

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ВНУТРЕННЕЙ СУХОЖИЛЬНОЙ СИСТЕМЫ * НЕКОТОРЫХ СКУМБРИЕВЫХ РЫБ

Приспособление рыб к быстрому продолжительному плаванию влечет за собой изменение целого ряда морфологических, физиологических, гистохимических и других особенностей мышечной системы и ее производных; происходят различные структурные перестройки осевого скелета. Эти процессы теснейшим образом связаны в энергетикой и биомеханикой плавания рыб, и поэтому с достаточной достоверностью способны отражать их двигательную активность. Наличие дифференцированной, хорошо развитой боковой красной мышцы (*m. rectus lateralis*) и внутренних сухожилий (Kishimoto, 1923; Rayner, Keenan, 1967; Ефимова, 1971; Ameyaw-Akumfi, 1975; Bone, 1978; Пятецкий, 1979), а также специфических особенностей в строении осевого скелета (Collette, Chao, 1975; Банников, 1981) говорит о росте функциональной роли этих систем у скумбриевых рыб в процессе плавания. В то же время различное местоположение боковой красной мышцы у исследуемых рыб приводит к изменению морфологических особенностей рассматриваемых систем и их топографии. Поэтому для более полного понимания специфики работы в процессе локомоции все системы исследовались в составе единого комплекса «мышца — сухожилие — скелет» (М—С—Ск).

Известно, что развитие различных систем организма, участвующих в выполнении общей функции, взаимообусловлено, а их качественные и количественные характеристики находятся в прямых коррелятивных связях (Шмальгаузен, 1947). Каждая такая система способна отражать функциональные возможности скелетно-мышечного комплекса данного вида рыб. Однако наиболее показательной и универсальной в этом отношении является внутренняя сухожильная система, которая, занимая промежуточное положение в скелетно-мышечном комплексе, в равной мере отражает существующие характерные особенности строения осевого скелета (ОС), с одной стороны, и распределения боковой красной мышцы в теле рыбы, с другой. Главным критерием в подборе объектов исследования явилось предполагаемое увеличение их скоростных характеристик, основанное на особенностях экологии различных скумбриевых рыб (Шубников, 1974) и анализе гидродинамических характеристик тела и хвостового плавника (Коваль, Бутузов, 1983).

В настоящей работе рассматриваются представители следующих видов сем. *Scombridae*: скумбрия (*Scomber japonicus* (Houttuyn)), пелагида (*Sarda sarda* Bloch) и тунец (*Euthunnus alleteratus* Rafinesque).

Общий план строения внутренней сухожильной системы у исследуемых рыб в основном сходен. Отдельные хорошо дифференцированные сухожильные тяжи расположены в плоскости горизонтальной септы непосредственно под верхними ребрами. Функционально выполняя роль передатчиков мышечной энергии на осевой скелет, каждое сухожилие связано соответственно как с боковой красной мышцей, так и с позвоночником (рис. 1). Дистальный конец внутреннего сухожилия (ВС) в месте его соединения с боковой красной мышцей распадается на множество мелких волоконцев, которые образуют тонкий соединительнотканый пласт, непосредственно контактирующий с соответствующим мышечным сегментом. Особенности взаимосвязи внутренних сухожилий с осевым скелетом характеризуются большим разнообразием, что объясняется, прежде всего, структурными особенностями скелетно-мышечного комплекса данного вида рыб.

Наименее специализированной формой среди скумбриевых рыб принято считать с к у м б р и ю. Внутренние сухожилия в различных участках ее тела сильно отличаются между собой. В переднегубовищном отделе они практически не дифференцированы. Соединительнотканые

* Применение термина «сухожильная система» в данном случае связано с дифференцированным подходом к исследованию составных компонентов скелетно-мышечного комплекса «мышца — сухожилие — скелет».

структуры представлены здесь тонкой сеткой параллельных волокон, которые расположены между верхними ребрами, почти перпендикулярно им. Первые сформировавшиеся сухожилия тяжи появляются в конце первой трети длины тела (уровень 10-го позвонка). Сухожилия в этой области еще слабо дифференцированы и практически до конца первой половины длины туловища отличаются множественным характером связи с позвоночником. При этом, кроме основного крепления, существует ряд вспомогательных, которые посредством тонких соединительноткан-

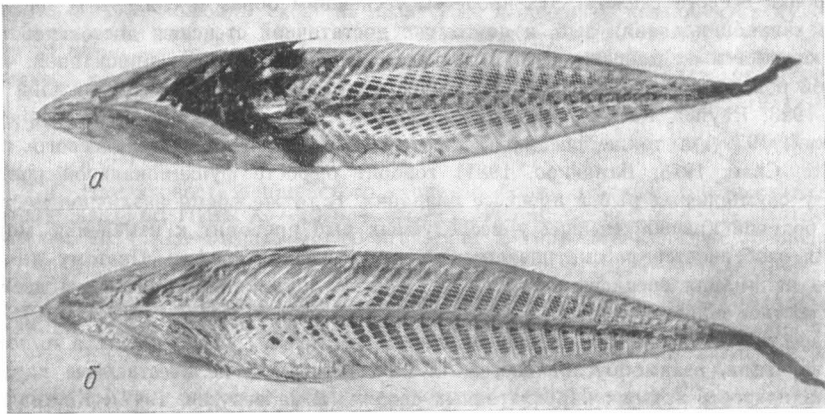


Рис. 1. Общий вид внутренней сухожильной системы *Euthunnus alleteralis*: а — вентральная; б — дорсальная сторона.

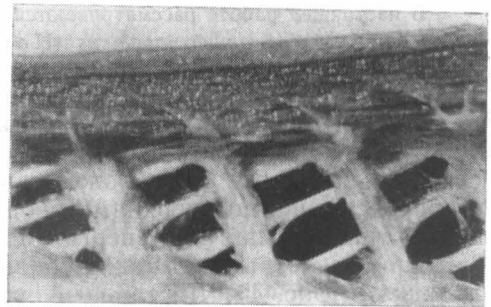
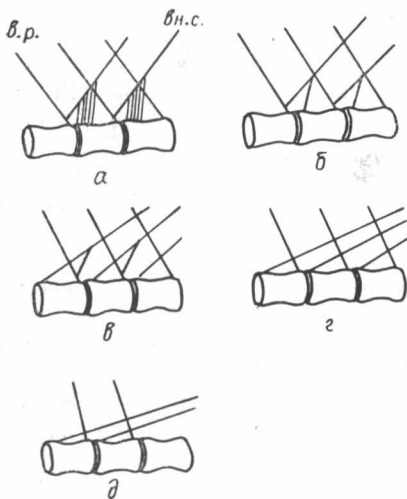


Рис. 2. Особенности взаимодействия внутренних сухожилий *Scomber japonicus* с осевым скелетом в различных участках тела (проекция):

в.р. — верхнее ребро, вн.с. — внутреннее сухожилие; а—д — последовательность участков.

ных волокон связывают данное сухожилие с позвоночником (рис. 2, а, б). В дальнейшем по мере продвижения в кранио-каудальном направлении особенности взаимодействия внутренних сухожилий с осевым скелетом соответствуют приведенной схеме (рис. 2, в, в', г, д). На фоне этого процесса происходит общее утолщение внутренних сухожилий. Самого значительного развития они достигают в заднетуловищном отделе на уровне 19—28-го позвонков (всего 31), что функционально соответствует максимальному количественному уровню боковой красной мышцы в этой области тела (рис. 5, А).

Скелетно-мышечный комплекс пеламиды в общих чертах сходен со скелетно-мышечным комплексом скумбрии. Основные отличия связаны с увеличением количества позвонков (50—55*), мышечных сегментов и внутренних сухожилий. Это находит непосредственное отражение в особенностях их внешнего строения и характере взаимодействия. В переднетуловищном отделе внутренние сухожилия пеламиды выражены еще довольно слабо, хотя развиты сильнее сухожилий в соответствующей области у скумбрии. Конец первой и начало второй трети длины туловища характеризуются более четким расположением и дифференциацией внутренних сухожилий, основания которых в месте соединения с осевым скелетом образуют дельтовидные окончания

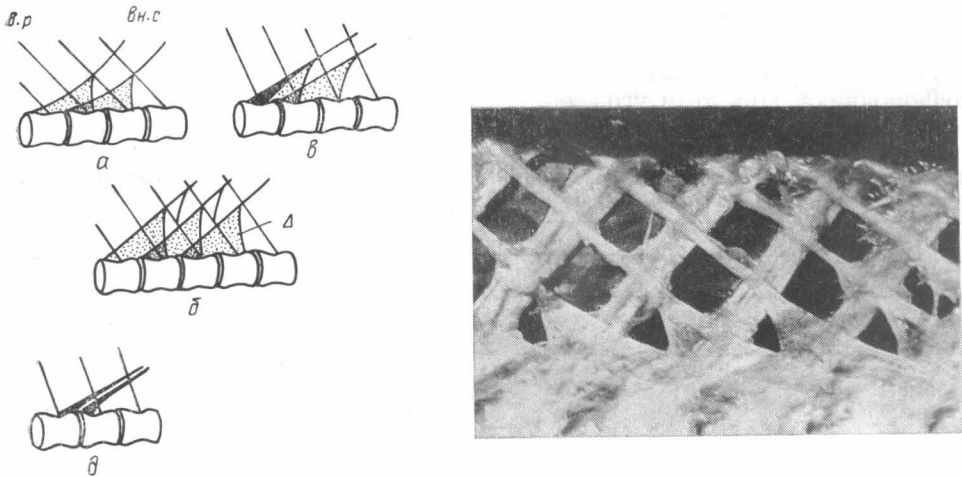


Рис. 3. Особенности взаимодействия внутренних сухожилий *Sarda sarda* с осевым скелетом в различных участках тела (проекция):

Δ — дельтовидное окончание внутреннего сухожилия; остальные обозначения как на рис. 2.

(рис. 3). Благодаря этому каждое сухожилие непосредственно связано с двумя позвонками. В среднетуловищном отделе наблюдается усиление сухожилий за счет возникновения дополнительных связей с верхними ребрами (рис. 3, б). Следует отметить, что дельтовидные окончания, благодаря своему взаимному расположению, несколько накладываются друг на друга (до 1/2 поверхности) и тем больше, чем острее угол между сухожилиями и позвоночником (рис. 3, в). В заднетуловищном отделе тела дополнительные связи внутренних сухожилий с осевым скелетом исчезают, передние края дельтовидных окончаний, несущих на себе основную силовую нагрузку, утолщаются (рис. 3, в). Подобные преобразования являются, очевидно, переходными, так как в конечном счете приводят к возникновению утолщенных и укороченных сухожилий, дельтовидная форма окончаний у которых практически исчезает (рис. 3, г). В то же время сужение тела в заднетуловищном отделе и взаимное смещение точек крепления внутренних сухожилий друг к другу вызывают образование между позвоночником и боковой красной мышцей сплошного сухожильного поля. Такое расположение внутренних сухожилий характерно для небольшого участка каудальной области тела, в котором последние сухожилия, смещаясь несколько латерально, крепятся непосредственно к переднему краю киля, образованного сросшимися позвонками. Увеличение количества позвонков говорит об уменьшении их относительной длины, что наряду с уменьшением толщины мышечного сегмента вызывает более плотную комплектовку внутренних сухожилий.

* У нашего экземпляра — 50.

Для внутренней сухожильной системы пеламиды (относительно скумбрии) характерен процесс общей интенсификации, выражающийся в расширении области распространения дифференцированных сухожилий в краниальном направлении (рис. 5, А, Б).

Наиболее значительного развития внутренние сухожилия (как и вся сухожильная система) среди исследуемых рыб достигают у малого атлантического тунца (рис. 1, 5, в). Практически все сухожилия представлены здесь мощными тяжами, способными передавать большие мышечные нагрузки. Топография его внутренней сухожильной системы по сравнению с предыдущими видами претерпевает значительные изменения. Это вызвано локализацией основной массы боковой красной мышцы в переднотуловищном отделе с одновременным внедрением ее в глубокие слои *m. lateralis magnus* (большой боковой мышцы) (рис. 1, 5, в). Как следствия этого процесса происходят значительное удлинение внутренних сухожилий и смещение их дистальных концов в сторону позвоночника. При этом угол, образующийся между сухожилиями и осевым скелетом, принимает минимальные значения (таблица). Естествен-

Изменение величины углов между верхними ребрами и позвоночником (α) внутренними сухожилиями и позвоночником (β) по длине тела

Вид	Участок					
	1	2	3	4	5	
Скумбрия	α	—	50	55—60	65—70	75—80
	β	—	—	50—45	40—25	20—15
Пеламида	α	50	50	55—60	65—70	75—80
	β	—	50	40	35—30	25—13
Тунец	α	50—55	60—65	70—75	80—90	90
	β	—	13	13	13	13

но, что удлинение сухожильных тяжей влечет за собой количественный рост дополнительных связей каждого сухожилия с осевым скелетом, приводящий, в свою очередь, к перераспределению мышечных нагрузок как по длине самого сухожилия, так, частично, и позвоночника. Максимальное количество связей отдельного сухожилия с осевым скелетом (включая парапофизы и верхние ребра) у малого атлантического тунца равно четырем (рис. 4, а, а'). Дальнейший рост качественных характеристик скелетно-мышечного комплекса связан с возникновением на позвонках в заднотуловищном отделе тела дополнительных костных структур — парапофизов, значительное развитие которых у тунцов отмечалось ранее (Банников, 1981). Появление специализированных структур на телах позвонков вносит существенные коррективы в работу всей сухожильной системы. Это происходит в результате удаления точки приложения силы мышечного сокращения относительно продольной оси тела и значительного увеличения площади крепления мощных сухожилий к осевому скелету. По мере приближения к каудальному краю позвоночника парапофизы, как и внутренние сухожилия, претерпевают ряд структурных перестроек, что, прежде всего, отражается на характере и формах их взаимодействия (рис. 4, 5). Наиболее интересным, на наш взгляд, является то обстоятельство, что рост качественного уровня сухожильно-скелетных креплений происходит дополнительно за счет появления между ними трехмерных связей (рис. 4, е). При этом первая ветвь сухожилия представляет собой пласт, отходящий в вертикальной плоскости и расположенный непосредственно под основным сухожильным тяжем. Он лежит на поверхности парапофиза предшествующего позвонка и крепится к его задней кромке. Вторая ветвь сухожилия расположена в горизонтальной плоскости и связана с осевым скелетом у основания верхнего ребра последующего позвонка. Последние наиболее

мощные сухожилия пятнистого тунца, аналогично соответствующим сухожилиям пелагиды, крепятся к переднему краю костного кила, расположенного на сросшихся каудальных позвонках (рис. 4, ж). В заключение отметим, что развитие рассматриваемых систем скелетно-мышечного комплекса у рыб тесно взаимосвязано с развитием верхних ребер

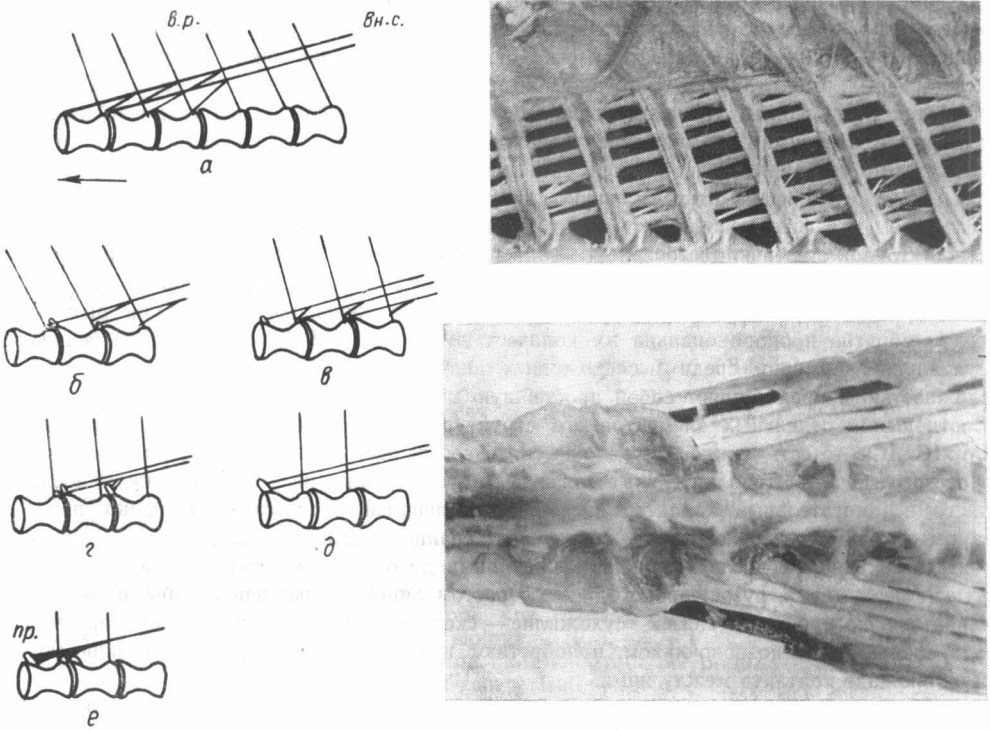
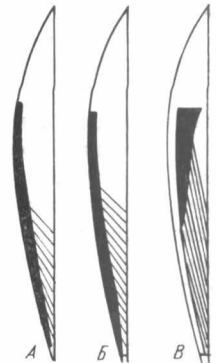


Рис. 4. Особенности взаимодействия внутренних сухожилий *Euthunnus alleteratus* с осевым скелетом с различных участках тела (проекция): пр.— парапофиз; остальные обозначения как на рис. 2.

Рис. 5. Распределение боковой красной мышцы и внутренних сухожилий по длине тела (проекция): А — скумбрия, Б — пелагида, В — тунец.



(ВР). Наши наблюдения подтверждают предположение Борхвардта (Борхвардт, 1982), что появление верхних ребер у Teleostei связано с развитием у них прямой боковой мышцы (*m. rectus lateralis*), основанное на утверждении Гопперта (Goppert, 1895) и Ефимовой (Ефимова, 1971) о существовании прямой зависимости между величиной верхних ребер и этих мышц. Анализ цифровых данных, полученных при измерении величины углов между ВР и ОС (α), а также ВС и ОС (β), позволил сделать вывод, что доказательствами детерминированного развития исследуемых систем могут служить не только степень развития, но и изменение их пространственной ориентации относительно друг друга. Свидетельством тому является изменение величины углов между верхними ребрами, внутренними сухожилиями и осевым скелетом, в результате которого уменьшение одних углов происходит параллельно с увеличением других. Такая обратно

пропорциональная зависимость во взаимном пространственном расположении структурных элементов каждой системы позволяет, очевидно, достигать максимальной оптимальности их взаимодействия (таблица).

Обсуждение. Разнообразие форм взаимодействия внутренних сухожилий с осевым скелетом и количественных соотношений между отдельными структурными элементами скелетно-мышечного комплекса у различных скумбриевых рыб вполне объяснимо, если исследуемый комплекс рассматривать как колебательную систему, характеризующуюся рядом физических параметров. Как уже отмечалось, позвоночники быстроплавающих скумбриевых рыб отличаются высокой жесткостью (Nursall, 1958; Алеев, 1963), что является неременным условием увеличения частоты колебаний тела при неизменной амплитуде. Принимая во внимание утверждение, что механическая роль осевого скелета, кроме создания прочной опоры для мышц, заключается еще и в создании упругих сил, определяющих относительную длину локомоторной волны, частоту колебаний тела рыбы как физической системы, а значит ее скорость (Яковлев, 1966), мы можем с достаточной степенью достоверности объяснить особенности и структурные перестройки скелетно-мышечного комплекса у трех видов скумбриевых рыб с различной экологией, при условии, что жесткость позвоночника прямо пропорциональна длине позвонков и обратно пропорциональна их количеству (Яковлев, 1966). Система внутренних сухожилий скумбрии среди исследованных видов рыб характеризуется наименьшей сложностью и представляет собой простейшую модель скелетно-мышечного комплекса. Соотношение отдельных элементов его структурной единицы соответствует формуле $IM : IC : IC_k$, то есть каждое сухожилие связано с одним элементом мышечной системы и осевого скелета. Дополнительные связи некоторых сухожилий с позвоночником носят чисто вспомогательный характер. Основной тенденцией процесса структурных перестроек комплекса «сухожилие — скелет», в краниокаудальном направлении можно считать сокращение числа контактов между ними до одного включительно. Увеличение функциональных нагрузок, происходящее с ростом линейных размеров рыбы, приводит к повышению прочности связей «сухожилие — скелет». При этом сухожильные окончания, соединяясь с позвоночником, приобретают клюшкоподобную форму, увеличивающую площадь контакта между ними.

Система внутренних сухожилий пелагиды характеризуется большей сложностью. Соотношение отдельных компонентов комплекса между собой более вариабельно, что говорит об их функциональной неоднородности в различных участках тела. Как показал морфо-функциональный анализ, такое явление связано со значительным увеличением числа позвонков. Однако, как уже отмечалось, это должно отрицательно сказываться на жесткости позвоночника. Поэтому можно предположить, что дельтовидные окончания выполняют, по крайней мере, двойную функцию: во-первых, увеличивая площадь взаимодействия сухожилий с осевым скелетом, они повышают прочность этой связи; во-вторых, прикрепляясь одновременно к поверхности двух позвонков и образуя с последующими окончаниями вдоль позвоночника мощное соединительно-тканное поле, такие структуры, очевидно, способны функционально компенсировать снижение жесткости осевого скелета. В то же время исчезновение у сухожилий дельтовидных окончаний в каудальном участке тела происходит параллельно с увеличением его подвижности. Максимальной развитости среди исследованных видов рыб скелетно-мышечный комплекс достигает у малого атлантического тунца. Здесь все системы организма в составе комплекса «работают» на повышение жесткости тела. Основная масса боковой красной мышцы, аккумулированная в переднотуловищном отделе, посредством системы специализированных сухожилий, парапофизов и костного кия, способна вызывать колебательные движения только хвостового стебля. Локализация «зоны максимальной подвижности» осевого скелета в этой области у тунца связана с ростом функциональных нагрузок на нее. Важную роль в функционировании скелетно-мышечного комплекса как колебательной системы играют верхние ребра. Наряду с осевым скелетом они несут на себе функцию опорных структур организма, дополнительно повышающих жесткость тела. Необходимо также отметить, что верхние ребра образуют с внутренними сухожилиями некое подобие решетки, в которой удачно соединяются физические свойства (жесткость, упругость, эластичность) ВР и ВС, выгодно выделяющие данную систему при возникновении упругих деформаций. В пользу этого утверждения говорит то, что несмотря на существенные изменения величины углов между ВР и ВС относительно

ОС, между собой они ориентированы всегда практически одинаково (рис. 2, 3, 4). В этом, очевидно, тоже кроется определенный функциональный смысл.

Таким образом, морфо-функциональный анализ скелетно-мышечного комплекса показал, что изменение двигательных характеристик у скумбриевых рыб находит прямое отражение в перестройках мышечной, внутренней сухожильной систем и осевого скелета. Система внутренних сухожилий может служить индикатором функциональных возможностей локомоторного аппарата данного вида. Основной тенденцией развития скелетно-мышечного комплекса исследуемых видов (относительно увеличения скоростей плавания) является усиление сухожильных связей в каудальном отделе тела и тем больше, чем активнее пловец.

- Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы.— М.: Изд-во АН СССР.— 1963.— 247 с.
- Банников А. Ф. Систематическое положение, состав и происхождение семейства Scombridae // Вопр. ихтиологии.— 1981.— 21, вып. 2.— С. 200—208.
- Борхвардт В. Г. Морфогенез и эволюция осевого скелета (теория скелетного сегмента).— Л.: Изд-во Ленингр. ун-та.— 1982.— 144 с.
- Ефимова Н. Ф. Об эволюции скелетно-мышечных и нервных компонентов туловища костистых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Алма-Ата, 1971.— 47 с.
- Коваль А. П., Бутузов С. В. Морфометрический анализ некоторых линейных параметров формы тела и движителя ряда scomбридных рыб // Бионика.— 1983.— Вып. 17.— С. 64—69.
- Пятецкий В. Е. Распределение массы тела и красных мышц тунца по его длине // Там же.— 1979.— Вып. 13.— С. 62—65.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных.— М.: Сов. наука.— 540 с.
- Шубников Д. А. Экологические группы рыб семейства Scombridae и их происхождение // Вопр. ихтиологии.— 1974.— 14, вып. 5.— С. 731—748.
- Яковлев В. Н. Функциональная эволюция скелета рыб // Палеонтол. журн.— 1966, № 3.— С. 3—12.
- Ateyaw-Akumfi C. The functional morphology of the body and tail Muscles of the Tuna *Katsuwonus pelamis* Linnaeus // Zool. Anz., Jena.— 1975.— 194, 5/6.— S. 367—375.
- Bone Q. Locomotor muscle.— Fisch Physiology.— 1978.— 7.— P. 361—417.
- Collette B. B., Chao L. N. Systematics and morphology of the Bonitos (*Sarda*) and their relatives (Scombridae, Sardini) // Fishery Bull.— 1975.— 73, N 3.— P. 576—578.
- Goppert E. Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen // Morphol. Jb.— 1895.— 23, N 2.— S. 145—217.
- Kishinouye K. Contributions to the comparative study of the so-called Scombroid fishes // J. Coll. Agric. Tohoku Imp. Univ.— 1923.— 8, N 3.— P. 336—351.
- Nursall J. R. The caudal fin as a hydrofoil. // Evolution.— 1958.— 12, N 1.— P. 116—120.
- Rayner M. D., Keenan M. J. Role of red and white muscles in the swimming of the skipjack Tuna // Nature.— 1967.— 214, N 5086.— P. 392—393.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 03.09.84