

А. И. СМЕРНОВ

**ЗНАЧЕНИЕ КАРОТИНОИДНОЙ ПИГМЕНТАЦИИ
ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНЫХ СТАДИЙ КАРПОВЫХ
РЫБ (PISCES, CYPRINIDAE)**

(Представлено академиком Л. С. Бергом 25 IV 1950)

Настоящее сообщение основано на материалах исследований развития рыб Амура, проведенных автором в 1945 и 1946 гг. в составе Амурской ихтиологической экспедиции Московского государственного университета ⁽¹⁾. Краткое освещение вопроса стало возможно после частичного опубликования данных по развитию амурских рыб ^(2, 3). В статью включены лишь сведения о каротиноидной пигментации; итоги наблюдений развития меланиновой и гуаниновой пигментации предполагается сообщить позже.

Известно, что желтая, оранжевая и красная окраска рыб обуславливается преимущественно жирорастворимыми веществами — липохромами, содержащими каротиноиды ^(4, 5). Эти пигменты находятся в ксантофорах и эритрофорах, которые часто объединяются под названием липофоров. Окраску икры придают также каротиноиды, находящиеся в ней в диффузном состоянии. Зеленый пигмент некоторых рыб имеет каротиноидную природу ⁽⁶⁾. Мы считаем возможным в зеленоватом пигменте икры сомовых *Siluridae* и линия *Tinca tinca* предполагать вещество сходной химической природы.

Исследование выявило теснейшую связь пигментации икры, эмбрионов и личинок с условиями их обитания и требованиями, предъявляемыми развивающимся организмом.

Пигментация икры. Разнообразие окраски икры рыб известно широко. Принято считать, что различная пигментация донной икры, а также бесцветность прозрачной пелагической икры имеют значение для укрытия икры от врагов. Этот взгляд, однако, не позволяет объяснить всего многообразия наблюдаемых фактов.

Среди пелагофильных карповых рыб мы встречали в икре *Xenocypis macrolepis* и *Hemiculter leucisculus* только следы пигмента кремового цвета; большинство представителей данной группы не имеет в икре пигмента, что свойственно также и псаммофильным рыбам (*Hemibarbus maculatus*, *Gnathopogon ussuriensis*). Икра литофильных рыб имеет хорошо выраженную кремовую или лимонно-желтую окраску (*Leuciscus waleckii*), а у фитофильных пигментирована еще более интенсивно и достигает ярко желтого и морковного цвета (*Carassius auratus gibelio*, *Cyprinus carpio viridiviolaceus* п. *haematopterus*). У фитофильных сомовых и *Liocassis brashnicovi*, аналогично, икра имеет яркую окраску. Различие пигментации икры рыб разных экологических групп отчетливо выявляется при сравнении голяянов: литофильного *Phoxinus lagowskii oxycerphalus* и фитофильного *Ph. percnurus mantschuricus*; икра последнего пигментирована заметно сильнее.

Желтую и желто-оранжевую икру имеют остракофильные карповые рыбы — *Rhodeus sericeus*, *Acanthorhodeus asmussi*, *Pseudoperilampus* (?) sp. и др. Среди рыб иных семейств интенсивной окраской икры обладают живородящие (*Gambusia*), вынашивающие икру (*Singnathidae*), прячущие икру под камни, в мертвые ракушки и иные места (*Blenniidae*, *Lepadogaster* и др.).

Во всех этих случаях окраска икры не имеет криптического значения, так как она просто не видна.

Поиски более определенных связей особенностей пигментации икры с условиями ее развития обнаружили интересные соотношения. Выяснилось, что бесцветная икра развивается в наиболее благоприятных условиях кислородного режима (икра пелагофильных и псаммофильных рыб). Чем хуже или изменчивее условия аэрации среды, тем интенсивнее окрашена икра, в ней содержится больше пигмента. Возрастающую интенсивность пигментации икры карповых рыб характеризует ряд: пелагофилы и псаммофилы литофилы фитофилы → остракофилы.

Диффузный полостной пигмент. В начальный период развития кровообращения у фитофильных и литофильных рыб в жидкости полостей головного мозга и перикардия появляется диффузный розовый пигмент. Он слабее развит у рыб, развивающихся в лучших условиях аэрации, вовсе отсутствует у пелагофильных пескарей. Такой пигмент не виден у горчаков, предположительно вследствие непрозрачности их зародышей. Указанный пигмент постепенно пропадает с развитием сосудистой дыхательной системы и жаберных лепестков. Вероятно, розовый диффузный полостной пигмент имеет отношение к дыхательной функции. Чрезвычайно интересно исследовать его химическую природу.

Липофоровая пигментация тела. Среди карповых липофоры появляются раньше всего на теле у эмбрионов фитофильных и остракофильных рыб; они определяют наиболее интенсивную лимонную, золотисто-желтую или оранжеватую окраску их покровов. У фитофильных рыб первоначально появляется интенсивный лимонно-желтый пигмент, покрывающий спинную сторону; особенно интенсивен и долго преобладает такой пигмент у *Tinca tinca* ^(3, 8). У остракофильных рыб обращает внимание обилие эритрофоров на теле и плавниковых складках. Желтый пигмент на теле их эмбрионов появляется почти на таких же ранних стадиях развития, как и у фитофильных рыб. Очевидно, сходство в интенсивности липофоровой пигментации представителей этих двух групп нельзя объяснить криптическим значением хроматофоров, поскольку горчаки развиваются в абсолютной темноте жаберной полости двустворчатых моллюсков.

По своей организации и условиям развития представители упомянутых экологических групп различаются весьма резко. Однако имеется одно глубокое сходство: фитофильные и остракофильные рыбы приспособились развиваться в среде с уменьшенным или непостоянным содержанием кислорода. С потребностью развивающегося организма в кислороде и указанной особенностью среды обитания связан, как нам представляется, ранняя и усиленная липофоровая пигментация покровов зародышей упомянутых карповых рыб. Для зародышей фитофильных и остракофильных рыб, соответственно, характерно наиболее мощное развитие кровеносной сосудистой системы, имеющей дыхательное значение ⁽⁷⁾. В плавниковой складке горчаков и других рыб липофоры исчезают в общем параллельно с ослаблением там капиллярной системы и развитием жабер, что указывает на функциональную связь этих систем.

Высказанный взгляд позволяет уяснить специфику липофоровой пигментации у рыб, приспособленных к развитию в разных условиях.

Наиболее малочисленны и позже появляются ксантофоры и эритрофоры у пелагофильных рыб. Именно пелагические зародыши развиваются в наиболее благоприятных условиях аэрации. У литофильных и псаммофильных рыб липофоры появляются несколько раньше и развиваются в большем количестве. Наиболее рано появляются и обильнее представлены липофоры у фитофильных и остракофильных рыб; представители этих двух экологических групп развиваются в наихудших условиях аэрации.

Липохромовая пигментация глаз в области воронки. Только у пелагофильных рыб, на ранних стадиях развития, в глазах обнаруживается пигмент лимонного цвета (*Hemiculter leucisculus*, *Xenocypris macrolepis*), буровато-желтого (*Paraleucogobio soldatovi*, *Armatozobio dabryi*) или яркокрасного, шафранового (*Gobiobotia* sp., *Rostrogobio amurensis*). У представителей группы *Armatozobio* ⁽⁹⁾ такой же, как и в глазах, пигмент появляется в области *infundibulum*.

Меланин в глазах пелагофильных рыб появляется первоначально на передне-нижней части глаза в виде черного пятна. Позже постепенно черный пигмент распространяется на весь глаз и закрывает цветной пигмент, почему проследить его дальнейшую судьбу не удалось. Пигмент в области воронки исчезает с началом формирования жаберных лепестков.

Какое значение имеет каротиноидная пигментация глаз зародышей пелагофильных рыб? Свободноплавающие эмбрионы пресноводных пелагофильных рыб положительно фототропичны, и деятельность глаз способствует их активному удержанию в поверхностных лучше аэрируемых слоях воды. Личинкам хорошее зрение необходимо для активного добывания пищи. Глаз, как мощный и интенсивно функционирующий орган, должен усиленно снабжаться кислородом. Однако кровеносная система у эмбрионов рыб этой экологической группы, имеющих в глазах цветной пигмент, сильно редуцирована и ослаблена у личинок. Среди пелагофильных карповых рыб у *Sarcohilichthys sinensis lacustris* и *Pelecus cultratus* ⁽³⁾ не наблюдается такого своеобразия пигментации глаз; именно, у них лучше развита кровеносная система. Напрашивается вывод, что желтый и красный пигменты в глазах пелагофильных рыб развиваются в связи с редукцией эмбриональной кровеносной сосудистой системы и потребностью интенсивного функционирования глаз.

Изучение многообразных особенностей пигментации эмбрионально-личиночных стадий представителей разных экологических групп карповых рыб приводит к следующему заключению: каротиноидные пигменты функционально дополняют эмбриональную сосудистую дыхательную систему рыб.

Вывод о чрезвычайно важном физиологическом значении каротиноидных пигментов, сделанный по материалам морфо-экологического изучения развития рыб, согласуется с суждениями о каротиноидах как веществах, представляющих особый респираторный и каталитический механизм в растительном и животном организме ⁽¹⁰⁾. В этом, видимо, и заключается основное физиологическое или первичное значение каротиноидной пигментации. Каротиноидные вещества используются также и для образования покровительственной, предостерегающей, распознавательной и иных типов окраски.

Признание важной роли каротиноидных пигментов в метаболизме позволяет глубже понять разнообразие окраски также и взрослых рыб. Вероятно, их различная яркая цветная окраска может отражать также приспособленность к обитанию в условиях относительно затрудненного снабжения кислородом.

Поступило
25 IV 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. И. Смирнов, Развитие пигментов карповых рыб и их приспособительное значение, Диссертация, Ин-т зоологии МГУ, 1947.
- ² С. Г. Крыжановский, Изв. ТИНРО, 27 (1948).
- ³ С. Г. Крыжановский, Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, в. 1 (1949).
- ⁴ E. André, Rev. Suisse de Zool., 35, 1 (1928).
- ⁵ E. Lönnberg, Ark. f. Zool., 32, 2 (1940).
- ⁶ H. Willstaedt, Enzymologia, 9 (1941).
- ⁷ С. Г. Крыжановский, Тр. Лабор. эвол. морф. АН СССР, 1, в. 2 (1933).
- ⁸ И. С. Лагойко, Морфо-эколог. особенности развития карповых рыб, Диссертация, Ин-т зоологии МГУ, 1941.
- ⁹ С. Г. Крыжановский, Зоол. журн., 26, в. 1 (1947).
- ¹⁰ Ф. Р. Дунаевский, Усп. совр. биол., 23, в. 3 (1947).