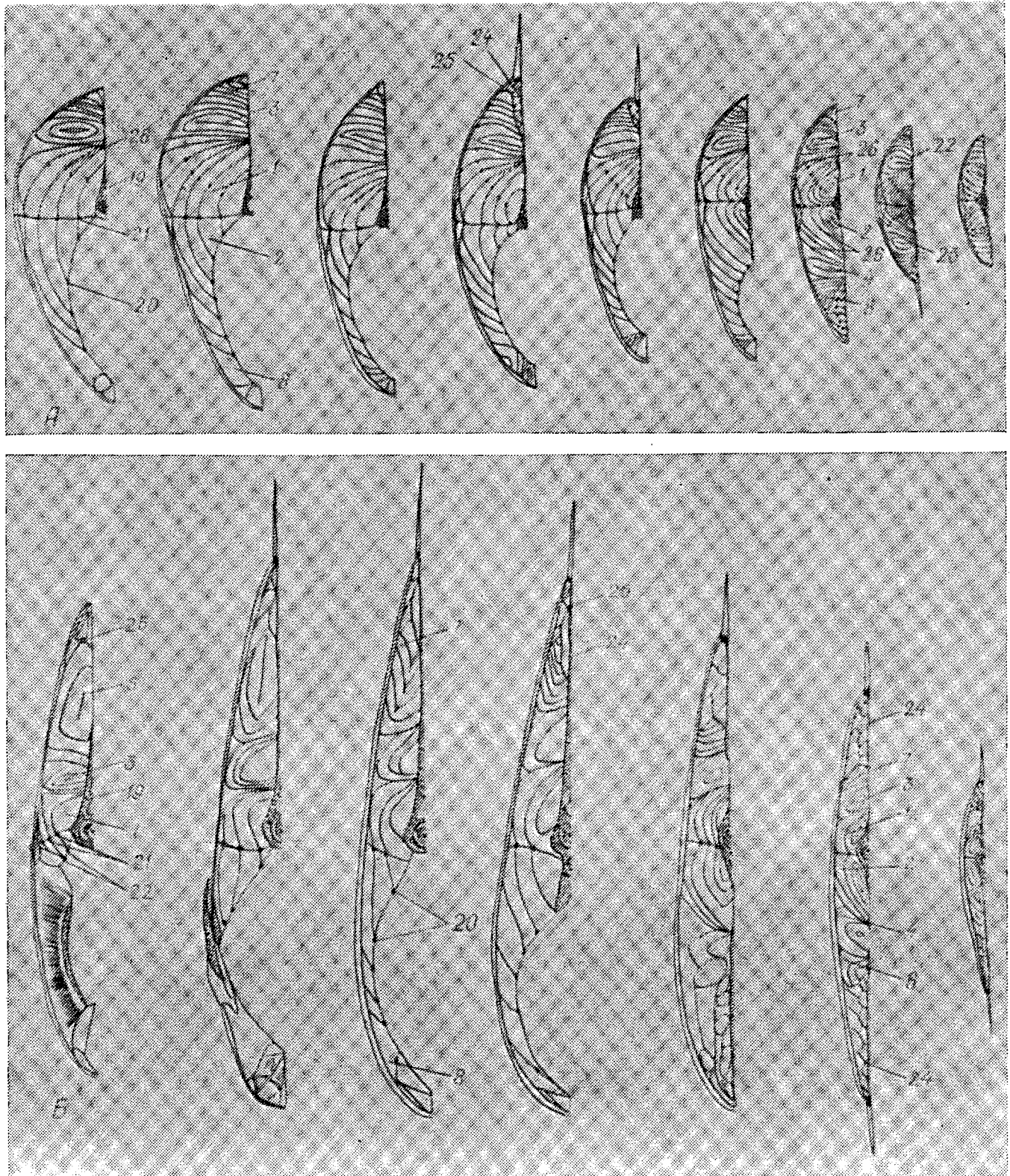


Рис. 3. Серия поперечных срезов тела костистых рыб с различным количеством конусов миомеров:

А — *Salmo trutta* (Salmonidae, Salmoniformes); Б — *Psettus argenteus* (Psettidae, Perciformes) 19 — тело позвонка; 20 — нижнее ребро; 21 — верхнее ребро; 22 — верхний остистый отросток; 23 — нижний остистый отросток; 24 — глубокая мускулатура непарных плавников; 25 — поверхностная мускулатура непарных плавников; 26 — межмышечная кость (остальные обозначения как на рис. 1).

теровентральный мускулы довольно широко распространено в группе костистых рыб и отмечено нами более чем у 30 видов. У видов с разделенными латеральными мышцами продольные септы могут проходить как по линии задних краевых изгибов миомеров, т. е. через вершины конусов D_2 (стык пластин add и bd) или V_2 (стык пластин avd и bv) (Trachichthyidae, Cetomimidae, Zeidae, Congridae, Caproidae, Tetraodontidae, Lagocerphalidae), так и выше в эпаксиальной части или ниже в гипаксиальной части от них (Clupeidae, Halosauridae, Ariidae, Cetomimidae, Dactylopteridae, Pleuronectidae, Bothidae, Siluridae) (рис. 4, 5, 6).

Что же касается способа деления обеих латеральных мышц, то он может быть двойным. У ряда исследованных нами видов дорсальный (Halosauridae) или вентральный (Siluridae, Ariidae), дорсальный и вентральный (Pleuronectidae, Bothidae, Cetomimidae, Trachichthyidae) глубокие латеральные мышцы разделены плотной соединительнотка-

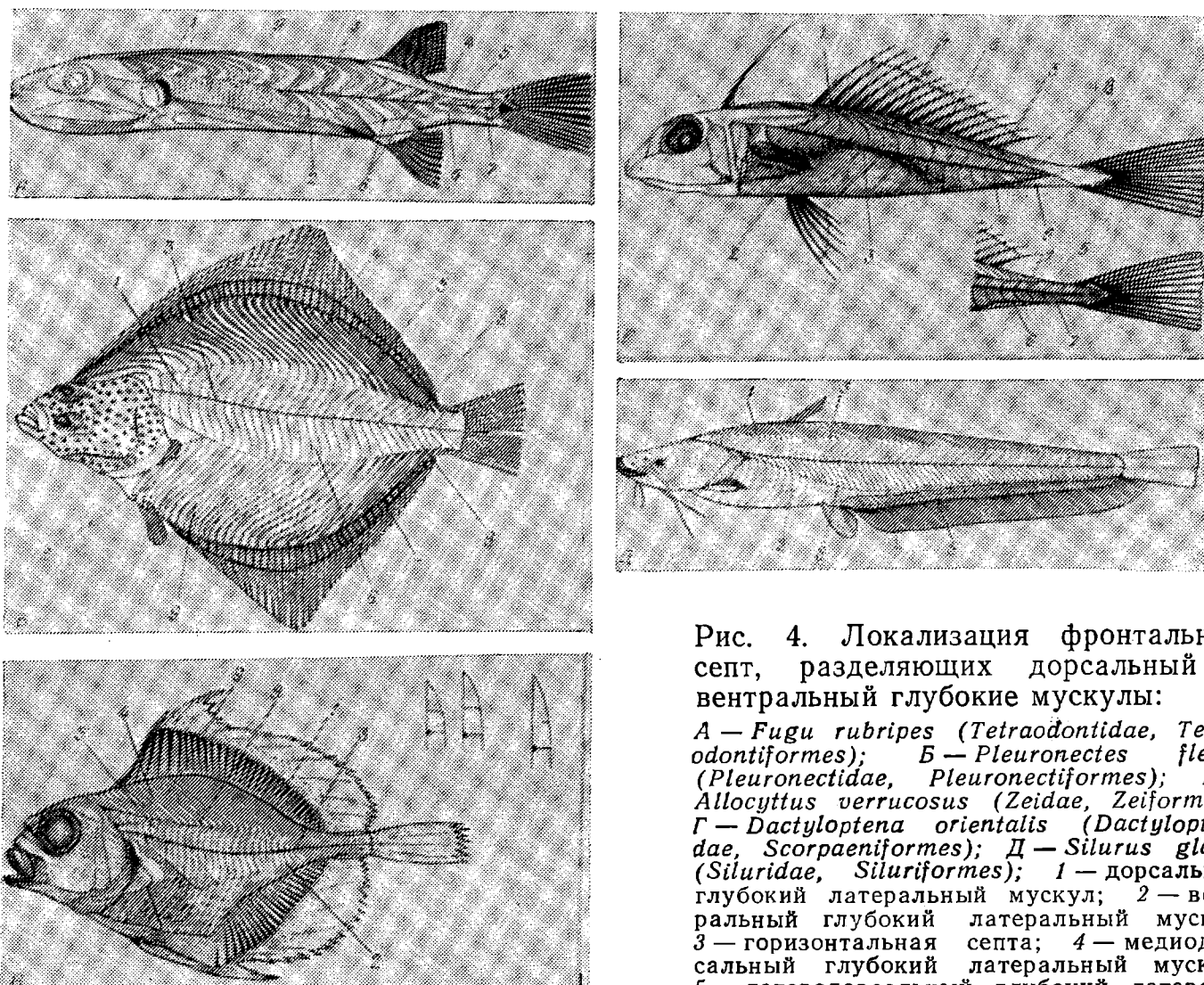


Рис. 4. Локализация фронтальных септ, разделяющих дорсальный и вентральный глубокие мускулы:

А — *Fugu rubripes* (Tetraodontidae, Tetraodontiformes); Б — *Pleuronectes flesus* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes); В — *Allocyttus verrucosus* (Zeidae, Zeiformes); Г — *Dactyloptena orientalis* (Dactylopteridae, Scorpaeniformes); Д — *Silurus glanis* (Siluridae, Siluriformes); 1 — дорсальный глубокий латеральный мускул; 2 — вентральный глубокий латеральный мускул; 3 — горизонтальная септа; 4 — медиодорсальный глубокий латеральный мускул; 5 — латеродорсальный глубокий латеральный мускул; 6 — медиовентральный глубокий латеральный мускул; 7 — латероventральный глубокий латеральный мускул; 8 — продольная фронтальная септа; 9 — миосепта; 10 — конус D₁; 11 — конус D₂; 12 — конус V₁; 13 — конус V₂; 14 — дорсальный фланг; 15 — вентральный фланг.

ный мускул; 6 — медиовентральный глубокий латеральный мускул; 7 — латероventральный глубокий латеральный мускул; 8 — продольная фронтальная септа; 9 — миосепта; 10 — конус D₁; 11 — конус D₂; 12 — конус V₁; 13 — конус V₂; 14 — дорсальный фланг; 15 — вентральный фланг.

ной перегородкой, у рыб другой группы (Clupeidae, Dactylopteridae, Zeidae, Carroidae, Tetraodontidae, Lagocerphalidae, Serranidae, Ostraciontidae, Aracanidae) разделение происходит таким образом, что каждая «дочерняя» мышца одета в отдельный соединительнотканый чехол, т. е. между медиодорсальной и латеродорсальной, и между медиовентральной и латероventральной имеются по две септы (рис. 7).

Указанное разделение может охватывать всю толщу латеральных мышц (Siluridae, Clupeidae, Tetraodontidae, Lagocerphalidae, Zeidae, Carroidae, Serranidae, Ariidae, Congridae) или же ограничиваться только поверхностными ее слоями, как в заднехвостовой области тела у Trachichthyidae, распространяться по всей их длине (Clupeidae, Trachichthyidae) или же локализоваться в отдельных их областях — передне-туловищной, как у Serranidae, Congridae, Zeidae, Carroidae, Ariidae, Halosauridae, или заднехвостовой, как у Tetraodontidae, Lagocerphalidae.

Анализ литературных данных показывает, что если способы и причины разделения латеральной мускулатуры костистых рыб на поверхностную (красную) и глубокую (белую) мышцы в настоящее время выяснены и экспериментально подтверждены (Borets, 1961, Bone, 1966), то в отношении дифференциации дорсального и вентрального глубоких латеральных мускулов на обособленные мышцы этого сказать нельзя. Данные по этому вопросу в литературе отсутствуют. Это, возможно, связано с тем, что никто из исследователей не дал функционального объяснения такому разделению. В отношении рыб отряда Pleuronectiformes, принимая во внимание их способ плавания, можно предположить, что разделение латеральных мышц дает возможность обособившимся краевым участкам функционировать вместе с ундулирующими непарными плавниками. С характером плавания связана и дифференциация латеральной мускулатуры у рыб семейства Siluridae, использую-

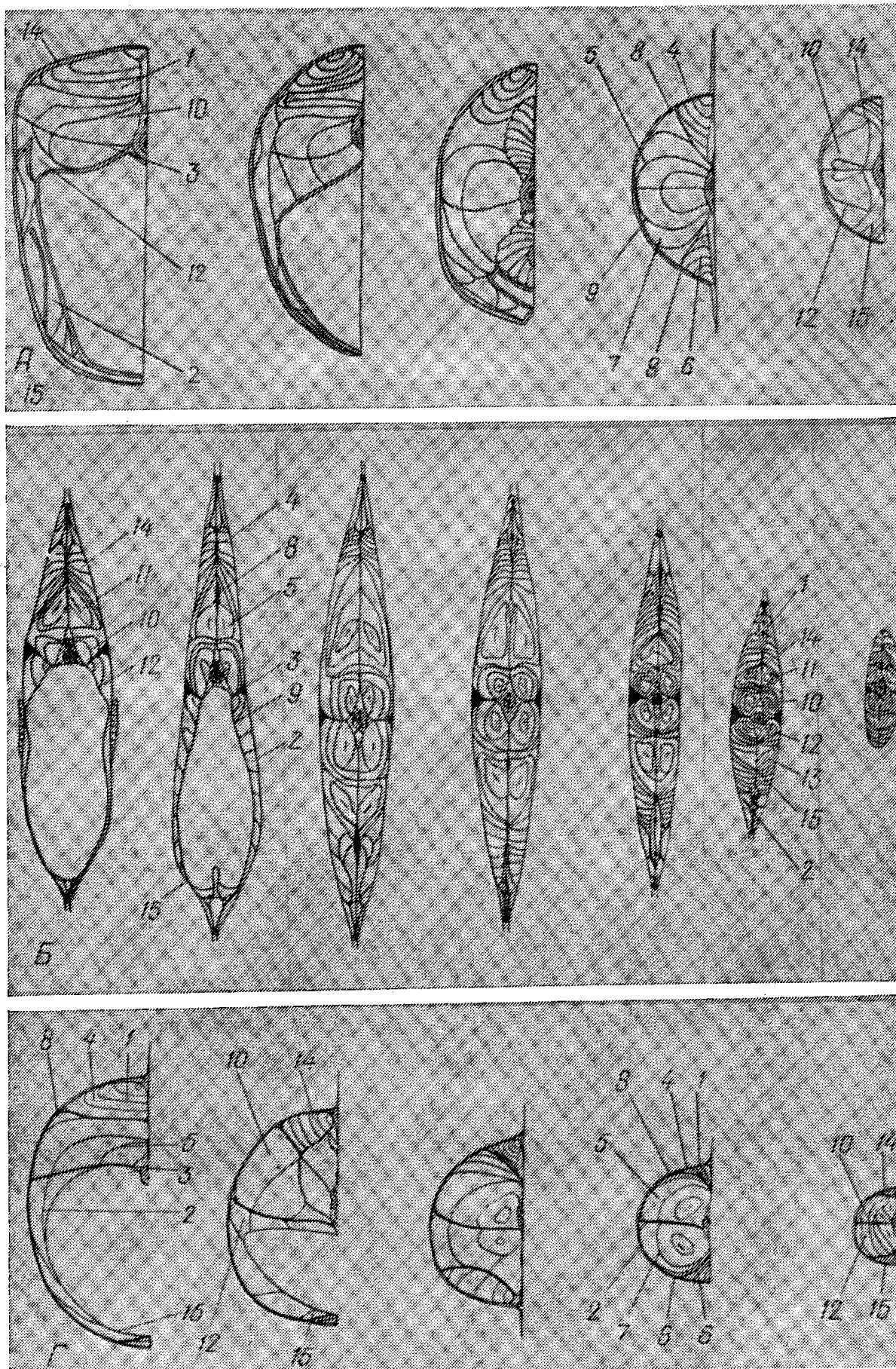


Рис. 5. Серия поперечных срезов тела у костистых рыб с разделенными дорсальным и вентральным глубокими латеральными мускулами:

А — *Fugu rubripes* (Tetraodontidae, Tetraodontiformes); Б — *Pleuronectes flesus* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes); В — *Dactyloptena orientalis* (Dactylopteridae, Scorpaeniformes); (обозначения те же, что на рис. 4).

щих для создания пропульсивной силы ундуляции удлиненного анального плавника, семейств Tetraodontidae и Lagocerphalidae, плавающих при помощи работы спинного и анального плавников наряду с ундуляциями тела и хвостового плавника. То, что одной из причин дифференциации туловищной мускулатуры костистых рыб является способ их плавания, хорошо иллюстрирует пример наиболее глубоких изменений в строении латеральных мышц рыб семейств Ostraciontidae, Aracanidae.

Однако в настоящее время дать функциональное объяснение разделению латеральных мышц у рыб с не столь специфичными способами

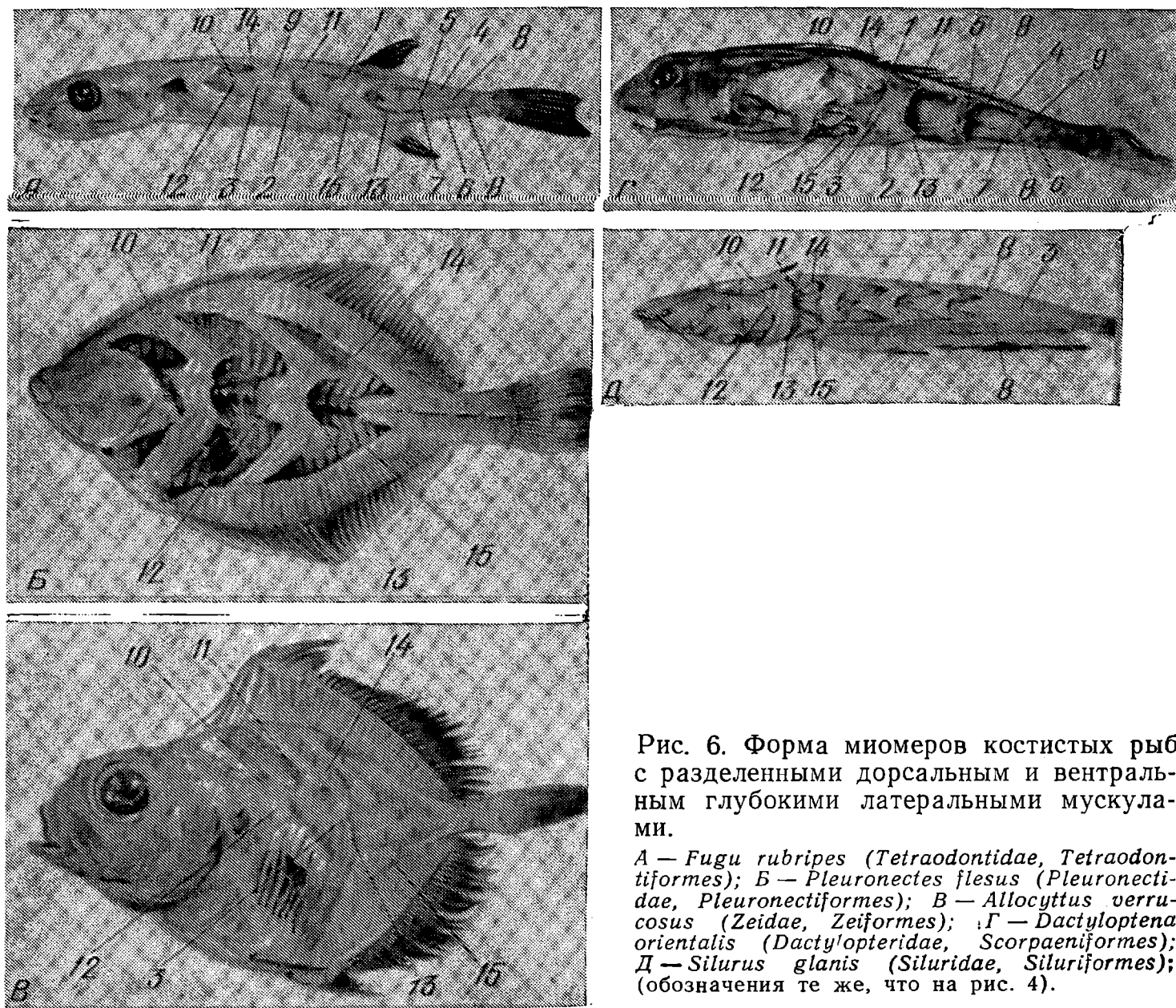


Рис. 6. Форма миомеров костистых рыб с разделенными дорсальным и вентральным глубокими латеральными мускулами.

А — *Fugu rubripes* (Tetraodontidae, Tetraodontiformes); Б — *Pleuronectes flesus* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes); В — *Allocyttus verrucosus* (Zeidae, Zeiformes); Г — *Dactyloptena orientalis* (Dactylopteridae, Scorpaeniformes); Д — *Silurus glanis* (Siluridae, Siluriformes); (обозначения те же, что на рис. 4).

плавания (Cetomimidae, Halosauridae, Clupeidae, Congridae, Trachichthyidae) не представляется возможным.

Вопрос этот остается открытым еще и потому, что не ясно пока, почему виды со сходными способами плавания (Balistidae, Tetraodontidae, Lagocephalidae, Carroidae, Zeidae) столь значительно отличаются: у Lagocephalidae и Tetraodontidae оба латеральных мускула разделены у основания ундулирующих плавников; у Zeidae и Carroidae разделен только дорсальный глубокий латеральный мускул в заголовной области, а у Balistidae дифференциация латеральных мышц вообще не отме-

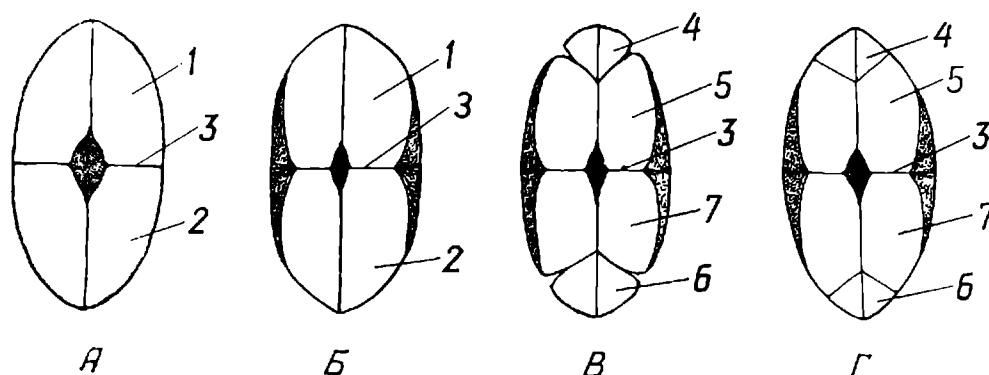


Рис. 7. Схема, иллюстрирующая ход дифференциации туловищной мускулатуры костистых рыб.

А — Amphioxii, Cyclostomata; Б — Selachii, Teleostei (Carangidae, Scombridae, Nomeidae, Coryphaenidae, Salmonidae, Cyprinidae, Percidae, Istiophoridae и др.); В — Teleostei (Tetraodontidae, Zeidae, Carroidae, Lagocephalidae, Serranidae, Ostraciontidae, Aracanidae, Dactylopteridae); Г — Teleostei (Halosauridae, Siluridae, Ariidae, Pleuronectidae, Bothidae, Cetomimidae, Trachichthyidae). (Обозначения те же, что на рис. 4).

чена. В то же время рыбы, довольно удаленные друг от друга по характеру поступательного движения, сходны по топографии продольных фронтальных септ и способу деления латеральных мускулов (Congridae, Zeidae, Carroidae, Serranidae).

Однако это не мешает нам сейчас, подытоживая сказанное выше, заключить, что как литературные данные, так и результаты наших исследований свидетельствуют, что у рыб в процессе онтогенеза (Рындзюнский, 1939) и филогенеза (Nursall, 1956) происходит, с одной стороны, деление туловищной мускулатуры на ряд продольных мускулов (латеральный мускул делится на дорсальный и вентральный, а последние — на поверхностный (красный) и глубокий (белый); глубокие мускулы разделяются в ряде случаев на медиодорсальный и латеродорсальный, медиовентральный и латеровентральный), а с другой — усложнение геометрии составляющих ее сегментов. Путь, по которому происходят адаптивные преобразования органов локомоции рыб, и в частности их пропульсивной мускулатуры, во многом определяется способом их плавания и, среди прочего, связанными с ним такими характеристиками, как топография локомоторной функции и состав органов, участвующих в обеспечении поступательного движения, форма тела и плавников. Чаще же всего оба указанных пути дополняют друг друга.

- Гуртовой Н. Н., Матвеев В. С., Держинский Ф. Я. Практическая зоотомия позвоночных.— М.: Высш. шк., 1976.— 349 с.
- Джумалиев Д., Ефимова Н. К биоморфологии локомоторной системы рыб // Материалы по биоморфологии животных.— Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963.— С. 148—174.— (Тр. Ин-та физиол., Т. 4).
- Ефимова Н. Ф. Об эволюции скелетно-мышечных и нервных компонентов туловища костистых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Алма-Ата, 1971.— 47 с.
- Кашин С. М. Изучение кинематики плавания рыб и структурной организации их двигательной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1971.— 25 с.
- Кашин С. Н., Смолянинов В. В. К вопросу о геометрии туловищной мускулатуры рыб // Вопр. ихтиол.— 1969.— 9.— С. 1139—1142.
- Рындзюнский А. Г. Развитие формы миотома рыб // Тр. ин-та эвол. морф.— 1939.— 2, Вып. 4.— 110 с.
- Alexander R. McN. The orientation of muscle fibres in the myomeres of fishes // Mar. Biol. Assoc. U. K.— 1969.— 49.— P. 263—290.
- Barets A. Contribution a l'etude des systemes moteurs "lent" et "rapide" du muscle lateral des Teleostecus // Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp.— 1961.— 50, N 1.— P. 91—187.
- Bone Q. On the function of the types of myotomal muscle fibre in Elasmobranch fish // J. Mar. Biol. Ass. U. K.— 1966.— 46.— P. 321—349.
- Dietz P. A. Über die Form der Teleostier und ihre Beziehung zur äusseren Leibesgestalt // Anat. Anz.— 1913.— 44.— S. 56—64.
- Humphry G. M. The muscles of ceratodus // J. Anat. Physiol. Lond.— 1872.— 6.
- Humphry G. M. The muscles of the smott dog-fish (*Mustelus laevis*) // Ibid.— 1873.— 7.
- Huxley T. H. Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere.— Breslau; 1873.
- Jarman G. M. A note on the shape of fish myotomes // Symp. Zool. Soc.— 1961.— 5.— P. 33—35.
- Knauer K. Die Bauchmuskulatur der Fische // Arb. Zool. Inst. Univ. Wien.— 1910.— 18.
- Le Danois Y. Systeme musculaire // Traité de Zoologie (Anatomie, systematique, biologie); Agnathes et poissons / Ed. P. P. Grasse.— Paris; Masson, 1958.— 13(1).— P. 783—817.
- Maurer F. Die ventrale Rumpfmuskulatur der Fische (Selachier, Ganoiden, Teleostier, Crossopterygier, Dipnoi) // Jena Z. Naturw.— 1913.— 49, N. F. 42.— P. 1—118.
- Nishi S. Über die allgemeine Differenzierung der Stammuskulatur. 1. Phylogenetische Differenzierung der Stammuskulatur bei Fischen // Folia anat. jap.— 1922.— 1923.— 1.
- Nursall J. K. The lateral musculature and the swimming of fish // Proc. Zool. Soc. Lond.— 1956.— 126, N 1.— P. 127—143.
- Tricht V. van. On the influence of the fins upon the form of the trunkmyotome // Proc. Sci. Kon. Akad. van Wetenschap.— 1907.— 8.
- Willemse J. I. The way in which flexures of the body are caused by muscular contractions // Proc. Konink. Acad.— Ned. Wetensch. Ser. C.— 1959.— 62, N 5.— P. 589—593.
- Willemse J. J. Functional anatomy of the myosepta of fishes // Ibid.— 1966.— 69, N 1.— P. 58—63.