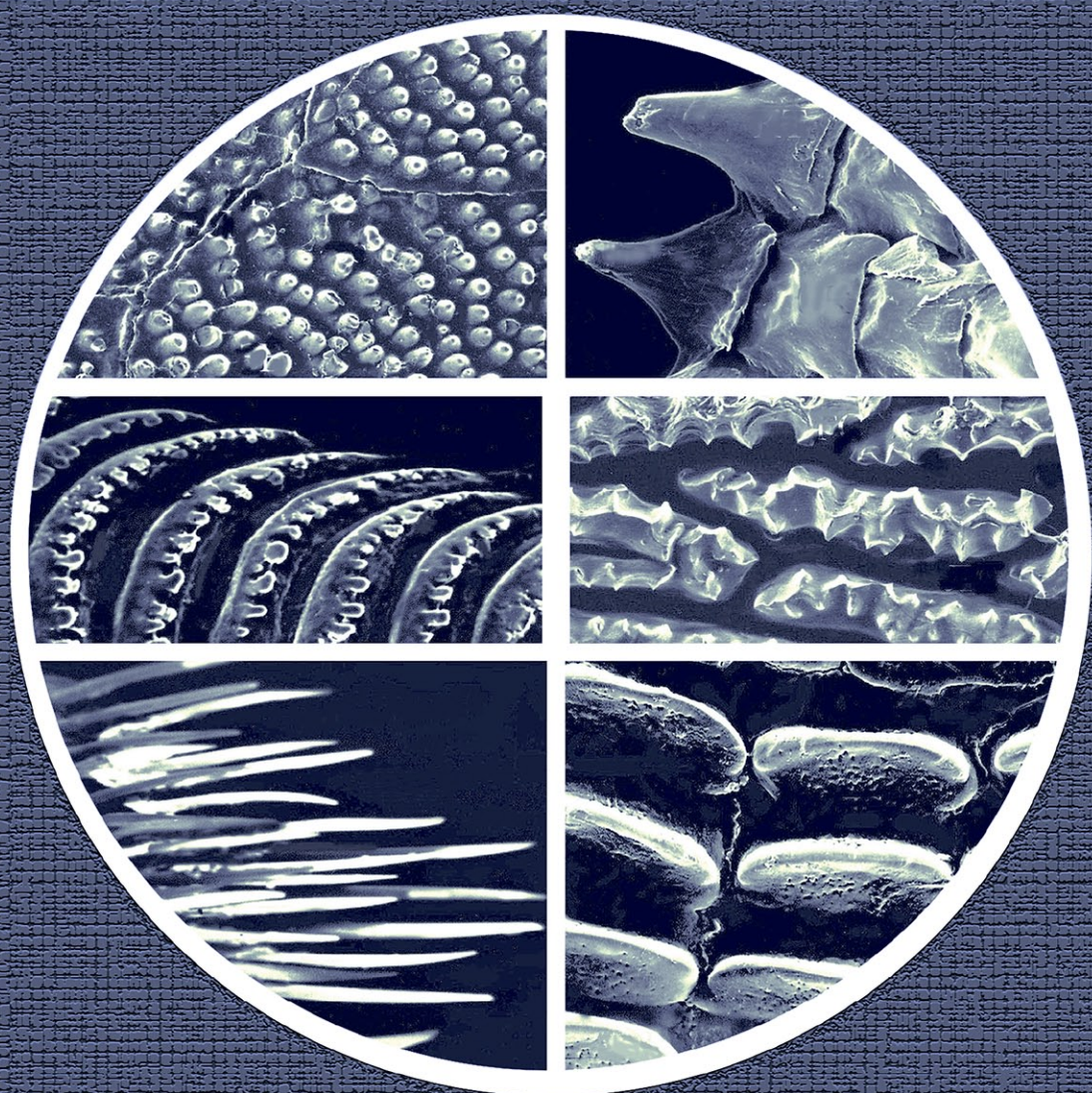


Ю.Ю. Дгебуадзе, О.Ф. Чернова

# ЧЕШУЯ КОСТИСТЫХ РЫБ как диагностическая и регистрирующая структура



**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**

**Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова**

**Программа фундаментальных исследований Президиума РАН  
«Биологическое разнообразие»**

**Ю.Ю. Дгебуадзе, О.Ф. Чернова**

**Чешуя костистых рыб  
как диагностическая  
и регистрирующая структура**

**Товарищество научных изданий КМК**

**Москва ❖ 2009**

УДК 597.5  
591.471.31  
ББК 28.693.32  
Ч-49

**Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф.** Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. 315 с. + 81 с. приложения.

Монография представляет собой попытку систематизации оригинальных и литературных данных о морфологии, функциях и возможностях использования в исследованиях таксономии и экологии эласмоидной чешуи рецентных видов костистых рыб. Она состоит из двух частей и обширного приложения. Первая часть посвящена теоретическим основам скваматологии. В ней рассмотрены история изучения чешуи рыб, предложена унификация терминологии элементов поверхностного рельефа. На основе классификации чешуи разных типов определены структуры, имеющие диагностическое значение и приведены конкретные примеры использования чешуи в качестве основного или дополнительного критерия в таксономии и филогенетике. Специально рассмотрены вопросы использования чешуи как регистрирующей структуры: определение возраста, оценки темпов роста и параметров жизненного цикла рыб. Обсуждаются вопросы эволюции чешуи в филогенезе рыб, мультифункциональность чешуйного покрова и хозяйственное использование чешуи человеком. Вторая часть носит методический характер. Она дает представления о методиках морфологического изучения чешуи от препаровальной техники и морфометрии до изучения рельефа чешуи в сканирующем электронном микроскопе и тонкого строения чешуи в просвечивающем электронном микроскопе. Приложение представляет собой атлас электронограмм поверхностного рельефа чешуи 50 видов костистых рыб, представляющих 43 рода, 22 семейства и 14 отрядов, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа. Эти иллюстрации дают представление о широком полиморфизме строения рельефа чешуи костистых рыб и возможности диагностики рыб по их чешуе.

Для зоологов, ихтиологов, морфологов, преподавателей биологии, биологических экспертов.

Илл. 50, табл. 18. Библ. 559 + приложение на 81 с.

*Ответственный редактор:* академик Д.С. Павлов

*Рецензенты:* д.б.н. М.В. Мина, д.б.н. Т.П. Евгеньева

# СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
Глава 1. СТРОЕНИЕ ЭЛАСМОИДНОЙ ЧЕШУИ КОСТИСТЫХ РЫБ .....	10
Общие сведения и терминология .....	10
Современные представления о покровных тканях рыб .....	21
История изучения чешуйного покрова рыб .....	40
Полиморфность эласмоидной чешуи .....	43
Остеогенез, рост и развитие чешуи в онтогенезе рыб .....	132
Глава 2. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА СТРОЕНИЕ И РОСТ ЧЕШУИ .....	155
Глава 3. ЧЕШУЯ КАК РЕГИСТРИРУЮЩАЯ СТРУКТУРА .....	161
Принципы исследования регистрирующих структур .....	161
Использование чешуи при исследованиях жизненного цикла рыб .....	168
Глава 4. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЧЕШУИ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ТАКСОНОВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ .....	182
Глава 5. ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА В ФИЛОГЕНЕЗЕ КОСТИСТЫХ РЫБ .....	216
Глава 6. МУЛЬТИФУНКЦИОНАЛЬНОСТЬ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА ..	223
Глава 7. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЧЕШУИ И КОЖИ РЫБ .....	228
Глава 8. МЕТОДИКИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ЧЕШУИ РЫБ .....	237
Взятие проб чешуи и изготовление тотальных препаратов .....	237
Морфометрия чешуи .....	240
Микроскопическое изучение чешуи .....	243
ЛИТЕРАТУРА .....	248
КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ .....	280
УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ .....	297
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ .....	305

## ВВЕДЕНИЕ

---

В настоящее время *скваматология* (*лепидология*) (раздел зоологии, изучающий чешуйные образования, в том числе, ископаемых и рецентных видов рыб) накопила огромный фактический материал. Этот материал нуждается в систематизации (на основе унификации терминов и понятий) и осмыслении морфологических адаптаций наружных покровов рыб к условиям обитания, а также для использования строения чешуи в фундаментальных и прикладных ихтиологических исследованиях.

Костистые рыбы (*Teleostei*) представляют собой самую большую (примерно 16000 видов) и процветающую ветвь филогенетического древа ныне живущих рыб (*Pisces*), широко используются человеком и сравнительно хорошо изучены. Именно поэтому, они выбраны нами в качестве объекта исследования.

Следует отметить, что чешуе уделяется мало внимания в ихтиологических атласах, определителях и справочных изданиях, так как ее таксономическое значение невелико из-за широкой *полиморфности* (морфологического разнообразия). Обычно упоминаются: топография чешуйного покрова, тип чешуи (циклоидная, ктеноидная и др.) и/или ее размеры («мелкая», «крупная», относительно длины тела), число прободённых чешуй в боковой линии и/или число рядов чешуй поперек тела, и лишь иногда рельеф поверхности чешуи («колючая», «шиповатая», «с шипиками» и т.д.) (см. например, Берг, 1949; Клюканов, 1969; Атлас пресноводных рыб России, 2002, и др.). Несмотря на то, что в последнее время при описании новых видов строение чешуйного покрова используется все чаще, справочная литература по определению таксонов рыб по чешуе или ее фрагментам немногочисленна. Для рецентных видов рыб имеются лишь единичные атласы (например, Галкин, 1958; Steinmetz, Müller, 1991) и определители чешуи рыб различных регионов (Casteel, 1972, 1973; Bagliniere, Le Louarn, 1987; Daniels, 1989, 1996; Oates et al., 1993; Patterson et al., 2002) или посвященные вопросам определения возраста рыб (например, Steinmetz, Müller, 1991).

Ценность морфологии чешуй для систематики рыб известна более 160 лет, с тех пор как Луис Агассис (*Louis Agassiz*, 1834 – цит. по: Roberts, 1993) представил классификацию рыб на основе четырех основных типов чешуи: *плакоидной*, *ганоидной*, *ктеноидной* и *циклоидной*. Хотя эта классификация просуществовала недолго в силу своей искусственности, терминология, предложенная Агассисем, прижилась в ихтиологии, но таксономическое значение строения чешуи долгое время считалось сомнительным (см. Oosten, 1957). Вместе с тем, целый ряд исследователей все же использовал черты строения чешуи для решения таксономических задач (например, Cockerell, 1910, 1913, 1914, 1915; Chu, 1935; Lagler, 1947; Kobayasi, 1951, 1952, 1953, 1954, 1955; McCully, 1970; Hagenmaier, 1987 и др.).

В последнее время применение сканирующей и просвечивающей электронной микроскопии позволяет открывать все новые детали строения чешуи, ее

роста и развития. К сожалению, эти потенции остаются не реализованными, за исключением нескольких исследований (Lippitsch, 1993; Roberts, 1993). В частности доказано, что комплекс микроструктур ктеноидной чешуи обладает потенциальными возможностями для выявления филогенетических взаимоотношений таксонов, тем более что возможно сравнение чешуи рецентных и ископаемых форм (DeLamater, Courtenay, 1973, 1974; Hughes, 198; Johnson, 1981).

Чешуя ископаемых и рецентных видов рыб является *регистрирующей структурой* (Мина, Клевезаль, 1970) и служит ценным вспомогательным средством в зоологических, ихтиологических, экологических, археологических, палеонтологических, антропологических и геологических исследованиях (см. например, Casteel, 1974, 1976; Ископаемые позвоночные России..., 2004). Во многих случаях она позволяет определять вид, возраст, принадлежность к определенной популяции или стаду, вычислять линейный и весовой темп роста особи, а также узнавать особенности биологии рыб, условия жизни и рыболовства, миграции людей в прошлом.

В практике судебно-биологической экспертизы также нередки случаи необходимости видовой диагностики и идентификации чешуи рыб или ее фрагментов. Считается, что чешуя рыб как объект судебной экспертизы мало информативна. В практике биологической экспертизы наиболее удачным для диагностики можно считать находку разделанной тушки рыбы (филе) с прилипшей чешуей, что увеличивает вероятность правильного определения вида (см., например, Oates et al., 1993; Fish fillet and scale identification, 1992). Однако и в этом случае следует учитывать, что при обработке рыб на рыбообработочных станциях смешиваются разные виды, и прилипшая к тушке чешуя может относиться совсем к другому виду, чем филе.

Возможность определения возраста рыб по их костным структурам была установлена давно, около 300 лет назад (см. Суворов, 1948; Dahl, 1909; Ricker, 1958), однако широкое внедрение этих методов в практику ихтиологических исследований произошло примерно сто лет назад. Чешуя, по сравнению с другими регистрирующими структурами, имеет безусловное преимущество при обратных расчислениях роста, когда после установления параметров уравнения зависимости размеров чешуи от размеров рыбы по промеру отдельных фрагментов чешуи вычисляются размеры особи в определенный год жизни в прошлом. Большие перспективы имеют исследования морфологии чешуи, благодаря которым удастся установить другие важные параметры жизненного цикла рыб: время наступления половой зрелости, время миграции, характер сезонного роста.

Полная сводка об особенностях строения чешуи, ее полиморфности и использовании в диагностике до сих пор отсутствовала. Восполнить этот пробел – задача настоящего исследования.

Цель настоящей работы состоит в обобщении данных об архитектонике чешуи костистых рыб, унификации терминологии, выявлении таксономически и

биологически значимых элементов структуры чешуи и обзора научных исследований в этой области с акцентом на вопросах диагностики таксонов, определения возраста или особенностей биологии рыбы по годичным кольцам и другим меткам на чешуе.

**Таблица 1.** Перечень изученных видов костистых рыб

Отряд	Семейство	Вид
<b>Clupeiformes</b>	Clupeidae	Черноморско-каспийская тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i>
<b>Salmoniformes</b>	Salmonidae	Тупорылый ленок <i>Brachymystax lenok</i> (= <i>tumensis</i> ) Таймень <i>Hucho taimen</i> Атлантический лосось (сёмга) <i>Salmo salar</i> Арктический голец <i>Salvelinus alpinus</i>
	Coregonidae	Европейская ряпушка <i>Coregonus albula</i> Байкальский омуль <i>Coregonus autumnalis</i> Чир <i>Coregonus nasus</i> Пелядь <i>Coregonus peled</i>
	Osmeridae	Корюшки <i>Osmerus</i> spp.
	Esocidae	Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i>
<b>Osteoglossiformes</b>	Osteoglossidae	Нильский гетеротис <i>Heterotis niloticus</i> Южноамериканская аравана <i>Osteoglossum bicirrhosum</i> Склеропегесы <i>Scleropages</i> spp.
<b>Mormyriiformes</b>	Gymnarchidae	Нильский гимнарх <i>Gymnarchus niloticus</i>
<b>Cypriniformes</b>	Citharinidae	Дистиход <i>Distichodus brevipinguis</i>
	Cyprinidae	Синец <i>Abramis ballerus</i> Лещ <i>A. brama</i> Колючий горчак <i>Acanthorodeus asmussi</i> Короткоголовый (аральский) усач <i>Barbus brachycephalus</i> Эфиопский усач <i>B. ethiopicus</i> Африканский усач <i>B. intermedius</i> Густера <i>Blicca bjoerkna</i> Уклей <i>Cultur alburnus</i> Обыкновенный пескарь <i>Gobio gobio</i> Пятнистый конь <i>Hemibarbus maculatus</i> Лабео <i>Labeo horie</i> Обыкновенный елец <i>Leuciscus leuciscus</i> Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> Амурский чебачок <i>Pseudorasbora parva</i> Балхашская маринка <i>Schizothorax argentatus</i> Усатый голавль <i>Squaliobarbus curriculus</i>
<b>Cyprinodontiformes</b>	Cyprinodontidae	Нотобранх <i>Nothobranchius rachovi</i>

Таблица 1. Окончание

Отряд	Семейство	Вид
<b>Gadiformes</b>	Gadidae	Средиземноморский (трехусый) налим
		<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> Пикша <i>Melanogrammus aeglefinus</i>
	Macrouridae	Макрурус <i>Macrourus whilsoni</i> Южноатлантический макрурус <i>M. holotrachus</i>
<b>Lophiiformes</b>	Ogcocephalidae	Атлантический дибранх <i>Dibranchus atlanticus</i> Индийская рыба-лопата <i>Helicmetus rubber</i>
<b>Beryciformes</b>	Diretmidae	Диретма <i>Diretmus argenteus</i>
	Monocentridae	Чилийский шишечник <i>Monocentris reedi</i>
<b>Myctophiformes</b>	Aulopodidae	Аулоп <i>Aulopus diactithrix</i>
<b>Zeiformes</b>	Caproidae	Капрос <i>Capros aper</i>
<b>Perciformes</b>	Centropomidae	Нильский окунь <i>Lates niloticus</i>
	Percidae	Обыкновенный ёрш <i>Gymnocephalus cernuus</i> Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> Обыкновенный судак <i>Sander lucioperca</i>
	Cichlidae	Нильская тилапия <i>Oreochromis niloticus</i>
<b>Scorpaeniformes</b>	Scorpaenidae	Морской окунь <i>Sebastes marinus</i>
<b>Mugiliformes</b>	Mugilidae	Пелингас <i>Lisa haematocheila</i>

Монография состоит из восьми глав и приложения. Первые семь глав посвящены выбору и систематизации наиболее адекватных терминов, анализу имеющихся в литературе и собственных оригинальных данных о строении и росте чешуи рыб природных популяций. Глава 8 носит методический характер. В ней собраны описания применяемых методов (в том числе и модифицированных нами) для всестороннего изучения чешуи на разных уровнях морфологических исследований (взятие проб, морфометрия, выделение годовых колец, определение возраста, оценка темпов роста и параметров жизненного цикла рыб, гистология, гистохимия, электронная сканирующая и просвечивающая микроскопия и т.д.). В тексте приведены многочисленные синонимы основных терминов, употребляемые в отечественной и англоязычной научной литературе.

Собственные исследования рельефа поверхности чешуи выполнены с использованием сканирующего электронного микроскопа (JSM-840 A, Япония) (о методиках см. Главу 8). Приложение содержит электронограммы рельефа поверхности чешуй 50 видов рыб, представляющих 43 рода, 22 семейства и 14 отрядов (табл. 1).

Кроме того, в монографии использованы результаты собственных исследований структуры чешуй леща *Abramis brama*, ельца *Leuciscus leuciscus*, плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes), речного окуня *Perca fluviatilis* (Perciformes),



черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes), и ряда других рыб, полученные с помощью световой оптики.

В монографии использовалось большое количество литературных источников, многие из которых малодоступны российским читателям.

В Приложении полученные электронограммы расположены в систематическом порядке (ссылка в тексте – эл. 1, 2, 3...), за исключением трех видов (пеляди, чира и байкальского омуля), помещенных в конец Приложения. На большинстве электронограмм представлен рельеф поверхности чешуи туловища. В иных случаях приводится полное название иллюстрации. Используются следующие условные обозначения деталей строения поверхности чешуи на электронограммах:

БГ – бугорок; ВК – видоизменяющийся разрушенный ктений; ВС – валик склерита; ВШ – вершина шипа; ГС – гребень-склерит; ДП – дорсальное поле; ЗБ – зубчик склерита; ЗП – каудальное (заднее) поле; ИВ – игловидный вырост гребня склерита; КТ – ктений; ЛС – ложбина (костная пластина) между склеритами; ОК – основание ктения; ОТ – выходное отверстие костной трубки; ОЦ – область центра; ОШ – основание шипа; ПП – краниальное (переднее) поле; ПФ – пучок фибрилл; РЗ – участок резорбции чешуи; РЛ – радиальный луч; РУ – поврежденная и регенерирующая чешуя; СК – складка верхнего края чешуи; СР – сетчатость; СТ – стрия; Т – трещина поверхности чешуи; ТР – костная трубка чешуи боковой линии; УГС – утолщенный склерит; УЛ – углубление между лопастями; Ф – фестон; ФС – фибриллярная пластина; ШК – шишковидный ктений; ЭК – поверхность эпидермальной клетки с папиллярным рельефом.

В качестве вспомогательных материалов приведены краткий словарь основных терминов и указатели русских и латинских названий видов рыб. Слова, значения которых приведены в словаре, выделены в тексте курсивом. В указателях полужирным шрифтом обозначены номера электронограмм чешуи вида.

Материал собран нами в полевых условиях, а также получен из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Часть материалов собрана в ходе исследований Российско-вьетнамского тропического центра и Совместной российско-эфиопской комплексной биологической экспедиции РАН.

В тексте мы не приводим ссылок на хорошо известную учебную и справочную зоологическую, ихтиологическую и гистологическую литературу (Берг, 1949; Суворов, 1948; Никольский, 1974; Хэм, Кормак, 1983; Жизнь животных. Рыбы, 1971; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Аннотированный каталог..., 1998; Пятиязычный словарь названий животных. Рыбы, 1989; Атлас пресноводных рыб России, 2002; Справочник по химическому составу и технологическим свойствам рыб внутренних водоемов, 1999 и др.; FishBase. (CD-ROM). ICLARM, Manille, 2002; <http://www.fishbase.org>, 2007).

Поскольку в использованной литературе часто употребляются устаревшие латинские наименования рыб, мы, по мере возможности, меняли их на совре-

менные, используя вышеупомянутые источники. В ряде случаев приведены и старые названия, например: *Puntius* (= *Barbus*).

Данное исследование проводилось при поддержке Программы Президиума Российской академии наук «Биоразнообразие и динамика генофондов», гранта Президента РФ для ведущих научных школ (проект НШ-2210.2008.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-92000-ННС\_а).

Большую техническую помощь нам оказала сотрудница Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Т.Н. Целикова. В сборе материала и работе с рукописью помогал сотрудник того же института А.М. Прокофьев. В подборе литературы активное участие приняла сотрудница ИПЭЭ РАН Г.В. Балашова. Ценные замечания по тексту рукописи сделал сотрудник Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН М.В. Мина. Всем коллегам авторы приносят свои искренние благодарности.

Авторы благодарны Службе управления ресурсами рыб и диких животных США (FWS US) и лично господину С. Колу (S. Kohl) за предоставленную возможность работать в ряде научных библиотек США.

# Глава 1

## СТРОЕНИЕ ЭЛАСМОИДНОЙ ЧЕШУИ КОСТИСТЫХ РЫБ

---

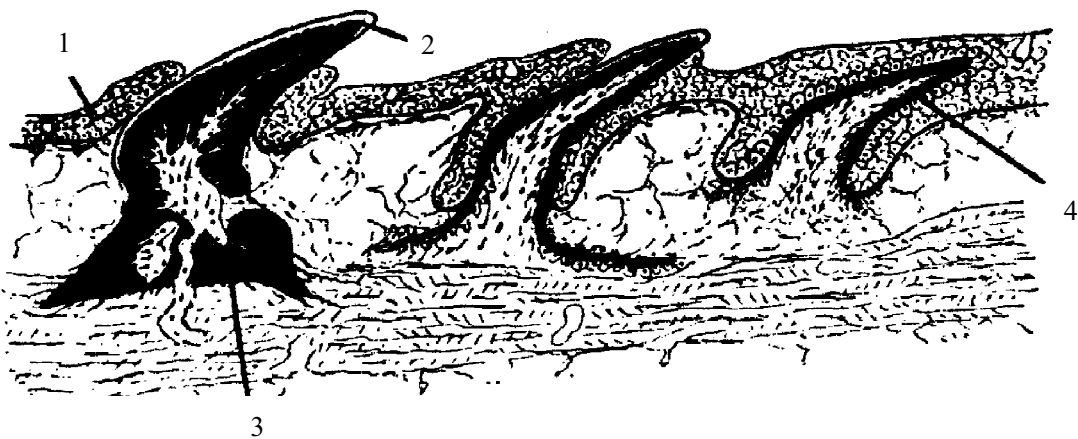
### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

*Костная ткань* животных характеризуется присутствием клеточных элементов трех основных типов: *остеобластов*, *остеоцитов* и *остеокластов* (от греч. – *остеон* – кость). Остеобласты (от греч. – *блостом* – зародыш) формируют неминерализованный *матрикс* кости (*остеоид*), имеют мезенхимное происхождение, и обычно преобразуются в остеоциты, заключенные в костный матрикс и связанные друг с другом отростками. Именно благодаря этим связям, костная ткань остается метаболически активной. Остеокласты (от греч. *клан* – разрушать) растворяют костную ткань и представляют собой подобные макрофагам клетки, происходящие от клеток кроветворных органов. У многих видов рыб остеокласты не найдены, а у других они имеются. Развитие костной ткани (*остеогенез*, от греч. – *геннан* – вырабатывать) происходит на месте обычной мезенхимы и называется *интрамембранной оссификацией*. После дифференциации мезенхимных клеток в остеобласты и образования кости, нарастание кости происходит путем *оппозиционного роста* – каждый последующий слой остеобластов развивается из остеогенных клеток мезенхимы на поверхности кости, но не внутри ее, и новый слой кости откладывается лишь на поверхности ранее сформированной кости. В отличие от других позвоночных, зрелая костная ткань костистых рыб, за редким исключением (остеоциты все же найдены в модифицированных чешуях альбакора *Thunnus alalunga*, Perciformes – Meunier, Sire, 1981), не содержит одного из важнейших компонентов кости – остеоцитов, заключенных в костную ткань. Такая костная ткань называется *неклеточной* (acellular) или *аностеоцитной* (anosteocytic). Отсутствие у костистых рыб клеточных элементов кости чешуи является примечательным фактом, чье физиологическое и механическое значение неясно (Currey, 2002). У других позвоночных животных обычно костные клетки формируются из остеобластов, заключенных в костный матрикс, и их тела, после отмирания, заполняются минеральными веществами. У костистых рыб остеобласты не заключены в костный матрикс. Считается, что неклеточная и клеточная костные ткани эволюционно связаны, и первая, вероятно, была утрачена в процессе эволюции группы или, напротив, представляет собой более древнее образование, а также, что неклеточная костная ткань возникала в эволюции позвоночных неоднократно (см. Witten et al., 2006). Отсутствие костных клеток позволяет предполагать, что такая костная ткань метаболически неактивна, однако присутствие остеокластов и участие костей костистых рыб в минеральном метаболизме кальция и фосфора опровергают это предположение (Witten, 1997; Witten, Villwock, 1997; Witten et al., 2006).

Другая замечательная особенность костей и чешуй костистых рыб – путь восстановления костной ткани (см. ниже). Рыбам свойственна способность к *репаративной регенерации* (восстановление утраченных или поврежденных органов и тканей), в том числе чешуйного покрова, который, выполняя защитную функцию, часто повреждается.

Чешуйный покров имеется у большинства рецентных видов рыб. Чешуя (*squamata*) представляет собой жесткие упорядоченно расположенные пластины кожного скелета. Чешую рыб, как и другие кожные *дериваты* и эпителиальные ткани, можно отнести к модульным объектам, если ее рассматривать в рамках *структурной гистологии* (термин по: Савостьянов, 2005), учения о *структурно-функциональных единицах* (Хрущов, Бродский, 1961; Терских и др., 2003), теории *модульного строения* организмов и их органов (Марфенин, 1999; Нотов, 1999; Савостьянов, 2005) – методических подходов, служащих для упорядочения данных о полиморфизме любого сложного органа. Чешуя, как и другие структуры модульного типа, характеризуется модульным строением системы, открытым ростом и циклическим морфогенезом. К дискретным модульным объектам, вероятно, можно отнести весь чешуйный покров, так как он состоит из одинаковых, равноценных, взаимозаменяемых элементов-чешуй, связанных относительно слабыми связями. Структурно-функциональной единицей чешуйного покрова, видимо, служит каждая отдельная чешуйка вкупе с окружающей ее кожей.

Известны различные типы строения чешуи, причем некоторые из них характерны лишь для ископаемых форм. Различают *космоидную*, *ганоидную* (ромбоидную), *плакоидную* и *эласмоидную* (лептоидную, «bony-ridge») чешую. Для костистых рыб (Teleostei) характерна *эласмоидная* чешуя – *циклоидная* (circular,



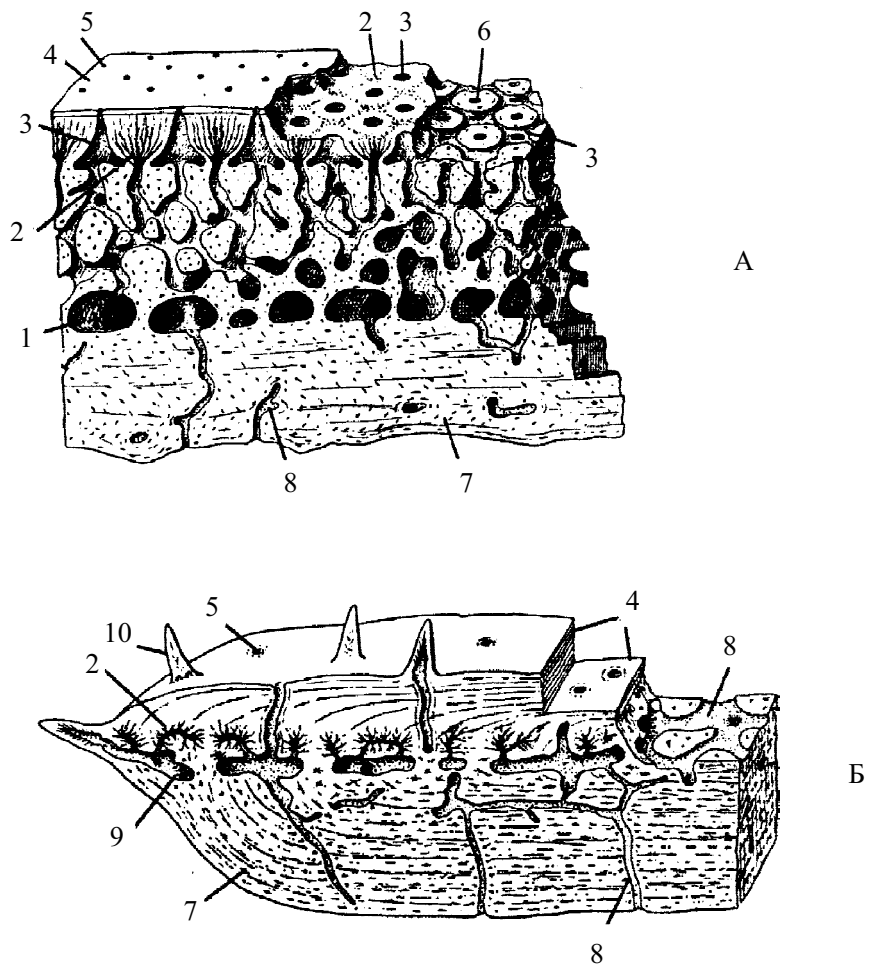
**Рис. 1.** Строение плакоидной чешуи (с сокращениями, по: Goodrich, 1907). 1 – эпидермис; 2 – витродентин (заливка белым цветом); 3 – базальная пластинка; 4 – дентин (заливка черным цветом).

cycloid) или *ктеноидная* (пильчатая, перкоидная, percoid, ctenoid, toothed) в зависимости от строения.

*Плакоидная чешуя* (от греческого – *plax* – пластина, плоскость и *eidos* – форма) считается наиболее древней, она характерна для хрящевых рыб Chondrichthyes (рис. 1). У акул и скатов, которых обычно относят к хрящевым рыбам, чешуя располагается по всему телу, формируя серии наклоненных рядов. У многих видов чешуя редуцирована. Форма чешуй сильно варьирует, она может быть конической, уплощенной, или похожей на перевернутую канцелярскую кнопку. Чешуи могут группироваться или располагаются отдельно. Они не перекрываются по телу, за исключением чешуй, защищающих органы боковой линии. Плакоидная чешуя не растет постоянно, она легко замещается при повреждении и старении, т.е. в течение жизни чешуя периодически сменяется. Закладка плакоидной чешуи происходит в мезодерме на границе с эктодермой. Развиваясь, чешуя прорывает эктодерму и в виде шипа выходит наружу.

Типичная плакоидная чешуя состоит из уплощенной прямоугольной *базальной пластины*, погруженной в верхний слой дермы, *шейки* и *коронки* или вытянутого *шипа* (spine), загнутого назад. Строение чешуи сходно с таковым у зубов. Она состоит из коронки (cap, cone) из дентина, в которую внедряется пульпарная полость (pulp cavity). От этой полости радиально расходятся разветвленные каналы, называемые *дентинальными трубками*. В этих каналах замурованы отростки производящих дентин клеток-одонтобластов. *Дентин* (*substantia eburnea*) обычно присутствует в стенках конусовидных зубчиков, а производящие его одонтобласты выстилают внутреннюю поверхность полости зубчика, называемую *пульпарной*. В *ортодентине* каналы располагаются параллельно один другому, а в *остеодентине* каналы ветвятся. Полость заполнена пульпой, богатой одонтобластами, кровеносными сосудами и нервами, часто подразделяется на крупные разветвленные каналы, которые также переходят в дентинальные трубки. Базальная пластина перфорирована одним или несколькими отверстиями, через которые пульпа контактирует с поверхностным слоем дермы и по которым проходят кровеносные каналы, нервы и лимфатические каналы. Шип покрыт тонким слоем крепкого, прозрачного, подобного эмали *витродентина* (vitrodentine). *Эмаль* (*substantia adamantina*) состоит из правильно упакованных кристаллов гидроксиапатита ( $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ ), погруженных в матрикс, образованный длинными молекулами белка, близкими по своей природе *кератину*. Эмаль и витродентин имеют эктодермальное происхождение. Эмаль продуцируется клетками базального слоя эпидермиса («эмалевого органа»).

Типичная *ганоидная чешуя* развита у примитивных лучеперых рыб Actinopterygii, в большей степени у ископаемых форм (рис. 2, Б). Она характерна для палеонисков Palaeonisci и костных ганоидов Holostei, а также современных многоперообразных Polypteriformes и панцирных щук Lepidosteiformes. На теле этих рыб ганоидная чешуя располагается кольцами, образуя панцирь. Панцирь, помимо защиты, дает опору мускулатуре и обеспечивает необходимую для дви-



**Рис. 2.** Строение космоидной (А) и ганоидной (Б) чешуи (с сокращениями, по: Goodrich, 1907). 1 – большая васкулярная полость; 2 – каналцы космоидного слоя; 3 – камера космоидного слоя; 4 – витродентин (А) или ганоин (Б) наружного слоя; 5 – отверстие камеры (А) или вертикального канала (Б); 6 – пульпарная полость с отходящими от нее радиальными каналами; 7 – пластинчатый костный слой (изопедин); 8 – вертикальный канал; 9 – неправильно ориентированный (А) или горизонтальный (Б) каналы; 10 – поверхностный шип.

жения упругость тела. Эта чешуя растет в течение всей жизни рыбы и не сменяется.

Форма ганоидных чешуй обычно ромбовидная, но встречается чешуя округлая или с глубокими вырезами. Некоторые чешуи мелкие, с острыми зубчиками на поверхности. Как правило, верхний край каждой чешуи имеет шип, входящий в выемку чешуи, лежащей выше. Поверхностный рельеф ганоидной чешуи обычно образован продольно ориентированными гребнями, иногда отдельными бугорками или кожными зубами.

Кроме того, она отличается тем, что тонкий поверхностный слой замещается прочным, плоским и блестящим, похожим на эмаль, неклеточным веществом,

называемым *ганоином*. Ганоин состоит, в основном, из неорганических костных солей и представляет собой слоистый покров из *дуродентина* (твердого дентина). Такое строение возникает благодаря своеобразию роста чешуи. Чешуя увеличивается в размерах путем добавления новых слоев к нижней и верхней поверхностям. Под ганоином лежит слой дентина, который содержит слабо разветвленные канальцы и вертикальную и горизонтальную сеть кровеносных каналов. Этот слой образует периферию растущей чешуи. Глубже всех расположенная и толстая часть чешуи состоит из пластинчатой кости, также содержащей каналы. Костные пластины направлены вверх на периферию чешуи, но соединяются с прилегающими элементами кости в ее срединной части.

Различают ганоидную чешую двух подтипов. *Палеонискоидный* подтип характерен для ископаемых палеонисков *Palaeonisci*, рецентных многоперов *Polypterus*, каламоихтисов *Calamoichthys* (многоперы *Polypteri*). Он отличается присутствием тонкого слоя *космина* с лакунами и каналами между верхним толстым слоем ганоина и *изопединовым* основанием. *Лепидостеоидный* подтип характеризуется полным исчезновением космина; чешуя состоит из двух слоев – верхнего ганоинового и нижнего изопединового. Гистологическое строение этой чешуи достаточно хорошо изучено (Третьяков, 1936; Kerr, 1952, 1955).

Одни авторы считают, что ганоидная чешуя – производное чешуи космоидного типа с редуцированными слоями космина и губчатой кости, а другие – что, напротив, космоидная чешуя является примитивной ганоидной чешуей. Она образовалась в результате срастания первичных плакоидных чешуй.

*Космоидная чешуя* характерна для кистеперых (*Crossopterygii*) и двоякодышащих рыб (*Dipnoi*), и представителей подкласса мясистолапастных *Sacropterygii* (*Osteichthyes*) (рис. 2, А). Она была широко представлена у древних форм (Воробьева, Обручев, 1964; Ископаемые позвоночные России ..., 2004). Космоидная чешуя возникла путем объединения кожных зубов и может рассматриваться как производная плакоидной (Goodrich, 1907) или ганоидной чешуи. Космоидные чешуи имеют ромбическую или округлую форму (Oosten, 1957). Они налегают одна на другую напоподобие черепицы, образуя сплошной чешуйный покров, или, напротив, чешуйки лежат изолированно. Поверхностный слой – сплошной из тесно сомкнутых кожных зубов. Рельеф этой чешуи обычно образован различными бугорками или дентиновыми выростами-зубчиками, или гребнями, вытянутыми вдоль длинной оси тела.

Каждая чешуйка состоит из нескольких слоев, различных по своему строению. В основании чешуи лежит толстая *изопединовая* базальная пластинка, содержащая костные клетки и имеющая слоистое строение, благодаря горизонтальной ориентации остеобластов. На изопединовой основе лежит слой губчатой кости, а на нем – слой пещеристого видоизмененного неклеточного дентина, называемого *космином*. Космин представляет собой дентин сложной микроскопической структуры. Косминовый слой содержит многочисленные тонкие радиально расположенные *дентинальные трубки*, *пульпарные полости* и *васкуляр-*

ные камеры, которые открываются на поверхности чешуи. Самый верхний и тонкий слой чешуи образован блестящей крепкой подобной эмали тканью витродентином и пронизан множеством мелких отверстий, которыми открываются каналы, идущие из губчатого косминового слоя (Goodrich, 1907; Суворов, 1948; Oosten, 1957; Bertin, 1958; Воробьева, Обручев, 1964) (рис. 2, А). Космоидная чешуя растет путем добавления новых изопединовых слоев снизу и откладывания костного материала по периферии верхних слоев, включая вновь сформированные камеры и пульпарные полости.

В эволюции рыб собственно костная чешуя, вероятно, возникла двумя путями: 1) как результат редукции космина (как у рецентных видов двоякодышащих рыб *Dipnoi*); 2) в результате редукции ганоина (у лучеперых *Actinopterygii*).

Эласмоидная чешуя утратила ганоиновый слой, стала целиком костной, представляет собой прозрачную костную пластинку, сидящую в кожном кармане (Marett Tims, 1906; Bertin, 1958). У большинства видов костистых рыб чешуйный покров образуется из перекрывающихся (подобно черепице, черепичных) в разной степени или разрозненных костных чешуек, краниальная (оральная, передняя) часть которых погружена в кожу, а каудальная (задняя) покрыта лишь тонким слоем эпителия. Число слоев перекрывающихся чешуй сильно варьирует. Например, у карповых *Cyprinidae* (*Cypriniformes*) оно увеличивается в два-три раза у уклейки *Alburnus alburnus* до семи слоев у линя *Tinca tinca* (Бурдак, 1979). Чешуя располагается продольными, вертикальными и косыми рядами. Направление косых рядов совпадает с направлением залегания волокон соединительной ткани кориума. У тех видов, у которых чешуйки погружены в кожу (например, у угрей *Anguillidae*, *Anguilliformes*), чешуи более или менее разобщены. То же у саяк рода *Boreogadus* (*Gadidae*, *Gadiformes*): чешуя очень мелкая, погруженная в кожу и не налегающая (Андряшев, 1954). Иногда сходный чешуйный покров наблюдается у представителей разных таксонов. Например, он специфичен на уровне рода для крапчатых рыб-кабанов *Paristiopterus* spp. (*Histiopteridae*, *Perciformes*) из Австралии: чешуя расположена не рядами, а беспорядочно (Осипов, 1966). У речного угря *Anguilla anguilla* (*Anguilliformes*) чешуя очень мелкая, более или менее скрыта в коже, на теле образует группы из удлиненных чешуек ( $2,0-2,5 \times 0,6-0,7$  мм), расположенных наподобие паркета (паркетная чешуя). Еще более правильное паркетное строение имеет чешуйный покров аллолеписа *Allolepis hollandi* (*Zoarcidae*, *Perciformes*) и усатого ошибня *Ophidion barbatum* (*Ophidiidae*, *Gadiformes*). Есть предположение, что паркетная чешуя развилась у рыб, погружающихся в грунт задним концом тела (Андряшев, 1954). Вероятно, видоспецифичен чешуйный покров бентофилоида *Benthophiloides brauneri* (*Gobiidae*, *Perciformes*). У него бока тела покрыты не перекрывающейся чешуей с чрезвычайно длинными шипами, которые длиннее продольного диаметра чешуи (Берг, 1949, Т. 3, с. 1106, рис. 840). У многих видов чешуйки на отдельных частях тела могут быть изолированы. Например, у обыкновенного налима *Lota lota* (*Lotidae*, *Gadiformes*) (Oosten, 1957), у карповых

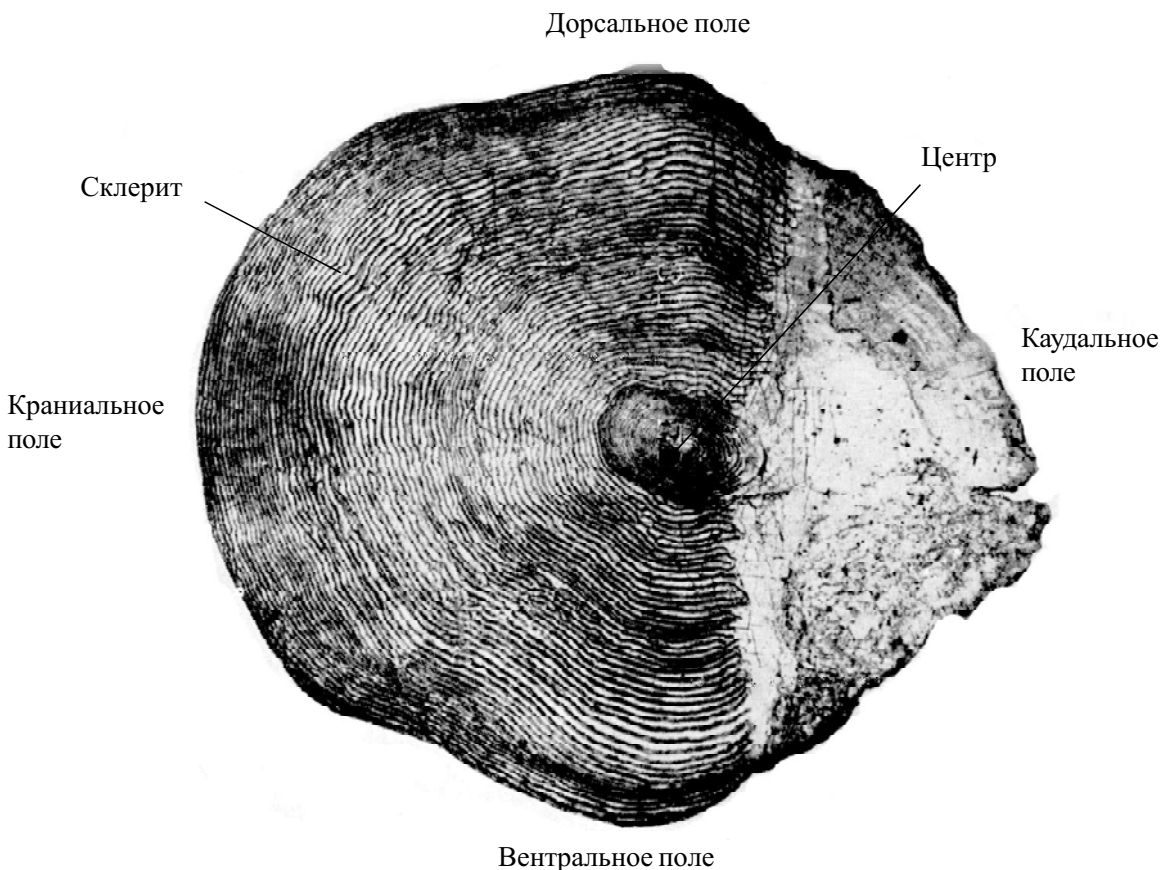


Cyprinidae (Cypriniformes): карликового алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* в передней части тела, у голяна Чекановского *Phoxinus czekanowskii*, османов рода *Diptychus* на боках тела, у чешуйчатого османа *Diptychus maculatus*, иногда у тареха *Chalealburnus tarichi*, у усатого гольца *Barbatula barbatula* (Balitoridae), у переднеазиатской щиповки *Cobitis aurata* (но не у аральской щиповки *C. aurata aralensis*) (Cobitidae); у морских камбал рода *Pleuronectes* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes). У аулопиги *Aulopyge huegeli* (Cypriniformes) у отдельных особей (от 4,9 до 13,7% обследованных рыб) чешуйки могут располагаться отдельными группами (Guzina, Vukovic, 1987). Чешуя у этого вида имеется лишь на левой стороне тела у 28,5% особей, а у остальных – на правой стороне.

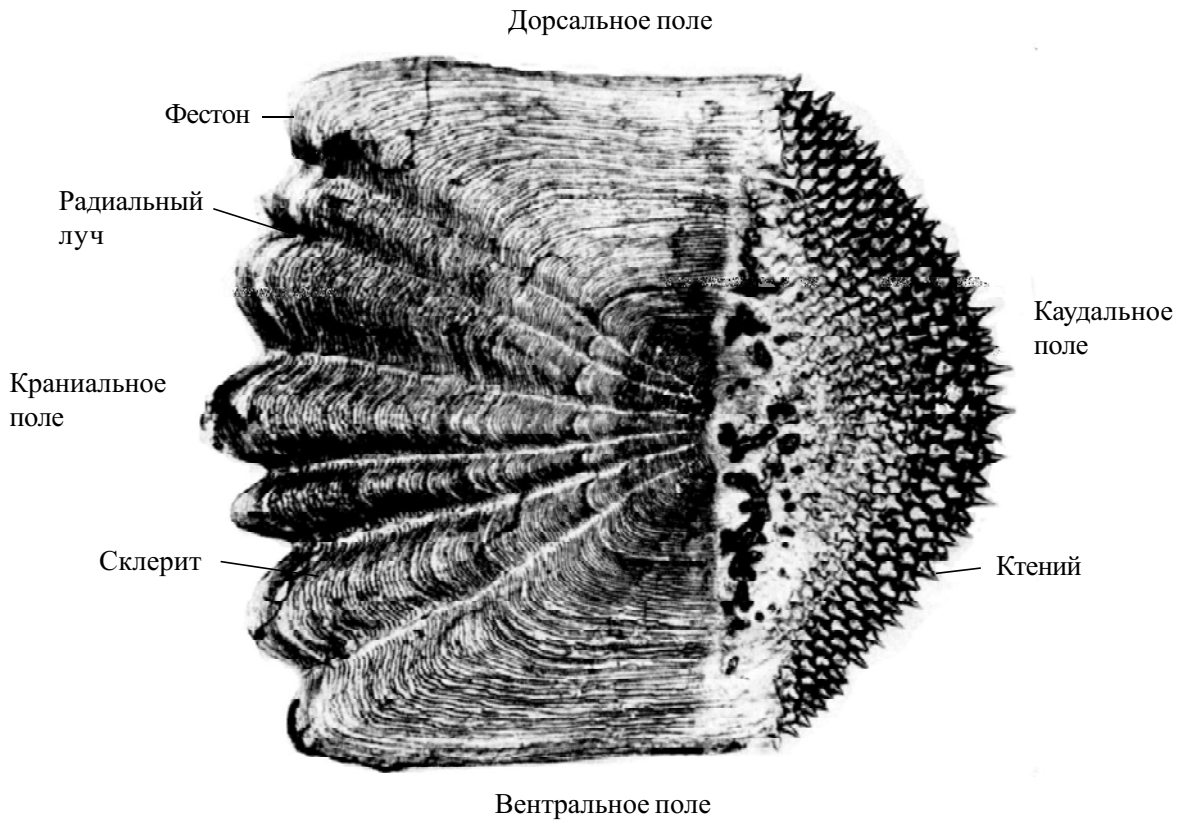
Как уже упоминалось, выделяют эласмоидную чешую двух типов: циклоидную и ктеноидную.

**Циклоидная чешуя** (от греческого «*kuklos*» – круг + «*eides*» – форма) имеет вид тонкой гладкой пластинки, овальной формы, исчерченной овальными и радиальными штрихами (рис. 3). У циклоидной чешуи свободный каудальный край гладкий.

**Ктеноидная чешуя** (от греческого «*kteis*» – гребень (родительный падеж «*ktenos*») + «*eides*» – форма, вид) отличается от циклоидной наличием колючек,



**Рис. 3.** Циклоидная чешуя сёмги *Salmo salar* (Salmonidae, Salmoniformes) (с дополнительными обозначениями, по: Галкин, 1958).



**Рис. 4.** Ктеноидная чешуя балхашского окуня *Perca schrenki* (Percidae, Perciformes) (с дополнительными обозначениями, по: Галкин, 1958).

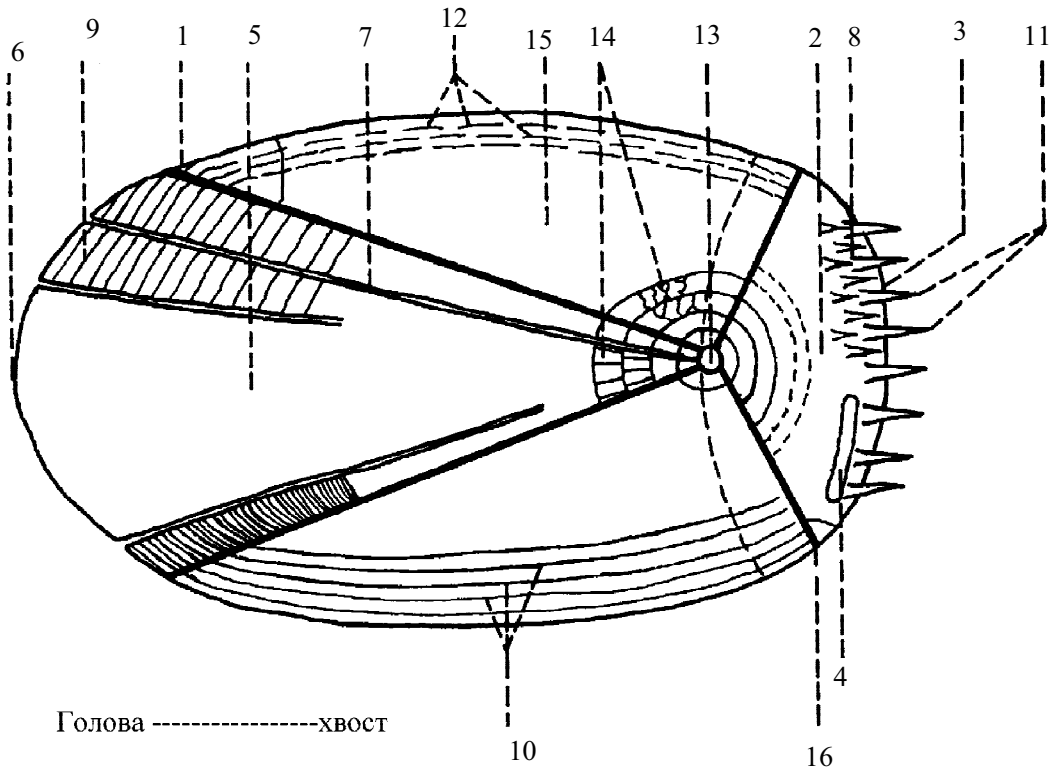
игл, шипов или ресничек на каудальном краю (рис. 4). Степень расчлененность этого свободного края различна (см. ниже). В простейшем случае можно выделять *зазубренную* (зубчатую, crenate) ктеноидную чешую (на свободном крае чешуи имеются простые зубцы), *шиповатую* (spinoid) (на свободном крае группы игл, вытянутых вдоль длинной оси тела), собственно *ктеноидную* (stenoid scales) (ктении имеют вид самостоятельных костных выростов, отделенных от основной части чешуи). Различают еще *реснитчатую* ктеноидную чешую, имеющую мягкие и едва заметные выросты.

Некоторые таксоны рыб названы по признаку строения их чешуи – циклоидной (например, индийские барбусы *Cyclocheilichthys*, Cypriniformes) или ктеноидной (например, гребнещукковые Stenoluciidae, Cypriniformes).

Прочность закрепления чешуи в кожных карманах неодинакова у циклоидной и ктеноидной чешуи. Обычно циклоидная чешуя «отпадающая» – сидит в неглубоких карманах и легко снимается (например, у нотрописов *Notropis* и корюшек рода *Osmerus*, Osmeridae). У уклейки *Alburnus alburnus* (Cypriniformes) чешуя тонкая, ярко серебристая и очень легко отпадает, «... буквально «уклеивает» руки рыболова (откуда, видимо, и произошло название этой рыбы)» (Атлас пресноводных рыб..., 2002). Ктеноидная чешуя более прочно сидит в кож-

ных карманах и ее труднее удалять (например, у судаков рода *Sander*, Perciformes). В эксперименте доказано, что прижизненная потеря чешуи обычна и, вероятно, широко распространена у рыб (Shackleton, 1988). Так, показано, что особи сардины *Sardinops ocellata* ( $n = 81$ ) и японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Clupeiformes) ( $n = 34$ ) теряли ежедневно от 18 до 142 чешуй. Причем, у первого вида этот процесс проходит в два-три раза быстрее, чем у второго. Отпадение чешуи следует иметь в виду при определении количества чешуи в отложениях и экстраполяции этих данных для оценки колебаний численности популяций в прошлом по ископаемым остаткам чешуи.

Для облегчения восприятия излагаемого материала мы приводим общую схему строения чешуи и выбранные нами термины, обозначающие основные структурные элементы чешуи (рис. 3; 4), которые в последующих разделах рассмотрены нами более детально. Терминология микроструктур рельефа эластоидной чешуи различается в отечественной и зарубежной научной литературе, по-разному используется разными авторами и требует унификации. Проведенный нами ана-

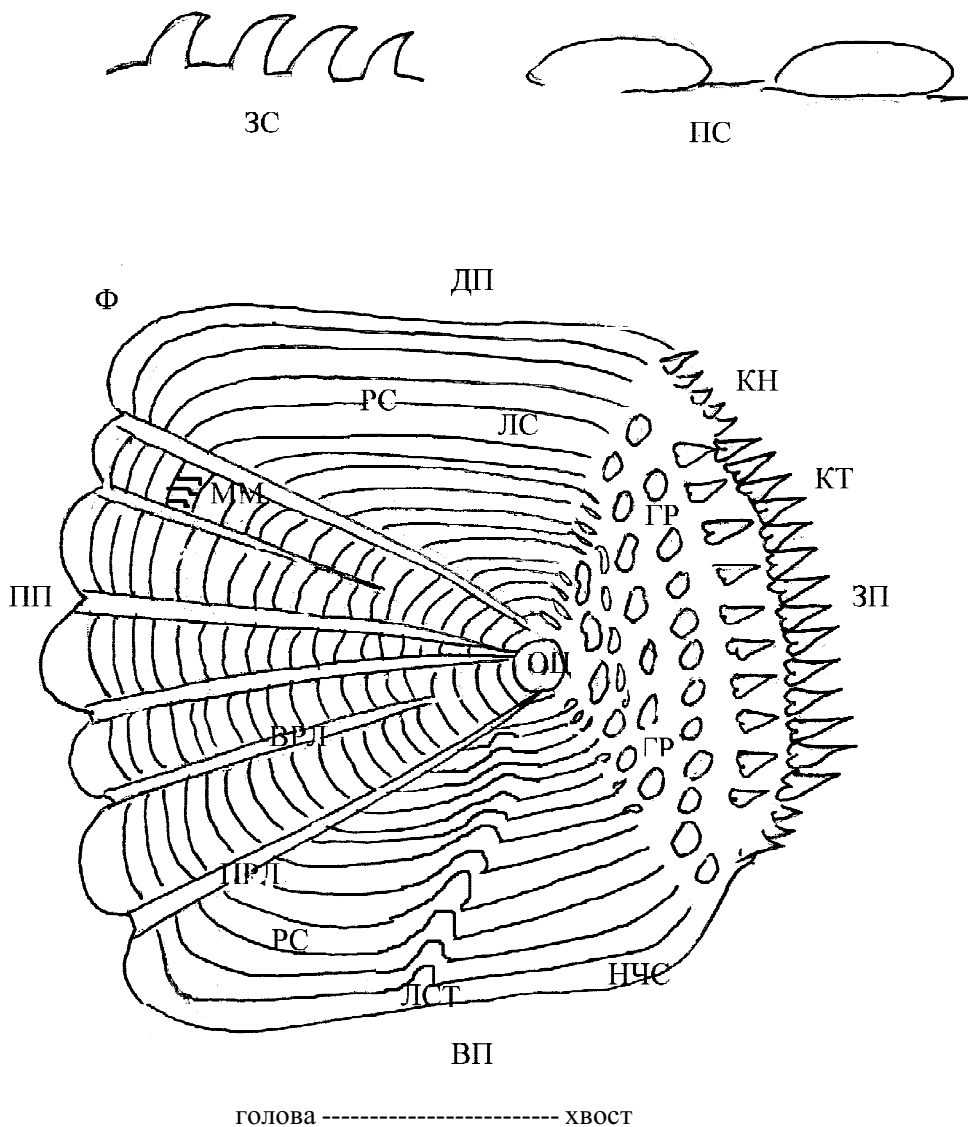


**Рис. 5.** Структуры рельефа поверхности ктеноидной чешуи камбалообразных Pleuronectiformes (по: Batts, 1964). 1 – краниально-латеральный угол; 2 – каудальное поле; 3 – край каудального поля; 4 – костное утолщение; 5 – краниальное поле; 6 – край краниального поля; 7 – радиальный луч; 8 – основание ктения; 9 – склерит; 10 – непрерывный склерит; 11 – ктений; 12 – прерывистый склерит; 13 – центр; 14 – межсклеритная метка; 15 – дорсальное поле; 16 – каудально-латеральный угол.

лиз употребляемых названий основных структур чешуи позволил выбрать из многочисленных синонимов наиболее устоявшиеся термины для обозначения структур чешуи (рис. 5; 6).

Если расположить чешую естественным образом, т.е. вдоль туловища рыбы по направлению от головы к хвосту, то основные зоны костной пластинки могут быть названы следующим образом (основные термины по: Lagler, 1947):

1) *краниальное поле* (или район) (переднее, фронтальное, оральное, ростральное, базальное, rostral field, frontal field, anterior field, basal field);



**Рис. 6.** Основные структуры поверхности ктеноидной чешуи. ПП – краниальное (переднее поле); ЗП – каудальное (заднее) поле; ДП – дорсальное поле; ВП – вентральное поле; ОЦ – центр; Ф – фестон; РС – гребень-склерит; НЧС – наружная часть склерита; ЛС – ложбина между склеритами; ЗС – зубчики на гребне склерита; ПС – валики прерывистого склерита; ММ – межсклеритная метка; ПРЛ – первичный радиальный луч; ВРЛ – вторичный радиальный луч; ЛСТ – ложбина стока; КТ – ктений; КН – ктеноид; ГР – грануляция.

2) *каудальное поле* (район) (свободное, caudal field, free region, posterior field, apical field, lunula);

3) *дорсальное поле* (район) (латеральное, боковое верхнее, dorsal field, upper lateral field);

4) *вентральное поле* (латеральное, боковое нижнее, ventral field, lower lateral field).

Обычно краниальное, а также дорсальное и вентральное (латеральные) поля прикрыты передней налегающей чешуей и формируют *прикрытую часть чешуи* (imbedded portion), а краниальное поле входит в кожный карман. Каудальное поле – *свободное* (exposed portion), и на нем хорошо различим эпидермис (эл. 42, лабео).

Приходится отметить, что при описании чешуи, расположенной авторами в целях исследования перпендикулярно длине тела рыбы, применяются термины *апикальное поле*, *базальное поле* (этот термин используется и как синоним краниального поля), *латеральные поля* (например, Matsui, 1949), что вносит определенную путаницу при сопоставлении данных.

Место начала формирования чешуи в онтогенезе обозначается как *центр* (центр формирования, ядро, фокус, focus, center, centrum, nucleus).

Как правило, поверхность чешуи испещрена концентрическими костными гребнями-склеритами (склеритными полосами, гребнями, ребрышками, concentric striae, fibrillae, concentric rings, sclerites, growth rings, ribs, lines orbicularis). Надо отметить, что, как ни странно, под этим термином разные авторы подразумевают разные структуры. Это либо сама прирастающая краевая костная пластинка целиком, включая скрытую под предыдущим склеритом часть, гребень и ложбину, либо ее открытая видимая поверхность с гребнем и впадиной, либо только концентрический гребень. Следуя исторически сложившейся в российских ихтиологических исследованиях традиции, мы подразумеваем под термином *склерит* гребневидное концентрическое костное образование на костной пластине чешуи. Склерит может быть *непрерывным* (полным) или *прерывистым* (неполным), разбитым на фрагменты. Видимую уплощенную часть костной пластины, разделяющую склериты обозначим термином *костная пластина* или *ложбина между склеритами* (groove, valley-like depression, trough). Конечно, на электронно-микроскопическом уровне на поверхности чешуи можно выделить отдельную приросшую концентрическую пластину, состоящую из гребня и ложбины, так как все же имеется шов между основанием предыдущего склерита и приросшей к нему позднее плоской костной пластиной, ограниченной спереди следующим гребнем (Waterman, 1970). В таком случае наружная поверхность отдельной костной пластины (склерита, по терминологии некоторых авторов) состоит из гребня и ложбины. Но на уровне световой микроскопии определить границу отдельных пластин не представляется возможным, а наиболее хорошо различим лишь гребень. Поэтому, для сопоставления данных, полученных на разных уровнях микроскопического изучения чешуи, мы и употребляем тер-

мин склерит, как наиболее устоявшийся и распространенный в ихтиологических исследованиях и обозначающий лишь гребень костной пластины.

Характерной особенностью чешуи многих видов рыб служит присутствие *радиальных лучей* (полоски, каналы, radii, radial striae, sulci, grooves, radiating grooves, transverse grooves), по которым осуществляется питание растущей чешуи. Некоторые авторы (Kobayasi, 1952) считают более удачным термин *желобок* (groove), так как лучи могут идти вовсе не радиально, а даже перпендикулярно длинной оси чешуи. Чешую с хорошо развитыми радиальными лучами, делящими пластину чешуи на секции, обозначают *разделенной* (секционной, sectioned), а чешую без радиальных лучей – *цельной* (простой, simple) (Lippitsch, 1990). В зависимости от поля чешуи, на котором имеются радиальные лучи, последние называются нами *краниальными* (передними, базальными), *каудальными* (задними, апикальными) и *латеральными* (боковыми, дорсальными и вентральными). Радиальные лучи могут быть *первичными* (полными, непрерывными, primary radii, complete radii), тянущимися от центра до края чешуи и *вторичными* (неполными, прерывистыми, лучи второго порядка, secondary radii, incomplete radii), не доходящими до центра, прерванными и слабо выраженными.

По свободному краю каудального поля ктеноидной чешуи располагаются *ктенальные гребни* (cteni, row, scalelets), образованные отдельными выростами-ктениями (ctenii, ctenial spines, teeth) – иглами, шипами, жесткими или мягкими выростами. Помимо крупных ктений иногда выделяют более мелкие ктении, обозначая их термином *ктеноиды* (subctenus, ктении второго порядка).

Из-за терминологической неопределенности одни авторы относят к типу ктеноидной чешуи все чешуи с игловидными выростами на каудальном поле чешуи, а все чешуи без выростов – к типу циклоидной чешуи. Другие авторы считают «настоящей» ктеноидной чешую с иглами, отделенными от самой пластинки чешуи.

Чешую с длинными иглами на каудальном поле называют *спароидной* (например, у морских карасей *Sparus*, Perciformes).

Альтернативная циклоидная чешуя также может включать чешуи с иглами, например, у долгохвостовых Macrouridae (Gadiformes), каталуфовых Priacanthidae, хампсодонов *Champsodon*, живоглотов *Chiasmodon* (Perciformes) (Roberts, 1993).

Остальные структурные единицы чешуйной костной пластины будут описаны нами ниже в разделе о полиморфности чешуи.

## СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПОКРОВНЫХ ТКАНЯХ РЫБ

Согласно современным представлениям строение покровов рыб можно представить следующим образом. Снаружи чешуи рыб защищены кожным покровом, а глубокие отделы чешуи внедряются в дермальный слой, образующий *кожный карман* (или сумку). Кожа рыб, как и у других первичноводных хордовых (Chordata) покрыта относительно толстым слоем слизи и состоит из двух

основных слоев – наружного *эпидермиса* (epidermis) и внутреннего *дермы* (corium). У некоторых видов имеется самый поверхностный не клеточный аморфный слой – *кутикула*. Эти слои отличаются по происхождению, структуре и функциям (см. обзоры – Oosten, 1957; Соколов, Чернова, 1994). По мере роста чешуи, ее краниальный край внедряется внутрь кармана, а каудальный край выдается наружу, прикрывая краниальную часть соседней задней чешуйки. Соответственно, только каудальная часть чешуйки покрыта эпидермисом, утолщенным с дорсальной стороны и истонченным на вентральной стороне чешуи. У некоторых видов, по мере взросления особи, происходит утолщение кожи, которая даже может вовсе скрыть чешую. Эти изменения в системе «кожа – чешуя» изучены у речного угря *Anguilla anguilla* (Anguilliformes) (Pankhurst, 1982; Zylberberg et al., 1984). У этого вида чешуи представлены небольшими пластинками, полностью погруженными в дермальный слой; каждая чешуйка лежит в отдельном кожном мешочке.

Окраска покровов рыб определяется пигментом, который в виде зерен находится либо в эпителиальных клетках, либо в сложно разветвленных хроматофорах дермы.

**Слизь.** Как правило, тело рыб покрыто обильной слизью, состав которой разнообразен, а функции многочисленны. Знания о химическом составе слизи, покрывающей тело костистых рыб фрагментарны. По составу слизь близка гликопротеинам муцина эпителиальных слизистых клеток млекопитающих с добавлением токсичных веществ или веществ со специальными функциями. Слизь рыб – вязкий раствор муцина, связанного с небольшим количеством протеина и различных веществ с низкой молекулярной массой (Wold, Selset, 1977). По предложенной номенклатуре (Reid, Clamp, 1978 – цит. по: Whitear, 1986) *гликозамингликаны* (мукополисахариды) слизи делятся на две большие группы: протеогликаны и гликопротеины.

Гистохимические исследования слизи более чем 50 видов костистых рыб показали, что слизь представляет собой смесь кислых, нейтральных гликозамингликанов и белков, не связанных полисахаридами (Bremer, 1972, 1978), а хроматография идентифицировала аминокислоты протеинов слизи (Enomoto, Tomiyasu, 1960a, b; Enomoto et al., 1961).

Состав слизи, вероятно, видоспецифичен. Например, у лососевых Salmonidae (Salmoniformes) он довольно прост, содержит протеины, составляющие у сёмги *Salmo salar* 62% сухого веса слизи (Harris, Hunt, 1973); у арктического гольца *Salvelinus alpinus* имеются две фракции гликопротеина, обе муцинового типа с высоким процентом треонина и серина, галактозы, фукозы, N-ацетилглюкозамина, N-ацетилгалактозамина (Wold, Selset, 1977). У мерланга *Merlangius merlangus* (Gadiformes), в отличие от других видов, в слизи нет протеинов, она состоит, как и у речного угря *Anguilla anguilla* (Bolognani-Fantin, Bolognani, 1964), в основном из сульфатных и не сульфатных кислых полисахаридов (Bullock et al., 1976). У речного угря определены незначительные сезонные вариации аминокислотного состава слизи: с одной рыбы можно собрать 0,5 г (сухая масса) слизи; слизь состоит на 60–70% из протеина,

аминокислотный состав которого сходен с таковым у других видов (Fletcher, Grant, 1968; Lopez-Vidriero et al., 1980 – цит. по: Whitear, 1986).

Слизь некоторых видов морских рыб содержит в 20 раз больше липидов на единицу площади тела, чем жировая клетчатка человека; в ней найдены жирные кислоты, которые участвуют в защите рыб от бактерий и грибов. Состав липидов у 10 исследованных видов морских рыб, в том числе у видов с разной степенью развития чешуйного покрова, оказался сходным (Lewis, 1970). У пресноводных угрей *Anguilla* слизь содержит 3% липидов (холестерин, *фосфатиды*). Количество *фосфолипидов* в слизи кожных покровов рыб определяет ее вязкость.

Сложный комплексный состав слизи определяет ее мультифункциональность, при первенстве защитных свойств, что отмечается многими исследователями (см. Суворов, 1948; Oosten, 1957; Negus, 1963; Mittal et al., 1976; Mittal, Banerjee, 1980; Saxena, Kulshrestha, 1980; Asakawa, 1970, 1983; Whitear, 1986).

Соотношение между слизеобразующей и защитной (механической защиты покровов, скелетообразующей по: Матвеев, 1945) функциями наружных покровов привлекает внимание исследователей, многие из которых считают, что эти функции находятся в антагонистических отношениях и подавляют или замещают одна другую (Wright, 1884; Rauther, 1907; Матвеев, 1945; см. Oosten, 1957; Mittal, Banerjee, 1974). Б.С. Матвеев (1945), исследуя соотношение между защитной и железистой функциями кожи в онтогенезе рыб, приводит ряд примеров, подтверждающих антагонизм этих функций, причем железистая функция замещает функцию механической защиты покровов и, следовательно, у рыб голая кожа, лишенная чешуйного покрова – явление вторичное. У индийского багария *Bagarius bagarius* (Siluriformes) выявлена обратная зависимость между степенью ороговения и плотностью расположения слизистых желез (Mittal, Banerjee, 1974). У усатого гольца *Orthrias rupicola* (Cypriniformes) слизистые железы отсутствуют в дистальных отделах плавников, где проходят процессы кератинизации (Yoshi, Giri, 1983). Однако у кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Salmoniformes) хорошо развиты и чешуйный покров и слизистые железы (Hawkes, 1972), и это не единственное исключение из правила антагонизма этих функций. Например, у сравнительно медленно плавающих рыб, таких как обыкновенный карась *Carassius carassius*, сазан *Cyprinus carpio*, линь *Tinca tinca* имеются и чешуи и секреторные клетки. У «быстроплавающих» рыб, таких как покрытые чешуей тунцы *Thunnus*, парусники *Istiophorus*, меч-рыба *Xiphias gladius* (Perciformes), также присутствуют обе системы, но существуют и «бесчешуйные» тунцы, у которых чешуя полностью редуцирована (Коваль и др., 1981). По нашему мнению, разграничение и противопоставление этих функций несколько искусственно, так как и слизь как секрет желез выполняет, среди множества других функций, функцию механической защиты. Защитная функция слизи многообразна: это и механический защитный покров и биологический барьер от проникновения в организм паразитов, грибов, бактерий, а также защита от хищников, и высыхания. Известно, что удаление слизи с поверхности тела рыбы даже может привести ее к гибели.



Экспериментально установлено, что защитные свойства слизи очень велики: фундулюсы *Fundulus* (Cyprinodontiformes) нормально живут в растворе стрихнина в морской воде до тех пор, пока не проглатывают пищу вместе с водой; тот же результат с 1%-ным раствором атропина – карпы могут находиться в нем без вреда несколько суток (см. Суворов, 1948). Электрические угри *Electrophoridae* (Cypriniformes) хорошо живут в аквариуме, если воду меняют редко, иначе у них возникают язвы на коже, и рыбы гибнут. Возможно, слизь выделяет защитный антибиотик, накапливающийся в воде и защищающий рыб. Известно, что в подотряде *Stromateoidei* (Perciformes) у мальков центролофовых *Centrolophidae*, амарсиповых *Amarsipidae*, номеевых *Nomeidae*, ариоммовых *Ariommatidae*, кубохвостых *Tetragonuridae*, строматиевых *Stromateidae* тело покрыто слизью, которая предохраняет их от токсических веществ, выделяемых оболочниками, медузами и сифонофорами, под которыми мальки этих рыб скрываются. Защитные свойства слизи усиливаются за счет секрета желез специальных ядовитых аппаратов, предохраняющих рыб от хищников (см. обзор: Соколов, Чернова, 1994). Даже обычные слизистые железы резко реагируют на стрессовые воздействия. Например, при разовой поимке, имитирующей нападение хищника, у арктического гольца *Salvelinus alpinus* число и размеры слизистых желез значительно увеличивались (Pickering, Macey, 1977).

Для нормальной жизнедеятельности рыбы необходима постоянная секреция слизи, так как верхний ее слой снимается во время плавания, а вместе с ним организм освобождается от внедрившихся в слизь патогенных организмов. Нейтральные гликозамингликаны слизи образуют с водой слой высокой вязкости, что увеличивает плотность слизевого покрытия и улучшает его защитные свойства (см. Oosten, 1957). Слизь особенно обильна у рыб без чешуи или с чешуей, скрытой в коже (см. обзор: Соколов, Чернова, 1994). У рыб с чешуйным покровом слизь не столь сильно развита, но также выполняет защитную функцию. Например, у бычковых *Gobiidae* (Perciformes) слизь защищает кожу от повреждений при соприкосновении с подводными предметами и уменьшает трение при закапывании в грунт (Бурдак, 1979) и продвижении между камнями; то же явление отмечено у гарры *Garra gotyla* (Cypriniformes) (Agarwal, Shan Kum Kum, 1988). У *Bagarius bagarius* (Siluriformes) слизь и эпидермис предохраняют тело рыбы при «абразивном» процессе – очистке гнездовой поверхности перед откладкой на нее икры (см. Mittal, Banerjee, 1980; Mittal et al., 1995). Например, в отличие от самцов, у самок кумжи *Salmo trutta* (Salmoniformes) эпидермис не подвержен сезонной линьке, что, по-видимому, связано с тем, что слизь защищает самок во время рытья гнезда (Stoklosowa, 1970).

Способность слизи связывать воду объясняет ее увлажняющее действие, защищающее рыбу от высыхания и участие кожных покровов в дыхании (см. Соколов, Чернова, 1994). Кислые гликозамингликаны слизи, выделяемой слизистыми железами, и *эластин* – продукт зернистых желез, вместе с *фосфолипидами* придают вязкость слизи, позволяющей ей лучше удерживаться на поверхно-

сти тела; гликозамингликаны и эластин связывают воду, что способствует увлажнению кожных покровов, необходимому для кожного дыхания (Mittal, Agarwal, 1977). Вероятно, слизь участвует и в кожном газообмене (Agarwal, Shan Kum Kum, 1988).

Слизь и кожа рыб являются активными компонентами сообщества поверхности тела, в которое входят бактерии, простейшие, многоклеточные паразиты, водоросли и грибы (Roberts, Bullock, 1980). В эти сообщества входят и животные, деятельность которых служит для очищения покровов от паразитов (например, рыбы-чистильщика *Labroides dimidiatus*) или тех, которые питаются слизью и чешуей рыб, например, обитающий в р. Нил *Ichthyborus besse* (Distichodontidae) (см. обзоры: Sazima, 1983; Grubh, Winemiller, 2004). Интенсивность секреции слизи изменяется в широких пределах в зависимости от всего комплекса условий и, вероятно, взаимосвязана с деятельностью других членов симбиотического сообщества. Например, повышение плотности эпидермальных слизистых желез, вызванное интенсивной инвазией, уменьшает число эктопаразитов (Pottinger et al., 1984), так как слизь препятствует их внедрению в кожу (Nigrelli, 1937; Nigrelli et al., 1955; см. Mittal, Banerjee, 1980; Agarwal, 1987). Такая «антиобрастательная» функция слизи не только предохраняет поверхность тела рыбы от оседания на ней *эпобионтов*, но и способствует гидродинамической функции покровов (Бурдак, 1979).

В коже существует локальная, по-видимому, видоспецифичная иммунная система. Например, иммуноглобулины обнаружены у морской камбалы *Pleuronectes platessa* (Fletcher, Grant, 1969), микижи *Parasalmo mykiss* (Louis-Cornier et al., 1984; Peleteiro, Richards, 1988). Найдены моноклональные антитела (Di Conza, Halliday, 1971; Basbaum et al., 1984), кровяные антитела (O'Rourke, 1961; см. Mittal, Banerjee, 1980), а также определена лизозимная активность (Fletcher, White, 1973). Эта защитная система, безусловно, повышает устойчивость рыб к болезням (см. Jakowska, 1963). Так, лизозимная активность слизи меченосцев *Xiphophorus* (Cyprinodontiformes) имеет антибиотическое действие против *Staphylococcus* и *Pseudomonas pyocyanea* (Nigrelli, неопубликованные данные – цит. по: Jakowska, 1963). Видоспецифичные антигены рыб служат не только для защиты, но и для отыскания хозяина паразитом путем хемотаксиса (O'Rourke, 1961). Однако видоспецифичность аминокислотного состава слизи не подтверждена для лососевых Salmonidae (Salmoniformes), которые по-разному устойчивы к *Aeromonas* (в оригинале – *Bacterium*) *salmonicida* (см. Jakowska, 1963). Вакцины бактерий и антигенов, введенные в кожу, накапливаются в слизи, и чувствительность рыб к возбудителю заболевания уменьшается (см. Whitear, 1986). Известны специальные клетки эпидермиса, продуцирующие слизь с защитными свойствами, а также механизмы, выносящие лимфоциты в слой слизи (см. Соколов, Чернова, 1994).

При загрязнении водоемов солями тяжелых металлов у многих видов рыб возникают серьезные воспаления, в том числе и кожных покровов, выража-

ющиеся в деформации эпителиальных клеток и гиперсекреции слизи (Chao et al., 1974). Роль слизи в связывании и выведении тяжелых металлов известна. У синезаберного солнечника *Lepomis macrochir* (Perciformes) кадмий, растворенный в воде, накапливается в коже (Blood, Grant, 1975). Кожа и жабры европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* и европейской сардины *Sardina pilchardus* (Clupeiformes) содержат больше свинца и кадмия, чем другие ткани (Gilmartin, Revelante, 1975). Цинк и ртуть, добавленные в низких концентрациях в слизь морской камбалы *Pleuronectes platessa*, вызывают *преципитацию* (иммунную реакцию осаждения комплекса антигена с антителом, применяемую для диагностики инфекционных болезней, при санитарно-гигиеническом контроле и в судебной медицине). Слизь микижи *Parasalmo mykiss*, подвергнувшейся воздействию *сублетальной дозы* свинца и ртути, аккумулировала значительное количество этих металлов (Varanasi et al., 1975). У микижи слизь связывает тяжелые металлы и уменьшает количество диффундирующих кадмия и ртути; причем, количество проходящих через слизь металлов уменьшается наполовину, и это зависит от концентрации слизи (Part, Lock, 1983).

Аккумуляция и выведение через кожные покровы свинца и кадмия определяются многими условиями: путями поступления металлов в организм, температурой окружающей среды, временем нахождения рыбы в этих условиях (Varanasi, Markey, 1978).

Слизь активно участвует в осморегуляции. Здесь имеет значение толщина слизистого слоя, деятельность слизистых желез, присутствие в коже *ионоцитов*, способных выводить ионы (см. Соколов, Чернова, 1994).

Слизь способствует уменьшению гидродинамического сопротивления движению рыб. Эта проблема бионики хорошо изучена (Бурдак, 1979; см. Соколов, Чернова, 1994). Экспериментально доказано, что именно слизь уменьшает сопротивление трения путем *ламинаризации* пограничного слоя за счет понижения его вязкости, поскольку вязкость рыбьей слизи меньше вязкости воды. Кроме того, слизь сглаживает поверхности тела рыбы. Выявлены закономерности строения кожи и развития слизи у рыб, различающихся по скорости плавания (Коваль и др., 1984). Оказалось, что у быстроплавающих рыб, разнообразие кожных желез уменьшается, связь слоев кожи усиливается, а в составе слизи увеличивается содержание протеогликанов. Действие слизи описано как демпфирующее, так как она является набухающим коллоидом, лежащим между эпидермисом и водой. Причем, вязкость этого слоя увеличивается по мере удаления от поверхности тела (Першин и др., 1976). При уплощении тела рыбы слизистое покрытие, как правило, толще на вентральной поверхности тела, что также служит дополнительным механизмом повышения устойчивости рыбы при плавании (Заец, Калюжная, 1981).

Слизь, благодаря своей вязкости, способствует прилипанию яиц, используется рыбами для постройки гнезд в качестве цементирующего вещества, для

привлечения и питания молоди. Она может абсорбировать пищевые частицы, входит в состав *феромонов* (сигнальных экскретов) (см. Соколов, Чернова, 1994).

**Кутикула.** Среди низших позвоночных *кутикула* наиболее характерна для круглоротых Cyclostomata, но встречается и у костистых рыб Teleostei.

Кутикула, покрывающая тело костистых рыб, имеет разную толщину, которая зависит от видовой принадлежности, стадии зрелости, участка кожного покрова, условий питания, возраста и особенностей паразитарной инвазии. Кутикула впервые описана у морских коньков *Hippocampus* (Gasterosteiformes) (Schultze, 1869). Позднее многие авторы отмечали кутикулу у речных угрей *Anguilla* (Anguilliformes), морских собачек *Blennius* (Perciformes), морских петухов *Trigla*, морских ершей *Scorpaena* (Scorpaeniformes), спинорогов *Balistes* (Tetraodontiformes) (см. Whitear, 1970). Затем было высказано предположение о том, что кутикула вырабатывается эпидермальными клетками, что впоследствии было подтверждено электронно-микроскопическими исследованиями. Она формируется за счет органелл цитоплазмы поверхностных эпидермальных клеток и секрета кожных желез. Именно поэтому в ней различимы ядерные мембранные фрагменты (см. Bullock et al., 1976; Mittal, Banerjee, 1976; Sato, 1977; Roberts, Bullock, 1980a, b).

Обычная толщина кутикулы рыб – 1,0 мкм или даже меньше, как у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteiformes) (Whitear, 1977). Она особенно хорошо развита у морских петухов *Trigla* – до 50 мкм (Whitear, 1970). У небольшого числа *литоральных* видов (например, морская собачка-шан *Blennius pholis*) кутикула толще, более структурирована и сходна с роговым слоем кожи высших позвоночных. Она, как и роговой слой, толще на участках, подвергающихся большой механической нагрузке. Например, у *B. pholis* толщина кутикулы на грудном плавнике равна 10 мкм, что больше половины толщины всего эпидермиса в этом месте.

Кутикула может сохраняться неизменной длительное время. Однако у некоторых видов она «линяет», как, например, у морских ершей *Scorpaena* и долгоперов *Dactylopterus* (Scorpaeniformes), которые «стряхивают» поверхностные слои покровов с кутикулой или даже вместе с активным эпидермисом (Heldt, 1927 – цит. по: Whitear, 1970). Секрет продуцируется эндоплазматическим ретикуломом эпидермальных клеток, без включения аппарата Гольджи, и выходит на поверхность кожи через наружную мембрану. У европейской лисички *Agonus cataphractus* (Scorpaeniformes) (Whitear, Mittal, 1986) и настоящего иглобрюха *Tetraodon fluviatilis* (Tetraodontiformes) (Mittal, Banerjee, 1976) в состав кутикулы входят кислые несulfатированные гликопротеины.

Кутикула рыб сходна с кутикулой взрослых земноводных, которая, впрочем, секретруется первоначально не на поверхность кожи, а в *подкорнеальное* (подроговое) пространство и выделяется на поверхность кожи после линьки (Whitear, 1977).

**Эпидермис** рыб имеет *эктодермальное* происхождение. Он, как *пограничный орган*, обычно физиологически активен и мультифункционален (защитная, сенсорная, транспортная и др. функции). Это находит отражение в его морфологическом строении – сложном рельефе поверхности, наличии многих рядов клеток различных типов (*stratified epithelium*) (рис. 7). Эпидермис костистых рыб образован сравнительно мелкими *базофильными* клетками и разнообразными одноклеточными (см. Henrikson, Matoltsy, 1968a–c; Соколов, Чернова, 1994).

Эпидермис может не полностью покрывать выступающие участки чешуи, но иногда способен заворачиваться и на нижнюю часть чешуи. Например, у тилапии *Tilapia mossambica* (Perciformes) эпидермисом покрыто лишь свободное каудальное поле циклоидной чешуи, а другие (прикрытые) поля свободны от него. У рыб, у которых чешуя залегает неглубоко в дермальном слое, эпидермис покрывает чешую, отражая ее черепичное расположение, но не прочно прикреплен к дерме. У других видов, у которых чешуя глубоко погружена в дерму, разрозненна или полностью утеряна, эпидермис прочно соединяется с дермой (Henrikson, Matoltsy, 1968a). У золотой рыбки *Carassius auratus* (Cypriniformes) он покрывает каудальное поле (Neave, 1940).

Поверхность эпидермиса рыб имеет сложный рельеф, который выглядит, как *папиллярный узор* – складки собраны в микрокольца и микрососочки (Chu, 1935; Oosten, 1957; Junqueira, 1973). Наружная поверхность шестиугольных эпидермальных клеток имеет папиллярный рисунок в виде концентрически закрученных параллельных гребней. Папиллярный узор известен у тунцов *Thunnus*, желтохвостов *Seriola* (Perciformes), голубого гурами *Trichogaster trichopterus trichopterus*, длинноперых губанов *Lachnolaimus* (Perciformes), серебристой сайды *Pollachius pollacius* (Gadiformes) (Хазиев, 1991). Высота таких гребней равна 0,5 мкм, а расстояние между ними – 0,5–1,5 мкм.

По нашим данным, папиллярные гребни располагаются беспорядочно на поверхности крупных эпидермальных клеток (эл. 43, В, лабео). На каждой клетке имеется от двух до пяти-шести штук концентрических, но не замкнутых, полулунных или дугообразных гребней.

Вероятно, папиллярный рисунок эпидермиса чешуи свидетельствует о сильном механическом давлении на этот эпидермис со стороны тесно прилегающей твердой кальцинированной костной ткани чешуи (Lanzing, Nagginbotham, 1974). Известно также, что папиллярный узор хорошо выражен в участках эпидермиса между лучами плавников.

Возможно, этот рельеф способствует удерживанию слизи на поверхности кожи и улучшает гидродинамические свойства тела рыбы. Эти поверхностные микроскладки, вместе со слизью принимают участие в закрытии ран, так как могут сдвигаться путем сжатия их базальных тонофиламентов (см. Ferri et al., 1977; Hunter, Nayudee, 1978; Pohla-Gubo et al., 1981). Благодаря складкам увеличивается площадь продуцирующего слизь эпидермиса, что улучшает газообмен.

Поверхность эпидермиса имеет многочисленные округлые поры диаметром 1–6 мкм. Видимо, это протоки слизистых кожных желез. Многие поры приурочены к местам разрывов между бугорчатыми валиками или гребнями, но поры имеются также и над валиками.

В эпидермисе рыб, в отличие от такового млекопитающих, отсутствует четкое подразделение на слои и, как правило, не развиты *кератинизированные* (ороговевшие) структуры. Ороговение все же встречается на чешуйках некоторых карповых рыб Cyprinidae – ельцов *Leuciscus*, горчаков *Rhodeus* и др., и в «брачном наряде» у лососевых Salmonidae. Ороговевшие клетки найдены в эпидермисе у рыбы-ножа *Gymnotus albifrons* (Cypriniformes) (Srivastava, 1980). У усача *Barbus sophor* (Cypriniformes) ороговевают наружные свободные края эпителиальных клеток, но эти клетки не слущиваются, остаются метаболически активными, синтезируют кислые сульфатированные гликозамингликаны. У лишенного чешуйного покрова пресноводного индийского багария *Bagarius bagarius* (Siluriformes) имеются многочисленные эпидермальные возвышенности, разделенные правильно расположенными глубокими впадинами. Эти пятиугольные возвышения эпидермиса покрыты «мертвыми» ороговевшими клетками (Mittal, Datta Munshi, 1970).

Толщина эпидермиса и число рядов клеток сильно варьируют не только у разных видов, но и в разных участках тела, периоды онтогенеза, и в разные сезоны (табл. 2). Обычно на дорсальной поверхности тела эпидермис состоит из 12–15 слоев. Его толщина меньше на боках и минимальна на плавниках (четыре-пять слоев). Гибогнатусы *Hybognatus* (Cypriniformes) отличаются очень толстым эпидермисом, покрывающим чешуи (Cockerell, Callaway, 1909). Толщина эпидермиса неодинакова на дорсальной и вентральной поверхностях чешуи, например, у усачей рода *Barbus* соответственно 12–25 и 3–4 слоя (Домбровский, 1961). У северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* (Pleuronectiformes) эпидермис состоит из 4–6 слоев, содержит пигментные клетки и многочисленные слизистые клетки (Brown, Wellings, 1969). Возрастные особенности эпидермиса найдены у сазана *Cyprinus carpio*: с возрастом (изучали годовалого, двух- и трехлетнего сазанов) толщина эпидермиса увеличивается (соответственно возрастам – 63, 84, 136 мкм) в основном за счет увеличения размеров желез, так как толщина самого слоя эпидермальных клеток сокращается (Алматов, Ибрагимов, 1984).

У самок некоторых видов рыб эпидермис толще, чем у самцов. Например, это установлено для речного угря *Anguilla anguilla* (Saglio et al., 1988), причем вариации его толщины в разных участках тела оказались небольшими (Jakubowski, 1958, 1960).

Гистогенез эпидермиса изучен недостаточно. Строение эпидермиса на различных стадиях личиночного и постличиночного развития описано у речного угря *A. anguilla* (Bremer, 1973; Bertolini et al., 1979), а постепенное утолщение и дифференциация эпидермиса у эмбрионов (длиной 6–20 мм), мальков (25 мм), молоди (150 мм) и взрослых (300 мм) изучено у микижи *Parasalmo mykiss* (Tinozzi,

**Таблица 2.** Толщина и многорядность эпидермиса у разных видов костистых рыб (по данным разных авторов)

Вид, участок тела	Толщина эпидермиса, <i>lim.</i> , мкм,	Число рядов клеток, <i>lim.</i>	Автор
Сазан <i>Cyprinus carpio</i> , разные участки тела	136	Нет данных	Алматов, Ибрагимова, 1984
Речная камбала <i>Platichthys flesus</i> , разные участки тела	33,7–38,4	То же	Jakubowski, 1958
Обыкновенный мерланг <i>Merlangius merlangus</i>	Нет данных	5	Bullock et al., 1976
Корюшки <i>Osmerus</i> sp., голова, спина плавники	То же	12–15 4–5	Oosten, 1957
Малоплавниковая моллинезия <i>Poecilia sphenops</i> , разные участки тела	50–70	7–10	Yoshizaki, Tamura, 1978

1971). У эмбрионов обыкновенного вьюна *Misgurnus fossilis* (Cypriniformes) в период дифференцировки *эктодерма* местами становится двухрядной; ее клетки уплощаются, активно *митотически* делятся; среди них появляются клетки с зернистыми включениями (Берлин, 1951). С момента вылупливания, сначала на переднем конце личинки, а затем по всему телу, появляются слизистые клетки, становятся заметными митотически активные клетки. У личинки сначала на переднем конце тела, а затем и по всему телу эпидермальный пласт становится трехрядным, а затем многорядным, как у взрослых особей. У только что вылупившейся личинки морской камбалы *Pleuronectes platessa* эпидермис двухрядный, содержит эпителиальные (*мальпигиевы*), *хлоридные* и слизистые клетки. Эпидермис полностью формируются к 60-му дню после вылупливания (Roberts et al., 1973).

Некоторые авторы выделяют три основные зоны эпидермиса: кутикулу, собственно эпидермис, базальную мембрану (Roberts, Bullock, 1980b); другие при описаниях разграничивают *герминативный* (базальный, *stratum germinativum*), средний и поверхностный слои, или наружный и внутренний слои (см. Oosten, 1957; Henrikson, Matoltsy, 1968a; Whitear, 1986). В базальном слое имеются клетки, содержащие филаменты (*filament-containing cells*) – цилиндрические или овальные клетки, длинная ось которых проходит перпендикулярно поверхности эпидермиса. Клетки поверхностных слоев обычно уплощенные, т.е. по мере продвижения к поверхности кожи, эпидермальные клетки приобретают уплощенную или чешуйчатую форму. На поверхности они периодически отмирают и слу-

щиваются. Клетки эпидермиса соединяются посредством *матрикса* (*viscous cement*). Митотическая активность клеток герминативного слоя обеспечивается питательными веществами, проникающими в эпидермис через межклеточное вещество. Она не связана с доставкой питательных веществ через кровеносную систему дермального слоя.

Строение эпидермиса, его клеточный состав сильно варьируют у разных систематических групп. Эпидермис наиболее разнообразно устроен у камбаловых *Pleuronectidae* и скумбриевых *Scombridae* (Roberts, Bullock, 1980a–c).

В начале прошлого века были предприняты попытки классифицировать эпидермис рыб (Павловский, 1909, 1910). Было выделено пять типов эпидермиса.

1) Обыкновенный, наиболее распространенный, состоит из нескольких рядов однообразных клеток; базальный ряд образован цилиндрическими клетками, средние ряды – полигональными, а поверхностные – уплощенными, покрытыми тонкой кутикулой клетками.

2) В дополнение к глубоким рядам, построенным по типу 1 (*stratum plasmaticum*), имеются поверхностный слой, состоящий из слизистых желез (*stratum mucosus*).

3) Эпидермис содержит звездчатые клетки, соединенные друг с другом десмосомами: например, у черноморской скорпены-ерша *Scorpaena porcus* (*Scorpaeniformes*).

4) Тип 1 или тип 3, дополненные блуждающими клетками, например лимфоцитами: у сазана *Cyprinus carpio* (*Cypriniformes*).

5) Эпидермис типа 1, поверхностные слои которого подвергаются ороговению.

Ультраструктурная организация эпидермиса описана для целого ряда видов (см. обзор: Henrikson, Matoltsy, 1968).

В эпидермисе, включая участки, покрывающие чешую, располагаются многочисленные железистые клетки. Они производят слизь, выполняющую разные функции: осморегуляции, защиты, уменьшения трения, химической коммуникации и др. Выводные протоки этих желез хорошо различимы на поверхности чешуи, покрытой эпидермисом. Они выглядят как округлые углубления. Классификация этих желез разработана (см. обзоры – Whitear, 1986; Соколов, Чернова, 1994). Среди *обычных кожных желез* выделяют собственно *эпителиальные клетки, бокаловидные, колбовидные и мешковидные железы, ионоциты, иридоциты, железы особого строения*. Среди *специфических желез* – феромонные, слизистые, защитные, железы эмбрионов и личинок, ядовитые, светящиеся, железы *ампулярных органов, органов боковой линии, слизевых каналов и ямок*.

Чешуи большинства видов рыб имеют серебристый налет или блеск благодаря кристаллам гуанина. Гуанин представляет собой продукт распада белков. Он накапливается в специальных клетках эпидермиса – *гуанофорах* и *иридоцитах*. При удалении эпидермиса, налет исчезает. Интересно, что известны случаи появления серебристой (зеркальной) чешуи у видов, для которых это не-



свойственно, например, у обыкновенного ельца *Leuciscus leuciscus* (Cypriniformes) (Beaumont, 1982).

Линька эпидермиса описана у черноморской скорпены-ерша *Scorpaena porcus porcus* (Scorpaeniformes) (Виноградова, 1948). Она проходит сходно с линькой у пресмыкающихся. Причем, сбрасывание прозрачного эпидермиса происходит регулярно, в течение всего года, в среднем через каждые 28 дней, т.е. имеет лунную периодичность. Перед линькой рыба как будто покрыта мутным илом, и ее окраска тускнеет. Такой она остается несколько дней, а затем надувается и резким движением сбрасывает кожу. При этом рыбка трется о камень или водоросли, и тонкая, как папиросная бумага, кожа кусками снимается с тела. В это время ёрш имеет необычный вид, он весь в лохмотьях. После линьки рыба окрашена очень ярко. Сброшенная кожа туловища содержит кожные кармашки, кожа головы – гладкая

Линька эпидермиса известна для двулопастного бычка *Blepsias bilobus* (Scorpaeniformes), тело которого сплошь покрыто мелкими шипиками (Millstein, 1998). Эпидермис сходит пластом, и этот процесс сопровождается определенными поведенческими реакциями, и занимает всего 5 сек, повторяясь каждые два месяца. Перелинявшие рыбы отличаются яркой окраской. Линька позволяет этим рыбам освобождаться от обрастателей, например, водорослей.

Линька проходит у бородавчатки *Synanceia verrucosa*, голая кожа которой покрыта бородавками и выростами, и у *Inimicus filamentosus* (Scorpaeniformes) (Fishelson, 1973). Также она характерна для конгиопода *Congiopodus* (= *Agriopus*) spp. (Scorpaeniformes) (Gilchrist, 1920), долгопера *Dactylopterus volitans* (Scorpaeniformes) (Heldt, 1927) и пегаса-дракона *Eurypegasmus draconis* (Scorpaeniformes) (Kuitert, 1985; Herold, Clark, 1993). Однако гистологическое изучение процесса линьки у рыб до сих пор не проведено.

**Эпителиальные клетки.** Основу эпидермиса составляют эпителиальные клетки, которые могут быть отнесены к железистым. Именно эти клетки участвуют в создании кутикулы и, частично, слизи. Они присутствуют во всех слоях эпидермиса, обычно за исключением самого наружного; у представителей тресковых Gadidae (Gadiformes) их топография более сложная (см. Roberts, Bullock, 1980a–c). У гуппи *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes) уплощенные клетки выстилают верхние слои (Schwerdtfeder, 1978), а у американской щуки *Esox americanus* (Salmoniformes) эпителиальные клетки разных рядов эпидермиса имеют свои особенности (Merriless, 1974). У индийского полосатого миста *Mystus vittata* (Siluriformes) различают эпителиальные клетки двух типов – базальные столбчатые и опорные полигональные (Saxena, Kulshrestha, 1979).

Строение эпителиальных клеток хорошо изучено. Обычно в многорядном эпидермисе базальные эпидермальные клетки вытянуты вертикально (перпендикулярно поверхности кожи) и связаны с базальной мембраной; в поверхностных слоях они уплощаются и приобретают полигональную форму. Многочисленные десмосомы связывают их между собой, а у некоторых рыб и со слизистыми

железами, что указывает на общее эпителиальное происхождение этих клеток (например, у северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon*, Pleuronectiformes (Brown, Wellings, 1970)). Поверхностные эпителиальные клетки остаются метаболически активными, что доказано электронно-микроскопическими и гистохимическими исследованиями. Например, у обыкновенного мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* (Siluriformes) в них присутствуют  $\text{NH}_2$ -группы белков, основные белки, основные нуклеопротеины, аргинин, тирозин и отсутствуют сульфгидрильные группы, дисульфидные связи цистина и кератина, что и указывает на отсутствие ороговения эпидермиса (Rai, Mittal, 1976). У красной морской собачки *Blennius sanguinolentus* (Perciformes) в этих клетках найдена активность оксиредуктазы; у ленточного змееголова *Channa striata* (Perciformes) и усача *Barbus sophor* (Cypriniformes) – активность сукцинатдегидрогеназы, щелочной фосфатазы и эстеразы (Mittal, Banerjee, 1975; Agarwal et al., 1979).

Секреторная деятельность эпителиальных клеток не вызывает сомнений (см. Roberts, Bullock, 1980; Whitear, 1986). Однако, это свойственно вовсе не всем видам рыб. Исследования серебряного карася *Carassius auratus* и бронзового панцирника *Corydoras aeneus* (Siluriformes) показывают, что эпителиальные клетки служат в качестве не секретирующих, а опорных элементов (Henrikson, Matoltsy, 1968). Секретирующие же эпителиальные клетки выделяют вещества полисахаридно-белковой природы (Junqueira, 1973). У обыкновенной кучии *Amphipnous cuchia* (Synbranchiformes) – слабокислый гликопротеин, отличающийся от секрета слизистых желез (Mittal et al., 1980), а у красной морской собачки *Blennius sanguinolentus* (Perciformes) – сходный с ним секрет. При отсутствии специальных слизистых желез, эпителиальные клетки с успехом заменяют их. У сазана *Cyprinus carpio* они секретируют кислые гликопротеины с многочисленными карбоксильными и сульфатными радикалами, которые входят в состав *гликокаликса* (поверхностного слоя клеток) (Espuelas et al., 1984). У электрического сома *Malapterurus electricus* (Siluriformes) эти клетки продуцируют белковый материал, незначительное количество гликогена и нейтральные гликозамингликаны (Carmignani, Zaccone, 1974). У угрехвостого сома *Plotosus lineatus* (Siluriformes) – нейтральные и кислые гликопротеины (Zaccone, Cascio, 1981). Участие эпителиальных клеток в *мукогенезе* (производство слизи) описано у гольца-ботии *Orthrias botia* (Cypriniformes) (Banerjee, Mittal, 1980).

Основной морфологической характеристикой эпителиальных клеток служит наличие плотных *тонофиламентов* в цитоплазме, связанных с десмосомами. У американского речного угря *Anguilla rostrata*, по мере роста особи, число тонофиламентов в клетках увеличивается (Leonard, Summers, 1976). Толщина отдельных тонофиламентов обычно равна 7–12 нм. Когда клетка сдавлена, ее тонофиламенты ориентированы вертикально. Они могут образовывать петлистые пучки, лежащие поперек и служащие для поддержания *перинуклеарной* цитоплазмы. Благодаря тонофиламентам эпидермальные клетки гуппи *Poecilia*

*reticulata* и обыкновенной скалярии *Pterophyllum scalare* (Perciformes) в культуре способны к спонтанным движениям посредством сокращений и образования выступов. У этих рыб тонофибриллы собраны в плотно упакованные нитевидные структуры длиной 0,3–3,0 мкм и пучки параллельных нитей диаметром 5–10 нм (Bereiter-Hahn, 1971). Подвижность клеток способствует их участию в механической защите и заживлении ран.

Ядро клетки окружено органеллами, в основном *митохондриями*, занимает центральное положение в клетке и имеет ядрышки. По мере продвижения клетки к поверхности эпидермиса, увеличивается число тонофиламентов, хорошо развиты шероховатый эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, дистально расположенные многочисленные секреторные пузырьки, число, размеры и электронная плотность которых сильно варьируют. По-видимому, пузырьки содержат мукоидные вещества (Bremer, 1978; Yoshizaki, Tamura, 1979). Отделение секрета происходит мерокриновым способом в межклеточное пространство и/или на поверхность кожи.

У индийского полосатого миста *Mystus vittata* (Siluriformes) (Saxena, Kuls-hrestha, 1980) и обыкновенного мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* (Siluriformes) в эпителиальных клетках базального, средних и наружных слоев эпидермиса обнаружены нейтральные липиды, фосфолипиды и холестерин (Mittal et al., 1976). Эти вещества, вероятно, принимают участие в создании кожного защитного барьера.

Считается, что эласмоидная чешуя имеет исключительно дермальное происхождение, а эпидермис не участвует в ее производстве. Вместе с тем, на примере данио рерио *Danio rerio* (Cypriniformes) показано, что во время регенерации чешуи подобные эмали протеины эпидермиса откладываются на поверхности чешуи и способствуют утолщению ее верхнего слоя (Sire et al., 1997). Следующие факты подтверждают это предположение.

1) Эпидермис находится в прямом контакте с чешуей и отделен от нее только структурой, похожей на базальную мембрану.

2) Дермальные элементы отсутствуют на поверхности чешуи, за исключением поверхности радиальных лучей.

3) Кристаллы минералов поверхности чешуи ориентированы перпендикулярно ей, в то время как кристаллы минералов более глубоких слоев коллагенового матрикса чешуи располагаются дисперсно.

4) При декальцинации матрикс поверхности чешуи освобождается от коллагеновых волокон, но содержит нежные электронно-плотные гранулы, которые, иногда образуют слои.

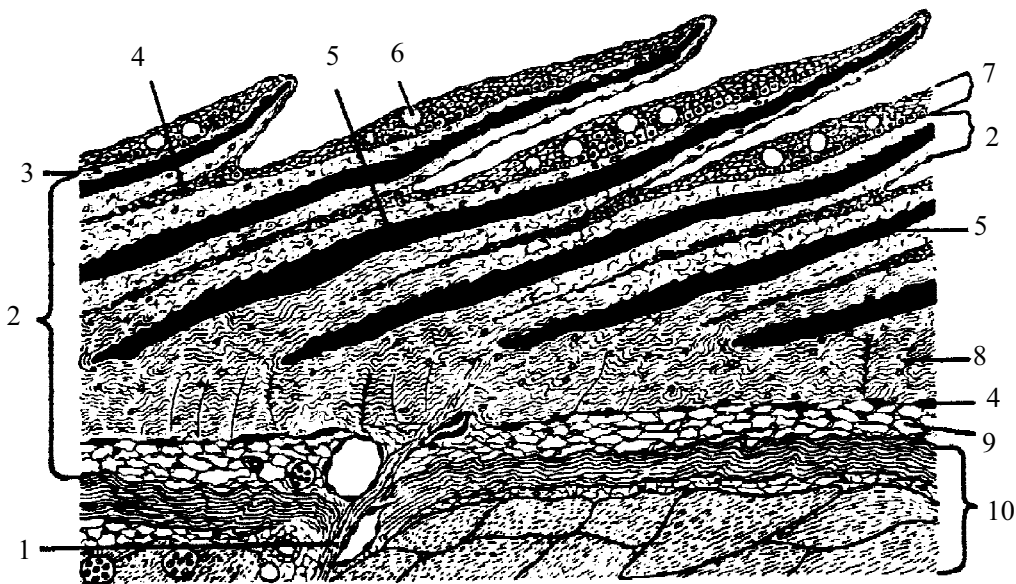
Эпителий, покрывающей чешуи может быть использован для определения хромосомного набора вида (Denton, Howell, 1969).

**Дерма.** Собственно кожа (кориум, дерма) костистых рыб гораздо толще эпидермиса и характеризуется правильным расположением волокнистых структур, пересекающихся под разными углами, и непрочным закреплением и разнообрази-

ем костных чешуй. Она происходит из эмбриональной *мезенхимы*, т.е. имеет *мезодермальное* происхождение. У тех видов, у которых чешуя залегает в верхних слоях дермы, дерма разделяется на тонкий неплотный поверхностный слой – *stratum vasculare (stratum spongiosum)* и толстый и плотный нижний слой – *stratum compactum* (см. Oosten, 1957; Henrikson, Matoltsy, 1968a). Поверхностный слой содержит чешуи, между которыми разбросаны свободные пучки коллагеновых волокон, фибробласты, пигментные клетки (рис. 7). Плотный нижний слой – более узкий, образует границу между дермой и подкожной тканью. Проксимальные концы чешуй достигают этого слоя. Рыхлая соединительнотканная прослойка (*subcutis*) отделяет дерму от подлежащих мышц. Соотношение различных слоев кожи изменяется в онтогенезе. Например, в онтогенезе кожные карманы чешуй формируются после появления молодых чешуек и, вероятно, не влияют на расположение чешуи (Neave, 1940).

Толщина дермы зависит от компактности слоев. Она варьирует у разных видов. При искусственной стимуляции полового созревания, толщина дермального слоя увеличивается по мере увеличения длины рыбы и развития половых продуктов, а толщина эпидермиса не изменяется. В то же время в эпидермисе уменьшается число слизистых клеток.

Отличительной чертой дермального слоя рыб является горизонтально-волнистая вязь пучков коллагеновых волокон. В кожном покрове японского морского судака *Lateolabrax (=Labrax) japonicus* количество коллагена со-



**Рис. 7.** Строение кожи костистых рыб (на примере желтого окуня *Perca flavescens*, Percidae, Perciformes) (по: Oosten, 1957). 1 – септа; 2 – дерма; 3 – базальная мембрана; 4 – пигментная клетка; 5 – чешуя; 6 – слизистая железа; 7 – эпидермис; 8 – плотная фиброзная ткань; 9 – подкожная ткань; 10 – мышцы.

ставляет 51,4% от базовой *лиофильной* сухой массы вещества (Nagai, Suzuki, 2000; см. Киладзе, 2004б). У атлантического лосося *Salmo salar* (Salmoniformes) соотношение кожных слоев (эпидермиса, дермы) и подкожной клетчатки составляет соответственно 1,6%; 79,3% и 19,1% толщины кожи (табл. 3) (Киладзе, 2004а). Поверхностный слой дермы характеризуется менее плотной структурой, так как именно в этом слое залегают чешуя, кровеносные сосуды, пигментные клетки и жировые включения. Поверхностный слой формирует чешуйные карманы, что придает поверхности дермы оригинальный ворсисто-шероховатый рельеф. Глубокий слой составляет основу дермы. Он представляет собой плотный массив из волнообразных пучков коллагеновых волокон, ориентированных в строго горизонтальном направлении. Такие пучки периодически пронизываются поперечными пучками коллагеновых волокон. Пространственная организация этого слоя дермы может быть описана как *аркатурная* – продольные и поперечные пучки формируют дугообразный свод, поддерживаемый «колоннами». Такая структура придает прочность этому слою. Жировые клетки локализуются в верхней части глубокого слоя. Они залегают вдоль пучков коллагеновых волокон. Их численность и размеры меняются в разных участках кожного покрова и максимальны в коже хвостового стебля.

Подкожная жировая клетчатка резко отграничена от дермы, но образует сплошной слой лишь на хвостовом стебле. Она состоит из групп жировых клеток и пронизана сетью коллагеновых волокон. Жир придает коже рыб специфический запах, состав жирных кислот известен для атлантического лосося *Salmo salar* (Salmoniformes) (Киладзе, 2005а). Ненасыщенные кислоты составляют 26,10%; мононенасыщенные кислоты – 35,86%; полиненасыщенные кислоты – 33,26%; не идентифицированные кислоты – 4,78%. Большое количество ненасыщенных жирных кислот придает жиру жидкую консистенцию, а ряд этих кислот обладает природной прогорклостью.

**Таблица 3.** Морфометрия слоев кожи атлантического лосося *Salmo salar* (Salmoniformes) (по: Киладзе, 2004а)

Слои	Толщина, мкм, $X \pm m_x$	
	Дорсальная часть тела	Вентральная часть тела
Эпидермис	13 ± 1	8 ± 1
Дерма:		
поверхностный слой	211 ± 11	148 ± 12
глубокий слой	514 ± 7	381 ± 10
Пучки коллагеновых волокон дермы:		
поверхностный слой	13 ± 2	9 ± 1
глубокий слой	16 ± 1	11 ± 2

У слота *Leiostomus xanthurus* и скипджека *Katsuwonus pelamis* (Perciformes) дермальный слой содержит несколько слоев коллагеновых волокон, располагающихся под углом к поверхности кожи (Hebrank M.R., Hebrank J.H., 1986). У первого вида этот угол равен  $45^{\circ}$ – $80^{\circ}$ , а у второго –  $55^{\circ}$ – $75^{\circ}$ . Количество слоев коллагеновых волокон также различно; у слота оно больше, чем у скипджека. У обоих видов кожа хорошо растяжима в продольном направлении, но у слота кожа наименее растяжима вдоль волокон, а у скипджека она хорошо растягивается и вдоль волокон. Механические свойства кожи этих видов нельзя объяснить простыми механизмами взаимодействия сил растягивания, пересекающихся в двух направлениях. «Наружная связка» между растягиванием кожи вдоль тела рыбы не влияет на растягивание дермы, или влияет очень слабо. Вероятно, это предохраняет чешую от выпадения из кожных карманов.

Необычно строение дермы у луны-рыбы *Mola* (Tetraodontiformes), у которой шершавая кожа укрепляется снизу за счет крепкого хрящевидного слоя, достигающего толщины 6 см (Oosten, 1957). У липарисов *Liparis* (Scorpaeniformes) кожа отделена от мышц слоем прозрачной желеобразной ткани толщиной примерно 2 см. У северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* (Pleuronectiformes) чешуи располагаются в поверхностном слое дермы, состоящем из рыхлой соединительной ткани (Brown, Wellings, 1969). Такая же рыхлая соединительная ткань входит в промежутки между перекрывающимися чешуями, что отличает этот вид от некоторых других рыб, у которых эпидермис захватывает и участки перекрывания чешуй (см. Nelsen, 1953; Henrikson, Matoltsy, 1968a). Ниже содержащего чешую слоя лежит толстый слой плотного, компактного коллагена, покрывающего мышцы.

Дерма принимает участие в формировании чешуи (см. ниже). Например, у двухпятнистой цихлазомы *Cichlasoma octofasciatum* и хромиса-красавца *Hemichromis bimaculatus* (Perciformes) в дермальном слое и на поверхности чешуи выявлены шаровидные структуры диаметром примерно 1 мкм, образующие поверхностный слой чешуи (Sire, 1988). Эти структуры содержат игольчатые кристаллы, ориентированные радиально, а местами собранные концентрически. Они лежат вдоль пучков коллагеновых волокон дермы и мигрируют к поверхности чешуи. После слияния с фронтом минерализации чешуи, шаровидные структуры исчезают, а минеральные вещества сосредотачиваются в виде зернистых полосок у внешнего пограничного края чешуи. Кроме того, особые пучки коллагеновых волокон, идущие перпендикулярно поверхности кожи от эпидермиса к поверхности чешуи, вероятно, участвуют в ее закреплении в коже (Sire, 1985).

У некоторых видов рыб, покрытых чешуей (например, лососевых Salmonidae) или лишенных ее (кошачьи сомы Ictaluridae, Siluriformes) кожа настолько прочная, что ее используют в кожевенном производстве (см. Oosten, 1957; Киладзе, 2005; см. Главу 7).

**Пигмент.** Окраска очень важна для животных, и большинство пигментов найдено в их коже. Цвет может формироваться несколькими путями, включая

пигментные молекулы и разложение света. Например, большинство голубых окрасок создается не пигментами, а преломлением световых лучей (*структурные цвета*) и являются цветовыми иллюзиями. Большинство черных, коричневых, красных, оранжевых и желтых окрасок возникают благодаря пигментным клеткам, называемым *хроматофорами*. Наиболее важными из них являются *меланофоры*, которые содержат пигмент меланин в клеточных органеллах, называемых *меланосомами*. Меланофоры выполняют три главные функции: защита кожи от ультрафиолетового облучения, покровительственная или, напротив, сигнальная окраска при осуществлении поведенческих реакций. Имеется два типа меланофоров: дермальные меланофоры и эпидермальные меланофоры. Кроме того, присутствуют *иридофоры*, *ксантофоры* и *эритрофоры*. Эти пигменты содержат гуанин, желтый и красный пигменты, соответственно. Гуанин отражает световые лучи и придает структурам серебристый блеск. Он присутствует в коже рыб в наибольшем количестве.

Пигментные клетки имеются во всех слоях кожи рыб. Их основная часть располагается на границе эпидермиса и дермы. Меланоциты в виде зернистых образований черного цвета формируют своеобразный ободок, который повторяет и сопровождает весь микрорельеф поверхности дермы. Пигментация наиболее сильно выражена на спинной поверхности тела. Эласмоидная чешуя тесно связана с меланофорами и поэтому служит прекрасным объектом для изучения внутриклеточных перемещений (по микротрубочкам-канальцам) таких органелл как *меланосомы* (пигментные гранулы), например, под воздействием гормонов и во взаимодействии с другими клеточными элементами (см., например, Ohta, 1974; Rodionov et al., 1998). Ответная реакция меланофоров чешуи на локальное световое облучение изучено у *Zacco temmincki* (Cypriniformes) (Iga, Takabatake, 1986). В темноте меланофоры вызывают агрегирование меланосом, а на свету – их дисперсию. Передвижение меланосом внутри меланофоров контролируется адренергическими нервными волокнами, что показано на примере меланофоров чешуи медаки *Oryzias latipes* (Beloniformes) (Yamada et al., 1984). Изолированная чешуя служит моделью для изучения внутриклеточных процессов, например движения пигментных гранул в меланофорах под воздействием самых различных факторов (см. обзор – Ohta, 1974). Обычно область распространения меланофоров и хроматофоров захватывает свободный каудальный край чешуи. Меланофоры имеют дендритные отростки и форму, напоминающую фибробласты и содержат черный пигмент. Хроматофоры округлой формы, желтые или оранжевые у разных видов. Меланофоры присутствуют на двух локальных плоскостях у большинства видов рыб и еще на одной, растущей прямо на поверхности самой чешуи.

У зимней камбалы *Pleuronectes (=Pseudopleuronectes) americanus* (Pleuronectiformes) при удалении эпидермиса, покрывающего чешую и образующего слизевой барьер (*in vitro*), реакция дермальных меланофоров на ионы кальция и натрия, а также экзогенный норадреналин убыстряется в 1,5–3 раза (Vokey, Burton, 1998).

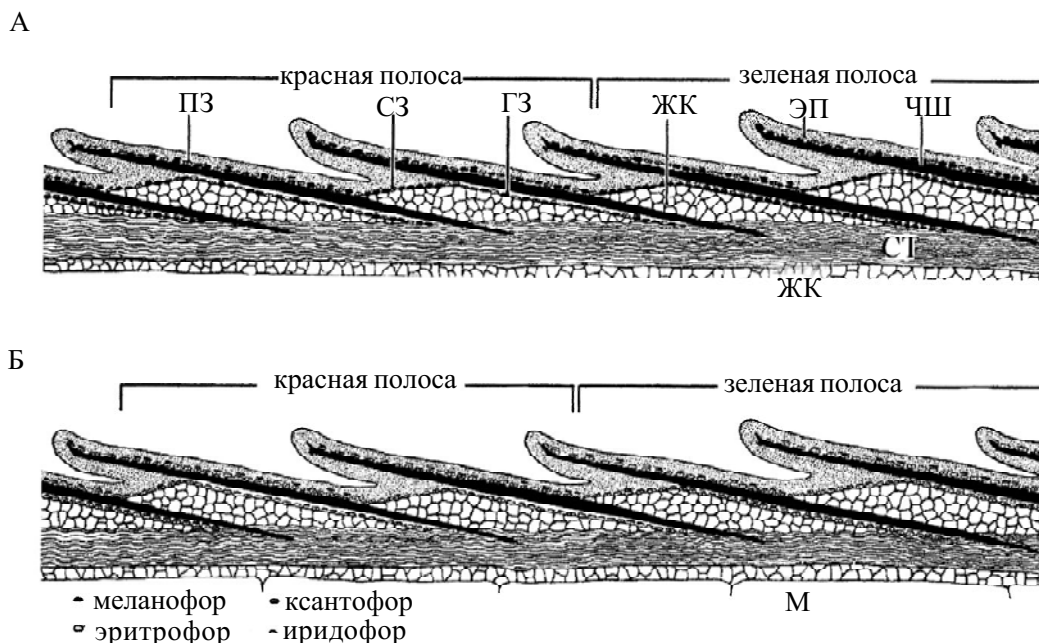
У *Leporinus friderici* (Anastomidae, Characiformes) под *гипосквamousой* чешуи (нижним слоем *склеробластов*, продуцирующим коллагеновый матрикс чешуи) располагаются меланофоры, примыкающие к склеробластам и, вероятно, участвующие в производстве матрикса чешуи (Zylberberg, Meunier, 1996). Это предполагает близкое родство меланофоров и склеробластов, общность их происхождения от одних и тех же *стволовых клеток* и от *ганглионарной пластинки*.

У самцов огненного барбуса *Puntius (=Barbus) conchoni* (Cypriniformes) в начале хвостового стебля имеется черное пятно, окраска которого определяется меланофорами чешуи. Эти меланофоры неоднородны. В зависимости от степени ветвления отростков различают меланофоры семи типов, принадлежащих к двум системам – глубоко лежащих и поверхностно лежащих меланофоров (как и на остальной поверхности тела) (Dubey, Jain, 1983). Черная пигментация обусловлена целым рядом особенностей кожной пигментной системы. В черном пятне больше глубоко лежащих меланофоров и меланосом в меланофорах обеих систем. Отростки поверхностных меланофоров с многочисленными *анастомозами*. Здесь разделительный слой тоньше между поверхностными и лежащими глубоко меланофорами, а размеры поверхностных меланофоров и глубина их залегания больше, чем в других участках тела.

Детально изучены особенности окраски обыкновенного карпа *Cyprinus carpio carpio*, разводимого во многих странах, в том числе в Японии, где этот вид под названием *кои* (Koi), считается «живым искусством», так как многолетняя селекционная работа позволила вывести породы разнообразных цветов (<http://www.urban.ne.jp/home/Koistaff/eindex.html>). Цвет карпа зависит от концентрации пигментных клеток в разных слоях кожи. Так, в эпидермисе, покрывающем каудальное (свободное) поле чешуи присутствуют красные, черные и прозрачные (белые) пигментные клетки. В коже между чешуями также имеются пигментные клетки, что связывают с доступностью кислорода. Под чешуями в дермальном слое пигментные клетки немногочисленные. Срединный слой дермы располагается между чешуями и выстилает карман, покрывая наружное (прикрытое передней чешуйкой) поле чешуи. Эта кожа очень эластичная и мягкая. Она также содержит пигментные клетки. Нижний слой кожи, примыкающий к подкожной мускулатуре, имеет меланофоры и ксантофоры. У породы *кива* (Kiwa) спина (по направлению к хвосту) и бока красного цвета. Создано несколько разновидностей кива (Kamitori Kiwa, Maruzome, Kanzai) в зависимости от деталей окраски. У породы *Sashi* (Sashi of hi, Sashi of sumi) пигментные клетки располагаются в среднем слое кожи и просвечивают сквозь бесцветные чешуи. У породы *фукурин* (Fukurin) (двух типов) окраска достигается сочетанием пигментации кожи и чешуй.

В отдельной чешуйке обыкновенного макропода *Macropodus opercularis* (Perciformes) имеются три зоны расположения хроматофоров (Goodrich, Smith, 1937). Все хроматофоры лежат в дермальном слое на разных уровнях (рис. 8). У альбиносов меланофоры отсутствуют.





**Рис. 8.** Расположение хромотофоров в коже обыкновенного макропода *Macropodus opercularis* (Belontiidae, Perciformes) (по: Goodrich, Smith, 1935). Продольный срез. Ув.  $\times 80$ . А – обычно окрашенная рыба; Б – рыба-альбинос. Зоны расположения хромотофоров: ПЗ – поверхностная; СЗ – срединная; ГЗ – глубинная. ЖК – жировая клетка; ЧШ – чешуя; М – подкожная мускулатура

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЕ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА РЫБ

Упоминания о наличии или отсутствии чешуи у рыб встречаются уже в XVI в., в частности, в работе Геснера, изданной в 1558 г. (см. Суворов, 1948). Первое сообщение о рельефе и отметинах на чешуе рыб приведено Бореллусом (Borellus, 1656; здесь и далее ранняя литература цит. по: Marett Tims, 1906). По-видимому, это результаты первого микроскопического изучения чешуи. Судя по приводимым автором иллюстрациям, он различал склериты и радиальные каналы. Девятью годами позднее Хоук (Hooke, 1665) опубликовал детальное сравнительное исследование чешуи камбалы (вид не указан) (Pleuronectiformes) и кошачьей акулы *Scyliorhinus canicula* (Selachiformes). Он заметил, что чешуи частично погружены в кожу, поверхностный рельеф образован многочисленными мелкими иглами или колючками, а латеральные части чешуи имеют фиброзное строение. Затем голландский естествоиспытатель Ливенгук (Leeuwenhoek, 1685, 1698) обнаружил годовые элементы структуры чешуи рыб, а позднее он разрезал чешую карпа *Cyprinus carpio* (Cypriniformes) для определения толщина этих слоев. Он выдерживал чешую долго в воде для размягчения ее поверхности и резки ее под определенным углом. Такая техника затем использовалась веками для выявления слоистых структур. Автор обнаружил чешую у речного угря *Anguilla anguilla* (Anguilliformes) и считал свое

открытие очень важным для народов иудейского вероисповедания, так как и по сей день, рыба, лишенная чешуи и плавников не входит в перечень *кошерной* (разрешенной к употреблению «чистой») пищи. Кроме того, Ливенгук описал черепичное строение чешуи, расположение ее рядами, и вариабельность ее строения и размеров в разных участках тела рыбы. Автор распознал склериты и считал их краями успешно растущей чешуи. Он первым высказал предположение, что кольца на чешуе могут служить для определения возраста рыбы. В XVIII в. появляются многочисленные, но незначительные по полученным данным и выводам исследования чешуи. Предложен первый термин для обозначения поверхностного прозрачного слоя чешуи – *аргентин* (Argentin), исследовался химический состав чешуи.

В XIX в. продолжается интенсивное изучение чешуи. В 1824 г. Кунтцман (Kuntzmann) установил, что строение чешуи может служить диагностическим признаком на уровне рода, и предложил разделять чешую рыб на семь групп, которые включали, но под другими терминами, основные типы чешуи, выделяемые в настоящее время – ктеноидную и циклоидную. Первое серьезное исследование чешуи предпринял Агассис в 1834 г. Результаты своих исследований он опубликовал в работе: «Recherches sur les poisons fossilis». На основе строения чешуи автор разделил всех рыб на Placoids, Ganoids, Stenoids, Cycloids, а позднее выделил Clupeoids. В связи с выделением последней группы следует отметить, что, как упоминалось ранее, действительно чешуя сельдеобразных рыб (Clupeiformes) имеет весьма специфическое строение. Этому автору принадлежит идея о том, что каждая вновь сформированная часть чешуи подрастает снизу и присоединяется к нижней поверхности предшествующей части чешуи. Более детально строение чешуи изучил Мандл (Mandl, 1839). Он обратил внимание на фиброзную часть чешуи, а поверхность чешуи сравнил с хрящом и описал ее как состоящую из отдельных разобщенных телец (corpuscules, валиков). Радиальные лучи обозначались как *клеточные линии* (cellular lines). Многие выводы этого автора не выдержали испытания временем, но выделение отдельных телец-валиков оказалось важным. Кроме того, он вплотную подошел к правильному объяснению процесса прироста чешуи. В 1873 г. Бедело (Baudelot, 1873) исследовал чешуи многих видов рыб, используя морфометрию и статистику. Он также обратил внимание на число концентрических структур на чешуе, установил кальциевую природу верхнего слоя чешуи и описал процесс роста чешуи как отложение минерального вещества в зоне, формирующей края чешуи. Кроме того, этот автор представил оценку воздействия различных химических реагентов на чешую. Затем следует целый ряд классических работ Мюллера (J. Müller), Гертвига (O. Hertwig), Петерса (Peters), Уильямсона (W.C. Williamson), Хофера (B. Hofer), Клатча (H. Klaatch) и Никерсона (W.S. Nickerson) (все авторы цит. по: Marett Tims, 1906). Позднее начались многоплановые исследования чешуи для решения задач функциональной, экологической и эволюционной морфологии, экологии, палеонтологии и геологии.

В конце XIX – начале XX вв. выполнены основные фундаментальные исследования по морфологии и классификации чешуи: описаны основные типы чешуи, детально изучена морфология и развитие в онтогенезе (помимо перечисленных выше, Klaatsch, 1890; Ryder, 1892; Goodrich, 1907; Hase, 1907, 1911; Nusbaum, 1907; Grunelius, 1912; Rosen, 1913, 1914; Paget, 1920; Goetsch, 1921; Creaser, 1926; Gnadeberg, 1926; Setn, 1934; Fach, 1936; Neave, 1940; Dietrich, 1953; Yamado, Saito, 1953 и др.) (все авторы цит. по: Wallin, 1957). Их работы позволили определить клеточные механизмы дермальной закладки и развития чешуи (и разных ее слоев) в онтогенезе со специальным акцентом на возникновение таких структур как костные гребневидные кольца (склериты) и процессов кальцификации чешуи. Был установлен химический состав чешуи и состав протеиновых волокон (76% коллагена и 24% ихтилептидина) в чешуе, а также их структура и образование.

Впервые чешуя была использована для определения возраста рыб в конце XIX – начале XX вв. (Hoffbauer, 1898–1900). С этого времени она стала одним из главных объектов ихтиологических исследований в качестве регистрирующей структуры, позволяющей не только определять возраст, но производить обратные расчисления темпа роста рыб (Lea, 1910; Lee, 1920; Монастырский, 1926, 1930; Чугунова, 1959; Tesch, 1968, и др.).

В первой половине XX в. делались попытки подробного морфологического описания элементов чешуи, которые принимались за годовые метки, и механизмов образования этих меток. Было четко определено, что чешуя костистых рыб располагается в дермальном чешуйном кармане и состоит из двух слоев: наружного костного слоя и фибриллярной пластинки, расположенной несколько глубже (Lea, 1913; Winge, 1915; Kyle, 1927; Graham, 1928; Петров, Петрушевский, 1929; Neave, 1936a, b и др.). Утвердилось мнение, что поверхность костного слоя – *гиалодентина*, несет гребни, (которые стали именоваться *склеритами*), располагающиеся более или менее параллельно краю чешуи. Было установлено, что фибриллярная пластинка построена из ряда слоев, которые, в свою очередь, состоят из пучков фибрилл. Особо следует отметить подробное гистохимическое исследование норвежского ученого О.Уаллина (Wallin, 1957), который полагал, что значительная часть фибриллярной пластинки кальцинирована; минеральные компоненты присутствуют в форме кристаллов, расположенных вдоль фибрилл. Было установлено, что тесное взаимодействие обоих слоев прослеживается у края чешуи, где и фибриллярная пластинка и костный слой берут начало из одной и той же костной зоны. Рост чешуи осуществляется подрастанием одной фибриллярной пластинки под другую, ранее образовавшуюся. Позднее были получены данные, свидетельствующие, что матрикс костного слоя формируется раньше фибриллярной пластинки (Waterman, 1970).

Образование элементов структуры чешуи некоторые авторы связывали только с изменениями фибриллярной пластинки (Петров, Петрушевский, 1929; Лапин, 1965, 1971). Большинство же исследователей рассматривали все видимые

изменения в структуре чешуи как совокупный результат взаимодействия, роста и развития обоих слоев и чешуйного кармана, продуцирующего их (Neave, 1936a, b; Wallin, 1957; Yamado, 1964; Waterman, 1970). Однако единого мнения о причинах образования склеритов не сложилось. Одни авторы считали, что склериты возникают из-за того, что край растущей чешуи упирается в стенку кожного кармана и поэтому загибается назад (Neave, 1936a, b; Wallin, 1957), а другие доказывали, что склериты образуются в результате тонких клеточных механизмов окостенения самого гиалодентинового слоя (Waterman, 1970).

По мере развития микроскопической техники, проводилось все более детальное исследование тонкой структуры чешуи, были поняты клеточные механизмы ее формирования и прироста, а также процессов регенерации чешуи. Практические задачи таксономии и идентификации таксонов определили развертывание широких исследований в этом направлении.

Также в прошлом веке было продемонстрировано, что чешуя служит важным и, иногда единственным фактическим материалом в палеонтологии, и работы в этом направлении интенсивно ведутся, в том числе в нашей стране (см., например, Обручев, 1964; Воробьева, Обручев, 1964; Ископаемые позвоночные России ..., 2004).

В 1979 г. В.Д. Бурдак представила первую в отечественной и мировой литературе попытку всесторонней функционально-морфологической характеристики панцирного и чешуйного покровов рыбообразных и рыб.

В настоящее время ощущается настоятельная необходимость обобщения и анализа накопленного материала об эласмоидной чешуе рыб, чему и посвящено настоящее исследование.

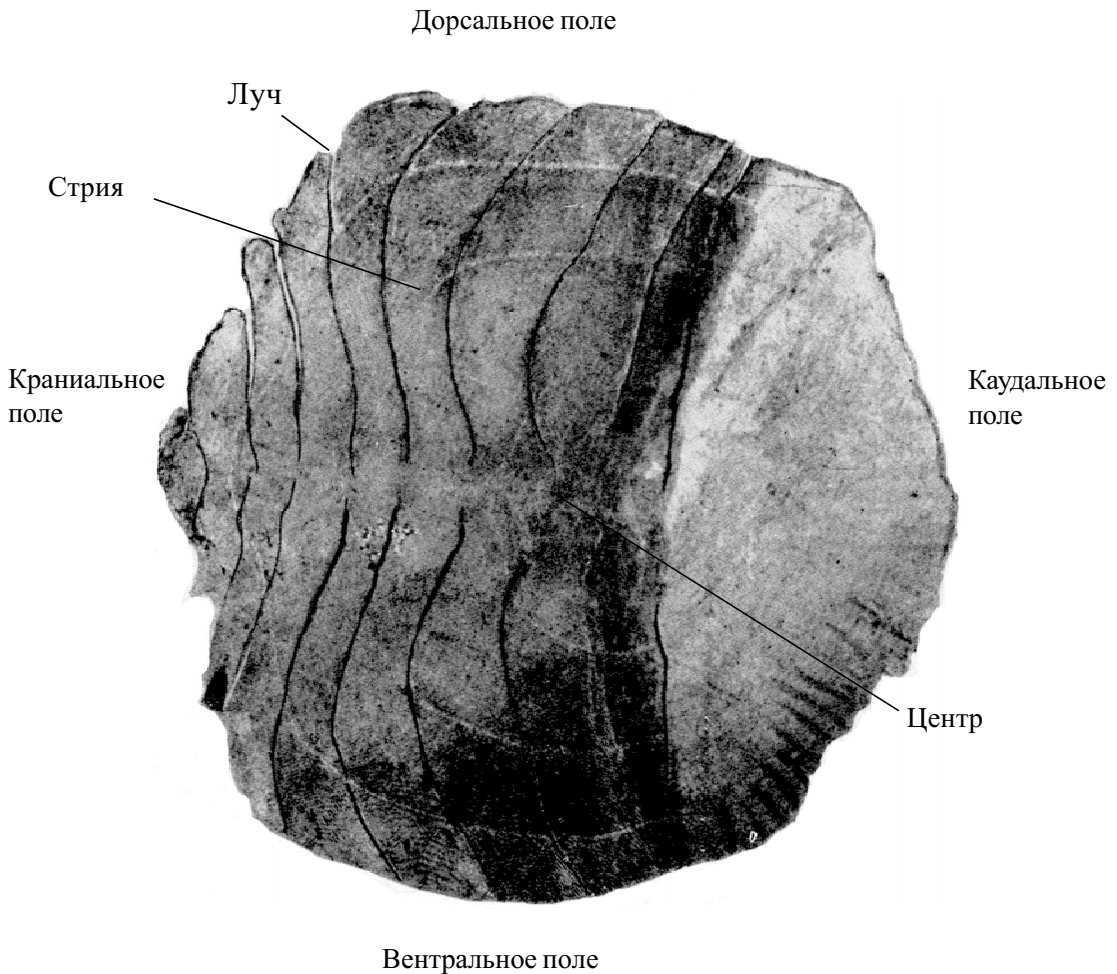
## ПОЛИМОРФНОСТЬ ЭЛАСМОИДНОЙ ЧЕШУИ

Костистые рыбы существенно различаются по степени развития чешуйного покрова на теле и присутствия модифицированных чешуй и шипов (см. Oosten, 1957). Полиморфизм самой эласмоидной чешуи также сильно развит. Как указывалось выше, циклоидная чешуя наиболее просто устроена, имеет гладкий каудальный край и несложный рельеф поверхности (рис. 3). Характерными чертами ктеноидной чешуи служат: расположение центральной части ближе к наружному краю чешуи, расчленение краниального поля на глубоко вырезанные *фестоны* (языки), наличие гребня на наружном краю каудального поля, состоящего из одного или нескольких рядов игловидных костных выростов (рис. 4–6).

Чешуя некоторых видов занимает промежуточное положение между этими двумя основными типами и не может быть отнесена ни к циклоидной, ни к ктеноидной. Иногда она занимает промежуточное положение между эласмоидной чешуей и кожными зубами. Например, у кривохвостов *Centriscus* (*Gasterosteiformes*) чешуя состоит из базальной ромбической пластинки, снабженной изогнутым назад костным шипом с внутренней полостью, заполненной пульпой.

У морских бекасов *Macrorhamphosus* (Gasterosteiformes) чешуя напоминает кожные зубы, и ее шип даже содержит полость с пульпой. Подобные же образования имеются у нетопырей *Ogcocephalus* (Lophiiformes) (чешуя с крепким одиночным шипом), спинорогов *Balistes*, единорогов *Monacanthus* (Pleuronectiformes) и других. У бородавчатых рыб-клоунов *Antennarius* (Lophiiformes) чешуя с разветвленным шипом. У спинорогов *Balistes* и единорогов *Monacanthus* (Tetraodontiformes) чешуя может нести несколько шипов. У некоторых лорикариевых Loricariidae (Siluriformes) каждая чешуя имеет группу подвижных шипов, сидящих в лунке. Строение этих шипов сходно со строением плакоидной чешуи, что считается уникальным для костистых рыб. Вероятно, такие чешуи генетически связаны с ктеноидной чешуей. У настоящих рыб-ежей *Diodon* (Diodontidae) чешуи превращаются в подвижные колочки, расправляющиеся при раздувании тела воздухом.

У сельдевых Clupeidae (Clupeiformes) чешуя настолько своеобразна, что иногда ее выделяют в отдельный тип и называют *клюпеоидной*. Это очень тонкая чешуя средней величины, округлой формы, с несколько выступающей вершиной, постепенно переходящей в *плечи* (боковые участки краниального поля, иногда приподнятые), с округлым или слабозубчатым каудальным краем (рис. 9). Склериты могут отсутствовать на каудальном поле. Для рельефа краниального поля характерно дорсо-вентральное (перпендикулярно длинной оси чешуи) расположение склеритов – *стрий*. У сельдей рода *Clupea* радиальные лучи идут от центральной бороздки к латеральным краям чешуи и вытянуты в дорсо-вентральном направлении. Такие клюпеоидные чешуи располагаются на латеральных участках тела. Здесь кожа очень тонкая и чешуя слабо закреплена в кожных карманах и легко отпадает. На дорзальной стороне кожа толще и чешуйные карманы глубже, а чешуя обычная циклоидная. Для сардинеллы показана возможность перестройки рельефа поверхностного костного слоя чешуи в онтогенезе (Печкуренков, 1963). На ранних этапах развития ее чешуи имеют concentрические склериты, а затем, по мере роста рыбы, они перестраиваются и, соответственно, склериты (*стрии*) меняют расположение с обычного кругового на характерное лишь для сельдевых поперечное положение (Печкуренков, 1963). Эти процессы, возможно, свидетельствуют, что своеобразная клюпеоидная чешуя сельдевых является видоизмененной циклоидной чешуей. Таким образом, этот признак чрезвычайно лабильный и демонстрирует тесную взаимосвязь между строением кожи, чешуйных карманов и морфологией чешуи. Помимо чешуй этих двух типов имеется промежуточная чешуя. У западно-африканской сардинеллы *Sardinella aurita* чешуя имеет типичное для сельдевых строение, но в каждом кармане чешуйки лежат в два яруса (Печкуренков, 1963). Нижняя крупная «базальная» чешуйка сверху прикрыта несколькими более мелкими «кроющими» чешуйками. Это же явление отмечено для европейской сардины *Sardina pilchardus*: каждая хорошо развитая чешуя покрыта одной, а в некоторых случаях, двумя или тремя маленькими чешуйками (Paget, 1920). Интересно, что



**Рис. 9.** Клюпеоидная чешуя на примере волжской сельди *Alosa kessleri* (Clupeidae, Clupeiformes) (с дополнительными обозначениями, по: Галкин, 1958).

сходная чешуя клюпеоидного типа обнаружена у кумжи *Salmo trutta* (Salmoniformes) (Müller, 1953 – цит. по: Wallin, 1957).

У меч-рыбы *Xiphias gladius* (Perciformes) различают *спинойдную* (колючую, шиповатую) чешую двух основных типов: мелкую с единичным шипом или несколькими шипами и крупную с несколькими шипами (Govoni et al., 2004). В отличие от типичных костистых рыб, у меч-рыбы чешуи прикрепляются основанием, а не оральной частью, лежащей в кожном кармане. Чешуи имеются у молодых и взрослых особей и, следовательно, вопреки распространенному мнению, они не опадают и не подвергаются резорбции. В онтогенезе закладки чешуи появляются у личинок, а по мере роста рыбы и утолщения ее кожи, чешуи растут и все глубже погружаются в дермальный слой. У взрослых особей на поверхности кожи остаются лишь вершины колючек-шипов (Овчинников, 1966). Кроме того, кожа покрыта толстым слоем слизи, что делает эти шипы незаметными. Именно поэтому ранее считалось, что чешуя имеется лишь у молодых особей меч-рыбы, а у взрослых она вообще отсутствует.

**Таблица 4.** Расположение чешуи разных типов на теле некоторых камбалообразных Pleuronectiformes: К – ктеноидная чешуя; Ц – циклоидная чешуя (по: Batts, 1964)

Вид	Дорсальная сторона тела (номер пробы)						Вентральная сторона тела (номер пробы)			
	1	3	5	7	9	11	2	4	6	8
Грязный цитарихт <i>Citharichthys sordidus</i>	К	К	К	К	КЦ	К	Ц	Ц	Ц	Ц
<i>Citharichthys stigmaeus</i>	К	К	К	К	К	К	КЦ	К	К	КЦ
Американский стрелозубый палтус <i>Atheresthes stomias</i>	К	К	К	К	К	К	Ц	Ц	Ц	Ц
Белокорый палтус <i>Hippoglossus stenolepis</i>	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц
Пятнистая камбала <i>Psettichthys melanostictus</i>	К	К	К	К	К	К	КЦ	КЦ	КЦ	КЦ
Орегонская камбала <i>Lyopsetta exilis</i>	К	К	К	К	К	К	Ц	КЦ	К	Ц
Северная палтусовидная камбала <i>Hippoglossoides elassodon</i>	К	К	К	КЦ	К	КЦ	Ц	КЦ	Ц	К
Камбала Джордана <i>Eopsetta jordani</i>	К	К	К	К	К	К	Ц	Ц	Ц	Ц
Северная двухлинейная камбала <i>Lepidopsetta bilineata</i>	КЦ	КЦ	К	Ц	КЦ	КЦ	Ц	Ц	КЦ	Ц
<i>Pleuronichthys coenosus</i>	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц
Парофрис <i>Parophrys vetulus</i>	Ц	КЦ	КЦ	КЦ	КЦ	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц
Изопсетта <i>Isoopsetta isolepis</i>	К	К	К	К	К	К	К	К	КЦ	К
Звездчатая камбала <i>Platichthys stellatus</i>	КЦ	КЦ	КЦ	КЦ	КЦ	Ц	КЦ	КЦ	КЦ	КЦ
<i>Glyptocephalus zachirus</i>	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц
Восточнотихоокеанская малоротая камбала <i>Microstomus pacificus</i>	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц	Ц
Гибрид <i>Platichthys stellatus</i> × <i>Parophrys vetulus</i>	К	КЦ	К	К	К	КЦ	Ц	Ц	Ц	Ц

У костистых рыб широко представлены видоизмененные чешуи (см. ниже). Чешуи, залегающие вдоль брюшной линии тела, иногда образуют ряд *килевых чешуек* с острым пильчатым режущим краем. Чешуи, лежащие по боковой линии

бывают пронизаны своеобразными трубочками – канальцами сейсмодатчика боковой линии. У некоторых рыб вместо чешуи на коже развиваются костные пластинки; они отличаются большой массивностью и глубоким залеганием в кориуме; при этом образования чешуйного кожного кармашка не происходит.

**Топография циклоидной и ктеноидной чешуи** по телу рыбы или у разных видов достаточно разнообразна. Чешуи разных типов имеются у одной особи или по-разному представлены у обоих полов. Например, из представителей Perciformes у головешки-ротана *Perccottus glenii* на боках располагается ктеноидная (неясно ктеноидная) чешуя, а на спине – циклоидная; у каспийского бычка-головача *Neogobius iljini* ктеноидная чешуя присутствует только на боках тела; у бычка-ротана *Neogobius rattan* и бычка-рыжика *N. cephalarges* темя, затылок, верхняя часть жаберной крышки, горло, брюхо, основание грудного плавника покрыты циклоидной чешуей, а остальные участки тела – ктеноидной. У других черноморско-каспийских бычков *Neogobius* и бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* разные участки тела также покрыты чешуей разного типа. На жаберной крышке речного окуня *Perca fluviatilis* ктеноидная чешуя перемежается с циклоидной. Разная чешуя покрывает разные участки тела у ушастых окуней *Centrarchidae* и мозамбикской тилапии *Sarotherodon mossambicus*. У группировки *Epinephelus* (Serranidae) ктеноидная чешуя лежит выше боковой линии, а циклоидная – ниже.

У камбал (Pleuronectiformes) ктеноидная и циклоидная чешуя по-разному развита на дорсальной и вентральной сторонах тела, у самцов и самок (табл. 4) (рис. 10). У самцов морской камбалы *Platessa platessa* и полярной камбалы *Liopsetta gracialis* обычна ктеноидная чешуя (иногда циклоидная), а у самок – циклоидная. У камбал арноглосс *Arnoglossus* и морской камбалы *Pleuronectes punctatus* на дорсальной, «зрячей стороне» – ктеноидная чешуя, а на вентральной «слепой» – циклоидная. У зимней камбалы *Pseudopleuronectes (=Pleuronectes) americanus* у 98% самок чешуя циклоидная, а у самцов: у 39% циклоидная, а у 61% ктеноидная (Bejda, Phelan, 1998). Ктеноидная и циклоидная чешуя покрывает разные участки тела взрослых особей лиманд *Limanda*.

В разных таксонах чешуя обоих типов, а также ее модификации, у взрослых особей представлена по-разному (табл. 5). Например, для большинства рыб, относящихся к отряду Cypriniformes характерна циклоидная чешуя, а для большинства рыб из отряда Perciformes – ктеноидная.

**Химический состав чешуи.** Чешуя рыб является структурно сложной многокомпонентной системой, состоящей в основном из минеральных веществ и коллагена. Межвидовые различия состава чешуи значительны. Минерализованные части составляют от 16 до 59% чешуи у разных видов (Seshaiya et al., 1963), а остальная часть представлена органическими белками (коллагеном или ихтилепидином (ichtylepidin)) в соотношении примерно 76% ихтилепидина и 24%



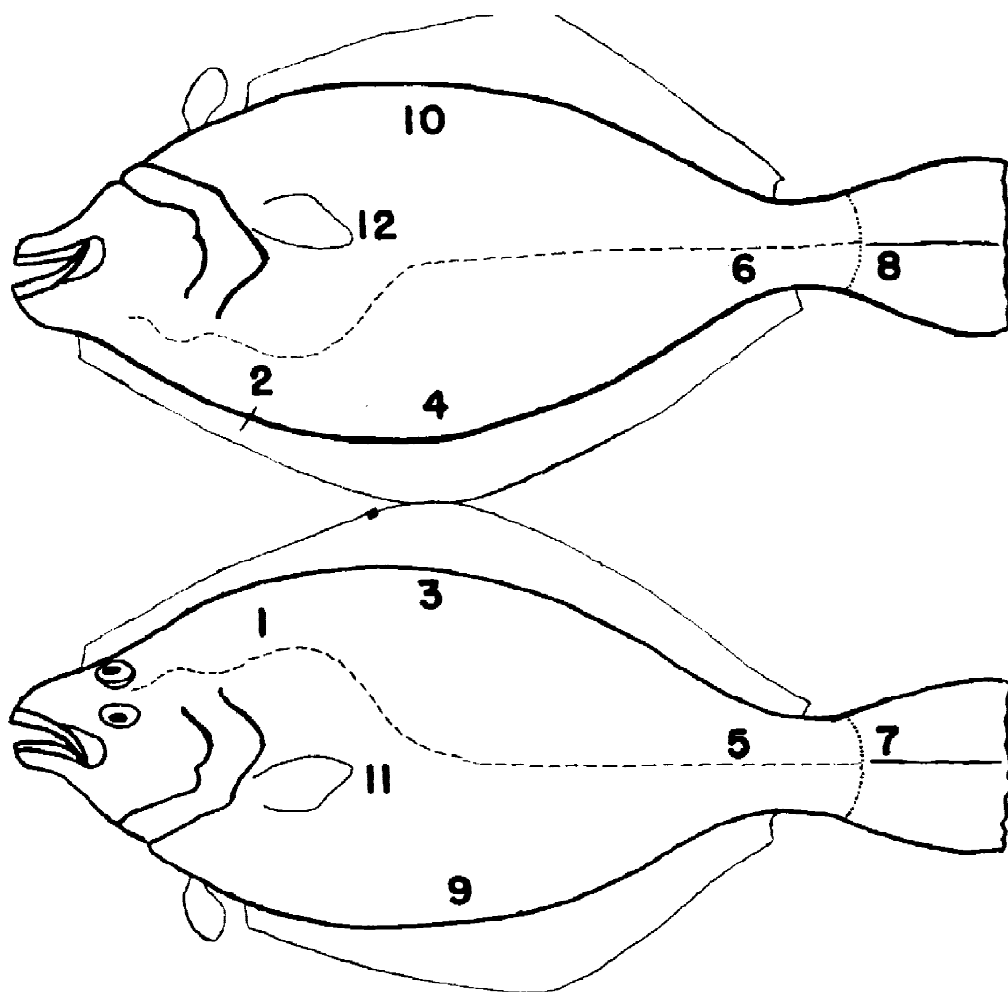


Рис. 10. Топография взятия проб чешуи камбалообразных Pleuronectiformes (по: Batts, 1964).

коллагена (Oosten, 1957; Wallin, 1957). Ихтилепидин по своим свойствам занимает промежуточное положение между коллагеном и кератином. Он остается в чешуе после экстракции коллагена и кальция (Fitton-Jackson, 1964; Moss et al., 1964; см. Oosten, 1957). У некоторых видов ихтилепидин не обнаружен, т.е. имеются межвидовые различия по белковой компоненте чешуи.

Чешуя содержит 41–84% этих органических белков и до 59% минералов (сухого веса). Известна видовая специфика минерального состава (см. Oosten, 1957) (табл. 6). Минеральный состав может меняться даже в разных участках одной чешуйки. Например, у тора *Tor putitora* (Cypriniformes) в чешуе присутствуют кальций, фосфор, алюминий и железо; при формировании годовых колец количество железа уменьшается, а количество кальция возрастает; образование склеритов связано с накоплением алюминия (Tandon, Johal, 1993).

Минерализация чешуи не является величиной постоянной. На примере тилапии *Tilapia esculenta* (Perciformes) показано, что у достигающих половой зрелости

**Таблица 5.** Форма и модификации эласмоидной чешуи у костистых рыб Teleostei (составлено по данным справочной литературы)

Таксон, форма чешуи	Видоизмененные чешуи, примечание
Тарпонообразные <b>Elopiformes</b> , циклоидная	
Гоноринхообразные <b>Gonorhynchiformes</b> , ктеноидная	Ханосовые Chanidae – у оснований парных плавников имеются удлиненные чешуйчатые лопасти, две лопасти-«крылышки» есть у основания большого хвостового плавника.
Сельдеобразные <b>Clupeiformes</b> , циклоидная, ктеноидная (встречается редко)	Гребнечешуйные сельди Brevoortinae – круглая чешуя у большинства видов или с гребенчатым каудальным краем, чешуйчатый брюшной киль простирается и на горло, ряды увеличенных чешуй (щитков) вдоль средней линии спины от затылка до начала спинного плавника; ктеноидная чешуя у менхэденов <i>Brevoortia</i> и мачеты <i>Ethmidium</i> . Дорабовые Chirocentridae – у верхнего края оснований парных плавников имеется удлиненная чешуя – аксиллярная лопасть, у основания хвостового плавника – две лопасти-«крылышки». Сельдевые Clupeidae – вдоль средней линии брюха тянется киль из заостренных килеватых чешуй. Манфудии <i>Ramnogaster</i> – брюшной зубчатый киль из снабженных шипами чешуй. Шпроты <i>Sprattus</i> и тюльки <i>Clupeonella</i> – килевые чешуи (у черноморско-каспийской тюльки – из 24–30 чешуек). Сардины ( <i>Sardina</i> , <i>Sardinops</i> , <i>Sardinella</i> ) и алозы <i>Alosa</i> – две удлиненные чешуйки-«крылышки» у основания хвостового плавника. Американский шед <i>Alosa sapidissima</i> – чешуя крупная с зубчиками по каудальному краю (ктеноидная). Гологлазые сельди <i>Potamolosa</i> , <i>Hyperlophus</i> – на спине между затылком и спинным плавником зубчатый киль из ряда чешуй (щитков). Тупорылые сельди Dorosomatinae – брюшной пильчатый киль из чешуй.
Лососеобразные <b>Salmoniformes</b> , циклоидная	Сиги <i>Coregonus</i> и ретропина <i>Retropinna</i> – в брачном наряде у самцов на чешуе появляются гребенчатые и бугорчатые выросты. Малоротая корюшка <i>Hypomelas olidus</i> – у самцов во время нереста на чешуе появляются бугорки. Европейская ряпушка <i>Coregonus albula</i> – чешуя крупная циклоидная. Мойва <i>Mallotus villosus</i> – в брачном наряде на боках тела самцов появляются валики из удлиненных волосовидных крупных чешуй. Саланксовы <i>Salangidae</i> – у основания анального плавника самцов имеется ряд крупных чешуй. ОпиSTOPPOCKTы <i>Opisthoproctus</i> – брюхо-«подошва» покрыта крупной блестящей чешуей, которая отражает свет, испускаемый светящимся органом, расположенным возле ануса. Хаулидовы Видо-

Таблица 5. Продолжение

Таксон, форма чешуи	измененные чешуи, примечание
	Chauliodontidae – на теле пять рядов крупных шестиугольных чешуй.
Миктофообразные <b>Myctophiformes</b> , циклоидная, ктеноидная (встречается редко)	Аулоповые Aulopidae – хвостовой стебель с тонкими чешуйками. Лампаникт <i>Lampanyctus</i> и нотоскопелы <i>Notoscopelus</i> – ктеноидная чешуя.
Китовидкообразные <b>Cetomimiformes</b> , нет данных	Кожа голая или с маленькими слабыми чешуйками, шипиками или волосковидными кожными выростами (последнее у миррапинны <i>Mirapinna esau</i> ).
Араванообразные <b>Osteoglossiformes</b> , нет данных	Крупная или очень мелкая чешуя. Аварановые Osteoglossidae – крупная чешуя с хорошо выраженной «скульптурой».
Клюворылообразные <b>Mormyriiformes</b> , циклоидная	Чешуя образует мозаичный орнамент.
Угреобразные <b>Anguilliformes</b> , циклоидная	Чешуя мелкая, <i>паркетная</i> , скрыта под кожей или полностью отсутствует. У слитножаберных угрей Synphobranchidae чешуя редуцирована и имеется лишь на щеках у синафобранхов <i>Synphobranchus</i> .
Карпообразные <b>Cypriniformes</b> , циклоидная, ктеноидная (встречается редко)	Хараксовидные Characoidea – зубчатый киль из чешуй на брюхе. Харациновые Characidae – ктеноидная или <i>ктеноидоподобная</i> чешуя. Гимнотовидные Gymnotoidea – чешуя мала либо отсутствует (электрические угри Electrophoridae). Карповидные Cyprinoidei: Карповые Cyprinidae – чешуя крупная или мелкая циклоидная. У некоторых видов на брюхе имеется покрытый чешуей киль (красноперки <i>Scardinius</i> , жерехи <i>Aspius</i> , щуковидные жерехи <i>Aspiolucius</i> , плоскоголовые жерехи <i>Pseudaspius</i> , верховки <i>Leucaspius</i> , плотва <i>Rutilus rutilus</i> ). У рыбка <i>Vimba vimba</i> на спине между спинным и хвостовым плавниками развит киль, покрытый чешуей. Обыкновенный пескарь <i>Gobio gobio</i> – крупная чешуя, у живущих в реках с быстрым течением – чешуйный покров на горле. Реба <i>Cirrhhina reba</i> – тело покрыто шестигранной чешуей. Расщепобрюхие (маринки <i>Schizothorax</i> , османы <i>Diptychus</i> , нагорцы <i>Schizopygopsis</i> ) – крупные чешуи на кожных складках вокруг ануса и передней части анального плавника – «расщеп». Османы – тело покрыто мелкими, не налегающими одна на другую чешуйками, иногда только выше основания грудных плавников. Нагорцы – чешуя только вдоль боковой линии, у основания грудных плавников, обрамляет «расщеп».

Таблица 5. Продолжение

Таксон, форма чешуи	Видоизмененные чешуи, примечание
	Уклейки <i>Alburnus</i> – чешуя легко отпадает. Породы карпа (культурной формы сазанов <i>Cyprinus</i> ) – чешуйчатые (все тело покрыто крупной чешуей), с неполным чешуйным покровом (чешуя имеется вдоль боковой линии, редко разбросана по другим участкам тела; крупные чешуи по форме напоминают небольшие зеркальца, отсюда название «зеркальные» карпы); голые карпы. Линь <i>Tinca tinca</i> – чешуя удлинённая (вдоль тела), сидит глубоко в коже, так что свободная часть чешуи в 3–4 раза меньше скрытой. Вьюновые <i>Cobitidae</i> – мелкая циклоидная чешуя, погруженная в кожу, иногда отсутствует. Тетры-толстохвосты <i>Glandulacaudinae</i> – модифицированные чешуи на хвостовой железе самцов.
Сомообразные <b>Siluriformes</b> , чешуя отсутствует	Тело либо голое, либо покрыто костными пластинками.
Карпозубообразные <b>Cyprinodontiformes</b> , ктеноидная, циклоидная	Крупная или мелкая чешуя
Сарганообразные <b>Beloniformes</b> , циклоидная	
Атеринообразные <b>Atheriniformes</b> , циклоидная, ктеноидная (встречается редко)	
Перкопсообразные <b>Percopsiformes</b> , ктеноидная	Афредодер <i>Aphredoderus sayanus</i> – своеобразная <i>ворсистая</i> , сидящая плотно в коже ктеноидная чешуя.
Трескообразные <b>Gadiformes</b> циклоидная, ктеноидная (встречается редко)	Паркетниковые <i>Muraenolepidae</i> – чешуи удлинённые, образуют «паркетный» орнамент. Тресковые <i>Gadidae</i> – мелкая циклоидная чешуя, иногда глубоко залегающая в коже. Арктическая треска <i>Arctogadus</i> – чешуя крупная, образует черепичный орнамент. Сайка <i>Boreogadus saida</i> – чешуя мелкая, не перекрывающаяся. Макрurusовые <i>Macrouridae</i> – у большинства видов ктеноидные чешуйки ребристые или вооружены многочисленными шипиками, расположенными обычно в виде расходящихся кзади или параллельных рядов. На голове эти зубчики превращаются в мощные шипы, собранные в характерные гребни.

Таблица 5. Продолжение

Таксон, форма чешуи	Видоизмененные чешуи, примечание
	У северного <i>Macrourus berglax</i> , южноатлантического <i>M. holotrachys</i> и антарктического <i>M. whitsoni</i> макрурусов – продольные гребни из мощных зубчиков срединного ряда на туловищных чешуях. Бротулевые Brotulidae – мелкие чешуйки погружены в кожу.
Перкоидные <sup>1</sup> <b>Percomorpha:</b> ктеноидная, циклоидная	Имеется <i>вторично циклоидная</i> чешуя, костные бляшки, пластинки, или чешуя отсутствует.
Бериксообразные <b>Beryciformes</b> ктеноидная, циклоидная	Меламфаевые Melamphaeidae – крупная циклоидная чешуя. Диретма <i>Diretmus argenteus</i> (Diretmidae) – мелкая «колючая» чешуя. Трахихтовые Trachichthyidae – на брюхе гребенчатый киль из ряда увеличенных чешуй. Шишечниковые Monocentrididae – панцирь из крупных чешуй, каждая из которых несет сильный гребень с колючкой сзади. Рыбы-солдаты Holocentridae – плотно сидящая крупная и колючая ктеноидная чешуя. Саблезубые Anoplogastridae – чешуя в виде тонких пластинок с короткой ножкой и тонкой чашевидной частью. Стефанобериковые Stephanoberycidae – чешуи гладкие или игольчатые.
Солнечникообразные <b>Zeiformes,</b> ктеноидная, циклоидная	Солнечниковые Zeidae – мелкая рудиментарная чешуя. Капровые Carroidae – мелкие округлые ктеноидные чешуи; их каудальный край приподнят и вооружен мелкими острыми шипиками, а в середине чешуйки имеются крупные плоские шипы. Чешуеиглы Grammicolepidae – каждая чешуйка сильно вытянута вертикально и заострена наподобие иглы.
Опахообразные <b>Lampridiformes,</b> циклоидная, ктеноидная (встречается редко)	Вогмеровые Trachipteridae – циклоидная или модифицированная ктеноидная чешуя с бугорками или без них. Сельдяные короли Regalidae – на боках тела 4–6 валиковидных полос, покрытых многочисленными мелкими бугорками.
Колюшкообразные <b>Gasterosteiformes</b> ктеноидная (встречается редко)	У большинства видов чешуя отсутствует; у игловидных Syngnathoidei бока тела покрыты панцирем из костных пластинок. Шершавая свистулька <i>Fistularia villosa</i> (Fistulariidae) – кожа покрыта мелкими колючками, вдоль средней линии брюха идет ряд узких килевидных чешуек. Бекасовые Macrohamphosidae – мелкие ромбические пластинки с изогнутыми и направленными назад зубчиками.

<sup>1</sup> Выделение надотряда перкоидных Percomorpha – по: Nelson G., 1989; Johnson, Patterson, 1993; Nelson J.S., 2006.

Таблица 5. Продолжение

Таксон, форма чешуи	Видоизмененные чешуи, примечание
	Под кожей находятся крупные костные пластинки. Кривохвостовые Centriscidae – костный панцирь с острым нижним краем. Флейторылые Aulostomidae – мелкая ктеноидная чешуя.
Кефалеобразные <b>Mugiliformes</b> , ктеноидная, циклоидная	
Слитножаберникообразные <b>Synbranchiformes</b> , ктеноидная (встречается редко) Окунеобразные	Кучиевые Amphipnoidae – мелкая ктеноидная чешуя.
<b>Perciformes</b> , ктеноидная, циклоидная	Ставриды <i>Trachurus</i> (Carangidae) – щитки, расположенные на задней прямой части боковой линии, имеют направленные назад шипы. Большеглазая ставрида <i>Selar crumenophthalmus</i> – чешуя крупная, на хвостовом стебле увеличена в виде пластинок со слабым гребнем. Хоринемы <i>Chorinemus</i> и морские дракончики <i>Trachinidae</i> – мелкая циклоидная чешуя (у последних она расположена косыми рядами). Стихеевые <i>Stichaeidae</i> – мелкая, часто редуцированная циклоидная чешуя. Бельдюговые <i>Zoarcidae</i> – мелкая не перекрывающаяся циклоидная чешуя. Песчанковые <i>Ammoditidae</i> – мелкая циклоидная чешуя. Хирурговые <i>Acanthuridae</i> – на боковой поверхности хвостового стебля у средней линии имеются один-два костных щитка, снабженных заостренным килем или колючкой, или мощный ножевидный подвижный шип. Сигановые <i>Siganidae</i> – мелкая циклоидная чешуя, скрытая в коже. Парусниковые <i>Istiophoridae</i> – мелкие продолговатые чешуйки, целиком скрытые в коже. Змееголовые <i>Channidae</i> (=Ophioccephalidae) – голова покрыта похожей на щитки змей чешуей, чешуя тела циклоидная. Японские лавраки <i>Lateolabrax</i> (Serranidae) – чешуя мелкая, гладкая, с ресничками. Американские лавраки <i>Morone</i> (Percichthyidae) – чешуя крупная, гладкая, ресниччатая; на затылке и щеках – циклоидная. Китайские окуни <i>Siniperca</i> – чешуя мелкая, циклоидная, с концентрическими полосками. Каллантиасы <i>Callanthias</i> – на середине бока ряд чешуй с ямками или складками. Морские леци <i>Brama</i> – чешуя на боках тела высокая с вертикальным костным килем в передней части и тонким, лишенным вырезки задним краем. Серебристые морские леци <i>Pterycombus</i> – у основания грудных плавников лежит по ряду крупных чешуй («базальных»), образующих желобок для прижатых к телу плавников. Живородковые <i>Embiotocidae</i> – циклоидная чешуя.

Таблица 5. Окончание

Таксон, форма чешуи	Видоизмененные чешуи, примечание
Скорпенообразные <b>Scorpaeniformes</b> , ктеноидная, циклоидная	Плоскоголовые <i>Platycephalidae</i> – тело покрыто ктеноидной чешуей сверху, а циклоидной – снизу. Керчаковые <i>Cottidae</i> – костные шиповатые пластинки или спрятанные в коже шипики. Триглопсы <i>Triglops</i> – ниже боковой линии многочисленные косые ряды костных пластинок с зазубренным краем. Рамфокоттовые <i>Rhamphocottidae</i> – твердая кожа густо усажена острыми шипиками. Агоновые <i>Agonidae</i> – тело покрыто панцирем из рядов костных пластинок, поэтому тело имеет восьмигранную форму, а хвостовой стебель – шестигранную. Пинагоровые <i>Cyclopteridae</i> – костные бугры, шипы, пластинки, усики. Колючие пинагоры <i>Eumicrotremus</i> – костные конические бугорки. Вельветовые рыбы <i>Anloactinidae</i> – поверхность тела напоминает вельвет, благодаря модифицированным шиповатым чешуям. Каракантовые <i>Caracantidae</i> – мелкие чешуи перед основанием спинного плавника и на дорсальной поверхности головы с иглами, на боковой линии – трубчатые чешуи. Долгоперые <i>Dactylopteridae</i> – щитковидные чешуи. Триглорогатковые <i>Ereuniidae</i> – иглообразная ктеноидная чешуя.
Камбалообразные <b>Pleuronectiformes</b> , ктеноидная, циклоидная	Морская камбала <i>Platessa platessa</i> – у самцов встречается ктеноидная чешуя, а у самок всегда циклоидная. Различают <i>бугорчатую</i> или <i>шишковатую</i> чешую. Речные камбалы <i>Pleuronectes</i> – чешуя циклоидная у обоих полов, не налегающая, погруженная в кожу.
Иглобрюхообразные <b>Tetraodontiformes</b> , чешуя отсутствует	Костные пластины, шипы, иглы, мелкие шипы. Единороговые <i>Monacanthidae</i> – мелкая не налегающая чешуя, снабженная выступами и шипиками. Кузовковидные <i>Ostraciontoidei</i> – панцирь из слившихся своими краями шестиугольных или многоугольных пластин. Ежи-рыбы <i>Diodontidae</i> – шипы короткие и неподвижные или сильно удлиненные и подвижные у основания (настоящие рыбы-ежи <i>Diodon</i> , атопомиктеры <i>Atopomycterus</i> ). Луны-рыбы <i>Molidae</i> – мелкие костные бугорки.
Батрахообразные <b>Batrachoidiformes</b> , циклоидная	
Удильщикообразные <b>Lophiiformes</b> , ктеноидная (встречается редко)	Костные бугорки, шипы, бляшки. Нетопыревые <i>Ogsocephalidae</i> – чешуи в виде пирамидальных бугорков с длинными концевыми иглами, придают рыбе оволошенный вид. Бугорки собраны в шишки или гребни. Хаунакс <i>Chaunax pictus</i> – мелкие и игольчатые чешуи тела; по обе стороны боковой линии – крупные защитные иглистые чешуи.

**Таблица 6.** Состав минералов в чешуе разных видов рыб (в % сухого веса)  
(по: Oosten, 1957)

Отряд, род	Зола	Ca <sub>3</sub> (PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub>	Mg <sub>3</sub> (PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub>	CaCO <sub>3</sub>	CaF <sub>2</sub>
<b>Clupeiformes</b>					
Алозы <i>Alosa</i> spp.	–	98,38	1,79	0	0,29
Сардины <i>Sardina</i> spp.	43,43	7,88	0,69	21,37	–
<b>Cypriniformes</b>					
Карпы <i>Cyprinus</i> spp.	16,23–29,58	56,74–51,42	1,68–6,45	41,57–42,17	–
<b>Salmoniformes</b>					
Щуки <i>Esox</i> spp.	40,44	53,25	5,01	41,73	–
<b>Beloniformes</b>					
Сайры <i>Cololabis</i> spp.	58,23	1,93	0,74	17,34	–

и участвующих в размножении самок, количество кальция в плазме крови и яичниках значительно увеличивается, вероятно, за счет уменьшения количества кальция в чешуе (Garrod, Newell, 1958). Морфологически эти изменения выражаются в присутствии у половозрелых самок большого числа выклинивающихся, разрушенных и имеющих неправильную форму и расположение склеритов.

Исследование химического состава чешуи некоторых видов рыб, широко используемых в пищевой промышленности (судак, лещ, карась, сазан, щука, толстолобик), показало присутствие в чешуе (в зависимости от вида) 39–63% азотистых веществ, 28,5–49,5% минеральных веществ и незначительного количества липидов (0,2%) (Якубова, Котенко, 2004). У этих видов содержание коллагена в чешуе составляет 32–52%. Оно максимально в чешуе толстолобика и сазана, а минимально – у судака, в чешуе которого содержится больше всего минеральных веществ – 49,5%. В чешуе этих рыб присутствуют различные соединения азота (Кизеветтер, 1973), а в загрязненных водоемах токсичные элементы, пестициды, радионуклиды, полихлорированные бифенилы, ДДТ и его метаболиты (Якубова, Котенко, 2004).

**Размеры чешуи** Teleostei сильно варьируют. Например, у угрей Anguillidae они микроскопические, а у других видов чешуи очень крупные. У усачей *Barbus* (Cypriniformes) из Индии они еще больше (см. Oosten 1957). У барбуса *Barbus* (= *Tor*) *mosal* (Cypriniformes) из горных рек Азии чешуя достигает размера человеческой ладони (см. Суворов, 1948). Из костных рыб Osteichthyes самой крупночешуйной рыбой считается атлантический тарпон *Megalops atlanticus* (Elopiformes): длина чешуи составляет 60 мм, а ширина 70 мм (см. Гринберг, 1950). Из пресноводных костистых рыб России самая крупная чешуя (25 мм) у серебряного карася *Carassius auratus* из оз. Бес-кюль (Якутия) (Галкин, 1958). Известно, что быстроплавающие хищные рыбы имеют более мелкую чешую (Галкин, 1958) (табл. 7). Кроме того, у крупночешуйных рыб чешуя мельче на



**Таблица 7.** Характеристика чешуи некоторых костистых рыб  
(с сокращениями, по: Галкин, 1958)  
( $J = \text{продольный диаметр чешуи} \times 100 / \text{длина тела без хвостового плавника}$ )

Таксон	Строение чешуи	Относительные размеры чешуи, Индекс J, %
<b>Clupeiformes</b> Clupeidae – сельдевые	Очень тонкая чешуя средней величины, округлой формы с несколько выступающей вершиной, постепенно переходящей в плечи, каудальный край округлый или слабозубчатый. Характерно дорсо-вентральное расположение склеритов и низкое положение центра	3,0
<b>Salmoniformes</b> Salmonidae – лососевые	Чешуя мелкая, плотно лежащая, в боковой линии более 120 чешуй	
<i>Oncorhynchus keta</i> – кета		1,21
<i>O. nerka</i> – нерка		1,15
<i>O. masu</i> – сима		0,98
<i>O. gorbuscha</i> – горбуша		0,69
<i>Oncorhynchus</i> spp. – другие тихоокеанские лососи		0,80–1,21
<i>Salvelinus leucomaenis</i> – кунджа		0,63
<i>Salvelinus lepechini</i> – паляя		0,5
<i>Salvelinus</i> spp. – гольцы		0,38
<i>Salvelinus malma</i> – мальма		0,27
<i>Hucho</i> spp. – таймени		0,6
<i>Brachymystax lenok</i> – ленок		0,92–1,30
Coregonidae – сиговые		Крупнее чем у лососей, в боковой линии менее 120 чешуй. Краниальный край образует вершину (иногда тупую), постепенно переходящую в плечи
<i>Stenodus leucichthys</i> – нельма	1,17	
<i>Coregonus sardinella vessicus</i> – белозерская ряпушка	2,50	
Thymallidae – хариусовые		

Таблица 7. Продолжение

Таксон	Строение чешуи	Относительные размеры чешуи, Индекс J, %
<i>Thymallus</i> spp. – хариусы	Сходна с чешуей сиговых	1,43–2,26
Osmeridae – корюшковые <i>Osmerus</i> spp. – корюшки	Мелкая широкая со слабо выступающей вершиной. Характерен крупный центр, сдвинутый к краниальному краю, угловое эксцентричное расположение гребней склеритов, большая прозрачность и отсутствие серебристого пигмента	1,2–1,6
Dalliidae – даллиевые <i>Dallia pectoralis</i> – даллия (черная рыба)	Мелкая ктеноидная без шипов. Краниальный край разделен на глубокие фестоны. Склериты оггибают центр концентрически	1,4
Umbridae – умбровые <i>Umbra</i> spp. – умбры	Крупнее чем у даллии, округлой формы с выступающей тупой вершиной. Склериты оггибают ядро чешуи дугообразно, по краям заканчиваясь у переднего и заднего края (продольно положение склеритов)	3,05
Esocidae – щуковые <i>Esox</i> spp. – щуки	Мелкая удлиненной формы, близкой к овалу. Сильно развитое краниальное поле образует глубоко вырезанные, почти до центра чешуи, часто налегающие друг на друга, округлые фестоны (3–4). Центр чешуи резко смещен к каудальному краю	1,40–1,83
<b>Cypriniformes</b> Cyprinidae – карповые	Разнообразна, мелкая или крупная. Характерно наличие радиальных полосок или лучей в апикальном секторе	0,5 (гольян) – 8,0 (золотой карась)
<b>Perciformes</b> Percidae – окуневые <i>Perca fluviatilis</i> – речной окунь	Мелкая, но толстая, глубоко залегающая в коже. Ктеноидная, краниальный край разделен резко выступающими фестонами. Обычно центр чешуи сдвинут к каудальному краю, особенно у взрослых особей. По каудальному краю идет гребень из рядов мелких ктений, выдающихся наружу сквозь кожу	
Gobiidae – бычковые <i>Gobius</i> spp. – бычки	Ктеноидная. Краниальный край делится на множество фестонов. Ядро сдвинуто к каудальному краю, ктении располагаются только в один ряд, причем с возрастом увеличивается лишь число ктений	

наиболее подвижной части тела – хвостовом стебле. У рыб со средней и мелкой чешуей такие отчетливые топографические различия в размерах чешуи не обнаружены.

У лососей (Salmoninae, Salmoniformes) чешуя мелкая (от  $J=0,27\%$  у мальмы *Salvelinus malma* до  $J=1,30\%$  у ленка *Brachymystax lenok* из Телецкого озера), плотно лежащая, в боковой линии более 120 чешуй (табл. 7). Форма чешуи удлиненно-овальная, иногда с переходом в шестигранную, одновершинная, с округлым или сжатым угловатым передним краем (рис. 3).

Известна средняя величина чешуи у ряда видов, широко используемых в пищевой промышленности. Так, диаметр чешуи равен: у судака – 5 мм; у щуки и толстолобика – 7 мм; у леща – 11 мм, карася – 20 мм; сазана – 23 мм (Якубова, Котенко, 2004).

**Форма чешуи** разнообразна: она может быть округлой, эллипсоидной, полуэллипсоидной, четырехугольной, удлиненной, продолговатой, шестиугольной, или иметь различные комбинации этих конфигураций. Ее определяют такие показатели как угол, образованный при стыковке краниального и латеральных полей или каудального и латеральных полей. Обычно угол, образованный границами латеральных полей и краниального поля обозначается как *базилатеральный угол*, а угол, образованный границами каудального и латерального полей – *апилатеральный угол* (рис. 5). У некоторых видов эти углы не выражены (индо-тихоокеанский бычок *Trypauchen vagina microcephalus*, Perciformes). Анализ формы чешуи показывает различия размеров и выраженности базилатерального и апилатерального углов, конфигурации краев краниального и каудального полей (Kobayasi, 1952). Например, базилатеральный угол сдвинут вправо у ленка *Brachymystax lenok* (Salmoniformes), пескарей-линей *Sarcochilichthys*, *Coreoleuciscus*, *Pungtungia*, коней *Hemibarbus*, трегубок *Opsariichthys* (Cypriniformes), китайского макропода *Macropodus chinensis* (Belontiidae), змееголовых Channidae (=Ophiocephalidae) (Perciformes), кефалевых Mugilidae (Mugiliformes). Базилатеральный и апилатеральный углы хорошо различимы: из корюшек – у *Osmerus mordax dentex* (Salmoniformes), у обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus*, белого амура *Stenopharyngodon idella* (Cypriniformes), японского морского судака *Lateolabrax japonicus*, пятнистой кулии *Kuhlia marginata*, спаровых Sparidae, большинства бычковых Gobiidae, кореоперок *Coreoperca*, китайских окуней *Siniperca* и терапоновых Theraponidae (Perciformes).

Края чешуи могут иметь различную конфигурацию. Краниальный край чешуи волнистый у ленков *Brachymystax*, хариусовых Thymallidae (Salmoniformes), обыкновенной гамбузии *Gambusia affinis* (Cyprinodontiformes), золотого карася *Carassius carassius*, китайского макропода *Macropodus chinensis* (Belontiidae), змееголовых Channidae (=Ophiocephalidae), из сребробрюшек – у *Leiognathus nuchalis*, у большеротого окуня *Micropterus salmoides*, кулиевых Kuhliidae, сер-

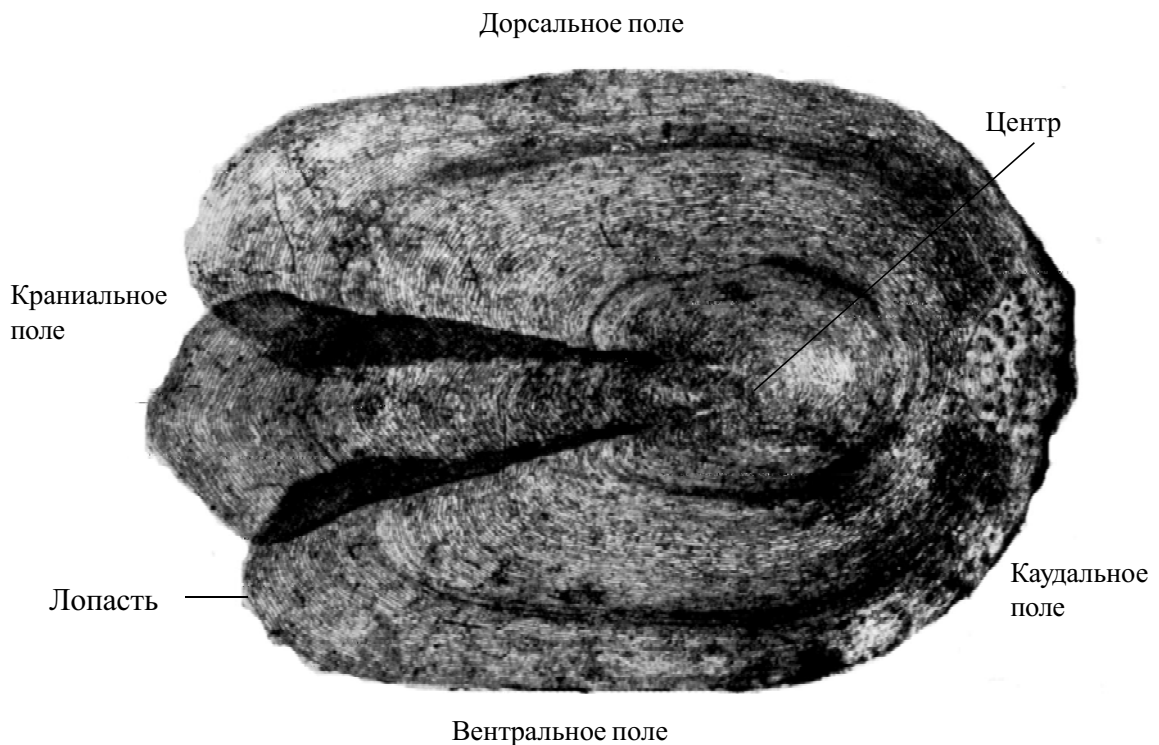
рановых Serranidae, терапоновых Theraponidae, бычковых Gobiidae (Perciformes) и кефалевых Mugilidae (Mugiliformes).

Каудальный край чешуи волнистый из Cypriniformes – у некоторые карповых Cyprinidae, горчаков-псевдопериламп *Pseudoperilampus*, горчаков рода *Rhodeus*, толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, густеры *Blicca bjoerkna*, *Pungtungia*, коней рода *Hemibarbus*, *Belligobio*, амурского язя *Leuciscus waleckii*, закко *Zacco*, востробрюшки-ишикаунии *Ischikaunia steenackeri*, трегубок рода *Opsariichthys*, *Hymenophysa curta*.

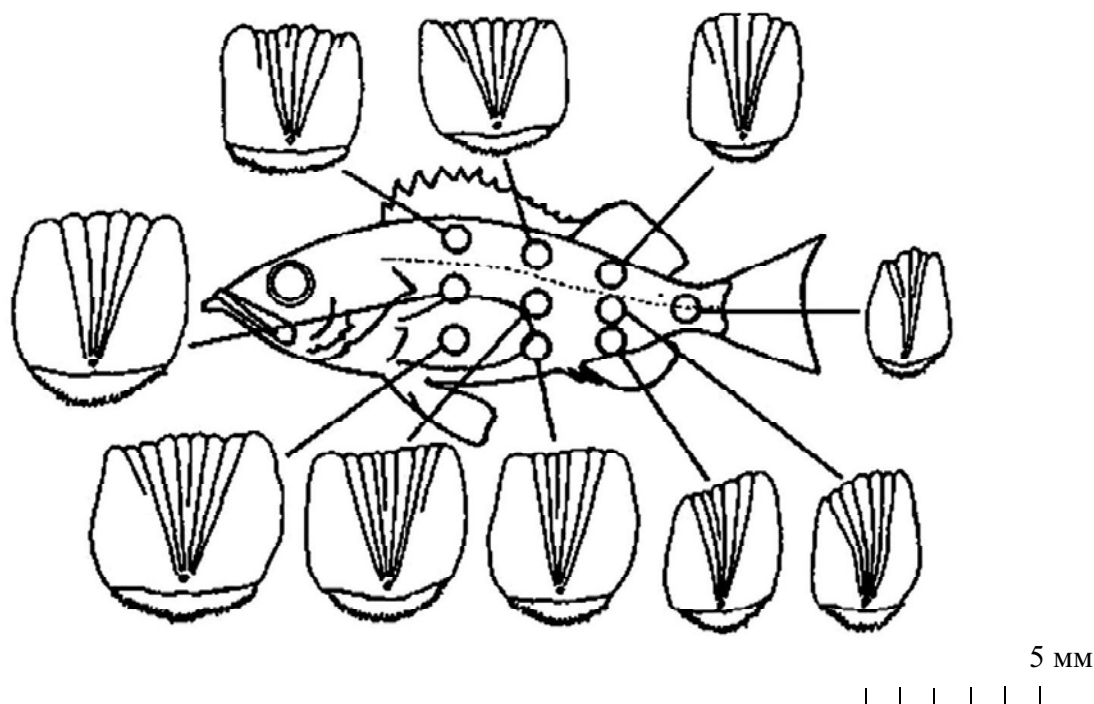
Все края чешуи волнистые у голянов *Phoxinus*, вьюновых Cobitidae (=Cobitidae) (Cypriniformes), из илистых прыгунов – у *Periophthalmus cantonensis* (Perciformes).

Краниальный и каудальный края чешуи волнистые у китайской верховки *Aphyocypris chinensis* и белого амура *Stenopharyngodon idella* (Cypriniformes).

По нашим данным, у нильского гимнарха каудальный край удлиненной чешуи имеет треугольную форму (эл. 20), у леца каудальный край округлой чешуи имеет треугольный выступ (эл. 23), а у диретмы краниальное поле снабжено невысоким гребнем, по обе стороны которого имеются неглубокие выемки (эл. 60). Необычно строение края дорсального поля у нильского гетеротиса (эл. 14, Д, Е).



**Рис. 11.** Циклоидная чешуя обыкновенной щуки *Esox lucius* (Esocidae, Salmoniformes) (с дополнительными обозначениями, по: Галкин, 1958). Краниальное поле разделено на три частично перекрывающиеся лопасти.



**Рис. 12.** Изменчивость формы и размеров чешуи на теле взрослой самки грязного морского окуня *Sebastes alutus* (Scorpaenidae, Scorpaeniformes) (по: Chikuni, 1968).

Край чешуи утолщен и покрыт крупными складками, что напоминает жевательную поверхность зубов млекопитающих.

Замечено, что форма чешуй также зависит от степени их перекрытия. Например, у бычковых Gobiidae (Perciformes) чешуи слабо перекрываются и имеют округлую форму. У щук *Esox* (Salmoniformes) – на нижнюю чешую налегают четыре верхних), и чешуя вытянута вдоль тела (рис. 11). Форма центральной головной чешуи может иметь таксономическое и филогенетическое значение у Cyprinodontiformes (Cooke, 1967). Форма и размеры чешуи различаются на разных участках тела рыб (рис. 12).

**Рельеф поверхности чешуи.** Поверхность эласмоидной чешуи имеет довольно сложный и разнообразный рельеф. По В.Д. Бурдак (1979), рельеф образован элементами, которые могут быть разделены на три категории.

1) Разные виды концентрических рельефов, образованных краями отдельных концентрически расположенных пластинок чешуи, т.е. годовыми кольцами, а иногда также и склеритами, если они располагаются концентрически (лососевые Salmonidae, щуковые Esocidae, Salmoniformes).

2) Рельефы, образованные склеритами неконцентрического типа, имеющими вид более или менее прямых или дугообразных линий, ориентированных в целом перпендикулярно направлению движения рыбы.

3) Совокупность хорошо обтекаемых продольно ориентированных элементов поверхностного рельефа, которые, в свою очередь, могут быть сведены к двум типам:

– ложбинам стока, образованным продольными понижениями поверхности с более или менее плавным поперечным сечением;

– структурам (подобным костным шипам), представленным более оформленными образованиями – отдельными бугорками, зубцами и продольными клями с более резким поперечным сечением, либо более длинными продольно направленными шипами, которые расположены на свободном крае чешуи и простираются на открытое поле последующей чешуи.

Обычно чешуя испещрена концентрическими костными гребнями-склеритами, напоминающими папиллярные узоры, но может иметь и дополнительные структуры. Например, у амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) на каудальных частях чешуй (особенно у взрослых особей) присутствуют полулунные бугорки, обращенные выпуклостью кзади. У восьмиусого пескаря *Gobiobotia rappen-heimi* (Cyprinidae) на чешуях, лежащих выше боковой линии различимы продольные бороздки. У севанской храмули *Varicorhinus capoëta sevangi* (Cypriniformes) чешуи слабозернистые, а у половозрелых самцов усача *Barbus barbuis* на чешуях спины в верхней части боков вместо бугорков присутствуют продольные полоски. У трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae, Gasterosteiformes) чешуя имеет своеобразную форму, и радиальные лучи-бороздки не развиты (рис. 13). Напротив, у представителей чешуйчатых собачек *Clinidae* (Perciformes) эти бороздки располагаются на всех четырех полях чешуи, а у лабрисомов *Labrisomus* (Perciformes) – только на переднем поле. У вельветовых рыб *Anloactinidae* (Scorpaenoidea) рельеф поверхности тела напоминает

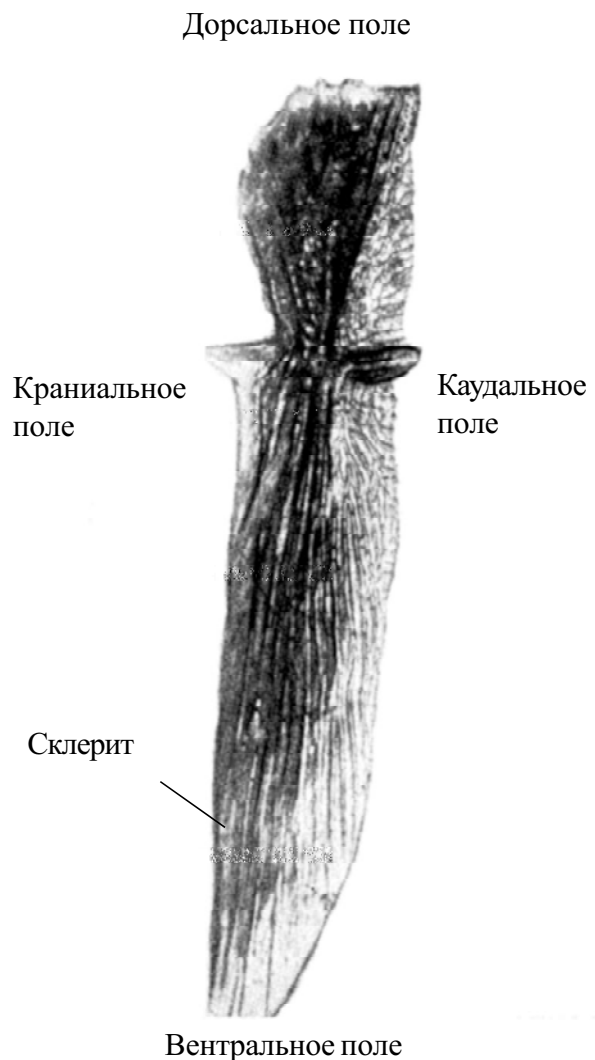


Рис. 13. Чешуя трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae, Gasterosteiformes) (с дополнительными обозначениями, по: Галкин, 1958).

вельвет, благодаря модифицированным шиповатым чешуям. У бразильского менхэ-дена *Brevoortia aurea* (Clupeiformes) чешуи имеют четырехугольную форму (Morales et al., 1985). По краю каудального поля чешуи лежит один ряд гребневидных выступов, а краниальное и латеральные поля покрыты многочисленными склеритами, вытянутыми вдоль краниального края. На вершине склерита имеются небольшие зазубрины. На чешуе различимы многочисленные поры диаметром 30 мкм. У представителей аравановых Osteoglossidae (Osteoglossiformes) рельеф чешуи образован многоугольными пластинками, разделенными сетью бороздок (Meunier, 1984).

Рельеф поверхности имеет ряд структур, характерных как для циклоидной, так и для ктеноидной чешуи – центр, склериты, гладкую костную пластину между склеритами, годовые кольца, межсклеритные метки, грануляцию, радиальные лучи и ктении.

**Центр** хорошо различим на чешуе большинства видов рыб, но может быть плохо выражен, так как с возрастом часто резорбируется. У щук *Esox* (Salmoniformes) встречается чешуя с двумя центрами (Шентякова, 1966а). Центр часто не совпадает с геометрическим центром чешуи, он лежит в точке пересечения линии, определяющей границу краниального и каудального полей чешуи. Если эти поля сходны по размерам, то центр занимает геометрически центральное положение на чешуе. Если краниальное поле больше заднего, то центр сдвинут к каудальному краю чешуи и, наоборот, если каудальное поле больше, то центр смещен к краниальному краю чешуи. Его положение в значительной степени определяет форму чешуи. Оно различается у ктеноидной (центр сдвинут к каудальному полю) и циклоидной чешуи, а также у представителей разных таксонов.

В таксономии используется показатель положения центра, которое можно характеризовать как процентное отношение длины переднего (базального) радиуса (расстояние от центра до вершины чешуи –  $br$ ) к длине продольного радиуса чешуи ( $d$ ) –  $br \times 100/d$  (в %). У многих пелагических рыб центр смещен к краниальному краю ( $br = 33\%$ ) (уклеи *Culter*, быстрянки *Alburnoides*, длинноплавниковая востробрюшка *Ischikaunia macrolepis*, иссык-кульский чебачок *Leuciscus bergi* (Cypriniformes), ряпушки *Coregonus*, тугун *Coregonus tugun*, корюшковые Osmeridae (Salmoniformes)). У типично речных или русловых рыб центр расположен сравнительно близко к геометрическому центру, и его положение мало изменяется с возрастом. Чешуя сельдей Clupeidae (Clupeiformes) отличается низким положением центра ( $br = 60\text{--}72\%$ ). То же у чехони *Pelecus cultratus* (Cyprinidae) (60%), некоторых сигов *Coregonus*, щук *Esox* и бычков *Gobius* (Perciformes) (у последних базальный радиус – до 100%). Известно несколько типов чешуй, различающихся по положению центра (Kobayasi, 1952).

1) Центр занимает центральное положение или смещен немного вниз: доросомовые Dorosomatidae (Clupeiformes), сиговые Coregonidae, лососевые Salmonidae, плекоглоссовые Plecoglossidae, хариусовые Thymallidae (Salmoniformes), карпозубые Cyprinodontidae (Cyprinodontiformes), угрёвые Anguillidae (Anguilliformes),

полурыловые Hemirhamphidae (Beloniformes), змееголовые Channidae (=Ophiocephalidae), желтая кореоперка *Coreoperca kawamebari*, китайский окунь *Siniperca chuatsi*, *S. scherzeli*, из илистых прыгунов – *Periophthalmus cantonensis*, ушастые окуни Centrarchidae, кулиевые Kuhliidae, сребробрюшковые Leiognathidae (Perciformes), псевдопериламп *Pseudoperilampus typus*, обыкновенный колючий горчак *Acanthorhodeus gracilis*, горчак – *Rhodeus acellatus*, обыкновенный толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, караси *Carassius*, карпы *Cyprinus*, уклейки *Alburnus*, из хемиграммоциприсов – *Hemigrammocyppris rasborella* (Cypriniformes), лобан *Mugil cephalus*, кефаль-лиза *Liza parva* (кефалеобразные Mugiliformes).

2) Центр смещен вперед в краниальном направлении: большинство карповых Cyprinidae, вьюновые (Cobitidae, Cypriniformes), корюшковых Osmeridae (Salmoniformes).

3) Центр сдвинут в каудальном направлении: китайский макропод *Macropodus chinensis*, кореоперка *Coreoperca herzi* (терапоновые Theraponidae), из илистых прыгунов – *Periophthalmus cantonensis*, сициоптерус *Sicyopterus japonicus*, японморский бычок *Chaeturichthys sciistius*, острохвостый японморский бычок *C. hexanema*, хазмихт *Chasmichthys dolichognathus*, поперечнополосатый птерогобиус *Pterogobius elapoides* (Perciformes), кефаль *Mugil carinatus* (Mugiliformes).

4) Центр занимает крайнее положение на каудальном поле: большинство бычковых Gobiidae (Perciformes) (часто центр совпадает с каудальным краем чешуи).

5) Расположение центра не определяется: восьмиусые гольцы *Lefua*, щиповки *Cobitis* (Cypriniformes).

6) Центр занимает крайнее положение на краниальном поле: *Coreoleuscus splendidus*, густера *Blicca bjoerkna*, дальневосточный пескарь *Gnathopogon gracilis* (Cypriniformes).

По нашим данным, центр значительно смещен к каудальному полю ктеноидной чешуи у речного окуня (эл. 70, А) и обыкновенного судака (эл. 74, А). Он не различим у капроста (эл. 64), занимает срединное положение у диретмы (эл. 60, А) и средиземноморского налима (эл. 52 А), но сдвинут к краниальному полю у балхашской маринки (эл. 48, А).

Рельеф поверхности центра остается неизменным в онтогенезе, считается устойчивым признаком, носит видоспецифический характер и может служить для диагностики вида (Bilton et al., 1964; Селифанов, 1970). Центр обычно лишен склеритов, которые возникают по мере роста слоев чешуи и их наслоения. Например, у вьюновых центр окружен широкой гладкой зоной (Kobayasi, 1952).

По нашим данным, форма центра может быть овальной, а его рельеф гладкий у представителей Salmoniformes: тайменя (эл. 3, А), арктического гольца (эл. 5, А), европейской ряпушки (эл. 6, А), корюшек (эл. 7, А). У щуки центр очень мелкий и покрыт короткими прерывистыми склеритами (эл. 10, А). Он овальной формы с неясно выраженным ребристо-ячеистым рельефом у предста-



вителей Cypriniformes: синца (эл. 22, А), леща (эл. 23 Ж), густеры (эл. 35, А, Д), уклея (эл. 37), коня (эл. 40, А), чехони (эл. 46, Г), маринки (эл. 48, Б). Гладкий центр наблюдается на чешуе пикши (эл. 53, Б, В; 54, А).

Иногда центр имеет шероховатую или мелкобугорчатую структуру, например, у черноморско-каспийской тюльки (эл. 1, А, Б), амурского чебачка (эл. 47, А), средиземноморского налима (эл. 52, А), макруруса (эл. 55, А), речного окуня (эл. 70, Б), судака (эл. 74, Б, В).

У нильского окуня центр не выражен и покрыт такими же прерывистыми, волнистыми и складчатыми склеритами, как и поля чешуи (эл. 66, А).

В случае регенерационных процессов, центр содержит костные балки, образующие ячеистую структуру (эл. 52, А, Б, средиземноморский налим), которая будет рассмотрена ниже.

**Склериты и костная пластина между ними.** Склериты появляются благодаря тонким клеточным механизмам формирования костной ткани (см. ниже). Типичное расположение склеритов – непрерывное концентрическое, когда их кольца идут параллельно краю чешуи и повторяют ее контуры. Различают склериты в соответствии с полями чешуи, на которых они располагаются (Chu, 1935). Обычно число склеритов наименьшее на каудальном поле. На ктеноидной чешуе склериты наиболее отчетливо выражены на прикрытых соседней чешуей краниальном, дорсальном и вентральном полях. В циклоидной чешуе концентрические ряды склеритов могут располагаться по всей поверхности чешуи. Кроме того, у некоторых видов рыб выделяют крупные линейно тянущиеся *зазубрины* на краниальном и латеральных полях (например, у данио рерио *Danio* (= *Brachydanio*) *rerio* (Cypriniformes) – *serration* по: Waterman, 1970).

Характер строения и расположения склеритов у костистых рыб разнообразен и используется в таксономии и экологических исследований рыб (см. ниже). Половые различия в числе склеритов, видимо, отсутствуют. Например, это показано для байкальского омуля *Coregonus autumnalis* (Salmoniformes) ( $n=9000$ ) (Редкозубов, 1963). Однако расположение склеритов не всегда соответствует годичным наслоениям основной пластинки чешуи. Известно, что число склеритов увеличивается с возрастом, и среднее расстояние между склеритами меняется (Sire, 1986; Lai et al., 1996). Индивидуальные вариации числа склеритов ограничивают использование этого показателя в диагностике таксонов. Например, у атлантического лосося *Salmo salar* (Esdaile, 1912) и кумжи *S. trutta* (Salmoniformes) (Parrott, 1933) число склеритов на чешуе увеличивается вдоль тела от головы к жировому плавнику, а затем убывает к хвостовому плавнику. Это объясняется *гетерохрониями* (разновременностью) закладки и развития чешуи: она развивается неравномерно по телу, раньше возникает впереди хвостового стебля над и под боковой линией, что показано, как и внутривидовая вариабельность этого показателя, целым рядом исследователей (см. обзор – Batts, 1964).

Расположение склеритов может быть круговым, перпендикулярным длинной оси чешуи и даже радиальным. Развитие склеритов может сопровождаться формированием радиальных лучей или отсутствием их, но никогда не встречаются чешуи без обеих этих структур:

1) Имеются только склериты, а радиальные лучи отсутствуют (см. перечень изученных видов в разделе о радиальных лучах).

2) Склериты имеются на всей поверхности чешуи: сиговые *Coregonidae*, *Oncorhynchus rhodurus*, кунджа *Salvelinus leucomaenis*, таймени *Hucho*, хариусовые *Thymallidae*, корюшковые *Osmeridae* (*Salmoniformes*), гамбузиевые *Poeciliidae*, карпозубые *Cyprinodontidae* (*Cyprinodontiformes*), *Hypophthalmichthys* (*Siluriformes*), *Leuciscinae* (кроме зачко *Zacco* и трегубок *Opsariichthys*), белый амур *Stenopharyngodon idella*, карповые *Cyprininae*, вьюновые *Cobitidae* (*Cypriniformes*), угрёвые *Anguillidae* (*Anguilliformes*), полурыловые *Hemiramphidae* (сарганообразные *Beloniformes*), китайский макропод *Macropodus chinensis*, змееголовые *Channidae* (= *Ophiocephalidae*), кефаль-лиза *Liza parva* (*Mugiliformes*), китайские окуни *Siniperca* (*Perciformes*).

3) Утеря многих или даже всех склеритов на каудальном поле: коилии *Coilia*, пятнистый клюпанодон *Clupanodon punctatus* (*Clupeiformes*), некоторые лососевые *Salmonidae*, плекоглоссовые *Plecoglossidae* (*Salmoniformes*), *Acheilognathinae*, *Gobioninae* (*Cypriniformes*), японский морской судак *Lateolabrax japonicus*, кореоперки *Coreoperca*, терапоны *Therapon*, большинство бычковых *Gobiidae* (*Perciformes*).

4) Мощные склериты на каудальном поле: аплохейл *Aplocheilus latipes* (*Cyprinodontiformes*), пестрые толстолобы *Aristichthys*, толстолобики *Hypophthalmichthys*, амурский язь *Leuciscus waleckii*, сахалинская красноперка-угай *Tribolodon ezoe*, гольяны *Phoxinus*, востробрюшка-ишикауния *Ischikaunia steenackerii*, белый амур *Stenopharyngodon idella* (*Cypriniformes*), змееголовые *Channidae* (= *Ophiocephalidae*), большеротый окунь *Micropterus salmoides*, китайские окуни *Siniperca chautsi*, *S. swinhonis* (*Perciformes*).

5) Склериты идут поперечно длинной оси чешуи: пятнистый клюпанодон *Clupanodon punctatus* (*Clupeiformes*), плекоглосс *Plecoglossus altivelis*, корюшка *Osmerus mordax dentex*, обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (*Salmoniformes*), лобан *Mugil cephalus* (*Mugiliformes*), из серебробрюшек – *Leiognathus nuchalis*, морской карась *Sparus swinhonis* (*Perciformes*).

6) Ветвящиеся склериты: каудально-медиальные склериты *Hymenophysa curta*, иногда гольянов *Phoxinus* (*Cypriniformes*).

7) Склериты, формирующие сетчатое переплетение: задне-боковые склериты лососевых *Salmonidae* (*Salmoniformes*), склериты вокруг центра у хазмихт *Chasmichthys*, илистого прыгуна *Periophthalmus cantonensis* (*Perciformes*), иногда у коня-губаря *Hemibarbus labeo*, регенерирующие чешуи востробрюшки-ишикаунии *Ischikaunia steenackerii* (*Cypriniformes*).

Как уже отмечалось, у сельдевых Clupeidae (Clupeiformes) склериты идут более или менее поперечно длинной оси чешуи (рис. 9). Например, у сельдей *Clupea*, американского шэда *Alosa sapidissima*, северной доросомы *Dorosoma cepedianum*. (У представителей менее продвинутых таксонов рыб, не входящих в группу костистых рыб, склериты могут идти продольно длинной оси чешуи, например, у ильной рыбы *Amia calva* (старпонообразные Elopiformes) (Lagler, 1947).) Своеобразно расположение склеритов на клюпеоидной чешуе сельдей *Clupea*, атеринок *Alanetta* (Atheriniformes), умбр *Umbra* (Salmoniformes), пескарей *Gobio*, коней *Hemibarbus* (Cypriniformes) и некоторых других рыб.

По нашим данным, необычный вид имеют склериты черноморско-каспийской тюльки в месте расположения стрий (эл. 1, В, Д–З). Эти склериты – «двойные» – гребень разделен узкой и глубокой ложбиной на два хребта; такие двойные склериты разделены относительно широкими плоскими ложбинами костной пластины.

Расстояние между склеритами – ширина гладкой части костной пластины служит источником информации об особенностях роста рыб, и даже разработана автоматическая система обработки измерений межсклеритных расстояний чешуи рыб (см., например, Крайзлер, 1988). Оно может быть относительно постоянным или неодинаковым на разных полях и коррелирует с шириной самого поля (Chu, 1935). Если поля имеют одинаковую площадь (на круглой чешуе), то и склериты на них располагаются на одинаковом расстоянии один от другого. У карповых Cyprinidae (Cypriniformes) размеры разных полей на чешуе неодинаковы и, следовательно, ширина ложбин между склеритов (расстояние между склеритами) сильно варьирует на разных полях чешуи. Например, если краниальное поле узкое и короткое, латеральные поля узкие и длинные, а каудальное поле длинное и широкое, то ширина склеритов также невелика и они скучены на краниальном поле, а расстояние между склеритами немного больше на латеральных полях и еще больше на каудальном поле. Имеется положительная корреляция между темпами роста различных полей чешуи и шириной пластины между склеритами, что позволяет определять особенности биологии рыб. Например, крайне широкое расстояние между склеритами на каудальном поле чешуи может быть вызвано двумя факторами: более быстрым ростом каудального поля чешуи и расхождением и утерей склеритов вдоль латеральных краев чешуи (Chu, 1935). Наличие *зоны сближенных склеритов* помогает в дифференциации локальных группировок рыб (см. Главу 3).

У многих видов рост склеритов происходит интенсивнее на краниальном поле, от вершины чешуи. Разрастаясь по краю, параллельно с развитием основной пластинки, склериты опоясывают чешую. У леца возникновение склеритов можно наблюдать и на латеральных полях чешуи, реже по апикальному краю. Наслоение склеритов является следствием роста основной пластинки, поэтому и первоначальное их появление обычно связано с наиболее выпуклыми частями чешуи. Число склеритов обычно больше на краниальном поле, поэтому их подсчет ведут по краниальному (переднему, базальному) радиусу чешуи.



**Рис. 14.** Циклоидная чешуя речного угря *Anguilla anguilla* (Anguillidae, Anguilliformes) с прерывистыми склеритами, состоящими из отдельных валиков (по: Галкин, 1958).

Конфигурация склеритов разнообразна. Они могут идти непрерывными concentрическими рядами (crowdy), а могут иметь неправильную конфигурацию (irregular), быть изогнутыми (bent), прерывистыми (segmented, broken) и состоять из отдельных фрагментов, например, у пресноводных угрей *Anguilla* (Lagler, 1947; Kobayasi, 1952; Галкин, 1955; Zylberberg et al., 1984) (рис. 14). В последнем случае склериты образованы отдельными *валиками* (бусины, loculi, platelets, minute subquadrate elements, circles), разделенными *ложбинами* – пространствами костной пластины с гладкой поверхностью. Замечено, что форма валиков прерывистых склеритов зависит от условий формирования чешуи. Например, у пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Gadiformes) валики, образующиеся в летнее время, имеют закругленный край, а валики, образующиеся зимой – спрямленный край (Pentilla, 1988).

По нашим данным, действительно у пикши имеются прерывистые склериты (эл. 53, 54). Они образованы отдельными валиками, размеры и форма которых незначительно различаются в разных участках тела (сравнивали чешую под

спинным плавником и чешуе под анальным плавником). Длина валиков изменяется в пределах от 20 до 50 мкм в чешуе под спинным плавником и от 20 до 70 мкм под анальным плавником. Самые мелкие валики располагаются в первом-втором рядах склеритов вокруг центра (эл. 53, Б, В; 54). Форма валиков незначительно изменяется и в одном прерывистом концентрическом ряду (эл. 54, Б). Высота валиков – 15–20 мкм. Удлиненные валики имеют более уплощенную форму (эл. 53, Г, Д). Рельеф поверхности валиков сглаженный. Валики плавно закругляются по бокам. Они наклонены под небольшим углом к центру чешуи. Впадины между соседними валиками очень узкие. Их ширина составляет всего лишь 3–4 мкм. Иногда они имеют щели, в которых различима сетчатая структура (возможно, фибриллярная пластина). Расстояние между кольцами валиков довольно широкие (10–20 мкм), поэтому ряды склеритов отчетливо отделены (эл. 53, Г; 54, Б).

По нашим данным, у нильского окуня склериты также разбиты на фрагменты разной длины, даже в том случае, когда их не разделяют радиальные лучи (эл. 66). Длина фрагментов изменяется от 50 до 200 мкм, а ширина примерно одинакова – 20–25 мкм. Поверхность фрагментов не гладкая, а имеет складчато-бугорчатую структуру, напоминающую жевательную поверхность коренных зубов млекопитающих (эл. 66, А). В некоторых участках чешуи речного окуня, где склериты разъединены на фрагменты радиальными лучами, поверхность склеритов имеет сходную с описанной выше структуру (эл. 71, А; 72). Ширина фрагментов равна 15–20 мкм.

У многих видов склериты прерываются радиальными лучами и также образованы фрагментами разной длины. По нашим данным, это характерно для любой чешуи, у которой на краниальном или каудальном полях имеются радиальные лучи в том или ином количестве (кроме *Salmoniformes*). Например, у представителей *Sypriniiformes*, у эфиопского усача (эл. 29, В, Г), лабео (эл. 42, Б, Е; 43, А, Б), маринки (эл. 48), усатого голавля (эл. 49). У представителей *Perciformes*, склериты на краниальном поле разбиты радиальными лучами на крупные слабо извитые фрагменты (эл. 68, обыкновенный ёрш; эл. 70, речной окунь; эл. 70; 71, обыкновенный судак; эл. 78, морской окунь).

Конфигурация непрерывных концентрических склеритов также разнообразна. На чешуе сигов *Coregonus* (*Salmoniformes*) склериты на краниальном поле часто имеют своеобразный волнистый вид и даже местами образуют резкие лабиринтные изгибы (Штылько, 1934). На примере карповых *Syprinidae* из Китая показано, что склериты на каудальном поле часто дегенеративные или модифицированные (Chu, 1935). Их форма сильно варьирует. Как правило, полностью сформированные склериты каудального поля шире, массивнее и разрозненнее, чем таковые на дорсальном и вентральном полях. У представителей некоторых родов склериты волнистые, формируют выпуклые арки, а у других – острые углы или зигзаги (Chu, 1935).

По нашим данным, встречаются следующие типы склеритов в зависимости от их рельефа и формы.

1) Абсолютно гладкие и уплощенные склериты (эл. 1, тюлька; эл. 2, ленок; эл. 3, таймень; эл. 10, обыкновенная щука; эл. 22, синец; эл. 25, колючий горчак; эл. 40; 41, пятнистый конь; эл. 42, лабед; эл. 52, средиземноморский налим).

2) Ровные по толщине, но слабо извитые склериты (эл. 34; 35, густера; эл. 37; 38, уклея; эл. 47, амурский чебачок; эл. 48, маринка; эл. 60, диретма; эл. 70; 71, речной окунь; эл. 74; 75, обыкновенный судак; эл. 78, морской окунь).

3) Слабо волнистые склериты (эл. 4, сёмга; эл. 5, арктический голец; эл. 6, европейская ряпушка; эл. 7; 8, корюшка; эл. 23; 24, лещ; эл. 26, короткоголовый усач; эл. 28; 29, эфиопский усач; эл. 46, чехонь; эл. 49, усатый голавль; эл. 68, ёрш).

4) Сильно извитые склериты с коротким шагом волны (эл. 20, нильский гимнарх) и с длинным шагом волны (эл. 21, дистиход). Некоторые гладкие и слабо волнистые склериты имеют узкий невысокий и гладкий гребень, который тянется по всему склериту (эл. 2, тупорылый ленок; эл. 4, сёмга; эл. 6, европейская ряпушка; эл. 10, Б, обыкновенная щука; эл. 23, Б–Г, лещ и др.).

По нашим данным, у макрураса концентрические слабо извитые склериты образуют шевронный рисунок (эл. 55; 56) на срединной поверхности краниального поля чешуи. У капраса прямые гладкие склериты могут ветвиться (эл. 64, В). То же наблюдается у склеритов речного окуня (эл. 71, Г). Изредка встречаются дополнительные отростки склеритов на ктеноидной чешуе обыкновенного ерша (эл. 68).

Склериты частично выклиниваются при переходе на краниальное и латеральные поля чешуи. Например, у окуневых Percidae это выклинивание носит закономерный характер. По нашим данным, выклинивание слабо извитых склеритов имеется на чешуе нильского окуня (эл. 67, В). У представителей Salmoniformes оно обнаружено на чешуе сёмги (эл. 4, Г), арктического гольца (эл. 5, Г), обыкновенной щуки (эл. 10, В). Оно также имеется и у ряда других видов (эл. 21, дистиход; эл. 28, Б, эфиопский усач; эл. 46, Е, чехонь; эл. 67, В, нильский окунь). У обыкновенного ельца нами обнаружены, по-видимому, дегенеративные изменения склеритов (эл. 44, А). Эти склериты вклиниваются между «нормальными» непрерывными склеритами. Они разбиты на короткие фрагменты, конфигурация которых необычна, подобна скрученной в жгут нити.

Считается, что склериты выполняют функцию ребер жесткости и одновременно препятствуют сдвигу покрывающего чешую эпителия под воздействием гидродинамических сил трения, возникающих при плавании (Бурдак, 1979).

**Зубчики склеритов.** Поверхность склеритов может быть гладкой (DeLamater, Courtenay, 1974), а может содержать многочисленные *зубчики* (шпы, крючочки, зубчатые выступы, лепидонты, lepidonts, scalar denticles, microsteni), которые обычно располагаются по самому гребню склерита или даже занимают его боковые стороны (рис. 6). Они характерны для кефалевых Mugilidae (Mugiliformes), терапонов *Therapon*, змееголовов *Channa* (= *Ophiocephalus*)

(Perciformes) (Kobayasi, 1952), цихловых Cichlidae (Perciformes) (Lippitsch, 1992), гамбузиевых Poeciliidae (Cyprinodontiformes) (Hollander, 1986). Форма, размеры и плотность расположения, способ прикрепления к поверхности склерита, угол отклонения от продольной оси склерита этих зубчиков разнообразны, но, вероятно, видоспецифичны. Во всяком случае, показано, что они не изменяются по мере роста рыбы, особенно в области краниального поля.

У гамбузиевых Poeciliidae (Cyprinodontiformes) форма и расположение зубчиков склеритов варьируют у разных видов, и может служить таксономическим признаком (Hollander, 1986). У гетерандрий *Heterandria* они имеют коническую форму и гладкую поверхность, а у широкоплавниковой пецилии *Poecilia latipinna* зубчики хотя и конические, но шершавые. У других видов пецилий *Poecilia* они, как правило, уплощены с одной стороны. У пецилопсисов *Poecilopsis* зубчики треугольной формы. Свообразны и, вероятно, видоспецифичны зубчики обыкновенной гамбузии *Gambusia affinis*. Необходимо отметить, что зубчики не всегда конические, у некоторых видов они имеют форму усеченной пирамиды или «стертых» зубов. Например, у приапеллы *Priapella compressa* в таких бугорках различим центральный канал, соединяющий полость зубчика с основным телом склерита. У тумбиля *Saurida tumbil* (Mystophiformes) зубчики склеритов многочисленны, мелкие, тупоконечные, подобные зубам (Zang, Xu, 1987). Они специфичны на уровне рода и могут быть использованы для идентификации. У мозамбикской тилапии *Tilapia mossambica* (Perciformes) и обыкновенного фундулюса *Fundulus heteroclitus* (Cyprinodontiformes) длина зубчиков равна 2–4 мм, и их основания окружены своеобразными «носочками» (Lanzing, Higginbotham, 1974; Lanzing, Wright, 1976; Yamada, Watable, 1979). У сазана *Cyprinus carpio* (дикая форма) и серебряного карася (золотой рыбки) *Carassius auratus* (Cypriniformes) зубчики мелкие (соответственно 0,2–0,4 мкм и не более 0,2 мкм) и не могут обеспечивать эффективное «заякоривание» чешуи (Zylberberg, Meunier, 1981). Они располагаются только на вершинах или на боковых поверхностях склеритов краниального поля, а на других полях постепенно исчезают и возле центра отсутствуют.

По нашим данным, у Salmoniformes зубчики развиты лишь у некоторых представителей отряда. У корюшки зубчики имеются на некоторых склеритах краниального поля (эл. 8, Г–Е). Они мелкие конусовидные с обломанными вершинами и хорошо различимыми точечными отверстиями на вершинах. Зубчики лежат часто, но не сливаются; на участке склерита длиной 100 мкм укладывается 11–12 зубчиков (при пересчете до 1200 шт./см) (табл. 8).

У обыкновенной щуки на гребнях склеритов имеются отдельные редкие заостренные копьевидные зубцы (эл. 10, Г; 11, Д; 12, А, Б). Эти зубцы располагаются поодиночке, вытянуты вдоль склерита и плотно к нему прилегают. Длина зубцов составляет 6–8 мкм. Ширина в основании – 3–4 мкм. Вершина зубца сильно заострена, а основание соединяется с поверхностью склерита швом, что позволяет предполагать ограниченную подвижность этой структуры.

**Таблица 8.** Размеры и количество зубчиков ( $n=10$ ) склеритов у некоторых видов костистых рыб Teleostei

Отряд, вид	Высота зубчика, мах, мкм	Ширина основания зубчика, мах, мкм	Число зубчиков на 1 см длины гребня, мах
<b>Salmoniformes:</b> <i>Osmerus</i> spp.	5,0	5,0	2000
<b>Osteoglossiformes:</b> <i>Heterotis niloticus</i>	50	25	300
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	50	30	400
<i>Scleropages</i> spp.	50	30	400
<b>Cypriniformes:</b> <i>Abramis ballerus</i>	2,0	2,5	8000
<i>A. brama</i>	2,5	3,0	6000
<i>Blicca bjoerkna</i>	3,5	5,0	4000
<i>Hemibarbus maculatus</i>	1,5	1,2	7000
<i>Labeo horie</i>	10,0	5,0	2000
<i>Leuciscus leuciscus</i>	6,0	4,5	4000
<i>Squaliobarbus curriculus</i>	5,0	3,5	4000
<b>Gadiformes:</b> <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	4,5	6,0	2000
<b>Perciformes:</b> <i>Lates niloticus</i>	5,0	5,0	3000
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	1,5	2,5	5000
<i>Perca fluviatilis</i>	3,0	4,0	6000
<i>Sander lucioperca</i>	2,5	2,5	7000
<i>Oreochromis niloticus</i>	5,0	2,5	6000
<b>Scorpaeniformes:</b> <i>Sebastes marinus</i>	2,5	1,5	5000

Необычна структура склеритов у представителей семейства Osteoglossidae (Osteoglossiformes), которая, вероятно может диагностировать этот таксон: нильского гетеротиса (эл. 13; 14), южноамериканской араваны (эл. 16, А, Б) и склеропагеса (эл. 19 В, Г). Гребни склеритов настолько часто покрыты крупными, высокими, сильно загнутыми назад цилиндрическими зубчиками (табл. 8), что различаются с трудом, т.е. весь склерит составлен из крупных зубчиков. Зубчик имеет куполообразную закругленную вершину. У многих зубчиков вершина стерта и видно округлое отверстие центрального канала.

У представителей Cypriniformes зубчики очень мелкие, конические, разной высоты и тянущиеся непрерывной тонкой (даже мягкой, способной изгибаться)



каемкой по гребню склерита: у синца (эл. 22, Д, Е), леща (эл. 24), густеры (эл. 35, Б, В; 36); пятнистого коня (эл. 41, В, Г), лабео (эл. 42, В–Д) (табл. 8). В том случае, когда верхушки зубчиков обломаны, гребень склеритов покрыт каймой с регулярно расположенными канальцами (эл. 42, Д, лабео). У обыкновенного ельца зубчики невысокие, с закругленной тупой вершиной (эл. 44, А–Г). У усатого голавля имеются разобщенные, усеченные зубчики на некоторых гребнях склеритов краниального поля (эл. 49, В, Г). Зубчики плотно сидят на склерите, имеют вид цилиндрических бугорков. Они с хорошо различимой центральной полостью (эл. 50). У чехони зубчики не обнаружены, но по самому гребню склерита тянется узкая непрерывная или прерывистая и слабо извитая каемка (эл. 46, Д–З).

Своеобразно строение зубчиков у средиземноморского налима (эл. 52). Зубчики имеют расширенную, уплощенную (иногда двураздельную) вершину (табл. 8). Они поднимаются прямо с поверхности гребня склерита, располагаются на одинаковом расстоянии (3–4 мкм) друг от друга, сильно загнуты к центру, так что их латеральная сторона лежит горизонтально поверхности чешуи.

Из представителей Perciformes у нильского окуня зубчики многочисленные, разобщенные, мелкие, цилиндрические, с центральным каналом (эл. 67, Г) (табл. 8). То же характерно для речного окуня (эл. 70, Д, Е; 71, В–Д). У обыкновенного ерша зубчики выражены слабо, они как бы стерты, хотя центральный канал различим (эл. 68, Г; 69, Д). У судака некоторые зубчики имеют не простую цилиндрическую форму, а напоминают трехгранное копьё – центральный заостренный вырост крупнее двух боковых уступов (эл. 75, Б, В, Д). У нильской тилапии зубчики относительно немногочисленные и лежат обособленно один от другого, имеют удлиненную копьевидную форму (эл. 76, А, Д). Их размеры обычны (табл. 8). Многие зубчики стерты и в них различима центральная полость. Зубчики располагаются не по краю гребня склерита и не вырастают прямо из него, а почти половина длины зубчика приходится на боковую сторону склерита, так что наружу выступает только половина зубчика (примерно 2,5 мкм). У морского окуня (*Scorpaeniformes*) многочисленные мелкие зубчики конической формы с очень острой вершиной (эл. 78, Ж).

Таким образом, зубчики найдены у многих видов и, видимо, являются универсальным средством закрепления чешуи в коже. Они располагаются на склеритах краниального поля, загнуты в каудальном направлении (к центру чешуи и к хвосту рыбы) и служат для более прочного закрепления чешуи в каждом кармане (DeLamater, Courtenay et al., 1972; DeLamater, Courtenay, 1974; Yamada, Watable, 1974; Yoshida et al., 1974; Fouda, 1979; Lanzing, Higginbotham, 1974). Считают, что зубчики функционируют как своеобразные прокладки, снижающие трение краниальной части чешуи о каудальную часть лежащей впереди соседней чешуи и обеспечивающие разобщение (*люфт*) этих перекрывающихся чешуй (Hollander, 1986). Возможно, что в промежуток между зубчиками входит ткань дермы или эпидермиса, что также способствует закреплению чешуи в коже. Кожа, безусловно, «за-

жимается» в узких промежутках между зубчиками. Интересным представляется присутствие канала, пронизывающего зубчик. Остается лишь гадать, чем он заполнен – дентином, пульпой как в зубах или вращающимися дермы или эпидермиса, что также способствует закреплению чешуй в коже. Если будет доказано, что полость зубчика заполнена дентином, то этот факт позволит обсуждать эволюционную связь эласмоидной и плакоидной чешуи, и зубов.

У чешуй с гладкой поверхностью склеритов или со слабо развитыми зубчиками на гребнях склеритов имеются другие механизмы удержания чешуи в карманах кожи. Слои чешуи пронизаны идущими из дермального слоя параллельными пучками (диаметром 1,5–3 мкм) коллагеновых волокон. Именно эти «якорные» фибриллы и удерживают чешую в коже. Они названы «Шарпеевыми волокнами» («Sharpey fibres») по аналогии со сходными пучками в кости (Хэм, Кормак, 1983). В трубчатой кости Шарпеевы волокна (прободающие волокна, *fibra perforans*, *Scharpey-fibre-like bundle*) открыты Шарпеем (W. Sharpey), прикрепляют надкостницу к кости. Они идут от внешнего слоя надкостницы на разную глубину в слой наружных генеральных пластин диафиза трубчатой кости.

Склериты могут видоизменяться, например, уплощаться и превращаться в пластинчатые образования, которые усиливают крепость краев чешуи. По нашим данным, у эфиопского усача край каудального поля образован уплощенными и утолщенными пластинами (эл. 28, Г, Д). Пластины имеют прямоугольную форму. Их размеры составляют 300×150; 200×150 мкм. Уплощенные пластины покрывают и краниальное поле чешуи балхашской маринки (эл. 48, В–Д). Иногда между склеритами имеются перемычки, как, например, у уклея (эл. 38, В). Поперечные перемычки между склеритами наблюдаются также у синца (эл. 22, Г), густеры (эл. 35, Б) и амурского чебачка (эл. 47, В). Спутанность хода склеритов и поперечные перемычки между ними, располагающиеся на ложбинах костной пластины обнаружены нами у щуки (эл. 10, А, Г) и гимнарха (эл. 20, Е). У обыкновенного судака (*Perciformes*) на дорсальном поле чешуи склериты сильно уплощены, прерывисты и менее рельефны, чем на других полях (сравните на эл. 75 – В и Г).

Поверхность склеритов может иметь многочисленные поперечные трещины, вероятно, вследствие механических повреждений (эл. 5, арктический голец; эл. 39, обыкновенный пескарь; эл. 54, пикша; эл. 75, Д, обыкновенный судак; эл. 76, А, Д, нильская тилапия, эл. 78, Ж, морской окунь).

**Ложбины стока.** Склериты циклоидной чешуи имеют сложную конфигурацию и часто на чешуе образуются *ложбины стока* (Бурдак, 1974, 1979) – продольные углубления, расчленяющие склериты, или понижения самих гребней. По своей конфигурации они напоминают речные долины и ориентированы вдоль тела и чешуи. Считается, что этот продольный рельеф выполняет гидродинамическую функцию управления потоком в пограничном слое аналогично костным выростам ктеноидной чешуи (Бурдак, 1979). Он возник в процессе филогенеза как оптимальный вариант обтекаемой поверхности.

Ложбины стока обнаружены у целого ряда видов, но отсутствуют у большинства представителей сельдевых Clupeidae (Clupeiformes), лососевых Salmonidae, щуковых Esocidae (Salmoniformes); из карповых Cyprinidae (Cypriniformes) – у пескарей *Gobio*; у саргановых Belonidae (Beloniformes), тресковых Gadidae (Gadiformes), ставридовых Carangidae, скумбриевых Scombridae (Perciformes). У сазана *Cyprinus carpio* и карасей *Carassius* (Cypriniformes) поперечная форма ложбины стока полукруглая, этот рельеф усложнен за счет рядов конических выступов на гребнях склеритов. Показано, что ложбины стока формируются постепенно в онтогенезе (на примере луфаря *Pomatomus saltatrix*, Perciformes) – отсутствуют у молоди, но хорошо развиты у взрослых (Бурдак, 1979).

По нашим данным, у представителей Cypriniformes ложбины стока имеются на краниальном поле чешуи дистихода (эл. 21, А, В), леща (эл. 23, Д, Е). У леща широкая впадина тянется от центра до края чешуи. Она не прерывается радиальными лучами. На ее дне склериты не сближены, а, напротив, разъединены широкими промежутками. Здесь ширина костной пластины примерно в два раза больше таковой в прилежащих участках (соответственно 25–30 мкм и 10–15 мкм). Из представителей Perciformes ложбины стока обнаружены у речного окуня (эл. 70, Б; 71, А).

**Годовые кольца.** *Годовые кольца* (annuli, peronidia, annual rings, winter bands, growth rings, year marks) представляют собой отметины на поверхности чешуи, соотносящиеся с возрастом и ростом у многих видов рыб (см. Чугунова, 1959; Tesch, 1968; Lai et al., 1996). Они характеризуются особенностями строения склеритов и более глубоких структур. Образование годовых колец связывается с неравномерностью роста рыб и хода других процессов в течение года, что используют (наряду с отолитами, жаберной крышкой, лучами плавников, *клеитрумом*, позвонками и другими костными структурами) для определения возраста и расчисления темпа роста рыб в предыдущие годы. На чешуе могут образовываться не только годовые кольца, но и так называемые дополнительные (добавочные), появляющиеся в результате ослабления или прекращения питания в преднерестовый или нерестовый период, перемены кормовых объектов и др. (подробнее строение и формирование колец рассмотрено в Главах 2 и 3).

**Мальковое кольцо** относится к дополнительным кольцам. Оно образуется на чешуе у сеголетков рыб, т.е. в течение первого года жизни при смене местобитания или пищевых объектов (например, при переходе молоди с питания планктоном на питание бентосом). Мальковое кольцо расположено вблизи центра чешуи, и часто его трудно отличить от первого годового кольца; оно оказывается внутри годовой зоны. Как и другие добавочные кольца, мальковое кольцо обычно менее четкое, выражено не по всей окружности чешуи. Мальковое кольцо различимо не на всех чешуях отдельной особи и не у всех рыб одной популяции (см. Главы 2 и 3).

**Нерестовое кольцо (или нерестовая метка)** также относится к группе дополнительных колец. Образуется на чешуе в нерестовый период и связано с существенными энергетическими затратами, которые несет организм рыбы в это время (см. Главы 2 и 3).

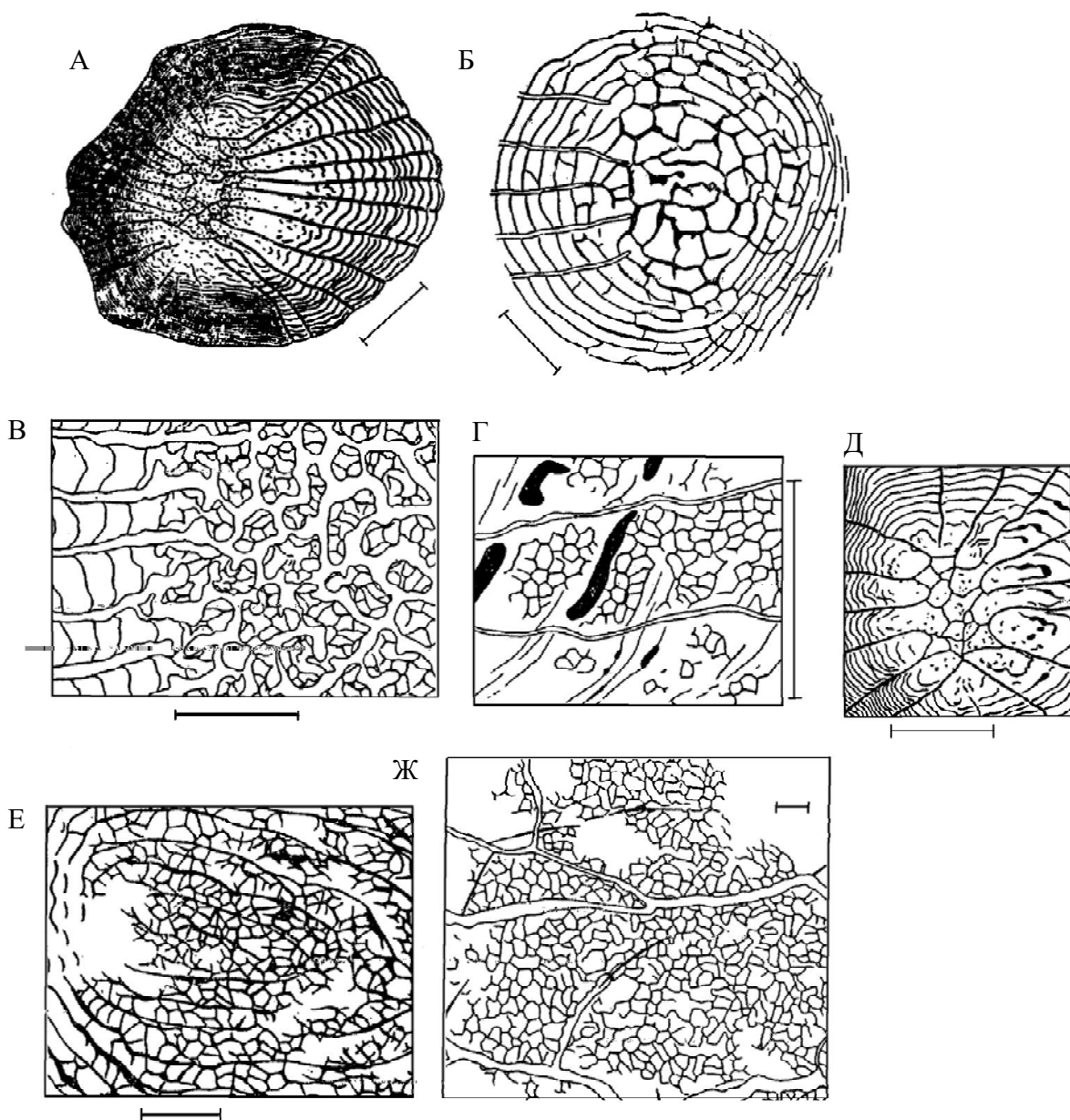
**Межсклеритные метки.** Рельеф поверхности костной пластины между склеритами бывает плоским или вогнутым, гладким или, напротив, неоднородным. В последнем случае, на нем присутствуют различные *межсклеритные метки* (intermarkings), зачастую в виде извитых поперечных склеритам правильно или неправильно ориентированных штрихов (Batts, 1964).

У многих рыб, не питающихся во время нереста, этот перерыв в питании отражается на чешуе в виде так называемых «нерестовых» меток (колец), которые обычно лучше видны на боковых участках чешуи и имеют вид светлых зон с разрушенными склеритами (см. Чугунова, 1959).

**Грануляция.** У многих видов каудальное поле не имеет непрерывных склеритов, но покрыто модифицированными и дегенеративными склеритами, приобретшими форму бугорков или гранул (Chu, 1935), или образующими сетчатый орнамент (Kobayasi, 1952) (рис.15; 16; 17). На разных участках тела рыбы дегенерация склеритов неодинакова, а степень развития бугорков сильно варьирует от мелких невыраженных структур до сильно развитых игловидных выростов. У некоторых представителей Pleuronectiformes даже выделяют *бугорчатую* (tuberculate) чешую, помимо циклоидной и ктеноидной.

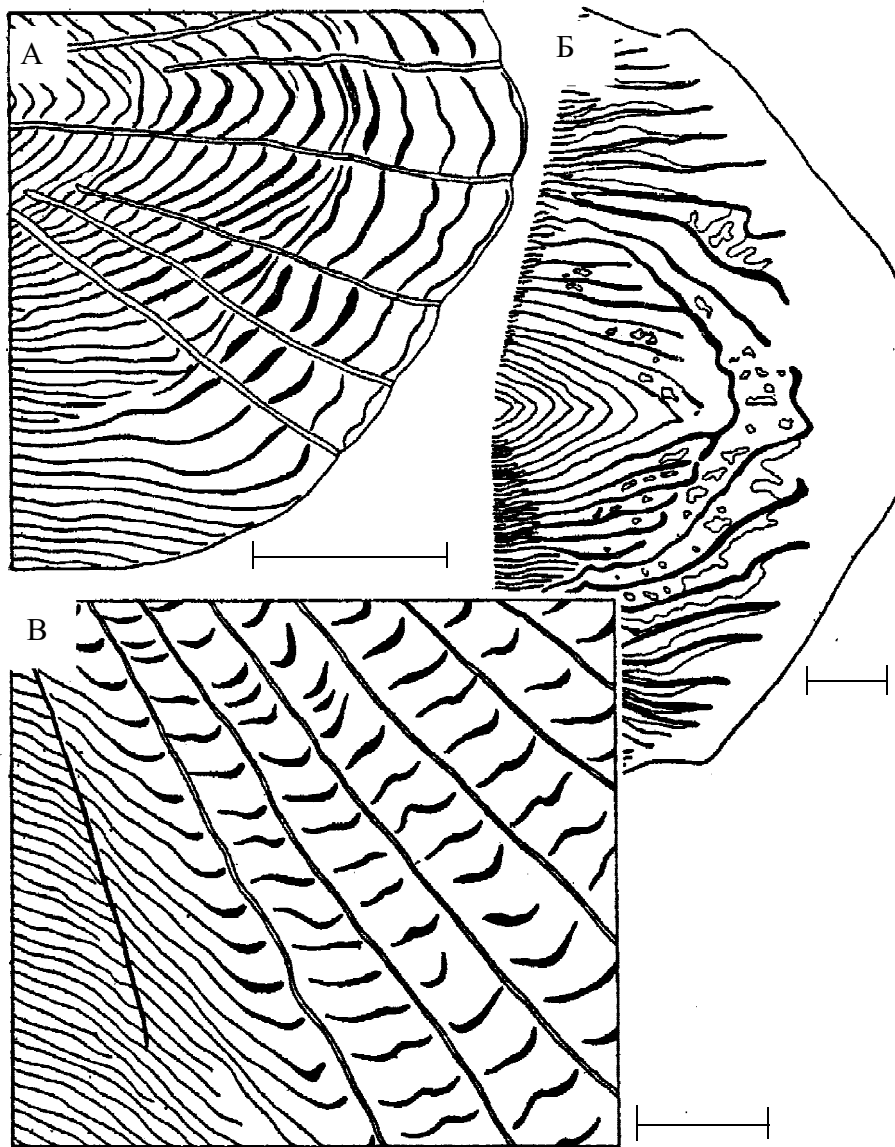
Выросты со сглаженными краями названы *зернами* (grain), а рельеф – *зернистым*. Выросты с заостренными вершинами обозначены как *бугорки* (tubercle), а рельеф – *бугорчатым*. Бугорки описываются как *бородавчатые* (verrucous), если их поверхность изрезана трещинами и щелями (Lippitsch, 1990).

Среди карповых Cyprinidae (Cypriniformes) полной дегенерации склериты достигают у всех родов Acheilognathinae и у некоторых родов Gobioninae и Cyprininae. У *Parapelecus*, псевдолубуков *Pseudolaubuca*, токсабрам *Toxabramis* склериты полностью дегенерировавшие, и каудальное поле представляет собой гомогенную гиалиновую пластинку. У карповых прослежены постепенные дегенеративные изменения склеритов. У желтощеков *Elopichthys* и храмуль *Varicorhinus* склериты каудального поля разбиты на отдельные изолированные валики, затем некоторые валики дегенерируют, в то время как остальные утолщаются и расширяются (Chu, 1935). Затем у других видов утолщенные валики также разбиваются на более короткие фрагменты, которые постепенно становятся эллипсоидными, овальными или сферическими. Этот процесс всегда связан с появлением на каудальном поле радиальных лучей, поэтому чешуи с многочисленными и очень близко расположенными лучами на каудальном поле, как правило, имеет грануляцию, расположенную в промежутках между этими лучами. Если же радиальные лучи на этом поле редки и разрозненны, то грануляция представлена удлиненными бугор-



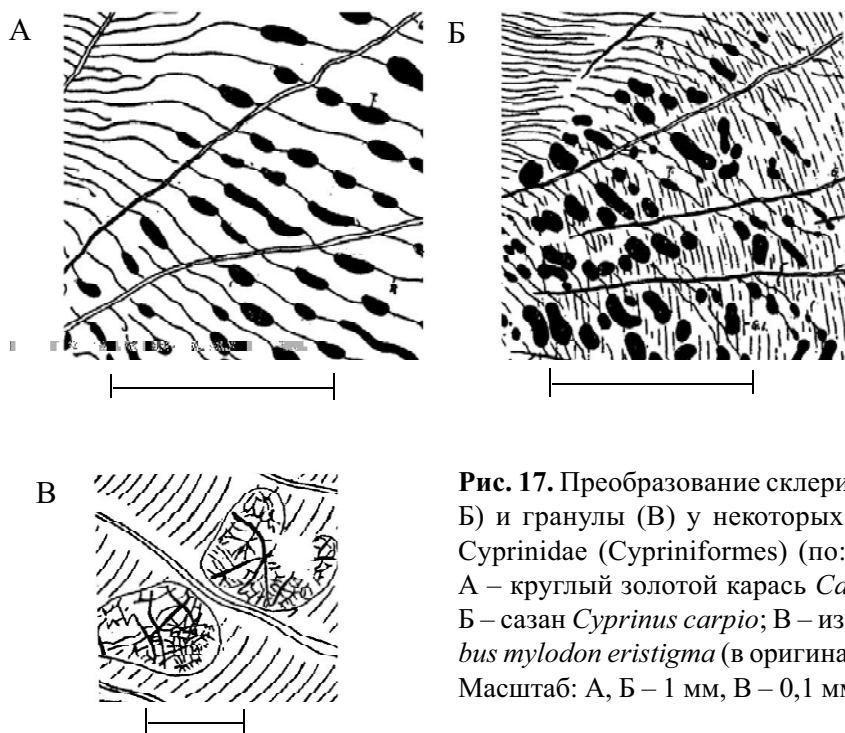
**Рис. 15.** Сетчатый рельеф, образованный склеритами на чешуе разных видов костистых рыб Teleostei (по: Kobayasi, 1952). А – амурский язь *Leuciscus waleckii* (Cyprinidae, Cypriniformes); Б – из япономорских бычков – *Chaeturichthys sciistius* (Gobiidae, Perciformes); В – из илистых прыгунов – *Periophthalmus cantonensis* (Periophthalmidae, Perciformes); Г – конь-губарь *Hemibarbus labeo* (Cyprinidae, Cypriniformes); Д – золотой карась *Carassius carassius* (Cyprinidae, Cypriniformes); Е – востробрюшка-ишикауния *Ischikaunia steenackeri* (Cyprinidae, Cypriniformes); Ж – змееголов *Channa argus* (Perciformes). Масштаб: А – 1 мм; Г, Д – 0,5 мм; Б, В, Е, Ж – 0,1 мм.

ками. У большинства представителей Gobioninae и Cyprininae грануляция хорошо выражена на каудальном поле. Например, у карасей *Carassius* и сазана *Cyprinus carpio* (Kobayasi, 1952) (рис. 17). Однако у лжепескарей *Pseudogobio*, пескарей *Gobio* и *Rhinogobio* (Gobioninae) грануляция выражена слабо: бугорки маленькие



**Рис. 16.** Рельеф каудального поля чешуи некоторых костистых рыб Teleostei (по: Kabayasi, 1952). А – амурский язь *Leuciscus waleckii* (Cyprinidae, Cypriniformes); Б – змееголов *Channa argus* (Perciformes); В – белый амур *Stenopharyngodon idella* (Cyprinidae, Cypriniformes). Масштаб А–В – 1 мм.

и разрозненные. У трегубок *Opsariichthys* и закко *Zacco*, наряду с грануляцией, имеется несколько модифицированных склеритов в виде полосок. У желтощек *Elopichthys* (Cypriniformes) грануляция покрывает лишь срединную часть каудального поля, а остальная его поверхность – полностью гладкая. Известно, что серебряный карась *Carassius auratus gibelio* отличается от золотого карася *C. carassius* «шершавой» (скульптурированной, шероховатой) чешуей (если провести ногтем по чешуе, то ее шероховатость хорошо чувствуется) (Берг, 1949; Сарычев, 2007). Это определяется присутствием на его чешуе утолщенных стекловидных бугорков неправильной или каплевидной формы, возникших в результате слияния и



**Рис. 17.** Преобразование склеритов в бугорки (А, Б) и гранулы (В) у некоторых видов карповых Cyprinidae (Cypriniformes) (по: Kabayasi, 1952). А – круглый золотой карась *Carassius carassius*; Б – сазан *Cyprinus carpio*; В – из коней – *Hemibarbus mylodon eristigma* (в оригинале – *H. eristigma*). Масштаб: А, Б – 1 мм, В – 0,1 мм.

расчленения склеритов. Сходные бугорки известны для чешуи и других видов карпообразных: сазана *Cyprinus carpio*, храмуль *Varicorhinus*, желтощека *Elopichthys bambusa*, коня-губаря *Hemibarbus labeo*, пестрого коня *H. maculatus*, иногда имеются у пескарей *Gobio*.

По нашим данным, у пятнистого коня на каудальном поле чешуи располагаются расчлененные на короткие узкие фрагменты склериты, а также овальные и округлые бугорки (эл. 41, Ж, 3). Максимальные размеры фрагментов составляют  $150 \times 50$  мкм, а диаметр бугорков – 30–70 мкм. Фрагменты образуют прерывистый склерит. Они находятся на расстоянии примерно 30 мкм друг от друга. Бугорки лежат на широких (200–220 мкм) уплощенных ложбинах костной пластины и, видимо, являются лишь остатками дегенерировавших склеритов. Эта область чешуи разделена на сектора плотно расположенными радиальными лучами. Кроме того, как и у других представителей отряда, в частности, рода *Hemibarbus*, поверхность между радиальными лучами испещрена многочисленными штрихами (эл. 40; 41, Д, Ж, пятнистый конь). Видимо, эти штрихи не являются артефактом (механическим повреждением чешуи), а также представляют собой структуры дегенерировавших склеритов.

По нашим данным, у лабео многочисленные бугорки и валики покрывают нижнюю часть каудального поля (эл. 43). В месте перехода непрерывных склеритов в разрозненные валики, толщина валиков ( $30 \pm 1$  мкм) сходна с таковой склеритов. Но далее валики замыкаются в кольцевидные сглаженные структуры разной конфигурации и размеров, и в бугорки (диаметром 20–150 мкм). Иногда два бугорка объединены в один. Дорсальная поверхность бугорков не глад-

кая, а имеет рельеф, образованный концентрическими структурами, а в центре находится канал, заполненный аморфным веществом.

У цихловых (Cichlidae, Perciformes) идентифицировано 15 различных типов грануляции (Lippitsch, 1990).

Тип 1. Каудальное поле покрыто правильно расположенными склеритами, грануляция отсутствует: из тилохромисов – *Tylochromis lateralis* (здесь и далее указан типичный вид).

Тип 2. Грануляция имеется на довольно хорошо выраженном секторе в центральной части каудального поля: галилейская тилапия *Sarotherodon galilaeus*. Размеры этого сектора могут увеличиваться с возрастом. Грануляция образуется за счет дезинтеграции склерита, который расчленяется на продолговатые (вблизи границы гранулярного сектора) или почти округлые (внутри сектора) хорошо выраженные выросты.

Тип 3. На каудальном поле чешуи имеются бугорки, лежащие прямо на гребнях склеритов: мозамбикская тилапия *Oreochromis mossambicus*. Склериты не прерываются и напоминают бусы из жемчужин.

Тип 4. Грануляция покрывает большую часть каудального поля: тилапия Кингслея *Chromidotilapia kingsleyae*. Удлиненные бугорки образуются из расчлененных склеритов. Они могут сливаться в единую корку, полностью скрывающую гребень склерита.

Тип 5. Грануляция покрывает большую часть каудального поля: хромидотиляпия Гюнтера *Chromidotilapia guntheri*. Она состоит из сетчатых или снабженных выростами хребтов на поверхности и выемках самих склеритов (не на гребнях склеритов), иногда полностью покрывая их. Бугорки на этих хребтах отсутствуют.

Тип 6. Грануляция присутствует на неотчетливо ограниченном секторе каудального поля: хромис-красавец *Hemichromis bimaculatus*, высокотельный хромис *Hemichromis guttatus*. В этом секторе гребни склеритов становятся угловатыми или неправильной конфигурации и постепенно замещаются маленькими, извитыми или сетчатыми хребтами. Между хребтами и даже на их вершинах присутствуют бородавчатые бугорки.

Тип 7. Грануляция присутствует на неотчетливо ограниченном секторе каудального поля: пельматохромис Томаса *Anomalochromis thomasi*. Гребни склеритов становятся угловатыми или неправильной конфигурации, и постепенно замещаются мелкими хребтами неправильной конфигурации. Эти хребты тянутся до заднего края чешуи, где образуют выросты, напоминающие ктении.

Тип 8. Мелкие, иногда обладающие выростами, хребты тянутся от гребней склеритов по дну склеритных ложбин: из пельматохромисов – *Pelmatochromis nigrofasciatus*. Гребни склеритов разбиваются на продолговатые бугорки с неправильным контуром. У *P. nigrofasciatus* большинство гребней склеритов остается цельными, и формируются лишь отдельные бугорки, в то время как у *P. ocellifer* (на чешуе с передней боковой части туловища) гребни склери-



тов полностью расчленены, и только бугорки присутствуют на хорошо обозначенном секторе чешуи. Отчетливо выраженные ктении могут присутствовать в гранулярном секторе каудального края чешуи.

Тип 9. Гребни склеритов имеют мелкие гребневидные выросты, тянущиеся по склериту: хромис-бульти *Pseudocrenilabrus multicolor*. Грануляция имеется на большой площади каудального поля и состоит из продолговатых выростов, вытянутых в радиальном направлении. Вблизи центральной части чешуи боковые стороны этих выростов несут мелкие хребты, идущие по костной пластине между склеритами, но вблизи заднего края они становятся гладкими и полуцилиндрическими, формируя затупленные ктении.

Тип 10. Грануляция располагается по всему каудальному полю, полностью скрывая склериты: астатотилапия Бартона *Astatotilapia burtoni*. Она образована затупленными зернами или бугорками, иногда бородавчатыми. Мелкие ктении присутствуют только на самом краю чешуи.

Тип 11. Грануляция располагается по всему каудальному полю: *Astatotilapia elegans*. Вблизи границы с краниальным полем гребни склеритов расчленяются на округлые бугорки, но каудальнее они замещаются ктениями. Ктении лежат под углом к краю чешуи.

Тип 12. Грануляция образуется путем расчленения склеритов: золотой меланохромис *Melanochromis auratus*. Все каудальное поле покрыто грануляцией. Возле центральной части каудального поля имеются округлые бугорки, а вблизи каудального края – полоска продолговатых бугорков. Эти бугорки вытянуты радиально, под углом к краю чешуи. На краю чешуи бугорки превращаются в затупленные короткие ктении.

Тип. 13. Большая часть каудального поля гранулярная: из хоплотилапий – *Hoplotilapia retrodens*. Грануляция образуется за счет расчленения склеритов на мелкие бугорки. В отличие от типичной ктеноидной чешуи, склериты направлены (завернуты) наружу, а не к центру (курсив наш). Сходное расположение найдено у восточноафриканских цихловых на чешуе боков туловища: двухцветный макроплеурод *Macroplocheilichthys bicolor*, лаброхромисы – *Labrochromis ishmaeli*, *L. ptistes*, *L. retrodens*, *L. teegelaari*.

Бугорки становятся вытянутыми по мере продвижения к каудальному краю, и их длинная ось идет параллельно соответствующим склеритам, но под углом к краю чешуи.

Тип 14. Грануляция занимает почти все каудальное поле: конголезский лампрологус *Lamprologus congoensis*. Она образована острыми правильно расположенными и направленными к каудальному краю чешуи ктениями. Вблизи каудального края чешуи основания ктений довольно слабо окостеневают, формируя мягкий край, который, тем не менее, несет крепкие игловидные ктении.

Тип 15. Большая часть чешуи покрыта правильно расположенными склеритами: обыкновенная скалярия *Pterophyllum scalare*. Узкая полоска из мощных игловидных шипов имеется только по середине каудального края чешуи.

Позднее было описано еще несколько типов чешуи (Lippitsch, 1993).

Тип А. Напоминает тип 11, но хребты из гранул более отчетливы и образуют почти сетчатый рисунок возле центра чешуи: *Astatoreochromis vanderhorsti*. Мелкие гранулы имеют неправильные контуры. Узкая полоса каудального края чешуи несет гладкие чешуйки.

Тип Б. Имеется гранулярный сетчатый рисунок, образованный пересекающимися хребтами бугорков: *Prognathochromis prognatus*. Хребты удлиненные и узкие, располагаются радиально.

Тип В. Напоминает тип 13, представлен закругленными бугорками и мощными пересекающимися хребтами из мелких бугорков: *Harpagochromis spekii*.

Тип Г. Удлиненные гранулы образуют сильно развитые хребты: *Psammochromis saxicola*. В срединной части гранулярного поля длинная ось гранул направлена горизонтально, а не радиально, как при грануляции других типов.

По нашим данным, у нильской тилапии каудальное поле чешуи имеет хорошо выраженный сектор, покрытый грануляцией. Эту грануляцию можно отнести к типам 3 и 4 (по: Lippitsch, 1990) (эл. 77, Б). По латеральным краям сектора, а также вблизи центра слабо извитые склериты несут некрупные бугорки (диаметром 35–60 мкм) и действительно имеют вид бус, нанизанных на общую нить. Затем по мере удаления от центра, бугорки становятся более крупными и имеют удлиненную слабо извитую форму (80–100 мкм), но располагаются по контуру склеритов (эл. 76, А, В, Г).

У южноамериканской араваны многочисленные бугорки покрывают каудальное поле чешуи (эл. 16, А, Г; 17, А, В). Они крупные (диаметром до 100 мкм), округлые или удлиненные, располагаются беспорядочно, хорошо отделены один от другого. Сходная картина наблюдается у другого представителя семейства Osteoglossidae – склеропагеса (эл. 18, В, Г), но у него бугорки мельче (до 50 мкм) и располагаются очень разрозненно, на большом расстоянии (50–100 мкм) друг от друга.

**Радиальные лучи** (далее – лучи) представляют собой не какие-то специальные структуры, а образованы углублениями в поверхностном слое чешуи, прерывающимися концентрическими склеритами. Они возникают в процессе механизма тканевого окостенения (см. ниже). Их топография служит таксономическим признаком. Например, они полностью отсутствуют у лососевых Salmonidae (Salmoniformes). На чешуе сигов *Coregonus* (Salmoniformes) на каудальном и краниальном полях лучи отсутствуют или едва намечены, как и у североамериканских атерин-лабидестов *Labidesthes* (Beloniformes). Они имеются на краниальном поле у щуки *Esox* (Salmoniformes), только на каудальном поле у нотрописов *Notropis*, на обоих этих полях у чукучановых Catostomidae, на всех четырех полях у усачей *Barbus* (Cypriniformes).

У некоторых карповых Cyprinidae радиальные лучи расходятся от центра к краям чешуи по всей ее поверхности. У большинства карпообразных

(Cypriniiformes) имеются каудальные лучи; на краниальном поле они могут быть зачаточными или отсутствовать. У других представителей этого отряда отсутствие лучей на краниальном поле наблюдается у быстро плавающих, типично речных или русловых рыб: амурского чебачка *Pseudorasbora parva*, амурского пескаря, коня-губаря *Hemibarbus labeo*, пестрого коня *H. maculatus*, подуста-чернобрюшки *Xenocypris macrolepis*, мелкочешуйного желтопера *Plagiognathops microlepis* и др. У рыб горных водоемов чешуя мелкая, сильно редуцированная, обычно полностью покрыта радиальными лучами: голяны *Phoxinus*, алтайские османы *Oreoleuciscus*. У рыб с округлой, не перекрывающейся чешуей, например как у маринки *Schizothorax grahamsi*, радиальные лучи расходятся от центра по всей поверхности чешуи так, что невозможно различить поля чешуи (Chu, 1935).

Число лучей, степень их выраженности и рисунок различны на чешуе разных видов карпообразных рыб. Например, на чешуе представителей рода плотва *Rutilus* лучи расходятся от центра к каудальному краю под тупым углом в 130–140°, образуя широкий веер, а также более низкое расположение центра и своеобразное волнистое расположение склеритов на каудальном поле. У ельцов *Leuciscus* (ельца *L. leuciscus*, язя *L. idus*, голавля *L. cephalus*) каудальные радиальные лучи расходятся под углом 90–110° в виде узкого веера. Крупной чешуе некоторых видов свойственно мелко-лучевое дробление II-го порядка, возникающее по мере увеличения поверхности чешуи (караси *Carassius*, красноперка *Scardinius erythrophthalmus*, плотва *R. rutilus*, язь *L. idus*, лещ *Abramis brama*).

Полиморфизм топографии и строения лучей достаточно велик. Например, для пресноводных рыб Японии выделено 16 типов строения лучей чешуи (Kobayasi, 1952).

1) Лучи отсутствуют у сиговых Coregonidae, лососевых Salmonidae, плекоглоссовых Plecoglossidae, корюшковых Osmeridae (Salmoniformes), пресноводных угрей Anguillidae (Anguilliformes), на чешуях края головы у змееголовов *Channa* и макроподов *Macropodus*, грудных чешуях японских лавраков *Lateolabrax* (Perciformes) и чешуях молодых толстолобиков *Hypophthalmichthys* (Cypriniiformes).

2) Лучи веерообразно расходятся от центра во все стороны: голяны *Phoxinus*, регенерирующие чешуи карасей *Carassius* и амурского язя *Leuciscus waleckii*, вьюновые Cobitidae, иногда карпы *Cyprinus* (Cypriniiformes), из илистых прыгунов – *Periophthalmus cantonensis* (Perciformes).

3) Лучи имеются только на каудальном поле: Acheilognathinae, толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, закко *Zacco*, востробрюшка-ишикауния *Ischikaunia steenackeri*, амурская трегубка *Opsariichthys uncirostris*, хемиграммоциприс *Hemigrammocypris rasborella*, чешуи молоди белого амура *Stenopharyngodon idella* (Cypriniiformes).

4) Лучи присутствуют только на краниальном поле: обыкновенная гамбузия *Gambusia affinis* (Cyprinodontiformes), хемиграммоциприс *Hemigrammocypris*

*rasborella* (Cypriniformes), лобан *Mugil cephalus* (Mugiliformes), китайский макропод *Macropodus chinensis*, большеротый окунь *Micropterus salmoides*, пятнистая кулия *Kuhlia marginata*, из серебробрюшек – *Leiognathus nuchalis*, груперы *Epinephelus*, японский морской судак *Lateolabrax japonicus*, спаровые Sparidae (Perciformes).

5) Лучи развиты на латеральных полях, помимо лучей на каудальном поле: пескари-лини *Sarcochilichthys*, кони *Hemibarbus*, абботины *Abbottina*, щуковидный лжепескарь *Pseudogobio esocinus*, иногда *Belligobio*, псевдорасборы *Pseudorasbora*, крупночешуйный угай *Tribolodon hakonensis*, редко востробрюшка-ишикауния *Ischikaunia steenackeri* (Cypriniformes).

6) Лучи присутствуют на краниальном и каудальном полях: коилии *Coilia* (Clupeiformes), амурский язь *Leuciscus waleckii*, китайская верховка *Aphyocypris chinensis*, белый амур *Stenopharyngodon idella*, золотой карась *Carassius carassius*, сазан *Cyprinus carpio* (Cypriniformes).

7) Лучи двух разновидностей: слабо расходящиеся лучи каудального поля и поперечные лучи (харенгула *Harengula zunasi*); сеть из лучей на каудальном поле и не пересекающиеся вытянутые вдоль чешуи лучи на краниальном и латеральных полях (коилия *Coilia*, Clupeiformes).

8) Несколько лучей на краниальном или каудальном полях и/или несколько добавочных лучей: толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (на каудальном поле), из серебробрюшек – *Leiognathus nuchalis* (на краниальном поле), большеротый окунь *Micropterus salmoides* (на краниальном поле), востробрюшка-ишикауния *Ischikaunia steenackeri* (на краниальном поле), амурская трегубка *Opsariichthys* (на каудальном поле), хемиграммоциприс *Hemigrammocyppris rasborella* (на каудальном поле) (Cypriniformes).

9) Многочисленные дополнительные лучи: белый амур *Stenopharyngodon idella*, гольяны *Phoxinus*, сазан *Cyprinus carpio*, ельцы *Leuciscus*, восьмиусый голец *Lefua costata*, *L. nikkonis*, вьюны *Misgurnus* (Cypriniformes).

10) Лучи на краниальном и латеральных полях: из хазмихт – *Chasmichthys dolichognathus*, черноперый бычок *Chaenogobius annularis urotaenia*, *C. isaza*, из бычковых Gobiidae – *Coreoleuciscus splendidus*.

11) Лучи зигзагообразные: из ханкинских горчаков – *Acheilognathus moriokaе*, *A. cyanostigma*, *A. intermedia*, *A. lanceolata*, *Paracheilognathus rhombea*, из обыкновенных колючих горчаков – амурский колючий горчак *Acanthorhodeus asmusii*, ханкайский колючий горчак *A. chankaensis*, обыкновенный горчак-псевдопериламп *Pseudoperilampus typus* (Cypriniformes).

12) Лучи прямые: из терапонов – *Therapon oxyrhynchus*, трехполосый терапон *T. jarbua*, из серебробрюшек – *Leiognathus nuchalis*, из морских карасей – *Sparus swinhonis*, большеротый окунь *Micropterus salmoides*, китайский макропод *Macropodus chinensis* (Perciformes).

13) Лучи заметно утолщаются в срединной части: из ханкинских горчаков – *Acheilognathus tabira*, из обыкновенных колючих горчаков – *Acanthorhodeus*

*guichenati*, *A. gracilis*, глазчатый горчак *Rhodeus ocellatus*, обыкновенный горчак *R. sericeus*, обыкновенный горчак-псевдопериламп *Pseudoperilampus typus* (Cypriniformes).

14) Лучи волнистые: *Paracheilognathus rhombea*, *P. tabira*, *P. coreanus*, из ханкинских горчаков – *Acheilognathus longipinnis*, из обыкновенных колючих горчаков *Acanthorhodeus gracilis* и амурский колючий горчак *A. asmusii* (Cypriniformes).

15) Лучи округлые: вьюны *Misgurnus*, иногда шиповки *Cobitis* (Cypriniformes).

16) Сеть из лучей, образующаяся на регенерирующей чешуе: золотой карась *Carassius carassius*, амурский язь *Leuciscus waleckii* (Cypriniformes), лучи каудального поля коилии *Coilia* (Clupeiformes), лучи центра чешуи илистого прыгуна *Periophthalmus cantonensis* (Perciformes), дальневосточных красноперок *Tribolodon* (Cypriniformes).

По нашим данным, у представителей Cypriniformes лучи неравномерной толщины (3–10 мкм) и слабо извитые у синца (эл. 22, Б), леща (эл. 23, Б, Г), колючего горчака (эл. 25, В), аральского усача (эл. 26), эфиопского усача (эл. 28; 29), густеры (эл. 35, А, Д), уклея (эл. 37, А–Г, Е), пятнистого коня (эл. 41, Д, Ж), маринки (эл. 48). У лабео имеются вторичные лучи, соединяющие первичные лучи (эл. 42, А, Б). Толщина первичных и вторичных лучей сходна у амурского чебачка (эл. 47, В, Г). У усатого голавля некоторые из первичных лучей сильно расширены (до 30 мкм) (эл. 49, А).

В регенерирующей чешуе эфиопского усача толщина лучей в некоторых участках луча увеличивается примерно в пять раз (50 мкм) (сравните на эл. 29 – В, Г и Д). То же у уклея (эл. 38, Г). Иногда дно луча имеет продольные трещины, сквозь которые просвечивает слоистая структура фибриллярной пластинки (эл. 34, В, густера).

По нашим данным, в *клюеоидной* чешуе черноморско-каспийской тюльки лучи очень узкие (1,5–2,0 мкм) и извитые (эл. 1, Ж, 3). У обыкновенной щуки они широкие (20–30 мкм), не доходят до центра, разделяют краниальное поле на три лопасти, иногда перегорожены несколькими склеритами (эл. 10, А, Б; 11, Б, В). У нильского гетеротиса очень узкие (1–1,5 мкм) вторичные радиальные лучи придают чешуе мозаичный орнамент, составленный из многоугольных фрагментов (эл. 11, Б–Г). Интересно, что с «изнаночной», внутренней стороны чешуи лучи хорошо различимы сквозь прозрачную фибриллярную пластинку и видно, что они сильно расширяются (до 25–100 мкм) на границе верхнего слоя чешуи и фибриллярной пластины (эл. 13). Кроме того, здесь они покрыты параллельными пучками коллагеновых волокон, которые, вероятно, укрепляют структуру чешуи в этих наиболее тонких местах.

У представителей клюворылых Mormyriiformes вторичные лучи образуют мозаичный рисунок, особенно хорошо развитый на латеральных и каудальном полях, что служит таксономическим признаком семейства клюворылых Mormyridae. Например, у нежного мормиропса *Mormyrops delicious*, длинноры-

лого мормиропса *M. longirostris*, круглорылового гиппопотамируса *Hippotamyrus discorhynchus*, крупночешуйного маркузениуса *Marcusenius macrolepidotus* (Kirka, 1974).

По нашим данным, у нильского гимнарха в центральной части чешуи первичные лучи в числе восьми тянутся от центра (который сильно смещен к краю краниального поля) до самого края каудального поля (эл. 20, А–В, Е). Они очень узкие, толщиной не более 1,5 мкм и относительно прямые. На латеральных сторонах чешуи вторичные лучи образуют мозаичный рисунок, разбивая пластину чешуи на удлиненные (вытянутые вдоль длинной оси чешуи) фрагменты разной величины (250 × 70; 400 × 100 мкм) четырех-пятиугольной формы. Самые крупные фрагменты прилегают к краю латеральной поверхности и центру. Эти лучи заметно шире (примерно в 2 раза) центральных лучей. Они разбивают склериты, тянущиеся вдоль латеральных сторон чешуи.

По нашим данным, архитектура первичных лучей у представителей Perciformes не сильно отличается от описанной выше. Лучи более извиты у нильского окуня (эл. 66, А, Е). Они очень глубокие и широкие (20–30 мкм), с пологими стенками на краниальном поле чешуи ерша (эл. 68, А, В, Д). Лучи хорошо выражены (шириной 8–50 мкм) и довольно прямые у речного окуня (эл. 70, А, В, Д; 71, Б). Они неглубокие, прямые и местами расширенные (до 20 мкм) у обыкновенного судака (эл. 74, А, Е; 75, А). У морского окуня радиальные лучи также неравномерной ширины и расширяются (до 45 мкм) у края чешуи (эл. 78, В–Д).

По нашим данным, рельеф поверхности лучей может значительно различаться у разных видов. Имеются два основных варианта.

1) Луч представляет собой абсолютно гладкую и относительно широкую, но неглубокую бороздку без центральной щелевидной полости и отчетливых боковых валиков. В этом случае склериты не отделены от него, а просто постепенно истончаются и заканчиваются (эл. 6, Ж, европейская ряпушка; эл. 10, А, Б, обыкновенная щука; эл. 48, маринка; эл. 52, Б, средиземноморский налим; эл. 66, В, нильский окунь; эл. 68, Д, обыкновенный ёрш; эл. 70, Д; 71, А, Б, речной окунь; эл. 75, Е, обыкновенный судак; эл. 76, В, нильская тилапия).

2) Луч очень узкий, имеет боковые валики, которые резко отделяют его от склеритов, и центральную щель, тянущуюся по его середине (эл. 13, Б; 14, Г, гетеротис; эл. 20, Е, гимнарх; эл. 23, Б, 24, Г, лещ; эл. 26, Б, Г, Д, короткоголовый усач; эл. 34, В, густера; эл. 44, А, В; 45, Б, В, Д, елец и др.). По-видимому, такие щелевидные радиальные лучи, снабженные боковыми стенками-валиками, значительно расширяются по направлению вглубь от поверхности чешуи к фибриллярной пластинке. Например, у нильского гетеротиса их ширина на поверхности чешуи не превышает 25 мкм (эл. 11, В), но просвечивающая с «изнанки» (сквозь фибриллярную пластинку) сеть радиальных каналов у этого вида состоит из широких (до 100 мкм) бороздок (эл. 13, Б). Кроме того, стенки-валики радиальных лучей покрыты отчетливо выраженными параллельными короткими пучками коллагеновых волокон, идущими перпендикулярно длинной оси луча. Вероятно, пуч-

ки коллагена укрепляют эти наиболее истонченные и, следовательно, наиболее уязвимые участки чешуи.

Известно, что на число лучей влияют несколько факторов.

1) Возраст рыбы. По мере роста рыбы и ее чешуи, появляются новые лучи, и поэтому число лучей на чешуе может значительно различаться в зависимости от возраста рыбы. Например, на каудальном поле лучи неодинаковы и изменяются от очень длинных (от центра до края) до более коротких (от края до половины длины каудального поля) и совсем коротких (прилегающих к краю чешуи) (Chu, 1935). На примере леща *Abramis brama* (Cypriniformes) показана положительная корреляция между числом радиальных лучей и возрастом особи (Дьяченко, 2001). Лучи, закладывающиеся на чешуе сеголетков, затем продолжают на костных кольцах следующих лет жизни. Такие первичные лучи остаются наиболее четкими и крупными. Вторичные каналы формируются на прирастающих пластинах и склеритах.

2) Индивидуальные различия: чешуи двух сходных по размерам и возрасту особей сильно разнятся по числу лучей.

3) Топографические различия: в разных участках тела одной и той же особи чешуи сильно различаются по числу лучей. Например, чешуи передней части спины имеют больше лучей, чем чешуи в средней части туловища. У некоторых видов (Leuciscinae, Cyprinidae) отмечена отрицательная корреляция между числом лучей на краниальном и каудальном полях.

Присутствие лучей связывают с обеспечением растущей чешуи питанием, транспортом слизи, секретлируемой кожными железами и играющей определенную роль в улучшении гидродинамических свойств покровов и тела рыбы, а также в обеспечении гибкости чешуйной пластинки (теория Тейлора, Taylor – цит. по: Wallin, 1957). По этой теории лучи (петли, hinges) позволяют чешуе адаптировать свою форму к движению рыбы. Доводами служит следующее.

1) Число лучей увеличивается в краниально-каудальном направлении вдоль тела рыбы, что соответствует увеличению гибкости тела.

2) Число лучей меньше на чешуях менее подвижной дорсальной поверхности тела рыбы.

3) Под лучами костный слой и фибриллярная пластина не минерализуются и остаются эластичными.

4) Вдоль обеих сторон луча-бороздки идут продольные пучки коллагеновых волокон.

Теория Тейлора поддерживается рядом ученых (см. например, Бурдак, 1979), но представляется сомнительным другим исследователям, поскольку экспериментальные доказательства пока отсутствуют. Например, у плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes) имеются лучи четырех видов (Wallin, 1957): 1) первичные (полные) на каудальном поле; 2) вторичные (неполные) – на каудальном поле; 3) первичные на краниальном поле; 4) вторичные на краниальном поле.

Число первичных лучей сравнимо у разных особей, а число вторичных лучей сильно варьирует, так как они могут возникать, в отличие от первичных лучей, в любое время жизни рыбы. Поскольку, как указывалось выше, лучи образуют тупой угол с длинной осью чешуи, остается непонятным механизм придания чешуе гибкости. Лишь два луча, достигающие края чешуи и располагающиеся на границе между свободной и прикрытой ее частями, могут участвовать в изгибах чешуи. Один луч идет перпендикулярно миомерам тела, а другой – параллельно им, и, таким образом, только эти лучи могут быть адаптированы к сокращению и расслаблению мышц.

Предполагают, что остеобласты дермы мигрируют к месту образования костной пластины (см. ниже об остеогенезе) именно по бороздкам-лучам (Dietrich, 1953 – цит. по: Wallin, 1957).

**Ктении.** Ктении состоят из коллагенового матрикса. Они утратили пульпарную полость и, хотя их дистальный конец контактирует с эпидермальным базальным слоем, они не покрыты веществом подобным эмали. Ктении присоединяются к чешуе узкой полоской не минерализованного коллагенового матрикса, действующей как связка и позволяющей ктению двигаться (McCully, 1970). На примере чернополосой цихлазомы *Cichlasoma nigrofasciatum* (Perciformes) показано, что ктении развиваются как выросты поверхностного слоя чешуи и растут путем добавления матрикса, состоящего из параллельных коллагеновых пучков (Sire, Arnulf, 2000). Новые ктении возникают на каудальном краю чешуи в волнообразном ритме так же, как образуются склериты на краниальном поле. Линии ктений тянутся от центра чешуи к ее каудальному краю, но лишь самые задние ктении функционально значимы. Остальные ктении перестают функционировать по мере роста чешуи и отодвигания их рядов с края к центру чешуи; их вершины рассасываются, а область прикрепления к чешуе минерализуется и утолщается за счет откладывания нового вещества. Такие остатки ктений формируют основную часть поверхностного слоя чешуи и к ним присоединены пучки коллагеновых волокон, удерживающие чешую. Основание собственно ктения представляет собой отдельную косточку. Число рядов ктений, их размеры, форма и прочность используются в качестве диагностического признака.

Морфология (форма, размеры, конфигурация) и характер прикрепления ктений напоминает таковые у *одонтодов* (дермальных зубов) – экстраоральных зубов рыб, располагающихся на передних лучах плавников и в каудальной части туловища, или дентиновых зубцов разной конфигурации (Orvig, 1977). Считается, что именно одонтоды послужили исходным материалом для эволюции чешуи рыб, в том числе и эласмоидной (см. Sire, Akimenko, 2004). Кроме того, обе эти структуры выполняют гидродинамическую функцию. Однако развитие ктений в онтогенезе полностью отличается от развития одонтодов и поэтому, они не могут считаться гомологичными образованиями. Наличие этих двух структур у костистых рыб служит прекрасным примером *гомопла-*



зии (морфологического соответствия в результате сходства дифференцировки исходного материала): они имеют сходные форму и функцию, но различное происхождение.

У пресноводных рыб Великих озер (США) выделено три основных типа ктений в зависимости от особенностей их развития и замещения (Lagler, 1947).

1) По каудальному краю чешуи тянется единственный ряд ктений (перкопсовые Percopsidae, пиратоокуневые Aphredoderidae) (перкопсообразные Percopsiformes). Ктении замещаются *in situ* по мере их утери. Их число возрастает в процессе роста чешуи путем добавления выростов с латеральных сторон растущей чешуи. Основания ктений не развиты.

2) У представителей серрановых Serranidae, горбылевых Sciaenidae, окуневых Percidae (Perciformes) новые ктении могут добавляться по всему каудальному краю чешуи, включая латеральные выросты этого края. Там, где новый ктений замещает предыдущий ктений, все же остаются остатки (основания) последнего на заднем поле. Полностью развитые ктении располагаются по каудальному краю чешуи двумя нечетко разделенными слоями (создается видимость одного ряда ктений).

3) Ктении располагаются не только по краю каудального поля чешуи, но и по всему полю (ушастые окуни Centrarchidae, Perciformes). Причем, эти ктении хорошо развиты, и не являются остатками (основаниями), как в предыдущем случае. Предполагают, что у рыб, относящихся к этому семейству, ктении являются продолжением склеритов на каудальное поле и гомологичны им.

Предложена и другая классификация ктений в зависимости от их расположения (Kobayasi, 1952) (рис. 18).

1) Простейший тип радиально расположенных групп ктений (рис. 18, А–Е): анабасовые Anabantidae, кулиевые Kuhliidae, серрановые Serranidae, спаровые Sparidae, терапоновые Teraponidae (=Theraponidae) (Perciformes).

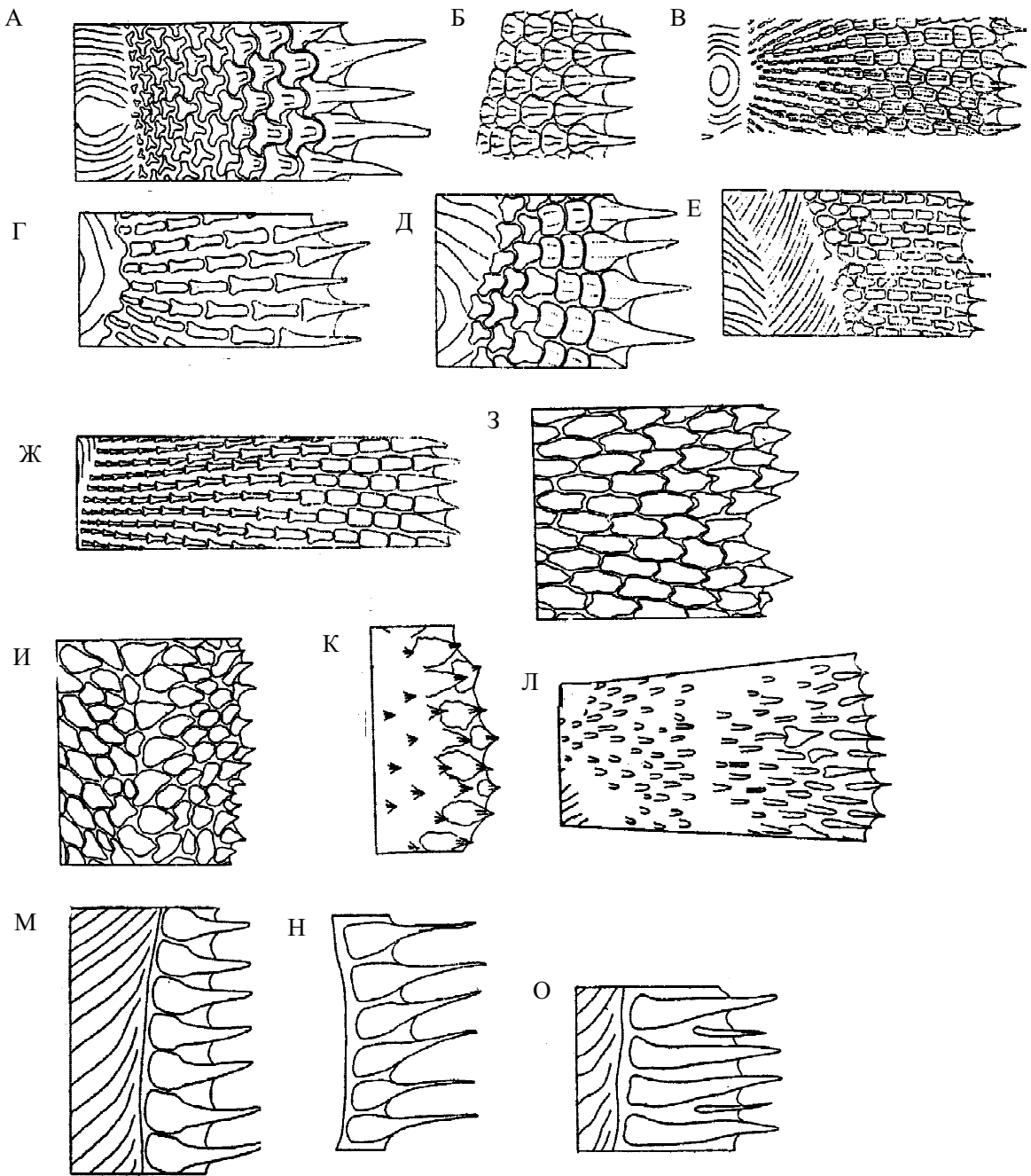
2) Ктении расположены в виде «терки» (рис. 18, З–Л): кефали Mugilidae (Mugiliformes), ушастые окуни Centrarchidae (Perciformes).

3) Ктении образуют однослойный ряд (рис. 18, М–О): большинство бычковых Gobiidae (Perciformes).

И, наконец, имеется третья классификация ктений (Бурдак, 1979).

1) *Сплошные продольные рельефы*. Они присутствуют на толстой и грубой защитной чешуе некоторых видов рыб: шишечниковые Monocentrididae, рыбь-солдаты Holocentridae (Beryciformes), скорпены Scoeraenidae (Scorpaeniformes). У этих рыб развиваются относительно «огромные» и высокие (до 1 мм у японского шишечника *Monocentris japonica*) продольные кили ктений, тянущиеся через все каудальное поле. Сплошные ряды ктений имеются и на тонкой, гибкой чешуе (Brevoortinae, Clupeidae, Clupeiformes), служа для выполнения гидродинамической функции.

2) *Дискретные продольные рельефы* представляют собой отдельные гребешки или шипы, расположенные на каудальном поле. Они лежат продольными рядами, следуя один за другим (аргентины *Argentina* (Salmoniformes), кефали



**Рис. 18.** Типы строения каудального поля ктеноидной чешуи костистых рыб Teleostei (прорисовка с микрофотографий, по: Kobayasi, 1952). А–Е – радиальный тип; З–Л – тип «терка»; М–О – однорядный иглистый тип. А – из терапонов – *Therapon oxyrhynchus* (Teraponidae, Perciformes); Б, В – китайский макропод *Macropodus chinensis* (Belontiidae, Perciformes); Г – морской карась *Sparus swinhonis* (Sparidae, Perciformes); Д – трехполосый терапон *Therapon jarbua* (Teraponidae, Perciformes); Е – морской карась *Sparus swinhonis* (Sparidae, Perciformes); Ж – пятнистая кулия *Kuhlia marginata* (Kuhliidae, Perciformes); З – кефаль *Mugil carinatus* (Mugilidae, Mugiliformes); И – из кефалей-лиз – *Liza (=Menada) menada* (Mugilidae, Mugiliformes); К – лобан *Mugil cephalus* (Mugilidae, Mugiliformes); Л – большеротый окунь *Micropterus salmoides* (Centrarchidae, Perciformes); М – из элиотрисов – *Eleotris swinhonis* (Eleotridae, Perciformes); Н – из бычков – *Rhinogobius formosanus* (в оригинале – *Gobius formosanus*) (Gobiidae, Perciformes); О – темный трехзубый бычок *Tridentiger obscurus* (Gobiidae, Perciformes).

(Mugiliformes), полурылы *Coelorhynchus hige*, *C. parallelus*), иногда и по-другому (*C. multispinulosus*) (Gadiformes), но в совокупности образуют хорошо выраженный продольный рельеф.

3) *Краевые ктении* располагаются в один или несколько рядов вдоль свободного края каудального поля. Ктении направлены прямо назад, иногда простираются до каудального поля последующей чешуи. Они всегда более или менее длинные, конические, шиповидные, пальцевидные (например, у судаков *Sander*, смаридов *Spicara*, горбылей *Sciaena*, ворчунов *Pomadasyys*, барабуль *Mullus*, широколобиков *Pagothenia*, бычков *Gobius*) (Perciformes). Кроме того, их концы могут ветвиться (до пяти вершин) (горбылевые Sciaenidae, помадазиевые Naemulidae (=Pomadasyidae), барабулевые Mullidae) (Perciformes). Чаще всего встречается дихотомическое ветвление. Строение ктений усложняется в онтогенезе. Ветвление ктения начинается с притупления его вершины и появления на ней двух центров роста. Затем новые вершины вытягиваются, давая начало новым иглам. Ктении периодически отпадают (или растворяются), заменяясь новыми функционирующими (основная функция – гидродинамическая), остаются лишь их основания или «отпечатки» оснований, расположенные рядами.

На примере 32 видов плоскоголовых Platycephalidae (Scorpaeniformes) показано, что ни число, ни размеры ктений не имеют таксономического значения (Hughes, 1981). У этих рыб на каудальном, свободном крае ктеноидной чешуи располагается несколько рядов игл, степень развития которых различна. Ктении занимают два самых наружных ряда. Они представляют собой одновершинные, мощные и заостренные зубцы, которые чередуются в обоих рядах. Кроме них имеются *ктеноиды* – более мелкие шипы, обычно лежащие по краям каждого ряда ктений. Присутствует и третий тип костных структур рельефа каудального поля, формирующий основную его толщину – *основания разрушенных ктений* (intercalary bone, по: DeLamater, Courtenay, 1973a, 1974). Кроме того, у некоторых видов, основания ктений образуют своеобразный *мозаичный* орнамент на чешуях боковой линии (DeLamater, Courtenay, 1973b). Использовать форму ктений в таксономии не представляется возможным, так как она сильно варьирует в пределах даже одной чешуи, причем по мере ее роста изменчивость ктений увеличивается. Морфометрия этих структур также не служит эффективным способом таксономической оценки. Однако все же показано, что форма оснований разрушенных ктений специфична для таксонов разного ранга. В частности, она вероятно, видоспецифична в пределах семейства плоскоголовых (Hughes, 1981). Основание ктения состоит из двух боковых отделов, обычно имеющих V-образную форму частей и *центральной пластинки*. Эта пластинка образована передним и задним прямоугольными участками и центральным округлым участком (Hughes, 1981). У всех изученных представителей Platycephalidae боковые части образуют типичную V-образную «арку», за исключением *Elates ransonneti*, у которого «арка» отсутствует.

Разработаны определительные ключи для 23-х видов бычковых Gobiidae (Perciformes), основанные на числе и форме ктений (Takagi, 1953). Однако в этой работе не учитывалась внутривидовая и индивидуальная изменчивость.

У камбалообразных Pleuronectiformes на каудальном поле ктеноидной чешуи под основаниями ктений обнаружены *костные бруски-утолщения* (bar-like thickening), которые вытянуты поперек оснований ктений и формируют их ряды. Такое утолщение может объединять основания нескольких ктений (Batts, 1964).

Выделено два основных типа ктеноидной чешуи у окуневидных Percoidei (Perciformes) (Johnson, 1984).

1) К первому типу (St') относится чешуя с игловидными выростами-гребнями, тянущимися по пластинке чешуи от ее латеральных полей до каудального края.

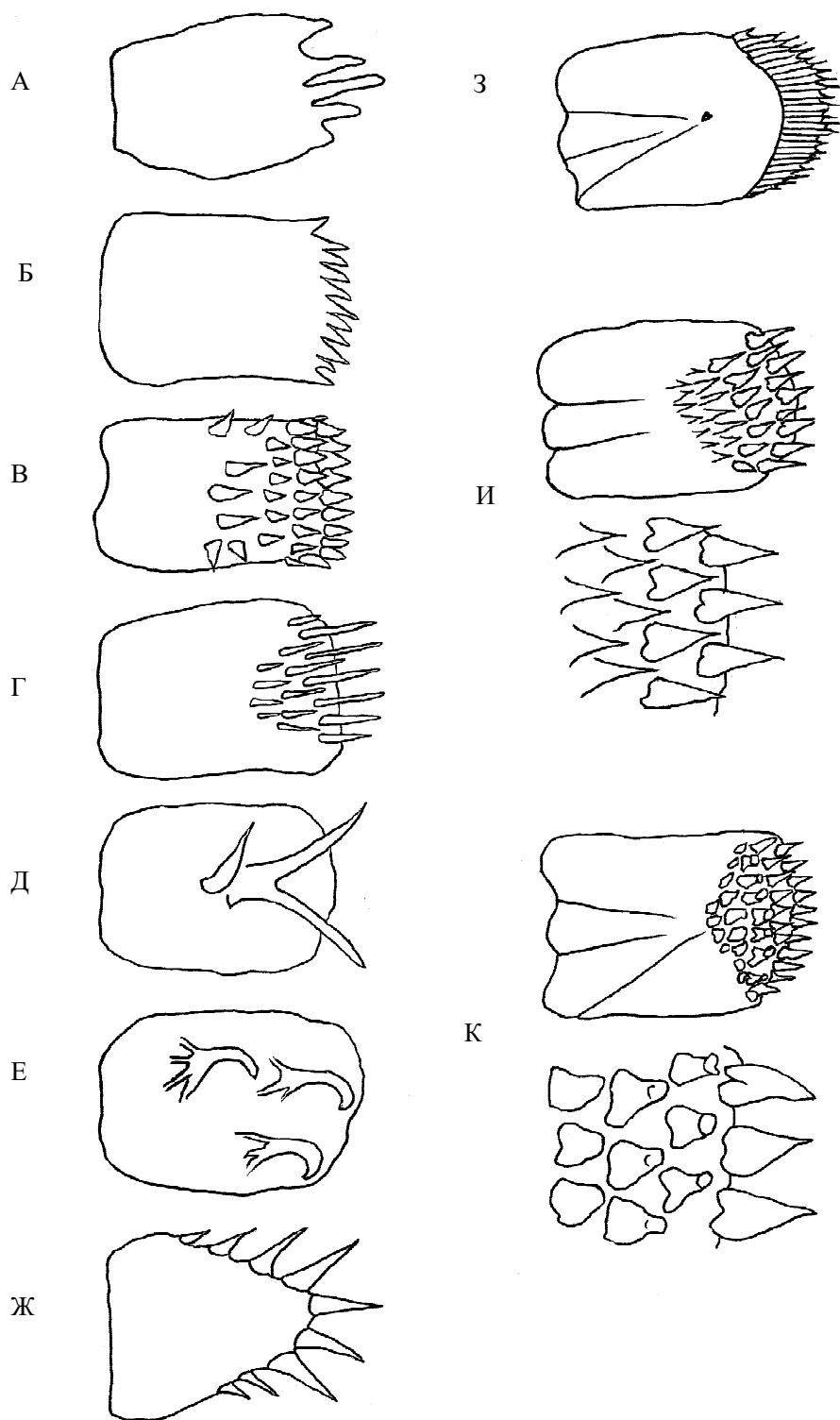
2) Ко второму типу (St'') – чешуи с разделенными костными утолщениями (scalets), число которых увеличивается по мере роста рыбы и ее чешуи. В таксономических работах эти два типа, как правило, не различаются.

Изучение чешуй многих видов костистых рыб с помощью сканирующей электронной и световой микроскопии позволило разделить ктеноидную чешую на три основных типа (Roberts, 1993) (рис. 19).

1) *Зазубренная* (srenate от латинского «*srena*» – зазубрина) чешуя. Она характеризуется выростами заднего края (например, чакунды *Anodontostoma*, Clupeiformes) и достигает максимального развития у батиптеров *Bathypterois* (миктофообразные Mucrophiformes) (рис. 19, А). Рост такой чешуи представляет собой относительно простое добавление краевых выростов на каудальном крае чешуи. Зазубренная чешуя разнообразной формы характерна для некоторых представителей Perciformes и Scorpaeniformes, иногда встречается вместе с циклоидной чешуей.

2) *Шиповатая* (spinoïd от латинского «*spina*» – шип, игла) чешуя. Она соответствует типу St' чешуи (по: Johnson, 1984). Гребни или иглы тянутся спереди назад или иногда в латеральном направлении и не отделены от основной пластины чешуи (например, гребнещуйки *Ctenolucius*, Cypriniformes) (рис. 19, Б–Ж). Рост такой чешуи относительно прост: происходит увеличение концевых отделов выростов и постоянное удлинение игл (нотоскопелы *Notoscopelus*, Mucrophiformes). Новые иглы могут возникать на латеральных краях чешуи (рыбы-солдаты *Sargocentron*, Veruciformes). Из представителей того же отряда Veruciformes у полимиксий *Polymixia* боковые иглы вырастают только до определенного размера, так как растущие иглы каудального поля препятствуют их дальнейшему росту, а у стефанобериксов *Stephanoberyx* и рыб, относящихся к некоторым другим родам боковые иглы растут прямо из пластины чешуи и формируют большие впечатляющие защитные выросты (рис. 19, Ж). Такая чешуя имеется и у некоторых представителей Perciformes, Scorpaeniformes, Pleuronectiformes, Tetraodontiformes. Ее также можно подразделить на несколько подтипов.

Подтип 1. Почти ровный или неправильно расположенный ряд крепких и острых игл на каудальном краю чешуи, которые ограничены каудальным краем (например,



**Рис. 19.** Типы строения ктеноидной чешуи костистых рыб Teleostei (прорисовка с микрофотографий, по: Roberts, 1993). А – зубчатая (crenate); Б – шиповатая (spinoid), подтип 1; В, Г – шиповатая, подтип 2; Д – шиповатая, подтип 3; Е – шиповатая, подтип 4; Ж – шиповатая, подтип 5; З – собственно ктеноидная (stenoid) с периферическими ктениями; И – собственно ктеноидная с цельными ктениями; К – собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями.

эбосия Бликера *Ebosia bleekeri*, параптероис *Parapterois heterurus* (Scorpaeniformes), драгоценная рувета *Ruvettus pretiosus* (Perciformes)) (рис. 19, Б).

Подтип 2. Иглы каудального края собраны в перемежающиеся ряды (обыкновенный остракоберикс *Ostracoberyx dorygenis*, луфарь *Pomatomus saltatrix*, из бычеглазов – *Priacanthus blochii*, чернополосая зебрасома *Zebrasoma veliferum* (Perciformes)). У обыкновенного аргуса *Scatophagus argus* (Perciformes) и антигоний (скриншотов) *Antigonia* (солнечникообразные Zeiformes) иглы более глубокого ряда имеются не только на заднем поле, но и на дистальных отделах переднего и боковых полей (рис. 19, В, Г).

Подтип 3. Чешуи имеют удлиненные иглы, которые идут более или менее перпендикулярно чешуе на каудальном поле (имеются только у ахиросетт *Achiropsetta*, Pleuronectiformes). Такая форма чешуи в целом необычна для перкоидных Percomorpha (рис. 19, Д).

Подтип 4. Поля на чешуе не выражены. Чешуи перекрываются слабо. Основание ктений округлое. Сами ктении немного загнуты (шершавый спинорог *Parika scaber*, триподихт *Tripodichthys blochii* (Tetraodontiformes), рогатый занкл *Zanclus cornutus* (Perciformes)). Такая чешуя найдена у луваровых Luvaridae, живоглотовых Chiasmodontidae, молодых особей некоторых парусниковых Istiophoridae и меч-рыб Xiphiidae (Perciformes), у вельветовых рыб Aploactinidae, некоторых свинорылых Congiopodidae, рогатковых Cottidae (Scorpaeniformes), холлардиевых (=триакантодовых) Triacanthodidae, единороговых Monacanthidae, лун-рыб Molidae (Tetraodontiformes) (рис. 19, Е).

Подтип 5. Поля на округлой чешуе не выражены, чешуи перекрываются незначительно. Краниальный край погружен в кожный карман. Костные выросты выступают над поверхностью чешуи и служат опорой для крепких игл, вырастающих на каудальном и латеральных краях чешуи (хампсодоны *Champsodon*, оранжевошиповый единорог *Naso lituratus* (Perciformes)) (рис. 19, Ж).

3) Собственно *ктеноидная* (ctenoid) чешуя. Эта чешуя устроена сложнее чешуи двух предыдущих типов. Она имеет отдельные иглы, формирующиеся как самостоятельные окостенения. Считается, что процессы роста ктений и собственно пластинки чешуи идут независимо друг от друга, а ктений представляет собой комплекс основания и шипа, связанных между собой посредством щели, заполненной продольными фибриллами. Минеральный состав (соотношение кальция и фосфора) и ультраструктура периферических отделов ктения отличается от таковых в пластине чешуи (показано на примере обыкновенного бычка-бобыря *Pomatoschistus microps*, Perciformes (Fouda, 1979)). Ктений отделен от чешуи не содержащими кальция коллагеновыми волокнами, а рост ктения происходит не за счет остеобластов пластины чешуи, а путем секреции матрикса ктения самими остеобластами. Такие ктении могут быть сгруппированы в три подтипа.

Подтип 1. *Видоизменяющиеся ктении* (transforming cteni, тип G", по: Johnson, 1984). Они возникают как цельные ктении, составляющие два-три перемежаю-

щихся ряда на заднем крае чешуи и обламываются в нижних рядах по мере роста чешуи (например, додерлеинии *Doederleinia*, Perciformes) (рис. 19, К). Размеры и форма этих ктений сильно варьируют, но их общая конфигурация удивительно постоянна, что объясняется общими закономерностями их развития в онтогенезе рыб. Видоизменяющиеся ктении встречаются лишь у перкоидных Percomorpha. Процесс отторжения верхней части ктения происходит либо благодаря тонкому кольцу костеобразующих клеток, теряющих кальций, что способствует обламыванию иглы в этом месте (McCully, 1970), либо идет путем постепенной резорбции, так как найдены все стадии перехода от целого ктения к его сохранившемуся основанию (Hughes, 1981).

Подтип 2. *Периферические ктении* (peripheral steni). Они располагаются в один ряд на каудальном крае чешуи. Иногда имеются дополнительные более мелкие *ктеноиды* (вторичные ктении) между сильно развитыми ктениями (первичные ктении) (например, gobiоморусы *Gobiomorus*, Perciformes) (рис. 19, З). Они широко распространены у Perciformes, некоторых представителей Scorpaeniformes и Pleuronectiformes. Чешуи с периферическими ктениями имеют сдвинутый к каудальному краю центр и редуцированное каудальное поле. Это происходит вследствие интенсивного роста латеральных полей в ущерб росту каудального поля или комбинированному росту каудального и латеральных полей. Периферические ктении прочные и острые, с хорошо развитыми основаниями, за исключением некоторых ромбовых Bothidae (Pleuronectiformes), у которых ктении удлиненные с расширенными основаниями. Размеры ктений могут быть сходными по всему краю чешуи, либо почти сходными либо различными. Иногда их размеры прогрессивно увеличиваются и максимальны у трех краевых ктений, что обычно для бычковых Gobiidae и головешковых Odontobutidae (Perciformes). Можно различать большие ктении (первичные ктении) и маленькие ктеноиды (вторичные ктении). Последние могут представлять стадию роста первичных ктений.

Подтип 3. *Цельные ктении* (whole steni) – краевые ряды целых, не обломанных игл, располагающихся раздельно одна от другой (например, эпигонус-телескоп *Epigonus telescopus*, Perciformes) (рис. 19, И). Этот подтип встречается редко. На каудальном крае чешуи ктении поднимаются прямо от чешуйной пластины, но на латеральных полях они растут из склеритов. По мере роста на чешуе различимы две зоны. На дистальной зоне формируются примерно четыре-шесть рядов цельных ктений, а на проксимальной – примерно 1–4 ряда цельных ктений, частично или полностью врастающих в саму пластинку чешуи. Видоизменяющиеся ктении здесь обычно не наблюдаются, за исключением эпигонуса-телескопа *Epigonus telescopus* (Perciformes) и лобана *Mugil cephalus* (Mugiliformes).

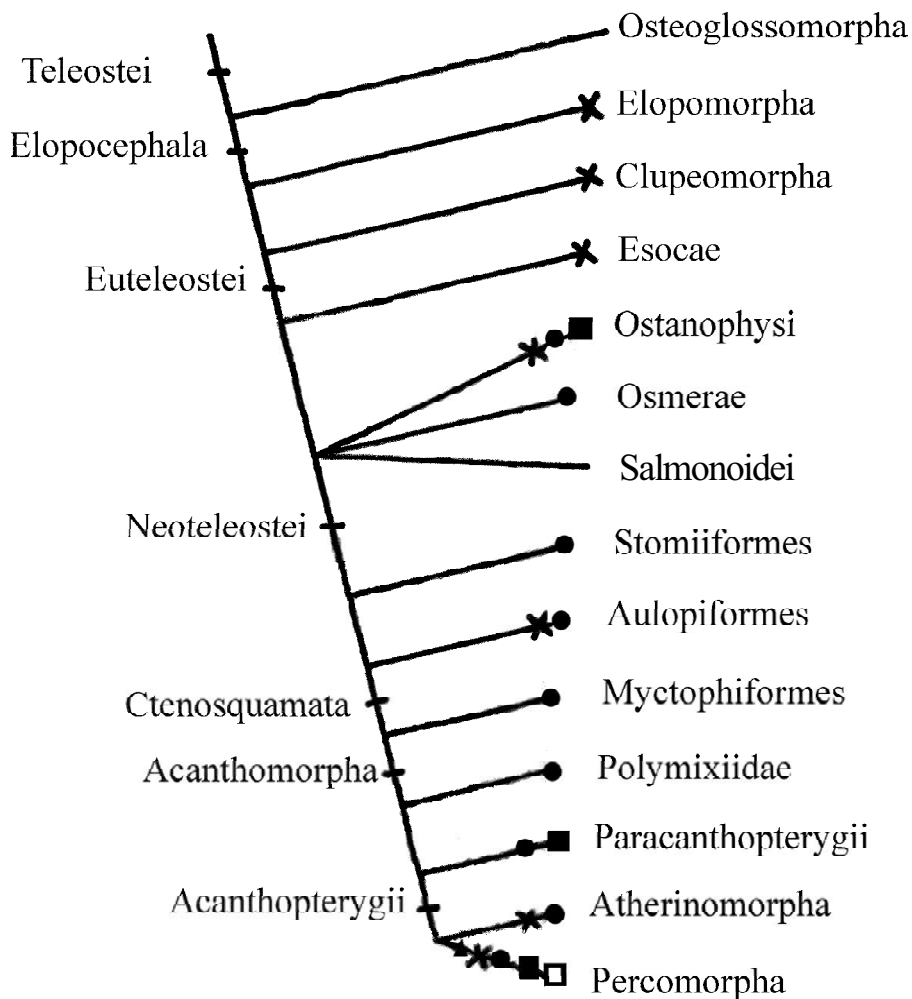
Все эти разновидности чешуи по-разному представлены в разных таксонах (рис. 20; табл. 9) (Roberts, 1993). Приведем несколько примеров.

Надотряд араваноидные Osteoglossomorpha: Osteoglossoidei (костноязыкие Osteoglossidae, арапаймовые Arapaimidae), нотоптеровидные Notopteroidei (клю-

ворыльные Mormyridae, спиноперые Notopteridae, луноглазковые Hiodontidae). Чешуя циклоидная.

Надотряд тарпоноидные Elopomorpha: элопсовые Elopidae, тарпоновые Megalopidae, угрёвые Anguillidae. Чешуя циклоидная или зубчатая. Чешуи элопсов *Elops*, тарпонов *Megalops*, альбул *Albula* зубчатые с хрупким пленчатым каудальным полем и каудальным краем неправильной формы.

Надотряд клюпеоидные Clupeomorpha: дентицепсовые Denticipitidae, анчоусовые Engraulidae, дорабовые Chirocentridae, Dussumieridae, сельдевые Clupeidae. В большинстве случаев имеют циклоидную *клюпеоидную* чешую, тонкую или с утолщенными килевидными щитками, в некоторых таксонах чешуя за-



**Рис. 20.** Распространение ктеноидной чешуи разных типов у костистых рыб Teleostei (по: Roberts, 1993). X – зубчатая (зубчатая); ● – шиповатая (колючая); ▲ – собственно ктеноидная с цельными ктениями; ■ – собственно ктеноидная с периферическими ктениями; □ – собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями. Циклоидная чешуя не обозначена.



**Таблица 9.** Распространение ктеноидной чешуи различных типов у некоторых костистых рыб Teleostei (с сокращениями, по: Roberts, 1993)

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<b>ОКУНЕОБРАЗНЫЕ PERCIFORMES</b>	
<b>Акропомовые Acropomatidae</b>	
Бериксовидная додерлеиния <i>Doederleinia berycoide</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Кардиналовые Apogonidae</b>	
Апогон <i>Apogon kallopterus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Девятиполосый апогон <i>A. novemfasciatus</i>	То же
Архамия <i>Archamia leai</i>	То же
Пятилинейный апогон <i>Cheilodipterus quinquelineatus</i>	То же
<b>Арриповые Arripidae</b>	
Большой аррип <i>Arripis trutta</i>	То же
<b>Морские лещи Bramidae</b>	
Атлантический морской лещ <i>Brama brama</i>	Колючая
<b>Caesionidae</b>	
Голубой цезий <i>Caesio caerulaureus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Калантиасы Calanthiidae</b>	
Калантиас <i>Callanthias australis</i>	Собственно ктеноидная с периферическими ктениями; перемежающиеся первичные и вторичные ряды ктений
<b>Ставридовые Carangidae</b>	
Радужная макрель <i>Elagatis bipinnulata</i>	Зубчатая
Рыба-лоцман <i>Naucrates ductor</i>	То же

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<b>Ушастые окуни Centrarchidae</b>	
Красноглазый каменный окунь <i>Ambloplites rupestris</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Сакраментский каменный окунь <i>Archoplites interruptus</i>	То же
Синежаберный солнечник <i>Lepomis macrochir</i>	То же
<b>Робаловые Centropomidae</b>	
Белый морской окунь <i>Lates calcarifer</i>	То же
<b>Элассомовые Elasmomatidae</b>	
Полосатая элассома <i>Elassoma zonatum</i>	Циклоидная
<b>Красноглазковые Emmelichthyidae</b>	
Южная красноглазка <i>Emmelichthys nitidus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Рубинка <i>Plagiogeneion rubiginosus</i>	То же
<b>Эфипповые Ehippididae</b>	
Рыба-пик <i>Ehippus orbis</i>	Колючая
<b>Epigonidae</b>	
Австрало-новозеландский эпигонус <i>Epigonus lenimen</i>	Собственно ктеноидная с цельными ктениями
Большеглаз <i>E. telescopus</i>	Собственно ктеноидная с цельными ктениями
<b>Howellidae</b>	
Ховелла Броди <i>Howella brodie</i>	Колючая
<b>Кулиевые Kuhliidae</b>	
Ленточная кулия <i>Kuhlia mugil</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<b>Чоповые Kyphosidae</b>	
Атипихт <i>Atypichthys latus</i>	То же
<i>Girella cyanea</i>	То же
<b>Летриновые Lethrinidae</b>	
<i>Lethrinus genivittatus</i>	То же
<b>Пентаподовые Pentapodidae</b>	
Желтополосый зубатый пентапод <i>Gnathodentex aurolineatus</i>	То же
<b>Луциановые Lutjanidae</b>	
<i>Lutjanus russelli</i>	То же
Нитеперые снэпперы <i>Pristipomoides</i> sp.	То же
<b>Лавраковые Moronidae</b>	
Японский морской судак <i>Lateolabrax japonicus</i>	То же
Белый американский лаврак <i>Morone americana</i>	То же
<i>M. labrax</i>	То же
Полосатый лаврак <i>M. saxatilis</i>	То же
<b>Нитеперые Nemipteridae</b>	
Двухлинейный сколопс <i>Scolopsis bilineatus</i>	То же
<b>Остракобериковые Ostracoberycidae</b>	
Обыкновенный остракоберикс <i>Ostracoberyx dorygensis</i>	Колючая
<b>Пемферовые Pempheridae</b>	
<i>Pempheris adpersus</i>	Собственно ктеноидная с видо-изменяющимися ктениями
<b>Перцихтовые Percichthyidae</b>	
Маккулочелла <i>Maccullochella macquariensis</i>	То же

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
Австралийская макквария <i>Macquaria australasica</i> <i>Percalates novemcinctus</i> Перцихт <i>Percichthys trucha</i> <i>Plectrophotes ambiguus</i>	То же То же То же То же
<b>Окуневые Percidae</b>	
Этеостома <i>Etheostoma</i> sp. Желтый американский окунь <i>Perca flavescens</i> Речной окунь <i>P. fluviatilis</i> Судаки <i>Sander</i> spp.	То же То же То же То же
<b>Плезиопсовы Plesiopsidae</b>	
Акантоклинус <i>Acanthoclinus fuscus</i> <i>Plesiops insularis</i>  <i>P. verecundus</i>	Циклоидная Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями, циклоидная То же
<b>Полиприоновые Polyprionidae</b>	
Американский полиприон <i>Polyprion americanus</i> Полиприон-апуку <i>P. oxygeneios</i> Гигантский окунь <i>Stereolepis gigas</i>	То же То же То же
<b>Рыбы-ангелы Pomacanthidae</b>	
Полукруглая рыба-ангел <i>Pomacanthus semicircularis</i>	Колючая
<b>Луфаревы Pomatomidae</b>	
Луфарь <i>Pomatomus saltatrix</i>	То же
<b>Каталуфовы Priacanthidae</b>	
<i>Cookelus japonica</i> Гавайская каталуфа <i>Heteropriacanthus cruentatus</i> Колючий бычеглаз <i>Priacanthus macracanthus</i> Красноглазый бычеглаз <i>P. tayenus</i> <i>Pristigenys meyeri</i> <i>P. serrula</i>	То же То же То же То же То же То же

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<b>Псевдохромисовые Pseudochromidae</b>	
Ложнохромис <i>Pseudochromis jamesi</i> <i>P. salvati</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями Собственно ктеноидная с перемежающимися первичными и вторичными ктениями
<b>Аргусовые Scatophagidae</b>	
Обыкновенный аргус <i>Scatophagus argus</i>	Колючая
<b>Горбылевые Sciaenidae</b>	
Обыкновенный крокер <i>Micropogonias undulatus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Скомбролабраксовые Scombrolabracidae</b>	
<i>Scombrolabrax heterolepis</i>	Циклоидная
<b>Каменные окуни Serranidae</b>	
Апоропсы <i>Aporops</i> sp. Желтополосый меро <i>Acanthistius cinctus</i> Обыкновенный антиас <i>Anthias anthias</i> Сине-желтый окунь <i>Aulacocephalus temmincki</i> Длинноперый капродон <i>Caprodon longimanus</i> Цезиоперка <i>Caesioperca lepidoptera</i> Павлинья гаррупа <i>Cephalopholis argus</i> Группер <i>Epinephelus daemeli</i> Черный группер <i>E. nigritus</i> Полосатый группер <i>E. octofasciatus</i> Шестиполосый граммистес <i>Grammistes sexlineatus</i> Голантиасы <i>Holanthias</i> sp.	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями, циклоидная Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями Собственно ктеноидная с перемежающимися первичными и вторичными ктениями Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями То же То же То же То же То же То же Циклоидная Собственно ктеноидная с периферическими ктениями, с перемежающимися первичными и вторичными ктениями

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<i>Hypoplectrodes huntii</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Лепидоперка <i>Lepidoperca aurantia</i>	То же
<i>L. coatsii</i>	То же
<i>L. inornata</i>	То же
Краснополосый плектрантиас <i>Plectranthias kelloggi</i>	То же
<i>P. longimanus</i>	Собственно ктеноидная с периферическими ктениями
<i>P. maculicauda</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Псевдантиас <i>Pseudanthias pictilis</i>	Собственно ктеноидная с периферическими ктениями, с перемежающимися первичными и вторичными ктениями
<i>P. thompsoni</i>	То же
Пронотограмм <i>Pseudogrammus polycantha</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями, циклоидная
Каменный окунь-ханос <i>Serranus cabrilla</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<i>S. novemcinctus</i>	То же
Трахипома <i>Trachypoma macracanthus</i>	То же
<b>Sinipercidae</b>	
Желтая кореоперка <i>Coreoperca kawamebari</i>	Циклоидная
Китайский окунь <i>Siniperca chautsi</i>	То же
<b>Морские караси Sparidae</b>	
Пагр <i>Pagrus auratus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Эпигонусовые Epigonidae (=Apogonidae)</b>	
Розенблаттия <i>Rosenblattia robusta</i> (в оригинале – <i>Incertae sedis</i> – вид с неопределенным систематическим положением)	Колочая
<b>Помацентровые Pomacentridae</b>	
Хромис <i>Chromis hypsilepis</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Леопольдита <i>Pomacentrus philippinus</i>	То же

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<b>Цихловые Cichlidae</b>	
Глазчатая цихла <i>Cichla ocellaris</i>	То же
<b>Живородковые Embiotocidae</b>	
Черная эмбиотока <i>Embiotoca jacksoni</i>	Циклоидная
<b>Губановые Labridae</b>	
<i>Notolabrus celidotus</i> Лжегубан <i>Pseudolabrus miles</i>	То же То же
<b>Хирурговые Acanthuridae</b>	
Полосатый хирург <i>Acanthurus lineatus</i> Ктенохет <i>Stenochaetus binotatus</i> Оранжевоиглая рыба-носорог <i>Naso lituratus</i> Чернополосая зебрасома <i>Zebrasoma veliferum</i>	Собственно ктеноидная с видо- изменяющимися ктениями То же Колючая То же
<b>Сигановые Siganidae</b>	
Коралловый сиган <i>Siganus corallinus</i>	Циклоидная
<b>Занкловые Zanclidae</b>	
Рогатый занкл <i>Zanclus cornutus</i>	Колючая
<b>Чешуйчатые собачки Clinidae</b>	
Клинус <i>Clinus superciliosus</i> Колограмма <i>Cologrammus flavescens</i> Красный эрицентрус <i>Ericentrus rubrus</i>	Циклоидная То же То же
<b>Американские звездочетовые Dactyloscopidae</b>	
Панамский звездочет <i>Dactyloscopus zelotus</i>	Циклоидная
<b>Троеперые Tripterygiidae</b>	
<i>Bellapiscis medius</i>	Собственно ктеноидная с пери- ферическими ктениями

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
Форстеригион <i>Forsterygion varium</i>	То же
Гиллобленниус <i>Gilloblennius tripennis</i>	То же
Чешуеголовый каралепис <i>Karalepis stewarti</i>	То же
Нотоклинопс <i>Notoclinops segmentatus</i>	То же
<i>Ruanoho decemdigitatus</i>	То же
Красный тронопёр <i>Tripterygion tripteronotus</i>	То же
<b>Бельдюговые Zoarcidae</b>	
Двухполосая ботрокара <i>Bothrocara brunneum</i>	Циклоидная
<b>Стихиевые Stichaeidae</b>	
Эрнограмма <i>Ernogrammus enneagrammus</i>	То же
<b>Запроровые Zaproridae</b>	
Запрора <i>Zaprora silenus</i>	То же
<b>Нототениевые Nototheniidae</b>	
Нототения <i>Notothenia coriiceps</i>	Собственно ктеноидная с видо-изменяющимися ктениями
<i>N. larseni</i>	Собственно ктеноидная с периферическими ктениями
Синяя нототения <i>Paranotothenia angustata</i>	То же
<b>Перкофисовые Percophididae</b>	
Крупночешуйный акантафриск <i>Acathaphrites grandisquamis</i>	Зубчатая
Бембропс <i>Bembrops filifera</i>	Собственно ктеноидная с периферическими ктениями
<b>Хампсодоновые Champsodontidae</b>	
Хампсодоны <i>Champsodon</i> sp.	Колочая
Зеленая хрионема <i>Chironema chryseres</i>	Собственно ктеноидная с периферическими ктениями, с перемежающимися первичными и вторичными ктениями



Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<b>Папаноковые Cheimarrhichthyidae</b>	
Новозеландская папанока <i>Cheimarrichthys forsteri</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Хемероцетовые Hemerocoetidae</b>	
Малый хемероцет <i>Hemerocoetes monopterygius</i>	Циклоидная
<b>Параперковые Parapercidae</b>	
Песочник <i>Parapercis clathrata</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Головешковые Odontobutidae (=Eleotrididae)</b>	
<p>Элеотрисы <i>Eleotris</i> sp.</p> <p><i>E. fusca</i></p> <p>Гобиоморф <i>Gobiomorphus breviceps</i></p> <p>Обыкновенный гобиоморф <i>G. basalis</i></p> <p>Гобиоморус <i>Gobiomorus maculatus</i></p> <p>Манильский элеотрис <i>Ophieleotris aporos</i></p> <p><i>Thalasseleotris</i> sp.</p>	<p>Собственно ктеноидная с периферическими ктениями, с перемежающимися первичными и вторичными ктениями</p> <p>То же</p> <p>Собственно ктеноидная с периферическими ктениями</p> <p>То же</p> <p>То же</p> <p>То же</p> <p>То же</p> <p>То же</p>
<b>Бычковые Gobiidae</b>	
<p><i>Asterropteryx semipunctatus</i></p> <p>Черноглазый бычок <i>Coryphopterus nicholsii</i></p> <p>Фавонигобиус <i>Favonigobius lentiginosus</i></p> <p>Черный гобиопсис <i>Gobiopsis atrata</i></p> <p>Бычок-йонгеихт <i>Yongeichthys nebulosus</i></p>	<p>То же</p> <p>То же</p> <p>То же</p> <p>Циклоидная</p> <p>Собственно ктеноидная с периферическими ктениями</p>
<b>Риацихтовые бычки Rhyacichthyidae</b>	
Риацихт <i>Rhyacichthys aspro</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
Змеевидные макрели <i>Gempylidae</i> Драгоценная рувета <i>Ruvettus pretiosus</i> Скумбриевые <i>Scombridae</i> Гастерохизма <i>Gasterochisma melampus</i> Атлантическая скумбрия <i>Scomber scombrus</i>	Колючая. Циклоидная  Циклоидная То же
<b>Хоботнорылые Mastacembelidae</b>	
Кофейный мастацембел <i>Mastacembelus erthrotaenia</i>	То же
<b>Ползуновые Anabantidae</b>	
Рыба-ползун <i>Anabas testudineus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Гурамиевые Belontiidae</b>	
Макропод Хассельта <i>Belontia hasseltii</i> Настоящий гурами <i>Osphronemus goramy</i>	То же То же
<b>Щукоголовые Luciocephalidae</b>	
Красивый щукоголов <i>Luciocephalus pulcher</i>	То же
<b>Хелостомовые Helostomidae</b>	
Целующийся гурами <i>Helostoma temminckii</i>	То же
<b>СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ SCORPAENIFORMES</b>	
<b>Анапломомовые Anoplopomatidae</b>	
Угольная рыба <i>Anoplopoma fimbria</i>	То же
<b>Терпуговые Hexagrammidae</b>	
Американский терпуг <i>Hexagrammos hexagrammus</i>	То же
<b>Скорпеновые Scorpaenidae</b>	
Дендрохир <i>Dendrochirus biocellatus</i>	То же

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
Эбосия <i>Ebosia bleekeri</i> Синеротый окунь <i>Helicolenus percoides</i>	Колючая. Циклоидная Собственно ктеноидная с видо- изменяющимися ктениями
Новозеландская максилликоста <i>Maxillicosta raulensis</i> <i>Notesthes robusta</i>	Колючая. Циклоидная Собственно ктеноидная с видо- изменяющимися ктениями
Параптероис <i>Parapterois heterurus</i> Скорпена <i>Scorpaena albodrunnea</i>	Колючая Собственно ктеноидная с видо- изменяющимися ктениями
Скорпена-кардинал <i>S. cardinalis</i> <i>S. cookie</i> <i>S. guatemensis</i>	То же То же То же
Скорпены <i>Scorpaena</i> sp.	Собственно ктеноидная с пери- ферическими ктениями
Скорпенодес <i>Scorpaenodes kelloggi</i>	Собственно ктеноидная с видо- изменяющимися ктениями
Скорпенопс <i>Scorpaenopsis diabolus</i> Золотистый морской окунь <i>Sebastes marinus</i> Длинноплавниковый сетарх <i>Setarches longimanus</i>	То же То же Циклоидная
<b>КАМБАЛООБРАЗНЫЕ PLEURONECTIFORMES</b>	
<b>Псеттодовые Psettodidae</b>	
Африканский псеттод <i>Psettodes belcheri</i>	Собственно ктеноидная с видо- изменяющимися ктениями
<b>Ахиропсеттовые Achiropsettidae</b>	
Патагонская «безрукая» камбала <i>Achiropsetta tricholepis</i> Ахиропсетты <i>Achiropsetta</i> sp. Бесплавниковая камбала <i>Neoachirosetta milfordi</i>	Колючая То же Собственно ктеноидная с видо- изменяющимися ктениями
<b>Ромбовые Bothidae</b>	
Арноглосса <i>Arnoglossus scapha</i> Ботус <i>Bothus constellatus</i> Ботус-манкус <i>B. mancus</i> Пятнистый ботус <i>B. pantherinus</i>	То же То же То же То же

Таблица 9. Продолжение

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
Кроссоромб <i>Crossorhombus azureus</i> Хохлатый лафонект <i>Lophonectes gallus</i> Южная камбала <i>Paralichthys lethostigma</i> Псевдоромб <i>Pseudorhombus jenynsii</i>	Собственно ктеноидная с периферическими ктениями Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями Циклоидная Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями. Циклоидная
<b>Цитаровые Citharidae</b>	
Цитара <i>Citharus macrolepidotus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Камбаловые Pleuronectidae</b>	
Американский стрелозубый палтус <i>Atheresthes stomias</i>	То же
<b>Ромбосолеевые Rhombosoleidae</b>	
Азигопус <i>Azygopus pinnifasciatus</i> Ромбовая колистия <i>Colistium guentheri</i> Голоперая колистия <i>C. nudipinnis</i> Парофрис <i>Parophrys vetulus</i>  Трехпятнистый самарискус <i>Samariscus triocellatus</i>  Желтая пелотрета <i>Pelotretis flavilatus</i>  Крапчатый пельторамф <i>Peltorhamphus latus</i>  Новозеландская солеевидная камбала <i>P. novaezeelandiae</i> Желтая ромбосолея <i>Rhombosolea leporina</i>  Песчаная ромбосолея <i>R. plebeia</i>	То же То же То же Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями. Циклоидная. Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями. Циклоидная Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями  То же Циклоидная. Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями Циклоидная
<b>Правосторонние морские языки Soleidae</b>	
Павлинья мраморная солея <i>Pardachirus marmoratus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями

Таблица 9. Окончание

Таксон	Тип ктеноидной чешуи
<b>Левосторонние морские языки Synoglossidae</b>	
Чернощекая симфура <i>Symphurus plagiusa</i> <i>S. tessellatus</i>	То же То же
<b>КЕФАЛЕОБРАЗНЫЕ MUGILIFORMES</b>	
<b>Барракудовые Sphyraenidae</b>	
Большая барракуда <i>Sphyraena barracuda</i>	Циклоидная
<b>Пальцеперые Polynemidae</b>	
Обыкновенный пальцепер <i>Polynemus plebeius</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
<b>Кефалевые Mugilidae</b>	
Желтоглазая кефаль <i>Aldrichetta forsteri</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями.
Кефаль-цестреус <i>Cestraeus goldieri</i>	Циклоидная
Толстогубые кефали <i>Chelon</i> sp.	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Бородатая кефаль <i>Crenimugil crenilabris</i>	То же
Пресноводная кубинская кефаль-хотуро <i>Joturus pichardi</i>	Циклоидная
Лобан <i>Mugil cephalus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями
Капская песчаная кефаль <i>Muxus capensis</i>	Собственно ктеноидная с цельными ктениями
Продолговатая песчаная кефаль <i>M. elongatus</i>	Собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями.
Острорылая кефаль <i>Neomuxus chaptalii</i>	Циклоидная
Пятнистая большеголовая кефаль <i>Valamugil seheli</i>	То же

зубренная. Она имеет поперечные лучи на переднем поле и пленчатый задний край, часто с продольной исчерченностью.

Инфраотряд Esocae: щуковые Esocidae, умбровые Umbridae. Чешуя циклоидная с различным гребневидным орнаментом на радиальных лучах или ктено-

идная зубчатая. Чешуя щук *Esox* с глубокой выемкой посередине каудального края.

Инфраотряд Osmerae: корюшковые Osmeridae, ретропинновые Retropinnidae, лепидогалаксиевые Lepidogalaxiidae, саланксовые Salangidae, галаксиевые Galaxiidae, серебрянковые Argentinidae, батилаговые Bathylagidae, гладкоголовые Alerosephalidae. У большинства видов чешуя циклоидная, тонкая или отсутствует. Колючая чешуя имеется на туловище у североатлантической аргентины *Argentina silus* и на брюхе у европейской аргентины *A. sphyraena*. Каудальный и латеральные края чешуи имеют небольшие крепкие иглы, растущие прямо из пластинки чешуи и располагающиеся перемежающимися рядами.

Надотряд перкоидные Percomorpha.

– Группа I: опахообразные Lampridiformes, колюшкообразные Gasterosteiformes, пегасообразные Pegasiformes, летучки Dactylopteriformes. Чешуя циклоидная или отсутствует, щитки или собственно ктеноидная с периферическими ктениями (флейторыловые Aulostomidae). Только флейторылы *Aulostomus* имеют ктеноидные чешуи с единственным краевым рядом частично перекрывающихся крупных крепких ктений, лежащих обособленно один от другого и основной пластины чешуи.

– Группа II: бериксообразные Beryciformes, солнечникообразные Zeiformes. Чешуя циклоидная или отсутствует, или преобразована в костные щитки, или в выросты, поддерживающие складчатую чашевидную пластинку (саблезубые Anoplogastridae). У большинства чешуя колючая трех основных разновидностей.

1) Чешуя с одним краевым рядом игл (рыбы-солдаты Holocentridae). Обычно срединные иглы крупнее боковых; новые иглы возникают на латеральных сторонах; общее число игл увеличивается по мере роста чешуи. Сходные чешуи имеются еще только у атлантического большеголова *Hoplostethus atlanticus* (трахихтовые Trachichthyidae), но у него ктения светлее, шире и короче.

2) Широко распространены чешуи с перемежающимися краевыми и лежащими под ними рядами ктений (бериковые Berycidae, трахихтовые Trachichthyidae, диретмовые Diretmidae, циттусы *Cyttus*, капромины *Capromimus* (Zeiformes), нециты *Neocyttus*, аллоциты *Allocyttus* (бугристые солнечники Oreosomatidae), зенионы *Zenion* (зениевые Zeniidae=Zeniontidae), граммиколеписы *Grammicolepis*, чешуеиглы *Xenolepidichthys* (чешуеиглые Grammicolepidae). Число ктений может уменьшаться (*Zenion*, *Allocyttus*), а число мелких ктений увеличивается (*Capromimus*, *Xenolepidichthys*, *Grammicolepis*).

3) У *Stephanoberyx*, *Acanthochaenus* (Beryciformes), *Capros*, *Antigona* (Zeiformes) иглы вытянуты в латеральном направлении. Защитные ктения располагаются перемежающимися рядами, подымаясь от латеральных, каудальных и краниальной поверхностей чешуи. Число, размеры и форма ктений варьируют на уровне рода.

– Группа III: окунеобразные Perciformes, скорпенообразные Scorpaeniformes, иглобрюхообразные Tetraodontiformes, камбалобразные Pleuronectiformes, змее-

головообразные Channiformes, слитножаберникообразные Synbranchiformes. Колючая чешуя имеется у некоторых Tetraodontidae. Зубчатая чешуя и собственно ктеноидная чешуя характерна для некоторых видов Perciformes, Scorpaeniformes, Pleuronectiformes.

По нашим данным, у диретмы ктеноидная чешуя характеризуется перемежающимися краевыми и лежащими за ними рядами ктений (эл. 60, А, В, Г) и может быть отнесена к подтипу 2 шиповатой ктеноидной чешуи (рис. 19, Г) (Roberts, 1993). На изученной Робертсом чешуе имеется краевой ряд из пяти простых гладких игловидных ктений; за ним следует ряд из четырех ктений, а затем – из двух ктений. Таким образом, сектор каудального поля, на котором присутствуют ктении, имеет треугольную конфигурацию, сужаясь в сторону центра. Ряды ктений чередуются. Все ктении имеют сходную форму. Их длина составляет 200–300 мкм, а толщина – 70–100 мкм в основании и 25 мкм на округленной вершине.

У капроста ктении также располагаются перемежающимися рядами (эл. 64, А, Б; 65), но вытянуты в латеральном направлении. Они многочисленнее и более длинные (600–700 мкм) и тонкие (50 мкм), чем у диретмы. Некоторые ктении саблевидно изогнуты и сужаются лишь на самых концах. Поверхность ктений гладкая. В краевом ряду имеется девять ктений, во втором ряду – 10 ктений; в третьем ряду – 9 ктений. Ктении всех трех рядов лежат очень плотно один к другому. Третий ряд ктений достигает центра.

У шишечника строение краевых ктений такое же, как у диретмы: простые игловидные выросты длиной 100–170 мкм и шириной 50–80 мкм в основании и 20–30 мкм на вершине (эл. 61). Однако за двумя-тремя перемежающимися рядами таких ктений следуют шишковидные остатки ктений, которые имеют различные размеры (диаметром 30–120 мкм), также сохраняющие перемежающееся расположение (эл. 62). Структура шишек не гомогенная, а имеются кольцевидные образования и углубление в центре шишки. Эти шишки придают хорошо различимую шершавость поверхности чешуи. Такая чешуя может быть отнесена к типу собственно ктеноидной чешуи с видоизменяющимися ктениями (рис. 19, К) (Roberts, 1993) или к типу «терка» (рис. 18, 3–Л) (Kobayasi, 1952).

У изученных нами представителей Perciformes чешуя собственно ктеноидная с видоизменяющимися ктениями (рис. 19, К) (Roberts, 1993) или относится к радиальному типу (рис. 18, А–Ж) (Kobayasi, 1952). У нильского окуня заметен постепенный переход от прерывистых склеритов со сложным складчатым рельефом до копьевидных ктений с двураздельным основанием (эл. 66, Г). Видоизменяющиеся ктении имеют примерно сходные размеры (длина 160–180 мкм, толщина в основании 80–100 мкм). Закругленная вершина склерита нижнего ряда вставлена в раздваивающееся основание верхнего склерита. У ерша ктении имеют длину 40–50 мкм и толщину в основании 20–25 мкм (эл. 69, А). Число рядов ктений равно семи. Основания ктений не столь четко разделены на два

отдела; они лишь имеют неглубокую полулунную выемку, в которую входит вершина нижележащего ктения.

У речного окуня ктении располагаются также как у предыдущих видов, однако в рядах, следующих за краевым ктении сильно изменены (эл. 71, Е; 73, А, Б). Ктении краевого ряда обычной копьевидной формы, но в нижележащих рядах (всего их насчитывается пять) основания ктений имеют вид неправильных четырехугольников (80×80; 50×50 мкм). Длина ктений краевого ряда равна 100–200 мкм, толщина в основании 30–80 мкм. Основания разрушенных ктений располагаются наподобие фаланг пальцев.

У судака ктении также образуют радиальный орнамент, но основания как краевых ктений (единственный ряд), так и нижележащих видоизмененных ктений (шесть рядов), очень мощные, широкие (40–45 мкм) и трапециевидные (эл. 74, В–Д). Краевые ктении короткие (35–45 мкм) с затупленными вершинами. Видоизмененные ктении становятся мельче по направлению к центру чешуи, т.е. по мере роста чешуи ктении становятся крупнее.

**Примеры описания чешуи.** Приведем несколько примеров описания строения чешуи.

У хромиса-красавца *Hemichromis bimaculatus* (Perciformes) чешуя преимущественно циклоидная, но в области грудного плавника она – ктеноидная (Sire, Meunier, 1981). Склериты хорошо развиты и прерываются радиальными лучами, а на каудальном поле имеются бугорки. Наружный слой чешуи минерализован, внутренняя фибриллярная пластина имеет типичное слоистое строение. Причем количество пластин фибриллярного слоя увеличивается с возрастом.

Архитектоника чешуи детально изучена у цихловых Cichlidae (Perciformes): у 105 африканских, 10 американских и 8 отдельных видов. У этих рыб развита как циклоидная, так и ктеноидная чешуя. Причем, между этими типами найдены переходные формы. Доказано диагностическое значение генетически закрепленных черт строения чешуи, таких как форма чешуи и грануляция каудального поля циклоидной чешуи (Lippitsch, 1990, 1992, 1993, 1995, 1998).

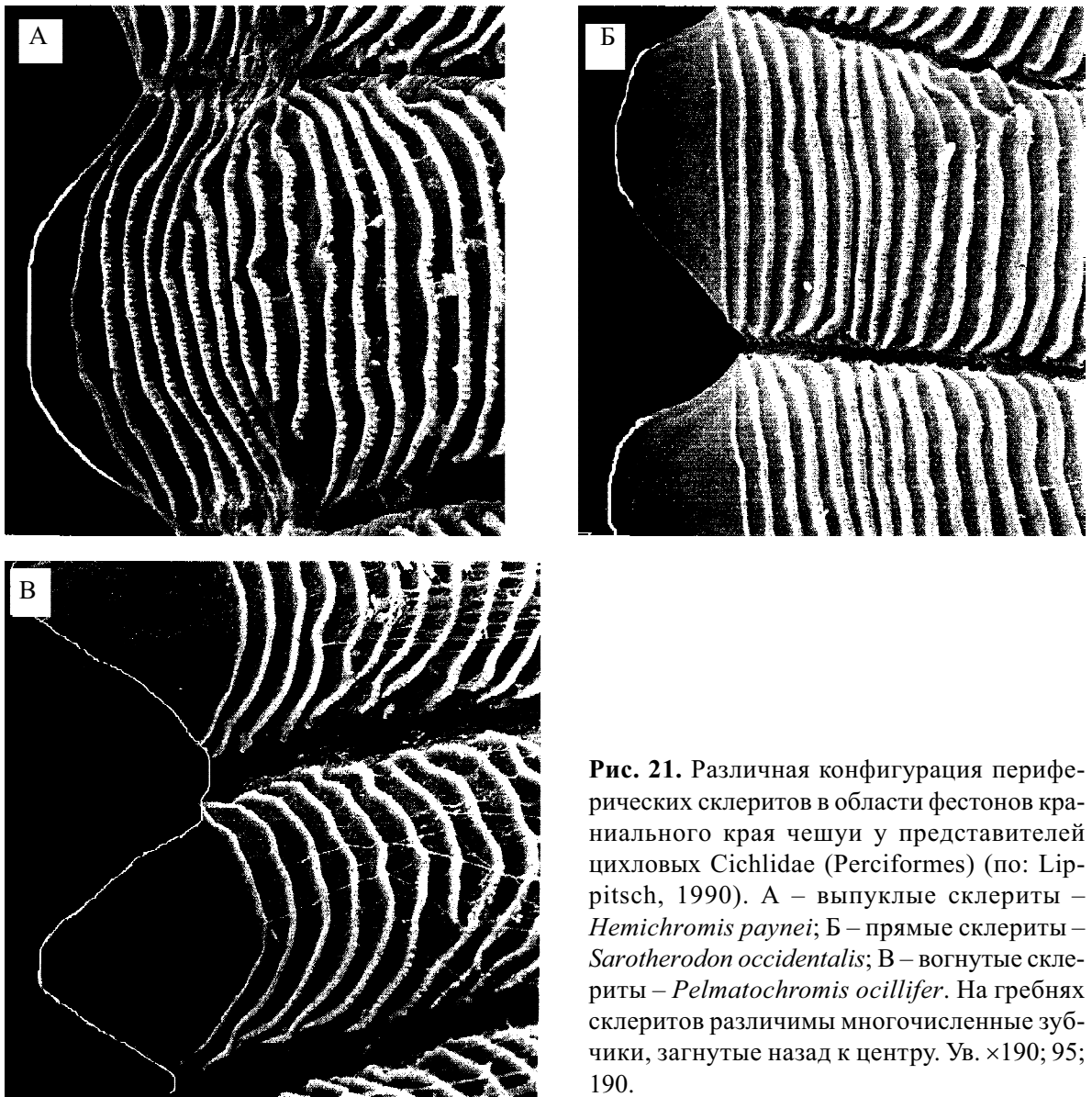
Типичное строение чешуи цихловых следующее. Склериты сближены на краниальном поле и имеют V-образную форму на поперечном срезе. Поверхность костной пластины, лежащей между склеритами, вогнута (circular grooves). Граница между краниальным и каудальным хорошо различима, так как склериты здесь становятся шире и многие из склеритов выклиниваются. На краниальном поле могут присутствовать радиальные лучи, расходящиеся от центра (*разделенные чешуи*) или лучи слабо развиты и отсутствуют (*простые чешуи*). Обычно простые чешуи покрывают голову рыбы, а разделенные чешуи – туловище. Имеются первичные и вторичные лучи. На вентральном поле присутствуют лучи в виде неглубоких бороздок, или эти бороздки расширены и заполнены фиброзным материалом. Фестоны на краниальном поле хорошо выражены. Ограничивающие каудальную часть фестона склериты имеют различную конфигурацию.



Они могут быть выпуклыми (по направлению к краниальному краю чешуи) (из хемихромисов – *Hemichromis paynei*), прямыми (из саротеродонов – *Sarotherodon occidentalis*) или вогнутыми (из пельматохромисов – *Pelmatochromis ocellifer*) (рис. 21) (Lippitsch, 1990). В редких случаях склериты являются единственной структурой поверхности чешуи на каудальном поле. По аналогии со стилями архитектуры их конфигурация может быть названа «романской» или «готической». В первом случае они закругленные, а во втором – угловатые или неправильной формы.

На этих склеритах имеются мелкие частые зубчики, различимые лишь под большим увеличением. Они всегда имеют форму крючочков, загнутых к каудальному краю чешуи. Но сама форма зубчиков сильно варьирует от затупленной (*Hemichromis paynei*) до заостренной (*Gobiochromis irvinei*) и удлиненной. У некоторых видов зубчики с перетяжкой (шейкой) в верхней части (хромисбульи *Pseudocrenilabrus multicolor*). На каудальном поле склериты широкие и плоские. У некоторых видов каудальный край чешуи слабо минерализован и представляет собой мягкую свободную оборку. Эта часть чешуи образована базальной фибриллярной пластиной и четко отличается от дермы, покрывающей чешую.

У тилапии *Tilapia mossambica* (Perciformes) на циклоидной чешуе расстояние между склеритами изменяется от 15 до 25 мкм. Число склеритов уменьшается на вентральном и дорсальном полях за счет их выклинивания. В результате на каудальном поле число склеритов сокращается на 50% по сравнению с краниальным полем. Кроме того, на каудальном поле склериты становятся прерывистыми и имеют вид коротких, утолщенных, вытянутых и слабо извитых бугорков или *валиков*, или гребней из бугорков (*tubercles, tuberculate ridges*). Граница между дорсальным и каудальным полями, и между вентральным полем и каудальным полями хорошо различима, благодаря переходу сплошных склеритов в валики. На краниальном поле склериты также не сплошные, а разделяются первичными лучами, которые радиально расходятся от центра. В случае присутствия вторичных лучей, не доходящих до центра, склериты остаются в этом месте сплошными. На краниальном поле самые наружные склериты (самые «молодые») гладкие, но склериты, расположенные ближе к центру чешуи (более «старые») имеют ряд коротких выростов-зубчиков, которые постепенно удлиняются. Эти зубчики наиболее развиты на пятом-шестом склерите от края чешуи. Они располагаются на одинаковом расстоянии один от другого, формируются постепенно. Полностью сформированные зубчики имеют заостренную вершину и загнуты к центру чешуи (по направлению от головы к хвосту рыбы). Длина зубчиков равна 2–3 мкм. На склеритах каудального поля зубчики отсутствуют. Половые различия в форме, размерах и расположении зубчиков отсутствуют, так же как и топографические отличия зубчиков чешуи с разных участков тела рыбы. Кроме того, сравнение *нативного* и фиксированного в формалине материала не показало деформации и декальцинации зубчиков при фиксации (Lanzing, Hagginbotham, 1974).



**Рис. 21.** Различная конфигурация периферических склеритов в области фестонов кра­ниального края чешуи у представителей цихловых Cichlidae (Perciformes) (по: Lip­pitsch, 1990). А – выпуклые склериты – *Hemichromis paynei*; Б – прямые склериты – *Sarotherodon occidentalis*; В – вогнутые скле­риты – *Pelmatochromis ocillifer*. На гребнях склеритов различимы многочисленные зуб­чики, загнутые назад к центру. Ув.  $\times 190$ ; 95; 190.

Описаны индивидуальные вариации ктеноидной чешуи у самца (длина тела 232 мм, масса 150 г) и самки (274 мм и 310 г) грязного морского окуня *Sebastes alutus* (Chikuni, 1968), добытых в Беринговом море. Всего изучено по 10 чешуй с разных участков тела. Склериты хорошо выражены, располагаются концент­рическими линиями вокруг центра. Зоны сближенных и широко разделенных склеритов чередуются и интерпретируются соответственно как периоды мед­ленного и ускоренного роста чешуи. Число зон сближенных склеритов у сам­ца всегда равно шести, а у самки – восьми. Радиальные лучи слегка волни­стые в зонах сближенных склеритов. На краниальном поле они образуют веерообразный рисунок. Эти характеристики постоянны для чешуй из разных частей тела рыбы и для чешуи определенной формы и размера. Они могут

быть использованы для определения возраста рыбы независимо от места взятия пробы чешуи.

Форма и размеры чешуи изменяются в разных участках тела. Например, у сайры *Cololabis saira* (Beloniformes) выделяют три основных, два промежуточных типа и чешую боковой линии (Косака, Мори, 1978). 1) Тип А – склериты располагаются концентрически на краниальном поле чешуи, а на каудальном поле они отсутствуют. 2) Тип Б – склериты развиты на краниальном и каудальном полях, а чешуя имеет ромбовидную форму. 3) Тип В – склериты как у типа Б, но смыкаются на границе между краниальным и каудальным полями. Промежуточные типы соединяют в себе черты этих основных типов. На чешуях боковой линии склериты имеются только по краю чешуи.

**Модифицированные чешуи.** Эласмоидная чешуя часто имеет *аберрантную* форму (табл. 5). Такие чешуи необходимо распознавать для того, чтобы не использовать в таксономической диагностике.

«Ненормальные» чешуи обычно хорошо различимы: они асимметричной формы, с зазубренным краем, со «сморщенной» поверхностью, с двойным центром и т.д. Например, у сардины *Sardinops ocellata* и капского анчоуса *Engraulis capensis* (Clupeiformes) типичные чешуи составляют менее 50% общего числа чешуй (Shackleton, Johnson, 1988). Известны различные деформации чешуи, или поворот нормальных (по форме и строению) чешуй на 180° таким образом, что свободный каудальный край чешуи направлен не к хвосту рыбы, а к голове (Горюнова, 1961). Встречается удлиненная, иглоподобная чешуя у некоторых ставридовых Carangidae и парусников *Istiophorus* (Perciformes), или своеобразная чешуя морских бекасов *Macrorhamphosus* (колюшкообразные Gastrosteiformes) с пластинчатой, сидящей на ножке коронкой, или чешуи спинороговых Balistidae и алутер *Alutera* (иглобрюхообразные Tetraodontiformes) с сильными вертикальными зубцами, чешуя императорского лувара *Luvarus imperialis* (Perciformes) с грибовидной зубчатой коронкой.

У сельдевых Clupeidae (Clupeiformes) – обитателей верхних слоев пелагиали моря, брюшной киль образован крупными модифицированными чешуями и, по видимому, выполняет *криптическую* (маскирующую) функцию – служит для ликвидации демаскирующей тени на брюхе рыбы, которая возникает при освещении рыбы сверху (Алеев, 1960).

У Glandulacaudinae (Cypriniformes) железы по обеим сторонам стебля хвоста покрыты модифицированными чешуями, формирующими специальное приспособление («pheromone pump») для выделения секрета этих желез, служащего пахучим сигналом-*феромоном* (Weitzman, Fink, 1985; Bushmann, Burns, 1994).

У Schizothoracinae (Cypriniformes) развит так называемый «расщеп» – складка кожи с увеличенными чешуями, которые обрамляют с обеих сторон анальное и мочеполовое отверстия, образуя своеобразную камеру. Он служит для обеспечения оплодотворения икры на быстром течении (см. Дислер, 1960).

У видов рода голянов *Phoxinus* (Cypriniformes) в период размножения на чешуях, плавниках и коже возникают многочисленные бугорки, тонкое строение которых сильно различается у разных видов – выделено девять морфотипов (Chen, Arratia, 1996). Большинство из этих морфотипов встречается у всех видов рода, но некоторые – видоспецифичны. Бугорки имеют многоклеточное строение, вооружены одноклеточными выростами. Некоторые бугорки располагаются на апикальных концах глубоко погруженных в кожу чешуях грудной области тела рыбы. Кроме того серии бугорков покрывают апикальные края боковых чешуй хвостового стебля размножающихся самцов. Такое расположение бугорков свидетельствует о монофилии этого рода.

Чешуйный покров по-разному развит у видов, которые являются ценными объектами рыбоводства и зависит от направления селекционной работы. Например, имеются различные породы карпа *Cyprinus carpio* (Cypriniformes) (Кирпичников и др., 1937): *чешуйчатые карпы*, у которых некрупная чешуя полностью покрывает тело, а расположение чешуй варьирует от правильного, рядами до резко смещенного из увеличенных чешуек; *зеркальные разбросанные карпы*, у которых зеркальные чешуи разбросаны по телу, сильно варьируя по величине и расположению, а по боковой линии чешуи вовсе отсутствуют; *зеркальные линейные карпы* с ровным рядом крупных цельных, вытянутых вертикально чешуй по боковой линии; *голые карпы* с немногочисленной чешуей ли вообще без чешуи.

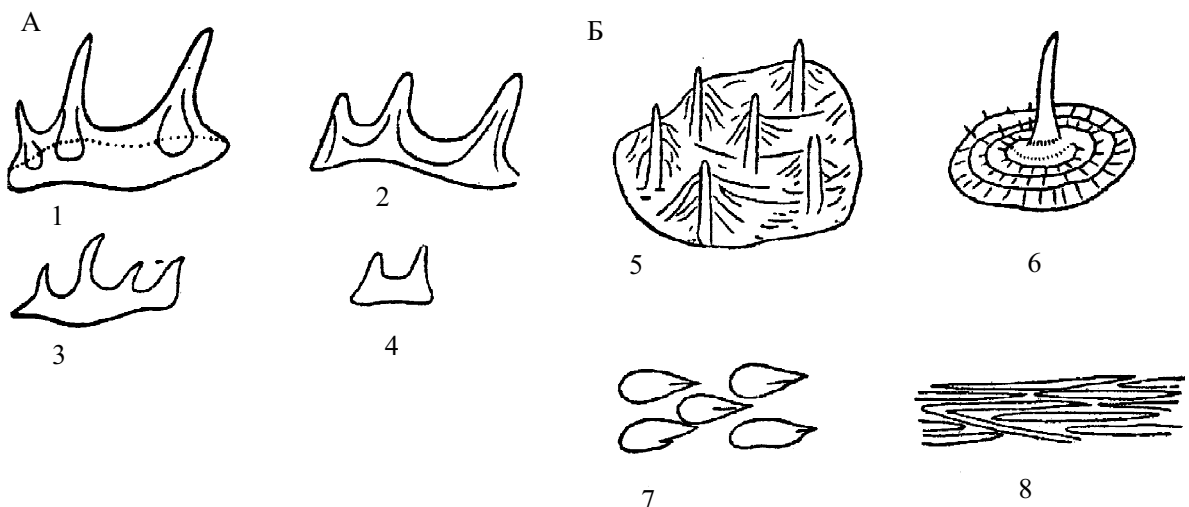
Модифицированные чешуи, наряду с другими признаками (всего 45 характеристик, в том числе количество прободенных чешуй в боковой линии, количество чешуй над и под боковой линией, вокруг хвостового стебля, число пористых чешуй на хвостовом плавнике), используются при выделении девяти подродов, группирующих 32 вида перцин *Percina* (Perciformes) (Page, 1974). У представителей *Percina* модифицированные чешуи тянутся вдоль середины брюшка от грудной области до анального отверстия, и у самцов образуют ряд увеличенных, ктеноидных (с крупными ктениями) чешуй – настоящее *ктеноидное поле*. Количество таких чешуй и степень их модификации различна у разных видов, но сходна в пределах выделяемых подродов. Морфология чешуй изменяется в онтогенезе особи и по сезонам (Page, 1976). Вероятно, эти чешуи служат для тактильной стимуляции самок во время спаривания.

У тихоокеанского *Istiophorus greyi* и атлантического парусников *Istiophorus americanus* (Perciformes) чешуи имеют различную форму и размеры, но несут тонкие длинные иглы (см. Овчинников, 1968) (рис. 22). У взрослых особей чешуя постепенно врастает в кожу. У парусников *Istiophorus*, марлин *Makaira*, копьеносцев *Tetrapturus* чешуи двух типов. Чешуи первого типа – тонкие, плоские, с округлым основанием и вытянутым краниальным концом, раздвоенным на несколько вершин. Они располагаются в эпидермисе. Их размеры незначительны. Обычно такие чешуи покрывают бока тела. Чешуи второго типа – длинные, сильно окостеневшие, ланцетовидные или нитевидные. Они покрывают голову, спинную и брюшную части тела. Такое строение и расположение чешуи,

видимо, служит адаптацией к быстрому плаванию, характерному для этих рыб.

Тонкое внутреннее строение эласмоидной чешуи также бывает нетипичным. Например, у альбакора *Thunnus alalunga* (Perciformes), помимо типичной эласмоидной чешуи, в передней части тела имеются своеобразно устроенные «нетипичные» чешуи (Meunier, Sire, 1981). Каждая чешуя состоит из двух костных пластинок с остеоцитами. Пластинки разделены большими полостями. Чешуи середины тела по строению занимают промежуточное положение между этими аберрантными чешуями и типичными эласмоидными чешуями.

На дорсальной стороне тела атлантического тюрбо *Scophthalmus maximus* (Pleuronectiformes) имеются модифицированные чешуи – бугорки (tubercles) (Zylberberg et al., 2003). Они представляют собой маленькие изолированные конические пластинки, располагающиеся довольно редко. Каждая пластинка состоит из трех слоев: наружного ограничивающего, лежащего ниже слоя и базальной пластинки, которая сходна с таковой эласмоидной чешуи других костистых рыб Teleostei. Однако рост и развитие базальной пластины бугорков отличается от таковых обычной эласмоидной чешуи. Бугорки приобретают коническую форму в результате постоянного утолщения центральной части базальной пластинки, в которой коллагеновый матрикс образует трехмерную сеть. Тесно упакованные толстые коллагеновые волокна формируют похожую на фанеру структуру, которая напоминает таковую фибриллярной пластины обычной эласмоидной чешуи, но пронизана многочисленными вертикальными щитами из тонких коллагеновых волокон. Бугорки происходят от тонких и плоских пластинок, расположенных в коже личинок и молодых рыб и сходных по структуре с обыч-



**Рис. 22.** Строение чешуи меч-рыбы *Xiphias gladius* (Xiphiidae, Perciformes) (А) и атлантического парусника *Istiophorus americanus* (Istiophoridae, Perciformes) (Б) (по: Овчинников, 1966). 1 – на спине; 2 – на боку; 3 – на брюхе; 4 – наружная часть чешуи; 5 – кожная игла; 6 – костная чешуя; 7 – чешуя первого типа; 8 – чешуя второго типа.

ной эласмоидной чешуей. Их развитие подтверждает гипотезу о редукции дермального скелета в эволюции костистых рыб.

У большинства видов макруросовых Macrouridae (Gadiformes) модифицированные ктеноидные чешуйки ребристые или вооружены многочисленными шипиками или, шипами (табл. 5). У северного *Macrourus berglax*, южноатлантического *M. holotrachys* и антарктического *M. wilsoni* макруросов шипы собраны в продольные гребни. По нашим данным, у южноатлантического макруруса шипы верхнего ряда некрупные (толщиной до 100 мкм в основании и 20 мкм на вершине), со слабо развитым основанием (эл. 57, Б, В), лежат разрозненно. Шипы срединного ряда более длинные, толстые, со сложно устроенным, широким (до 300 мкм), булавовидным основанием (эл. 57, А), располагаются плотно, образуя гребень. В нижней своей части шип резко сужается (имеет «ножку»), затем расширяется в округлую «булаву». Эти структуры образуют внутреннюю часть основания шипа, так как еще заключены в трехслойную капсулу, которая узким клиновидным концом направлена к переднему полю чешуи.

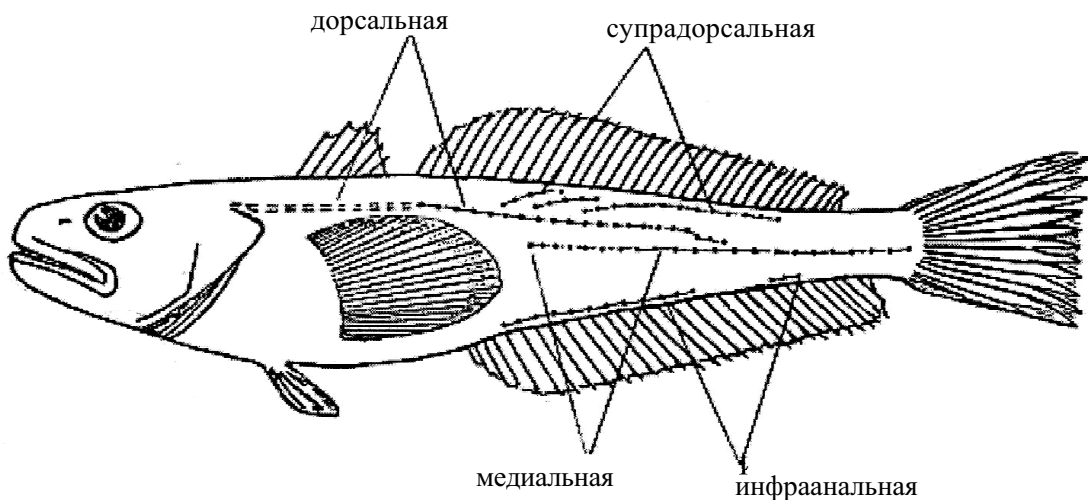
**Чешуи сейсмоденситивной системы.** Строение сейсмоденситивной системы (специфических механорецепторов, в том числе органов *боковой линии*) костистых рыб широко используется для решения задач таксономии и экологии (см. обзоры – Дислер, 1960; Смирнов, 1985; Stephens, 1985; Павлов, Касумян, 1987, 1994а–в, 2002). Чешуи боковой линии, как составной компонент этой системы, также имеют диагностическое значение, хотя во многих работах, посвященных строению сейсмоденситивной системы рыб, им не уделяется должного внимания. Строение трубчатых чешуй боковой линии имеет одну особенность, которая затрудняет объяснение их функций в качестве механорецепторов, служащих для определения скорости и направления водного потока: трубчатый канал находится на краниальном поле чешуи, которое прикрыто предыдущей (лежащей впереди) чешуей и, следовательно, непосредственно не контактирует с внешней средой. Заднее отверстие трубки, как правило, покрыто эпидермисом, т.е. также изолировано от внешней среды. Поэтому объяснить, как действует такой механизм, и имеется ли передача сигнала от эпидермальных чувствующих бугорков сейсмоденситивной системы к трубчатым органам боковой линии пока не представляется возможным.

Присутствие *боковой линии*, ее непрерывность или прерывистость, число чешуй в ней используются в таксономии рыб, поскольку число и размеры этих чешуй, а иногда и модифицированное строение специфичны для таксонов разного ранга. Вместе с тем замечено, что положение выхода протоков органов боковой линии, которое также учитывается в таксономии, неприменимо для карповых Cyprinidae (Cypriniformes), так как оно изменяется постепенно от краниального до каудального вдоль боковой линии тела. Считается, что модифицированные (прободенные, с костным каналом, трубчатые, tubled) чешуи боковой линии возникают в онтогенезе самостоятельно под будущей закладкой невромаста бо-

ковой линии (см., например, Webb, 1989a, b; Wonsetler, Webb, 1997). У большинства рыб сейсмочувствительная система самостоятельно (вне связи с чешуей) формируется на ранних этапах онтогенеза рыб (личинки, мальки), до появления чешуи (Дислер, 1960). Например, у иссык-кульской маринки *Schizothorax pseudaksaiensis issykkuli* (Cypriniformes) чешуя появляется вдоль боковой линии у молоди длиной 35–40 мм, у которых сейсмочувствительная система уже интенсивно функционирует (Дислер, 1960). Однако у мальков окуня *Perca fluviatilis* и обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (Perciformes) боковой канал формируется по мере образования чешуи (Смирнов, 1985), т.е. эти два процесса, взаимосвязаны. На чешуе боковой линии возникают чувствующие бугорки как дополнительные органы сейсмочувствительной системы. У мальков золотого карася *Carassius carassius* (Cypriniformes) на чешуях брюшной поверхности тела, сзади от брюшных плавников появляются дополнительные чувствующие бугорки. На каждой чешуе имеется по одному чувствующему бугорку, редко – по два. У взрослой особи иссык-кульского чебака *Leuciscus schmidti* (Cypriniformes) на каждой чешуе бокового ряда имеется по одной поре. На поверхности некоторых из этих чешуй выше или ниже отверстий бокового канала расположены дополнительные чувствующие бугорки.

Описания топографии сейсмочувствительной системы многочисленны. Мы приведем пример расположения органов боковой линии и строения прободенных трубчатых чешуй у гвоздаря Световидова *Gvozdarus svetovidovi* (Nototheniidae, Perciformes) (рис. 23; 24) (Шандиков, Краткий, 1990).

У американской красноперой щуки *Esox americanus* и щуки-маскинонга *E. niger* (Salmoniformes, Esociformes) на поверхности тела имеются поры двух типов

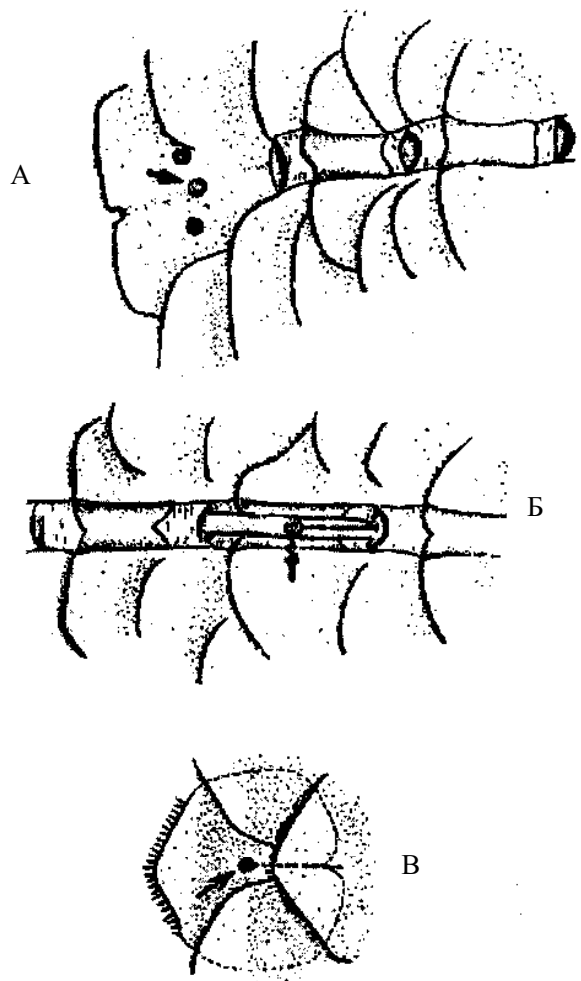


**Рис. 23.** Топография туловищной сейсмочувствительной системы гвоздаря Световидова *Gvozdarus svetovidovi* (Nototheniidae, Perciformes) (по: Шандиков, Краткий, 1990).

– чувствительные с *невромастами* (нервными клетками) и нечувствительные с эпидермальными «центрально-клетками» (Merriless, 1973, 1974; Merriless, Crossman, 1973). Эти поры морфологически очень сходны и связаны с модифицированными *сердцевидными* (cardioid) чешуями, а неврوماсты и *центральные клетки* отвечают за формирование соответственно пор и сердцевидных чешуй, что свидетельствует об участии эпидермиса в образовании дермальных структур. Центральные клетки непохожи ни на один тип клеток, описанных у рыб, и функция их непонятна.

У северной доросомы *Dorosoma cepedianum* (Clupeiformes) трубчатые чешуи боковой линии узкие, трубки открываются на латеральной поверхности краниального поля. Переднее отверстие костного канала первой чешуи боковой линии располагается как раз под 54 отверстием *супраклейтрума*. Заднее отверстие канала ориентировано по направлению к вентральному каналу второй чешуи боковой линии.

Анализ структур морфологии боковой линии туловища у 44 видов (Perciformes, Labroidei, Labridae, Scaridae, Odacidae) позволяет обсуждать эволюцию этих семейств и их таксономию (Webb, 1990). Строение боковой линии коррелирует с размерами чешуи этого органа, числом вертикальных рядов чешуй между передним и задним сегментами туловищной боковой линии, и числом горизонтальных рядов чешуй между последней чешуей переднего сегмента и первой чешуей заднего сегмента (Webb, 1990). Имеют значение такие детали строения боковой линии как число трубчатых чешуй, число пор канала и трубочек на одной чешуйке, направление и наклон этих трубочек в разных участках боковой линии. Для анализа измеряли высоту чешуи в самом широком месте (по дорсо-вентральной оси). Она составила примерно 0,5 мм. Вычисляли отношение между наибольшей высотой тела и



**Рис. 24.** Строение чешуй боковой линии гвоздаря Световидова *Gvozdarus svetovidovi* (Nototheniidae, Perciformes) (по: Шандиков, Краткий, 1990). А, Б – чешуя дорсальной боковой линии; А – граница между участком с сейсмочувствительным каналом и участком со свободными неврوماстами; Б – вскрытый сегмент канала; В – чешуя медиальной боковой линии.



высотой чешуи для определения специфичности этого показателя на уровне рода. Число модифицированных чешуй в боковой линии этих рыб изменяется у разных родов от 24 до 30 (иногда и больше у покрытых мелкой чешуей *Chelio*, *Coris*, многочешуйных губанов *Hologymnosus*, губанчиков *Labroides*, зубчатых губанов *Semicossyphus*, губанов *Labrus*, *Neolabrus*, таутог *Tautoga*, куннеров *Tautogolabrus*). У представителей этих родов два или три ряда вертикальных чешуй лежат между передним и задним сегментами боковой линии. Число трубчатых чешуй изменяется от шести до восьми у разных видов *Chelinus*, и две из них перекрываются в переднем сегменте боковой линии. Размеры модифицированных чешуй такие же, как чешуй других участков тела (4–6% толщины тела), за исключением относительно мелких чешуй *Coris* (2%) и крупных чешуй у некоторых рыб-попугаев *Scaridae* (до 10%). У всех изученных видов последняя чешуйка заднего сегмента боковой линии удлиненная, треугольная и тянется к *гипуральной пластинке*. Боковая линия с гладким контуром у мелких рыб с мелкими чешуями, а боковая линия с неровным контуром у крупных рыб с очень крупными чешуями. На каждой чешуе развивается только один невромаст.

У бриллиантовой цихлазомы *Cichlasoma cyanoguttatum* (Perciformes) каналы сейсмодатчика системы покрыты модифицированными чешуями, за исключением *супраорбитального*, *инфраорбитального* и кожных канальцев (Branson, 1961). Однако в отличие от чешуй боковых линий других видов (например, ушастых окуней *Centrarchidae*), костная трубочка одной чешуи не связана с таковой на другой чешуе и, таким образом, единый костный канал отсутствует. При окрашивании чешуи кармином выявляется, что мелкие каналы открываются на обоих концах (примерно на середине чешуи), и у этого вида боковые ответвления трубочек не развиты. Невромаст лежит посередине, между концами трубочки.

С помощью сканирующего электронного микроскопа получены объемные изображения и описаны трубчатые чешуи боковой линии у целого ряда видов, представляющих отряды: Perciformes (черноперая тилапия *Tilapia melanotheron*, *T. aurea*, *T. melanopleura*; из песчаных окуней – *Diplectrum formosum*; из ронок – *Haemulon plumieri*; из обисп – *Equetus acuminatus*; белый кифоз *Kyphosus sectatrix*; из леопольдит – *Pomacentrus leucostictus*; обыкновенный (белый) робало *Centropomus undecimalis*); Beryciformes (жак-кандиль *Myripristis jacobus*); Mucrophiformes (из длиннорылых ящероголовов – *Synodus foetens*); Elopiformes (атлантический тарпон *Megalops atlanticus*) (DeLamater, Courtenay, 1973). Особенности строения этих модифицированных чешуй могут быть использованы для решения таксономических задач (вместе с другими данными о строении чешуй), вопросов роста и развития чешуйного покрова и акустической и тактильной рецепции. Конфигурация перфораций чешуй боковой линии сильно варьирует у изученных видов от простой прямой до тангентально ориентированной (например, у *Centropomus undecimalis*) и четкой трубчатой структуры различной длины, с отверстиями на переднем и заднем концах трубки. Костная трубочка, лежащая на чешуе может иметь простую трубчатую форму, включенную в

тело чешуи, или представлять собой более сложную конструкцию, особенно в области переднего отверстия. Этот трубчатый канал может быть вытянут вдоль длинной оси чешуи (*Diplectrum formosus*) или отклоняется от этой оси к передней части чешуи (*Tilapia melanopleura*), или к каудальной части чешуи (*Haemulon plumieri*). У других видов также имеются особенности строения этих чешуй: расположение отверстий, ориентация стенок, присутствие дополнительных пор. Заднее отверстие трубки может находиться на самом краю каудального поля чешуи, впереди него или тянуться вдоль края чешуи или располагаться медиально, по центру чешуи. У *Myripristis jacobus* трубка имеет форму равнобедренного треугольника с широким передним отверстием (см. рис. 8, по: Lagler et al., 1962; рис. 1, А, по: DeLamater, Courtenay, 1973).

По нашим данным, у южноамериканской араваны костная трубка лежит на середине чешуи боковой линии. Она вытянута горизонтально от краниального к каудальному полю (оба поля четко различаются по характеру рельефа) (эл. 17;18). Трубка рельефно выступает над поверхностью краниального поля, а на каудальном поле она погружена в костный матрикс и просматривается с трудом. Диаметр трубки изменяется в разных ее отделах от 300 до 500 мкм. Ее длина равна 2,5 мм. Трубка имеет широкое (диаметром 200–210 мкм) овальное отверстие на переднем конце и округлое отверстие (20–25 мкм) на заднем конце. Стенки переднего отверстия рассечены радиальными каналами, которые разделяют краниальное поле чешуи на ромбовидные фрагменты. Стенка трубки имеет слоистую структуру. Перфораций на поверхности трубки не обнаружено.

У склеропагеса костная трубка по расположению и строению (эл. 18) вполне сходна с вышеописанной. Ее длина составляет 1,7 мм, диаметр – 150–200 мкм. Переднее отверстие удлиненное (650×200 мкм) и также рассечено радиальными лучами. Лучи пересекаются на передней стенке отверстия и делят его на три сектора, из которых задний в два раза больше передних. Верхняя стенка отверстия утолщенная. Заднее отверстие овальное (диаметром 200–300 мкм), выходит по середине отдельного бугорчатого фрагменты каудального поля

У обыкновенного ельца костная трубка чешуи боковой линии лежит поверхностно по середине чешуи боковой линии, выглядит как свернутый в трубку лист бумаги (эл. 45). По середине ее дорсальной поверхности проходит глубокий и узкий желобок шириной не более 25 мкм. Трубка имеет два отверстия. Переднее отверстие выглядит как удлиненное углубление, прикрытое сверху на 1/3 двумя лопастями дорсальной стороны трубки. Заднее отверстие округлое, диаметром 180–210 мкм, тонкостенное, лежит на радиальном луче, но не рассекается им на фрагменты. Перфорации на стенках трубки неразличимы.

У байкальского омуля костная трубка лежит по середине чешуи боковой линии, вытянута вдоль длинной оси чешуи, прерывает кольца склеритов (эл. 80). Она имеет гладкую поверхность, но вдоль ее срединной поверхности проходит довольно широкий (до 200 мкм) и глубокий желобок, ограниченный валиковид-

ными стенками. Трубка открывается на каудальном поле чешуи. Отверстие (размером 200×200 мкм) имеет треугольную форму; вершина треугольника направлена в сторону каудального поля. Краниальное отверстие щелевидное, различимо с трудом. Оно находится не на длинной оси трубки, а вынесено на границу краниального и дорсального полей, т.е. трубка изогнута вверх под тупым углом.

У пеляди (эл. 82) костная трубка имеет равномерную толщину. Трубка отчетливо выступает на краниальном поле чешуи, где заканчивается овальным отверстием. Далее трубка доходит до центра чешуи и становится незаметной. Заднее отверстие чешуи лежит выше оси трубки на расстоянии примерно 400 мкм от центра чешуи и располагается на границе дорсального и каудального полей. Это заднее отверстие вдвое уже переднего (соответственно 100 и 200 мкм) и не так широко открыто.

**Тонкое строение эласмоидной чешуи.** Форма, толщина и рельеф слоев чешуи определяются не только характером обмена веществ, но и механической нагрузкой при движении рыбы, а также возможностями свободного роста чешуи в разных направлениях.

Представление о том, что отдельная эласмоидная чешуйка состоит из тонких концентрически расположенных костных пластинок, лежащих одна на другой наподобие пирамиды и в онтогенезе подрастающих одна под другую не соответствует действительности, а предлагаемые схемы такого строения чешуи (см. например, Вагих, 1997) вводят в заблуждение. Процитируем следующее ошибочное заключение о строении чешуи: «*Эласмоидная чешуя состоит из тонких концентрически расположенных костных пластинок, лежащих друг на друге (в смысле, одна на другой – вставка наша) наподобие пирамиды; самая нижняя пластинка – наибольшая – является самой молодой, самая верхняя – наименьшая – самая старая*» (Бурдак, 1979). На самом деле, костная поверхностная пластинка чешуи представляет собой монолитное образование, в котором концентрические возвышения служат ограничителями участков *интерстициального* (в радиальном направлении, обрастание по краям) роста кости. Ближайший к центру чешуи участок пластины – самый «старый» и утолщенный, а периферический участок – самый «молодой» и тонкий. Вероятно, при небольших увеличениях (под лупой, в световом микроскопе) исследователи принимали за слои костной пластинки пластины фибриллярного слоя, которые действительно формируются одна под другой, разделены матриксом, и число этих пластин значительно.

Данные световой и электронной микроскопии не подтверждают также фантастическое представление о том, что костная пластинка состоит из параллельных тесно сомкнутых пластин, ориентированных под углом к длинной оси чешуи так, что их выросты, смыкаясь, образуют склериты. Последнее демонстрируется на примере байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Salmoniformes) (Тягун, 2004). Вероятно, автор имела дело с артефактом, или автоматизированная система оценки объемного изображения рельефа чешуи,

полученного с помощью стереопар, искажает реальную конфигурацию поверхностных структур чешуи.

На костной пластинке все же имеются пальцеобразные швы (по типу «замка»). Они находятся лишь на самой поверхности пластины и идут вдоль периферической границы основания гребня-склерита и прирастающей к этому основанию следующей за ним плоской костной пластины, что различимо на *тангентальном* (касательном) срезе (см. рис. 4, по: Waterman, 1970). Каждый следующий продуцируемый матрикс пластины присоединяется к предыдущему в этой области посредством взаимных вращений (Waterman, 1970). Таким образом, пальцеобразные «швы» идут по задней (направленной к периферии чешуи) стороне основания гребней-склеритов и служат передней (направленной к центру чешуи) границей последующего участка пластины.

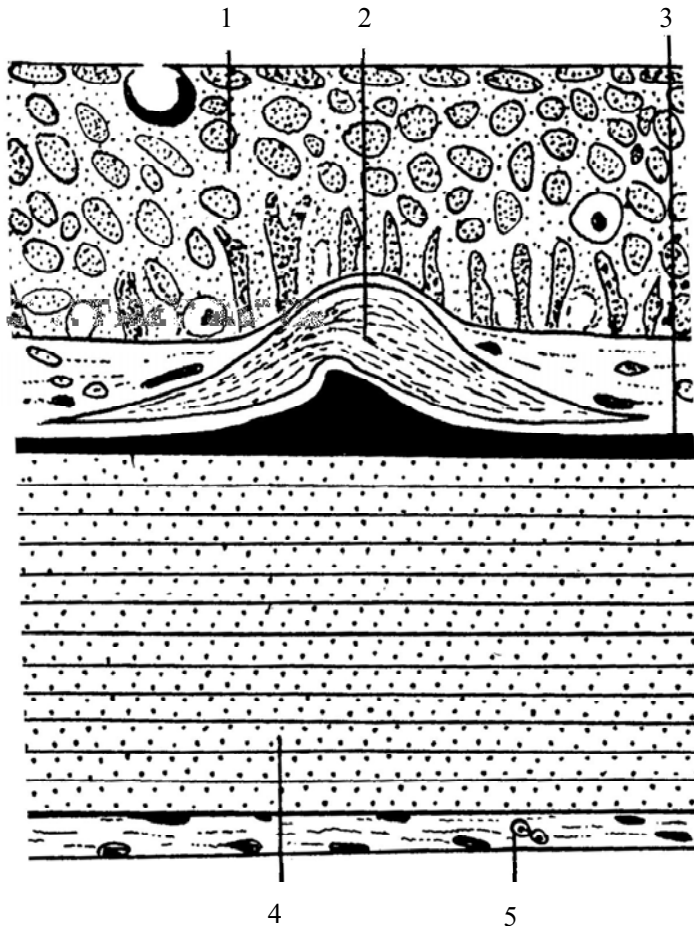
Сформированная таким образом чешуйка постепенно увеличивается в размерах путем кругового радиального удлинения и нарастания краев однородного наружного слоя и неравномерного утолщения фибриллярного слоя. Чешуя взрослых рыб имеет форму усеченной и уплощенной пирамиды, в которой наиболее утолщена центральная часть. Вместе с тем, если посмотреть на чешую с внутренней стороны, то ее центральная часть имеет сводчатую конфигурацию – кратерообразно вдавлена снизу вверх за счет неравномерного прироста и выгибания фибриллярной пластинки. Вероятно, такая конфигурация повышает гибкость чешуи (Лапин, 1965, 1971). Эта сводчатость особенно хорошо заметна у крупной чешуи, например, карпа *Cyprinus carpio* или леща *Abramis brama*, которую из-за выпуклости даже трудно сжать между предметными стеклами при изготовлении чешуйных препаратов (см. Главу 8). Действительно, наш опыт приклеивания чешуи на предметный столик для изучения в сканирующем электронном микроскопе показывает, что это сделать непросто из-за вогнутости внутренней стороны. Для хорошего приклеивания чешуи приходится выдерживать ее под грузом.

Итак, каждая чешуйка состоит из *поверхностного* (крышечного, гиалодентинового, osseous layer, hyalodentine layer) слоя и подлежащей *фибриллярной пластинки* (фибриллярный слой, fibrillary plate, basal plate) (рис. 25). Первый слой – костный, однородный и минерализованный, а вторая структура – прочная и гибкая, фибриллярная, частично минерализованная. Единого мнения о гетерохронии (временной разницы в закладке и развитии) обоих слоев не сложилось. Одни авторы считают, что фибриллярная пластина развивается первой (например, Neave, 1936b), другие – что оба слоя развиваются синхронно, с опережающим развитием костного слоя (Wallin, 1957). Цитоскелетная организация и ориентация коллагеновых волокон в этих слоях зависят от микроструктуры продуцирующих коллаген оргanelл склеробластов (Zylberberg et al., 1988). Кроме того, выделяют самый наружный *ограничивающий слой* (лимитирующий) гиперминерализованной ткани, лишенной коллагеновых волокон и лежащий на поверхности чешуи сразу же под базальной мембраной эпидермиса (Sire, Akimenko, 2004). Строение этого слоя силь-

но различается у разных видов. Вероятно, он служит для механической защиты чешуи и прикрепления эпидермиса.

Все эти слои сходны с дентиновой и скелетной тканью позвоночных животных (эмалью, дентином, прилегающими тканями, хрящом, костью). Ограничивающий слой – с *эмалевым* (или ганоиновым) слоями. Наружный слой (*гиалодентиновый*) – с дентином мантии или костью, образованной переплетением фибрилл. *Эласмодин* (изопедин) внутреннего фиброзного слоя напоминает *ортодентин* или пластинчатую кость (Sire, Akimenko, 2004).

**Поверхностный (гиалодентиновый) слой** образован параллельными извитыми пучками коллагеновых волокон, хаотично пересекающимися в разных направлениях. Например, у данио рерио *Danio* (= *Brachydanio*) *rerio* толщина поверхностного слоя равна 1,5–2,0 мкм, а толщина филаментов составляет 200–250 мкм (Waterman, 1970). В этом слое, кроме *ограничивающего* (лимитирующего) *слоя*, различают и *внутренний слой*, связанный с фибриллярной пластинкой (Schönböner



**Рис. 25.** Строение кожи золотой рыбки *Carassius auratus* (Cyprinidae, Cypriniformes) (по: Neave, 1940). 1 – эпидермис; 2 – фибриллярная подушка над склеритом; 3 – костный слой; 4 – фибриллярная пластина; 5 – дерма.

et al., 1979; Zylberberg, Meunier, 1981). Ограничивающий слой покрывает поверхность чешуи и состоит из кристаллов, разбросанных в органическом коллагеновом матриксе. В редких случаях ограничивающий слой бывает утерян. Процесс его образования проходит в самых поверхностных участках чешуи и не затрагивает ложбины между склеритами (Signer et al., 1951 – цит. по: Wallin, 1957). В этом случае склериты лишены поверхностных структур, они более гладкие и закругленные. Внутренний слой образован хаотически ориентированными извитыми коллагеновыми волокнами, лежащими в органическом матриксе.

Процесс минерализации (кальцифицирования, кальцинирования, обызвествления, calcification) чешуи изучен с применением специальных гистохимических методов (Wallin, 1957). Окраска по методу Столцнера (Stoeltzner – цит. по: Wallin, 1957) выявила три основные зоны поверхностного костного слоя чешуи, различающиеся по степени минерализации. 1) Костная поверхностная не минерализованная зона (osseoid zone). 2) Зона минерализации, в которой идет интенсивный процесс минерализации (окраска черная, темно-коричневая). 3) Полностью минерализованная зона (светло-коричневая окраска). Под поверхностным костным слоем лежит частично минерализованная фибриллярная пластина. В поверхностном слое обнаружены гликозамингликаны (*PAS-положительная реакция*) (табл. 10) и показана их связь с процессами минерализации. Интенсивная положительная PAS-реакция в зоне минерализации и полностью минерализованной части чешуи доказывает, что гликозамингликаны тесно связаны с процессом минерализации. Первая зона утратила метакромазию и PAS-отрицательна, состоит из фибрилл с небольшим количеством гликозамингликанов или вообще без них. Сильная метакромазия обнаружена в зоне интенсивной минерализации. Метакромазия (при окраске толуидиновым синим, вызывается присутствием  $SO_2$ -групп) служит типичным индикатором минерализации костного слоя и всегда присутствует в кости любого типа. Однако в чешуе рыб она выявлена лишь в поверхностном слое, а в фибриллярной пластинке отсутствует, что представляется явлением уникальным для костных структур животных. Исчезновение метакромазии на месте минерализации чешуи связано с тем, что ионы кальция в процессе минерализации связывают  $SO_2$ - и  $COOH$ -группы. Эта окраска также зависит от высокой концентрации  $PO_4$ -групп. После декальцинации, т.е. высвобождении этих групп, весь костный слой становится метакроматически окрашен. Кроме того, в остеообластах чешуи рыб отсутствуют гликоген и щелочная фосфатаза, обычные при формировании кости у других животных. Это позволяет отнести тип минерализации чешуи рыб к простейшему типу формирования костной ткани (Wallin, 1957).

Химическая дифференциация чешуи на костную и фибриллярную зоны представляет собой химические изменения, показателем которых служит метакромазия. Ортокромазия выявляет кислотные вещества. Она исчезает в процессе минерализации и не возвращается после его окончания. Это доказывает, что кислотные группы коллагена или матрикса, окружающего коллагеновые волок-

**Таблица. 10.** Гистохимическая реакция на гликозамингликаны и минерализация чешуи плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes) (по: Wallin, 1957)

Чешуя	Ортохрома- зия	Метахро- мазия	PAS-реакция	Реакция на костные соли
<b>1. Поверхностный костный слой обычной чешуи:</b>				
Неминерализованная зона (osseoid)	Отсутствует	Отсутствует		
Зона минерализации	То же	Интенсивная		
Полностью минерализованная зона	То же	Отсутствует	То же	Отсутствует или слабая
<b>2. Поверхностный костный слой регенерировавшей чешуи</b>				
Неминерализованная зона (osseoid)	Отсутствует	Умеренная	Слабая	Отсутствует
Зона минерализации	То же	Интенсивная	Умеренная	Интенсивная
Полностью минерализованная зона	Отсутствует или слабая	Отсутствует	То же	Умеренная
<b>3. Фибриллярная пластина обычной чешуи</b>				
Некальцинированный слой (ламелла)	Интенсивная	Отсутствует	Интенсивная	Отсутствует
Кальцинированный слой (ламелла)	Отсутствует	То же	То же	Умеренная
<b>4. Фибриллярная пластина регенерировавшей чешуи</b>				
Отсутствуют				

на, удаляются или нейтрализуются до внедрения минералов. Интересно, что области чешуи, располагающиеся под лучами, также лишены ортохромазии, т.е. под лучами фибриллярная пластина имеет отличную от основной ее части химическую структуру и не минерализуется. Большая часть фибриллярной пластины минерализована, и минеральные компоненты присутствуют в форме кристаллов, располагающихся вдоль коллагеновых волокон. В этой части пластины кислые гликозамингликаны, такие как в поверхностном слое, отсутствуют.

Процессы минерализации прямо влияют на формирование и морфологическую конфигурацию склеритов, а также их распределение на чешуе (образование «колец»).

Применение специальных гистохимических окрасок также показало, что более половины толщины фибриллярной пластинки минерализована (Wallin, 1957). Граница между минерализованной и неминерализованной частями пересекает каждый слой (lamella) фибриллярной пластины. Она имеет зернистую конфигурацию из-за расположенных здесь кристаллов (тельца Мандла). Кристаллы откладываются вдоль коллагеновых волокон и проникают в пространства, разделяющие слои фибриллярной пластинки. После воздействия хлорноватистой кислотой на слой фибриллярной пластины выделяется газ, что доказывает присутствие в тельцах Мандла карбоната кальция. Таким образом, фибриллярная пластина содержит неорганический компонент. Возраст отдельного слоя фибриллярной пластины не важен для процесса минерализации.

Экспериментальными методами доказана большая роль витаминов С и Д в регуляции процесса минерализации чешуи (Wallin, 1957).

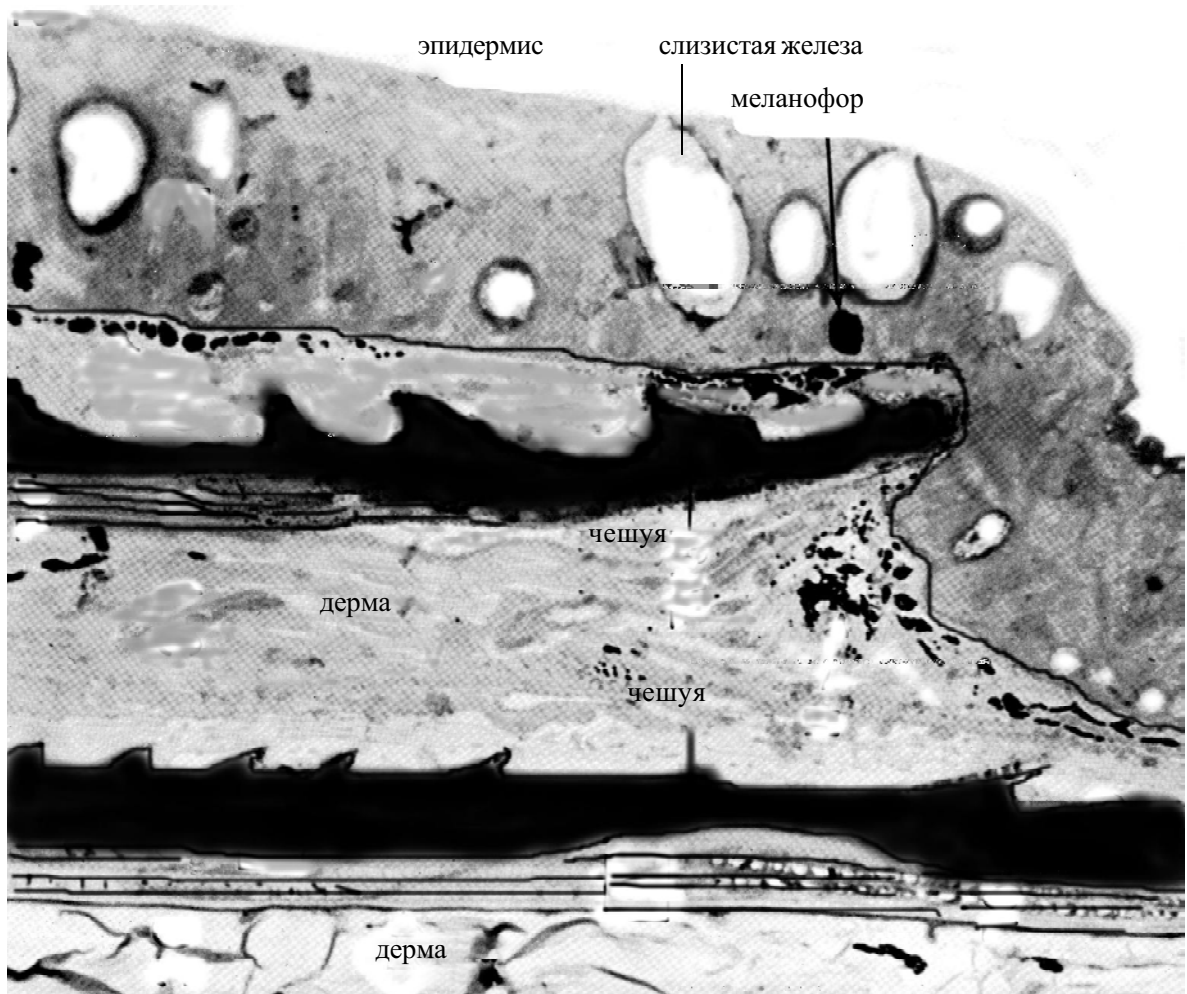
На первой стадии минералы откладываются в вещество матрикса, в котором их плотные гранулы становятся центрами сферической минерализации (Zylberberg, Nicolas, 1982). Степень минерализации неодинакова в разных участках поверхностного слоя, обычно она меньше на периферии чешуи. Процесс минерализации имеет видовые особенности (Meunier et al., 1974; Meunier, 1984). Например, у представителей довольно древней группы араванообразных (Osteoglossiformes): у нильского гетеротиса *Heterotis niloticus*, южноамериканской араваны *Osteoglossum bicirrhosum* и малайзийского склеропагеса *Scleropages formosus* минерализация фибриллярного слоя интенсивнее проходит по краю чешуи, а у гигантской арапаймы *Arapaima gigas* – она равномерная. У обыкновенного бычка-бобыря *Pomatoschistus microps* (Perciformes) на срезах параллельных поверхности чешуи в наружном слое обнаружили темные и светлые полосы шириной примерно 1 мкм, идущие параллельно наружному краю чешуи (Fouada, 1979). Количество этих полос зависит от ширины склеритов и расстояния между ними. Оно может достигать 20–30. Такая «полосатость» возникает за счет неравномерной минерализации чешуи. Темные полосы содержат вытянутые кристаллы гидроксиапатита, лежащие перпендикулярно фибриллярному слою, а светлые полосы не содержат кристаллов.

У северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elasson* (Pleuronectiformes) в поверхностном минерализованном слое коллагеновые волокна погружены в матрикс (вероятно, *ихтиленидин*), электронная плотность которого больше, чем таковая в дермальном слое. Они ориентированы в разных направлениях (Brown, Wellings, 1969). На границе между этим слоем и нижележащим обнаружены многочисленными игловидные кристаллы гидроксиапатита. Кластеры кристаллов располагаются на расстоянии 600 Å один от другого, и эта периодичность постоянна. Они вытянуты вдоль коллагеновых волокон, зани-



мая «пустоты» между молекулами *тропоколлагена* – предшественника коллагена. Изучение тонкой структуры фибриллярной пластинки неперекрывающейся чешуи на голове майского фундулюса *Fundulus majalis* (Cyprinodontiformes) также показало присутствие гидроксипатитовых кристаллов, включенных в аморфный матрикс (Cooke, 1967).

Как указывалось выше, обычно склериты наклонены к центру чешуи и в местах перекрывания чешуй они направлены в противоположные стороны у соседних чешуй (рис. 26): у верхней покрывающей чешуи – от каудального края чешуи в сторону центра, а у подлежащей чешуи – наоборот, от краниального поля в сторону центра. Вероятно, такое зубчатое направление склеритов (соединение по типу замка) способствует укреплению всей кожной системы и



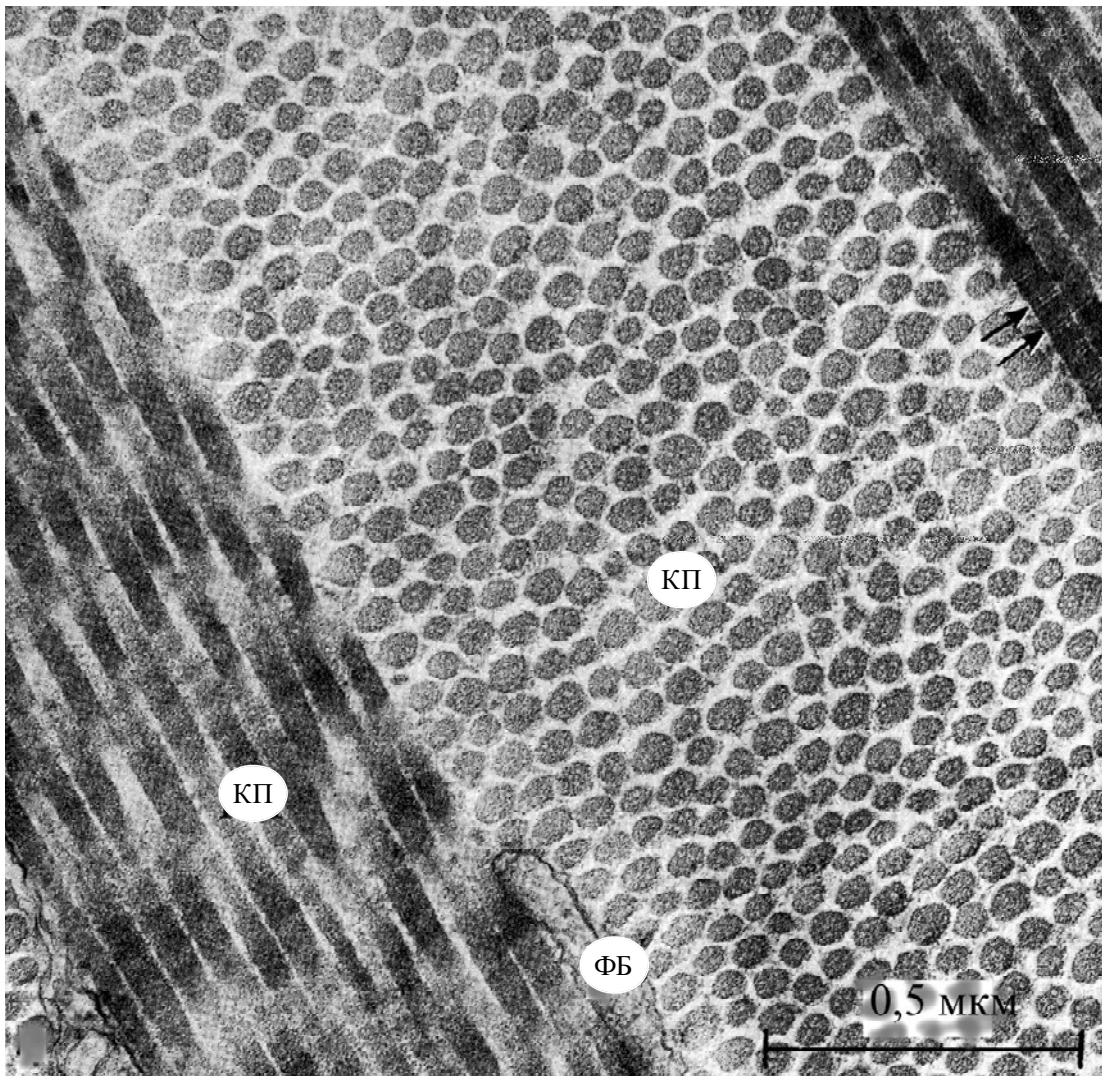
**Рис. 26.** Строение участка кожи с перекрывающейся чешуей у северной морской камбалы *Hippoglossoides elassodon* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) (прорисовка с микрофотографии, по: Brown, Wellings, 1969). Видно, что в участке кожи с перекрывающейся чешуей склериты у верхней и нижней чешуй направлены в противоположные стороны (но всегда к центру).

закреплению чешуи в коже. Однако имеются исключения. У хоплотилапии *Hoplotilapia retrodens*, а также восточноафриканских цихловых (двухцветного макроплеуро рода *Macroplocheilichthys bicolor*, лаброхромисов – *Labrochromis ishmaeli*, *L. ptistes*, *L. retrodens*, *L. teegelaari*) (Perciformes) гребни склеритов некоторых участков тела (например, на боках туловища) завернуты наружу, к краю чешуи, а не к центру (Lippitsch, 1990).

Прерывистые склериты возникают благодаря особенностям тканевых механизмов образования чешуи в онтогенезе, т.е. многочисленности взаимодействия слоев кожи, соединение клеток которых препятствует окостенению, разделяя склерит на валики.

**Фибриллярная пластина** чешуи состоит из прямоугольных пластин (lamellae), образованных пучками коллагеновых волокон, погруженных в электронно-плотное гомогенное вещество. Коллагеновые волокна частично пропитаны ихтилепидином. Кроме того, здесь имеются и *эластиновые волокна*. Причем, ориентация волокон альтернативна в соседних пластинах, что хорошо различимо в поляризационном микроскопе (Wallin, 1957). По краям чешуи волокна идут вдоль них. Например, у данио рерио *Danio* (= *Brachydanio*) *rerio* фибриллярная пластина содержит 10–15 пластин различной толщины; каждая пластина состоит из тесно упакованных коллагеновых волокон, окруженных плотным матриксом; толщина волокон наибольшая возле поверхностного минерализованного слоя; ориентация фибрилл пластины перпендикулярна таковой у соседней пластины (Waterman, 1970). Структура этого слоя напоминает строение и рисунок фанеры (plywood) (Brown, Wellings, 1969; Waterman, 1970; Zylberberg et al., 1988; см. Дгебуадзе, 2001) (рис. 27). Послойная ориентация извитых параллельных друг другу коллагеновых волокон меняется на перпендикулярную плоскости расположения волокон предыдущего слоя. Это происходит за счет поворота на 90° продуцирующих коллаген органелл (микротрубочек и микрофиламентов) *фибробластов*. Устойчивость чешуи к растяжению очень велика благодаря именно этой иерархически организованной структуре минерализованных коллагеновых волокон. Деминерализованные чешуи не обладают такой устойчивостью к растяжению, что подтверждает главенствующую роль взаимодействия между кристаллами апатитов и коллагеновыми волокнами, которое и определяет механические свойства чешуи. Тепловое воздействие на чешую удаляет ее органические компоненты и приводит к выделению неорганических остовов с типичной «фанерной» структурой. Она состоит из слоистых пористых пластин апатитовых кристаллов длиной 0,5–0,6 мкм и шириной 0,1–0,2 мкм.

В фибриллярной пластине коллагеновые волокна распределены по типу многослойной клееной фанеры. Их пространственная организация различается на уровне крупных таксонов (семейств, надсемейств, отрядов) (Meunier, 1988). Например, как было показано для пресноводных рыб-бабочек Pantodontidae (Osteoglossiformes) и Characoidea (на примере шести семейств) (Cypriniformes)



**Рис. 27.** Строение фибриллярного слоя чешуи северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) (по: Brown, Wellings, 1969). ФБ – фибробласт; КП – пучок коллагеновых волокон, стрелками обозначено равномерное расположение коллагеновых волокон с периодичностью 600 Å. Видна взаимно перпендикулярная ориентация коллагеновых волокон в соседних слоях.

характерна спиралевидная организация коллагеновых волокон с левым вращением, а для кудрепёрых Cirrhitidae (Perciformes), атериновых Atherinidae (Atheriniformes), тресковых Gadidae (Gadiformes), сельдевых Clupeidae (Clupeiformes) обычна перпендикулярная (ортогональная) ориентация коллагеновых волокон.

У северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* коллагеновые волокна собраны в пучки диаметром 300–1100 Å (Brown, Wellings, 1969). В каждой пластине фибриллярного слоя эти пучки тянутся параллельно на расстоянии 600 Å один от другого. В соседних слоях (верхнем и нижнем) ориентация пучков меняется на 90°. Коллаген чешуи отличается от коллагена дермы, так

как его волокна плотно упакованы, а матрикс между пучками более плотный. Пучки коллагеновых волокон постепенно утолщаются в направлении внутренних слоев чешуи, что доказывает рост пучков за счет присоединения все новых мономеров *протоколлагена* (Porter et al., 1949).

По мере роста чешуи фибриллярная пластина в основном утолщается, а также увеличивается в диаметре (который остается меньше диаметра поверхностного слоя) (Sire, Akimenko, 2004). Процессы минерализации в нем проходят неравномерно: наружная часть минерализована сильнее внутренней (Schönbörner et al., 1979). В последней встречаются отдельные центры минерализации (*частицы Мандла*) (Mandl's corpuscles, Mandlian bodies). Форма и структура этих частиц сильно варьируют в зависимости от расположения коллагеновых волокон внутреннего слоя чешуи у разных видов рыб (Schönbörner et al., 1981).

У голавля *Leuciscus cephalus* (Cypriniformes) изучение рефракции рентгеновских лучей при просвечивании фибриллярного слоя выявило пять таких слоев. Ориентация извитых коллагеновых волокон в каждом слое изменяется на  $36^\circ$ , что обеспечивает непрерывность пучка и симметричность рисунка «фанеры» (Bigi et al., 1982).

У серебряного карася *Carassius auratus* фибриллярная пластина состоит из горизонтальных пластин, которые, в свою очередь, содержат полосы из вертикально ориентированных коллагеновых волокон (фибрилл), заключенных в органическом матриксе (Onozato, Watabe, 1979). На продольных срезах видна (в электронном микроскопе) поперечная исчерченность фибрилл через интервалы в 62,5 нм. Различают фибриллы двух типов (Zylberberg, Nicolas, 1982). Большинство из них собрано в слои, формирующие фанерную структуру. Они толще волокон второго типа, так называемых ТС-волокон («ТС-fibers»), которые тянутся от базальной части пластины к поверхностному слою. Диаметр этих фибрилл равен 35–45 нм, а расстояние между ними – 8–15 нм. ТС-волокна участвуют в первой стадии накопления минералов в фибриллярной пластине, где проходит минерализация. Минеральная фаза всегда имеет место в матриксе между фибриллами в обоих слоях эласмоидной чешуи, что отличает ее от чешуй других низших позвоночных.

В отличие от поверхностного костного слоя, минерализация в фибриллярном слое носит *инотропный* (направленный) характер. Фибриллярные пластины частично кальцинированы: в них откладываются игольчатые и чешуйчатые кристаллы гидроксиапатита. Кальций концентрируется в остеообластах, фибробластах и матриксе. Минеральные компоненты присутствуют в форме кристаллов, лежащих вдоль фибрилл. Тесное взаимодействие обоих слоев прослеживается у края чешуи, где и фибриллярная пластинка и костный слой берут начало из одной и той же костной зоны.

У угревых Anguillidae нижние слои чешуи образованы группами концентрически расположенных почек. Каждая почка состоит из тесно сомкнутых волокон, пронизанных нитями, тянущимися от одной поверхности к другой (Oosten, 1957). У речного угря *Anguilla anguilla* наружный слой характеризуется прерывистой минерализацией.

Этот слой богат кислыми гликозамингликанами и не содержит коллагена (Zylberberg et al., 1984). Более глубокий слой имеет тонкие коллагеновые волокна, включенные в минерализованный матрикс и образующие сетчатый каркас. В глубоком фибриллярном слое минерализация идет вдоль толстых пучков коллагена, ориентированных по направлению от основания к поверхности.

У красного морского окуня *Pagrus major* (Perciformes) фибриллярная пластина также имеет вид фанеры, щиты которой направлены под прямым углом друг к другу. Толщина щитов равна 1–2 мкм и состоят они из тесно упакованных коллагеновых волокон диаметром 70–80 нм (Ikoma et al., 2003a). Минеральная часть чешуи представлена гидроксиапатитами, содержащими небольшое количество ионов натрия и магния, а также анионы углерода на фосфатных участках апатитовой решетки.

По нашим данным, фибриллярная пластина чешуи корюшки (эл. 9) на продольном срезе представляет собой ламеллярную (слоистую) структуру, причем верхняя и нижняя стороны этих слоев имеют неровную шероховатую, а не гладкую поверхность. Толщина слоев изменяется от 2,5 до 5 мкм. Ориентация коллагеновых волокон не просматривается. Она видна на препаратах внутренней поверхности чешуи (эл. 27, короткоголовый усач). Здесь хорошо различима слоистая структура фибриллярного слоя чешуи, а также коллагеновые перемычки между пучками коллагеновых волокон.

## ОСТЕОГЕНЕЗ, РОСТ И РАЗВИТИЕ ЧЕШУИ В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ

Развитие циклоидной и ктеноидной чешуи сходно на первых этапах онтогенеза. Кроме того, в онтогенезе рыб циклоидная и ктеноидная чешуя неоднократно переходят одна в другую. Например, барабули *Mullus* (Mullidae, Perciformes) в молодости покрыты циклоидной чешуей, а во взрослом состоянии – ктеноидной. В своем развитии ктеноидная чешуя проходит стадию циклоидной и отличается от последней развитием по каудальному краю рядов ктениев – игл, зубчиков или шипиков. Ктеноидный гребень может остаться мягким, и зубчики приобретают вид ресничек, или напротив зубчики превращаются в длинные и прочные шипы.

На примере кефали *Mugil saliens* и лобана *M. cephalus* (Mugilidae) показано, что в процессе онтогенеза имеется несколько стадий развития покровов рыб: бесчешуйная, первичная циклоидная, ктеноидная, вторичная циклоидная (Бурдак, 1979). Вторичная циклоидная чешуя возникает в результате дегенеративных изменений ктеноидной чешуи – разрушения шипов каудального края чешуи. Все эти изменения связывают с особенностями локомоции рыб в разные периоды онтогенеза.

Видимо, для некоторых рыб циклоидная и ктеноидная чешуя представляют собой две стадии развития одной и той же морфологической структуры (Суворов, 1948; Бурдак, 1979).

### **Топография закладки и развития чешуйного покрова на теле рыб.**

Чешуя на теле рыб формируется при переходе на мальковый этап развития. Закладка первых чешуй обычно наблюдается в хвостовой части тела вдоль боковой линии и у основания грудного плавника (Neave, 1936a, b; Nelsen, 1953; Balon, 1955, 1959; Oosten, 1957; Priegel, 1966; Tesch, 1968;).

У лабораторных особей данио рерио *Danio* (= *Brachydanio*) *rerio* (Cypriniformes) чешуи закладываются сравнительно поздно в онтогенезе, когда длина рыбок превышает 8 мм (Sire et al., 1997). Оказалось, что появление чешуи зависит и от возраста особи. Чешуи всегда появляются в каудальной части тела и постепенно развиваются в краниальной направлении.

У синца *Abramis ballerus* (Cypriniformes) процесс формирования чешуйного покрова начинается у личинки длиной 16,8 мм (Маврин, 1988). Тип формирования чешуйного покрова краниально-каудальный, он продолжается 42 сут. при температуре воды 16–22 °С. Вначале закладываются дермальные чешуйные сосочки и закладки чешуи, а затем происходит рост чешуи. Причем, вначале рост чешуи носит *аллометрический* характер (орган растёт иначе, чем остальное тело), а затем – *изометрический* (рост органа с такой же скоростью, как и всего тело), и на этом этапе показатели формы тела и чешуи изменяются синхронно.

У малька кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes) длиной 30 мм в коже хорошо видны сформировавшиеся однослойные фибриллярные пластинки чешуи овальной формы (Куликова, 1970).

У иссыккульской маринки *Schizothorax pseudaksaiensis issykkuli* (Cypriniformes) чешуя появляется вдоль боковой линии у молоди длиной 35–40 мм (Дислер, 1960).

На примере золотой рыбки *Carassius auratus* (Cypriniformes) показано, что форма и размеры чешуи зависят от положения на теле рыбы (Ikeda et al., 1973). Чешуя укрупняется и быстрее растёт в рядах, ближе расположенных к боковой линии. Удельная скорость роста чешуи не зависит от положения на теле рыбы и уменьшается с возрастом. Увеличение числа склеритов идет параллельно росту чешуи, а расстояние между склеритами увеличивается с возрастом особи, причем оно разнится на чешуе в разных участках тела.

Место закладки первых чешуй следует иметь в виду при выборе участков для сбора чешуи для исследований возраста и роста, особенно при обратных расчислениях размеров рыб (см. Главу 3).

**Тканевые механизмы формирования чешуи.** Строение и процесс формирования чешуи детально изучены у некоторых видов рыб на гистологичес-

ком, гистохимическом и электронно-микроскопическом уровне (например, Wallin, 1957; Brown, Wellings, 1969; Waterman, 1970; Onozato, Watabe, 1979; Olson, Watabe, 1980; Sire, Géraudie, 1983, 1984; Sire, 1985; Meunier, 1988; Zylberberg et al., 1988; Govoni et al., 2004; Sire, Akimenko, 2004), а также с использованием цитологических (Bigi et al., 1982; Вагих, 1997) и с применением цитогенетических методов (Sire, Akimenko, 2004).

Гистологическое изучение закладки и развития чешуи рыб предпринималось с целью использования его особенностей для классификации рыб (см. обзоры – Brown, Wellings, 1969; Waterman, 1970; Sire, Akimenko, 2004). Выявлены следующие особенности.

1) У всех изученных видов чешуи возникают сравнительно поздно в онтогенезе, после метаморфоза, когда молодые рыбы уже выглядят как миниатюрные взрослые. Это объясняют необходимостью определенной степени дифференциации дермальной стромы и клеток базального слоя эпидермиса. Клетки базального слоя эпидермиса участвуют в синтезе первичной дермальной стромы на начальных этапах формирования дермы.

2) Чешуи, сформировавшиеся первыми, служат «инициаторами» быстрого развития соседних чешуй, сгруппированных затем в правильные ряды. Впрочем, этот вывод о том, что первые закладки индуцируют дальнейшее упорядоченное развитие чешуи возле них, не был подтвержден для лососей *Salmo* (*Salmoniformes*) (Neave, 1936a).

3) Место возникновения первых чешуй изменяется у разных видов. Обычно, оно находится возле боковой линии, но может быть и на переднем участке тела и у основания грудного плавника.

Как правило, в онтогенезе рыб чешуя образуется за счет дермального сосочка (*papillae*), представляющего собой группу активно делящихся фибробластов (*склеробластов, остеобластов*), концентрирующихся под базальной мембраной эпидермиса. Последнее дало повод предполагать частичное участие эктодермы в формировании чешуи (Moss et al., 1964). У большинства видов эти закладки (*primary papillae*), как уже отмечалось, появляются впервые в области боковой линии (Neave, 1936a, b; Nelsen, 1953; Oosten, 1957). Именно поэтому считали, что пространственная организация чешуй связана с подлежащими *митотоматами*, которые также ориентированы под углом в  $45^\circ$  к боковой линии (Neave, 1936a, b; Wallin, 1957; см. Brown, Wellings, 1969). Сначала этот сосочек вытянут горизонтально, но постепенно он меняет ориентацию, располагаясь под углом к поверхности эпидермиса, а затем врастает в эпидермис. Позднее появляется целый ряд закладок (*secondary papillae*), дающий ряд чешуй. Каждая закладка сначала состоит из фибробластов, но вскоре ее центр заполняется жидкостью или желатиноподобным межклеточным веществом, в которое мигрируют клетки, формирующие центральную массу. Периферические клетки собираются в наружный фолликул, который лежит на краю будущего чешуйного кармана и дает начало остеобластам, продуцирующим костный край растущей чешуи.

Клеточная масса распространяется и образует два слоя, между которыми располагается сеть фиброзного материала. Эти остаобласты окружены костной тканью, пропитанной солями кальция. Они образуют поверхностный (костный, *гиалодентинный*, *hyalodentine*) слой.

Остеобласты представляют собой тонкие клетки обычно вытянутой формы, укорачивающиеся на краях чешуи, с базофильной цитоплазмой и ядром, содержащим одно или несколько ядрышек (Wallin, 1957). При остеогенезе ядро остеобласта, как правило, перемещается в наиболее удаленную от чешуи часть клетки. Иногда часть клетки без ядра прямо погружена в костный матрикс чешуи. Остеобласты содержат многочисленный гранулярный эндоплазматический ретикулум и похожи на фибробласты, за исключением того, что у них соединения клеток посредством десмосом встречаются очень часто (Farquhar, Palade, 1965). Классическая гистология утверждает, что остеобласты многократно возникают из дифференцирующихся *остеогенных* (стволовых, плюрипотентных, полипотентных, *stem*) клеток мезенхимы с большим набором потенциальных возможностей, а предшественники остеокластов поставляются с током крови (см. Хэм, Кормак, 1983). Предполагают также, что предшественники фибробластов происходят от клеток нервного гребня (см. Sire, Akimenko, 2004). Однако имеются и другие мнения. Например, автордиографическими методами (мечение клеток-предшественников остеобластов  $\text{H}^3$ -тимидином) установлено, что эти активно пролиферирующие клетки попадают в дермальный слой с током крови из *гемопоэтических* (кроветворных) органов (Вагих, 1997). Именно внесение клеток-предшественников остеобластов с током крови в дермальный слой определяет способность чешуи к быстрой регенерации.

Выделяют пять основных стадий развития закладок чешуи (Sire, Akimenko, 2004).

1) Ранний *морфогенез* – аккумуляция склеробластов в фолликул на границе между эпидермисом и дермой.

2) Поздний морфогенез – дифференциация популяции этих склеробластов под эпидермисом на группы клеток.

3) Ранняя *дифференциация* – появление двух слоев склеробластов и секреция первичного матрикса в пространство между ними.

4) Поздняя дифференциация – локализация склеробластов над (остеобласты) и под (фибробласты, *эластообласты*) первичным матриксом и начало производства костного поверхностного и фибриллярного слоев.

5) Погружение краниального края чешуи в дермальный слой, формирование кожного кармана, перекрывание чешуи, изменение наклона чешуи в коже, при котором лишь каудальный край чешуи контактирует с эпидермисом.

У лососей первые закладки представляют собой группы (*кластеры*) мезодермальных клеток, расположенные вдоль боковой линии, каждая закладка – снизу *невромаста* (Neave, 1936a). Затем закладка разрастается в дорсальном



и вентральном направлениях и содержит фибробласты (остеобласты). Скопления фибробластов располагаются между эпидермисом и дермой и постепенно разрастаются в направлении, перпендикулярном миотомам. Последующие закладки возникают упорядоченно и также начинают расти. Это способствует правильному расположению диагональных рядов чешуй. Возможно, процесс закладки и роста чешуи регулируется латеральной ветвью блуждающего нерва. Особенностью закладки чешуй у кумжи *Salmo trutta* служит возникновение самостоятельной закладки (независимого центра) на середине брюшной поверхности немного позади уровня *супратемпкраниального* канала (надвисочный сейсмодатчик канал головы).

У малька кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes) длиной 30 мм в коже хорошо видны сформировавшиеся однослойные фибриллярные пластинки чешуи овальной формы (Куликова, 1970). Их диаметр колеблется от 30 до 70 мкм. Верхний слой у закладок отсутствует. Он образуется позже (при длине малька в 35–36 мм) в процессе дифференцировки ткани фибриллярной пластинки. Диаметр чешуй увеличивается до 300 мкм. Гиалодентиновый слой неоднороден. Его наружная часть, прилегающая к эпидермису чешуйного кармана, прозрачная, блестящая и гомогенная. Она легко отделяется от нижележащего слоя и в расправленном виде пластинчатая. Лежащий ниже рыхлый слой содержит коллагеновые волокна. У взрослой кеты толщина гиалодентинового слоя прямо пропорциональна расстоянию между склеритами. В зонах интенсивного роста чешуи образуются широкие промежутки между высокими склеритами, а в зонах замедленного роста – низкие и сближенные склериты.

У лабораторных особей данио рерио *Danio* (= *Brachydanio*) *rerio* (Cypriniformes) чешуи закладываются поздно в онтогенезе, у рыб длиной более 8 мм (Sire et al., 1997). У разных особей сходного возраста из одной популяции появление чешуи связано именно с таким размером тела. Однако при сравнении рыб из разных популяций выявлено, что размеры рыбы и появление чешуи зависят и от возраста особи. Чешуи всегда появляются в каудальной части тела и постепенно развиваются в краниальном направлении. Они закладываются в дермальном слое, но вблизи эпидермально-дермальной границы. Базальные клетки эпидермиса первыми начинают дифференцироваться перед формированием чешуи, а затем в дермальном слое появляется закладка из дермальных клеток. Вероятно, именно дифференциация эпидермальных клеток индуцирует развитие дермальных закладок чешуй. На примере этого вида изучены молекулярные механизмы формирования чешуйного покрова в онтогенезе (Sire, Akimenko, 2004). Определена экспрессия определенного гена *sonic hedgehog* (*shh*) базальными клетками эпидермиса, дифференцирующегося в онтогенезе раньше чешуйного покрова и покрывающего закладки чешуи. Этот ген контролирует морфогенез чешуй (но уже после закладки чешуй) и их дифференциацию.

Рост чешуи осуществляется путем неравномерного подслаивания новых фибриллярных пластинок, коллагеновые пучки которых идут не параллельно, а под углом друг к другу на соседних пластинах. Выделяет две фазы в росте чешуи.

1) Первая характеризуется интенсивным утолщением края чешуи в начале роста, когда образуются сближенные склериты.

2) В течение второй фазы интенсивно увеличивается поверхность чешуи с образованием разреженных склеритов.

Матрикс костного слоя формируется раньше фибриллярной пластинки. У плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes) формирование первого слоя (lamella) фибриллярной пластинки соответствует образованию первых двух склеритов и идет таким образом, что на каждые два склерита приходится один слой фибриллярной пластинки (Wallin, 1957). (В таком случае, число слоев фибриллярной пластинки должно быть равно числу склеритов, поделенному на 2, что требует проверки.) Такая последовательность отсутствует в области лучей, где узкий вырост слоя фибриллярной пластины продолжает расти и после того, как его основная часть оформилась. Это объясняют механическими причинами (вектор механического давления на чешую направлен перпендикулярно периферии чешуи), так же как и ориентацию краевых фибрилл вдоль краев чешуи. По мере роста чешуи диаметр поверхностного слоя увеличивается, а толщина остается наибольшей в центральной части чешуи, уменьшаясь по направлению к краям чешуи (Wallin, 1957; Sire, Akimenko, 2004).

На примере брикона *Brycon melanopterus* (Cypriniformes) показано, что у молодых особей формирование очередного прироста (появление очередного склерита) происходит каждые два дня (Werder, 1984).

Имеются две основные гипотезы возникновения склеритов.

1) Первая гипотеза предполагает, что склериты возникают вследствие того, что в процессе роста кальцинированный край чешуи упирается в плотную дерму дна чешуйного кармана, и образовавшиеся при этом скопления клеток активизируются и продуцируют избыточное количество костного материала, который и образует склерит (Neave, 1936a, b; Wallin, 1957). О. Уаллин писал: «На формирование склерита оказывает влияние сопротивление тканей (дерма, остеообласты в неактивной стадии и др.) росту чешуи. Периодически, это сопротивление формирует на чешуе гребни, которые временно нивелируют давление. Затем через постоянный интервал времени, давление возникает вновь, что приводит к образованию следующего склерита, а минерализация приводит к росту склерита в высоту» (Wallin, 1957, перевод цитаты наш). Ширина наружного слоя собственно костной пластины как расстояние между соседними склеритами определяется процессами кальцинации, которые имеют четкую сезонную цикличность (Neave, 1936; Wallin, 1957). Собственно кожный чешуйный карман, как дериват наружного покрова, также растет в зависимости от физиологического состояния рыбы. Например, весной наружные покровы, в том числе и чешуйные карманы (как и вся рыба), интенсивно растут, а рост

чешуи отстает. В результате между стенкой кармана и краниальным краем чешуи появляется свободное пространство, которое и заполняется широкой костной пластиной, а ее первый склерит появляется позднее, когда чешуя начнет упираться в стенку кармана. Этот первый склерит обычно замкнутый и имеет округлую форму, так как повторяет форму чешуйного кармана. У некоторых рыб (например, сельдевых Clupeidae) этот процесс затрагивает не только костный поверхностный слой, но и нижний фибриллярный. Нормальные чешуи формируются только тогда, когда эпидермис и плотная дерма чешуйного кармана дает возможность распространению чешуи в краниальном направлении.

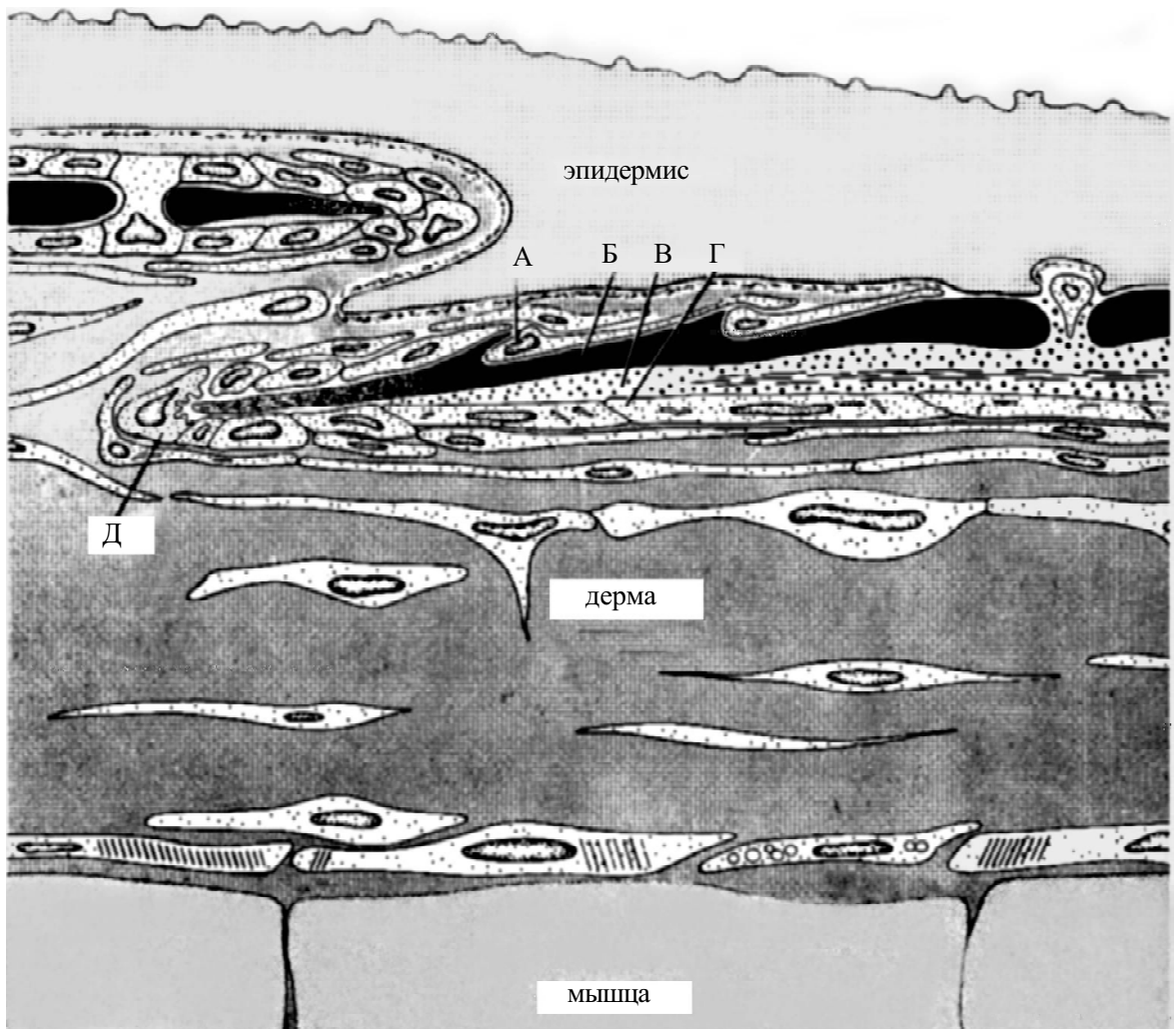
В пользу этой гипотезы говорят такие факты, как:

– присутствие четкой границы между свободной и прикрытой частями чешуи, на которых скорость роста склеритов и расстояние между ними различаются и максимальны на открытом участке чешуи, который не подвергается механическому давлению со стороны кожного кармана. На краниальном поле, упирающемся в кожный карман, прирост склеритов идет медленнее; они высокие и сближенные. Эта граница отсутствует на чешуях, которые не погружены в кожные карманы; склериты сходной высоты идут концентрическими кругами и располагаются на одинаковом расстоянии один от другого;

– процесс регенерации чешуи (см. ниже) начинается с образования костных пластин в центральной части чешуи, которые не имеют склеритов; далее, при соединении эти пластины перестают расти, а рост чешуи продолжается только по периферии и при проникновении в кожный карман образуется первый склерит; регенерация идет слабыми темпами после разрушения края чешуи, упирающегося в кожный карман.

Против этой гипотезы говорит факт, что часто при регенерации чешуи склериты возникают до того, как чешуя достигает размера нормальной чешуи и входит в чешуйный карман, и сам факт присутствия склеритов на открытой части чешуи.

2) Вторая гипотеза утверждает, что склериты возникают в результате действия тонких клеточных механизмов: при формировании верхнего минерализованного слоя чешуи в его выросты внедряются остеобласты, а периферические клетки препятствуют росту костного слоя в одном направлении, обеспечивая «встречное окостенение», которое и заворачивает и поднимает край пластины, преобразуя ее в склерит. Благодаря этим процессам край костного слоя поднимается и заворачивается в виде гребня (рис. 28) (Waterman, 1970). Показано, что у данио рерио *Danio* (= *Brachydanio*) *rerio* (Cypriniformes) в формировании чешуи принимают участие клетки (*остеобласты, фибробласты, эласмобласты*) прилегающих слоев эпителия. Они образуют особую клеточную популяцию, участвующую в формировании чешуи: верхнего эпителиального слоя – *эписквамы* (episquama), покрывающего поверхность чешуи и нижнего эпителиального слоя – *гипосквамы* (hyposquama), подстилающего чешую снизу (Waterman, 1970; Sire et al., 1997; Sire, Akimenko, 2004). Кроме того,



**Рис. 28.** Схема строения кожи малька (длиной 1,3 см) данио рерио *Danio* (= *Brachydanio*) *rerio* (Cyprinidae, Cypriniformes) (по: Waterman, 1970). А – клетка эписквармы (остеобласт); Б – верхний минерализованный слой; В – фибриллярная пластина; Г – клетка гипосквармы (фибробласт); Д – периферическая клетка (остеобласт).

выделяют *периферические клетки*, располагающиеся по боковым краям чешуи и служащие для соединения гипо- и эписквармы. Возникновение склеритов эластоидной чешуи обусловлено «*встречным окостенением*», когда радиально растущая костная ткань, образуемая эписквармой сталкивается с растущей ей навстречу костной тканью, образуемой периферическими клетками-остеобластами, и, столкнувшись, напирая друг на друга, оба участка выпячиваются вверх, образуя гребень-склерит. В местах соприкосновения клеток гипосквармы и эписквармы образуются неминерализованные радиальные лучи. В бороздках радиальных лучей эпидермис может непосредственно контактировать с фибриллярным слоем (см. рис. 15–17, по: Waterman, 1970).

Обе гипотезы имеют как сильные, так и слабые стороны. Например, если принять первую из них, то непонятны появление склеритов на латеральных и

каудальном полях, не внедряющихся в кожные карманы, и гетерохрония закладки чешуи и кожных карманов (чешуи формируются раньше карманов), а также присутствие склеритов в центре чешуи у некоторых видов (эл. 11, А, щука). Вместе с тем, она хорошо объясняет неравномерность роста склеритов краниального поля, которое, видимо, коррелирует с возрастным или сезонным увеличением кожного кармана, что и дает возможность пространственного роста чешуи в краниальном направлении. Если придерживаться только второй гипотезы, то остается неясным причина отсутствия склеритов в центральной зоне чешуи (у большинства рыб), а также механизм регуляции ее роста.

Мы склонны присоединиться к мнению, что образование определенной архитектоники чешуи является совокупным результатом взаимодействия, роста и развития обоих слоев чешуи (в том числе «встречного окостенения»), клеток дермы и эпидермиса чешуйного кармана (индуцирующих рост чешуи, способствующих ее минерализации) и самим чешуйным карманом как ограничивающей рост чешуи морфологической структуры (Oosten, 1957; Wallin, 1957; Дгебуадзе, 2001).

Многочисленные данные подтверждают это положение. Например, у изменчивого карпозубика *Cyprinodon variegatus* (Cyprinodontiformes) развитие чешуи начинается на 26–30 дни после вылупливания и за первые 4–6 ч краевые клетки дермы уплощаются и превращаются в *остеогенные клетки*, которые затем дифференцируются на остеобласты и фибробласты (Olson, Watabe, 1980). Эти клетки отделены от эпидермиса его базальной мембраной. Костная ткань образуется краевыми клетками и остеобластами, а фиброзная пластинка – фибробластами (*эласмобластами* – по: Sire, Akimenko, 2004). Поверхностный костный слой формируется за 20–24 ч. Гидроксиапатитовые кристаллы возникают в этом слое вне всякой связи с коллагеновыми волокнами. Нижняя фибриллярная пластинка развивается за 18–20 ч. Она также частично кальцинирована, но это происходит не ранее третьей недели после начала формирования чешуи. Кристаллы сначала располагаются между коллагеновыми волокнами, но затем, по мере роста кристаллов, происходит кальцинирование и волокон. В этом процессе кальцинирования фибриллярного слоя принимают участие и фибробласты.

У серебряного карася *Carassius auratus* (Cypriniformes) минерализация происходит не только по краям, но и по всей поверхности чешуи между сформированными костным и фибриллярным слоями. Минеральные вещества, вероятно, продуцируются покровами чешуйного кармана и достигают наружных слоев чешуи сквозь фибриллярную пластину. Благодаря этому процессу, костный слой растущей чешуи также утолщается, как и фибриллярная пластинка (Oosten, 1957). В осенне-зимнее время при замедлении или остановке роста рыбы, матрикс склеритов прекращает рост, но минерализация еще продолжается.

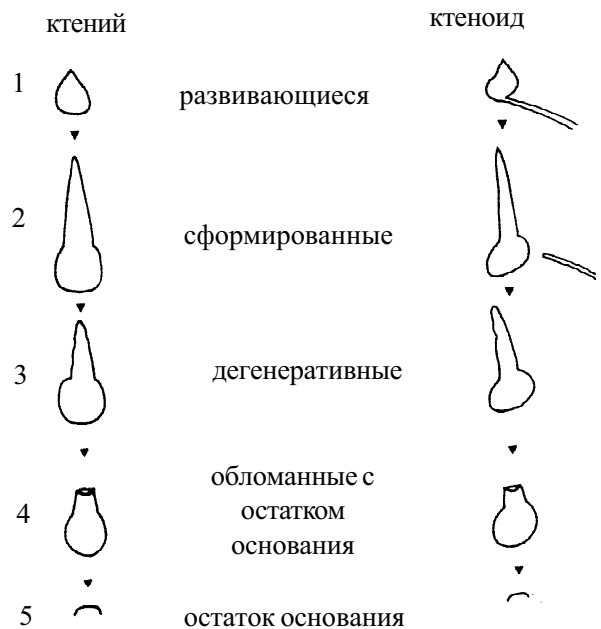
У светлопёрого судака *Sander vitreum* (Perciformes) наращивание ктеноидной чешуи зависит от размеров и возраста рыбы (Glenn, Mathias, 1985). Интен-

сивнее всего чешуя растет в июле – начале августа. Непрерывные склериты развиваются редко, в основном, они образуются на латеральных и центральных частях чешуи, и их форма зависит от формы чешуи, размеров тела и сезона. Ктении начинают образовываться на чешуях хвостового стебля после появления четырех-пяти склеритов, в возрасте шести недель.

**Особенности развития ктеноидной чешуи.** У плоскоголовых *Platycephalidae* (*Scorpaeniformes*) в формирование каудального поля чешуи как добавление нового ряда ктений, замещающих обломанные старые ктении, вовлечено не более 50% длины каудального края (Hughes, 1981). Таким образом, функция полностью сформировавшихся ктений не нарушается, а замена обломанных ктений новыми целыми ктениями представляет собой механизм сохранения и вторичного использования костного материала. Эволюция этой ктеноидной чешуи шла по пути уникальной специализации.

Развитие собственно ктеноидной чешуи с периферическими ктениями начинается с роста срединного ктения, затем добавляются еще два и так далее. Формула роста в этом случае –  $1 \rightarrow 3 \rightarrow 5 \rightarrow 7 \rightarrow \dots$ . Число ктений всегда нечетное. Иногда имеются обломанные ктении и ктеноиды (Roberts, 1993).

У представителей *Percomorpha* исследовано развитие ктеноидной чешуи, ктении которой видоизменяются на протяжении онтогенеза (собственно ктеноидная чешуя с видоизменяющимися ктениями), обламываясь и формируя костный рельеф каудального поля чешуи (Roberts, 1993). Новые ктении возникают в центрах окостенения на каудальном крае чешуи и растут каждый отдельно до полного развития (рис. 29). Они состоят из дистального шипа и проксимального дольчатого основания. Верхний шип постепенно превращается в обломанный стержень, а основание отделяется от соседствующих ктений. Наконец, остаток шипа и связанное с ним основание «расплавляются» вместе с прилежащими остатками и формируют мощную кальцинированную пластину. Сходно развиваются и более мелкие ктеноиды. Различие состоит в том, что ктеноиды обычно имеют асимметричную форму из-за их положения



**Рис. 29.** Развитие ктеноидной чешуи с видоизменяющимися ктениями в онтогенезе у представителей перкоидных *Percomorpha* (по: Roberts, 1993).

на латеральных сторонах чешуи. Кроме того, они могут расти из одного или более склеритов, и лишь позднее обособляются в самостоятельные структуры.

Рост каудального поля ктеноидной чешуи происходит путем добавления ряда ктений по каудальному и латеральным краям чешуи. Кроме того, по одному ктеноиду прирастает по краям каждого ряда ктений. На самой ранней стадии развития появляется единственный ктений на середине каудального поля. Этот ктений поднимается прямо от пластинки чешуи и лишь потом отделяется от нее. Затем развиваются два ктеноида с каждой стороны ктения. Позднее возникает следующий ряд с двумя боковыми ктеноидами и двумя срединными ктениями и так далее. Такое развития можно выразить формулой роста чешуи:  $1 \rightarrow ii \rightarrow i + 2 + i \rightarrow i + 3 + i \rightarrow i + 4 + i \rightarrow i + 5 + i \rightarrow \dots$ , где  $\rightarrow$  – процесс роста нового слоя, перемежающегося с предыдущим; цифра обозначает ктений, а  $i$  – ктеноид (Roberts, 1993). В случае, когда чешуя растет очень долго, в некоторых рядах может возникать дополнительный ктений (Hughes, 1981).

В процессе роста такой ктеноидной чешуи можно различать три зоны на каудальном поле, следующие одна за другой в краниальном направлении.

1) Краевую или наружную зону, состоящую из двух (иногда трех) перемежающихся рядов из разобщенных ктений и лежащих по краям их рядов одиночных ктеноидов.

2) Медиальную зону, состоящую из двух-трех рядов разобщенных обломанных ктений и лежащих по краям их рядов обломанных ктеноидов.

3) Базальную зону, состоящую из спаянных оснований обломанных ктений и ктеноидов, образующих толстую пластину.

Относительные размеры медиальной и базальной зон сильно

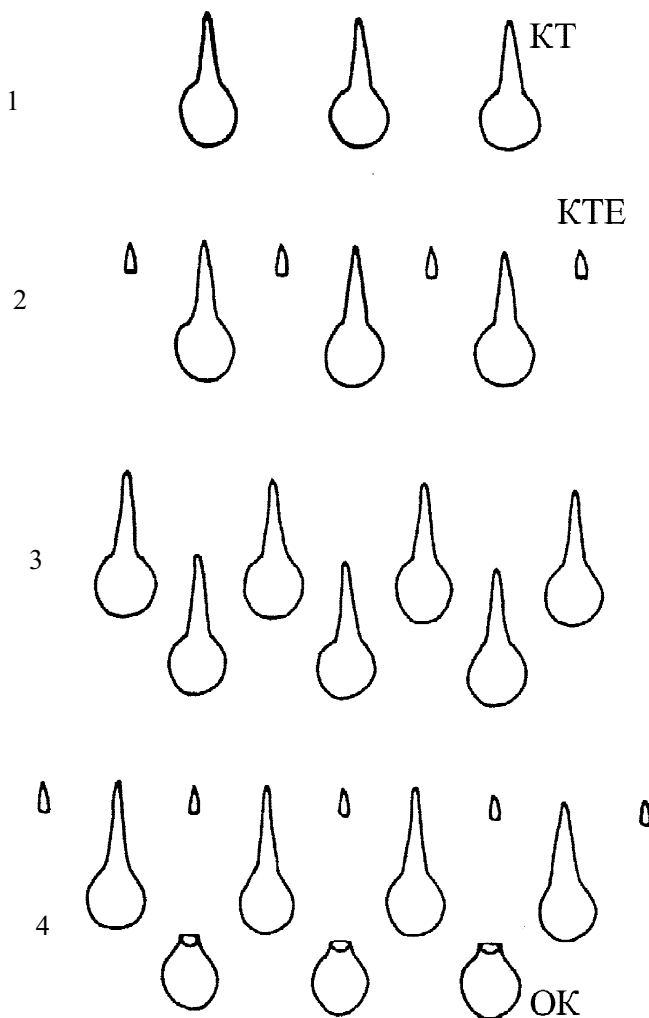


Рис. 30. Схема образования рядов видоизменяющихся ктений на чешуе в онтогенезе у представителей перкоморфа (по: Roberts, 1993). КТ – ктений; КТЕ – ктеноид; ОК – основание видоизмененного ктения.

варьируют у представителей разных таксонов. Неизменным остается уменьшение числа рядов оснований ктений. Лишь у псеттод *Psettodes* (Pleuronectiformes) ряды ктений располагаются радиально поперек каудального поля, а сами ктении не отделены четко от оснований и не отличаются от ктеноидов.

Процесс образования новых рядов ктений проходит в несколько стадий (рис. 30). Дегенерация ктений не начинается до формирования следующего ряда ктений. В таком случае, целые ктении образуют два перемежающихся ряда. Дегенерация ктений первого старого ряда сопровождается закладкой третьего ряда ктений. Эта типичная схема усложняется у псевдохромисовых *Pseudochromidae*, у которых появляются ктеноиды, и различимы как обломанные ктении, так и обломанные ктеноиды. Присутствие ктений и ктеноидов у филогенетически отдаленных таксонов *Percomorpha* дает пример морфологического параллелизма – процесс развития чешуи проходит сходно, но независимо в этих таксонах. Отсутствие ктений и ктеноидов в других таксонах костистых рыб, например у представителей надотрядов *Paracanthopterygii* и *Ostariophysii*, подтверждает это положение (Roberts, 1993).

**Регенерация чешуи.** Репаративная регенерация отличается тем, что образование новых структур взамен утерянных может проходить без присутствия остатков этих прежних структур. Эти адаптивные особенности чешуйного покрова возникли в процессе эволюции как приспособление к его частому повреждению. Считается, что потеря и регенерация чешуй не отражается на дальнейшем росте и выживании рыб (Татарко, 1972).

Анализ данных литературы позволяет выявить необходимость разграничения репаративной регенерации двух типов.

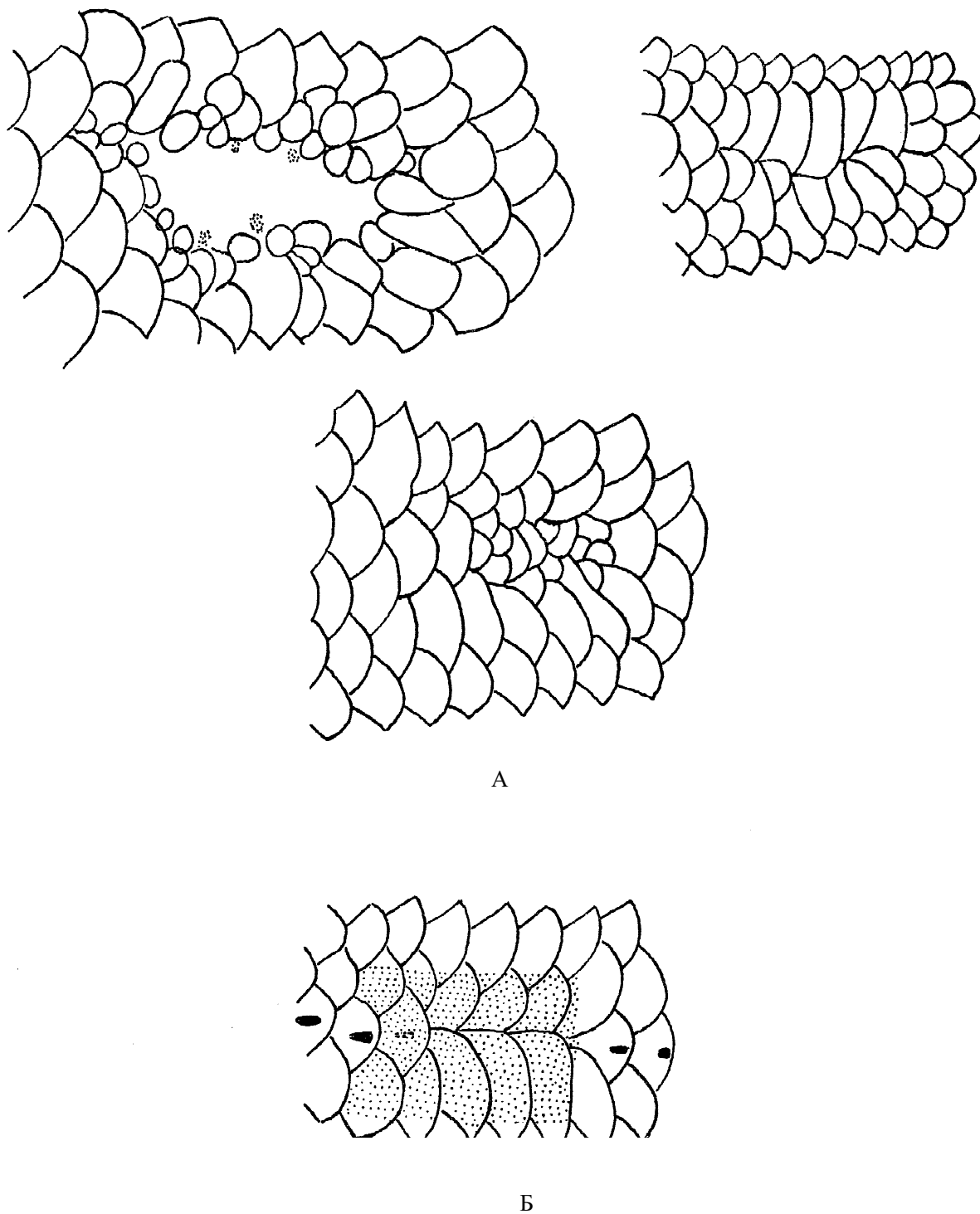
1) Закладка и рост новых чешуй взамен утерянных. Целесообразно называть такие новые чешуи *замещающими*.

2) Восстановление поврежденных участков чешуи без ее замены на новую чешую. Такие чешуи можно обозначить как *регенерирующие*.

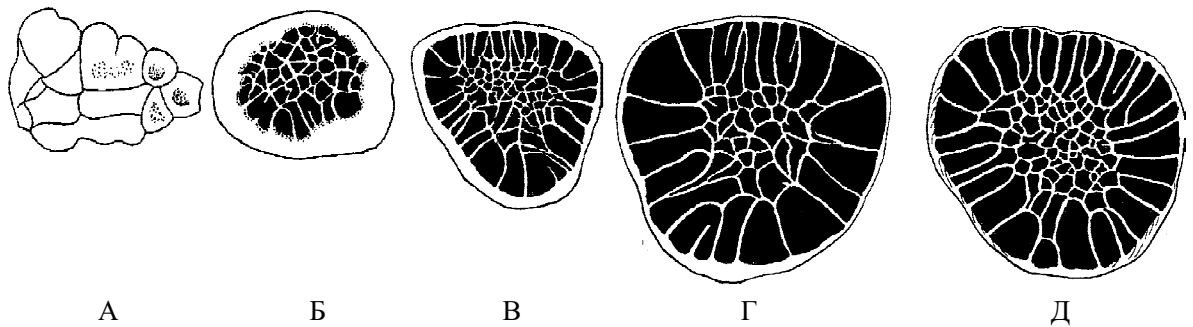
Если репаративная регенерация первого типа хорошо изучена вплоть до электронно-микроскопического уровня, то сведения о регенерации второго типа достаточно ограничены.

*Замещающие чешуи* (регенерировавшие, широкоядерные, с широким центром, regenerate scale, replacement scale, latinucleate scale) – чешуи, формирующиеся на месте утерянных. Центральная часть таких чешуй по размерам эквивалентна таковым утерянным, но не имеет склеритов и радиальных лучей. Эти чешуи отличаются необычным расположением центра, вариабельностью длины по отношению к размерам предыдущей утерянной чешуи, сглаживанием сложного рельефа поверхности чешуи, как на периферии этой же чешуйки, так и по сравнению с другими чешуями данной особи. Замещающие чешуи непригодны для определения возраста рыбы, обратных расчислений роста рыб и идентификации видов.





**Рис. 31.** Замещающие чешуи разных особей группы *Poecilia reticulata* (в оригинале – *Lebistes reticulatus*) (Poeciliidae, Cyprinodontiformes) (А) и золотой рыбки *Carassius auratus* (Cyprinidae, Cypriniformes) (Б) (с сокращениями, по: Neave, 1940).



**Рис. 32.** Процесс минерализации замещающей чешуи золотой рыбки *Carassius auratus* (Cyprinidae, Cypriniformes) при разных условиях содержания (по: Neave, 1940). А – 6 дн., при 20 °С; Б – 42 дн., при 8,5 °С; В – 21 дн., при 18 °С; Г – 7 дн., при 32 °С; Д – 10 дн., при 32 °С.

Центральная область замещающих чешуй зависит от размера утерянной чешуи, которую новая чешуя замещает (рис. 31). У видов обладающих толстой чешуей как, например, у пунтиусов *Puntius* и карасей *Carassius* (Cypriniformes), неправильные разрывы могут появляться в центре новой чешуи, формируя типичную полигональную сеть (Chu, 1935). Если старая чешуя сломана частично, оставшиеся части чешуи достраиваются, но в этом случае, виден контур разлома, и структуры новых частей чешуи не являются продолжением структур старой чешуи. Процесс регенерации протекает довольно быстро; в эксперименте он занимает всего 10 дней у золотой рыбки *Carassius auratus* и полностью завершается в течение одного месяца (Kobayasi, 1952). Иногда размеры замещающей чешуи больше таковых окружающих чешуек, что вероятно, связано с повреждениями кожного кармана (Татарко, 1972).

Замещающие чешуи могут быть *моноцентрическими*, в которых крупный центр отделен от склеритов. Отсутствие склеритов возле центра связано с полным использованием образующего кость материала для роста краев чешуи (Neave, 1940). У золотой рыбки замещающие чешуи обычно *полицентрические* – на костной пластинке имеется несколько центров, чьи ярко выраженные края обозначены такими же впадинами, как и у нормально развивающихся в онтогенезе чешуй. Число этих центров зависит от наличия свободного пространства на чешуйной пластинке.

Таким образом, для регенерации характерны три основных процесса.

- 1) Увеличение размеров чешуй по краям раны.
- 2) Регенерация чешуй в частично разрушенных кожных карманах по краям раны.
- 3) Развитие новых чешуй внутри раны.

Процессы минерализации замещающих чешуй зависят от условий обитания, в частности, от температуры воды (рис. 32) (Neave, 1940).

Регенерация чешуи иногда применяется для мечения рыб при аквариальных ихтиологических исследованиях. Например, у данию рерио *Danio* (= *Brachydanio*)

*erio* после искусственного повреждения покровов замещающие чешуи хорошо различимы и вполне могут служить метками для отдельных особей (Sire et al., 2000).

В чешуе взрослых рыб коллагена образуется мало, но при регенерации скорость его синтеза резко возрастает (Zylberberg et al., 1988; 1991). Регенерация сопровождается переориентацией органелл (микротрубочек, актиновых филаментов), склеробластов, продуцирующих коллагеновые фибриллы. Склеробласты гипосквамы (подстилающие фибриллярную пластинку) по своей организации напоминают *одонтобласты* (клетки, производящие зубную ткань) (Sire, 1985). Склеробласты замещающих чешуй служат удачной моделью для изучения:

- 1) развития, миграции и высвобождение предшественников коллагена;
- 2) синтеза других компонентов внеклеточного матрикса;
- 3) образования и лимитирующих его факторов для «фанерной» структуры фибриллярного слоя чешуи, особенно связей между цитоскелетом склеробластов и изменениями в ориентации коллагеновых волокон в пластинах фибриллярного слоя.

У сазана *Cyprinus carpio* замещающие чешуи отличаются измененным тонким краем и серебристым цветом (старая чешуя золотистая) (Чугунова, Каневская, 1963). Эти края образуют оторочку или оборочку вокруг пластинки чешуи. Такие чешуи имеют «мутную» середину с точечной или ячеистой структурой, а по краям – зону со склеритами. Замещающая чешуя достигает примерно 95% размеров нормальной чешуи через три месяца. Выделяют два периода регенерации:

- 1) интенсивный рост чешуи и зоны склеритов в течение первого месяца после повреждения;
- 2) второй и третий месяцы регенерации, когда эти процессы резко замедляются.

Доля замещающих чешуй у некоторых видов может быть очень большой. У 117 особей лосося Кларка *Oncorhynchus clarki clarki* (Salmoniformes) из 122 отловленных более 50% чешуи находились в состоянии регенерации, а у 48 из них (39%) – более 90% чешуи регенерировало. Это сделало невозможным определение возраста рыб (Moring et al., 1981).

Число замещающих чешуй достаточно велико у сельдей (Clupea, Clupeiformes) и составляет 8–38% от общего числа чешуек ряда (Замахаев, 1951). Центральная часть замещающей чешуи (площадь регенерации) отличается от центра нормальной чешуи и тем крупнее, чем крупнее была утерянная чешуйка. Больше всего чешуек сельди теряют на первом году жизни, приблизительно половину из всех утерянных в течение жизни.

У неполовозрелых особей обыкновенного бычка-бобыря *Pomatoschistus microps* (Perciformes) с наступлением нерестового периода до 20% чешуйного покрова представлено замещающими чешуями, а у половозрелых особей – до 60% (Fouda, 1979b). Эта связь потери чешуи с наступлением сезона размноже-

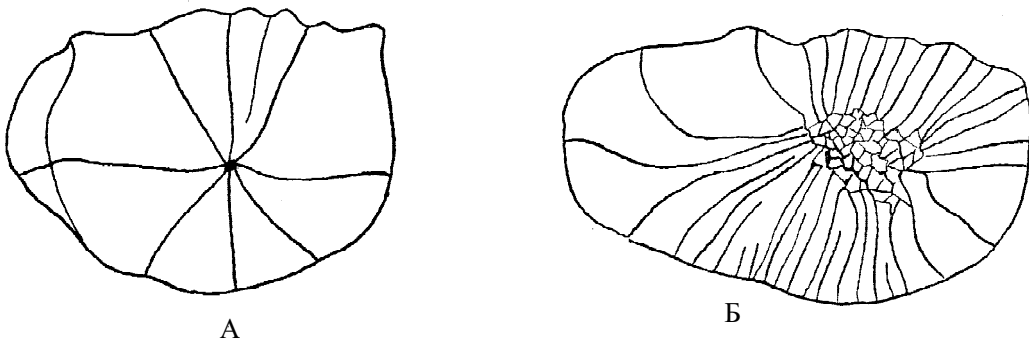
ния характерна и для близких видов – бычка-паганеля *Gobius paganellus* и большого морского бычка *G. cobitis*.

Предполагают, что причиной этого служит задержка роста, обусловленная половым созреванием, а также строительство гнезда и повышенная агрессия рыбок в этот период. Процесс регенерации чешуи проходит четыре стадии.

- 1) Возникновение нового центра в виде широкого диска без склеритов.
- 2) Образование широких склеритов и ктений.
- 3) Задержка роста замещающей чешуи по достижении ею размеров, сходных с размерами окружающих чешуи.
- 4) Начало нормального роста замещающей чешуи.

У хромиса-красавца *Hemichromis bimaculatus* (Perciformes) замещающая чешуя характеризуется наличием большого центрального участка, покрытого бородками и бугорками (Sire, 1982; Sire, Géraudie, 1984). Регенерация идет быстрыми темпами, и уже через месяц чешуя полностью восстанавливается. За эти дни фибриллярная пластина наращивает шесть толстых пластин, образующих характерную фанерную структуру. Число этих пластин в два-три раза меньше, чем у «нормальной» чешуи, но, за счет их большей толщины общая толщина замещающей чешуи становится сходной с толщиной нормальной чешуи за относительно короткий промежуток времени. Минерализация регенерирующей чешуи идет за счет интенсивного образования многочисленных центров минерализации (*телец Мандла*). Изначальный орнамент восстанавливается полностью, за исключением центрального района чешуи (Quilhac, Sire, 1998). Это объясняют длительным осмотическим шоком, которому подвергается центральный район чешуи, в то время как при ранении, ее краевые отделы частично защищены клетками, выстилающими кожный карман и их выделениями. Регенерация чешуи начинается в кожном кармане, где неповрежденный эпидермис контактирует с этими клетками, и процесс идет от краев чешуи к ее середине. Форма и размеры замещающей чешуи отражают этот процесс, который инициируется эпидермисом. На периферии раны, которая защищена от осмотического шока, регенерация заканчивается через несколько дней, но в центральном районе раны дерма должна быть восстановлена до начала регенерации, что занимает примерно 14 дней после потери чешуи. Восстановление дермы включает классические процессы – миграцию и пролиферацию фибробластов, с последующим откладыванием дополнительного клеточного матрикса (в основном коллагена). Поэтому, замещающие чешуи в центре раны отличаются от обычных чешуй.

У оливкового фундулюса *Fundulus olivaceus* (Cyprinodontiformes) удаление чешуи вызывает утолщение эпидермиса в чешуйном кармане за счет пролиферации клеток базального слоя эпидермиса (Frietsche, Bailey, 1980). Затем в эпидермисе формируются слизистые и покровные клетки. Новая чешуя имеет вид крупной костной пластинки. Она лежит в основании кожного кармана, располагаясь между поверхностным и глубоким слоями склеробластов. Затем эта пластинка интенсивно растет. На четвертые сутки в костной части чешуи



**Рис. 33.** Замещающие чешуи золотой рыбки *Carassius auratus* (Cyprinidae, Cypriniiformes) после обширного ранения кожи (по: Neave, 1940). А — разрастание в сторону раны края соседствующей с ней неповрежденной чешуи; Б — регенерировавшая чешуя из поврежденного кожного кармана на границе с раной, заметен ее рост в сторону раны.

начинаются процессы минерализации, а полное обызвествление чешуи заканчивается через две недели.

Экспериментальное изучение регенерации чешуи у обыкновенного фундулюса *Fundulus heteroclitus* (Cyprinodontiformes) ( $n=15$ ) показало, что новые чешуи возникают за три недели. Они более тонкие и мягкие. Некоторые из них имеют  $1/3$  размеров нормальной чешуи (Morrill, 1906). Еще через две недели замещающие (более широкие) чешуи достигают  $1/2 - 3/4$  размеров нормальной чешуи. Вероятно, замещающие чешуи быстрее растут в ширину, чем в длину. В этот период восстанавливается пигментация, причем замещающие чешуи пигментированы абсолютно так же, как были пигментированы удаленные нормальные чешуи этой области тела. Замещающие чешуи полностью формируются за 10 недель и отличаются от нормальных только не вполне правильной формой.

У плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniiformes) регенерирующие чешуи отличаются от обычных чешуй отсутствием центра (Wallin, 1957). Центральная часть чешуи занята более-менее округлыми изолированными пластинами костного слоя, которые разьединены ложбинами, напоминающими лучи. Эти пластины возникают одновременно и растут во всех направлениях до полного смыкания. После смыкания процесс роста продолжается только по краю конгломерата, где и появляется первый склерит. В центральной же части остается неупорядоченная сеть гребней, которые ниже склеритов и имеют закругленные края. Эти гребни включают группы клеток («центры активности»), формирующих костное вещество.

В эксперименте у плотвы чешуи начинали регенерировать на ране площадью  $4 \text{ см}^2$  при повышении температуры воды с  $8$  до  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  через двое суток после ранения (Wallin, 1957). Первые остеобласты дифференцируются из дермы чешуйного кармана, а не мигрируют из других частей кожи. Они отличаются пиронинофилией плазмы и постепенно приобретают форму, типичную для активных остеобластов. На первых этапах этот процесс вызывается какими-то сигналами, идущими от раневой поверхности тела, а позднее — от растущего регенера-

та. На 6–8 дни первая формация остеобластов окружает обе стороны будущей чешуи, где появляется внеклеточный матрикс чешуи. Причем, чешуя развивается не из единственного центра регенерации, а из большого числа регенератов. Каждая группа остеобластов участвует в регенерации. И именно их смыкание дает картину балочного строения регенерирующей чешуи.

Все же многие вопросы регенерации чешуи остаются нерешенными, например, какие факторы инициируют закладку и рост новой чешуи (Bereiter-Hahn, Zylberberg, 1993). Сравнение роста и регенерации чешуи в онтогенезе выявили различия этих двух процессов, причем объяснение этим различиям не найдено (Nardi, 1935 – цит. по: Neave, 1940; Neave, 1940). Можно выделить четыре таких различия.

1) Если принять мнение о том, что кожный карман не влияет на нормальное развитие чешуи в онтогенезе, так как формируется позже нее, то при регенерации форма и расположение кожных карманов, напротив, способствуют соответственно расположения замещающих чешуй таковому у нормальной чешуи. Чешуи регенерируют в связи со своими частично поврежденными карманами, и становятся крупнее обычных чешуй. Причем, наиболее сильно растет сторона, которая не ограничивается соседней чешуйкой и карманами (рис. 33, А).

2) Обычно развитие чешуи начинается у боковой линии и распространяется именно из этого участка тела. При регенерации, следующей за удалением чешуи из кожных карманов, развитие чешуи всегда идет от края раны и распространяется вовнутрь, независимо от того, включена ли в пораженную область боковая линия. Причем, закладка чешуи всегда возникает слева от раны, и эти чешуи становятся самыми крупными. В некоторых случаях определенные отметины на чешуях показывают этот прирост (рис. 33, Б). Замещающие чешуи могут расти прямо в ране.

3) В онтогенезе нормальная чешуя появляется после дифференциации дермы на компактный проксимальный и рыхлый дистальный отделы. При регенерации чешуя возникает даже тогда, когда дерма находится в любом другом состоянии.

4) При регенерации могут появляться дополнительные закладки чешуй. С другой стороны, развитие чешуи не происходит в некоторых областях тела, завершаясь образованием промежутка в чешуйном покрове.

Во время регенерации, популяция склеробластов поднимается в пустой дермальный карман, где формируется удлинённая почка (*anlage*), возможно, путем дифференциации дермальных фибробластов (Sire, Géraudie, 1983). Эта почка чешуи состоит из костного слоя, появляющегося в середине закладки и становится регенерационным мешочком. Окружающие его склеробласты участвуют в формировании чешуи, хотя позднее три популяции склеробластов выделяются относительно расположения вокруг закладки.

1) *Поверхностные склеробласты* уплощаются по мере окончательного утолщения костного слоя чешуи.

2) *Глубоко залегающие склеробласты* формируют фибриллярную (базальную) пластину.

3) *Краевые склеробласты* увеличивают диаметр костного слоя чешуи.

Во время регенерации склеробласты многочисленные и крупнее, чем во время формирования чешуи в онтогенезе рыбы. Кроме того, глубокие склеробласты образуют цилиндрический эпителий в том месте, где залегает базальная пластина. Этот процесс не характерен для обычного развития чешуи в онтогенезе. Более того, регенерирующая фибриллярная пластина демонстрирует прямоугольное перекрытие фибриллярных слоев («фанерную» структуру), чего никогда не наблюдается в эмбриональной чешуе.

По нашим данным, замещающие чешуи встречаются очень часто и, как нетипичные, не исследуются. Они, действительно, в первую очередь, отличаются крупным, лишенным склеритов центром (эл. 46, Г, чехонь; эл. 70, Б, речной окунь).

Регенерация отдельных поврежденных участков чешуи не привлекла такого внимания как процесс развития замещающих чешуй. Это объясняется тем, что частично поврежденные чешуи не представляют собой ценный материал для определения возраста рыбы и не исследуются. Имеется лишь несколько работ, в которых упоминаются такие чешуи. Например, приводится электронограмма (полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа) частично поврежденной и регенерирующей в местах повреждения чешуи четырех видов лабео *Labeo* (Cypriniformes) (см. рис. 5, по: Kaur, Dua, 2004). Во всех случаях на поврежденной поверхности образуются трабекулы-балки, гребни разной конфигурации. У *L. calbasu* балки мелкие, окруженные параллельными перегородками. У *L. rohita* балки имеют зигзагообразную конфигурацию, по периферии они идут параллельно. У *L. gonius* – хаотично расположенные петли и желобки. У *L. bata* – тесно упакованные зигзагообразные петли с длинными параллельными желобками. Сходную картину мы наблюдали у нескольких изученных видов (сравните рис. 5, по: Kaur, Dua, 2004, и эл. 29, эфиопский усач). В связи с этими данными, возникает вопрос о правомочности описания сетчатого рельефа как характеристики чешуи ряда видов костистых рыб, представленное Kabayasi (1952) на основании ее изучения в световом микроскопе (см. рис. 12, сравните с эл. 78, Б, морской окунь). Возможно, автор описывал не нормальные, а регенерирующие чешуи.

По нашим данным, частично поврежденная и регенерирующая чешуя встречается очень часто. Она отличается от нормальной чешуи своеобразным рельефом поврежденных участков: непрерывные склериты отсутствуют, и поверхность покрыта многочисленными короткими и слабо извитыми или ветвящимися «балками», между которыми находятся довольно глубокие впадины (см. например, эл. 13, А, Е, нильский гетеротис; эл. 81, чир) или имеет ячеистый рельеф, причем стенки *трабекул* (от лат. *trabs* – брус) неравномерно утолщены и извиты (эл. 35, А, Д, густера; эл. 68, А, Б, ёрш; эл. 29, эфиопский усач). Толщина трабекул костного вещества изменяется от  $10\text{--}15 \pm 0,5$  мкм у последних трех видов, но достигает  $30 \pm 5$  мкм у нильского гетеротиса.

Рельеф поверхности регенерирующей чешуи сильно напоминает строение губчатой костной ткани и, возможно, может прояснить вопрос об эволюции *губча-*

*той* (трабекулярной, *substantia spongiosa*) и *компактной* (плотной, кортикальной, *substantia compacta*) кости, а именно, какая из этих структур возникла первой в процессе эволюции позвоночных. Губчатая кость представляет собой массу костных перекладин-перегородок (трабекул), расположенных (правильно или беспорядочно) соответственно силам сжатия и растяжения. Она составляет структурную основу кости позвоночных. Каждая трабекула образована костными пластинками, ориентированными соответственно вектору действующих на кость нагрузок. Компактная костная ткань состоит из костных пластинок – *остеонов* (структурных единиц кости), плотным слоем покрывающих периферию кости – цилиндрических образований, состоящих из нескольких слоев костных пластинок цилиндрической формы, вставленных одна в другую. Известен механизм преобразования губчатой кости в плотную кость (см. описание по: Хэм, Кормак, 1983, с. 29). Анастомозирующие трабекулы губчатой сети покрыты остеогенными клетками, и все полости выстланы остеобластами. Остеобласты откладывают новые слои матрикса и трабекулы постепенно утолщаются, заполняя полости, преобразуя губчатую кость в плотную. При различных патологических процессах также происходит преобразование кости. Например, при *остеосклерозе* губчатая костная ткань превращается в компактную кость. Трабекулы могут возникать или рассасываться. Поскольку регенерация чешуи начинается по типу губчатой кости, можно предполагать, что именно этот тип кости возник первым в эволюции позвоночных животных. В случае регенеративных процессов эласмоидной чешуи рыб, компактная кость состоит не из замкнутых цилиндров-остеонов, вставленных один в другой, а из пластин – как бы из разомкнутых цилиндров.

Процесс минерализации в регенерирующей чешуе по гистохимическим показателям отличается от такового в нормальной чешуе (табл. 10) (Wallin, 1957). Костный поверхностный слой демонстрирует умеренную метакромазию прямо по периферии и слабую PAS-реакцию. Зона минерализации и неминерализованная зона часто значительно шире, чем у нормальной чешуи, что объясняется более быстрым ростом регенерирующей чешуи. Регенерирующие чешуи показывают слабую ортохроматическую и умеренную фосфатную реакции, что свидетельствует об отсутствии в них полной минерализации.

На процесс регенерации чешуи оказывает влияние эстроген, увеличивая активность остеобластов (Yoshikubo et al., 2005), а также витамин С (Wallin, 1957). Последнее экспериментально доказано для плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes) (Wallin, 1957). У рыб с авитаминозом остеобласты нормально дифференцировались, но процесс секреции ими матрикса чешуи проходил очень медленно, или вообще не начинался. Остеобласты не собирались в кластеры, а располагались разрозненно. В результате появлялась очень рыхлая структура, часто с включенными в нее остеобластами грибовидной формы, характерной для неактивных остеогенных клеток.



**Резорбция чешуи.** У костистых рыб в чешуе содержится значительное количество кальция, и в периоды высокой потребности организма в кальции, например при половом созревании или голодании, чешуи рассасываются, отдавая кальций в кровяное русло, таким образом чешуя служит резервом кальция в организме рыбы.

*Резорбция* (рассасывание, *resorption*, от лат. *resorbeo* – поглощать, впитывать) кости дополняет процесс *оссификации*, обеспечивая тканевой механизм перестройки кости. Резорбция обеспечивается активностью многоядерных (у млекопитающих) или обычно одноядерных (у рыб) остеокластов, которые являются фагоцитами для кости. Их ферменты растворяют органический матрикс, а кислоты – костные соли. Считается, что резорбция не клеточной костной чешуи и костей костистых рыб отличается от таковой в кости млекопитающих, так как одноядерные остеокласты костистых рыб редко создают в кости обширные лакуны, что типично для резорбции кости млекопитающих. У многих видов рыб остеокласты не найдены, а у других они имеются и даже, в противоположность общепринятому мнению, найдены многоядерные остеокласты (Persson et al., 1999). Тип резорбции кости костистых рыб называется *гладким* (*smooth resorption*): вещества измененной костной ткани всасываются в кровеносные сосуды; в кости образуются пустоты с гладкими стенками.

У микижи *Parasalmo mykiss* (Salmoniformes) обнаружены остеокласты двух типов (Persson et al., 1999). У этого вида резорбция чешуи обеспечивается двумя морфологически различающимися популяциями остеокластов или остеокластами, находящимися на различных стадиях дифференциации.

1) Тип 1 – симметричные компактные клетки, с несколькими выростами или без выростов;

2) Тип 2 – асимметричные клетки со складчатой наружной поверхностью и несколькими выростами.

У половозрелых рыб, у которых уровень резорбции чешуи особенно велик, преобладают остеокласты первого типа. У молодых рыб, у которых степень резорбции чешуи невелика, в основном присутствуют остеокласты второго типа. Как указывалось ранее, вопреки установившемуся мнению, что у рыб имеются только одноядерные остеокласты, у них встречаются остеокласты с двумя и несколькими ядрами.

Обычно с резорбцией связывают присутствие перфораций – «дыр» на поверхности чешуи. Надо отметить, что при изучении чешуи на макроскопическом уровне часто происходит путаница в определении типов реорганизации чешуи: идентификации замещающих, регенерирующих и резорбирующихся чешуй. Например, у кеты *Oncorhynchus keta* резорбция центра чешуи описана как «регенерация» (в смысле возникновения замещающих чешуй) чешуи, хотя из описания ясно, что речь идет о резорбции: «.....центр содержит многочисленные «дыры»...» (Rogers, 1999) (табл. 11). Причем, число таких чешуй у кеты Аляски заметно изменяется в разные годы.

**Таблица 11.** Количество чешуй в состоянии резорбции у кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes) на Аляске (по: Rogers, 1999)

Год	Число чешуй в состоянии резорбции, %% общего числа чешуй в пробе ( $n = 200-600$ )
1992	1,15
1993	1,53
1994	2,25
1995	1,78
1996	1,52
1997	1,75

По нашим данным, у европейской ряпушки на костной пластине между склеритами различимы многочисленные округлые перфорации диаметром 1–10 мкм (эл. 6, Д). Немногочисленные глубокие мелкие (не более 5 мкм) перфорации обнаружены в центральной части чешуи речного окуня (эл. 70, Б).

В эксперименте изучали резорбцию чешуи у плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes), вызванную нарушением минерального метаболизма вследствие авитаминоза, именно потери витамина Д (Wallin, 1973). Рыб держали на «рахитичной диете» с добавлением солей кальция и стронция, в то время как контрольную группу кормили печенью. После трех недель такого содержания у большинства рыб (в меньшей степени у молодых особей) начиналась резорбция чешуи. Она возникала на краях чешуи между антеро-латеральными углами на границе между свободной каудальной и прикрытой краниальной частями чешуи. Процесс резорбции распространялся в краниальном направлении, а наиболее интенсивным он был на каудальном свободном поле и на латеральных полях, но никогда не затрагивал область лучей. Во многих случаях резорбция поверхностного костного слоя распространяется по склеритам. На гистологических препаратах резорбция определяется по темноокрашенным почкам и темной каемке, идущей вдоль границы между минерализованной и неминерализованной частями чешуи. Фибриллярная пластина так же резорбирует, иногда даже раньше костного поверхностного слоя. Первый признак ее резорбции – потемнение тканей в областях будущей резорбции и увеличение здесь телец Мандла. Отмечено, что никогда только что регенерировавшие чешуи не подвергаются резорбции. Регенерация вообще может проходить одновременно с резорбцией окружающей чешуи. Через 10–14 дней после возврата рыб к нормальной диете темпы резорбции замедляются. Все же сравнение экспериментальных рыб с рыбами из природы показало, что доля резорбирующих чешуй у них сходна. В природе резорбция необязательно связана с нересотом, а, вероятно, более зависит от температуры водоема, которая влияет на скорость метаболизма и, возможно, от других факторов. У плотвы резорбция чешуи ярче проявляется в середине лета, в период голодания.

Процесс резорбции чешуи находится под гормональным контролем. Деятельность остеокластов регулируется *паратиреоидным гормоном*, который интенсифицирует процесс резорбции и *кальцитонином*, который замедляет процессы резорбции. В тканевых культурах чешуи пресноводной золотой рыбки *Carassius auratus* (Cypriniformes) и морских гирелл *Girella* spp. (Perciformes) показано, что *мелатонин* (гормон эпифиза) и *кальцитонин* (гормон придатков щитовидной железы) прямо воздействуют на разрушающие чешую остеокласты и формирующие ее остеобласты (Suzuki, Hattori, 2000, 2002). Эти гормоны подавляют активность этих клеток (судя по активности их тетрагидропиримидин-5-фосфатазы), что впервые показано у позвоночных животных, в то время как *эстрадиол-17-β* (половой гормон) – активизирует деятельность этих клеток у обоих полов. Комбинированное воздействие на формирующиеся в культуре тканей чешуи всех трех гормонов не дает видимого эффекта. У молодых особей активность остеокластов увеличивается под воздействием *эстрадиола-17-β* (Persson et al., 1979; 1999), хотя морфология остеокластов при этом не изменяется.

## Глава 2

# ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА СТРОЕНИЕ И РОСТ ЧЕШУИ

---

Как уже отмечалось, большинство исследователей рассматривают все видимые изменения в структуре чешуи как совокупный результат взаимодействия, роста и развития костных структур чешуи и продуцирующих их окружающих тканей (Neave, 1936a, b; Wallin, 1957; Yamado, 1964; Waterman, 1970). Таким образом, скульптура чешуи определяется как ростом всего организма рыбы в длину и высоту (ни один участок тела не должен быть свободен от покрытия чешуей), так и динамикой конкретных физиологических процессов – белкового роста и кальцинации костных структур.

Каждая отдельная чешуя всего лишь часть покрова рыбы и рост ее осуществляется вместе с этим покровом. Помимо очевидной межсезонной ритмики обменных процессов в организме рыбы, обусловленной изменениями температуры, освещенности и обилием пищи структура чешуи отражает воздействие и других как внутренних, так и внешних факторов. Видимо, объяснять образование годовых меток только интенсификацией (в период ускоренного роста) или угнетением (в период голодания и мобилизации кальция на созревание половых продуктов) кальциевого обмена, как это иногда делается (Garrod, Newell, 1958; Simkiss, 1974 и др.) не совсем верно.

Сколь сильно структура чешуи связана с покровами и образом жизни рыб было убедительно показано в серии работ Н.И. Чугуновой на примере карповых *Cyprinidae* (Чугунова, 1961; Чугунова и др., 1961; Чугунова, Каневская, 1963).

Некоторые особенности строения не только чешуи, но и чешуйного покрова в целом могут усложнять механизм взаимодействия факторов среды и структуры отдельных чешуй. В этой связи интересные результаты в опытах на золотой рыбке получили японские исследователи Ямадо и Аоки (Yamado, Aoki, 1967). Изучая изменение площади перекрывания чешуй в течение года, они установили, что от мая до августа скорость перекрывания чешуи увеличивается. Другими словами, скорость роста чешуи в течение летнего периода превосходит скорость роста тела.

Прежде чем попытаться составить приблизительную схему воздействия разных факторов на структуру чешуи, приведем описание основных элементов, которые могут быть связаны с определенными событиями в жизни рыбы. Для этого использована схема, приведенная в известной сводке Теша (Tesch, 1968), в которой описываются элементы, которые для чешуи рыб разных систематических групп образуются ежегодно и в связи с этим принимают за годовые кольца:

1. Чистая зона, лишенная склеритов (возможно, с резорбцией склеритов), встречается между зоной чешуи с «регулярно» образованными склеритами.

2. Участок прерывистых склеритов.

3. Пересечение («cutting over») склеритами друг друга или выклинивание. Обычно такого рода метки встречаются на дорсо-латеральной и вентро-латеральной частях чешуи, однако не исключены и в краниальном направлении (эл. 5 Г, 77, 79, 80).

4. У сельдевых, где склериты формируют две широкие арки через краниальное поле чешуи, годовая метка определяется по легким изгибам и волнистости в гребнях.

5. На некоторых чешуях, особенно ктеноидных, радиусы заканчиваются или изгибаются на годовой метке (Larzeneta, 1964).

В схему Теша внесены некоторые изменения, связанные с более поздними исследованиями. В частности, нами исключено описание годового кольца как «зоны тесно расположенных склеритов» или «зоны сближенных склеритов (ЗСС)» (Бугаев, 1995), следующей за зоной широко расположенных склеритов. В некоторых случаях граница между зонами сближенных и широко расставленных склеритов может быть идентифицирована как годовое кольцо, так как зоны близко расположенных склеритов действительно часто образуются на чешуе в периоды замедленного роста. Согласно современным представлениям о росте чешуи, частота образования склеритов связана не только со скоростью роста тела рыб, но и с другими процессами, в частности, со скоростью кальцинации. Кроме того, величины расстояний между склеритами (как и внутригодовые колебания темпа роста рыб) столь изменчивы, что как характеристику именно годового кольца на чешуе его лучше не использовать. По нашим наблюдениям за сезонным ростом чешуи леща *Abramis brama* (Cypriniformes) в водоемах разных широт, зону сближенных склеритов нельзя принимать в качестве критерия для годового кольца, так как она может присутствовать как до, так и после бессклеритной узкой полоски, окаймленной прерывистыми склеритами, которая разделяет приросты отдельных лет жизни и которую мы принимали за годовое кольцо. Аналогичные наблюдения имеются и по другим видам рыб (Bodola, 1966; Тряпицына, 1975).

Следует отметить, что в ряде публикаций в качестве ЗСС при ближайшем рассмотрении принимались участки чешуи с прерывающимися и пересекающимися друг друга склеритами (элементы 2 и 3 по приведенной выше классификации). В частности, это хорошо видно на рисунке 31 из монографии В.Ф. Бугаева по нерке *Oncorhynchus nerka* (Salmoniformes) (Бугаев, 1995). Интересно, что тот же автор ранее, рассматривая ЗСС того же вида из водоемов бассейна р. Камчатка, показал, что они могут образовываться несколько раз в год, что связано с миграцией рыб в «выростные водоемы» или с их сменой в течение сезона роста (Бугаев, 1986).

Однако оценки величины расстояний между склеритами и подсчет их числа в зонах могут быть полезны для выявления характеристик образа жизни рыб при анализе чешуи на «макро» уровне (см. Главу 3). Например, существенных

долговременных изменений скорости роста при смене мест обитания (речной и морской период жизни у мигрирующих рыб).

Анализ расстояний между склеритами по всей поверхности чешуи в целом ряде случаев позволил выявить периодичности, никак не связанные с годовой периодикой. Так, изучение чешуи новозеландского джакаса *Cheilodactylus macropterus* (Perciformes) показало наличие циклов в образовании зон равноудаленных склеритов с периодом меньше полугода (Васильков, 1977). Периодические изменения расстояний между склеритами в течение года были описаны для ряда сибирских рыб (омуля, щуки, плотвы) Е.А. Вагановым (1978). На судаке Рыбинского водохранилища получены результаты, демонстрирующие цикличность роста склеритов на чешуе с периодами 2 и 4–6 месяцев (Касьянов, Сметанин, 1980). В последнем случае наличие таких цикличностей в склеритных рядах авторы объясняют особенностями питания (судак Рыбинского водохранилища имеет два периода интенсивного питания (Иванова, 1965)) и сезонными перепадами температур.

Подтверждением того, что зоны «сближенных» склеритов лучше не принимать за элемент структуры чешуи, который следует считать годовым кольцом, могут быть и опыты Билтона и Робинса (Bilton, Robins, 1971) с молодью нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmoniformes). Полученных из икры мальков выращивали при разных режимах кормления и освещенности. У голодающих рыб не наблюдалось образования сближенных склеритов и каких-либо других отметок на чешуе. Отметки образовывались при интенсивном кормлении (*ad libitum*) и росте рыб.

Если придерживаться приведенных ранее соображений о росте чешуи и причинах образования склеритов (Wallin, 1957; Дгебуадзе, 2001), то развитие поверхностной скульптуры в течение года можно представить примерно таким образом.

Рост чешуи (а также ее кальцинация) обладает некоторой инерцией по отношению к росту тела. В результате этого чешуя постоянно как бы обгоняет в росте чешуйный карман, упирается в него и подлежащие ткани и в результате этого взаимодействия на поверхности чешуи образуются гребни-склериты. Кроме того, в результате летнего интенсивного роста площадь перекрывания чешуи увеличивается. После прекращения роста рыбы (осень–зима) матрикс склеритов прекращает расти, но кальцинация еще продолжается, тем более что осенью у многих рыб интенсифицируются процессы жиронакопления, которые, видимо, связаны положительной корреляцией с процессами кальциевого метаболизма (Касавина, Торбенко, 1972). Зимой существенных приростов чешуи нет (меняется площадь перекрывания чешуй), кальцинация также падает (Сенкевич, 1967).

Весной тело и соответственно чешуйный карман начинают интенсивно расти, в то время как чешуя несколько запаздывает. В результате образуется промежуток между чешуей и окружающими тканями, который быстро заполняется участком чешуи без склеритов или прерывистыми склеритами. Затем чешуя

упирается своим краем в стенки чешуйного кармана и образуется первый склерит, обозначающий начало нового роста. Он, как правило, замкнутый, так как отражает форму (часто несколько иную, чем та, которую имели склериты предыдущего года роста) чешуйного кармана. Зоны узких и широких склеритов образуются в периоды с разной ритмикой скоростей роста чешуйного кармана и чешуи, а также кальцинации ее костного слоя. Поскольку скульптура чешуи обусловлена характером хода сразу трех процессов, существенно колеблются не только величины расстояний между склеритами, но и время их образования

Изменения расстояний между склеритами, видимо, могут происходить как в начале сезона роста, так и в конце его.

Приведенная схема роста чешуи в основном касается рыб умеренной зоны северного полушария, большинства представителей лососевых *Salmonidae*, карповых *Cyprinidae*, щуковых *Esocidae* и окуневых *Percidae*. Однако есть все основания полагать, что чешуя рыб из тропиков растет в целом по такой же схеме, и элементы структуры, которые принимают за годовые кольца, образуются из-за резких изменений обмена, связанных с сезонными изменениями климата (чередование сухого и влажного периодов), часто обусловливающими флюктуации в обеспеченности пищей.

В общем, становится очевидным лишь одно: образование годового кольца на чешуе рыб происходит в то время, когда в организме осуществляются значительные перестройки в обмене веществ: резкие изменения скорости роста, жиракопления, кальцинации.

Очевиден и приспособительный смысл процессов, обеспечивающих рост чешуи. Большая инерция роста чешуи по сравнению ростом тела не допускает того, чтобы рыба хоть на малой поверхности лишилась столь важной части своего покрова, какой является чешуя.

Несколько труднее объяснить образование годового кольца на чешуе сельдевых рыб. Но, видимо, здесь имеют место примерно те же процессы ограничения роста чешуи чешуйным карманом, приводящие к поднятию не только костного слоя, но и фибриллярной пластинки. На возможность такого механизма указывал, в частности, Ю.Е. Лапин (1965, 1971). Некоторые другие авторы также считают, что образование годовых колец на чешуе сельдевых рыб вполне соответствует вышеизложенной гипотезе (Wallin, 1957; Анохина, 1973).

Следует отметить, что вопрос о времени (и соответственно причинах) образования годовых колец на чешуе рыб остается дискуссионным. Ранее считалось, что годовые кольца у рыб средней полосы образуются зимой и связаны с остановкой роста. Это утвердилось даже в терминологии: годовые кольца на чешуе именовали «зимними». Однако многочисленные исследования показали, что появление годовых колец связано с весенне-летним началом роста (Segerstrale, 1932; Neave, 1936a, b; Jones, 1953; Wallin, 1957; Константинова, 1958; Wojno, 1965; Лапин, 1965; Дгебуадзе, 1979 и др.). В ряде случаев (чаще у особей

старших возрастных групп) годовые кольца на чешуе образуются в конце лета и осенью (Решетников, 1966; Редкозубов, 1968).

Ранее некоторые авторы объясняли образование годовых колец физиологическими перестройками в организме рыбы, вызванными нерестом (Menon, 1953; Garrod, Newell, 1958; Липская, Овен, 1970; Sunada, 1974; Sakamoto, Suzuki, 1974). Характерно, что такие заключения были сделаны для рыб южных широт, где, как считалось, сезонные изменения факторов среды (в частности, температуры и обеспеченности пищей) не столь сильно выражены. Однако годовые кольца неоднократно отмечались и у рыб, не достигших половой зрелости, причем у видов из водоемов тропических вод: например, Вернон и ван Сомерен (Vernon, van Someren, 1950) наблюдали годовые кольца у вселенной в Кению неполовозрелой микижи, а Хопсон (Hopson, 1965) у неполовозрелого нильского окуня (*Lates niloticus*) из оз. Чад. Необходимо заметить, что нерест рыб фиксируется в качестве нерестовых отметок, которые обнаруживаются как самостоятельные элементы структуры чешуи (Замахаев, 1940; Чугунова, 1959; Чугунова и др., 1961; Vucovic, 1959 и др.).

Чешуя, в силу своей принадлежности к покровам, постоянному росту и тесной связи с обменными процессами отражает в своей структуре не только периоду годовых погодных и физиологических перемен. В результате в структуре чешуи можно обнаружить не только годовые кольца.

В Главе 1 упоминались нерестовые и мальковые метки, которые, как и другие не ежегодно образующиеся элементы чешуи, часто именуют добавочными (дополнительными) кольцами или метками (в англоязычной литературе – «фальшивые» кольца, «false» ring). Их образование, как и образование годовых элементов, связано с изменениями в метаболизме особи, но эти изменения нерегулярны, случайны и могут исказить результаты оценки возраста.

При исследованиях сиговых Сибири было обнаружено появление дополнительных колец на чешуе пеляди и чира, вселенных в водоемы к югу от их естественного ареала, что связано с прекращением питания рыб во время наибольшего летнего прогрева воды в июле (свыше 24 °С) (Золотавина, Мухачев, 1976). Резкие изменения в термическом режиме водоемов (особенно в период глобальных климатических флюктуаций) могут наблюдаться и в пределах естественного ареала того или иного вида.

В ходе наших исследований чешуи леща из Псковско-Чудского водоема (Средняя полоса) и Камышлыбашских озер (бассейн Аральского моря – Юг) оказалось, что вероятность встречи дополнительных колец в структуре чешуи от северных популяций к южным уменьшается. Реже всего дополнительные кольца отмечались на чешуе леща из Псковско-Чудского водоема.

Особенно важными в исследованиях дополнительных колец являются результаты экспериментальных исследований. Так, выращивание в течение года сеголетков тихоокеанской сардины *Sardinops caerulea* (Clupeiformes) показали, что уже через 3 месяца на чешуе подопытных рыб образовывалось четкое дополни-



тельное кольцо, соответствующее резкому повышению величин линейных и весовых приростов (Kimura, 1970). Следует отметить, что и в природных популяциях этого вида ранее наблюдалось образование на чешуе двух колец в год.

Два кольца в год чаще отмечались на чешуе тропических рыб. Например, Л.Н. Доманевский с соавторами (1970) сообщили об образовании двух колец в год у *Dentex macrophthalmus* и *Sardinella aurita*. Однако для других видов рыб южных широт результаты сезонных наблюдений за ростом демонстрировали образование одного кольца на чешуе и других регистрирующих структурах (Решетников, Кларо, 1976; Решетников, Гарсия, 1985).

## Глава 3

# ЧЕШУЯ КАК РЕГИСТРИРУЮЩАЯ СТРУКТУРА

---

### ПРИНЦИПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР

Под термином «регистрирующие структуры», предложенным М.В. Миной (1967), подразумеваются такие слоистые структуры, части которых, возникающие у животных в разное время, имеют разные морфологические характеристики, и однажды возникшие особенности строения новообразованных частей сохраняются затем в течение длительного периода времени.

Особенности строения регистрирующих структур (раковин двустворчатых моллюсков, чешуи, отолитов и костей рыб, периостальной кости, дентина и цемента млекопитающих) позволяют использовать их для выявления отдельных событий в жизни особи. В частности, годовая цикличность многих биологических показателей рыб, отражающаяся на регистрирующих структурах, позволяет использовать эти структуры для определения возраста.

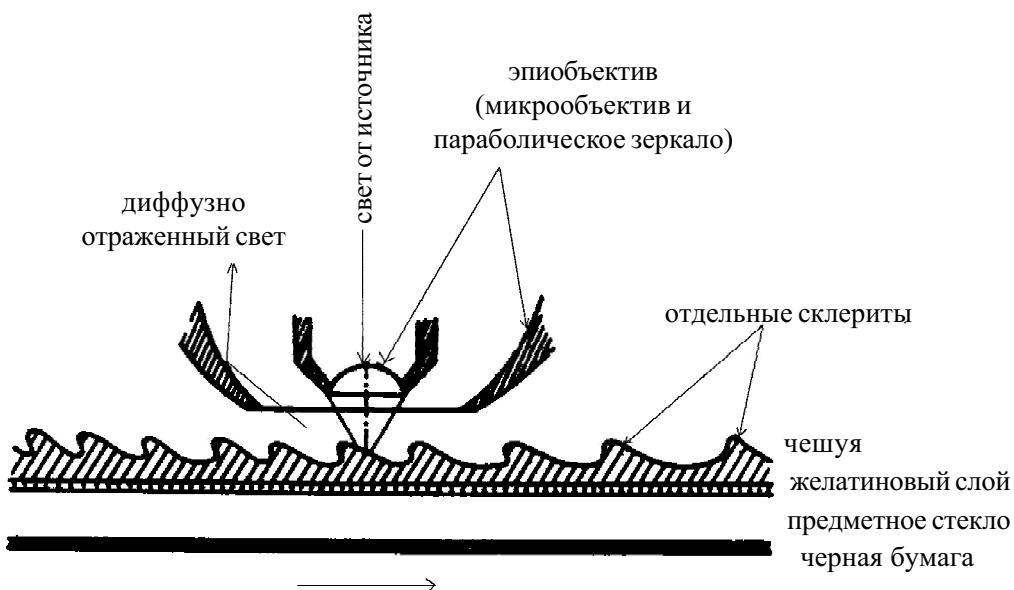
Для улучшения методик определения возраста и изучения роста, безусловно, необходимы исследования самих регистрирующих структур.

В настоящее время в литературе имеется целый ряд сводок по отдельным группам животных, которые освещают методики исследования регистрирующих структур (Мейснер, 1933; Oosten, 1957; Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Клевезаль, Клейненберг, 1967; Sergeant, 1967; Tesch, 1968; Брюзгин, 1969; Morris, 1972; Мина, 1973а, б; Skeletal growth ..., 1980; Клевезаль, 1988; 2007; Lai et al., 1996, и др.). Общие принципы исследования регистрирующих структур включают в себя схему процесса исследования каждой отдельной структуры и оценку ее параметров. Процесс исследования структуры складывается из следующих этапов: 1) выявление элементов, рассматриваемых как обозначение событий жизни животного; 2) описание элементов; 3) интерпретация отдельных обозначений и записи в целом (Мина, Клевезаль, 1970). Первый этап, видимо, не вызывает затруднений (в упоминавшихся выше руководствах имеются подробные описания способов выявления элементов регистрирующих структур).

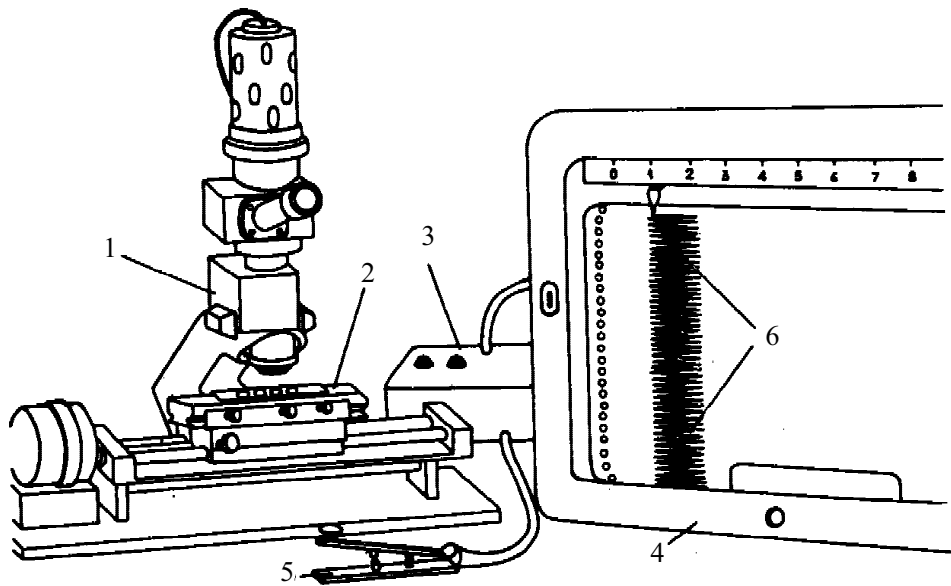
При описании элементов структур существуют два подхода: первый – словесное описание (здесь, безусловно, имеется известная доля субъективизма) и второй – так называемый «метод объективных оценок» (Winge, 1915; Коо, 1955, 1962; Мина, 1965; Utrecht, Schenkan, 1972; Гончаров, Сметанин, 1974; Поддубный и др., 1976; Ваганов, 1978; Small, Hirschhorn, 1987; Сметанин, 2003 и др.), когда используются всевозможные способы количественной оценки. В случае, когда в качестве регистрирующей структуры используется чешуя, для объективизации применяют инструментальные оценки оптической плотности, подсчет склеритов и измерения расстояний между ними с последующей математичес-

кой обработкой, специальные компьютерные программы для анализа изображений. Несомненно, эти подходы с каждым годом все шире используются исследователями возраста и роста рыб.

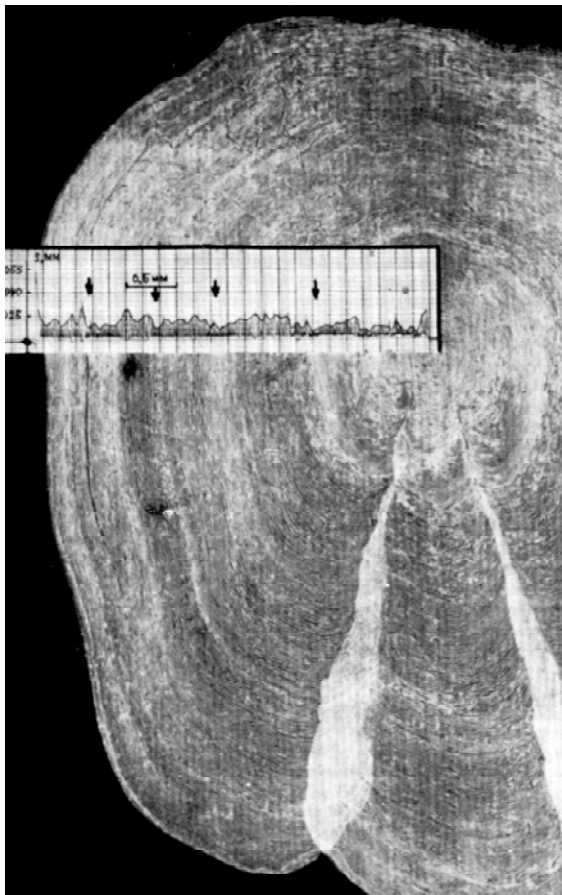
Подходы, связанные с объективным описанием структуры чешуи интенсивно развивались в 1970-е годы. Для выявления годовых колец, в частности, получали фотометрическую запись оптической плотности чешуи (Utrecht, Schenkkan, 1972; Mason, 1973; Гончаров, Сметанин, 1974; Ваганов, 1978 и др.). Для этих целей использовалась установка с микрофотометром отраженного света. Принцип работы прибора основан на регистрации диффузно отраженного света от микроучастка образца чешуи, освещаемого точечным световым зондом. Схема оптического контакта светового зонда с поверхностью чешуи приведена на рисунке 34 (Ваганов, 1978). Максимальное отражение света происходит на склеритах, минимальное – на межсклеритных участках. Уменьшение контраста между пиками и минимумами в зонах близко расположенных склеритов позволяют выделять по *рефлектограммам* годовичные или добавочные кольца. Следует отметить, что прямые измерения расстояний между склеритами по рефлектограмме – довольно трудоемкая задача. Для быстрой обработки рефлектограмм Е.А. Ваганов (1978) использовал прием, предложенный Д.А. Бивеном (1961), согласно которому измеряют число склеритов, приходящихся на  $1/7$  годовичного кольца и вычисляют значение средней величины межсклеритных расстояний для каждой из семи зон. Для вычислений используют тонкую пластинку из оргстекла с нанесенным сектором в  $45^\circ$ , который имеет шесть лучей. Расчет средней ширины межсклеритных расстояний на выделенном участке годовой зоны с помощью сектора дает сглаженную кривую и сокращает время обработки рефлектограммы.



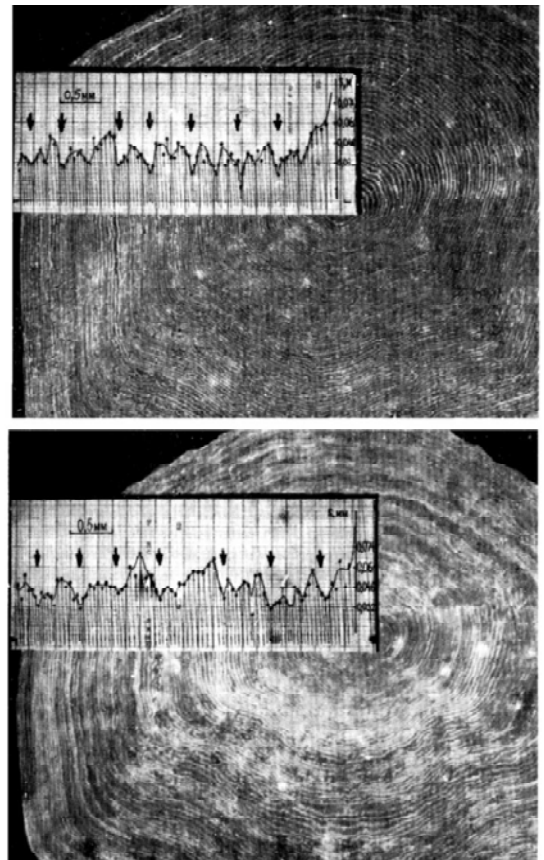
**Рис. 34.** Схема оптического контакта светового зонда сканирующего микрофотометра с поверхностью чешуи (по: Ваганов, 1978)



**Рис. 35.** Общий вид полуавтоматической установки для получения склеритограмм чешуи: 1 – микроскоп, 2 – сканирующий столик, 3 – блок электронной схемы, 4 – потенциометр величины импульсов, 5 – телеграфный ключ, 6 – склеритограмма (по: Ваганов, 1978).



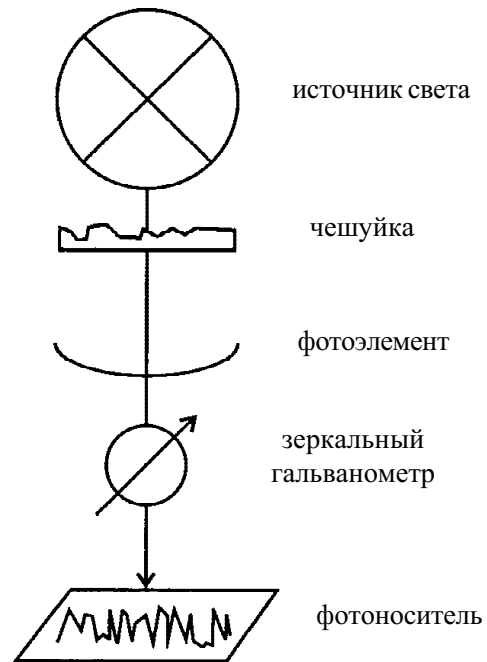
**Рис. 36.** Фотография и склеритограмма чешуи обыкновенной щуки *Esox lucius* (по: Ваганов, 1978).



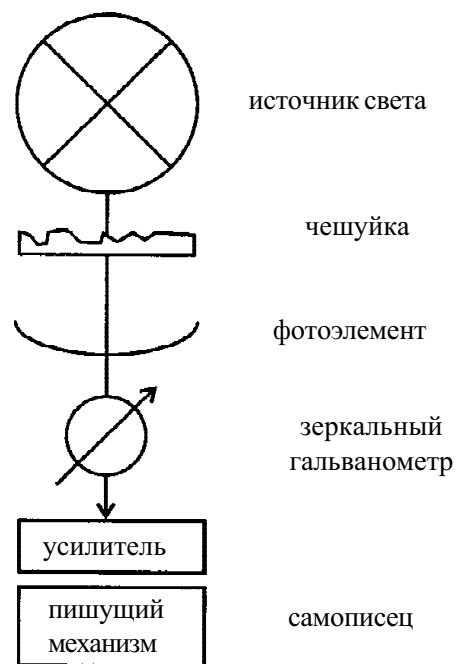
**Рис. 37.** Фотография и склеритограмма чешуи северо-ледовитоморского сига *Coregonus lavaretus* (вверху) и чира *Coregonus nasus* (внизу) (по: Ваганов, 1978).

Специальные приборы разработаны и для быстрого и точного измерения расстояний между склеритами чешуи. В частности, описана специальная полуавтоматическая установка со сканирующим столиком микрофотометрического рефлектометра (рис. 34; 35). С помощью этой установки можно получить малую скорость равномерного перемещения чешуи (0,015–0,025 мм/с). Установка полуавтоматическая, поскольку во время прохождения каждого склерита под зондом или оптическим прицелом необходим оператор для замыкания и размыкания ключа. Во многих случаях по склеритограммам чешуи можно определить годовые кольца и, соответственно, возраст рыбы, так как вблизи границ годовых зон расстояния между склеритами часто уменьшаются (рис. 36; 37). Однако в связи с возможностью наличия на чешуе добавочных колец и описанных ранее особенностей годовых колец, которые не связаны с изменением расстояний между склеритами, необходимо сопоставлять данные склеритограмм с визуальными оценками, выполненными с помощью световой микроскопической техники.

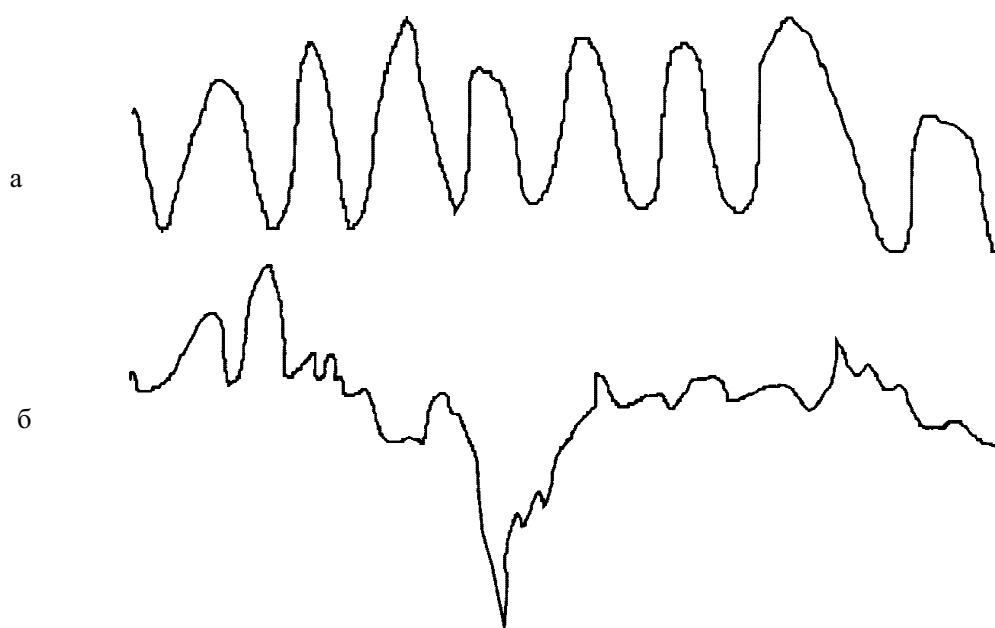
Микрофотометрию чешуи использовал в своих исследованиях и М.М. Сметанин (2003). Принцип действия его регистрирующего микрофотометра заключается в том, что он работает в проходящем свете, который, проходя через чешую и попадая на фотоэлемент, возбуждает фототок. Ток из фотоэлемента, зависящий от оптической плотности участков чешуи, поступает на гальвано-



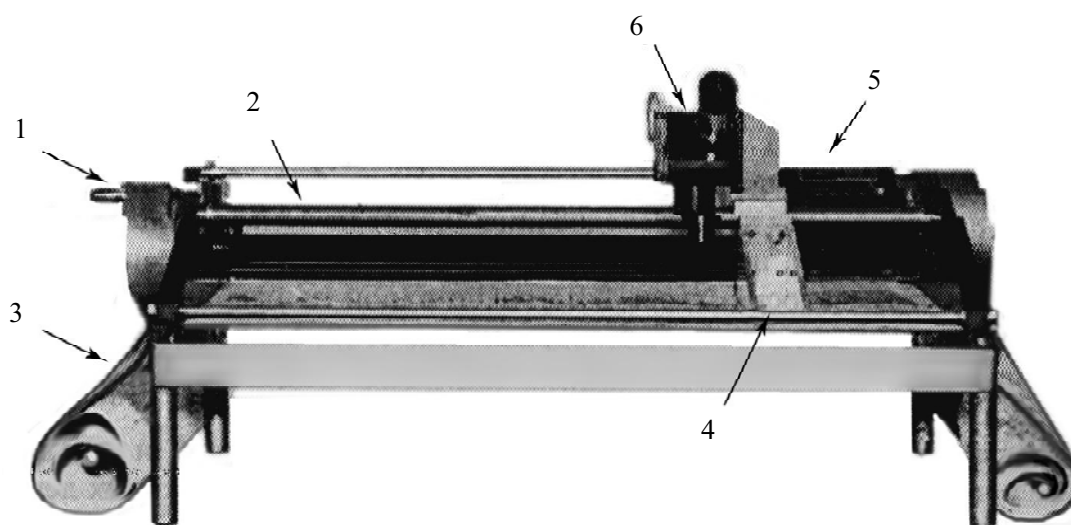
**Рис. 38.** Схема работы регистрирующего микрофотометра МФ-4 с регистрацией на фотопленке (по: Сметанин, 2003).



**Рис. 39.** Схема работы регистрирующего микрофотометра МФ-4 с регистрацией на бумажной ленте (по: Сметанин, 2003).



**Рис. 40.** Образцы микрофотограмм чешуи: а – при соотношении  $b/D \ll 1$ ; б – при соотношении  $b/D \gg 1$  (по: Сметанин, 2003).



**Рис. 41.** Устройство для оцифровки графиков: 1 – ручка вращения винтового вала; 2 – винтовой вал; 3 – лента самописца; 4 – передвижная планка с рисккой; 5 – счетчик оборотов винтового вала; 6 – устройство для сброса показаний счетчика и перевода направления движения планки (по: Сметанин, 2003).

метр и затем регистрируется на фотопленке (рис. 38) или бумажной ленте (рис. 39). Применяется отечественный микрофотометр МФ-4 и микрофотометр G-4 с компенсационным самописцем G-IBI фирмы «Карл Цейс», Иена. Использование этих несложных приборов позволяет сопоставлять изображения чешуи и одновременно получаемой *микрофотограммы* при возможности изменения масштаба записи в широких пределах как по оси абсцисс (комбинациями сменных шестерен самописца), так и по оси ординат (изменением усиления, предусмотренным конструкцией G-IBI). Регистрация производится при различных соотношениях ширины измерительной щели микрофотометра ( $b$ ) и минимального расстояния между склеритами ( $D$ ). Для получения детальной информации о вариациях оптической плотности чешуи М.М. Сметанин (2003, стр. 90) использовал соотношение  $b/D \ll 1$ . При этом на микрофотограммах выделяются не только отдельные склериты, но и особенности их *орографии* (рис. 40, А). При соотношении  $b/D \gg 1$  («грубая оценка») регистрируется изменение оптической плотности зон чешуи, включающих в себя несколько склеритов и межсклеритных расстояний (рис. 40, Б). Полученные микрофотограммы целесообразно оцифровывать. М.М. Сметанин (2003), например, использовал довольно простое устройство для оцифровки графиков (рис. 41). Такие данные легче использовать для компьютерной обработки. В настоящее время разработано много автоматических анализаторов, измеряющих расстояния между склеритами, подсчитывающих их число, оценивающих изменения оптической плотности (Anon, 1980; Szedlmayer et al., 1991). Создано (например, ImageProPlus) и продолжает развиваться программное обеспечение обработки изображений чешуи. Однако не следует забывать, что, как было показано, механизмы формирования отдельных элементов структуры чешуи (например, склеритов) довольно сложны и обусловлены одновременно несколькими физиологическими процессами, происходящими в организме рыбы и связанными с большим количеством факторов. В связи с этим нельзя не согласиться с замечанием М.М. Сметанина (2003, с. 107), что «... цикличность роста является не полностью известной функцией, а представляет реализацию некоторого стохастического процесса, поэтому выявление годовых циклов роста трактуется как стохастическая задача. Совершенно естественно при этом, что чем более известна, стабильна основная цикличность роста, тем более вероятно выделение ее из помех». Из этого следует, что попытки приборного анализа чешуи с целью ее использования в качестве регистрирующей структуры должны предваряться или сопровождаться исследованиями о сезонных метаболических процессах рыб исследуемой популяции.

Наиболее важным этапом исследования структур является интерпретация записи, то есть установление взаимосвязи между событием жизни и элементом структуры. Именно на этом этапе данные, полученные при исследовании регистрирующих структур, приобретают биологический смысл (Мина, Клевезаль, 1970).

Несомненно, для успешного решения данного вопроса необходимы детальные исследования физиологических процессов роста и развития регистрирующих структур. На уже опубликованных материалах, касающихся этих вопросов, мы остановимся ниже. Подход же большинства исследователей заключается в установлении коррелятивных связей между событием и элементом регистрирующей структуры по наблюдениям в природе или в эксперименте.

Кроме того, необходимо установить параметры регистрирующих структур.

Основными параметрами регистрирующих структур являются: продолжительность периода сохранения записи; длительность периода регистрации, т.е. периода, в течение которого происходит регулярное формирование элементов; чувствительность структур к тем или иным событиям в жизни особи (Клевезаль, 1988; Мина, Клевезаль, 1970).

Параметры регистрирующих структур выясняются в процессе описанного выше трехэтапного исследования. Установление параметров структур позволяет избавиться от ошибок, часто возникающих при их использовании.

Для решения вопроса о связях между событием жизни и элементом структуры нам представляется особенно важным точно установить время образования годового кольца.

Некоторые авторы (в частности, Брюзгин, 1969) указывают, что при исследовании роста рыб в течение жизни время закладки элементов, по числу которых определяют возраст (годовых колец), не имеет значения, главное – чтобы эти элементы образовывались ежегодно. Однако при изучении роста и возрастного состава популяции рыб, особенно по одноразовым весенне-летним пробам (что нередко практикуется среди ихтиологов), часто бывает весьма затруднительно определить, к какому возрастному классу относится та или иная особь. Это является источником ошибок в определении возраста.

Кроме того, незнание времени закладки годовых колец для рыб разных возрастов может привести к ошибкам в обратных расчислениях линейного роста. Сколь существенными могут быть такие ошибки было показано, в частности, Н.И. Чугуновой (1931) на азовском судаке, Ю.Н. Редкозубовым (1968) на байкальском омуле, Мэтьюсом и Уильямсом (Mathews, Williams, 1972) на ельце Англии, и Л.Н. Тряпицыной (1975) на красноперке дельты Волги.

Особенно остро вопрос о времени образования годовых колец на структурах встает при их использовании для изучения роста в течение каждого отдельного года жизни животного. На возможность применения регистрирующих структур в исследованиях сезонного роста рыб неоднократно указывалось в литературе (Rollefsen, 1935; Runnström, 1936; Blackburn, 1951; Константинова, 1958; Backiel, 1962; Спановская, 1963 и др.).

Имеются работы, в которых для отдельных популяций устанавливают «день рождения» рыбы, соответствующий времени закладки годового кольца на какой-либо структуре (см., например, Cragg-Hine, Jones, 1969). В зависимости от



того, когда поймана особь (до или после «дня рождения»), ее относят к тому или иному годовому классу.

Такой подход, возможно, и применим для тех водоемов, где закладка годового кольца происходит в определенный и непродолжительный период времени. Однако использование подобного способа в качестве общей методики при делении рыб на возрастные классы чревато ошибками, так как вариации во времени закладки годового кольца рыбами разного возраста и пола требуют индивидуального подхода к каждой особи.

Если говорить о чувствительности, то чешуя является, пожалуй, одной из самых чувствительных регистрирующих структур рыб. Этому способствует ее принадлежность к покровам рыбы и сравнительно быстрый рост, постоянно обеспечивающий целостность этих покровов. Следует отметить, однако, что быстрый рост регистрирующей структуры не всегда обеспечивает запись и сохранность наибольшего числа событий жизни организма. Большое значение имеют особенности строения и роста структуры. Так, например, отолиты рыб, хотя и не обладают таким быстрым ростом и чувствительностью как чешуя, как оказалось, в силу особенностей своего строения «способны» записывать даже точные приросты (Panella, 1973). С другой стороны, чешуя, хоть и относится к «высокочувствительным» регистрирующим структурам для долгоживущих рыб, она часто «не записывает» последние годовые события (Beamish, McFarlane, 1987).

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЧЕШУИ ПРИ ИССЛЕДОВАНИЯХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА РЫБ

Первоначально в качестве регистрирующей структуры чешую использовали, прежде всего, для определения возраста рыб. Данные по возрасту оказались исключительно важными для оценок роста, исследований динамики естественных популяций и искусственного разведения. Впоследствии, оказалось, что чешуя может «записывать» и другую ценную информацию: смену местообитаний, достижение половой зрелости, принадлежность к тому или иному стаду.

**Определение возраста рыб с помощью чешуи**, как и с помощью других регистрирующих структур, начинается с описанного выше трехэтапного исследования (выявление элементов, которые можно интерпретировать как годовые; описание этих элементов; интерпретация отдельных обозначений и записи в целом). После этого процедура определения возраста заключается в простом подсчете элементов структуры – годовых колец на чешуе. Главная сложность состоит в том, чтобы отличить элементы структуры, которые формируются раз в год, от тех элементов, которые никакого отношения к годовым кольцам не имеют и, как уже упоминалось выше, именуются добавочными (дополнительными) кольцами или метками.

Достаточно полное описание добавочных элементов, образующихся на чешуе, имеется в сводке Н.И. Чугуновой (1959, с. 31). Но следует отметить, что они определялись без учета современных представлений о морфологии «нормальных» годовых колец, приведенных выше. В частности, как уже отмечалось, при идентификации годовых колец не стоит в качестве критерия использовать ширину между склеритами (чередование зон «узких» и «широких» склеритов). Обычно дополнительные кольца на чешуе менее четкие по сравнению с годовыми кольцами и различимы не по всей окружности и встречаются не на всех чешуях рыбы. Однако, учитывая то обстоятельство, что и годовые кольца в ряде случаев не так просто различить по всей окружности чешуи, распознать дополнительные кольца только по описаниям не так просто. Некоторые подходы к решению этой задачи будут рассмотрены ниже.

Безусловно, дополнительные кольца являются серьезной помехой при оценках возраста, но два типа таких элементов – «мальковые» и нерестовые кольца могут быть дополнительными источниками информации, которую можно получить при анализе поверхностной скульптуры чешуи рыб.

Очевидно выявление добавочных колец при помощи простого сопоставления строения наблюдаемого на чешуе элемента с описанием, приведенным в литературе (например, в сводке Н.И. Чугуновой, 1959) несет элемент субъективизма, поскольку такая процедура обычно выполняется одним и тем же исследователем на основе просмотра чешуи под микроскопом. Избавиться от этого отчасти помогает просмотр одних и тех же препаратов несколькими операторами. Ряд публикаций демонстрируют продуктивность такого подхода при идентификации «истинных» годовых колец на регистрирующих структурах (Burnet, 1969; Kimura, 1973; Мина, 1973а, б; Сметанин, 2003 и др.).

В уже упоминавшемся случае наших исследований чешуи леща из Псковско-Чудского водоема (Средняя полоса) и Камышлыбашских озер (бассейн Аральского моря – Юг), большая вероятность встречи дополнительных колец в структуре чешуи леща южных популяций отразилась на соответствии оценок числа годовых элементов на чешуе, произведенными тремя разными операторами. При рассмотрении 70 препаратов чешуи леща Псковско-Чудского водоема оценки двух операторов совпали полностью, оценки же третьего отличались лишь в 18% случаев. У лещей южных популяций образование дополнительных колец на чешуе наблюдалось гораздо чаще, чем на севере. В связи с этим оценки по 50 чешуйным препаратам леща Камышлыбашских озер, выполненные двумя разными операторами, совпали лишь в 61% случаев.

Метод просмотра чешуи и других регистрирующих структур несколькими операторами является не единственным для достижения цели выявления истинных годовых элементов и, в конечном итоге, повышения точности оценок возраста рыб. Интересный подход предложен М.В. Миной (1973а), который, взяв за основу то, что в совокупности особей разного возраста: 1) годовые элементы регистрирующих структур в среднем четче дополнительных; 2) годовые эле-

менты в отличие от дополнительных образуются регулярно; 3) распределение одновозрастных особей по величине некоторого стандартного промера регистрирующей структуры (например, по величине краниального (орального) радиуса чешуи) близко к нормальному; 4) темп увеличения стандартного промера, отражающий темп роста регистрирующей структуры, у особей разных поколений в среднем одинаков, предложил оценки возраста корректировать кривыми распределений промеров годовых зон. Таким образом, процесс получения оценки возраста рыбы складывается из: а) построения полимодальной кривой по данным измерения элементов (годовых зон) серии регистрирующих структур; б) получения ориентировочной (наиболее вероятной при данной величине стандартного промера) оценки возраста особи; в) получения уточненной оценки возраста особи путем анализа расположения элементов отдельной регистрирующей структуры по отношению к наиболее вероятному положению каждого годового элемента.

Другим подходом, который позволяет различать годовые и дополнительные элементы на чешуе, является проведение специальных исследований роста чешуи рыб рассматриваемой популяции в течение года. Строго говоря, без предварительного изучения сезонного роста чешуи производить идентификацию годовых колец и оценки возраста не следует. По крайней мере, исследователь обязательно должен иметь предварительное представление о времени закладки годового кольца на чешуе рыб данной популяции. Для этого часто строят графики изменений в течение года, так называемого «маргинального индекса» – расстояния от последнего годового кольца до края чешуи. Тот отрезок времени в течение года, когда маргинальный индекс имеет минимальные значения и принимается за время образования годового кольца на чешуе. Однако даже если такая работа проделана, очень часто бывает трудно установить (для средней полосы это относится, прежде всего, к весенне-летнему периоду), когда образовалось последнее годовое кольцо на чешуе – в текущем или прошлом году. Сопоставление величин приростов чешуи после годового кольца (маргинального индекса) с размерами полных годовых приростов за другие годы не всегда помогает избежать ошибок, так как рост рыб по годам (а, следовательно, и величины приростов на чешуе) часто сильно варьируют.

Аналогично маргинальному индексу можно использовать подсчет числа склеритов в краевой зоне чешуи. Однако, учитывая описанную выше изменчивость ритмики роста склеритов, этот подход тоже надо использовать с осторожностью.

В качестве эксперимента мы дали опытному оператору просмотреть 60 препаратов чешуи *разноразмерного* леща, пойманного в Псковско-Чудском водоеме в период закладки годового кольца (в начале июня). В 8% случаев определения возраста были ошибочны, причем ошибки были связаны с тем, что оператор путал «новые» и «старые» кольца. Очевидность этих ошибок выявилась при параллельном просмотре чешуи, *клейтрума* и аншлифов лучей леща. Дело в

том, что годовые кольца на костях скелета рыб закладываются в течение года раньше, чем на чешуе.

Таким образом, в годовом цикле большинства рыб существует так называемый «запретный сезон» – период времени, когда идет закладка нового годового кольца и пробы чешуи для оценок возраста лучше не брать. Выходом из этого положения может быть или отказ от сбора материала в «запретное время» или комплексное использование нескольких регистрирующих структур.

Подходя к регистрирующим структурам как к объектам исследования, которые предоставляют материал по росту и возрасту рыб, ихтиологи обычно выбирают (если вообще такая работа проводится) какую-либо одну регистрирующую структуру и работают в дальнейшем только с ней (Пробатов, 1927; Shinishi Mio, 1960; Bishai, Gideiri, 1965; Вильямар, 1973; Мина, 1973а, б и др.). В некоторых случаях предлагается использовать две разные структуры в зависимости от возраста рыбы (Чугунова, 1959; Mann, 1973).

Между тем, одновременное рассмотрение для рыб всех возрастных групп не одной, а нескольких структур, открывает новые возможности их применения.

Комплексный подход к использованию регистрирующих структур оказывается весьма плодотворным при идентификации годовых элементов на разных структурах. Очень часто дополнительные кольца (один из основных источников ошибок при определении возраста) могут быть выделены путем сопоставления картины зон на разных структурах. В наших материалах у леща *Abramis brama* южных популяций (бассейн Аральского моря) дополнительные кольца наблюдались как на чешуе, так и на других регистрирующих структурах, и лишь сравнительный анализ нескольких структур позволял исключить из рассмотрения дополнительные кольца. При одновременном сравнительном рассмотрении нескольких структур в большинстве случаев удается преодолеть трудности при определении возраста.

Не следует забывать, однако, что время образования годового кольца в течение года для разных структур различается. Это можно видеть из сопоставления данных по отдельным структурам, которые имеются в литературе (Терещенко, 1913, 1917; Чугунова, 1931; Jones, 1953; Irie, 1960; Ovchynnyk, 1962, 1965; Casselman, 1974; Решетников, 1975), а также на основе наших собственных наблюдений за ростом структур в течение года. По нашим наблюдениям, в пробах, относящихся к маю, у абсолютного большинства особей в популяциях леща из разных водоемов на клейтруме, лучах плавников и позвонках уже наблюдалось годовое кольцо текущего года. На чешуе годовое кольцо формировалось несколько позже – в начале июня.

Следует оговориться, что к рыбам, у которых имеется на чешуе кольца текущего года, мы относили только тех особей, которые не только имели кольцо по краю, но и уже сформировали небольшой новый прирост. Это следует делать из-за того, что на всех регистрирующих структурах (при работе с чешуей это, к сожалению, не всегда принимается во внимание) оценки годовых элементов относительны, и о том, что в данный момент образовалось именно годовое кольцо,

мы можем судить лишь после того, как за ним начал формироваться прирост нового года. Оценка чешуи – «кольцо по краю» является ошибочной потому, что, как уже отмечалось выше, в процессе роста чешуи склериты на ее поверхности образуются не сразу и из-за этого край нарастающей чешуи без склеритов можно принять за образующееся годовое кольцо.

Разновременность закладки годовых колец на разных структурах позволяет использовать их одновременный анализ для установления времени закладки годовых колец в тех случаях, когда не проводятся (или не могут быть проведены) сезонные наблюдения за ростом рыб и их регистрирующих структур. Практически в таких случаях вопрос о закладке годового кольца решается сопоставлением числа колец на чешуе с числом колец на других структурах. Если число колец совпадает, то значит, на всех структурах образовалось кольцо текущего года. Если число колец на костях превышает число колец на чешуе на одно, то это значит, что на чешуе годовое кольцо текущего года еще не образовалось. Безусловно, для точной оценки формального подсчета колец недостаточно и надо сравнивать общие картины соотношения колец всех структур: ширину отдельных зон, четкость колец, наличие добавочных колец и т.п.

**Применение структур для исследования роста в течение сезона.** Возможность установления времени образования годовых колец позволяет не только исключить ошибки в определении возраста, но и дает много нового для исследования роста в течение каждого отдельного года. В частности, тот факт, что годовые кольца на чешуе многих видов рыб образуются в момент весенне-летнего возобновления интенсивного роста, позволяет использовать чешую для обратных расчислений линейного роста в течение нагульного периода, а сопоставление этих данных с учетом сведений о времени закладки годовых колец позволяет выявить специфику роста рыб разного возраста в течение сезона нагула. То обстоятельство, что неполовозрелый лещ дает небольшие приросты длины за зимне-весенний период, до начала интенсивного нагула, с отчетливостью наблюдается при сопоставлении приростов на чешуе с приростами на костях. Весенние приросты длины видны на костях как приросты нового года, а на чешуе – как приросты предыдущего года.

Таким образом, комплексное использование регистрирующих структур помогает более детальному анализу роста в течение года. Становится возможным расчислить величину линейного прироста за зиму и весну.

Кроме того, находит объяснение несоответствие данных обратных расчислений по чешуе и костям, которые наблюдаются у молоди разных видов рыб (Пробатов, 1929; Mann, 1973). Причиной этого является неодновременность закладки годовых колец на чешуе и костях. У молоди это несоответствие особенно заметно, так как весенние приросты длины тела довольно велики. У половозрелых особей приросты за зиму и весну незначительны или отсутствуют совсем, поэтому у них

наблюдается большее совпадение данных обратных расчислений по чешуе и костям по сравнению с молодыми рыбами.

Не следует забывать, что даже при соблюдении всех описанных подходов к идентификации регулярных элементов в структуре чешуи, исследователь никогда не может быть уверенным, что эти элементы именно годовые кольца. Ихтиологическая литература богата сведениями о том, что даже очень четкие кольца по всей площади чешуи могут быть дополнительными – ложными. Точную оценку возраста можно получить только путем наблюдения за ростом отдельных особей (и их чешуй), что достигается при индивидуальном мечении. Использование меток позволяет отслеживать рост рыб известного возраста и способствует как улучшению описания годовых элементов, так и более точному определению времени закладки годовых колец на чешуе.

**Использование чешуи для исследования роста рыб.** При использовании описанных выше подходов можно с довольно большой точностью определить возраст рыб. Знание возраста позволяет не только воспроизвести возрастную структуру популяции, но и установить, за сколько лет каждая отдельная особь достигает определенной длины и массы. Вычислив средние по длине или массе для отдельных возрастных групп (классов) можно представить общую картину роста для данной популяции. Не следует забывать, однако, что размерные величины для каждого годового класса характеризуют особей разных поколений, рост которых может сильно варьировать, и строго говоря, по ним нельзя составлять кривые роста.

Одним из безусловных преимуществ чешуи в качестве регистрирующей структуры является то, что ее можно использовать для ретроспективной оценки роста каждой отдельной особи. Используя то, что чешуя растет практически синхронно с телом рыбы, исследователи по выборкам из рассматриваемых популяций устанавливают характер зависимости между длиной особи и определенным промером чешуи, и на основании этой зависимости вычисляются значения длины особи, соответствующие величине промера годового кольца на ее чешуе. Обратные расчисления роста (именно так именуется описанная процедура) по регистрирующим структурам, включая чешую, начали производить одновременно с началом их использования для определения возраста. Методов обратных расчислений к настоящему времени накопилось довольно много (см. Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969; Мина, 1973а, б). В работах, касающихся этих вопросов, от идеи о том, что регистрирующие структуры растут прямо пропорционально росту тела рыбы (Lea, 1910; Lee, 1920), исследователи пришли к выводу, что зависимость между  $l$  (длиной рыбы) и  $s$  (величиной промера структуры) часто криволинейна и может быть различна даже в разных популяциях одного и того же вида (Шентякова, 1966а–в; Брюзгин, 1969).

В первом случае, Леа (Lea, 1910) полагал, что зависимость длины тела ( $l$ ) рыбы – величина промера регистрирующей структуры ( $s$ ) описывается уравнением прямой пропорциональности:

$$l_n = l_i \times s_n / s_i \quad (1)$$

где  $l_n$  – длина рыбы, соответствующая величине промера  $n$ -го годового кольца,  $s_n$  – величина  $n$ -го промера на структуре (длина радиус чешуи до годового кольца),  $l_i$  – наблюдаемая длина рыбы,  $s_i$  – наблюдаемая величина промера регистрирующей структуры (чешуи).

Вскоре после начала ретроспективного анализа роста рыб путем обратных расчислений, Ли (Lee, 1920) было справедливо отмечено, что чешуя закладывается, когда рыба уже достигла некоторой длины и в связи с этим необходимо вводить в формулу (1) обратных расчислений соответствующую поправку ( $c$ ). Тогда зависимость между длиной тела и промером чешуи будет описываться уравнением:  $l = as + c$ , а искомые размеры особи при определенном возрасте можно будет рассчитать по формуле:

$$l_n = l_i \times s_n / s_i (l_i - c) + c \quad (2)$$

В последствии величину  $c$  в формуле (2) стали определять как параметр уравнения регрессии эмпирических значений  $l$  по  $s$ , полученных для как можно большего диапазона размеров (от самых маленьких до самых больших) особей в популяции.

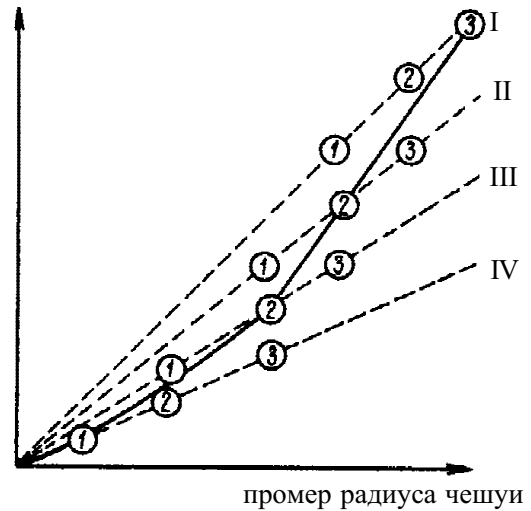
Следует, однако, обратить внимание на методический подход, при помощи которого устанавливается зависимость между промерами тела и регистрирующих структур. На основе разновозрастной выборки (как правило, одноразовая проба) из природной популяции строится линия регрессии одного промера по другому. Затем на основе зависимости тело – чешуя, вычисляются значения длины особи, соответствующие величине промера каждого годового элемента регистрирующей структуры. При этом полагают, что эти значения соответствуют длине рыбы во время образования годовых элементов.

Однако такой подход представляется не совсем правильным. Дело в том, что линии регрессии  $l$  по  $s$ , полученные на основе эмпирических данных, видимо, не могут отражать соотношение этих величин для каждой отдельной особи, так как на характер кривой накладывает отпечаток селективная смертность рыб с разной скоростью роста. Обратив внимание на этот факт, болгарский ихтиолог Л.С. Иванов (1964) отмечал, что во многих случаях гораздо правильнее рассчитывать рост рыб по формуле прямой пропорциональности. Дело в том, что особи с разным темпом роста при одинаковой длине различаются по величине промеров структур (Иванов, 1964; Nawratil, 1969). Ситуация, описанная Л.С. Ивановым, когда линия регрессии  $l$  по  $s$ , построенная по данным наблюдений будет отли-

чаться от каждой индивидуальной линии регрессии, схематично рассмотрена М.В. Миной (рис. 42). Если гипотетическая популяция представлена тремя возрастными группами, а каждый годовой класс состоит из четырех групп особей, различающихся по темпу роста: самых быстрорастущих (I), быстрорастущих (II), группы со средним темпом роста (III) и медленно растущих (IV); у особей разного возраста при одних и тех же значениях  $l$  величина  $s$  тем больше, чем больше возраст особи и, следовательно, чем ниже темп ее роста. Рисунок 42 отражает результат анализа одномоментной выборки. Каждый кружок означает среднее значение  $l$  по отношению к среднему  $s$  для отдельной группы с определенным темпом роста (I, II, III, IV) одной из трех возрастных групп (возрастная группа обозначена цифрой в кружке). Видно, что хотя для особей каждой группы изменения  $l$  по  $s$  описываются прямой (пунктирные линии, соответствующие индивидуальным линиям регрессии), линия регрессии, построенная по данным наблюдений (сплошная линия), искривлена.

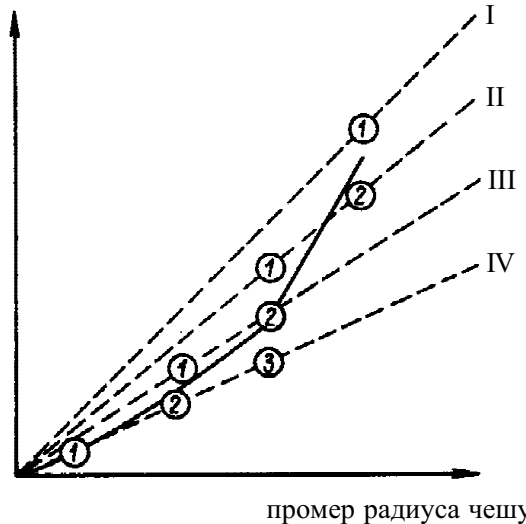
Кроме того, несоответствие линий регрессии  $l$  по  $s$ , построенным по наблюдениям за один год и индивидуальных линий регрессий усугубляется селективной смертностью быстрорастущих рыб. Если в рассмотренную на рисунке 42 гипотетическую ситуацию внести изменения, при которых самая быстрорастущая рыба (I) не доживает до 2-х лет, а особи групп II и III не доживают до 3-х лет, то третья возраст-

длина тела рыбы



**Рис. 42.** Схема соотношения между линией регрессии длины тела рыбы по промеру регистрирующей структуры (радиусу чешуи) по данным наблюдений (сплошная линия) и линиями, характеризующими изменения длины по мере увеличения радиуса чешуи в группах особей (I, II, III, IV) с разными темпами роста (пунктирные линии). Цифры в кружках – возраст группы (в годах) (по: Мина, 1973а)

длина тела рыбы



**Рис. 43.** Схема соотношения между линией регрессии длины тела рыбы по промеру регистрирующей структуры (радиусу чешуи) по данным наблюдений (сплошная линия) и линиями, характеризующими изменения длины по мере увеличения радиуса чешуи в группах особей (I, II, III, IV) с разными темпами роста (пунктирные линии). Цифры в кружках – возраст группы (в годах) (по: Мина, 1973а). Обозначения как на рисунке 42.



ная группа будет представлена только самыми медленно растущими рыбами (IV). Представленная на рисунке 43 схема описанного процесса свидетельствует о том, что линия регрессии  $l$  по  $s$ , построенная по наблюдениям за один год, не соответствует индивидуальным линиям регрессии, хотя характер этого несоответствия несколько иной, чем в случае, проиллюстрированном на рисунке 42.

В дополнение к замечаниям Л.С. Иванова и М.В. Мины, следует отметить еще и то, что расчисление роста рыб по полученным эмпирическим путем уравнениям регрессии  $l$  по  $s$  приводит к ошибкам еще и потому, что отдельные поколения популяций часто довольно сильно различаются по численности, что ведет к изменениям в темпе роста (Земская, 1958; Alm, 1959; Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2001 и др.). К тому же условия нагула в разные годы порой весьма сильно варьируют, что опять же приводит к несоответствию эмпирического и индивидуального (для каждой отдельной рыбы) уравнений регрессии. Многочисленными исследованиями показано, что изменчивость темпов роста рыб сильнейшим образом связана с условиями питания (см. Дгебуадзе, 2001). При выборе формулы для обратных расчислений роста следует принимать во внимание и то, что в течение жизни рыбы из-за изменений скорости роста может изменяться и характер индивидуальной линии регрессии. Большое значение для точности обратных расчислений (особенно для младших возрастных групп) имеет точное установление времени закладки годового кольца. Прежде всего, это касается тех случаев, когда сравниваются расчисления, полученные по разным структурам.

Метод обратных расчислений роста по чешуе требует осторожности в использовании в силу и других ограничений. Для получения сравнимых результатов чешую необходимо брать в одном и том же месте тела рыбы, поскольку относительный прирост чешуи в различных направлениях неодинаков, и четкость годовых колец на ней в разных участках тела также различна. Кроме того, определение возраста осложнено плохо различимыми годовыми кольцами, наличием «ложных» годовых колец, а также трудностью определения центра чешуи.

При измерении радиуса необходимо найти четко фиксированную точку на крае чешуи, расстояние от которой до центра и считается радиусом. Обычно такой точкой является вершина чешуи (выпуклый участок заднего края) или хорошо выраженный у ряда видов угол между краниальными и латеральными полями. Немаловажно, чтобы на участке, где ведется измерение радиуса, годовые кольца были четкими.

**Использование чешуи для оценок других параметров жизненного цикла рыб.** Скульптура поверхностного слоя чешуи фиксирует не только ежегодные резкие физиологические перемены в жизни особи, которые выражаются в виде годовых колец. Исследования показали, что во многих случаях по чешуе можно установить не только возраст, но и время наступления важных событий в жизненном цикле рыбы.

У рыб в течение жизни происходит много важных событий, в результате которых они сильно меняют свой образ жизни, перемещаясь из одного местообитания в другое (из пелагической части водоема в придонную, из реки в озеро, из пресных вод в морские и наоборот), существенно меняя свой рацион и соответственно скорость многих обменных процессов. Кроме того, рыбы в ходе онтогенеза созревают и нерестятся, что также отражается на структуре их чешуи.

Как уже отмечалось, традиционно все элементы структуры чешуи, которые не являются годовыми кольцами принято именовать добавочными кольцами. Одним из таких колец является **мальковое кольцо**. Мальковые кольца образуются у сеголетков рыб, то есть в течение первого года жизни. Соответственно мальковое кольцо расположено в непосредственной близости от центра чешуи и часто его трудно отличить от первого годового кольца. Как и другие добавочные кольца мальковое кольцо обычно менее четкое, выражено не по всей окружности чешуи, присутствует не на всех чешуях отдельной особи и не у всех рыб популяции. Обычно для идентификации мальковых колец используют метод обратных расчислений и сопоставления полученных величин с наблюдаемыми данными. Например, зная, что размеры сеголетков леща в средней полосе не превышают 5–7 см, можно полагать, что при получении расчисленной величины размеров при образовании первого кольца на чешуе порядка 2–3 см его можно считать мальковым. Такой подход успешно применялся для выявления мальковых колец у азово-черноморских и каспийских сельдей (Замахаев, 1949), морского судака и воблы (Чугунова, 1959) и леща (наши данные).

Н.И. Чугунова совершенно справедливо отмечает, что данный подход надо использовать с большой осторожностью, так как рост рыб очень изменчив и некоторые особи могут иметь очень низкий темп роста и тогда их годовое кольцо может быть принято за мальковое. Например, годовики воблы обычно имеют длину 6–8 см, но иногда попадаются годовики размером 3,0–3,5 см (Чугунова, 1959, с. 33).

Еще одним способом идентификации малькового кольца на чешуе может быть сопоставление элементов на разных регистрирующих структурах, взятых от одной и той же особи. Образовываясь на чешуе, мальковые кольца часто не образуются на лучах, позвонках и других костных структурах.

Причины образования малькового кольца обычно связаны с миграциями рыб (например, мальки воблы скатываются из реки в море и это событие регистрируется на чешуе в виде малькового кольца) и с существенными изменениями характера питания (например, лещ во многих водоемах на первом году жизни переходит от питания планктоном к питанию бентосом). Так, было установлено, что сеголетки нерки из притоков нижнего течения р. Камчатка мигрируют в оз. Азабачье, где зимуют и на следующий год скатываются в море. У этих сеголетков после миграции в озеро в июле-ноябре на чешуе формируется дополнительная метка из прерывающихся и пересекающихся склеритов, не являющаяся годовым кольцом (Бугаев, 1981; Бугаев, Базаркин, 1987).

**Нерестовые кольца** или **нерестовые метки** образуются на чешуе рыб в период нереста или сразу же после него и также относятся к добавочным кольцам. Нерест рыб связан с большими затратами энергии и существенными изменениями в метаболизме, включая кальциевый обмен. Многие виды для размножения совершают длительные нерестовые миграции, в ходе которых или не питаются вообще, или имеют очень низкие рационы. В результате края чешуй резорбируются и теряют «нормальную» (обычно округлую) форму. Характерно, что самые четкие нерестовые метки были описаны для атлантического лосося семги и ряда других лососевых (например, кумжи), которые совершают протяженные нерестовые миграции, сопряженные со значительными физиологическими перестройками, вызванными переходом из морской воды в пресную. Чешуя лососей после нереста совершенно меняет свою форму (Чугунова, 1959).

Хорошо описаны нерестовые метки и других мигрантов – каспийских сельдей. Характерными признаками нерестовых меток каспийско-черноморского пузанка *Alosa caspia*, *A. volgensis* и *A. berg* (Clupeiformes) являются присутствие «кольца слома», не параллельного краям чешуи благодаря его смещению к центру; резкое пересечение этим кольцом рядов склеритов; отсутствие склеритов в проксимальной части зоны нового прироста; нарушение направления новых склеритов на некоторых участках зоны нового прироста; резкое уменьшение этой зоны (Замахаев, 1940). Схожий вид имеют и нерестовые метки у большеглазого пузанка *Alosa saposchnikowii* (Чугунова, 1940).

У карповых рыб нерестовые метки образуются, как правило, в латеральных частях чешуи и характеризуются разрывами склеритов и их беспорядочным расположением. Подробное описание нерестовых меток воблы, густеры, красноперки, морского судака, корюшки, черноморско-каспийской кильки приводится в сводке Н.И. Чугуновой (1959).

При образовании нерестовых отметок на чешуе могут возникать разные варианты их локализации относительно годового кольца (Vucovic, 1959). Нерестовые метки могут образовываться до текущего годового кольца, после него и совпадать с ним. Например, по нашим наблюдениям в 1970-е годы, у леща Аральского моря нерестовая метка совпадала с годовым кольцом и была отчетливо видна в латеральной части чешуи.

Экспериментальные исследования с выращиванием в садках сазаном, проведенные в дельте Волги Н.И. Чугуновой с соавторами (1961) показали, что и у этого вида нерестовые метки совпадают с годовыми кольцами. Латеральные части чешуй во время нереста сильно утончаются, что приводит к образованию «щербин» и «сломов». При этом у молодых рыб с большим годовым приростом разрушалось 5–8 склеритов, а у крупных – весь боковой прирост прошлого года. Разрушений и соответственно нерестовых меток на передней части чешуи обычно не наблюдалось.

Возраст достижения половой зрелости рыб можно установить по чешуе даже в тех случаях, когда нерестовая метка на них не образуется. Часто после достижения половой зрелости изменяется величина прироста и характер расположения склеритов на чешуе. Так, у амурского сига *Coregonus ussuriensis* после достижения половой зрелости прироста на чешуе были очень узкими (Подушко, 1970). Для полупроходного сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Salmoniformes) р. Печора показано, что в год созревания и нереста на чешуе формируется относительно узкое годовое кольцо с меньшим, чем обычно, числом склеритов (Протопопов, 1980).

**Общий план строения чешуи.** Помимо дополнительных колец для анализа параметров стратегий жизненных циклов используются и общий план строения поверхности чешуи. Дело в том, что и характер расположения склеритов, и величины приростов на чешуе сильнейшим образом различаются у рыб с разным характером жизненного цикла.

В частности, давно было замечено, что у анадромных видов рыб, проводящих первые годы жизни в реке, а затем мигрирующих в море, в «речной» зоне чешуи склериты расположены ближе друг к другу по сравнению с «морской» или «эстуарной» зоной. Отличаются и размеры этих зон: в соленой воде, где рыбы растут обычно быстрее, чем в пресной, и чешуя имеет гораздо большие зоны прироста (расстояние между смежными годовыми кольцами).

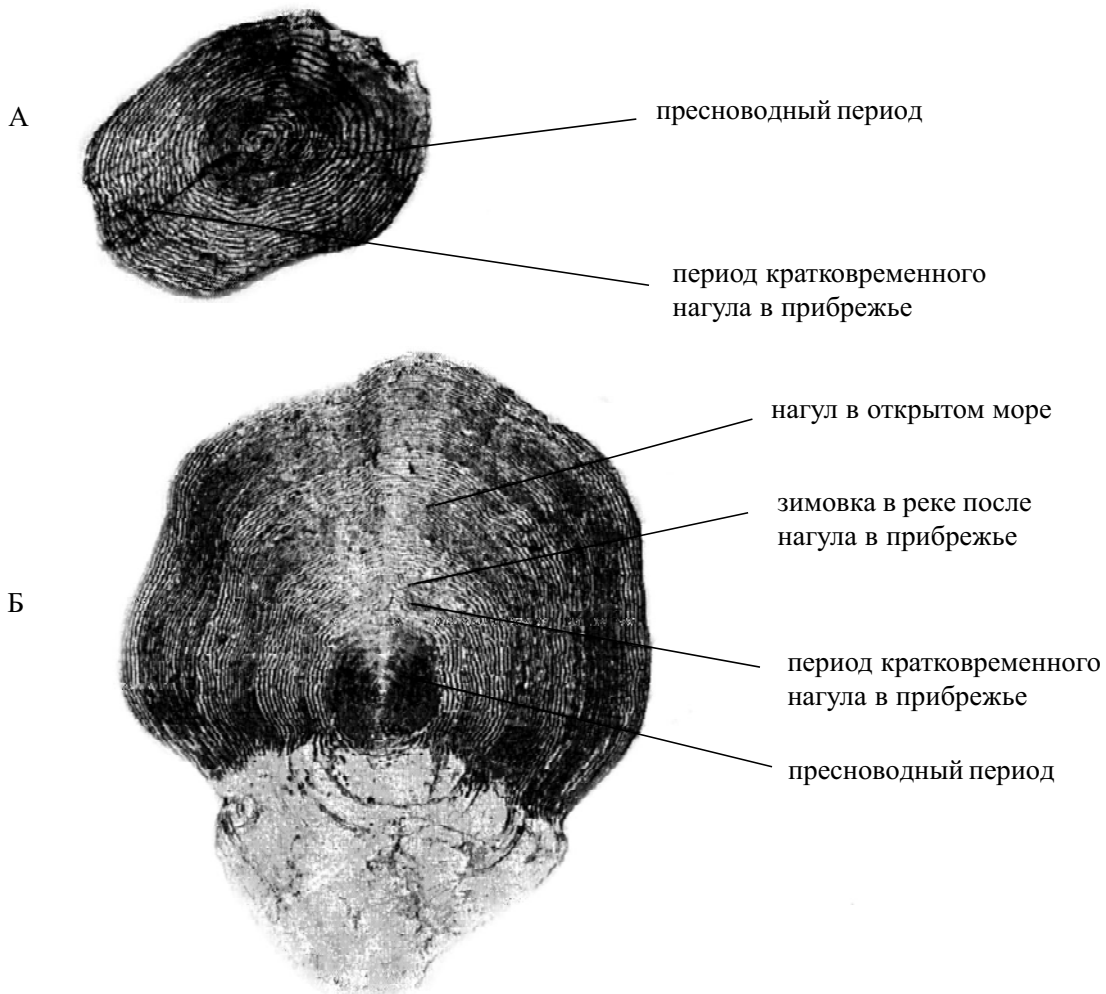
Известно, что стратегии жизненных циклов рыб существенно варьируют как от вида к виду, так и в пределах одного вида (Roff, 1992; Stearns, 1992; Дгебуадзе, 2001). Отдельные виды и совокупности в пределах видов могут, например, проводить в реке, где появилась молодь, несколько месяцев или несколько лет, а после этого скатываться в море и через какое-то время возвращаться в реку для размножения. Количество вариантов, в которых наблюдаются разные соотношения прожитых при разных условиях лет, может быть сравнительно большим даже в пределах одного вида.

Обычно при смене местообитаний и темпов роста в течение онтогенеза у рыб меняется и характер образования склеритов. Так, у проходных лососевых рыб в начале жизненного цикла, в реке склериты расположены ближе друг к другу, по сравнению с «морскими» зонами чешуи. Эта особенность позволяет определять, сколько лет рыба провела в реке и в море.

Например, исследования чешуи кумжи *Salmo trutta* (Salmoniformes) из рек Польши показали, что большинство рыб (88%) проводят перед скатом в море первые два года своей жизни; почти половина (49%) из 84% рыб, которые имеют нерестовые метки возвращаются на нерест в возрасте 4+; большинство (83%) нерестятся лишь один раз в жизни (Frank, 1966). В результате анализа структуры чешуи (характера склеритов) было показано, что сима *Oncorhynchus masou* обычно проводит в Японском море до возвращения в реки на нерест лишь один год (Цыгир, 1988). На основе многолетнего, обширного собственного и литера-

турного материала по структуре чешуи В.Ф. Бугаев (1995) выделил 27 вариантов пресноводного периода жизни азиатских популяций нерки, включающего от одного до трех лет жизни, миграции по рекам и озерам.

Используя анализ структуры чешуи у микижи (*Parasalmo mykiss*) из рек западной Камчатки удалось выявить 6 разных типов жизненных стратегий: типично проходной (смолты сразу после ската из рек уходят далеко в море на нагул); проходной–Б (смолты после ската из рек в течение 2–4 месяцев нагуливаются в солоноватой воде недалеко от устьев рек, затем осенью возвращаются в реки на зимовку и только на следующий год уходят на нагул далеко в море); эстуарный (нагул после ската молоди из рек проходит только в солоноватых эстуариях,



**Рис. 44.** Чешуя микижи *Parasalmo mykiss* (Salmoniformes) с разной жизненной стратегией: А – «полуфунтовик», длиной 240 мм, самка, возраст 2.0+, II стадия развития гонад, р. Квачина (Камчатка); Б – проходная микижа, длина 835 мм, самка, возраст 3.4+, р. Квачина (Камчатка). (по: Савваитова и др., 2005).

где микижа живет несколько лет до полного созревания); речной (весь жизненный цикл проходит в реке); речной эстуарный (особи совершают короткие миграции из рек в эстуарии и обратно вне зависимости от полового созревания); «полуфунтовики» – особи, однажды побывавшие в прибрежной зоне моря, проведенные там несколько месяцев, и возвратившиеся в реку на зимовку (Максимов, 1972; Савваитова и др., 1975; Савваитова, 1975; Павлов и др., 1999; Савваитова и др., 1999, 2003, 2005). Например, группа «полуфунтовики» выявляется по структуре чешуи, на которой подсчитываются склериты и промеряются зоны приростов. На чешуе микижи с данной жизненной стратегией есть центральная часть с узкими годовыми зонами и близко расположенными склеритами, соответствующими речному периоду жизни, затем широкая зона без годового кольца (рис. 44). В центральных узких годовых зонах содержится по 7–10 склеритов, в широкой – 13–16, что меньше, чем в морских зонах проходных рыб (Павлов и др., 2001; Савваитова и др. 2005).

## Глава 4

# ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЧЕШУИ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ТАКСОНОВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ

---

В начале прошлого века ихтиологи с большим энтузиазмом разрабатывали проблему диагностики рыб по строению чешуи (например, Cockerell, 1911). Несмотря на то, что сильная индивидуальная и внутривидовая изменчивость морфологии чешуи значительно ограничивала ее применение для диагностики видов, тем более, если иметь дело с единичными (из музейных сборов) или случайными чешуями с неизвестного участка тела и без точного указания места сбора, а в некоторых случаях чешуя позволяла определять крупный таксон (на уровне отряда или семейства) рыб. Некоторые детали тонкого строения чешуй, например, ктении, область центра и зубчики склеритов, могут служить диагностическими признаками.

Таксономическое значение имеют такие особенности строения чешуйного покрова как преимущественное присутствие циклоидной или ктеноидной чешуи, или чешуи обоих этих типов, число поперечных рядов чешуй на теле, число чешуй в боковой линии. Последние два признака косвенно свидетельствуют о размерах чешуй: мелкая чешуя – более 50 чешуй в боковой линии; средняя чешуя – менее 50 чешуй в боковой линии, крупная чешуя – 33–67 чешуй (Берг, 1949). Например, обыкновенную плотву *Rutilus rutilus rutilus* и бухарскую плотву *R. rutilus bucharensis* (Cypriniformes) можно различить по числу чешуй в боковой линии: у первой – 41–43, а у второй – 43–44. Кроме того различают блестящую, не блестящую чешую, с разными деталями окраски, с различными эпидермальными выростами (особенно в период нереста) и т.д.

На примере выращенных в аквариуме и диких особей хромиса-красавца *Hemichromis bimaculatus* (Perciformes) показано, что в онтогенезе по мере роста рыбы форма чешуи, орнамент расположения склеритов и сидящих на их гребнях крючковидных зубчиков в области краниального поля не изменяются после того, как они сформированы. Этот орнамент видоспецифичен (особенно форма, распределение и размеры зубчиков) и может играть определенную роль в диагностике вида: радиальные лучи и зубчики склеритов в области центра не изменяются в онтогенезе и не зависят от условий жизни (Sire, 1986). Их форма, размеры и распределение могут использоваться в систематике и диагностике. Рельеф же свободного каудального поля (бугорки, вытянутые гребни, ктении) появляется гораздо позднее формирования чешуи, и его структуры растут и утолщаются в онтогенезе. Бугорчатые структуры и образуемый ими рельеф кау-

дального поля изменяются в онтогенезе, и эти признаки нецелесообразно использовать в систематике и диагностике. Таким образом, использование в таксономических целях рельефа свободного каудального поля ограничено (Sire, 1986). Вместе с тем, эти структуры могут помочь в определении возраста рыбы, так как имеют возрастные особенности.

Последние 50 лет рельеф поверхности и степень развития основных структур чешуи все чаще используется в качестве систематического признака (Oosten, 1957; Casteel, 1972). Эти характеристики позволяют разделять костистых рыб на уровне семейств, а также диагностировать некоторые виды (Kobayasi, 1952, 1953, 1954, 1955). Немаловажно, что половые различия структуры чешуи, как правило, не выражены (см. например, Hollander, 1986), за исключением периода нереста у некоторых видов рыб.

У нототениевых (Nototheniidae, Perciformes) (*Notothenia larseni*, *N. nybelini*, *N. loesha*, *N. tchizh*) выявлена значительная внутривидовая изменчивость топографии чешуйного покрова, вследствие которой альтернативно диагностировать большинство видов (за исключением *N. tchizh*) только по чешуйному покрову невозможно (Шандиков, 1990). Для *N. tchizh*, особенно для *N. tchizh minutus*, характерна минимальная степень развития чешуйного покрова головы, для *N. larseni* – максимальная. Что касается покрытия чешуей (*очешуения*) нижней челюсти – основного признака, по которому *N. nybelini* обособляется от *N. larseni* (Балушкин, 1976а – цит. по: Шандиков, 1990), то у обоих этих видов, а также у *N. loesha* имеется вся серия переходов от голой нижней челюсти к покрытой чешуей. У *N. nybelini* из всех районов ареала, за исключением Южных Оркнейских о-вов, чешуя на нижней челюсти отсутствует. У *N. larseni*, обитающего у скал Шаг и о. Южная Георгия, чешуя всегда покрывает нижнюю челюсть. У *N. larseni* из района о. Буве и Южных Сандвичевых о-вов, рыбы с голой нижней челюстью составляют соответственно 15 и 12%, у *N. nybelini* из района Южных Оркнейских о-вов и у *N. loesha* подобные экземпляры составляют соответственно 70 и 23,3%. Анализ изменчивости чешуйного покрова на внутривидовом уровне выявил достоверные отличия между всеми изученными выборками у видов *N. nybelini*, *N. larseni* и *N. tchizh*.

Несмотря на большую вариабельность, пластические (признаки, выраженные описанием формы и промерами) и *меристические* (признаки, выраженные числом элементов какого-либо органа) характеристики чешуи все же используются для диагностики рыб: число склеритов, лучей и ктений, расположение центра и конфигурация полей, размеры и форма чешуй (Cockerell, Callaway, 1909; Cockerell, 1913; Lagler, 1947; Haque, 1955; Patterson et al., 2002), вариабельность числа склеритов вокруг центра (Barnaby, DeLacy, 1940), а также число годовых колец, строение центра и вариабельность склеритов (для идентификации видов тихоокеанских лососей *Oncorhynchus*) (Коо, 1962). Кроме перечисленных структур учитывают угол наклона гребней склеритов (Takos, 1942, цит. по: Batts, 1964; Matsui, 1949), прерывность или непрерывность склеритов (Pillay, 1951). Извест-



тен половой диморфизм строения чешуи (Norman, 1934) и возрастная изменчивость. Эти черты, подверженные индивидуальной изменчивости также пытались использовать для определения видов. Предпринимались попытки учитывать такие показатели, как присутствие или отсутствие лучей, склеритов, межсклеритных меток, формы этих меток, прерывистость или непрерывность склеритов, положение центра, относительное развитие разных полей чешуи, отношение длины ктений к их ширине, и ширина склеритов на разных полях (Batts, 1964) (см. ниже). Эта система признаков позволила, в частности, идентифицировать камбалообразных Pleuronectiformes определенного региона. Отмечается, что межсклеритные метки служат родовым признаком.

Таким образом, с учетом ряда ограничений<sup>1</sup>, поверхностный рельеф все же можно использовать для характеристики отдельных таксонов. Например, у карповых Cyprinidae (Cypriniformes) присутствие или отсутствие радиальных лучей на разных полях служит таксономическим признаком (Chu, 1935). У карповых из Китая они всегда имеются, за редким исключением (некоторые чешуи передней части тела щуковидных лещей *Luciobrama*, толстолобиков *Hypophthalmichthys*, пестрых толстолобов *Aristichthys*). Лучи присутствуют на краниальном поле чешуи представителей подсемейств Schizothoracinae, Cyprininae, Leuciscinae и всегда отсутствуют в других подсемействах, за исключением трегубок *Opsariichthys* и закко *Zacco* (Leuciscinae), чешуя которых содержит лишь один-два коротких неполных луча на краниальном поле. Представители подсемейства Abramidinae (рыбцы *Vimba*, *Metzia*, *Blicca*) полностью утратили радиальные лучи на краниальном поле. Лучи на вентральном и дорсальном полях развиты и у густеры, в некоторых родах Leuciscinae, но практически отсутствуют в других подсемействах. Вероятно, в процессе эволюции формирование радиальных лучей шло у карповых двумя различными путями. Первый привел к исчезновению лучей на краниальном, дорсальном и вентральном полях, а второй – к сохранению лучей на всех полях. Некоторые группы карповых может характеризовать число лучей чешуи на разных полях. У представителей большинства родов Cyprininae и Gobioninae лучи каудального поля многочисленны, сближены и параллельны. У Cyprininae группы этих лучей обычно продолжают лучи вентрального и дорсального полей, а лучи краниального поля также многочисленны. Если число лучей каудального поля мало или имеет среднее значение (большинство родов Leuciscinae, Chondrostomatinae, Abramidinae), то они разрозненны и формируют веерообразный рельеф.

Характеристики чешуи позволяют сгруппировать растительноядных карповых Cyprinidae Северной Америки в несколько подсемейств (Cockerell, Callaway,

---

<sup>1</sup> Например, изучение морфологии чешуи *Barbus arabicus*, *B. exolatus*, *Labeo niloticus* (Cyprinidae) и *Lates niloticus* (Centropomidae) выявило сильную вариабельность и невозможность выделения типичных для вида чешуй для использования в таксономических целях (Jawad, 2005).

1909). У Chrosominae (хросомусы *Chrosomus*) чешуя мелкая, с мелкими радиальными лучами вокруг центра; ширина чешуи больше ее длины, форма овальная. У Chondrostominae (*Arctocheilus* Agass., ортодоны *Orthodon*) чешуя мелкая с отчетливо выраженными, но немногочисленными лучами на краниальном поле; лучи каудального поля незаметны, но все же более или менее различимы. У представителей Campostominae (кампостомы *Campostoma*) центр чешуи очень широкий и крупный, лучи располагаются параллельно один другому. У Pimphalinae (толстоголовы *Pimphales*, гибогнатусы *Hybognathus*) центр чешуи невелик, лучи радиально расходятся.

Форма и число ктений и их оснований использовались для дифференциации двух видов косоротых Soleidae (пятнистого тринекта *Trinectes maculatus* и *T. inscriptus*) (Pleuronectiformes). У второго вида число ктений и их оснований меньше, чем у первого, и форма оснований более округлая (DeLamater, Courtenay, 1973).

**Использование сканирующей электронной микроскопии.** В настоящее время сканирующая электронная микроскопия представляет дополнительные данные для диагностики таксонов рыб по микроструктуре чешуи (DeLamater, Courtenay, 1974; Fouda, 1979). Например, несколько видов плоскоголовых Platyccephalidae (Scorpaeniformes) классифицированы в соответствии со строением ктений (Hughes, 1981). На примере серебристого *Pagellus acarne*, красного *P. bogaraveo* и атлантического красного *P. erythrinus* пагелей (Perciformes) показано, что эти близкие виды можно различать по строению чешуи боковой линии (Morales, Fauquet, 1984).

Доказана целесообразность использования сканирующей электронной микроскопии для видовой идентификации рыб, на примере представителей рода *Labeo* (*L. calbasu*, *L. rohita*, *L. gonius*, *L. bata*) (Cypriniformes) (табл. 12) (Kaur, Dua, 2004). Чешуи этих рыб циклоидного типа с шероховатой дорзальной и гладкой вентральной сторонами, хорошо разделены на краниальное, каудальное и латеральные поля. Центр окружен правильно расположенными склеритами, которые прерываются радиальными лучами через одинаковые промежутки. Каудальное поле содержит хроматофоры. Центр имеет различное расположение у разных видов. Отчетливые мальковые метки найдены у *L. calbasu* и *L. rohita*. У этих видов они различаются по размерам, неоднородности и ширине склеритов. У двух других видов мальковые метки не обнаружены, но на этих местах склериты имеют особое расположение. Область ниже центра также различается у разных видов (размер, толщина, особенности строения склеритов). Толщина склеритов, особенности их конфигурации и расстояние между ними различны у разных видов. Кроме того, количество зубчиков склеритов, их размеры, форма и прикрепление видоспецифичны. Заднее поле чешуи придает окраску телу рыб благодаря присутствию бугорков, покрытых кожей с хроматофорами. Показано, что количество, размеры и форма этих бугорков видоспецифичны и отражают

**Таблица 12.** Важнейшие структурные элементы чешуи представителей рода *Labeo* (Cypriniformes), имеющие диагностическое значение (по: Kaur, Dua, 2004)

Характеристика	Вид			
	<i>Labeo calbasu</i>	<i>L. rohita</i>	<i>L. gonius</i>	<i>L. bata</i>
Обычная чешуя: форма	прямоугольная	продолговатая		
размеры	средние	крупные		мелкие
Центр: расположение	центральное	выше геометрического центра	центральное	выше геометрического центра
Мальковая метка	имеется		отсутствует	
Особенные черты	редкие, неполные, широко раздвинутые склериты, диффузный центр	многочисленные, полные, сближенные склериты, острый центр	особенности отсутствуют	
Область ниже центра (размеры, толщина, орнамент склеритов)	толстая, длинные склериты, идущие параллельно длинной оси чешуи	толстая, длинные параллельные склериты	толстая, сферические или закругленные склериты	очень тонкая, компактно расположенные склериты
Зубчики склеритов (размеры, форма, число)	очень мелкие, исчерченные, многочисленные	мелкие, уплощенные с дорзальной стороны, многочисленные	крупные, вытянутые, остrokонечные, многочисленные	очень мелкие, редкие
Хроматофоры (размеры, форма, число, распределение)	мелкие, продолговатые, гладкая верхняя поверхность ограничена верхней частью каудального поля	мелкие, округлые, многочисленные, гладкая верхняя поверхность распределена по заднему полю	мелкие, округлые, зазубренная верхняя поверхности, многочисленные, распределены по заднему полю	мелкие, треугольные, гладко-угловатая поверхность, многочисленные, распределены по заднему полю

Таблица 12. Окончание

Характеристика	Вид			
	<i>Labeo calbasu</i>	<i>L. rohita</i>	<i>L. gonius</i>	<i>L. bata</i>
Регенерирующие чешуи (склериты, конфигурация, орнамент)	склериты невысокие, закругленные с параллельными перевязками	склериты в виде зигзагов, параллельных по периферии	хаотично расположенные петли и полосы	тесно упакованные зигзагообразные петли с параллельными длинными полосками
Чешуи боковой линии: перфорация (передняя, задняя, боковая)		всегда имеются		только передняя и задняя
Передний конец (форма покрывающего чехлика)	округлый или треугольный	округлый или вильчатый	бокаловидный или волнистый	остроконечный или уплощенный или пластинчатый

различия в окраске этих видов. Регенерирующие чешуи, а также модифицированные чешуи органов боковой линии также имеют видоспецифичные черты. Первые характеризуются неупорядоченным расположением склеритов и отсутствием различимого центра. Характер орнамента склеритов на регенерирующей чешуе важно для определения таксона. У изученных видов различаются как орнамент склеритов, так и ширина расстояния между ними и распределение радиальных лучей в этой области. Чешуи латеральной линии имеют длинный прямой центральный канал, идущий от верхнего края каудального поля чешуи к переднему краю. У разных видов этот канал различается по форме, относительной ширине и форме его переднего конца. Форма переднего края чехлика, окружающего канал, неодинакова у всех четырех видов (табл. 12).

Сканирующую электронную микроскопию с успехом применили для дифференциации видов со сходной чешуей. Например, внешне похожа чешуя белого краппи *Pomoxis annularis* и черного краппи *P. nigromaculatus* (Perciformes) (Oates et al., 1993). Однако архитектоника центра различна у этих видов, что позволяет легко их отличать. Рельеф центра и форма окружающих его склеритов различны у видов судаков *Sander* (Perciformes): светлоперого судака *S. vitreum* и канадского судака *S. canadense*, что также делает возможным различать эти виды со сходной макроморфологией чешуи. Те же признаки используются для диагностики видов американских лавраков *Morone* (Perciformes) и дифференциров-

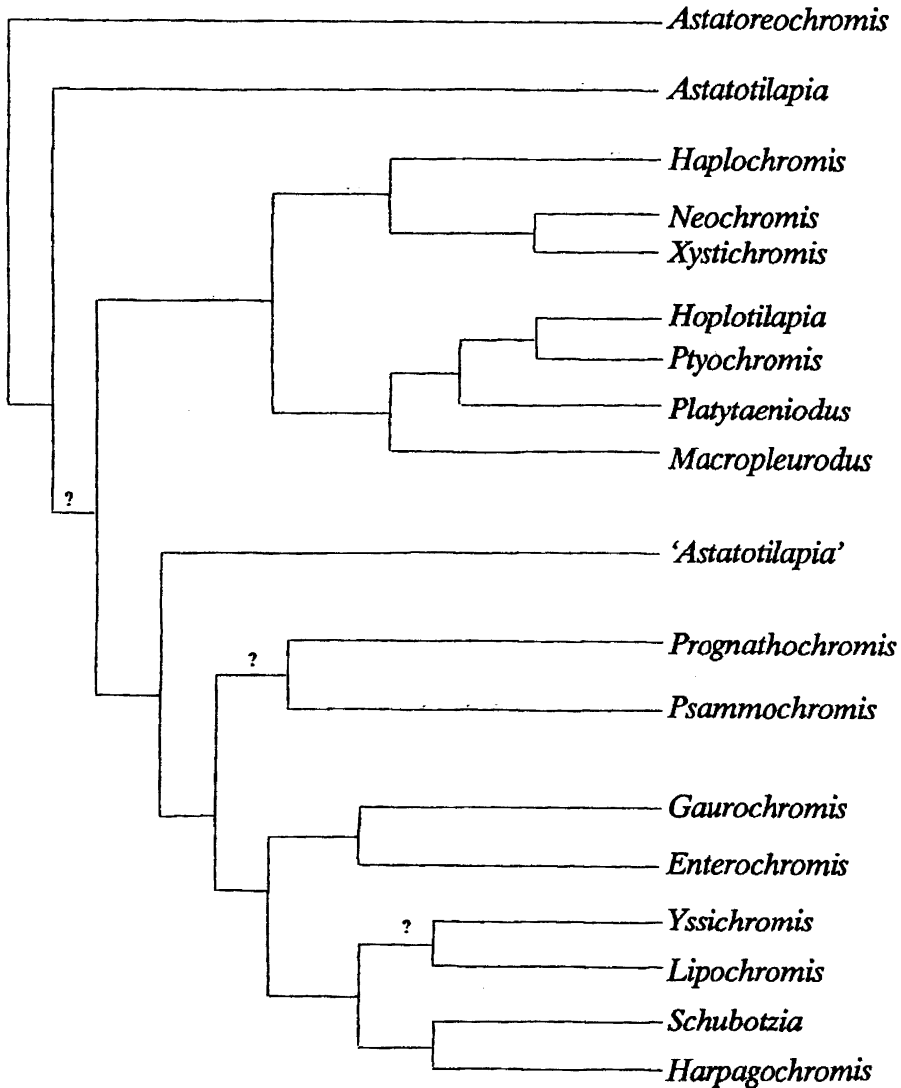


Рис. 45. Кладограмма таксонов хаплохромов (Haplochrominae, Cichlidae, Perciformes), полученная на основе характеристик чешуи и чешуйного покрова (с сокращениями, по: Lippitsch, 1993).

ки обыкновенной щуки *Esox lucius* и щуки-маскинонга *E. masquinongy* (Salmoniformes).

Архитектоника поверхности собственно чешуи и топография чешуйного покрова служат критериями для филогенетических построений системы цихловых Cichlidae (Perciformes) оз. Танганьика на основе кладистического анализа (Lippitsch, 1990, 1992, 1993, 1995, 1998; Takahashi, 2003). Доказывается монофилия установившихся таксонов (*триб*), их филогенетические взаимоотношения и позиция группы в семействе цихловых Cichlidae.

В основе таксономии цихловых Cichlidae (Perciformes) лежит строение трофического аппарата, и многие роды описаны на основе строения щечных и глоточных зубов. Однако широкое развитие параллелизма, конвергенции и дивергенции этого признака, а также результаты селекционных работ существенно

затрудняют филогенетические исследования этой группы. Полезным оказывается сравнение топографии чешуйного покрова и архитектоники поверхности чешуи (Lippitsch, 1993). Для таксономического анализа использовали следующие признаки тонкого строения чешуи.

1) Тип чешуи (циклоидная, слабо ктеноидная, сильно ктеноидная), чешуя с недоразвитыми ктениями.

2) Тип грануляции каудального поля.

3) Конфигурация склеритов («готическая» или «романская»), угол наклона склеритов относительно каудального края чешуи, ориентация относительно центра (в редких случаях склериты завернуты не к центру, а наружу).

4) Степень преобразования склеритов в грануляцию.

5) Размеры сектора грануляции: мелкие –  $<90^\circ$ ; средние –  $90-150^\circ$ ; большие –  $>150^\circ$ .

6) Степень грануляции в области центра.

7) Конфигурация радиальных лучей: простые, расширенные, заполненные фиброзной тканью.

8) Фактура каудального края чешуи: обычная, мягкая, слабо окостеневшая.

9) Форма ктений: короткие, длинные, коготные, конические, цилиндрические, игловидные, изогнутые, крючковидные.

10) Форма зубчиков склеритов: чешуйчатые, удлиненные, затупленные, с перетяжкой.

11) Форма фестонов переднего края чешуи: чешуйчатые, короткие, длинные.

11) Конфигурация первых склеритов краниального поля, ограничивающих фестоны: выпуклая, вогнутая, прямая.

12) Форма гранулярной области каудального поля: секторная, сегментарная, округлая, арочная.

Все эти признаки, вместе с данными о топографии чешуйного покрова, обработанные методом кладистического анализа позволили составить представление о филогенетических взаимоотношениях цихловых Африки и Америки (рис. 45). В сходной работе также с применением кладистического анализа филогенетических взаимоотношений 53 родов цихловых оз. Танганьика также использовались, наряду с целым рядом других морфологических признаков, черты строения чешуи, а именно, характер грануляции каудального края, расположение и форма ктений (Takahashi, 2003). Однако многими авторами подчеркивается трудность отнесения чешуи к тому или иному типу по причине внутривидовой изменчивости и существования переходных форм.

По нашим данным, легко можно диагностировать некоторые виды рыб по специфичным для таксона особенностям рельефа их чешуй, например, представителей семейства Osteoglossidae (Osteoglossiformes) – по необычному строению склеритов и их зубчиков (эл. 16–18), средиземноморского налима (эл. 52) – по характерным двухвершинным зубчикам склеритов, тресковых Gadidae по склеритам, разбитым на валики (эл. 53; 54) и т.д. Таким образом, использование

данных сканирующей электронной микроскопии строения рельефа поверхности чешуи рыб для задач диагностики и таксономии представляется вполне перспективным.

**Примеры диагностики таксонов по строению чешуи.** Диагностика рыб по строению чешуи важна в биологической экспертизе, палеонтологических работах, анализе донных отложений, в археологии. Чешуя анализируется при изучении содержимого желудка хищных рыб (Greenfield et al., 1970; Kimsey, 1954). Опубликовано ряд работ с морфологическими ключами определения чешуи на уровне семейств и видов региональной фауны (например, Lagler, 1947; Batts, 1964; Bilton et al., 1964; Casteel, 1972; Patterson et al., 2002).

Например, по чешуе легко различаются представители семейства мерлузовых Merlucciidae от обитающих вместе с ними у тихоокеанского побережья США и Канады представителей семейства тресковых Gadidae (Gadiformes) (Casteel, 1979). Как уже отмечалось, у всех тресковых радиальные лучи имеются на всех полях чешуи вместе со склеритами, и эти лучи разбивают склериты на отдельные валики (эл. 53; 54). Склериты тянутся параллельно краям чешуи и на латеральных полях сближены. В отличие от тресковых, у мерлузовых радиальные лучи не развиты, а склериты имеются на краниальном и каудальном полях и ориентированы таким образом, что образуют линию в виде угла. На латеральных полях склериты часто выпуклые (или образуют углы) в направлении центра и простираются на краниальное и каудальное поля.

Представляет интерес «Атлас чешуи рыб, обитающих на побережье штата Британская Колумбия (Канада)» (Patterson et al., 2002). Для 46 видов приведены сведения о диагнозе вида, его биологии и ареале, строении чешуи (положение центра, склеритов и радиальных лучей), рисунки рыб и фотографии их чешуи с разных участков тела, а также фрагментов чешуи из придонных отложений (табл. 13). Целый спектр характеристик чешуи используется для диагностики рыб побережья Британской Колумбии с выделением наиболее значимых черт. Например, у американского шэда *Alosa sapidissima* (Clupeiformes) склериты не заходят на каудальное поле, хотя сетчатые структуры все же присутствуют позади прилегающей поверхности.

Выявленные различия в строении чешуи позволили различать пять видов североамериканских тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* ( $n=3035$ ) (Bilton et al., 1964). Межвидовые различия касаются диаметра зоны первого года жизни и присутствия в ней склеритов «пресноводного» периода жизни рыбы; формы рельефа каудального поля чешуи, которые из-за прерывистости склеритов приобретает сетчатый вид; числа полностью развитых склеритов на каудальном поле чешуи; числа прерывистых неполных склеритов на каудальном поле; числа годовых колец (рис. 46). Сетчатый рельеф каудального поля в области, прилегающей к центру, может напоминать лестницу (имеется у нерки *O. nerka*, горбуши *O. gorbuscha*), либо лестницу с добавлением гранулированных струк-

**Таблица 13.** Перечень видов рыб, обитающих у побережья Британской Колумбии (Канада), для которых дана макроморфологическая характеристика чешуи (по: Patterson et al., 2002)

Отряд	Вид
Сельдеобразные <b>Clupeiformes</b>	Американский шэд <i>Alosa sapidissima</i> Атлантическая сельдь <i>Clupea harengus pallasi</i> Тихоокеанская сардина <i>Sardinops sagax</i> Калифорнийский анчоус <i>Engraulis mordax mordax</i>
Лососеобразные <b>Salmoniformes</b>	Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> Кета <i>O. keta</i> Кижуч <i>O. kisutch</i> Нерка <i>O. nerka</i> Чавыча <i>O. tshawytscha</i> Лосось Кларка <i>Salmo clarki clarki</i> Микижа <i>Parasalmo mykiss</i> Тихоокеанский талеихт <i>Thaleichthys pacificus</i>
Трескообразные <b>Gadiformes</b>	Тихоокеанская треска <i>Gadus macrocephalus</i> Тихоокеанский томкод <i>Microgadus proximus</i> Минтай <i>Theragra chalcogramma</i> Орегонская (тихоокеанская северная) мерлуза <i>Merluccius productus</i>
Скорпенообразные <b>Scorpaeniformes</b>	Угольная рыба <i>Anoplopoma fimbria</i> Американский терпуг <i>Hexagrammos decagrammus</i> Пятнистый терпуг <i>H. stelleri</i> Зубатый терпуг <i>Ophiodon elongatus</i> Пестрый (полосатый) терпуг <i>Oxylebius pictus</i> Коричневый морской окунь <i>Sebastes auriculatus</i> Берингоморский морской окунь <i>S. borealis</i> Короткоиглый морской окунь <i>S. brevispinus</i> Медный морской окунь <i>S. caurinus</i> Желтохвостый морской окунь <i>S. flavidus</i> <i>S. maliger</i> Тигровый окунь <i>S. nigrocinctus</i> Бокачио <i>S. paucispinis</i> Оранжевый (канареечный) окунь <i>S. pinniger</i> <i>S. proriger</i>
Окунеобразные <b>Perciformes</b>	Брахиист <i>Brachyistius frenatus</i> Обыкновенный шайнер <i>Cymatogaster aggregata</i> Голубая эмбиотока <i>Embiotoca lateralis</i> Вильчатая белая эмбиотока <i>Phanerodon furcatus</i> Обыкновенная вакка <i>Rhacochilus vacca</i>



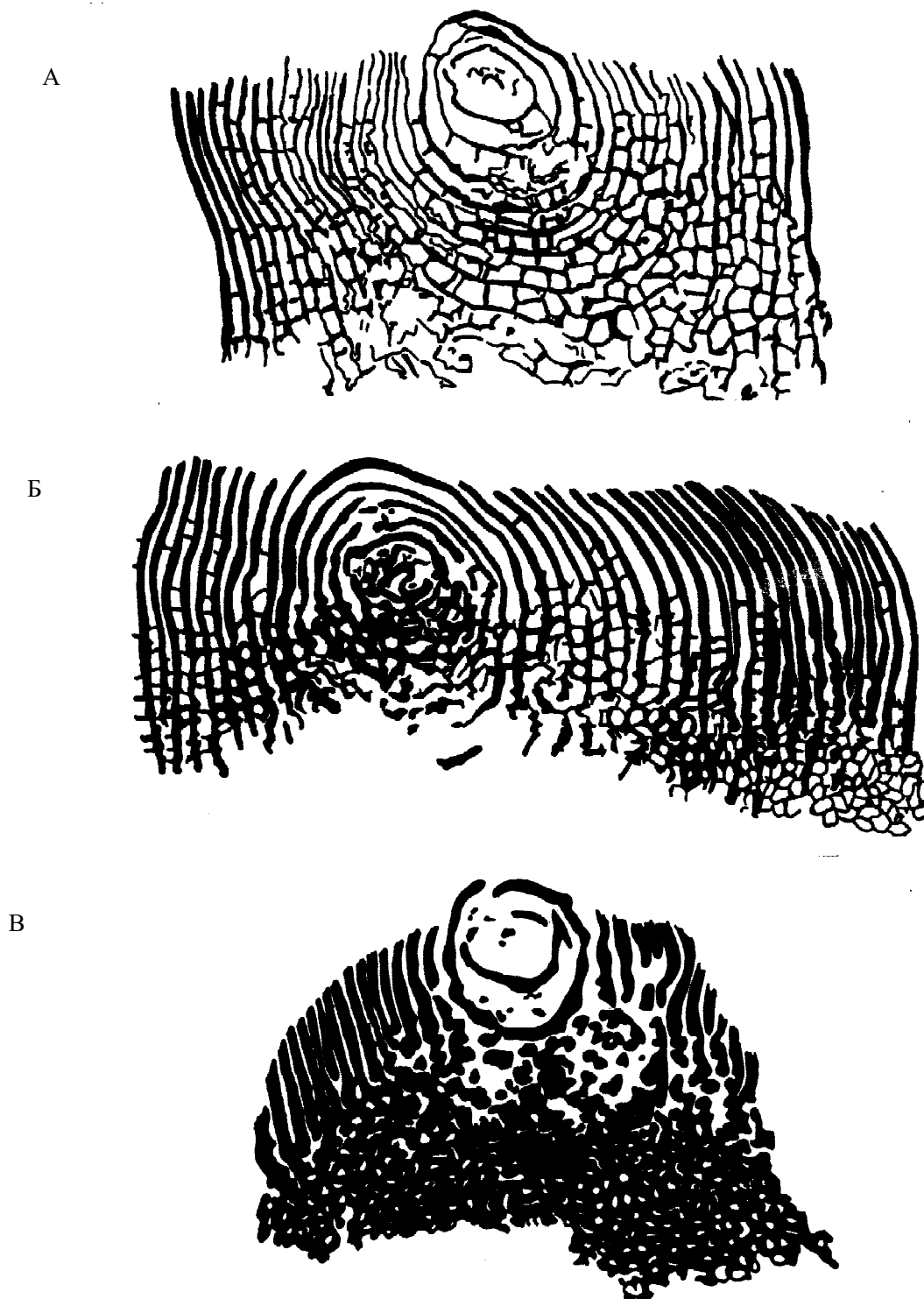
Таблица 12. Окончание

Отряд	Вид
<b>Камбалообразные</b> <b>Pleuronectiformes</b>	<i>Citharichthys stigmaeus</i>
	Американский стрелозубый палтус
	<i>Atheresthes stomias</i>
	Длинноперая камбала <i>Glyptocephalus zachirus</i>
	Палтусовидная камбала <i>Hippoglossoides elassodon</i>
	Белокорый (тихоокеанский) палтус <i>H. stenolepis</i>
	Изопсетта <i>Isopsetta isolepis</i>
	Северная двухлинейная камбала <i>Lepidopsetta bilineata</i>
	Орегонская камбала <i>Lyopsetta exilis</i>
	Парофрис <i>Parophrys vetulus</i>
	Звездчатая (тихоокеанская речная) камбала
	<i>Platichthys stellatus</i>
<i>Pleuronichthys coenosus</i>	
Пятнистая камбала <i>Psettichthys melanostictus</i>	

тур (у некоторых особей горбуши), либо только грануляцию (у всех видов, кроме нерки). Предложенные ключи позволяют определять по чешуе до 100% особей нерки, 95% особей горбуши, 90% кеты *O. keta* и чавычи *O. tshawytscha*, от 14 до 67% кижуча *O. kisutch*.

**Определительная таблица видов тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* Северной Америки по строению чешуи (с сокращениями, по: Bilton et al., 1964)**

1. Имеется, по крайней мере, одно «пресноводное» кольцо. Склериты первого года жизни тонкие, сближены, образуют кольцо диаметром 1,10 мм или меньше ..... 2
- «Пресноводное» кольцо отсутствует. Склериты первого года жизни прочные, широко раздвинуты, диаметр кольца первого года жизни равен 1,11 мм или больше ..... 5
2. Рельеф каудального поля чешуи лестничный ..... **Нерка *O. nerka***
- Рельеф каудального поля отсутствует, а если имеется, то глобулярный ..... 3
3. Более одного «морского» годового кольца ..... **Чавыча *O. tshawytscha***
- Только одно «морское» годовое кольцо ..... 4
4. 13 и более разбитых склеритов на каудальном поле ..... **Кижуч *O. kisutch***
- 12 и менее разбитых склеритов на каудальном поле ..... **Кижуч *O. kisutch* или чавыча *O. tshawytscha***
5. Сетчатость на каудальном поле отсутствует ..... **Чавыча *O. tshawytscha***



**Рис. 46.** Характер сетчато-бугорчатого рельефа каудального поля чешуи тихоокеанских лососей Salmonidae (Salmoniformes) (по: Bilton et al., 1964). А – лестничный; Б – лестнично-глобулярный; В – глобулярный.

- Сетчатость на каудальном поле (А) лестничная или (Б) лестнично-глобулярная, или (В) глобулярная (см. рис. 46) ..... 6
- 6. Сетчатость на каудальном поле (А) лестничная или (Б) лестнично-глобулярная ..... **Горбуша *O. gorbuscha***
- Сетчатость на каудальном поле (В) глобулярная ..... 7
- 7. Только одно «морское» кольцо ..... 8
- Более одного «морского» кольца ..... 10
- 8. 8 или более разбитых и/или 6 и более полных склеритов на каудальном поле ..... **Чавыча *O. tshawytscha***
- от 1 до 7 разбитых и/или 3–5 полных склеритов на каудальном поле .....  
..... **Кета *O. keta*, горбуша *O. gorbuscha* или чавыча *O. tshawytscha***
- разбитые склериты отсутствуют на каудальном поле и/или 2 и менее полных склерита имеются на каудальном поле .....  
..... **Горбуша *O. gorbuscha* или кета *O. keta***
- 9. Диаметр первого «морского» кольца равен 1,75 мм или меньше .....  
..... **Горбуша *O. gorbuscha***
- Диаметр первого «морского» кольца изменяется от 1,76 до 2,10 мм .....  
..... **Горбуша *O. gorbuscha* или кета *O. keta***
- 10. 8 и более разбитых и/или 6 и более полных склерита на каудальном поле ..  
**Чавыча *O. tshawytscha***
- 1–7 разбитых и/или 3–5 полных склеритов на каудальном поле .....  
..... **Кета *O. keta* и чавыча *O. tshawytscha***
- разбитые склериты отсутствуют на каудальном поле и/или 2 и менее полных склерита имеются на каудальном поле ..... **Кета *O. keta***

Позднее перечень изученных видов лососевых Salmonidae был дополнен симой *O. masou* и микижей (=радужной форелью) *Parasalmo mykiss* (Mosher, 1969). Для диагностики видов используются, помимо вышеперечисленных, дополнительные признаки, такие как присутствие радиальной исчерченности или склеритов на каудальном поле, длина «плеча» чешуи – расстояние между латеральными краями чешуи в области краниального поля.

Основные черты строения чешуи различаются у разных видов лососевых (только для взрослых особей). Причем наиболее информативны черты строения чешуи, образовавшиеся в первые годы жизни: присутствие пресноводного кольца вокруг центра; число полных склеритов, окружающих центр; присутствие полных или неполных склеритов на каудальном поле; наличие радиальной исчерченности на каудальном поле; число годовых меток на пресноводном кольце.

Приведем несколько примеров.

**Горбуша *O. gorbuscha*.** Чешуя мелкая относительно размеров тела; единственное зимнее или годовое кольцо; отсутствие пресноводного кольца вокруг центра; сильная вариабельность рельефа каудального поля, иногда имеются ра-

диальная исчерченность, склериты на каудальном поле или более шести полных склеритов за центром.

Кета *O. keta*. Чешуя крупная относительно размеров тела. Отсутствие пресноводной зоны вокруг центра; менее семи полных склеритов за центром (обычно 0–3) на каудальном поле; мощная гранулярная сетчатость между краниальным и каудальным полями; округлая форма каудального поля с радиальной исчерченностью; отсутствие полных склеритов или их сегментов на каудальном поле. Чешуя имеет более «раскрытый вид», с широким плечом.

Нерка *O. nerka*. Чешуя имеет удлиненную пресноводную зону вокруг центра и часто одну-две годовые метки. Морская зона имеет, как правило, две-три годовые метки. Более шести полных склеритов лежат за центром. Склериты не так отчетливо выражены как у кеты. Краниальное поле неширокое в месте перехода в каудальное поле. Плечо чешуи не такое широкое как у кеты. Каудальное поле чистое, без исчерченности. Иногда имеются метки вдоль края чешуи, но они никогда не образуют концентрического рисунка.

Кижуч *O. kisutch*. Чешуя крупная. Пресноводная зона варьирует по ширине и обычно имеет одну-две годовые метки. Широкая морская зона обычно имеет одну годовую метку, но иногда и две (у аляскинских и азиатских рыб). Склериты хорошо различимы. Часто чешуи сжаты на проксимальном отделе краниального поля. Более шести полных склеритов за центром на каудальном поле. От чавычи отличается более широкой пресноводной зоной, более многочисленными полными склеритами за центром на каудальном поле, отсутствием или слабой выраженностью сетчатости на каудальном поле.

Чавыча *O. tshawytscha*. Обычно шесть (иногда семь-восемь) полных склеритов за центром на каудальном поле. Радиальная исчерченность хорошо выражена. Склериты редко продолжают на каудальное поле, а если имеются, то только в виде плохо различимой круговой исчерченности. На некоторых чешуях имеется сетчатость. Первая морская зона обычно широкая, с четырьмя (реже пятью) годовыми метками, и имеет многочисленные склериты.

#### Определительная таблица для диагностики некоторых лососевых *Salmonidae* по размерам и строению чешуи (по: Mosher, 1969)

1. Пресноводная зона вокруг центра отсутствует ..... 2  
– Пресноводная зона вокруг центра имеется ..... 5
2. Чешуя мелкая относительно размеров тела ..... Горбуша *O. gorbuscha*  
– Чешуя крупная относительно размеров тела ..... 3
3. Семь и более полных склеритов лежат за центром . Чавыча *O. tshawytscha*  
– Менее семи полных склеритов лежат за центром ..... 4
4. Радиальная исчерченность хорошо выражена ..... Кета *O. keta*

- Радиальная исчерченность отсутствует, если имеются метки на каудальном поле, то они параллельны краю чешуи, но не концентрические .....  
..... **Нерка *O. nerka***
- 5. Радиальная исчерченность отсутствует ..... 6
- Радиальная исчерченность имеется ..... 8
- 6. Не более шести полных склеритов лежат за центром на каудальном поле .....  
..... **Нерка *O. nerka***
- Более шести полных склеритов лежат за центром на каудальном поле ..... 7
- 7. Сетчатость имеется, гранулярная. Чешуи крупные. Присутствует одна или более нерестовых меток .....  
**Микижа *Parasalmo mykiss*** (в оригинале – радужная форель *Salmo gairdneri*)
- Сетчатость отсутствует, но если имеется, то паутинная. Чешуи мелкие. Нерестовые метки отсутствуют ..... **Сима *O. masou***
- 8. Склериты отсутствуют на каудальном поле, а если имеются, то слабо выраженные и прерывистые в виде параллельной исчерченности .....  
..... **Чавыча *O. tshawytscha***
- Склериты присутствуют на каудальном поле ..... **Кижуч *O. kisutsh***

Еще одна определительная таблица предложена для пресноводных рыб штата Калифорния (США), где используются в качестве ключей топография основных структурных единиц циклоидной и ктеноидной чешуи (Casteel, 1972).

### Определительная таблица пресноводных рыб Калифорнии (США) по строению чешуи (с сокращениями, по: Casteel, 1972)

- 1. Ктении присутствуют на каудальном поле ..... 2
- Ктении отсутствуют на каудальном поле ..... 4
- 2. Ктении многочисленные и расположены равномерно ..... 3
- Ктении немногочисленные и расположены неравномерно .....  
..... **Карпозубые Cyprinodontidae**
- 3. Радиальные лучи сходятся к центру ..... **Ушастые окуни Centrarchidae**  
(особенно **Сакраментский каменный окунь *Archoplites interruptus***)
- Радиальные лучи располагаются почти параллельно .....  
..... **Кефалевые Mugilidae** (особенно **Лобан *Mugil cephalus***)
- 4. Чешуя циклоидная без радиальных лучей ..... 5
- Чешуя циклоидная с радиальными лучами ..... 6
- 5. Чешуя с хорошо развитыми краниальным и каудальным полями или вообще без полей ..... **Корюшковые Osmeridae** и **Лососевые Salmonidae**
- Все четыре поля хорошо развиты; центр занимает центральное положение ...  
..... **Горный валец *Prosopium williamsoni***

6. Первичные лучи имеются на краниальном и каудальном полях .....  
 ..... **Чукучановые Catostomidae**  
 – Первичные лучи отсутствуют либо на краниальном и каудальном полях ..... 7
7. Первичные лучи имеются на краниальном поле, но отсутствуют на каудальном поле ..... 8  
 – Первичные лучи отсутствуют на краниальном поле, но имеются на каудальном поле ..... **Карповые Cyprinidae**
8. Склеритов гораздо меньше на латеральном поле, чем на краниальном поле .  
 ..... **Карпозубые Cyprinodontidae**  
 – Число склеритов на латеральном поле почти равно их числу на краниальном поле ..... **Живородковые Embiotocidae**

Анализ чешуи рыб позволил определить пищевой рацион обыкновенного дельфина *Delphinus delphis* (Cetacea, Mammalia), обитающего у восточного побережья Ионического моря и интенсивно изучающегося здесь в течение многих лет. Визуально различить рыб, добываемых дельфинами, не представлялось возможным, поэтому производили сбор плавающей на воде чешуи сразу же после питания дельфинов. Сбор чешуи вели в течение четырех лет (57 сборов за 35 дней), и всего было собрано 321 чешуя. Фотоснимки каждой из чешуй сравнивали с эталонными образцами из атласа чешуи местных рыб. Этот анализ показал, что все рыбы принадлежат к сельдеобразным Clupeiformes, которые и являются основным пищевым объектом обыкновенного дельфина. Из собранной чешуи 51% составляли чешуи европейской сардины *Sardina pilchardus* и круглой сардинеллы (алаша) *Sardinella aurita* (дифференцировать эти виды не смогли), а 49% – европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* (Agazzi et al., 2003).

У энзелийского пузанка *Caspialosa caspia knipowitschi* (из Туркмении) лучи на каудальном поле не образуют со средней линией чешуи таких острых углов как у типичного пузанка *C. caspia* (из Каспийского моря) (Берг, 1949).

У океанических сельдей *Clupea* (Clupeiformes) отсутствуют большие чешуи (alae) у основания хвостового плавника, килевые чешуйки развиты слабо (36–48 штук) (Андрияшев, 1954). У атлантической сельди *C. harengus harengus* – килевые чешуйки позади (14–15 штук) и впереди основания брюшных плавников; у тихоокеанской сельди *C. harengus pallasi* – килевые чешуйки в числе 11–13 только позади основания брюшных плавников (Андрияшев, 1954).

У половозрелых самцов мойв *Mallotus* (Salmoniformes) ряд чешуй над боковой линией увеличен и во время нереста эти чешуи, волосовидно разрастаясь, образуют подобную мху полосу; такие же разрастания чешуй покрывают у самцов брюхо и полосу над основанием анального плавника (Андрияшев, 1954).

У аргентиновые *Argentinidae* (Salmoniformes) (аргентины *Argentina*) – чешуя крупная, задняя часть чешуй покрыта многочисленными мелкими шипиками (Андрияшев, 1954).

Среди морских лещей Bramidae (Perciformes) у собственно морских лещей *Brama* чешуи на боках тела вытянуты вертикально (высота в 5 раз больше ширины), снабжены вертикальным гребнем, а задний край чешуи без глубокой вырезки. У близкого рода колючих морских ершей *Taractes* боковые чешуи гладкие, но их каудальный край имеет глубокую вырезку (Андрияшев, 1954).

Тихоокеанский белокорый палтус *Hippoglossus hippoglossus stenolepis* отличается от атлантического палтуса *H. hippoglossus hippoglossus* строением чешуйного покрова. У второго крупные основные чешуйки окружены кольцом мелких дополнительных чешуек, а у первого мелкие дополнительные чешуйки менее многочисленны и не окружают основную чешуйку. Основные чешуйки более удлиненны у тихоокеанского белокорого палтуса по сравнению с атлантическим палтусом (Андрияшев, 1954).

Несколько определительных таблиц разработаны для камбалообразных Pleuronectiformes. Например, для определенного региона (Puget Sound, штат Вашингтон) США (Batts, 1964). В ней используется целый ряд признаков чешуи. Чешую брали с 12 участков тела (6 – с дорсальной стороны, 6 – с вентральной) (рис. 10).

**Определительная таблица для диагностики камбалообразных  
Pleuronectiformes Puget Sound по строению чешуи  
(с сокращениями по: Batts, 1964)**

- |    |  |   |
|----|--|---|
| 1. | Лучи имеются на всех полях .....   | .....   |
|    | <b>Восточнотихоокеанская малоротая камбала <i>Microstomus pacificus</i></b>  |   |
| –  | Лучи имеются не на всех полях .....  | 2   |
| 2. | Присутствуют межсклеритные метки .....   | 3   |
| –  | Отсутствуют межсклеритные метки .....  | 5   |
| 3. | Межсклеритные метки похожи на бруски, вытянутые перпендикулярно к склеритам .....  | 4   |
| –  | Межсклеритные марки не похожи на бруски, их форма непостоянна, и они неправильно ориентированные .....   | .....   |
|    | ..... <b>Американский стрелозубый палтус <i>Atheresthes stomias</i></b>  |   |
| 4. | Межсклеритные метки регулярно встречаются на дорсальном, вентральном и краниальном полях .. <b>Американский цитарихт <i>Citharichthys stigmaeus</i></b>                    |   |
| –  | Межсклеритные метки присутствуют на дорсальном и вентральном полях, могут присутствовать или отсутствуют на краниальном поле; если имеются, то не одинаковы по форме ..... | <b>Песчаная камбала <i>Citharichthys sordidus</i></b>   |
| 5. | Имеются склериты .....   | 6   |
| –  | Склериты отсутствуют .....   | <b>Звездчатая камбала <i>Plathichthys stellatus</i></b> |
| 6. | Склериты тянутся непрерывно по всем полям чешуи .....  | .....   |
|    | ..... <b><i>Pleuronichthys coenosus</i></b>  |   |

- Склериты покрывают по крайней мере одно поле ..... 7
- 7. Центр лежит на расстоянии 1/3 длины чешуи от каудального края до краниального ..... **Длинноперая камбала *Glyptocephalus zachirus***
- Центр лежит на расстоянии 1/4 длины чешуи от каудального края до краниального или еще меньше ..... 8
- 8. Площадь краниального поля меньше или примерно равна общей площади вентрального и дорсального полей ..... 9
- Площадь краниального поля больше, чем общая площадь вентрального и дорсального полей ..... 9
- 9. Каудальное поле тянется вперед к центру на расстояние не более дистанции от задних вершин ктений до переднего края оснований ктений, или каудальное поле проходит через центр ..... **Камбала Джордана *Eopsetta jordani***
- Каудальное поле тянется вперед к центру, большее расстояние, чем дистанция от задних вершин ктений до переднего края оснований ктений ..... **Орегонская камбала *Lyopsetta exilis***
- 10. Чешуя ктеноидная ..... 11
- Чешуя циклоидная ..... 14
- 11. Костные утолщения располагаются впереди оснований ктений ..... 12
- Костные утолщения в основании ктений отсутствуют ..... 13
- 12. Отношение длины основания ктения к длине самого ктения (самого длинного) примерно 1:1 ..... **Двухлинейная камбала *Lepidopsetta bilineata***
- Отношение длины основания ктения к длине самого ктения (самого длинного) примерно 1:2 ..... **Пятнистая камбала *Psettichthys melanostictus***
- Отношение длины основания ктений к длине самого ктения (самого длинного) примерно 1:3 ..... **Изопсетта *Isopsetta isolepis***
- 13. Каудальное поле покрыто прерывистыми склеритами или склериты неотчетливые, его части имеют гиалиновую структуру ..... ***Parophrys vetulus***
- Каудальное поле не отличается прерывистыми склеритами, на нем имеется несколько обычных непрерывных склеритов, как продолжение склеритов дорсального и вентрального полей ..... **Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon***
- Каудальное поле не ясно выражено; ктении имеют пирамидальную форму, располагаются под углом 45° к поверхности чешуи ..... ***Platichthys stellatus* × *Parophrys vetulus***
- 14. Склериты плотнее расположены на дорсальном и вентральном полях, чем на краниальном поле, на котором ширина склеритов неравномерная ..... **Белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis***
- Ширина склеритов одинакова на дорсальном, вентральном и краниальном полях ..... **Звездчатая камбала *Platichthys stellatus***
- Склериты плотнее расположены на краниальном поле, чем на дорсальном и вентральном ..... 15
- 15. Большинство склеритов продолжается на каудальное поле ..... 16



- Большинство склеритов не продолжается на каудальное поле; каудальное поле либо гиалиновое или с прерывистыми склеритами, либо с грануляцией, либо с комбинацией грануляции и прерывистых склеритов ..... 17
- 16. Площадь латерального поля примерно в 3 раза меньше площади краниального поля; отношение длины чешуи к ее ширине примерно равно 2:1 .....  
..... **Изопсетта *Isopsetta isolepis***
- Площадь латерального поля примерно в 4 раза меньше краниального поля; отношение длины чешуи к ее ширине равно примерно 1:1 .....  
..... **Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon***
- 17. Каудальное поле не отделено от других полей отчетливой границей; отношение длины чешуи к ее ширине равно примерно 1:1 .....  
..... **Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon***
- 18. Каудальное поле не отделено от других полей отчетливой границей; оно либо гиалиновое, либо гранулярное; каудальное поле может быть неразличимым  
***Platichthys stellatus* × *Parophrys vetulus***
- Каудальное поле отчетливо отделено от других полей ..... ***Parophrys vetulus***  
..... **Двухлинейная камбала *Lepidopsetta bilineata***  
..... **Пятнистая камбала *Psettichthys melanostictus***

Для определения видов камбал (наравне с другими таксономически важными признаками) использовались и другие показатели строения чешуи (Cockerell, 1911).

### **Диагностика видов камбаловых Pleuronectiformes по строению чешуи (с сокращениями, по: Cockerell, 1911)**

- А. Чешуя ктеноидная на верхней и нижней частях тела . Косоротые Soleidae**  
Ктении крупные, в числе 6-7 на верхней части тела и 3-5 на нижней части тела, с хорошо различимой зоной крупных волокон в них основании. ....  
..... **Ахир *Achirus lineatus***
- Зона крупных волокон в основании ктений неразличима ..... 1
- 1. Чешуи узкие с 8-20 радиальными лучами на краниальном поле .....  
..... **Солея *Solea solea***
- Чешуи большие и широкие с примерно 30 лучами ..... ***Symphurus piger***
- Б. Чешуя ктеноидная на верхней «зрячей» части тела и циклоидная на нижней «слепой» части тела..... Камбаловые Pleuronectidae**
- 1. Чешуи большие слегка ктеноидные на верхней части тела ..... 2
- Чешуи мелкие ..... 3
- 2. Дорсальное и вентральное поля чешуи с очень тонкими радиальными лучами  
..... **Сиация *Syacium papillosum***

- Дорсальное и вентральное поля чешуи без лучей. ....  
..... **Крутолобый цитарихт *Citharichthys arcifrons***
- 3. Лучи на краниальном поле чешуи многочисленные и сближенные (эффект тонкой исчерченности; чешуи широкие ..... 4
- Лучи на краниальном поле чешуи немногочисленные ..... 5
- 4. Ктений чешуи верхней стороны тела выходит за край чешуи .....  
..... ***Platophrys constellatus***
- Ктений чешуи верхней стороны тела не выходит за край чешуи, и чешуя имеет вид циклоидной ..... ***Platophrys ocellatus***
- 5. Лучи краниального поля многочисленные, примерно 15–20 на нижней стороне тела и 20 на верхней стороне; ктении в числе 5–7 имеют острый кончик .....  
..... **Зимняя камбала *Pseudopleuronectes americanus***
- Лучей немного ..... 6
- 6. Дорсальное и вентральное поля чешуи лишены лучей, обширные, с сближенными склеритами. .... ***Notosema dilectum***
- Дорсальное и вентральное поля чешуи лишены лучей, небольшие ..... 7
- 7. Чешуи мелкие, с более упорядоченными параллельными лучами .....  
..... **Желтохвостая лиманда *Limanda ferruginea***
- Чешуи крупные, с менее упорядоченными параллельными лучами .....  
..... **Европейская камбала-ерш *Hippoglossoides platessoides***
- В. Чешуя циклоидная на верхней и нижней сторонах тела .....  
..... Камбаловые *Pleuronectidae***
- 1. Чешуи очень мелкие, удлинненно-овальные с несколькими лучами на краниальном поле ..... **Красная камбала *Glyptocephalus cynoglossus***
- Чешуи более широкие с многочисленными лучами на краниальном поле ..... 2
- 2. Чешуи крупнее, их размеры на нижней стороне тела примерно в 2 раза меньше таковых на верхней части тела ..... ***Lophopsetta maculata***
- Чешуи крупнее, на нижней стороне тела они не столь малы как на верхней .....  
..... **Четырехпятнистая камбала *Paralichthys oblongus***

Сходно построены определительные таблицы для тресковых Gadidae, мерлузовых Merlucciidae (Gadiformes) и др.

Например, у долгохвостых Macrouridae ктении очень длинные, а у тресковых Gadidae и мерлузовых Merlucciidae – чешуя циклоидная. У последних чешуя без лучей характерна для Merlucciinae, Phycinae, Gaidropsarinae, а чешуя с многочисленными лучами – для Gadinae, Brosminae. Далее виды различаются по форме, размерам чешуи и деталям строения. Для некоторых американских карповых Cyprinidae в качестве видовых признаков использовалась форма, размеры чешуи, положение центра, число лучей на каудальном поле (Cockerell, 1911).

Изучение возрастных изменений структуры чешуи у рыб Маньчжурии продемонстрировало значительные возрастные различия такого показателя как число лучей на краниальном и каудальном полях (Matsui, 1949). Например, у сазана

*Cyprinus carpio* по мере роста рыбы (с 15 до 76 см) число лучей на краниальном поле возрастает от 13 до 55, а на каудальном поле – от 11 до 57. Эта прямая зависимость между длиной тела рыбы и количеством лучей на чешуе не всегда прослеживается: у серебряного карася *Carassius auratus* при увеличении длины тела с 31 до 72 см, число лучей на краниальном поле растёт от 16 до 51, но на каудальном поле изменяется в неправильной последовательности – 8, 12, 3, 4, 1, 1, 3, 6. Все же в определительной таблице используются не только качественные, но и количественные показатели.

### Определительная таблица некоторых пресноводных рыб Маньчжурии (Cypriniformes, Salmoniformes) по чешуе (по: Matsui, 1949)

- А.** Радиальные лучи имеются на краниальном и каудальном полях чешуи:
1. Они многочисленны на краниальном поле ..... **Сазан *Cyprinus carpio***  
– Они малочисленны на краниальном поле ..... 2, 3, 4
  2. Х-образные крупные лучи, 2–6 лучей на краниальном поле, 1–4 луча на каудальном поле, 1–2 луча на латеральном поле .....  
..... **Серебряный карась *Carassius auratus***
  3. 1–12 лучей на краниальном поле, 14–63 луча на каудальном поле, гребни склеритов образуют крупные волны на каудальном поле .....  
..... **Белый амур *Stenopharyngodon idella***
  4. 3–4 луча на краниальном поле, 36–54 луча на каудальном поле, склериты узкие и имеют V-образную форму ..... **Черный амур *Mylopharyngodon piceus***
- Б.** Лучи отсутствуют на краниальном поле, и имеются только на каудальном поле
1. Склериты развиты на каудальном поле, в виде концентрических кругов ..... 2,3  
– Склериты на каудальном поле развиты, но отличаются по форме от склеритов на краниальном поле ..... 6
  2. Чешуи овальной формы, лучи немногочисленные .....  
..... **Обыкновенный верхогляд *Erythroculter erythropterus***
  3. Чешуи тюльпанообразные ..... 4, 5
  4. 4–10 лучей ..... **Чернобрюшка *Xenocypris macrolepis***
  5. 12–25 лучей ..... **Корейская востробрюшка *Hemiculter leucisculus***
  6. Склериты каудального поля слегка напоминают таковые краниального поля; концентрические склериты прерываются лучами ..... 7–10
  7. Чешуи овальной формы, крупные относительно длины тела, центр сдвинут вперед, 5–35 лучей ..... **Уклей *Culter mongolicus***
  8. Чешуи круглые, маленькие относительно длины тела, центр лежит посередине чешуи, 13–20 лучей ..... **Короткохвостый уклей *Culter brevicauda***
  9. Чешуи круглые, центр лежит посередине чешуи, 10–36 лучей, склериты на каудальном поле (напротив правой средней линии) V-образной формы (справа-налево) ..... **Амурский белый лещ *Parabramis pekinensis***

10. Склериты на каудальном поле разбиты лучами и волнообразные ..... 11
11. Срединная часть края каудального поля резко выдается, чешуи длинные ....  
..... **Усатый голавль** *Squaliobarbus curriculus*
- Срединная часть края каудального поля выдается не резко, чешуи широкие  
..... **Желтощёк** *Elopiichthys bambusa*
- В.** Склериты на каудальном поле не полностью развиты ..... 1
1. Чешуи относительно крупные, центр немного сдвинут назад .....  
..... **Пятнистый конь** *Hemibarbus labeo maculatus (=H. maculatus)*
- Чешуи относительно малы, центр сдвинут далеко назад .....  
..... **Конь-губарь** *Hemibarbus labeo*
- Г.** Лучи имеются на краниальном поле, но отсутствуют на каудальном поле 1–4
1. Чешуи удлинённо-овальные, крупные относительно длины тела, центр сдвинут вперед, несколько склеритов имеется на каудальном поле .....  
..... **Китайский окунь** *Siniperca chuatsi*
2. Чешуи овальные на той стороне, где имеются многочисленные шипики на краю каудального поля ..... **Головешка-ротан** *Perccottus glehni*
3. Чешуи имеют форму веера, крупные и толстые, с хорошо развитыми лучами  
..... **Змееголов** *Channa (=Ophiocephalus) argus*
4. Чешуи удлинённо-овальные, с 1–3 складками, склериты концентрические на краю каудального поля ..... **Амурская щука** *Esox reicherti*
- Д.** Лучи отсутствуют на краниальном и каудальном полях ..... 1
1. Чешуи круглые или почти круглые ..... 2, 3
- Чешуи овальные или удлинённо-овальные ..... 4–6
2. Чешуи круглые с плохо различимыми годовыми кольцами .....  
..... **Сиг-хадары** *Coregonus chadary*
3. Чешуи почти круглые с хорошо различимыми годовыми кольцами .....  
..... **Уссурийский сиг** *Coregonus ussuriensis*
4. Чешуи овальные, относительно маленькие, с несколькими склеритами .....  
..... **Ленок** *Brachymystax lenok*
5. Чешуи удлинённо-овальные, грушевидные, крупнее, с многочисленными склеритами ..... **Таймень** *Hucho taimen*
6. Чешуи удлинённо-овальные, крупные, с многочисленными склеритами .....  
..... **Обыкновенный толстолобик** *Hypophthalmichthys molitrix*

Изучение чешуи (899 чешуй) 12 видов карповых Cyprinidae (Cypriniformes) (Grginčević et al., 1987) показало, что чешуя имеет округлую или слегка овальную форму у всех видов, и только у линя *Tinca tinca* – она узкая и продолговатая. Количество и строение радиальных лучей чешуй видоспецифичны. Первичные, вторичные и неполные лучи имеются на краниальном и каудальном полях, на дорсальном и вентральном (латеральных) полях лучи встречаются редко. Выявлена индивидуальная изменчивость в строении лучей. Кроме того, условия обитания отражаются на строении лучей. Например, оно отличается у

золотого карася *Carassius carassius* и серебряного карася *C. auratus gibelio* из озера и болота.

Детально изучено строение чешуй у карповых Cyprinidae из Китая (Chu, 1935). Наиболее яркие отличия чешуи обнаружены на уровне подсемейств (табл. 14).

**Leuciscinae:** строение чешуй сильно варьирует. Размеры чешуи изменяются от больших до очень маленьких. Радиальные лучи имеются или отсутствуют на краниальном поле, обычно отсутствуют или иногда имеются на дорсальном и вентральном полях, присутствуют на каудальном поле. Склериты развиты или

**Таблица 14.** Основные типы модификации структур чешуи карповых Cyprinidae (по: Chu, 1935)

- 
1. Радиальные лучи и склериты присутствуют на всех полях чешуи (наиболее примитивный тип строения чешуи) ..... некоторые **Schizothoracinae**
  2. Сохранение лучей на всех полях чешуи, иногда отсутствие лучей на дорсальном и вентральном полях. Дегенерация или модификация склеритов каудального поля в гранулярные структуры и бугорки ..... большинство **Cyprininae**
  3. Сохранение лучей на краниальном и каудальном полях чешуи. Вариабельность присутствия лучей на дорсальном и вентральном полях. Преобразование склеритов каудального поля в цепи четкообразных структур или частичная дегенерация склеритов у старых особей ..... некоторые **Cyprininae**
  4. Сохранение лучей на краниальном и заднем полях. отсутствие лучей на дорсальном и вентральном полях. Склериты имеются на каудальном поле, но более или менее утолщенные или зигзагообразные . некоторые **Leuciscinae**
  5. Сохранение лучей на краниальном и каудальном полях. Обычно отсутствие лучей на вентральном и дорсальном полях. Склериты на каудальном поле частично дегенерировавшие ..... некоторые **Leuciscinae**
  6. Исчезновение лучей на краниальном, вентральном и дорсальном полях. Вариабельность степени грануляции и дегенерации склеритов на каудальном поле некоторые **Leuciscinae, Chondrostomatinae, Abramidinae**
  7. Исчезновение лучей на краниальном, вентральном и дорсальном полях. Постоянное присутствие склеритов на каудальном поле. Развитие «вертикальных разрывов», связывающих лучи и формирующих прямоугольные пространства на каудальном поле ..... некоторые **Leuciscinae**
  8. Исчезновение лучей на краниальном, вентральном и дорсальном полях. Постоянная дегенерация или частичная модификация в бугорки склеритов на каудальном поле ..... **Acheilognathinae, Gobioninae**
  9. Исчезновение лучей на краниальном, вентральном и дорсальном полях. Иногда исчезновения лучей на каудальном поле. Сохранение склеритов на каудальном поле ..... **Hypophthalmichthyinae, некоторые Leuciscinae**
-

более-менее дегенеративны на каудальном поле и видоизменены в бугорки. Центр занимает переднее или центральное положение или смещен вниз от центра чешуи. Родовые различия касаются количества чешуй в боковой линии, прерывистости или непрерывности боковой линии. Видоспецифичны чешуи у *Danioides*. На них развиваются «вертикальные разрывы», связанные с лучами каудального поля и формирующие многочисленные прямоугольные пространства на этом поле. Индивидуальная, внутривидовая и внутривидовая вариабельность перечисленных черт высока.

*Chondrostomatinae*: радиальные лучи отсутствуют на краниальном, вентральном и дорсальном полях (у видов, обитающих в Китае); лучи каудального поля немногочисленные или средней численности, и разделены широкими промежутками. Склериты каудального поля, если имеются, то широкие и выпуклые, никогда не образуют угла по средней линии. Центр занимает переднюю позицию. Степень грануляции каудального поля сильно варьирует у разных родов.

*Abramidinae*: радиальные лучи на краниальном, вентральном и дорсальном полях отсутствуют (за исключением *Metzia takakii*, у которого иногда имеются один-два неполных луча на краниальном поле). Склериты хорошо развиты или частично дегенеративные или видоизмененные в бугорки. Центр сдвинут вперед, иногда расположен ниже геометрического центра чешуи и изредка занимает центральное положение. Если склериты имеются, то они обычно заострены по средней линии. Таксономическое значение имеет непрерывность или прерывистость брюшного киля, покрытого чешуей.

*Acheilognathinae*: лучи полностью отсутствуют на краниальном, дорсальном и вентральном полях. Лучи на каудальном поле волнистые. Центр занимает переднее или центральное положение. Ширина чешуй передней части туловища обычно в два раза больше их длины, но ширина и длина чешуй хвостового стебля сходны, или длина их больше ширины. Таксономическое значение имеют непрерывность или прерывистость боковой линии, число и размеры чешуй вдоль боковой линии.

*Nurphthalmichthyinae*: форма чешуй колокольчатая; лучи отсутствуют на краниальном, дорсальном и вентральном полях. Число лучей на каудальном поле изменяется от 1 до 10. Склериты всегда хорошо развиты. Они широкие и концентрические, соединяются с латеральными. Центр занимает центральное положение или сдвинут назад. Число чешуй в боковой линии более 100.

*Gobioninae*: лучи всегда отсутствуют на краниальном, вентральном и дорсальном полях. Каудальное поле вытянутое и гранулированное. Центр сдвинут вперед. Чешуи крупные. Их численность средняя – от 30 до 60 в боковой линии.

*Syprininae*: лучи всегда присутствуют на краниальном поле, кроме нескольких чешуй в передней части туловища у представителей некоторых родов. Лучи хорошо развиты на вентральном и дорсальном полях. Склериты на каудальном поле обычно дегенеративные, и здесь присутствуют гранулярные структуры –

бугорки разных размеров и плотности. Чешуи крупные или средних размеров, примерно 20–50 в латеральной линии. Каудальное поле вытянутое и его лучи удлиненные, многочисленные, тесно расположенные, но иногда редкие и хорошо выраженные. Центр сдвинут вперед. Таксономическое значение имеет число чешуй в боковой линии.

*Schizothoracinae*: лучи присутствуют на всех полях. Склериты каудального поля соединяются со склеритами боковых полей. Чешуи очень мелкие, 95–110 в боковой линии, сферические или близкие к сферическим, слабо перекрываются или вообще изолированные. Центр занимает центральное положение или сдвинут вниз. Имеется «расщеп» – крупные чешуи вокруг анального отверстия.

Предложена определительная таблица для диагностики по чешуе пресноводных рыб Великих озер (США) на уровне семейств (Lagler, 1947).

### Определительная таблица семейств пресноводных рыб Великих озер по строению чешуи (по: Lagler, 1947)

1. Чешуя толстая, почти ромбовидная, без различимых склеритов ..... Панцирниковые **Lepidosteidae**  
– Чешуя тонкая, не ромбовидная, с различимыми склеритами ..... 2
2. Склериты расходятся ко всем краям чешуи радиально от воображаемой поперечной линии на уровне центра ..... Амиевые **Amiidae**  
– Склериты не расходятся ко всем краям чешуи радиально от воображаемой поперечной линии на уровне центра ..... 3
3. Радиальные лучи, если имеются, то более или менее поперечные; склериты поперечные ..... Сельдевые **Clupeidae**  
– Радиальные лучи, если имеются, более или менее расходятся от центра; склериты не поперечные ..... 4
4. Чешуя циклоидная ..... 5
5. Первичные лучи отсутствуют ..... 6
6. Склериты обычные, идут более или менее параллельно краям чешуи, но не точно концентрически ..... 7
7. Лучи всегда отсутствуют на мелкой чешуе, но иногда вторичные неполные лучи имеются на крупной чешуе, снаружи от первого годового кольца, обычно на каудальном поле. Центр хорошо выражен, обычно имеет поперечную овальную форму, расположен центрально или сдвинут к каудальному краю. Хорошо различимы 4 поля, благодаря ориентации склеритов. Ширина чешуи больше ее длины ..... Сиговые **Coregonidae**  
(а) Лучи отсутствуют. Центр вытянутый овальный. Поля выражены слабо. Длина чешуи больше ее ширины ..... Лососевые **Salmonidae**  
(б) Лучи отсутствуют, центр плохо различим и сильно сдвинут к краниальному краю зрелой чешуи. Склериты каудального поля слегка изогнуты, повторяют контуры заднего края чешуи ..... Корюшковые **Osmeridae**

- (в) Вторичные лучи развиты только на краниальном поле. Центр лежит ниже середины. Склериты каудального поля слабо развиты, но образуют концентрические кольца ..... Атериновые **Atherinidae**
8. Склериты обычные, но не параллельны краям чешуи, а более вытянутые. Чешуи почти квадратной формы ..... Умбровые **Umbridae**
- (а) Склериты обычные и почти концентрические, чешуя круглая ..... Тресковые **Gadidae**
- (б) Склериты имеют необычный вид, придают зазубренный вид поверхности чешуи, идут параллельно краю чешуи. Чешуя вытянутая овальная ..... Угрёвые **Anguillidae**
9. Первичные радиальные лучи имеются ..... 10
10. Первичные лучи развиты на краниальном и каудальном полях, центр занимает центральное положение или лежит ниже ..... Чукучановые **Catostomidae**  
(эти признаки характерны также для сазана *Cyprinus carpio*, серебряного карася ..... *Carassius auratus*, ринихтов *Rhinichthys*, *Pfrille*, хросомусов *Chrosomus*)
- (а) Первичные лучи имеются только на каудальном поле (иногда присутствуют вторичные лучи на латеральных полях). Центр занимает базальное или нижебазального положение (центральное или ниже центрального положение у *Notemigonus*) ..... Карповые **Cyprinidae**
- (б) Первичные лучи развиты только на краниальном поле ..... 11
11. Передний край чешуи имеет глубокие выемки в местах окончания первичных лучей ..... Щуковые **Esocidae**
- Передний край чешуи не имеет глубоких выемок. Лучи и склериты отчетливые ..... 12
12. Передне-боковые углы острые закругленные (с один или двумя характерными впадинами на боковом краю сразу же за этим углом). Боковая граница краниального поля ясно выражена, благодаря конфигурации склеритов. Вторичные лучи имеются на каудальном поле крупных чешуй ..... Лупоглазковые **Hiodontidae**
- Передне-боковые углы широкие, закругленные (впадины на боковом краю всегда отсутствуют), боковая граница краниального поля не отмечена особой конфигурацией склеритов. Вторичные лучи отсутствуют ..... Карпозубые **Cyprinodontidae**
13. Передний край чешуи не расчленен возле окончаний лучей. Лучи и склериты слабо развиты и плохо различимы ..... Атериновые **Atherinidae**
14. Чешуя ктеноидная ..... 15
15. Лучи отсутствуют, ктении образуют один ряд .. Перкопсовые **Percopsidae**
- Лучи имеются ..... 16
16. Каудальное поле вытянутое, не содержит оснований предыдущих ктений, ктении образуют один ряд ..... Афредодеровые **Aphredoderidae**



17. Каудальное поле вытянутое, с основаниями предыдущих ктений или без них. Ктении образуют два или более рядов ..... 18
18. Ктении присутствуют только на краю каудального поля, а на самом поле – только в виде оснований предыдущих разрушенных ктений ..... 19
19. Передний край чешуи не дольчатый ..... 20
20. Ширина основания предыдущих разрушенных ктений не больше его длины. Ктении не такие крепкие как некоторые видоизмененные ктении ..... 21
21. Ктении едва расширяются по сравнению с их коническими основаниями. Бока оснований ктений не расширяются вперед. Верхушки ктений обычно не разделяются ..... Серрановые **Serranidae**  
– Ктении расширяются в основании. Боковые стороны оснований расширяются вперед. Верхушки ктений разделяются на две части ..... Горбылевые **Sciaenidae**
22. Ширина основания ктений предыдущего ряда больше его длины. Ктении мощные ..... **Etheostomatinae**
23. Передний край чешуи дольчатый ..... **Percinae, Luciopercinae** (Окуневые **Percidae**)
24. Ктении имеются на большей части каудального поля ..... Ушастые окуни **Centrarchidae**

Чешуи представителей семейств карпозубовых Cyprinodontidae (Cyprinodontiformes) и ушастых окуней Centrarchidae (Perciformes) также можно различать по целому ряду признакам (табл. 15).

**Таблица 15.** Черты различий строения чешуи карпозубых Cyprinodontidae и ушастых окуней Centrarchidae (по: Lagler, 1947)

Характеристика чешуи	Cyprinodontidae	Centrarchidae
Склериты имеются на краниальном и латеральных полях	Склеритов на латеральных полях вдвое меньше, чем на краниальном поле	Склеритов на латеральных полях столько же, сколько и на краниальном поле
Радиальные лучи	Лучи выглядят как неправильно ориентированные линии	Лучи выглядят как прямые линии
Ктении	Отсутствуют	Иногда имеются, часто развиты слабо, не выдаются за край чешуи
Отложения кристаллов в матриксе вентральной части чешуи	То же	Часто имеются в крупных чешуях

Определительная таблица для 34 видов рыб, обитающих в оз. Кариба (Замбия), также позволяет определять их по строению чешуи (Balon, 1974).

**Определительная таблица видов рыб, обитающих в оз. Кариба по строению чешуи (по: Balon, 1974)**

(SL – стандартная длина тела; а – длина чешуи вдоль тела;

б – высота чешуи поперек длинной оси тела)

1. Склериты образуют цепочки ..... 2
- Склериты не образуют цепочки ..... 3
2. Чешуя очень мелкая (меньше 0,5% SL), овальная .....  
... **Африканский речной угорь *Anguilla nebulosa labiata*** (Anguilliformes)
3. Склериты ориентированы в дорсо-вентральном направлении ..... 4
- Склериты ориентированы по другому ..... 5
4. Чешуи округлые и крупные (3,9% SL) .....  
..... **Танганьикская лимнотрисса *Limnothrissa miodon*** (Clupeiformes)
5. Склериты непрерывные концентрические ..... 6
- Склериты прерывистые неконцентрические ..... 42
6. Радиальные лучи образуют сетчатую (мозаичную) структуру, особенно на каудальном заднем поле ..... **Слонорылые *Mormyridae*** (Mormyridiformes)
- Радиальные лучи не образуют сетчатую структуру ..... 7
7. Длина чешуи больше ее высоты ..... 8
- Длина чешуи меньше ее высоты ..... 11
8. Чешуя овальной формы, центр сдвинут к каудальному краю,  $a = 2,5\% SL$  ...  
..... **Нежный мормиропс *Mormyrops delicious*** (Mormyridiformes)
- Чешуя не овальной формы ..... 9
9. Центр находится по середине чешуи,  $a = 1,5\% SL$  .....  
..... **Мормиропс *Mormyrops longirostris*** (Mormyridiformes)
- Центр лежит не на центре чешуи ..... 51
10. Чешуя круглая,  $a = 3\% SL$  .....  
**Крупночешуйная маркузенция *Marcusenius macrolepidotus*** (Mormyridiformes)
11. Высота чешуи такая же или больше ее длины,  $a = 1,8\% SL$ ,  $b = 2\% SL$  .....  
**Круглорылый гиппотамир *Hippopotamyrus discorhynchus*** (Mormyridiformes)
12. Радиальные каналы располагаются радиально ..... 13
- Радиальные каналы располагаются по-другому ..... 50
13. Радиальные каналы идут от центра ..... 14
- Радиальные каналы идут не от центра ..... 42
14. Край краниального поля разделен на правильные доли ..... 15
- Край краниального поля не разделен на правильные доли ..... 28
15. Радиальные каналы имеются на краниальном и каудальном полях ..... 16
- Радиальные каналы отсутствуют на краниальном и каудальном полях ... 27

16. Один радиальный канал на краниальном поле и четыре или больше – на каудальном,  $a = 3,5\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Африканская рыба-тигр *Hydrocynus vittatus*** (Cypriniformes)  
 – Несколько радиальных каналов ..... 17
17. Примерно шесть радиальных каналов,  $a = 5,2\% \text{ SL}$ ,  $b = 6,1\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Острозубый микралест *Micralestes acutidens*** (Cypriniformes)  
 – Другое число каналов ..... 18
18. Примерно восемь радиальных лучей,  $a = 4,8\% \text{ SL}$ ,  $b = 5,6\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Полосатый алест *Alestes lateralis*** (Cypriniformes)  
 – Другое число радиальных лучей ..... 19
19. Примерно восемь первичных и несколько вторичных радиальных лучей 20  
 – Другое число радиальных лучей ..... 23
20. Чешуи средней величины,  $5,2\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Барбус *Barbus poechii*** (Cypriniformes)  
 – Чешуи других размеров ..... 21
21. Очень крупные чешуи,  $9\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Однополосый барбус *Barbus unitaeniatus*** (Cypriniformes)  
 – Не очень крупные чешуи ..... 22
22. Разветвленные радиальные каналы на каудальном поле,  $9\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Алест-имбери *Alestes (=Brachyalestes) imberi imberi*** (Cypriniformes)  
 – Не разветвленные радиальные каналы ..... 23
23. Более восьми первичных и вторичных радиальных лучей ..... 24  
 – Менее восьми первичных и вторичных радиальных лучей ..... 29
24. Первичные радиальные лучи имеются только на каудальном поле, более 10  
 вторичных радиальных каналов на краниальном поле,  $a = 5,4\% \text{ SL}$ ,  $b = 6,8\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Краснополосый барбус *Barbus fasciolatus*** (Cypriniformes)  
 – Первичные радиальные лучи располагаются по-другому ..... 25
25. Первичные и вторичные радиальные лучи имеются на краниальном и каудальном полях ..... 26  
 – Радиальные лучи располагаются по-другому ..... 41
26.  $a = 6,9\% \text{ SL}$ ,  $b = 7,7\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Болотный барбус *Barbus paludinosus*** (Cypriniformes)  
 $a = 5,7\% \text{ SL}$ ,  $b = 6,2\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Линейно-пятнистый барбус *Barbus lineomaculatus*** (Cypriniformes)  
 – Соотношение иное ..... 27
27. Радиальные каналы только на краниальном поле ..... 28  
 – Радиальные каналы лежат по-другому ..... 41
28. Правильно расположенные фестоны на краниальном краю ..... 29  
 – Фестоны отсутствуют ..... 41
29. Примерно 12–15 радиальных лучей и единственный фестон между соседними лучами ..... 30  
 – Другое число радиальных лучей ..... 33

30. a = 3,2% SL, b = 4,2% SL .....	
..... <b>Саротеродон <i>Sarotherodon andersoni</i></b> (Perciformes)	
– Соотношение другое .....	31
31. a = 5,2% SL, b = 6,4% SL .....	
..... <b>Мозамбикская тилапия <i>Sarotherodon mossambicus mortieri</i></b> (Perciformes)	
– Соотношение другое .....	32
32. a = 2,9% SL, b = 3,6% SL .....	
..... <b>Розовый саргохромис <i>Sargochromis giardi</i></b> (Perciformes)	
– Соотношение другое .....	33
33. Более 14 радиальных каналов и хорошо развитые фестоны между их окончаниями .....	34
– Другое число радиальных каналов .....	39
34. (35) a = 4,0% SL, b = 5,3% SL .....	
..... <b>Зеленый саргохромис <i>Sargochromis codringtoni</i></b> (Perciformes)	
– Соотношение другое .....	35
35. a = 5,2% SL, b = 6,3% SL .....	<b>Тилапия <i>Tilapia rendalli</i></b> (Perciformes)
– Соотношение другое .....	36
36. a = 3,4% SL, b = 4,1% SL .....	
..... <b>Серранохромис <i>Serranochromis microcephalus</i></b> (Perciformes)	
– Соотношение другое .....	37
37. a = 3,3% SL, b = 4,0% SL .....	
..... <b>Хаплохромис <i>Haplochromis carlottae</i></b> (Perciformes)	
– Соотношение другое .....	38
38. a = 3,5% SL, b = 4,5% SL .....	
..... <b>Хаплохромис филандер <i>Pseudocrenilabrus philander</i></b> (Perciformes)	
– Соотношение другое .....	39
39. 17 радиальных каналов, a = 4,4% SL, b = 6,7% SL .....	
..... <b>Апложейлихт <i>Aplocheilichthys johnstoni</i></b> (Cyprinodontiformes)	
– Число каналов и соотношение другие .....	30
40. 10 радиальных каналов, ктении, a = 3,7% SL, b = 5,0% SL .....	
..... <b>Хаплохромис <i>Haplochromis darlingi</i></b> (Perciformes)	
– Число каналов и соотношение другие .....	41
41. Радиальные каналы только на каудальном поле, a = 4,8% SL, b = 5,8% SL .	
..... <b>Замбезийская барилия <i>Barilius zambezensis</i></b> (Cypriniformes)	
– Число каналов и соотношение другие .....	42
42. Склериты наклонены к каудальному краю .....	43
43. Края чешуи в виде диагонального квадрата .....	44
– Края чешуи другой конфигурации .....	46
44. Чешуя удлиненная, a = 6,0% SL, b = 4,5% SL .....	
..... <b>Африканский вальковатый лабео <i>Labeo cylindricus</i></b> (Cypriniformes)	
– Чешуя другой формы .....	45

45. Чешуя более-менее округлая,  $a = 5,0\% \text{ SL}$ ,  $b = 4,5\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Африканский лабео-конгоро** *Labeo congoro* (Cypriniformes)
46. Чешуя с закругленными диагональными краями ..... 47
47. Чешуя удлиненная,  $a = 5,3\% \text{ SL}$ ,  $b = 4,7\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Лунный лабео** *Labeo lunatus* (Cypriniformes)
- Чешуя другой формы ..... 48
48. Чешуя с закругленными диагональными краями,  $a = 4,3\% \text{ SL}$ ,  $b = 4,2\% \text{ SL}$   
**Африканский красноносый лабео** *Labeo altivelis* (Cypriniformes)
49. Чешуя другой формы ..... 50
50. Чешуя без радиальных каналов ..... 51
51. Центр сдвинут к каудальному краю ..... 52
52. Один ряд длинных ктений вдоль каудального края ..... 53
53. Высота чешуи больше ее длины,  $a = 4,3\% \text{ SL}$ ,  $b = 4,2\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Мозамбикский дистиход** *Distichodus mossambicus* (Cypriniformes)
- Соотношение другое ..... 54
54. Чешуи с квадратными краями, их длина равна высоте,  $a = 2,8\% \text{ SL}$ ,  $b = 2,8\% \text{ SL}$  .....  
 ..... **Дистиход** *Distichodus schenga* (Cypriniformes)

**Использование чешуи для идентификации локальных стад рыб.** Ученые-ихтиологи часто сталкиваются с проблемой идентификации отдельных природных популяций рыб. В частности, такая проблема возникает при установлении единицы промыслового запаса того или иного вида в определенном регионе. Данная проблема решалась и решается многими методами от индивидуального мечения рыб до использования молекулярно-генетических маркеров. При этом довольно давно для идентификации дискретных совокупностей с той или иной долей успеха использовались всевозможные популяционные параметры: темп роста, возрастная структура, время достижения половой зрелости, плодовитость, жирность. В связи с тем, что многие из этих и другие особенности образа жизни разных популяций одного и того же вида «записываются» на чешуе, ее строение также может быть использовано для идентификации группировок.

Прежде всего, для идентификационных целей может быть использован общий план строения чешуи, на котором отражается стратегия жизненного цикла популяции. Выше описывалось, что в пределах одного вида рыб могут существовать совокупности, отличающиеся по основным параметрам жизненных стратегий: времени пребывания в реке или море, времени наступления половой зрелости, предельному возрасту, темпу роста. При этом эти параметры отражаются на поверхностной структуре чешуи в виде относительно близко и широко расположенных склеритов, определенной ширины зон годового прироста и числа годовых и дополнительных (прежде всего, мальковых и нерестовых) колец.

Кроме того, отдельные элементы на чешуях разных популяций могут образовываться или не образовываться, и иметь различия в своем строении. По нашим наблюдениям за ростом леща в водоемах разных широт лишь в некоторых

популяциях на чешуе откладывались мальковые кольца. Таким образом, наличие или отсутствие этого дополнительного кольца может служить признаком, по которому можно различать популяции этого вида. Для муксуна из р. Лена и прибрежных районов моря Лаптевых было показано, что разные формы этого вида, различающиеся по местам нереста, хорошо идентифицируются по структуре первого годового кольца на чешуе (Кузнецов, Джабир Махди, 1987).

На протяжении многих лет перед ихтиологами Дальнего востока стоит проблема идентификации стад тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, которые нагуливаются в северной части Тихого океана, а происходят из разных рек Азиатского и Американского континентов. Во многих случаях в выделении стад помогает анализ чешуи рыб. Так, для различения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes) Дальнего Востока и Аляски использовали такой показатель строения чешуи как расстояние между склеритами во второй половине первого года жизни рыбы (Бивен, 1961). Позднее для идентификации стад этого вида кроме числа склеритов использовали и промеры межсклеритных расстояний в первой зоне роста (Каев, 1998), а также целый набор параметров: размер первой морской годовой зоны роста; количество склеритов в ней; расстояние между каждым третьим склеритом (6 промеров, начиная от центра); то же, но к центру чешуи, начиная от последнего зимнего склерита первой морской годовой зоны (Бугаев и др., 2007). Измерения проводили с помощью оптической записывающей системы «Биосоник», с последующей обработкой с использованием программного обеспечения Миллара (Millar, 1987, 1990).

Долгую историю имеет практика использования чешуи для идентификации отдельных стад нерки *Oncorhynchus nerka*. Еще в начале прошлого века Джильберт (Gilbert, 1914–1920, цит. по: Коновалов, 1966) провел сопоставление строения чешуи у разных рас нерки р. Фрейзер. Позже Тагучи (Taguchi, 1948) с помощью анализа строения чешуи предпринял попытку различить камчатские стада нерки. Ф.В. Крогиус (1958) также для различения камчатских стад нерки использовала число склеритов в каждом годовом кольце, размеры каждого периода жизни и года, характер строения склеритов и форму чешуи. Анас (Anas, 1964, цит. по: Коновалов, 1971) с помощью дискриминантной функции по 17 признакам строения чешуи различал бристолюскую и охотоморскую популяции нерки. Довольно успешно с помощью анализа структуры чешуи и состава паразитофауны различал локальные стада нерки С.М. Коновалов (1966, 1971). В качестве признаков чешуи С.М. Коновалов использовал качественно оцененный размер (узкий или широкий) прироста первого морского лета, возраст «покатников», среднюю величину ширины пресноводной зоны чешуи. В.Ф. Бугаев (1978) показал, что идентификации локальных группировок рыб нерки помогает сопоставление зон сближенных склеритов (как уже отмечалось, так автор именуется годовые и дополнительные кольца). Позднее этот же автор отмечал, что стада нерки можно различать по возрастной структуре: соотношению лет, проведенных в реке и в море (Бугаев, 1995) и используя набор промеров, который был приведен выше для кеты (Бугаев, 2007а, б).

Ширина расстояния между склеритами и расположение склеритов, наряду с такими показателями как форма чешуи и ее рельеф, позволяют разделять внутривидовые популяции полосатого лаврака *Morone saxatilis* (Richards, Esteves, 1997). Архитектоника (тонкое строение) склеритов позволяет различать диких и выращенных на рыбозаводных предприятиях рыб, например, красного горбыля *Sciaenops ocellatus* (Perciformes) (Silva, Bumguardner, 1998); микижи *Parasalmo mykiss* (Salmoniformes) (Bernard, Meyers, 1996), тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* (Salmoniformes) (Bilton, Jenkinson, 1977; Бугаев, 1978; Tattam et al., 2003; Watkinson, Gillis, 2003), светлопёрого судака *Sander vitreum* (Perciformes) (Fukuwaka, 1998) и многих других видов.

Для байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Salmoniformes) показано, что ширина костной пластины между склеритами, а также форма склеритов различаются у разных морфо-экологических групп этого вида, различающихся по горизонтальному распределению в оз. Байкал (Тягун, 2004). У прибрежно-пелагической формы ширина пластины между склеритами равна 51–54 мкм; у пелагической – 41–47 мкм; у придонно-глубинной – 41–50 мкм. Размеры склеритов (высота и ширина их оснований) увеличиваются в этом сравнительном ряду (за исключением высоты склерита у пелагического омуля). Все эти показатели демонстрируют не только изменение эластичности чешуи, силы «заякоривания» чешуи в коже, но и особенности прироста чешуи в зависимости от условий обитания.

Следует отметить, что выявлению характерных особенностей строения чешуи для идентификации стад должны предшествовать большие предварительные исследования образа жизни представителей рассматриваемых внутривидовых совокупностей. При этом надо следить, чтобы сравниваемые совокупности были одного иерархического уровня. Так, например, в исследованиях Ф.В. Крогиус (1958) и С.М. Коновалова (1971) выяснилось, что разные стада нерки из озер в бассейне одной реки азиатского побережья Тихого океана могут не иметь ничего общего между собой в особенностях строения чешуи и в то же время походить на стада американского континента. Стадо нерки камчатского оз. Дальнего по чешуе сильно отличается от стада оз. Ближнего, находящегося в 6 км от него, но сходно со стадом оз. Карлук (о. Кодьяк).

Принимая во внимание большую изменчивость в строении чешуи, связанную с флюктуациями многих внешних и внутренних факторов, использование этой структуры для идентификации локальных стад рыб целесообразно проводить (особенно на первых этапах) в комплексе с другими методами: анализом индикаторных видов паразитов, молекулярно-генетической диагностикой, элементного состава чешуи.

Для таких исследований применяются современные методы оптико-компьютерной обработки данных о строении чешуи (например, изучение стад кеты *Oncorhynchus keta* (Watarai, Igarashi, 1992)). Определение принадлежности стада к тому или иному региону воспроизводства – его идентификация – основано на

весьма косвенных оценках. Одним из методов такой идентификации является анализ особенностей строения структуры чешуи для стад из отдельных районов воспроизводства. Предполагается, что некоторые характеристики строения чешуи специфичны для отдельных стад. Таким образом, для того, чтобы провести их разделение, необходимо предварительно собрать материалы по чешуе из отдельных рек и дать их объективные статистические характеристики. Это называется этапом создания *реперной* базы данных. Далее – собирается чешуя от рыб из смешанных морских уловов, и характеристики ее строения сравниваются с реперной базой. На этом основании изучаемых особей относят к тому или иному стаду. Затем определяют долю рыб тех или иных стад в совокупном улове (см., например, Каев, 1998; Бугаев и др., 2007).

Для идентификации различных стад и популяций служат различные химические элементы (кальций, магний, барий, свинец, стронций), накапливающиеся в различных тканях рыб (отолитах, хрусталиках глаз, шипах, мягких тканях), в том числе и в чешуе (см. например, Bagenal et al., 1973; Belanger et al., 1987; Lapi, Mulligan, 1981; Coutant, Chen, 1993; Wells et al., 2000; Gillanders, 2001).



## Глава 5

# ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА В ФИЛОГЕНЕЗЕ КОСТИСТЫХ РЫБ

---

В истории обсуждения возникновения морфологического разнообразия и конвергентного сходства тканевого состава чешуи рыб (эмаль, ганоин, дентин, космин, изопедин) присутствуют как открытия, так и ошибочные представления (см. обзор ранней литературы по: Третьяков, 1936). Одной из широко признанных теорий считалась «теория Гудрича» (см. Северцов, 1949), опубликованная 100 лет назад в 1909 г. Она опиралась на два основных положения: 1) плакоидная чешуя – первичный тип чешуи; 2) диверсификация плакоидной чешуи привела к возникновению космоидной, ганоидной или лепидостеоидной ганоидной чешуи. Б.С. Матвеев (1932) и А.Н. Северцов (1949) рассматривают проблему возникновения и диверсификации чешуи рыб с позиций созданной А.Н. Северцовым «теории филэмбриогенеза». А.Н. Северцов (1949) пишет: «Зависимое от плакоидного зуба или независимое развитие ганоина из мезодермальной ткани, развитие космина за счет преобразования дентина (Гудрич, 1909; Гертвиг, 1874; А.Н. Северцов, 1925) или его вполне самостоятельное образование (Третьяков), самостоятельное образование подслаивающейся костной пластинки изопедина (Гудрич, 1909; Вильямсон, Северцов, 1925) или образование за счет пластинок плакоидных зубов (Гертвиг, 1874) – все эти процессы являются рядом новых дополнительных эмбриональных процессов, шаг за шагом усложнивших первичную плакоидную чешую и представляющих ряд следующих одна за другой надставок-анаболий» (Северцов, 1949, с. 47). Так, первым «огранивающим фактором» возникновения плакоидной чешуи служит уплотнение базального слоя эпидермиса и концентрация под ним подлежащих мезодермальных клеток соединительной ткани. Затем соединительнотканый сосочек, одетый эпидермальным колпачком внедряется в эпидермис. Далее следуют стадии: чешуевидный зачаток, полностью внедренный в эпидермис → погружение зачатка под эпидермис в кориум → образование костной пластинки плакоидного зуба и превращение эпидермальной части в эмалеобразующий орган. Дальнейшее преобразование плакоидной чешуи путем эмбриональных надставок (анаболий) привело к формированию ганоидной и космоидной чешуи, а костная чешуя эволюционировала путем анаболии и выпадения начальных стадий. Эволюция путем анаболии привела к усложнению простой плакоидной чешуи акулообразного предка до состояния сложной ганоидной чешуи (у Holosteoidei, Polypterini, Dipnoi, Stegocephalia). Эволюция путем выпадения начальных стадий – к преобразованию костного ганоидного панциря в легкий костный чешуйчатый покров современных костистых рыб.

В настоящее время считаются несостоятельными представления о том, что исходным типом эласмоидной чешуи была плакоидная. Напротив, чешуя разных типов развивалась самостоятельными путями (и независимо от зубов), и лишь ганоидная и космоидная чешуя связана взаимными переходами (см. рис. 5.3 на с. 118, в: Krejsa, 1979). Однако, предки костистых рыб (Palaeoniscidae) имели ганоидную чешуи, и принципиальное различие между ганоидной и эласмоидной чешуей отсутствует. Например, тело ископаемой *Aetheolepis* покрыто ганоидной, а хвост – циклоидной чешуей (Суворов, 1948). У примитивной рыбы *Calamoichthys calabaricus* (Ganoidei) в составе ганоина ганоидной чешуи обнаружены амелогенные протеины, что позволяет рассматривать ганоин и эмаль как гомологичные ткани и предполагать, что амелогенины появились в эволюции позвоночных гораздо раньше, чем принято считать (Zylberberg et al., 1997). По А.Н. Северцову (1949): «.. в процессе онтогенеза из развития ганоидной чешуи постепенно выпадали стадии развития плакоидного зуба, стадии развития ганоина, стадии развития космина (если он был) и остались лишь стадии развития костной изопединовой пластинки, развивающейся, как указывают более новые исследования, самостоятельно под костными шипами и с ними потом срастающейся» (Северцов, 1949, с. 49).

Вообще миграция (опускание) чешуи с поверхности тела в глубокие кожные карманы и закрепление ее в них посредством специальных морфологических структур представляло собой важный эволюционный процесс, не менее важный, чем утрата эласмоидной чешуей поверхностного ганоина и дентина (Zylberberg, Meunier, 1981). В сценарии эволюции эласмоидной чешуи предполагают ее происхождение от поверхностных дентальных (или одонтальных) тканей, которые покрывали ромбическую ганоидную чешую предковых форм костных рыб (Sire, 1989; Sire, Akimenko, 2004). Такая чешуя сохранилась у современных многоперов (например, сенегальского многопера *Polypterus senegalus*, Polypteriformes). Возможно, ганоин преобразовался в гиперминерализованный лимитирующий слой эласмоидной чешуи, дентин – в наружный слой, а эласмодин сохранился в виде фибриллярного слоя.

Данные (в том числе и наши), полученные с помощью сканирующей электронной микроскопии, показали присутствие многочисленных зубчиков, равномерно расположенных на склеритах. Замечательным фактом представляется присутствие в этих костных зубчиках центрального канала, который может быть «запаян» в целом зубчике или «открыт» в обломанном зубчике. Если будет показано, что полость зубчика заполнена дентином, то это, вероятно, послужит доказательством эволюционной связи эласмоидной чешуи с плакоидной чешуей и дентальными структурами. Кроме того, имеются многочисленные примеры присутствия на поверхности эласмоидной чешуи различных зубчатых образований с полостью, заполненной пульпой. Интересно отметить, что и на космоидной чешуе присутствуют зубчики с дентиновым содержимым. Все эти детали указывают на тесные эволюционные связи чешуи, относящейся к разным типам, а

также заставляют с большим вниманием отнестись к «лепидомориальной теории», предложенной в 1962 г. Стершио и Орвигом (Stensio, Orvig, 1951–1957, цит. по: Orvig, 1977), в основе которой лежит представление о комплексном строении кожных чешуй палеозойских акул семейства Edestidae: мелкие кожные чешуи (*лепидомории*) состояли из дентинового «зуба» (с хорошо развитой пульпой), приросшего к настоящему костному основанию (см. дискуссию: Sire et al., 1998).

Что же касается изначальной конфигурации чешуи, то по А.Н. Северцову (1949, с. 171) у гипотетических предков всех высших рыб, «... под мелкими плакоидными чешуями развились сравнительно крупные, метамерно расположенные костные чешуи ромбической формы с продольным гребнем на поверхности». Доказательством служит сохранение у мальков некоторых видов рыб чешуй с продольными гребнями, а также механизм образования в онтогенезе костных каналов на чешуях боковой линии. Например, у личинок стерляди на ранних стадиях онтогенеза гребень чешуи боковой линии лежит рядом с эпидермальным каналом боковой линии. Затем гребень срастается с изогнутым краем костной пластины и образует костный канал с находящимся внутри него эпителиальным каналом боковой линии и его чувствующими почками (Северцов, 1949). Такие костные каналы мы наблюдали у целого ряда видов (см. Главу 1, раздел «Модифицированные чешуи»). Наличие центрального дорсального шва на костных трубках предполагает еще и другой путь их образования – завертывание поверхностного пласта самой чешуйки в трубку со смыканием боковых сторон и развитие под ней нижней нормальной чешуйной пластины.

В эволюционном аспекте считается, что циклоидная чешуя характерна для более «примитивных» форм костистых рыб с мягкими лучами плавников, а ктеноидная – для «продвинутых» форм с жесткими колючими плавниками (см. Lagler, 1947; Oosten, 1957). Циклоидная чешуя определяется как первичный тип еще и потому, что на начальном этапе развития ктеноидная чешуя не отличается от циклоидной. Однако различают и вторично циклоидную чешую, которая возникла из ктеноидной. Кроме того, имеется много переходных форм между чешуями этих двух типов. Вероятно, правы исследователи, рассматривающие циклоидную и ктеноидную чешую как эволюционно родственные структуры, способные преобразовываться одна в другую.

Помимо ромбической формы чешуй и наличия на них гребня, метамерное расположение чешуй, при котором каждой миосепте туловища соответствует определенный поперечный ряд чешуй, является одной из характерных черт, как ископаемых и примитивных, так и рецентных видов костных рыб. Такое расположение и развитие циклоидной чешуи в филогенезе рыб сопровождалось увеличением боковой подвижности тела. Считается, что в филогенезе костных рыб происходило постепенное замещение защитной функции чешуйного покрова на гидродинамическую. Это, наряду с другими новшествами (например, костным скелетом) привело к усилению подвижности и общему подъему жизнедеятельности высших рыб, т.е. филогенез этих форм осуществлялся путем *ароморфо-*

за (крупного эволюционного события, значительно поднявшего уровень организации животных, например, как возникновение волоса и пера) (Северцов, 1949). Появление у костистых рыб целиком костной эласмоидной чешуи послужило возникновению легкого, тонкого и прочного чешуйного покрова, почти не стесняющего движения рыбы. Этот ароморфоз в значительной степени способствовал широчайшей дивергенции костных рыб, обеспечившей их процветание и господствующее положение в рецентной ихтиофауне.

Эласмоидный чешуйный покров представляет собой универсальную основу для самых разных адаптаций. Вероятно, немаловажной причиной возникновения и широкой радиации эласмоидной чешуи стала ее способность к быстрому новообразованию, росту и регенерации, обеспечивающая постоянство выполнения чешуйным покровом защитной и гидродинамической функций. Эволюция эласмоидной чешуи шла по пути не наращивания костной массы, а путем ускорения развития и обновления чешуйного покрова. Это осуществляется благодаря специфическим клеточным механизмам, присущим пластинчатой костной ткани. Постоянное присутствие предшественников остеогенных клеток в дермальном слое и в чешуйных карманах обеспечивает эти процессы. Как указывалось ранее, остеогенные клетки (фибробласты и остеобласты) могут быть отнесены к *стволовым клеткам* (камбиальным, ростковым клеткам, сохраняющим способность к дифференциации и пролиферации, *stem cells*).

Найдены примеры *дивергенции* (адаптивной радиации), *конвергенции* и *параллелизмов* в эволюции чешуйного покрова и становлении чешуи разных типов (Lagler, 1947). Наиболее обычный и легко распознаваемый путь эволюции чешуи – адаптивная радиация. Ее можно продемонстрировать, используя примеры разнообразия структуры, формы и всех характерных черт строения чешуи у разных представителей рыб. Ярким примером дивергенции служит наличие, форма и расположение склеритов: от прерывистых и обычных концентрических у угревых *Anguillidae* (*Anguilliformes*) или непрерывных концентрических у лососевых *Salmonidae* (*Salmoniformes*) до самых разнообразных вариантов. Известна варибельность и самой степени черепичного перекрывания чешуй. Это характерно для таксонов разного ранга (Lagler, 1947; Бурдак, 1979). Дивергенция выявляется при сравнении степени развития ктений. Низшие колючекрылые окунеобразные *Acanthopterygii*, лососе-окуневые *Percopsidae*, пиратоокуневые *Aphredoderidae* (перкопсообразные *Percopsiformes*) имеют лишь один ряд ктений, а у окуневых *Percidae* (*Perciformes*) – несколько рядов хорошо развитых ктений, поскольку и сами чешуи увеличились в размерах. Изменяется не только число ктений, но и их крепость. У *Percinae* и *Luciopercinae* ктении слабее, чем у специализированных *Etheostomatinae* (*Perciformes*) (Lagler, 1947). Аналогичными структурами, сформировавшимися путем конвергентных эволюционных преобразований, можно считать сходные по строению эмаль и ганоин косминовых, дентальных и вильямсоновых каналов (Третьяков, 1936).

Конвергентная эволюция может быть проиллюстрирована на примере появления циклоидной чешуи у атериновых Atherinidae (Atheriniformes) – довольно специализированной группы (Lagler, 1947). Это – вторичное явление, что должно учитываться при изучении чешуйного покрова. Вообще, конвергенция строения чешуй широко распространена у рыб и служит значительным препятствием использования этих характеристик в таксономии (Chu, 1935). Изучение чешуи карповых Cyprinidae фауны Китая позволило предполагать, что эволюция поверхностных структур чешуи шла по пути исчезновения радиальных лучей и преобразования склеритов в гранулированные структуры на каудальном поле чешуи (Chu, 1935). Появление же ктений сопровождалось исчезновением радиальных лучей на каудальном поле (Lagler, 1947). В этом аспекте, промежуточное положение занимают чешуи карпозубовых Cyprinodontidae (Cyprinodontiformes), которые утратили лучи и ктении на каудальном поле, но все же более похожи на чешуи колючеперых рыб, чем на чешуи рыб с мягкими лучами. Однако и в этом семействе найдена рыба с циклоидной (вторично циклоидной) чешуей, что может служить примером параллельной эволюции. Параллелизм может объяснить сходство чешуй (присутствие радиальных лучей на всех четырех полях чешуи) обыкновенного чукучана *Catostomus catostomus* (чукучановые Catostomidae), хросомусов *Chrosomus*, гольянов *Phoxinus*, американских пескарей *Rhinichthys* (Cyprinidae), которые вовсе не близки филогенетически (Lagler, 1947). Замечено также сходство чешуи сазана *Cyprinus carpio* и золотой рыбки *Carassius auratus* (Cyprinidae) с северо-американскими чукучановыми Catostomidae, а чешуи речных угрей *Anguilla* с чешуей цейлонского рыбозмея *Ichthyophis glutinosus* (рыбозмеи Ichthyophiidae, безногие земноводные Apoda) (Cockerell, 1913).

Концентрическое расположение склеритов характерно для «примитивных» таксонов, таких как луноглазковые Hiodontidae (араванообразные Osteoglossiformes) и лососевые Salmonidae (Salmoniformes). Причем степень дегенерации склеритов и видоизменение их в сетчатые или гранулярные структуры каудального поля позволяют обсуждать вопросы филогенетических взаимоотношений лососевых (Kobayasi, 1952). В противоположность этому, представители примитивных ильных рыб *Amia* (амиеобразные Amiiformes) имеют чешую со склеритами, расположенными под углом к длинной оси чешуи, а представители сельдевых Clupeidae (Clupeiformes) – с перпендикулярными длинной оси чешуи склеритами. Эти исключения можно объяснить специализацией примитивных форм (Lagler, 1947). Считается также, что сближенные, правильно расположенные склериты более примитивны, чем разделенные широкими промежутками и имеющие неправильную форму склериты. Например, у ильных рыб *Amia* склериты очень тонкие. У карповых Cyprinidae Старого Света склериты широко раздвинуты, в то время как у более продвинутых представителей этого семейства, обитающих в Новом Свете, рельеф поверхности и степень развития склеритов сложнее (Cockerell, 1910). Отсутствие лучей у *Amia* (Amiidae) и Salmonidae слу-

жит доказательством, что лучи не являются архаичной структурой. Примеры сохранения лучей только на каудальном поле (у большинства рыб с циклоидной чешуей) доказывают, что такая чешуя более примитивна, по сравнению с чешуей, имеющей лучи на краниальном поле (как у типичной ктеноидной чешуи).

Некоторые авторы приходят к выводу, что сходство строения чешуи свидетельствует о филогенетической близости видов, даже если по другим показателям эти виды сильно различаются (Kobayasi, 1952). Чешуи с неполным набором структурных элементов (имеются только лучи или только склериты) – более примитивны по сравнению с чешуями, имеющими полный набор этих элементов. Это опирается на данные о том, что молодая чешуя имеет только склериты, а лучи появляются в онтогенезе позднее. Многие примитивные виды рыб имеют только склериты, а лучи у них отсутствуют.

Вместе с тем, известны примеры присутствия чешуи всех основных типов у одной особи. Например, у китайского макропода *Macropodus chinensis* (Perciformes) разные части тела покрыты разной чешуей: циклоидной чешуей со склеритами, циклоидной чешуей со склеритами и лучами, и ктеноидной чешуей со склеритами, лучами и ктениями.

Сравнение строения фибриллярной пластинки чешуи представителей крупных таксонов костных рыб Osteichthyes показывает как различие, так и сходство. У костистых рыб Teleostei коллагеновые волокна остаются разрозненными, в то время как у лопастеперых Sarcopterygii (латимерий *Latimeria*, рогозубов *Neoceratodus*, протоптеров *Protopterus*, лепидосирен *Lepidosiren*) и амиевых Amiidae (ильных рыб *Amia*), коллагеновые волокна фибриллярной пластинки собраны в пучки (Meunier, 1984). Эти пучки, как и у костистых рыб, образуют структуру, подобную «фанере», но поворот направления фибрилл под разными углами правосторонний у лопастеперых и левосторонний у амиевых и многочисленных примитивных костистых рыб. Перпендикулярное пересечение слоев фибриллярных волокон характерно для продвинутых таксонов костистых рыб, за несколькими исключениями. У большинства видов костистых рыб, как и у амиевых и протоптеров, минерализация фибриллярной пластинки включает частицы Мандла, которые обызвествляются вне контактов с ранее минерализованными участками чешуи. У представителей двух семейств костистых рыб (Osteoglossidae и Mormyridae) частицы Мандла полностью утеряны, но распространение минерализации базальной пластинки проходит по-особенному. По нашим данным, и строение чешуи у этих рыб специфическое. Таким образом, эволюция процессов образования эласмоидной чешуи в разных ветвях класса шла разнообразными путями, соответственно специализации и адаптации таксонов.

Сравнение особенностей ориентации различных производных наружных покровов показало, что они сходны у таких поляризованных структур как волосы млекопитающих, чешуи рыб и кутикулярные выросты насекомых (Nübler-Jung, 1993). Вероятно, тонкие клеточные механизмы, определяющие ориентацию этих производных наружных покровов также сходны. На примере брахиданио

*Brachydanio* (Cypriniformes) показано, что ориентация закладок чешуи определяется как дермальными, так и эпидермальными клетками. Дермальные клетки (подобно дермальным клеткам насекомых) ориентированы вдоль дорсо-вентральной оси тела и поэтому могут детерминировать направление оси чешуи. Эпидермальные клетки скапливаются на заднем краю закладки и также влияют на ориентацию чешуи.

Интересно, что определенная группа генов человека и мыши может мутировать, вызывая заболевание *эктодермальную дисплазию*, при котором не развиваются зубы и волосы. Такие же мутации обнаружены у медаки *Oryzias latipes* (Cyprinodontiformes), что приводит к отсутствию чешуи. Это свидетельствует об общности генетических механизмов, влияющих на возникновение эктодермальных производных у столь филогенетически отдаленных таксонов, как рыбы и млекопитающие (Sharpe, 2001).

## Глава 6

# МУЛЬТИФУНКЦИОНАЛЬНОСТЬ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА

---

Чешуйный покров, подобно кольчуге, защищает рыб от повреждений, проникновения патогенных микроорганизмов и паразитов, придает телу упругость, эластичность, сглаживает складки и неровности наружного покрова, образующиеся в момент движения и, благодаря этому, обеспечивает большую скорость движения многих видов рыб. Все же, основная функция чешуи как покрова костных рыб связана в большей степени с обеспечением плавания рыб, чем с защитой (см. Алеев, 1963). Чешуйный покров костных рыб характеризуется черепичным налеганием чешуй и рядностью расположения чешуй. Первое обеспечивает определенную прочность чешуйного покрова и, в то же время, не затрудняет локомоторные изгибы тела рыбы. Второе – обеспечивает оптимальные условия обтекания тела рыбы водой (Бурдак, 1979).

Надо отметить, что эласмоидная чешуя рыб не является препятствием для крупных хищников и лишь его замена костными пластинками или специализированным панцирем (например, у Tetraodontiformes) способствует надежному выполнению им защитной функции. В крайнем случае у этих рыб (трехзубые Triodontidae, четырехзубые Tetraodontidae, двузубые Diodontidae) (иглобрюхообразные Tetraodontiformes), при раздувании тела наружные костные иглы становятся вертикально, образуя неуязвимую защиту. Мелкие шипики, располагающиеся на костных пластинках также играют защитную роль, например, у морских слизней Liparididae (из карепроктов – *Careproctus seraphimae*) (Scorpaeniformes) (Бурдак, 1979). Функция защиты от механических повреждений доказывается тем, что у донных форм и плавающих среди лабиринта препятствий видов происходит вторичное прогрессивное развитие защитной функции эласмоидной чешуи: чешуи становятся толстыми, сильнее налегают одна на другую.

Показана адаптивная сущность микрорельефа поверхности чешуи рыб: жесткие рельефы чешуйного покрова рыб представляют собой сложный биогидродинамический комплекс, коррелирующий с формой тела, черепицевидным орнаментом чешуйного покрова, секреторной функцией кожи и т.д. (Бурдак, 1970, 1979).

Ребристые вытянутые вдоль тела структуры на чешуе и вытянутая форма чешуек способствуют уменьшению упругой деформации, ребристый рельеф краниального поля уменьшает внутреннее трение и способствует закреплению чешуи в кожном кармане. Поперечный ребристый рельеф способствует сцеплению покровного эпителия с костной пластиной чешуи.

Склериты и расположенные на них зубчики способствуют механическому закреплению чешуи в коже (Lanzing, Higginbotham, 1974; Fouda, 1979; Zylberberg, Meunier, 1981; Sire, 1986). На основании изучения онтогенетического развития



*Hemichromis bimaculatus* сделаны следующие выводы: длина зубчиков гребней склеритов увеличивается по мере роста рыбы и, следовательно, чешуя прочнее удерживается в кожном кармане у взрослых рыб, по сравнению с молодью. Поскольку все зубчики ориентированы к центру чешуи, т.е. от головы к хвосту рыбы, они обеспечивают однонаправленное удерживание чешуи: вектор сил «закоривания» направлен к голове и препятствует вектору сил трения, направленному к хвосту. Небольшое число зубчиков на склеритах вентрального и дорсального (латеральных) полей показывает, что закрепление чешуи здесь менее важно, чем на краниальном поле.

Расположение склеритов сильно различается у разных видов, но на каудальном поле они всегда располагаются перпендикулярно водному потоку. Такое расположение склеритов способствует удержанию эпителия на поверхности чешуи. Эта эпителиально-склеритная система служит демпфирующим покрытием (Бурдак, 1979).

Неминерализованные радиальные каналы, помимо алиментарной (питающей) и проводящей слизь функций, вероятно, придают гибкость чешуе (Дьяченко, 2001). У карповых Cyprinidae (Cypriniformes) с тонкой и мелкой чешуей радиальные каналы отсутствуют. Однако, у обитателей быстротекущих горных водоемов (алтайские османы *Oreoleuciscus*, гольяны *Phoxinus*) с особенно крупной и грубой чешуей радиальные лучи многочисленны (Галкин, 1958) и, вероятно, служат для повышения амортизационных качеств чешуйного покрова в целом (Дьяченко, 2001). Видимо, имеет значение не только число, но и характер расположения каналов.

Существуют и другие механизмы обеспечения гибкости чешуи у рыб, чешуя которых не имеет радиальных каналов. Например, эту функцию выполняют промежутки между прерывистыми склеритами (например, у трески *Gadus*, пикши *Melanogrammus* (Gadiformes) (эл. 53; 54), или своеобразно расположенные радиальные лучи и склериты (*стрии*) у сельдей Clupeidae (Clupeiformes) (рис. 9; эл. 7). В последнем случае ослабляется сопротивление сгибанию чешуйки (Дьяченко, 2001).

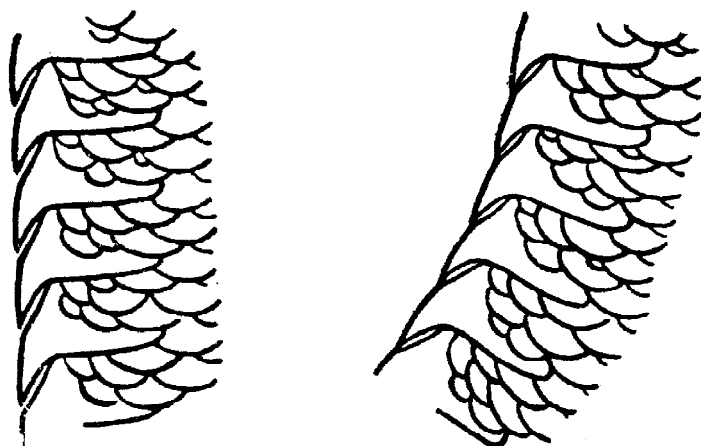
Гранулярный рельеф каудального свободного поля образован редкими, но многочисленными бугорками и, вероятно, способствует закреплению эпидермиса на чешуе и препятствует его отслаиванию и, возможно, уменьшает силы трения, действующие в разных направлениях. Сравнение аквариумных и диких рыбок показывает, что вытянутые склериты заднего поля выполняют гидродинамическую функцию. То же касается ктений (Бурдак, 1968, 1979). Ктении, изменяя профиль покрывающего чешую эпидермиса, разбивают завихрения потока воды по время плавания и уменьшают торможение. Водный поток вокруг рыбы может непосредственно механически воздействовать на образование рельефа поверхности каудального поля чешуи.

Модифицированные чешуи также имеют определенное функциональное значение в каждом конкретном случае. Так, удлиненная игловидная чешуя

быстроплавающих рыб (водорослевики *Chironemus*, парусники *Istiophorus*, Perciformes) увеличивает упругость тела, что важно при быстром плавании (Бурдак, 1979). Поскольку игловидные чешуи мало налегают одна на другую или практически разобщены, внутреннее трение в чешуйном покрове оказывается минимальным при изгибании тела рыбы. Кроме того, такие чешуи создают на теле продольно ориентированный рельеф, что способствует снижению сопротивления трения. Чешуя морских бекасов *Macrorhamphosus* (Gasterosteiformes) обнаруживает полное конвергентное сходство с плакоидной чешуей пелагических акул и выполняет ту же функцию, что и плакоидная чешуя: продольные склериты на коронке упорядочивают течение в пограничном слое и тем самым снижают сопротивление трения. Конусовидные выросты на чешуе спинороговых Balistidae и алутер *Alutera* (Tetraodontiformes) выполняют защитную функцию, предохраняя пластинку чешуи от разрушения при контактах тела с жесткими остроконечными поверхностями и краями кораллов, среди которых обитают эти рыбы. Причем, эти выросты сильнее развиты на задней части тела: именно эта часть тела более подвижна при выполнении рыбой плавательных движений и маневров, чаще касается твердого субстрата и, следовательно, больше подвержена травматической опасности (Бурдак, 1979). У императорского лувара *Luvarus imperialis* грибовидные шиповатые выросты на чешуе служат для уменьшения турбулентности пограничного слоя воды. У быстроплавающих рыб (скумбрии *Scomber*, Perciformes; сельдевые Clupeidae, Clupeiformes) по бокам хвостового стебля расположены группы чешуй с очень сложным поверхностным рельефом. У ставридовых Carangidae (Perciformes) латеральные хвостовые кили, образуемые специальными килеватыми щитками обеспечивают поперечную жесткость хвостового стебля, необходимую рыбе при быстром движении (Алеев, 1963). Щитки устроены таким образом, что при боковом сгибании рыбы острие каждого щитка упирается в основание последующего, поэтому рыба может согнуться лишь до определенного предела (рис. 47).

Рельеф чешуй выполняют *криптическую* (маскирующую) функцию. У нектонных рыб хорошо развиты килевые чешуи на вентральной стороне тела, образующие гребень брюшного кия, маскировочная функция которого доказана экспериментально (Алеев, 1963) и состоит в ликвидации демаскирующей тени на вентральной стороне тела. Киль имеется у многих видов сельдевых Clupeidae (сельди *Clupea*, манфудии *Ramnogaster*, шпроты *Sprattus*, тюльки *Clupeonella*, алозы *Alosa*, сардины *Sardina*, сардинопсы *Sardinops*, сардинеллы *Sardinella*, илиши *Ilisha*) (Clupeiformes), чехони *Pelecus* (Cypriniformes) (Бурдак, 1979).

У бентонектонных и нектобентосных рыб элементы рельефа чешуй имитируют неровности грунта, на котором лежит рыба. Например, костяные бляшки на коже черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pleuronectiformes) или грануляция и бугорки (Бурдак, 1979).



**Рис. 47.** Действие хвостового кия при изгибании хвостового плавника у ставридовых Carangidae (Perciformes) (по: Алеев, 1963).

Чешуя, как и кости, служит дополнительным источником кальция для рыб при его дефиците, например, во время созревания гонад, миграции к местам размножения и голодании (см. например, Ichikawa, 1953).

Структура кожи может определять плавучесть и, вместе с эласмоидной чешуей, – гидродинамические свойства рыб. Например, у руветы *Ruvettus pretiosus* (Gempylidae, Perciformes) плавучесть обусловлена запасанием большого количества липидов в дермальном слое и костях черепа (Bone, 1972). Дерма содержит крупные подкожные полости, сообщающиеся с поверхностью посредством правильно расположенных пор диаметром до 2 мм. Вероятно, у живых особей эти полости заполнены морской водой.

Давно замечено, что поролоновые приманки-рыбки имеют большую *уловистость* по сравнению с металлическими блеснами. Это объясняется тем, что при проводке поролоновой приманки колебания упругих перегородок ее пор создают микроволны, подобные тем, что образуются вокруг чешуи рыб. Чешуя выступает в роли своеобразных медиаторов, которые толкают мелкие порции воды, создавая микроволны при движении рыбы. Это и привлекает хищников.

**Лепидофагия** (питание чешуей, scale-eating) известна у нескольких филогенетически не родственных групп рыб. Она описана у многих видов костистых рыб (см. обзоры: Sazima, 1983; Grubh, Winemiller, 2004). Лепидофагия определяется тогда, когда, в желудке рыбы находят лишь чешую, а кости и другие части тела рыбы-жертвы отсутствуют. Например, наши наблюдения в верховьях р. Альваро (бассейн Белого Нила, Эфиопия) показали, что именно такой образ жизни характеризует *Ichthyborus besse* (Distichodontidae, Cypriniformes). В пищевом тракте этих рыб, достигающих длины 263 мм, были обнаружены только чешуи рыб. Многие из видов-лепидофагов имеют морфологические, физиологические и этологичес-

кие адаптации к питанию чешуей. Например, специализированные губы и зубы, позволяющие срывать чешую жертвы; особенности угла и скорости атаки, способствующие этому. *Этологических* (поведенческих) исследований конкретных видов немного. Например, изучено поведение терапона ярбуа *Terapon jarbua* (Perciformes) (Whitfield, 1979) и некоторых Characoidea (Cypriniformes = Characiformes) (Sazima, 1983). Их размеры ограничены: длина лепидофагов редко превышает 200 мм, обычно равна 120 мм. У некоторых видов чешуей питаются только молодые особи. Происхождение лепидофагии связывают с поеданием *эпилитических* водорослей (прикрепленных к камням), видоизмененной формой хищничества или *некрофагии* (питание погибшими организмами), а также межвидовой и внутривидовой агрессией во время питания. Кроме того, возникновение лепидофагии связывают с таким поведением как очистка-объедание покровов других видов рыб. Такое поведение характерно для многих видов (особенно молоди и отдельных индивидуумов) с небольшим ртом, позволяющим лишь «щипать» добычу, которые в процессе «чистки» захватывают и чешую «клиента» (см. например, чистку покровов *Atherinops affinis* (Atheriniformes) молодь *Hermosilla azurea* и *Girella nigrocans* (Perciformes), по: DeMartini, Coyer, 1981).

## Глава 7

# ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЧЕШУИ И КОЖИ РЫБ

---

«Рыбью шелуху, например, сбрасывали на мой берег шесть лет сряду; ну, куда ее девать? я начал с нее варить клей, да сорок тысяч и взял...»  
Н.В. Гоголь. «МЕРТВЫЕ ДУШИ».

Чешуя и кожа рыб издавна использовалась человеком для изготовления предметов быта и различных украшений и поделок. Как известно из истории человечества, люди предпочитали селиться возле воды и интенсивно занимались рыболовством. Они научились использовать такие продукты, отходы разделки рыб, как кожа и чешуя.

Кожа рыб шла на изготовление одежды, обуви и жилищ, и других бытовых нужд. В нашей стране этот вид кожевенного сырья имел преимущественно местное значение, удовлетворяя потребности коренных жителей Сибири и Дальнего Востока. Ремесло обработки шкур рыб появилось в тех районах нашей страны, где занимались рыболовством. Считают, что в этих районах люди научились использовать рыбные ресурсы в начале каменного века (см. Бронштейн, 2002). Изделия из кожи рыб отличаются прочностью, легкостью, водонепроницаемостью. Ее можно легко украсить вышивками, аппликациями и росписью.

*Уизи* (древнее название одного из дальневосточных племен) и *айны* (древние племена, живущие в настоящее время на севере Японии) шили из кожи рыб (в основном, лососевых) одежду, обувь и даже паруса. Китайцы называли народность *унцы* «одетыми в рыбью кожу» (см. Киладзе, 2005в). У *орочей* традиционной одеждой служил распашной халат из рыбьей кожи. *Якуты* и *тунгусы* использовали выделанную кожу тайменя *Hucho taimen* (Salmoniformes) и налима *Lota lota* (Gadiformes) для изготовления летней обуви, сумок для пороха, кисетов для табака (Залыгина, Ходаковский, 2003). Кроме того, рыбью кожу использовали вместо оконных стекол (например, европейского сома *Silurus glanis*, Siluriformes) и для изготовления восточных музыкальных инструментов. В Скандинавии кожа речного угря *Anguilla anguilla* (Anguilliformes), благодаря ее прочности, использовалась для изготовления дверных петель (Hebrank, 1980). Известно, что в древнем Вавилоне были популярны зеркальные зонты, изготовленные из чешуи рыб. Кожа осетров *Acipenser* spp. (Ganoidomorpha, Acipenseriformes) служила в качестве приводных ремней. В XVIII в. во Франции стала популярной *шагрень* – шкура акул. Из нее делали корсеты, обувь, книжные переплеты. Из кожи нильского окуня *Lates niloticus* (Perciformes) шили сандалии. В Чехии и Словакии традиционный народный промысел – создание эксклюзивной одежды (*kroje*), разнообразной и эволюционирующей на протяжении столетий. Каждая

деревня или район создали свой собственный неповторимый *kroj*. Рыбья чешуя служит для украшения этой одежды, например, в Южной Богемии одежда украшается сотнями искусно вырезанных чешуек карпа, многочисленного в прудах этой области. Изготовление одежды из кожи рыб (стиль *Hezhe*) – традиционное искусство японцев. Обычно используется высушенная и очищенная от чешуи кожа карпа *Cyprinus carpio* или голавля *Leuciscus cephalus* (Cypriniformes). После специальной обработки кожа становится мягкой, и из нее шьют штаны, украшение и фасон которых различны для мужчин и женщин. Эта одежда сохраняет тепло, не пропускает ветер и влагу. В настоящее время, *Hezhe* используется только как пример прикладного искусства, и такую одежду можно встретить лишь в музеях и коллекциях, а также в качестве сувениров для туристов.

В начале XX в. во Франции, Германии, Англии и США интенсивно разрабатывалась технология дубления рыбьей кожи, изучалось гистологическое строение кожи рыб с целью их производственного использования (см. например, Кауе, 1929a, b). Эти работы заложили основу технологий использования кожи рыб.

В России первые попытки промышленной обработки кожи рыб были осуществлены в 1930–1934 гг. В это время в отраслевых журналах публикуются многочисленные работы (см. обзор, Киладзе, 2005в). Переработка кожи была организована на ряде кожевенных предприятий. Однако освоение нового сырья шло очень тяжело из-за трудностей технологического и методического порядка, а также плохой организации складирования сырья.

Эта работа была возобновлена в нашей стране лишь в 1990-х гг. прошлого века, а также в Японии и Испании, что привело к созданию сенсационного нового разнообразного (по фактуре и характеру чешуйного покрова у разных видов рыб) материала в индустрии мод. Кожу рыб используют для изготовления галантерейных изделий, обуви (например, кожу лососевых Salmonidae, зубатки *Anarhichas lupus*, Perciformes), пошива эксклюзивных моделей женского платья и сумочек, головных уборов. По своим качествам она сходна с кожей пресмыкающихся.

В настоящее время, хотя легкая промышленность еще не готова к внедрению в производство этого нового материала, возможность использования кожного покрова рыб в различных отраслях промышленности интенсивно изучается (Чурсин, 1992, 1998; см. Киладзе, 2004а–г). Разработана товароведческая характеристика ассортиментного ряда рыбьего кожевенного сырья, имеются патенты (Дормидонтова, 2002; Киладзе, 2003, 2005а, б; Сколков, 2004) (табл. 16). Работают небольшие фирмы и цеха по переработке кожи рыб. И эта отрасль кожевенной индустрии продолжает развиваться. Например, в г. Мурманск организовано крупное кожевенное предприятие с полным производственным циклом изготовления курток и сапог из кожи трески *Gadus morhua callaris* (Gadiformes). В г. Мытищи (Московской обл.) активно работает компания «Andre», которая освоила целый ряд технологий производства различных изделий (одежда, обувь, галантерея, аксессуары) из кожи таких рыб, как осетр, сазан, семга, щука, фо-

рель (рис. 48, вклейка). Компания разработала экологически чистую эксклюзивную технологию с использованием растительного дубления для производства высококачественных кож рыб класса «люкс». Она предоставляет широкий спектр гаммы цветов и фактур кож рыб. Диапазон получаемого цвета может варьировать практически бесконечно. Сейчас в арсенале компании «Andre» более тридцати цветов.

Не только кожный покров рыб, но и чешуя является важным побочным сырьем, получаемым при переработке рыбы и служит основой для производства жемчужного пата, коллагена, желатина, клея, кормовой муки для сельскохозяйственных животных, а также пищевой добавки. На примере чешуйчатого карпа *Cyprinus carpio* (Cypriniformes) показано, что на чешую приходится в среднем 4,9% от массы живой рыбы и «полезный выход» чешуи как технического сырья зависит от массы рыбы. Даже рассчитано количество коллагена и гуанина, которое можно получать. Так, в 2001 г. общий вылов карпа составил 41498 т., а по расчетам из чешуи этих рыб можно было бы получить 114 т коллагена и 123 т гуанина (Киладзе, 2004 г).

На Руси, клей, получаемый при варке чешуи рыб, широко использовался для изготовления оружия – сложных луков, которые известны со времен первого тысячелетия до н.э. Воины Киевской Руси охотились и воевали с этими луками. Такой же клей изготавливали *ханты*, вываривая предпочтительно карасей *Carassius* spp., добытых в зимнее время. Они использовали рыбий клей для изготовления лыж.

Чешуя рыб служит ценным кулинарным продуктом. Ее масса образует значительную долю массы тела: 3,1–6,1% у леща; 6,2–9,7 у карася, 3,0% у щуки, 2,5% у судака, 2,4–5,4% у сазана (Кизеветтер, 1973). Обычно при чистке рыбы ее выбрасывают вместе с другими отходами (костями, плавательными пузырями), которые могут составлять значительный процент всей разделанной рыбы (39,4% у леща; 47,0% у толстолобика; 43,4% у щуки; 47,0% у сазана; 33,7% у судака) (Справочник..., 1999). Но, если ее хорошо промыть, просушить и хранить в сухом месте, то она послужит прекрасным желеобразующим средством для приготовления заливных, студней, мармеладов, киселей и желе, так как не имеет запаха, быстро «распускается» в теплой воде, обладает большой пищевой ценностью. Коллаген, которым богата шкура рыб и чешуя, также служит источником желатина. На сегодняшний день различными фирмами выпускаются три вида желатина: пищевой, промышленный, фотографический, а также клей (см. Киладзе, 2004б; Якубова, Котенко, 2004). В США коллаген применяют в пищевой промышленности для очистки алкогольных напитков, при производстве желатина, а также искусственной икры. Желатин служит *структурообразователем* различных пищевых продуктов, входит в состав пищевых пленок, покрытий, съедобных оболочек, используется при культивировании микроорганизмов, в медицинской и фотографической промышленности. В нашей стране разрабо-

**Таблица 16.** Товароведческая характеристика ассортиментного ряда рыбьего кожевенного сырья (по: Киладзе, 2005б, с сокращениями)

Вид промысловой рыбы	Товарно-технологические свойства и использование кожи рыб			
	Масса, г	Толщина, мм	Площадь, см <sup>2</sup>	Использование
Зубатка полосатая <i>Anarhichas lupus</i>	200–600	0,70–1,08	1400–3400	Пошив прочной дамской и детской обуви, галантерейных изделий.
Треска <i>Gadus morhua callaris</i>	60–170	0,52–0,78	520–2200	Галантерейная кожа
Налим <i>Lota lota</i>	Нет данных, длина кожного покрова –70			Дамская обувь, одежда, галантерея
Сом <i>Silurus glanis</i>	Нет данных, 5,2–6,2% массы тела	0,5–1,0	3600–4500	Обувная подкладочная и галантерейная кожа, изготовление портфелей, сумок, чемоданов
Кета <i>Oncorhynchus keta</i>	Нет данных, 3,0–5,4% массы тела	Нет данных	840–1760	Легкая обувь и галантерея
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	99,00	0,61	788,44	Кожа для верха обуви, одежда, галантерея
Кумжа <i>Salmo trutta</i>	120,80	0,64	844,51	То же
Сазан <i>Cyprinus carpio</i>	Нет данных, 5,8–6,1% массы тела	0,62–1,30	480–1840	Кожа для верха обуви, галантерея
Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Нет данных, 3,4–4,0% массы тела	0,45–1,23	460–2620	То же
Линь <i>Tinca tinca</i>	Нет данных, 5,5–5,9% массы тела	0,37–0,75	420–980	То же



Таблица 16. Окончание

Вид промысловой рыбы	Товарно-технологические свойства и использование кожи рыб			
	Масса, г	Толщина, мм	Площадь, см <sup>2</sup>	Использование
Судак обыкновенный <i>Sander lucioperca</i>	Нет данных, 3,6–3,9% массы тела	0,45–1,23	460–2620	То же
Щука обыкновенная <i>Esox lucius</i>	Нет данных, 3,6–3,9% массы тела	0,43–1,08	350–760	Галантерейная кожа
Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i>	Данных нет. Длина шкуры – до 1,5 м			Одежно-галантерейная кожа

тана и запатентована технология получения *ихтиожелатина* из чешуи кильки (см. Якубова, Котенко, 2004).

В русской, финской, карельской кулинарии испокон веков использовали не только мясо рыбы, но и чешую. Чешуя мелких *частиковых рыб* не служила препятствием для приготовления из них ухи или при жарении и тем более при сушке. Крупную чешую карпа, сазана *Cyprinus carpio*, жереха *Aspius aspius* (Cypriniformes) специально собирали для изготовления рыбьего клея, *карлука*, с помощью которого желировали и облагораживали многие блюда. Чешуя считалась ценным продуктом, который надо было сохранять, а не удалять. Лишь французская кулинарная школа ввела в самом конце XIX века обязательную очистку рыбы от чешуи и филирование, главным образом для удобства наплитного приготовления и порционной разделки блюд. Однако вкусовые качества русских рыбных блюд в результате этого нововведения ухудшились, а вот блюда из рыбы, приготовленные томлением в печи, при котором и чешуя *распускалась* без остатка, знатоки предпочитали любым другим. Русские повара смывали лишь слизь с чешуи и так привыкли «уважать чешую и кожу», что с сомнением относились к новому правилу о обязательном удалении всей кожи с подкожным жировым слоем у морской рыбы, у которой именно в кожном покрове концентрируются йодисто-металлические соединения, дающие резкое ухудшения вкуса продукта при нагревании и вызывающие быстрое прогоркание.

Из чешуи получают *жемчужный пат* (суспензия кристаллов гуанина в органическом растворителе), и кормовую муку для птицы. Венецианские мастера

XVII–XVIII вв. знали секреты изготовления бус с использованием рыбьей чешуи для имитирования дорогих знаменитых стеклянных бус из мусульманских стран. Известен старинный русский способ изготовления искусственного жемчуга (см. Суворов, 1948). Чешую рыб (уклейки *Alburnus alburnus*, Cypriniformes; сельдей *Clupea* spp., Clupeiformes; чехони *Pelecus cultratus*, Cypriniformes) промывают водой в специальных барабанах, вымывая из нее кристаллики гуанина. Затем гуанин растворяют в целлоидиновом лаке (в настоящее время используют нитроцеллюлозный лак) и покрывают этим веществом стеклянные шарики (или шарики из опалового стекла, алебастра, перламутра или пластмассы) снаружи или изнутри. Высыхая, шарики приобретают перламутровый блеск, и отличаются от натурального жемчуга только слишком правильной формой, гладкой поверхностью (не скрипят на зубах) и ценой. Сейчас научились выдувать из легкоплавкого стекла полые шарики неправильной формы. Их покрывают раствором гуанина изнутри, а затем заливают воском. Высокое качество имитации жемчуга достигнуто в Чехии и на о. Мальорка. Вместо рыбьей чешуи можно использовать тиосульфат бария.

*Гуанин*, выделенный из чешуи рыб, используется в фармакологии. Он представляет собой пуриновое основание и входит в состав нуклеиновых кислот, нуклеотидов и содержится в клетках всех организмов. В начале 50-х годов прошлого века известный фармаколог профессор Н.В. Лазарев обратил внимание на то, что гуанин является составной частью нуклеиновых кислот. Он исследовал возможность применения гуанина для лечения некоторых заболеваний крови, однако нежелательные побочные эффекты ограничили применение природного гуанина в медицине. В настоящее время гуанин применяют редко, его заменили синтетические пигменты (оксихлорид висмута и др.). В народной медицине размолотую, высушенную и смешанную с рыбьим жиром чешую морских рыб используют как ранозаживляющее средство, а также для лечения псориаза.

В косметике гуанин используют как перламутровый пигмент. Перламутровые пасты из рыбьей чешуи включали в состав губной помады для придания ей перламутрового блеска, что было модно в 70–80-х гг. прошлого века.

*Коллаген*, в том числе получаемый из шкур рыб, входит в состав многочисленных препаратов, используемых при лечении гипертонической болезни, остеоартрита, недержания мочи; выявлен противораковый эффект рыбного коллагена (см. Киладзе, 2004 б). Совсем недавно начали производить контактные линзы из фибриллярного белка рыб. Считают, что коллаген может служить основой для искусственной кожи и что коллаген из кожи рыб вполне заменяет коллаген млекопитающих.

Из чешуй красного морского окуня *Pagrus major* (Perciformes) и тилапии *Oreochromis niloticus* (Perciformes) экстрагировали коллаген типа I как возможный материал для медицины (Ikoma et al., 2003b). Этот коллаген содержит более 33,6% глицина. Концентрация серусодержащего метионина больше в чешуе рыб, чем в свинине.

Иерархическая «фанерная» структура чешуи рыб служит примером феномена самоорганизации тканей: кристаллы апатитов и коллагеновые волокна имеют взаимосвязанное расположение (*c*-ось апатитов направлена вдоль волокон), пучки волокон собраны в щиты, лежащие под прямым или определенным углом друг к другу. Именно такая самоорганизующаяся структура может быть использована в тканевой инженерии для создания искусственного рогового вещества. Система перекрестной ориентации коллагеновых волокон в коже рыб, состоящая из альтернативных слоев, формирующих право и лево закрученную спираль относительно длинной оси рыбы позволяет ей изменять форму тела, что важно для плавания. Инженеры взяли на вооружение этот тип дизайна, придав прочность цилиндрическим структурам путем обертыивания их нерастяжимыми волокнами. Такой дизайн создает легкую цилиндрическую стенку, которая устойчива против грубого воздействия и имеет дополнительное преимущество к растяжению в любом направлении, кроме совпадающего с направлением самих волокон, т.е. волокна придают крепость цилиндру. В направлениях вокруг цилиндра и вдоль его длинной оси возможно большее растяжение, так как это оси, которые рассекают углы между парой пересекающихся спиралей. Угол, образованный между этими спиральями и длинной осью цилиндра, называется *фибрилярным углом* (a fiber angle) (см. Hebrank, 1980). В диапазоне величин этого угла от 0 до 90°, цилиндр может быть согнут без смятия или складок. Выпуклая сторона согнутого цилиндра растягивается в продольном направлении и опадает в направлении окружности; на этой стороне фибриллярный угол уменьшается. Противоположный процесс проходит на вогнутой стороне. Таким образом, и цилиндр и рыба могут производить целый ряд движений без изменения формы тела или его объема и без сморщивания или складчатости.

Использование чучел рыб широко распространено как для украшения интерьера, так и в целях коллекционирования. Безусловно, чучела рыб используют в учебном процессе, экспонируют в зоологических музеях. Чучела изготавливаются из экзотических рыб и необычных трофеев рыболовов. *Таксидермическое* изготовление чучел рыб считается одним из наиболее сложных (Левицкий, Сурина, 1958). Его первая трудность – снятие шкуры. У различных рыб чешуя закреплена по-разному. Проще изготавливать чучело из рыб с прочно сидящей в кожных карманах чешуей (например, у судаков, окуней, шук). Гораздо труднее обрабатывать кожу с легко отпадающей чешуей (у уклейки, тюльки). Вторая трудность – чешую очень сложно сохранить, так как при высыхании чешуйки сворачиваются и начинают топорщиться. Поэтому часто применяют фиксирующие вещества, например, несколько часов выдерживают рыб в 4% формалине.

Чешую рыб традиционно использовали и сейчас применяют в качестве материала для изготовления художественных изделий (см. Упине, 2002), например коллажей-картин (работы школы армянских художников). С помощью рыбьей чешуи и мощных клеев создаются уникальные картинные композиции и различ-

ные поделки (фотографические рамки, поддоны, переплеты книг). Многие отечественные дизайнеры создают эксклюзивные произведения из шкуры и чешуи рыб (А. Петров, И. Селицкая и др.). Самобытные художницы П. Голодова (Екатеринбургская область), Л. Борисова (г. Смоленск), создают картины-коллажи из рыбьей чешуи и костей, чаще всего окуней, карасей и щук. *Скульптуралисты* (например, J. Stern (Польша) и N. Arendt (Лондон)) используют чешую рыб в своих художественных работах. В настоящее время ООО «Андрефиш» (РФ) разрабатывает технологию аппликации чешуи на одежду как эффектного элемента декора наравне с бисером. Кроме того, налажено украшение чешуей керамических ваз (рис. 48, вклейка). Стоимость такого изделия достигает 800 долларов США.

Изображения рыбы, ее чешуи и хвоста были распространены в орнаменте средне-азиатских ювелирных украшений. Подвески в виде рыбы к ожерельям, налобным и височным украшениям вырезались из серебряной и золотой фольги. Орнамент «рыбий хвост» покрывал браслеты. В Америке, со времен древних индейцев, чешуя рыб продолжает использоваться для изготовления ювелирных украшений, так как она не только красива и легка, но и дешева. Именно поэтому, изделия из чешуи пользуются популярностью у молодежи. Например, разнообразные серьги с подвесками из чешуи рыб (известны из Коста-Рики, Южной Америки) и броши (о. Барбадос). Фарфоровые фигурки, покрытые знаменитым на весь мир узором *Herend* (подобным орнаменту рыбьей чешуи) коллекционируются во всем мире уже более 100 лет. В Японии более 100 лет назад изобретен метод получения отпечатков орнамента чешуи с помощью обыкновенных чернил. И по сей день, путем таких раскрашенных *реплик* на рисовой бумаге создаются настоящие произведения искусства.

Многие коллекционеры собирают коллекции чешуй, причем на крупной чешуе может находиться надпись о виде рыбы, дате и месте ее отлова, и весе пойманной рыбы. Например, выставляется на продажу для коллекционеров датированная рекордно крупная чешуя красного горбыля *Sciaenops ocellata* (Perciformes) – символа штата Северная Каролина (США). Чешую также можно собирать в виде тотальных препаратов – чешуй, помещенных на предметное стекло и закрытых покровным стеклом.

Обожествление образа рыбы берет начало в древних религиозных верованиях и *тотемизме* (группа людей ведет свое происхождение от тотема – определенного вида животного) (см. Соколова, 1972). Например, шумерский бог Эа изображался как человек-рыба. Многие сибирские народы (обские ханты, уральские манси, нарымские селькупы) считали своими предками разных животных, в том числе и щуку. У африканской народности *бечуанов* название племени *батлати* переводится как Народ рыбы. У адыгейцев Кодеш – бог –покровитель рыболовства изображался в образе рыбы. Рыба была одним из тотемов палестинских племен, живших рыболовством, и, вероятно, именно этот тотем оказал влияние на формирование христианства. Греческое слово «рыба» (*ichthys*,

*ichtus*) использовалось как анаграмма для греческого выражения «*Iesùs Christòs Theòu Uiòs Sotèr*», означавшего «Иисус Христос, Сын Божий, Спаситель». Библии имели обложку из рыбьей чешуи. Символ рыбы часто встречается в христианстве, на многих картинах и, вероятно, впервые появился в Римских катакомбах во время гонений на христиан. Монограммы Христа (две кривые линии – Рыбы) до сих пор можно обнаружить в этих катакомбах. Христиане в те времена жестоко преследовались. Не зная, кто перед ним, христианин рисовал дугу одной рыбы, и если встреченный им человек тоже оказывался христианином, то он дополнял рисунок второй линией. Не христианин же мог решить, что человек просто чертит линии. Ученикам Иисуса – апостолам, следовало превратиться из рыбаков в «ловцов человеков». Крещение проходит в *piscina*, что буквально переводится как рыбий пруд. До сих пор митра епископа сохраняет форму рыбьей головы. Само слово «епископ» содержит в себе спрятанную «рыбу» (*pisces*). Христос и есть рыба (*Ichtyus*). Согласно преданиям души людей – это рыбы, а апостол Петр – «ловец» – забрасывает сеть и ловит души. Символика «*pisciculi Christianorum*» (христианские рыбы по латыни) означает, что идущие за Христом подобны рыбам.

В других религиях также придается мистическое значение рыбам. Например, в Узбекистане в старину образ рыбы служил светлым символом-талисманом, так как связывался со «светлой» стихией – водой. Чешуя рыб и сейчас – объект различных поверий. Например, карп – традиционная рождественская еда во многих странах. В процессе его кулинарной обработки хозяйки берут несколько чешуй, промывают их и сушат, закладывая между листами бумаги. Затем, при сервировке стола, хозяйка подкладывает под каждую тарелку чешуйку. Нашедший чешуйку кладет ее в свой кошелек, так как верит, что если держать ее в кошельке до следующего рождества, то, как говорится, «всегда будешь при деньгах» в этом году.

## Глава 8

# МЕТОДИКИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ЧЕШУИ РЫБ

---

Методики морфологического изучения чешуи рыб довольно просты, но их выполнение требует известной аккуратности и тщательности. Ниже мы приводим наиболее устоявшиеся методики, а также примеры их применения.

### ВЗЯТИЕ ПРОБ ЧЕШУИ И ИЗГОТОВЛЕНИЕ ТОТАЛЬНЫХ ПРЕПАРАТОВ

Прежде чем взять пробу чешуи, надо решить, какую именно чешую надо выбрать и с какого участка тела рыбы. В большинстве пособий по исследованиям чешуи в качестве регистрирующей структуры руководствуются чисто прагматическими приоритетами: выбираются участки тела рыбы, где чешуя самая крупная, имеет правильную округлую форму, где реже встречаются резорбированные и поврежденные чешуи (Graham, 1928; Чугунова, 1959; Tesch, 1968; Yeh et al., 1977; Lai et al., 1996). В таком случае чешую предлагается брать в центральной части тела под спинным плавником, выше боковой линии. Кроме того, для видов с легко опадающей чешуей (например, сельдевые *Clupeidae*) чешую предлагается брать только из тех мест, на которых чешуя обычно сохраняется (под брюшными и грудными плавниками). Определенный резон в этом есть, но не следует забывать, что формирование чешуйного покрова в раннем онтогенезе рыб происходит довольно поздно. В связи с этим, для более полной регистрации событий жизни особи было бы лучше иметь для анализа чешую, которая раньше всех сформировалась на теле рыбы. Это обстоятельство особенно важно при использовании чешуи для обратных расчислений роста рыб (см. Главу 3).

Уже в начале прошлого века было известно, что чешуя формируется, когда рыба достигает нескольких сантиметров в длину. Так, например, у тресковых *Gadidae* – при длине 3–4 см (Tims, 1906), сельдей *Clupea* – 4,5 см (Huntsman, 1919), малоротого окуня *Micropterus dolomieu* – 2,4 см (Everhart, 1949), сибирского хариуса *Thymallus arcticus* – 3,5 см (Chitravadivelu, 1971), американского гольца *Salvelinus fontinalis* – 3,8–4,6 см (Hildebrand, 1975), обыкновенного тайменя *Hucho hucho* – 4,3 см (Witkowski et al., 1984), хромиса-красавца *Hemichromis bimaculatus* – 0,7–0,8 см (Sire, 1981), тилапии Спаррмена *Tilapia sparrmani* – 0,79–0,89 см (Fujita, 19071), плотвы *Rutilus rutilus* – 1,6 см (Frank, 1970), белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* – 1,7 см (Алексеевко, 1978), пятнистого чукучана *Minytrema melanops* – 2,4–2,6 см (White, 1977). При этом у многих видов чешуя раньше всего образуется совсем не на том месте,

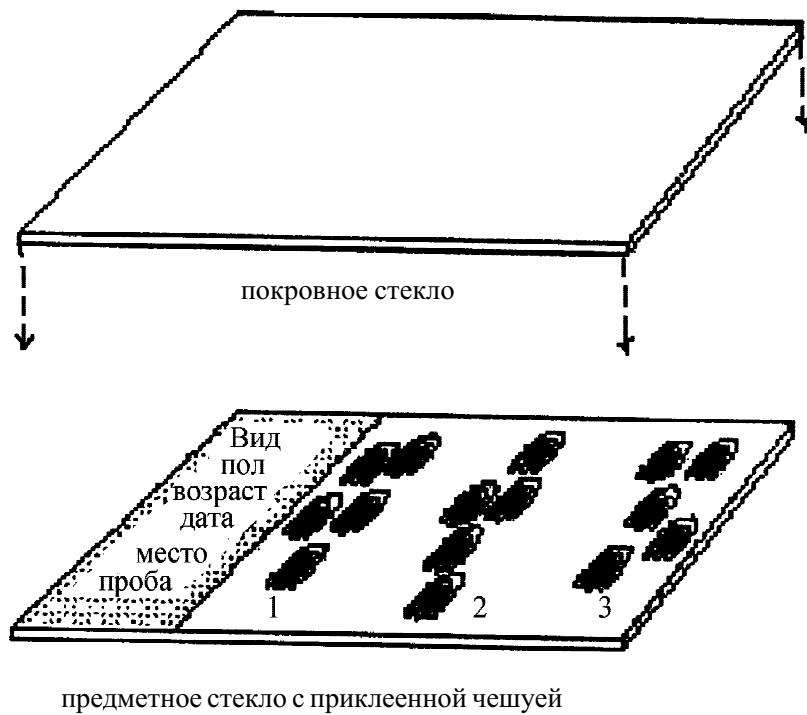
откуда предлагается брать пробы. У всех вышеперечисленных видов первые чешуи формируются на хвостовом стебле вдоль боковой линии. У амий *Amia* (Eloporiformes) первые чешуи появляются вдоль боковой линии сразу позади грудного пояса при длине 2,4 см (Jollie, 1984), у европейского хариуса *Thymallus thymallus* – вдоль боковой линии сразу за головой (Blachuta et al., 1986).

Для атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *S. trutta* из норвежских горных речек отмечены случаи, когда в холодные годы чешуя в первый год жизни рыбы не образуется и, таким образом, на чешуях нет первого годового кольца (Jensen, Johnsen, 1982). Аналогичные случаи отмечены для хариусов субарктических водоемов (Богданов и др., 1978) и лосося Кларка *Oncorhynchus clarki* (Laakso, 1955), жилой формы нерки (*Oncorhynchus nerka*) озер Камчатки (Маркевич, 2008).

Таким образом, образцы чешуи не всегда следует отбирать с центральной части тела немного выше средней линии. Место взятия чешуи на теле рыбы должно определяться для каждого вида рыб и в зависимости от поставленной задачи. Например, для обратных расчислений надо стараться брать чешуи правильной формы, но с участков, на которых она раньше всего закладывается. Для определения возраста и выяснения темпа роста у большинства видов рыб обычно принято брать чешую с той части тела, где она крупнее, например, с середины тела (сельди *Clupea*), над боковой линией (например, в передней части тела у щуковых *Esocidae*), под началом дорсального плавника (*Salmonidae*, *Cyprinidae*), в некоторых случаях берут чешую ниже боковой линии. Имеются и другие схемы взятия проб чешуи (см. Lai et al., 1996).

В любом случае чешуя не должна иметь видимых следов повреждений. Важно выбрать чешуи без следов резорбции, так как многие зоны и кольца на таких структурах могут быть неразличимы. Лучше просмотр чешуи осуществлять в полевых условиях, поскольку в пробах могут оказаться только резорбированные чешуи. Например, в наших исследованиях алеста *Alestes barimoze* (*Characidae*, *Cypriniformes*) Белого Нила большинство особей имело до 90% чешуй со следами резорбции.

Из каждой пробы выбирается чешуя с наиболее ясной структурой и не поврежденной центральной зоной. Чешую извлекают из чешуйного кармана скальпелем или пинцетом, предварительно аккуратно счистив слизь и поверхностный эпителий. При этих процедурах необходимо соблюдать осторожность, чтобы не повредить скульптуру поверхности чешуи и ее края. Обычно для использования чешуи в качестве регистрирующей структуры (оценки возраста, роста, идентификации видов и популяций) берут несколько чешуй. Непосредственно после сбора чешуи (в полевых условиях для этого обычно нет времени и возможностей) или после хранения в специальных чешуйных книжках или пакетах (лучше – бумажных) чешую необходимо очистить от слизи и окружающих тканей чешуйного кармана. Для этого обычно используют слабый (3%) раствор аммиака, в который помещают чешуи (для каждой особи в отдельную емкость) на 1–3 ч. Затем



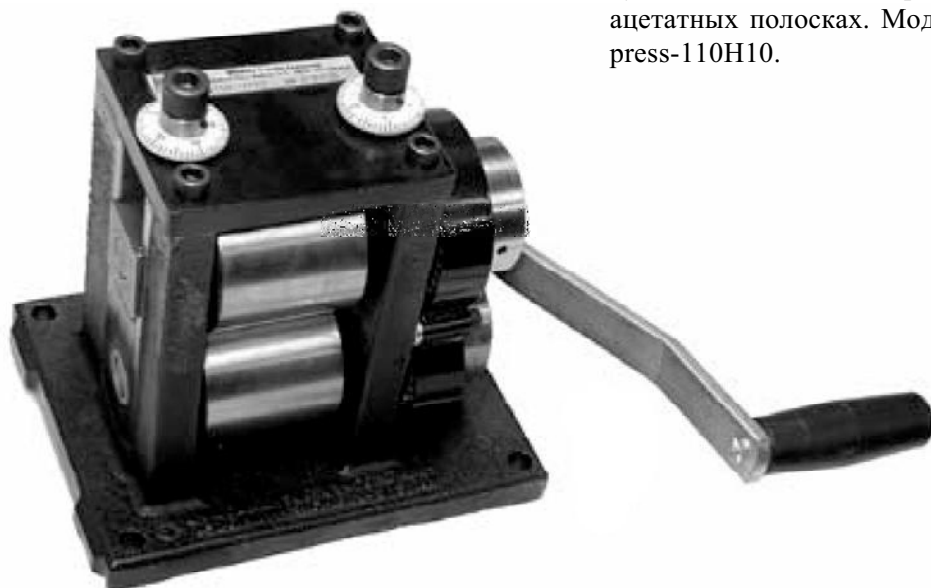
**Рис. 49.** Схема изготовления тотального препарата чешуи рыб.

чешуи аккуратно протирают марлей или просто пальцами. При этом надо с осторожностью использовать пинцеты, т.к. они могут повредить склериты чешуи. Иногда чешую хранят в специальных растворах (см. Чугунова, 1959), но при массовом сборе материала это затруднительно, да и не имеет особого смысла, так как высушенная в бумаге чешуя обычно не меняет структуру своей поверхности.

После очистки производят изготовление чешуйных препаратов, для этого чешую располагают на предметном стекле в определенном порядке, накрывают покровным стеклом (в случае мелкой чешуи) или вторым предметным стеклом. Покровные стекла фиксируются парафином или канадским бальзамом, предметное стекло фиксируется клейкой лентой по краям (рис. 49). Есть более сложные способы приготовления чешуйных препаратов (используются при необходимости длительного хранения чешуй), при которых чешуя приклеивается к предметным стеклам (Чугунова, 1959), и более простые (при обработке массовых проб), когда очищенная чешуя хранится в пакетиках, а для просмотра помещается между двумя не скрепленными предметными стеклами или двумя чашками Петри.

С начала XX века в странах Западной Европы и Северной Америки распространен подход, при котором изготавливают пластиковые копии или отпечатки чешуй (Чугунова, 1959). Искусственные копии чешуи удобны в хранении, их можно передавать другим исследователям, сохраняя оригинал. Позитивные копии





**Рис. 50.** Роликовый (прокатный) пресс для получения отпечатков поверхности чешуи рыб на ацетатных полосках. Модель – Wildco roller press-110H10.

получают с помощью желатина с последующим переносом отпечатка на целлулоид. Большое распространение получил метод изготовления отпечатков чешуй на целлулоиде, ацетате целлюлозы и других пластических материалах. В этом случае используют специальные прессы (см., Чугунова, 1959).

Например, для получения отпечатков поверхности чешуи можно использовать роликовый (прокатный) пресс (Smith, 1954) (рис. 50). Чешую закладывают между полосками ацетата и прокатывают на прессе при температуре 40 °С в течение 3–4 мин. Отпечатки получаются на обеих сторонах полосок, и каждое годовое кольцо, а также основные углы между полями могут быть «прочитаны» с помощью специальных устройств (например, Bell and Howell model SR-II-microfisher reader).

Мелкая чешуя (до 5 мм) измеряется с помощью окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа или измерительной лупы с точностью до 0,1 мм, более крупная – путем наложения на прозрачную измерительную линейку, с точностью до 0,5 мм.

## МОРФОМЕТРИЯ ЧЕШУИ

Для характеристики формы и характера расположения чешуй на теле рыбы чешуи можно использовать следующие показатели:

- соотношение поперечного и продольного диаметра чешуи;
- относительная величина площади заднего поля.

Показатель формы чешуи  $F$  представляет отношение ее наибольшего поперечного диаметра к ее наибольшему продольному диаметру (Бурдак, 1979):

$$F = H/D$$

Показатель степени налегания чешуи – отношение наибольшего продольного диаметра  $d$  заднего поля чешуи к наибольшему продольному диаметру  $D$  всей чешуи:

$$K_d = d/D.$$

Показатель степени налегания чешуи – отношение площади заднего поля к общей площади  $S$  всей чешуи:

$$K_s = s/S.$$

Ниже приведены значения показателя формы чешуи  $F$  и  $K_d$  для 12 видов карповых рыб Cyprinidae, щуки *Esox lucius* и речного окуня *Perca fluviatilis*. Чешую для измерений брали с трех участков тела: над грудным плавников, посередине боковой поверхности тела и посередине основания хвостового стебля (табл. 17).

**Таблица 17.** Показатели формы чешуи и степени черепичного налегания чешуи (с сокращениями, по: Бурдак, 1979)

Семейство, вид	Показатель формы чешуи $F$	Показатель степени налегания чешуи $K_d$
<b>Cyprinidae:</b>		
Уклейка <i>Alburnus alburnus</i>	1,22; 1,33; 1,03	0,63; 0,54; 0,50
Обыкновенная плотва <i>Rutilus rutilus</i>	1,10; 1,04; 0,23	0,60; 0,47; 0,43
Густера <i>Blicca bjoerkna</i>	1,28; 1,17; 0,95	0,53; 0,42; 0,46
Голавль <i>Leuciscus cephalus</i>	0,94; 0,90; 0,82	0,44; 0,40; 0,43
Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0,92; 1,03; 0,75	0,47; 0,39; 0,42
Обыкновенный подуст <i>Chondrostoma nasus</i>	0,94; 0,90; 0,82	0,44; 0,38; 0,44
Серебряный карась <i>Carassius auratus gibelio</i>	1,14; 0,96; 0,76	0,44; 0,35; 0,37
Золотой карась <i>C. carassius</i>	1,00; 0,98; 0,82	0,38; 0,34; 0,38
Сазан <i>Cyprinus carpio carpio</i>	0,94; 1,13; 0,86	0,36; 0,33; 0,42
Язь <i>Leuciscus idus</i>	0,97; 0,97; 0,85	0,37; 0,30; 0,38
Линь <i>Tinca tinca</i>	0,47; 0,48; 0,56	0,26; 0,24; 0,38
Обыкновенный пескарь <i>Gobio gobio</i>	1,20; 1,17; 0,81	0,64; 0,58; 0,65
<b>Cobitidae:</b>		
Обыкновенный выюн <i>Misgurnus fossilis</i>	1,26; 1,16; 1,04	0,74; 0,69; 0,81
Обыкновенная щиповка <i>Cobitis taenia</i>	1,02; 1,00; 0,98	0,72; 0,70; 0,75
Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i>	1,09; 1,00; 0,96	1,00; 1,00; 1,00
<b>Esocidae:</b>		
Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i>	0,73; 0,68; 0,65	0,35; 0,32; 0,38
<b>Percidae:</b>		
Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i>	0,98; 1,12; 0,89	0,30; 0,24; 0,41

Таблица 18. Размеры чешуи карповых рыб (с сокращениями, по: Галкин, 1958)

Размеры чешуи	Относительная длина чешуи $J = d \cdot 100 / ad$ , %%	Число поперечных рядов чешуи или * — число чешуй с отверстиями в боковой линии	Виды
Очень мелкая	0,1–2,1	70–205	Гольян, чешуйчатый осман, алтайский осман, иссык-кульская маринка, балхашская маринка, желтощек, толстолобик, чукучан, усач-мурца, верхогляд, амурский плоскоголовый жерех, озерный гольян, линь, угай (восточная красноперка)
Мелкая	2,1–3,1	40–115	Иссык-кульский чебачок, монгольский краснопер, жерех-лысач, горбуша, синец, чебак иссык-кульский, верховка, жерех, аральский краснотубый жерех, каспийская шемая, чехонь, сырть, подуст-чернобрюшка, уклей, днепровско-азовская шемая, севанская храмуля, мелкочешуйный желтопер, остролучка, днепровский усач
Средней величины	3,1–4,1	36–80	Иссык-кульский пескарь, аральский усач, куринский усач, аральская шемая, вырезуб, белый амурский лещ, троегуб, уклейка, обыкновенная быстрянка, сибирский елец, лещ (озерный), амурский пескарь, обыкновенная востробрюшка, европейский елец, черный лещ, амурский чебачок, усач булат-май, конь-губарь, туркестанский язь, амурский язь, каспийский рыбец, пестрый конь, амурский горчак, волжский подуст, днепровский подуст, белоглазка, рыбец (Днепр)
Крупная	4,1–6,1	32–63*	Язь (речной), густера, озерный кавказский голавль, язь (озерный), плотва, северо-каспийская вобла, узбойская плотва, плотва (озерная), аральская вобла,

Таблица 18. Окончание

Размеры чешуи	Относительная длина чешуи $J = d \cdot 100 / ad$ , %%	Число поперечных рядов чешуи или *— число чешуй с отверстиями в боковой линии	Виды
			усатый голавль, сазан (Азов), белый амур, черный амур, голавль, колючий горчак, амурский сазан, балхашский сазан, калинка, бобырец
Очень крупная	6,1–8,1 и более	32–44*	Красноперка, серебряный карась, обыкновенный карась, чешуйчатый карп

Можно использовать другую систему промеров:

$d$  – продольный диаметр чешуи;  $d_1$  – поперечный диаметр чешуи,  $br$  – передний (базальный) радиус,  $ar$  – задний (каудальный) радиус можно не измерять, а определять по формуле  $ar = d - br$ . Относительный размер чешуи можно вычислять по отношению ее продольного диаметра  $d$  к длине рыбы ( $ad$ ) (до основания хвостового плавника (для карповых) или до конца средних лучей хвостового плавника):  $I = d \cdot 100 / ad$  (в %%%) (табл. 18).

При морфометрии чешуи пользуются общепринятыми методиками, промеряя наибольшую ширину (поперечный диаметр) и наибольшую длину, а также оперируя относительными размерами чешуи. Последние вычисляются с использованием индекса относительной удлиненности рыбы:  $J = ab / H$ , где  $ab$  – длина тела,  $H$  – наибольшая высота тела.

Толщина чешуй у сардины *Sardinops ocellatus* и капского анчоуса *Engraulis capensis* (Clupeiformes) составляет соответственно 0,24–0,89 (в среднем 0, 53) мм и 0,15–0, 29 (0,21) мм (Shackleton, Johnson, 1988).

## МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЧЕШУИ

**Световая микроскопия.** Наиболее простой метод изучения тотальных препаратов чешуи в световом микроскопе – ее просмотр без какой-либо предварительной обработки или после выдерживания и просветления в глицерине (Brown, Wellings, 1969).

Отобранную чешую можно фиксировать в различных фиксаторах: в абсолютном спирте, Буэна, Хелли, Ценкера, и нейтральном и кислом формалинах (Neave, 1938; Wallin, 1957, и др.).

Применяют разнообразные окраски: кислым гематоксилином по Харрису, Делафильду, Маллори, азаном по Гейденгайну (особенно хороша для окрашивания фибриллярной пластины), а также трихромный метод Мэйсона. Для окраски соединительной ткани используют метод Маллори, основной и кислый фуксин, метиленовый синий, эозин, эозин-гематоксин (см. методики по: Ромейс, 1953; Роскин, Левинсон, 1957). Свежий материал окрашивают нейтральным красным, метиленовым голубым, альциановым синим и ализарином красным S. Для выявления деталей клеточного строения и процессов минерализации применяют метод импрегнации нитратом серебра (см методики по: Пирс, 1962). Импрегнировать можно как свежий, так и фиксированный в нейтральном формалине материал, а также предварительно окрашенную другими красителями чешую. Хорошие результаты дает окраска толуидиновым синим (Wallin, 1957).

Например, чешую окрашивают ализарином красным S в 0,5% растворе гидроксида калия КОН в течение примерно 24 ч. Затем чешую отмывают и обезвоживают в возрастающих по концентрации спиртах (50°, 75°, 95°, 100°, абсолютный 100° этиловый спирт), промывают дважды в ксилене (диметилбензен), помещают на предметное стекло, заливают канадским бальзамом и покрывают покровным стеклом. Для предотвращения скручивания чешуи, препараты выдерживают под свинцовым грузом в течение 2–5 дн. (Roberts, 1993).

Одним из самых простых и быстрых методов служит окраски чешуи по Столцнеру (Stoltzner, 1905 – цит. по: Wallin, 1957). Чешую можно окрашивать в пробирке, а сам процесс занимает несколько минут. Чешую обрабатывают нитратом кобальта  $\text{Co}(\text{NO}_3)_3$  в течение 2 мин, затем промывают в воде и переносят в сульфид аммония  $(\text{NH}_4)_2\text{S}$  на 0,5 мин. При этой окраске ион кобальта реагирует с фосфатными группами солей кости. При дифференциации объекта в растворе сульфида аммония (или в черноокрашенном сульфиде кобальта) окрашиваются доли костной ткани. Этот метод демонстрирует минеральный состав чешуи и границы клеток, а также границу между минерализованной и неминерализованной чешуей. Черная или темно-коричневая окраска характерна для зоны активной минерализации кости, а светло-коричневая окраска – для полностью минерализованной кости (см. табл. 10).

Срезы чешуи на микротоме изготавливаются после пропитки и заливки в парафин, но с трудом без предварительной декальцинации. Возможно получение срезов толщиной 6 мкм (Brown, Wellings, 1969). Целесообразно также использовать метод заливки материала в целлоидин-парафин без предварительной декальцинации. Вообще, декальцинация нарушает структуры чешуи и желателно ее избегать. Однако для большинства гистологических и гистохимических окрасок необходимо декальцинировать чешую. Декальцинировать чешую можно в «Триалоне» – жидкости для мытья кафеля и ванн, в течение одних-двух (иногда до пяти) суток (см. Вагих, 1997). После декальцинации пробы заливают в парафин и получают срезы толщиной 5–7 мкм. Кроме того, можно декальцинировать чешую в 5% растворе муравьиной кислоты  $\text{CH}_2\text{O}_2$  (Wallin, 1957).

Срезы чешуи можно окрашивать метиловым зеленым пиронином, который окрашивает цитоплазму остеобластов и их ядрышки (Wallin, 1957). Зона роста чешуи дает сильную пиронинофилию. Это показывает высокое содержание РНК, которая служит индикатором производства протеинов в чешуе и имеет высокое содержание во время формирования чешуи (и кости вообще). Для контроля чешую выдерживают в рибонуклеазе и 10% перхлорной кислоте  $\text{ClO}_4$ . Оба эти вещества удаляют РНК. Комбинация РНК и внутриядерной или цитоплазматической фосфатазы является характерной чертой при формировании фиброзных протеинов.

Для выявления щелочной фосфатазы применяют метод Гомори с декальцинацией чешуи или без декальцинации. Ее проводят при pH 6.8–9.6 в вероналовом буфере. Время инкубации чешуи колеблется от 1 мин до трех дней при температуре 18–37 °С.

Для выявления гликозамингликанов применяют PAS-реакцию (см. Пирс, 1962) в различных модификациях (например, Hotchkiss PAS-reaction – по: Wallin, 1957).

**Просвечивающая электронная микроскопия.** Пробы кожи с чешуей берут толщиной 1 мм или даже тоньше. Размеры пробы не превышают 1×5×30 мм (Brown, Wellings, 1969). Пробы фиксируют в 1,3% коллидин-буфере тетроксид осмия в течение 1 ч, затем быстро обезживают в холодном метаноле возрастающей концентрации, заливают в эпоксидную смолу аралдит и полимелизируют при 60°C в течение 4–7 дн. Толщина срезов составляет 1–2 мм. Срезы окрашивают в растворе Ричардсона (см. Richardson et al., 1960) и просматривают в световом микроскопе. Срезы толщиной 50–100 мкм получают на ультратоме, используя алмазный нож. Затем их помещают на покрытый углеродом медный предметный столик и трижды окрашивают в цитрате свинца в течение 5 мин (Reynolds, 1963), затем насыщают уранил-ацетатом в течение 1 мин, и опять помещают в цитрат свинца на 8 мин (Brown, Wellings, 1969). Готовый препарат изучают в просвечивающем электронном микроскопе.

Имеются и другие методики. Например, пробы кожи с чешуей предварительно зажимают между тонкими металлическими пластинами, чтобы чешуя не скручивалась (Waterman, 1970). Затем пробы чешуи разрезают на полоски и фиксируют в буферном растворе пикринового кислого параформальдегида (Stefanini et al., 1967) с добавлением 3% глютаральдегида (PAFG). Далее пробы отмывают либо в 0,2 М фосфатном или какодиловом буфере, дофиксируют в фосфатно-буферном тетроксиде осмия и заливают в эпон (Luft, 1961).

Пробы кожи фиксируют в 3% растворе глютаральдегида в 0,1 М какодиловом буфере (pH 7,3) в течение 2–3 ч (Zylberberg, Meunier, 1981). Затем пробы отмывают в 0,1 М какодиловом буфере, содержащем 5% сахарозу и дофиксируют в 2% тетроксиде осмия в 0,1 М какодиловом буфере. Пробы можно декальцинировать в 0,1 М этилен диамино-тетрацетовой кислоте в глютаральдегидовом фиксаторе при pH 7,4 не менее двух дн. при 4 °С. Затем на ночь пробы помещают в какодиловый буфер для дофиксации. В глютаральдегид, отмываю-

щий буфер и тетроксид добавляют рутений красный, который реагирует с полианионами, такими как кислые полисахариды или фосфолипиды. Зафиксированные таким образом пробы обезвоживаются в возрастающем по концентрации этаноле или пропилен оксиде. Обезвоженные пробы помещают в смесь пропилен оксида и эпон на ночь, затем переносят в свежеприготовленную смолу. Полимеризацию проводят при 60 °С. Полутонкие срезы изготавливают на ультратоме при помощи алмазного ножа и помещают на медный столик, покрытый формваром или коллодиумом-углеродом. Срезы дважды окрашивают уранил-ацетатом в этаноле или цитрате свинца. Ультратонкие срезы обрабатывают кислотой, тиокарбогидразидом, протеинатом серебра с целью выявления гидрокарбонатов. Срезы можно исследовать в электронных микроскопах, например в Philips EM 300 при напряжении 80 кВ.

Чешую желательно декальцинировать (Baird et al., 1967). Затем пробы выдерживают в холодном PAFG в течение 7,5 ч. Кожу с чешуей переносят на 7 дней в 0,1 М этилендиамин тетраацетат динатрия, содержащий 5% глутаральдегид. Далее пробы отмывают в фосфатном буфере в течение 23 ч, дофиксируют в осмии в течение 3,5, обезвоживают в этаноле и заключают в эпон (см. Waterman, 1970). Срезы получают с помощью алмазного ножа. Их окрашивают уранил ацетатом или цитратом свинца и исследуют в электронном микроскопе.

**Сканирующая электронная микроскопия.** Чешую выдерживают в растворе из девяти частей 0,5% гидроокиси калия КОН и одной части 3% перекиси водорода H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. Затем отмывают в растворе борнокислого натрия Na<sub>2</sub>B<sub>4</sub>O<sub>7</sub> с трипсином в течение 2–5 дн. Споласкивают в обработанной ультразвуком воде в течение 10 сек (DeLamater, Courtenay, 1974; Roberts, 1993).

Имеется и более быстрый метод подготовки чешуи. Чешуя отмывается в холодном 1% растворе гипохлорита натрия NaOCl в течение 5–30 мин (Hughes, 1981) или в 6% растворе гипохлорита натрия в течение нескольких минут (Zylberberg, Meunier, 1981). Раствор может быть холодным или комнатной температуры (Roberts, 1993). Затем чешую очищают с помощью тонкой нейлоновой кисточки под микроскопом или лупой. Кисточки из натуральных волос лучше не использовать, так как они сильно повреждаются в гипохлорите натрия. Длительное выдерживание чешуи в этом растворе приводит к ее деформации. Очищенные чешуи промывают в 50% этиловом спирте, отмывают в дистиллированной воде, а затем обезвоживают в 100° этаноле, высушивают, напыляют золото и исследуют в электронном микроскопе, например, в Jeol SEM 35 при напряжении 25 кВ.

Чешую можно отмывать в гипохлорите натрия NaClO (1 часть раствора + 12 частей дистиллированной воды) не более 30–60 сек, затем споласкивать в дистиллированной воде и проводить по возрастающим спиртам (Lippitsch, 1990).

Чешуи, взятые для изучения в сканирующем электронном микроскопе, после очистки, высушиваются на воздухе и еще до полного высушивания (что может

привести к скручиванию чешуйки) помещаются на пронумерованные алюминиевые столики с помощью двусторонней клейкой ленты. Затем следует напыление золотом в вакуумной камере. Предварительно можно покрывать чешуи углеродом.

Скручивание чешуи избежать довольно трудно, особенно после ксилола, но если на препарат поместить свинцовый груз на два-пять дней до полного высыхания препарата, то чешуя не свернется.



## ЛИТЕРАТУРА

---

- Алеев Ю.Г. 1960. О функциональном значении брюшного киля у рыб // Тр. Севастопольской биол. станции. Т. 13. С. 155–158.
- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР. 247 с.
- Алексеенко В.Р. 1978. О формировании чешуи белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* (Val.)) // Гидробиол. журн. Т. 14. № 14. С. 46–49.
- Алматов Л.А., Ибрагимова Ф.И. 1984. Возрастные особенности гистоструктуры кожи рыб // Экология и морфология животных. Самарканд. С. 8–14.
- Андрияшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.-Л.: Изд-во академии наук СССР, 566 с.
- Анохина Л.Е. 1973. Характер роста чешуи и его отражение при обратных расчислениях длины сельди *Clupea harengus marisalbi* // Вопр. ихтиолог. Т. 13. № 5. С. 858–868.
- Атлас пресноводных рыб России. 2002. / Ю.С. Решетников (ред.). М.: Наука. Т. 1–2.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1–3.
- Берлин Л.Б. 1951. Развитие и строение эпидермиса вьюна // Докл. АН СССР. Т. 76. № 1. С. 115–117.
- Бивен Д.А. 1961. Различия в характеристике чешуи кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) Дальнего Востока и Аляски // Вопр. ихтиолог. Т. 1. Вып. 1 (18). С. 29–38.
- Биологический энциклопедический словарь. 1986. / М.С. Гиляров (ред.). М.: Советская энциклопедия. 831 с.
- Богданов В.Д., Михель А.Е., Зиновьев Е.А. 1978. К характеристике структуры чешуи и роста молоди хариусов некоторых субарктических популяций // Тр. Ин-та экол. растений и животных. Вып. 115. С. 23–32.
- Бронштейн М. 2002. По следам «одетых в рыбью кожу» // Тихоокеанский вестник. № 15(66). ([http://npacific.kamchatka.ru/np/gazeta/2002/1/tv15\\_66\\_08\\_2002.htm](http://npacific.kamchatka.ru/np/gazeta/2002/1/tv15_66_08_2002.htm))
- Брюзгин В.Л. 1969. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова думка. 186 с.
- Бугаев В.Ф. 1978. Строение чешуи симы // Биол. моря. Владивосток, № 3. С. 46–53.
- Бугаев В.Ф. 1981. Об использовании структуры зон сближенных склеритов в качестве критерия для дифференциации локальных группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Камчатки // Вопр. ихтиолог. Т. 18. Вып. 5. С. 826–836.
- Бугаев В.Ф. 1986. О дополнительных зонах на чешуе и особенностях линейного роста молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Там же. Т. 26. Вып. 1. С. 87–93.

- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2007а. Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Ч. 2 – Нерка *Oncorhynchus nerka* // Известия ТИНРО. Т. 151. С. 153–187.
- Бугаев В.Ф. 2007б. Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Ч. 3 – Чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* // Известия ТИНРО. Т. 151. С. 153–187.
- Бугаев В.Ф., Базаркин В.Н. 1987. О строении чешуи и росте молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиолог. Т. 27. Вып. 1. С. 59–72.
- Бугаев В.Ф., Заволокина Е.А., Заварина Л.О., Шубин А.О., Золотухин С.Ф., Капранова Н.Ф., Волобуев М.В., Куреев И.Н. 2007. Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Часть 1 – Кета *Oncorhynchus keta* // Известия ТИНРО. Т. 151. С. 115–152.
- Бурдак В.Д. 1968. О функциональном значении ктеноидов чешуи рыб // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 5. С. 732–738.
- Бурдак В.Д. 1970. О соотношениях гидродинамических функций циклоидной и ктеноидной чешуи у рыб // Вопр. ихтиолог. Т. 49. Вып. 6. С. 869–871.
- Бурдак В.Д. 1974. Ложбины стока на чешуе рыб // Вопр. ихтиолог. Т. 14. Вып. 3 (86). С. 520–521.
- Бурдак В.Д. 1979. Функциональная морфология чешуйного покрова рыб. Киев: Наукова думка. 164 с.
- Ваганов Е.А. 1978. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск: Наука, Сиб. отделение. 135 с.
- Вагих М. 1997. Изучение структуры и формирования чешуи рыб разных видов: Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва: МГУ им. М.В. Ломоносова. 19 с.
- Васильков В.П. 1977. Регистрационные свойства чешуи новозеландского джакаса *Cheilodactylus macropterus* (Bloch et Schneider) и их использование для получения информации о ритмах роста // Вопр. ихтиолог. Т. 17. Вып. 3 (104). С. 429–437.
- Вейс А. 1971. Макромолекулярная химия желатина. М.: Пищ. пром-сть. 478 с.
- Вильямар А. 1973. Сравнительный анализ роста представителей семейства Sciaenidae: Автореф. дис...канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Виноградова З.А. 1948. О годичном цикле линьки у морских ершей // Докл. АН СССР. Т. 60. № 4. С. 705–707.
- Воробьева Э.И., Обручев Д.В. 1964. Подкласс Sarcopterigii // Основы палеонтологии. Бесчелюстные рыбы. М.: Наука/ С. 268–322.
- Галкин Г.Г. 1958. Атлас чешуи пресноводных костистых рыб // Изв. Всесоюз. н.-и. ин-та озерного и речного рыб. хоз-ва. Т. 46. 105 с.
- Гончаров А.И., Сметанин М.М. 1974. Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. № 22. С. 63–67.

- Горюнова А.И. 1961. Деформация чешуи у серебряного карася // Вопр. ихтиолог. Т. 1. Вып. 1 (18). С. 52–58.
- Гринберг М.М. 1950. О зависимости размеров чешуи костистых рыб от формы тела и характера движения // Зоол. журн. Т. 29. Вып. 5. С. 446–459.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 1979. Рост леща в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 74–92.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука. 276 с.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР. 308 с.
- Доманевский Л.Н., Степкина М.В., Ткаченко В.А. 1970. Некоторые особенности роста у *Dentex macrophthalmus* Bloch и *Sardinella aurita* Val. Восточной части Центральной Атлантики // Вопр. ихтиол. Т. 10. Вып. 5(64). С. 861–869.
- Домбровский Б.А. 1961. Основы сравнительной морфологии животных. Алма-Ата. 195 с.
- Дормидонтова О.В. 2000. Исследование и обоснование возможности применения ферментных препаратов в производстве кожи из шкур пресноводных рыб. Автореф. дис. ...канд. техн. наук. М. 24 с.
- Дьяченко И.П. 2001. О функциональных основах роста и некоторых структурных особенностях чешуи рыб // Биология внутренних вод. № 1. С. 51–62.
- Жизнь животных. 1971. / Т.С. Расс (ред.). М.: Просвещение. Т. 4. Ч. 1. 655 с.
- Заец В.А., Калюжная Т.А. 1981. О строении кожных желез некоторых медленно плавающих рыб // Вест. зоологии. № 4. С. 76–79.
- Залыгина Е., Ходаковский В. 2003. Рыбья кожа – материал будущего // Мягкое золото. № 14 (211). С. 12–13.
- Замахаев Д.Ф. 1940. Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей // Материалы по биологии сельдей северного Каспия. Тр. ВНИРО. Т. 14. М.-Л.: Пищепромиздат, С. 3–20.
- Замахаев Д.Ф. 1951. Различие биологических показателей на чешуе из отдельных участков тела сельди // Тр. Московск. технического ин-та рыбной промыш. и хоз-ва. Вып. 4. С. 18–31.
- Земская К.А. 1958. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности // Тр. ВНИРО. Т. 34. С. 63–86.
- Золотавина Л.А., Мухачев И.С. 1976. Причина появления дополнительных колец на чешуе пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) и чира *Coregonus nasus* (Pallas) // Вопр. ихтиолог. Т. 16. Вып. 1. С. 171–176.
- Иванов Л.С. 1964. Зависимость между длиной тела и размерами отолита черноморской скумбрии *Scomber scombrus* L. // Там же. Т. 4. Вып. 3. С. 534–544.
- Иванова М.Н. 1965. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Там же. Т. 5. Вып. 1 (34). С. 127–134.
- Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. 2004. М.: ГЕОС, 436 с.

- Каев А.М. 1998. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиолог. Т. 38. № 5. С. 650–658.
- Касавина Б.С., Торбенко В.П. 1972. Жизнь костной ткани. М.: Наука. 142 с.
- Касьянов А.Н., Сметанин М.М. 1980. К анализу склеритных рядов чешуи судака Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. Л.: Наука. № 49. С. 65–68.
- Кизеветтер И.В. 1973. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищев. пром-сть, 424 с.
- Киладзе А.Б. 2003. Основные этапы освоения шкур рыб в качестве кожевенного сырья и современные проблемы становления сырьевой базы // Мягкое золото. № 18 (215). С. 16–17.
- Киладзе А.Б. 2004а. Особенности гистологического строения шкур рыб // Кожа и обувь. № 5 (11). С. 24–29.
- Киладзе А.Б. 2004б. Рыбные отходы – ценное сырье // Рыбное хоз-во. № 3. С. 58.
- Киладзе А.Б. 2004в. Модницы одеваются в рыбы «меха» // Там же. № 5. С. 68–70.
- Киладзе А.Б. 2004г. Оценка ресурсов чешуи в качестве технического сырья // Вопр. рыбоводства. Т. 3. № 3 (19). С. 550–552.
- Киладзе А.Б. 2005а. Рыбный запах: в чем причина? // Кожа и обувь. № 4 (16). С. 46–47.
- Киладзе А.Б. 2005б. Шкуры рыб как перспективный вид кожевенного сырья. М.: ФГОУ ВПО МГАВ и Б им. К.И. Скрябина. 16 с.
- Киладзе А.Б. 2005в. Неудачный опыт 30-х годов, или рыба кожа – материал XXI века // Вопр. истории естествознания и техники. № 1. С. 39–48.
- Кирпичников В., Головинская К., Михайлов Ф. 1937. Важнейшие типы чешуйчатого покрова у карпа и их связь с хозяйственно ценными признаками // Рыбное хоз-во. № 10–11. С. 51–59.
- Клевезаль Г.А. 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Клевезаль Г.А. 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 283 с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 142 с.
- Клюканов В.А. 1969. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* (Osmeridae) // Зоол. журн. Т. 48. № 1. С. 99–109.
- Коваль А.П., Заец В.А., Калюжная Т.А. 1981. К вопросу о взаимоотношении скелетообразующей и слизиобразующей функции кожи рыб // Вест. зоологии. № 2. С. 52–56.
- Коваль А.П., Заец В.А., Калюжная Т.А. 1984. Закономерности строения кожного покрова рыб различных скоростных групп // Докл. АН УССР. Сер. Б. № 2. С. 71–74.
- Константинова Н.А. 1958. Динамика основных биологических показателей леща Аральского моря // Вопр. ихтиолог. Вып. 10. С. 60–89.

- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки. Л.: Наука. 220 с.
- Косака С., Мори Т. 1978. О различиях структуры чешуи сайры на различных участках тела // Изв. ТИНРО. Т. 101. С. 99–103.
- Крайзлер Б.Я. 1988. Автоматизация обработки измерений межсклеритных расстояний чешуи рыб / Крайзлер Б.Я., Бочаров Л.Н. и др. (ред.). Математические методы изучения эксплуатируемых биосистем дальневосточного бассейна. Владивосток: ТИНРО.
- Крогиус Ф.В. 1958. О строении чешуи камчатской красной разных локальных стад // Биология морского периода жизни дальневосточных лососей. М. С. 52–63.
- Кузнецов В.В., Джабир Махди Л. 1987. Об использовании особенностей строения чешуи в качестве биологических меток у Coregonidae // Науч. докл. высш. шк. биол. наук. № 5. С. 51–54.
- Куликова Н.И. 1970. Гистологическое строение чешуи кеты и некоторые особенности ее роста // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 320–323.
- Латин Ю.Е. 1965. О сезонном росте рыб и некоторых особенностях роста чешуи // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 215–219.
- Латин Ю.Е. 1971. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М.: Наука.
- Левецкий В.В., Сурина Л.Н. 1958. Изготовление экспонатов рыб. Салехард.
- Липская И.Я., Овен Л.С. 1970. К вопросу о причинах периодичности роста рыб в тропической зоне океана // Биология моря. Киев: Наукова думка. Вып. 31. С. 236–245.
- Маврин А.С. 1988. Формирование чешуйного покрова у синца *Abramis ballerus* в первый год жизни // Вопр. ихтиолог. Т. 28. Вып. 6. С. 998–1006.
- Максимов В.А. 1972. Некоторые данные по экологии камчатской семги *Salmo tuckeyi* р. Утхолок // Вопр. ихтиолог. Т. 12. Вып. 5. С. 827–834
- Марфенин Н.Н. 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Матвеев Б.С. 1932. Об эволюции кожных покровов позвоночных путем эмбриональных изменений // Зоол. журн. Т. 24. Вып. 2. С. 39–54.
- Матвеев Б.С. 1945. О соотношении между скелетообразующей и железистой функциями кожи рыб в онтогенезе и филогенезе // Докл. АН СССР. Т. 49. № 7. С. 549–552.
- Мейснер В.И. 1933. Промысловая ихтиология. М.–Л.: СИАБТЕХИЗДАТ. 191 с.
- Мина М.В. 1965. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолитах рыб // Вопр. ихтиолог. Т. 5. Вып. 4. С. 732–735.
- Мина М.В. 1967. Отолит как регистрирующая структура (Опыт исследования зависимости между характером строения отолита (*Sagitta*) трески и особенностями экологии популяции): Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Мина М.В. 1973а. Рост рыб // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 4. Рост животных. / Познанин Л.П. (ред.). М. С. 68–115.

- Мина М.В. 1973б. Способ объективизации и уточнения оценок возраста рыб, в частности микижи *Salmo mykiss* Walbaum р. Камчатки // Вопр. ихтиолог. Т. 13. Вып. 1. С. 109–118.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. Т. 70. Вып. 3. С. 68–115.
- Монастырский Г.Н. 1926. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи // Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск: Красноярск. обл. изд-во. С. 49–57.
- Монастырский Г.Н. 1930. О методиках определения линейного роста рыб по чешуе // Тр. ВНИРО. Вып. 4. С. 49–57.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стад рыб. М.: Пищ. пром-сть. 447 с.
- Нотов А.А. 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 60–79.
- Овчинников В.В. 1966. Строение чешуйного покрова Xiphioidea (Scombroidei, Pisces) // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. № 3. С. 32–35.
- Осипов В. 1966. Атлас морских рыб Австралии. Владивосток: Дальневосточное книжное изд-во. 86 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1987. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в СССР // Вопр. ихтиолог. Т. 27. Вып. 5. С. 761–770.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1994а. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в СССР. Сообщ. 1 // Там же. Т. 34. Вып. 4. С. 509–525.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1994б. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в СССР. Сообщ. 2 // Там же. Т. 34. Вып. 5. С. 703–718.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1994в. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в СССР. Сообщ. 3 // Там же. Т. 34. Вып. 6. С. 814–816.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 2002. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Ч. 2. М.: Изд-во МГУ. 29 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. 1999. К проблеме формирования жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. Т. 367. № 5. С. 709–713.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д. 2007. Жизненные стратегии микижи *Parasalmo mykiss* и кумжи *Salmo trutta*, интродуцированных в водоемы Чили // Вопр. ихтиолог. Т. 47. Вып. 4. С. 451–461.
- Павловский Е.Н. 1909. Кожные железы ядовитых рыб // Изв. Имп. Воен.-мед. Акад. Т. 18. С. 22–42, 162–182, 308–319, 443–452.
- Павловский Е.Н. 1910. Строение эпидермиса кожи губ у маринки (*Schizothorax intermedius*) и лопатозуба (*Carpoeta hepatensis*) // Тр. Имп. СПб. Об-ва естествоиспытателей. Т. 41. Вып. 1. № 5/6. С. 1–7.
- Першин С.В., Чернышев О.Б., Козлов Л.Ф. и др. 1976. Закономерности в покровах скоростных рыб // Бионика. Вып. 10. С. 3–21.
- Печуренков В.Л. 1963. Особенности строения чешуйного покрова у западно-африканской сардинеллы *Sardinella aurita* Val. // Вопр. ихтиолог. Т. 3. № 1. С. 131–143.

- Пирс Э. 1962. Гистохимия: теоретическая и прикладная. М.: Изд-во иностр. лит. 1963 с.
- Поддубный А.Г., Гончаров А.И., Сметанин М.М. 1976. Спектрально-корреляционный метод определения возраста и изучение роста рыб с циклоидной чешуей // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс. Ч. 2. С. 38–45.
- Подушко М.В. 1970. Особенности роста чешуи и повторность нереста амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg // Вопр. ихтиолог. Т. 10. Вып. 6 (65). С. 1057–1064.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 376 с.
- Пробатов А.И. 1927. Рост и возраст жереха р. Урала // Изв. Отдела прикл. ихтиол. Т. 6. Вып. 1.
- Пробатов А.И. 1929. О возрасте аральского сома // Там же. Т. 9. Вып. 2. С. 213–224.
- Провиз Л.И. 1977. Прибор для изготовления препаратов-отгисков чешуи рыб / // Вопр. ихтиолог. Т. 17. Вып. С. 378–380.
- Протопопов Н.К. 1980. Формирование годовых, «нерестовых» и дополнительных колец на чешуе сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) р. Печоры. // Вопр. ихтиолог. Т. 20. Вып. 5 (124). С. 812–819.
- Пятиязычный словарь названий животных. 1989. Рыбы / В.Е. Соколов (ред.). М.: Русский язык, С. 1–734.
- Редкозубов Ю.Н. 1968. Чешуя байкальского омуля как показатель некоторых моментов его биологии // Вопр. ихтиолог. Т. 8. Вып. 5 (52). С. 919–930.
- Редкозубов Ю.Н. 1973. Применение поляризованного света при определении возраста рыб // Тр. Упр. кадров и учеб. заведений Мин-ва рыб. хоз-ва СССР. Вып. 46. С. 82–83.
- Решетников Ю.С. 1966. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука. С. 93–155.
- Решетников Ю.С. 1975. Особенности роста и созревания тропических рыб // Всесоюзн. конф. «Биология шельфа». Тезисы докл. Владивосток. С. 142–143.
- Решетников Ю.С., Гарсия Х.П. 1985. Рост рыб / Соколов В.Е., Гарсия Г. (ред.). Экология рыб Кубинского шельфа. М.: Наука. С. 139–171.
- Решетников Ю.С., Кларо Р.Н. 1976. Циклика биологических процессов у тропических рыб на примере *Lutjanus synagris* (L.) // Вопр. ихтиолог. Т. 16. Вып. 5(100). С. 794–803.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит. 718 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука. 468 с.
- Савваитова К.А. 1975. Популяционная структура *Salmo mykiss* в пределах естественного ареала // Вопр. ихтиолог. Т. 15. Вып. 6. С. 984–997.

- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 1999. Структура популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек северо-западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиол. Т. 39. № 4. С. 501–513.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А., Соколов С.Г., Эллис Б.К. 2005. «Полуфунтовики» микижи *Parasalmo mykiss* – особый элемент структуры вида. К проблеме формирования разнообразия типов жизненной стратегии // Там же. Т. 45. № 6. С. 806–815.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А., Эллис Б.К. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // Там же. Т. 43. № 6. С. 789–800.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объектов форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 120 с.
- Савостьянов Г.А. 2005. Основы структурной гистологии. СПб.: Наука. 375 с.
- Сарычев В.С. 2007. Рыбы и миноги Липецкой области. Воронеж. 115 с.
- Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 536 с.
- Селифонов М.М. 1970. О структуре чешуи молоди красной Курильского озера / Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 94–100.
- Сенкевич И.К. 1967. Связь активности щелочной фосфатазы чешуи некоторых азово-черноморских рыб с темпом и сроками их линейного роста // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука. С. 265–269.
- Сколков С.А. 2004. Разработка технологии кожи из шкур рыб Волго-Каспийского бассейна: Автореф. дис... канд. техн. наук. М. 26 с.
- Сметанин М.М. 2003. Статистические методы в экологии рыб. Борок. 199 с.
- Смирнов С.А. 1985. Развитие органов боковой линии окуня *Perca fluviatilis* L. и ерша *Gymnoscephalus cernuus* (L): Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: Ин-т эволюц. морфол. и экол. животных им. А.Н. Северцова РАН. 149 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 1994. Кожные железы первичноводных хордовых. М.: Наука. 136 с.
- Соколова З.П. 1972. Культ животных в религиях. М.: Наука. 213 с.
- Спановская В.Д. 1963. Рост леща в Учинском водохранилище // Учинское и Можайское водохранилища. М.: МГУ. С. 311–321.
- Справочник по химическому составу и технологическим свойствам рыб внутренних водоемов. 1999. / В.П. Быков (ред.). М.: Изд-во ВНИРО. 206 с.
- Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. М.: Советская наука. 579 с.
- Татарко К.И. 1972. О регенерации чешуи рыб // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 1. С. 86–93.
- Терещенко К.К. 1913. Вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.): ее рост и плодовитость // Тр. Астрахан. ихтиол. лаб. Т. 3. Вып. 2.
- Терещенко К.К. 1917. Лещь (*Abramis brama* L.) Каспийско-Волжского района, его промысел и биология // Там же. Т. 4. Вып. 2. С. 1–159.



- Терских В.В., Васильев А.В., Воротеляк Е.Я. 2003. Структурно-функциональные единицы эпидермиса // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 645–649.
- Третьяков Д.К. 1936. Тканевой состав чешуй рыб // Архив анат., гист. и эмбр. Т. 15. № 2. С. 89–104.
- Тряпицына Л.Н. 1975. Экология красноперки и густеры дельты Волги в условиях зарегулированного стока. М.: Наука. 179 с.
- Тягун М.Л. 2004. Изучение структуры и роста чешуи байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius* Georgi): Автореф. дис...канд. биол. наук. Петрозаводск: Лимнологический институт СО РАН. 26 с.
- Ушине А.М. 2004. Дизайн изделий из шкур рыб (традиции народов Сибири и современность): Автореф. дис...канд. искусствоведения. М. 24 с.
- Хазиев Ш.Н. 1991. Аналогии папиллярных узоров в природе // Новые разработки, технические приемы и средства судебной экспертизы. Вып. 3. М.: ВНИИСЭ МЮ СССР. С. 11–16.
- Хрущов Г.К., Бродский В.Я. 1961. Орган и клетка (некоторые проблемы цитологии и гистологии) // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 52. № 2. С. 181–207.
- Хэм А., Кормак Д. 1983. Гистология. М.: Мир. Т. 3. 293 с.
- Цыгур В.В. 1988. Возраст симы *Oncorhynchus masou* // Вопр. ихтиолог. Т. 28. Вып. 2. С. 248–258.
- Чугунова Н.И. 1931. Биология судака Азовского моря // Тр. Аз.-Черномор. научно-пром. экспед. НИИ морск. рыбн. хоз-ва. Вып. 9. С. 3–158.
- Чугунова Н.И. 1940. Методика изучения возраста большеглазого пузанка *Caspialosa saposhnikovii* (Grimm) // Материалы по биологии сельдей северного Каспия. Тр. ВНИРО. Т. 14. М.-Л.: Пищепромиздат. С. 21–46.
- Чугунова Н.И. 1952. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Советская наука. 115 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 164 с.
- Чугунова Н.И. 1961. О закономерностях роста рыб и их значении в динамике популяций // Тр. Совещ. ихтиол. комис. Вып. 13.
- Чугунова Н.И., Каневская Н.К. 1963. О регенерации чешуи сазана *Suiprinus carpio* // Вопр. ихтиолог. Вып. 4 (29). С. 698–707.
- Чугунова Н.И., Ассман А.В., Макарова Н.П. 1961. Рост и динамика жирности у рыб как приспособительные процессы (на основании экспериментального исследования сазана в дельте Волги) // Тр. ИМЖа. М.: ИМЖ. Вып. 39. С. 96–181.
- Чурсин В.И. 1992. Декоративная кожа из рыбьих шкур // Кожевенно-обувная промышленность. № 6. С. 24.
- Чурсин В.И. 1998. Рыбьи башмаки // Рыбное хозяйство. № 5/6. С. 60–61.
- Шандиков Г.А. 1990. Обзор остроносых нототений рода *Nototheniops* (Pisces: Nototheniidae) Арктики: Автореф. дис...канд. биол. наук. Ленинград: ЗИН РАН. 24 с.

- Шандиков Г.А., Краткий В.А. 1990. О поимке второго экземпляра *Gvozdarus svetovidovi* (Nototheniidae) в Море содружества (Восточная Антарктика) // Вопр. ихтиолог. Т. 30. Вып. 3. С. 505–508.
- Шентякова Л.Ф. 1966а. О единой методике реконструкции роста рыб по чешуе // Там же. Т. 6. Вып. 2. С. 303–313.
- Шентякова Л.Ф. 1966б. Некоторые биологические и топографические особенности чешуи рыб // Гидробиол. журн. Т. 2. Вып. 3. С. 60–67.
- Шентякова Л.Ф. 1966в. Изменчивость соотношения роста тела и чешуи леща, плотвы и судака в различных водохранилищах // Биол. рыб волжских водохранилищ. М.-Л.: Наука. С. 163–174.
- Якубова О.С., Котенко А.Л. 2004. Чешуя как источник получения ихтиожелатина // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. № 2. С. 1–5.
- Agarwal S.K. 1987. Histophysiology of snout epidermis of a hill-stream fish, *Garra gotyla* // Zool. Anz. Bd. 218. N 5/6. S. 394–400.
- Agarwal S.K., Shan Kum Kum. 1988. Histophysiology of epidermis of paired fins in a hill-stream fish, *Garra gotyla* // J. Anim. Morphol. and Physiol. Vol. 35. N 2. P. 101–108.
- Agarwal S.K., Banerjee T.K., Mittal A.K. 1979. Enzymes in epidermis of freshwater teleost *Barbus sopher* (Cyprinidae, Pisces). I. Histochemical investigation // Mikroskopie. Bd. 35. N 9/10. S. 258–264.
- Agazzi S., Bearzi G., Politi E. 2003. Common dolphin prey species in the Eastern Ionian sea: Insight from fish scales sampled during surface foraging // Tethys Research Institute. www.tethys.org.
- Alm G. 1959. Connection between maturity size and age in fishes // Inst. freshwater Res. Drottningholm, Repr. N 40. 197 p.
- Anon. 1980. Development of a software program for automatic image analysis of fish scales from haddock // Final report. Cambridge Instrument Company. Cambridge. MA.
- Asakawa M. 1970. Histochemical studies of the mucus on the epidermis of eel, *Anguilla japonica* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Vol. 36. P. 83–87.
- Asakawa M. 1983. Structure of disaccharide from true eel (*Anguilla japonica*) skin mucus glycoprotein and its liuhagtoprotein moiety // Ibid. Vol. 49. P. 1601–1606.
- Backiel T. 1962. Determination of time of annulus formation on fish scales // Acta hydrobiol. Krakow. Vol. 4. P. 393–411.
- Bagenal T.B., Mackereth F.J.H., Heron J. 1973. The distinction between brown trout and sea trout by the strontium content of their scales // J. Fish Biol. Vol. 5. P. 555–557.
- Baglinière J.L., Le Louarn H. 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France // Bull. fr. pêche et piscicult. T. 60. N 306. P. 2–39.
- Baird I.L., Winborn W.B., Bockman D.E. 1967. A technique of decalcification suited to electron microscopy of tissue closely associated with bone // Anat. Rec. Vol. 159. С. 281–290.

- Balon E.K.* 1974. Fish production of a tropical ecosystem // Eds. E.K. Balon, A.G. Coche. Lake Kariba: A man-made tropical ecosystem in Central Africa. Hague: Dr. W. Junk b.v. Publishers. 676 p.
- Banerjee T.K., Mittal A.K.* 1980. Histochemistry and the structure of the epidermis of a fresh-water teleost *Acanthocobitis botia* (Hamilton-Buchanon) (Cobitidae, Pisces) // Ztschr. Mikrosk.-anat. Forsch. Bd. 94. N 2. S. 305–315.
- Barnaby J.T., DeLacy A.C.* 1940. Identification of Pacific salmon and steelhead trout by means of scale examination. Seattle, Wash.: U.S. FWS, 4 p.
- Basbaum C.B., Mann J.K., Chow A.W., Funkbeiner W.F.* 1984. Monoclonal antibodies as probes for unique antigens in secretory cells of mixed exocrine organs / Proc. Nat. Acad. Sci. US. Vol. 81. N 14. P. 4419.
- Batts B.S.* 1964. Lepidology of the adult Pleuronectiform fishes of Puget Sound, Washington // Copeia. N 4. P. 666–572.
- Beamish R.J., McFarlane G.A.* 1987. Current trends in age determination methodology // Eds R.C. Summerfelt, G.E. Hall. The Age and Growth of Fish. Ames, IA.: Iowa State Univ. Press.
- Beaumont W.R.C.* 1982. An aberration in the scale formation of the dace *Leuciscus leuciscus* (L.) // J. Fish. Biol. Vol. 21. P. 321–324.
- Bejda A.J., Phelan B.A.* 1998. Can scales be used to sex winter flounder, *Pleuronectes americanus*? // Fish. Bull. Vol. 96. N 3. P. 621–623.
- Belanger S.E., Cherry D.S., Ney J.J., Whitehurst D.K.* 1987. Differentiation of freshwater versus saltwater striped bass by elemental scale analysis // Trans. Am. Fish. Soc. Vol. 116. P. 594–600.
- Bereiter-Hahn J.* 1971. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Funktion von Tonofilamenten in den Epidermoszellen von Fischen // Cytobiologie. Bd. 4. N 1. S. 73–102.
- Bereiter-Hahn J., Zylberberg L.* 1993. Regeneration of teleost fish scale // Comp. Biochem Physiol. Vol. 105A. N 4. P. 625–641.
- Bernard R.L., Myers K.W.* 1996. The performance of quantitative scale pattern analysis in the identification of hatchery and wild steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 53. P. 1727–1735.
- Bertin L.* 1958. Ecailles et sclerification dermiques // Ed. P.-P. Grassé. Traité de zoologie. Paris: Masson. T. 13. Fasc. 1. P. 482–504.
- Bertolini B., Cataudella S., Jereb P. et al.* 1979. Studio morfometrico sulla composizione cellulare dell' epidermide di *Anguilla*, nella diverse fasi della vitta post larvale // Ric. Sci ed educ. Per. Suppl. N 6. P. 1–49.
- Bigi A., Burghammer M., Falconi R. et al.* 1982. Twisted plywood pattern of collagen fibrils in teleost scales: An X-ray diffraction investigation // Cell and Tissue Res. Vol. 223. N 2. P. 349–367.
- Bilton H.T., Jenkinson D.W.* 1977. The scale characters of jack and adult coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with returned from three releases made at Rosewall Creek in April, May, and June, 1973 // Fisheries and marine service technical report from the Pacific biological station, Nanaimo. N 237. 7 p.

- Bilton H.T., Jenkinson D.W., Shepard M.P. 1964. A key of five species of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) based on scale characteristics // J. Fish. Res. Board of Canada. Vol. 21. N 5. P. 1267–1288.
- Bilton H.T., Robins G.L. 1971. Effects of feeding level on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Ibid. Vol. 28. P. 861–868.
- Bishai H.M., Gideiri Y.B.A. 1965. Studies on the genus *Synodontis* at Khartoum. I. Age and growth // Hydrobiologia. Vol. 26. N 1–2. P. 85–97.
- Blachuta J., Witkowski A., Kowalewski M. 1986 (1987). Formation of scales in European grayling *Thymallus thymallus* (L.) // Zool. Pol. Vol. 33. N 1–2. P. 59–70.
- Blackburn M. 1951. «Condition rings» on scales of the European pilchard, *Sardina pilchardus* (Walbaum) // J. du Cons. perm. int. Explor. Her. T. 17. Z. 181–195.
- Blood E.R., Grant G.C. 1975. Determination of cadmium in fish tissue by flameless atomic absorption with a tantalum ribbon // Anal. Chem. Vol. 47. P. 1438–1441.
- Bodola A. 1966. Life history of the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Lesneur), in Western lake Erie // Fish. Bull. Washington: Fish and Wildlife Service, U.S. Dept. Inter. Vol. 65. N 2. P. 391–425.
- Bolognani-Fantin A.M., Bolognani L. 1964. Observations on the histochemistry and biochemistry of cutaneous mucus of *Anguilla vulgaris* // Intern. Congr. Histochem. and Cytochem. Vol. 17. P. 183–184.
- Bone Q. 1972. Buoyancy and hydrodynamic functions of integument in the castor oil fish, *Ruvettus pretiosus* (Pisces: Gempylidae) // Copeia. N 1. P. 78–85.
- Branson B.A. 1961. The lateral-line system in the Rio Grande perch, *Cichlasoma cyanoguttatum* (Baird and Girard) // Amer. Midland Naturalist. Vol. 62. N 2. P. 446–458.
- Bremer H. 1972. Einige Untersuchungen zur Histochemie der sezernierenden Elemente der Teleostier Epidermis // Acta histochem. Bd. 43. Hf. 2. S. 28–40.
- Bremer H. 1973. Zur einiger Beobachtungen über postlarvale Entwicklungsstadien von *Anguilla anguilla* L. and ihre Anatomischhistologischen und histochemischen Kriterien // Jahrb. morphol. und mikrosk. Anat. Abt. 1. N 4. S. 480–491.
- Bremer H. 1978. Glanduläre und glanduläroide Strukturen in den Epidermis der Teleostier und ihre phylogenetischen Zusammenhänge // Wiss. Ztschr. Päd. Hochsh. «Liselotte-Hermann» «Gästrow Math.-naturwiss. Fak.». N 1. S. 163–161.
- Brown G.A., Wellings S.R. 1969. Collagen formation and calcification in teleost scales // Ztschr. Zellforsch. mikrosk. Anat. Bd. 93. N 4. S. 571–581.
- Brown G.A., Wellings S.R. 1970. Electron microscopy of the skin of the teleost, *Hippoglossoides elassodon* // Ibid. Bd. 103. N 2. S. 149–169.
- Bullock A.M., Roberts R.J., Gordon J.D.M. 1976. A study of the structure of the whiting integument (*Merlangius merlangus* L.) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. Vol. 56. N 1. P. 213–226.
- Burnet A.M.R. 1969. An examination of the use of scales and fin rays for age determination of brown trout (*Salmo trutta* L.) // New Zealand J. Mar. and Freshwater Res. Vol. 3. N 1. P. 147–151.

- Bushmann P.J., Burns J.R.* 1994. Social control of male sexual maturation in the swordtail characin, *Corynopoma riisei* // J. Fish Biol. Vol. 44. P. 263–272.
- Carmignani M.P.A., Zaccone G.* 1974. Histochemical investigations on the epidermis of the electric fish *Malapterurus electricus* Lacép. (Teleostei: Malapteruridae) // Acta histochem. Vol. 48. N 1. P. 112–117.
- Casselmann J.M.* 1974. Analysis of hard tissue of pike *Esox lucius* L., with special reference to age and growth. // Ed. T.B. Bagenal. The ageing of fish. Proc. Intern. Sympos. P.13–27.
- Casteel R.W.* 1972. A key, based on scales, to the families of native California freshwater fishes // Proc. California Acad. Sci. Vol. 39. P. 75–86.
- Casteel R.W.* 1973. The scales of the native freshwater fish families of Washington / Northwest Sci. Vol. 47. N 4. P. 230–238.
- Casteel R.W.* 1974. On the remains of fish scales from archaeological sites // Amer. Antiquity. Vol. 39. P. 557–581.
- Casteel R.W.* 1976. Fish remains in archaeology and paleo-environmental studies. N.Y., etc.: Acad. Press. 180 p.
- Casteel R.W.* 1979. Otoliths and scales of marine cods and hake (Pisces: Gadidae, Merluccidae) from Eastern Pacific waters of California, Oregon, Washington, and British Columbia // Zool. Anz. Bd. 202. Hf. 3/4. S. 219–225.
- Chao T.J., Patterson C.C., Settle D.* 1974. Occurrence of lead in tuna // Nature. Vol. 251. P. 159–161.
- Chen X.-Y., Arratia G.* 1996. Breeding tubercles of *Phoxinus* (Teleostei: Cyprinidae): Morphology, distribution, and phylogenetic implications // J. Morphol. Vol. 228. N 2. P. 127–144.
- Chikuni S.* 1968. On the scale characters of the Pacific Ocean perch in the Bering sea. I. Some scale characters and their variations by body regions // Bull. Jap. Soc. Sci. Fisheries. Vol. 34. P. 681–686.
- Chitravadivelu K.* 1971. Contribution to the growth of *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) from the upper Yenisei river of Mongolia // Věstn. Čs. společ. zool. N 3. P. 168–174.
- Chu Y.T.* 1935. Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution // Biol. Bull. St. John's Uni. Vol. 2. P. 1–221.
- Clutter R.I., Whitesel L.E.* 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales // Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull. Canada: New Westminster. Vol. 9. P. 1–159.
- Cockerell T.D.A.* 1910. The scales of the African characinid fishes // Smithsonian Misc. Coll. N 56. P. 1–10.
- Cockerell T.D.A.* 1911. Some notes on fish scales // Proc. Biol. Soc. Wash. Vol. 24. P. 209–214.
- Cockerell T.D.A.* 1913. Observations on fish scales // Bull. U.S. Bureau Fish. Vol. 32. P. 117–174.
- Cockerell T.D.A.* 1914. VI. The scales of the South American characinid fishes // Ann. Carnegie Mus. Vol. 9. P. 92–113.

- Cockerell T.D.A. 1915. Scales of Panama fishes // Proc. Biol. Sci. Washington. Vol. 28. P. 151–160.
- Cockerell T.D.A., Callaway O. Notes on the scales of fishes. The herbivorous Cyprinidae // Proc. Biol. Soc. Wash. 1909. Vol. 22. P. 121–124.
- Cockerell T.D.A., Moore E.V. On the nature of teeth in ctenoid scales // Ibid. 1909. Vol. 23. P. 91–93.
- Cooke P.H. Fine structure of the fibrillary plate in the central head scale of the striped killifish, *Fundulus majalis* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1967. Vol. 86. N 3. P. 273–279
- Coutant C.C., Chen C.H. Strontium microstructure in scales of freshwater and estuarine striped bass (*Morone saxatilis*) detected by laser ablation mass spectrometry // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 1318–1323.
- Cragg-Hine D., Jones J.W. The growth of dace *Leuciscus leuciscus* (L.), roach *Rutilus rutilus* (L.) and chub *Squalius cephalus* (L.) in Willow Brook, Nothamptonshire. // J. Fish. Biol. 1969. Vol. 1. P. 59–82.
- Currey J.D. Bones. Princeton: Princeton Univ. Press, 2002. 456 p.
- Daniels R.A. Guide to identification of scales of fishes of northeastern North America // Bull. N.-Y. State Biol. Survey. 1996. N 488. 97 pp.
- DeLamater E.D., Courtenay W.R. Jr. 1973a. Studies on the scale structure of flatfishes. I. The genus *Trinectes* with notes on related forms // Proc. Southeast. Game Fish. Comm. P. 591–608.
- DeLamater E.D., Courtenay W.R. Jr. 1973b. Variations in structure of the lateral-line canal on scales of teleostean fishes // Ztschr. Morphol. Tiere. Bd. 75. S. 259–266.
- DeLamater E.D., Courtenay W.R. Jr. 1974. Fish scales as seen by scanning electron microscopy // Florida Sci. Vol. 37. N 3. P. 141–149.
- DeMartini E.E., Coyer J.A. 1981. Cleaning and scale-eating in juveniles of the Kyphosid fishes, *Hermosilla azurea* and *Girella nigrocans* // Copeia. N 4. P. 785–789.
- Denton Th. E., Howell W.M. 1969. A technique for obtaining chromosomes from the scale epithelium of teleost fishes // Copeia. N 2. P. 392–393.
- Di Conza J.J., Halliday W.J. 1971. Relationship of catfish serum antibodies to immunoglobulins in mucus secretions // Austr. J. Exp. Biol. Med. Sci. Vol. 49. P. 517–519.
- Dubey P.K., Jain A.K. 1983. Melanophore characteristics in a fresh-water teleost, *Puntius conchonius* (Ham.) // Ztschr. micros. Anat. Forsch. Bd. 97. N 2. S. 329–342.
- Enomoto N., Tomiyasu Y. 1960a. Studies on the external mucous substances of fishes. I. On the chemical properties of the mucous substance of loach, *Misgurnus anguillicaudatus* Cantor // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Vol. 26. P. 739–744.
- Enomoto N., Tomiyasu Y. 1960b. Studies on the external mucous substances of fishes. 2. On the chemical properties of the mucous substance of conger, *Astroconger myriaster* Brevoort // Ibid. Vol. 26. P. 745–748.
- Enomoto N., Nagao T., Tomiyasu Y. 1961. Studies on the external mucous substances of fishes. 3. Identification of amino acids in the mucous protein from some fishes by paper chromatography // Ibid. Vol. 27. P. 143–146.

- Esdale P.C.* 1912. Intensive study of the scales of three specimens of *Salmo salar* // Manchester Mem. Litl Phil. Soc. Vol. 56. N 3. P. 1–22.
- Espuelas G.M., Navas P., Bueno Ch. et al.* 1984. Glycoconjugates cytochemistry in the epidermis of *Cyprinus carpio* L. // Arch. Biol. (Belg.). Vol.95. N 2. P. 139–152.
- Everhart W.H.* 1949. Body length of the smallmouth bass at scale formation // Copeia. N 2. P. 110–115.
- Farquhar M.G., Palade G.E.* 1965. Cell junction in amphibian skin // J. Cell. Biol. Vol. 26. P. 263–291.
- Farrell A.P., Hodaly A.H., Wang S.* 2000. Metal analysis of scales taken from Arctic grayling // Arch. Environ. Contam. Toxicol. Vol. 39. N 4. P. 515–522.
- Ferri S., Stipp A.C.M., Sesso A., Correa H.* 1977. Ultrastructure of epidermal cells of the teleost *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Pisces) // Anat. Anz. Bd. 141. Hf. 3. S. 345–363.
- Fish fillet and scale identification/ 1992. Видеофильм. VHS RA 1063.4.038. Nebraska Game and Parks Commission VHS.
- FishBase. (CD-ROM). ICLARM, Manille, 2002.
- Fishelson L.* 1973. Observation on skin structure and sloughing in the stone fish *Synanceia verrucosa* and related fish species as a functional adaptation to their mode of life // Ztschr. Zellforsch. und micros. Anat. Bd. 140. S. 496–508.
- Fishelson L.* 1984. A comparative study of ridge-mazes on surface epithelial cell-membranes of fish scales (Pisces, Teleostei) // Zoomorphology. Vol. 104. P. 231–238.
- Fitton-Jackson S.* 1964. Connective tissue cells / Eds J. Brachet, A.E. Mirsky. The cell: Biochemistry, physiology, morphology. N.-Y.: Acad. Press, Vol. 6. P. 414–415.
- Fletcher T.C., Grant P.T.* 1968. Glycoproteins in the external mucous secretions of the plaice (*Pleuronectes platessa*) and other fishes // Biochem. J. Vol. 106. P. 12.
- Fletcher T.C., Grant P.T.* 1969. Immunoglobulins in the serum and mucus of the plaice (*Pleuronectes platessa*) and other fishes // Biochem. J. Vol. 115. P. 65.
- Fletcher T.C., White A.* 1973. Lysozyme activity in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) // Experimentia. Vol. 29. P. 1283–1285.
- Fouda M.M.* 1979a. Studies on scale structure in the common goby, *Pomatoschistus microps* Kroyer // J. Fish Biol. Vol.15. P. 173–183.
- Fouda M.M.* 1979b. Studies of scale regeneration in the common goby, *Pomatoschistus microps* (Pisces) // J. Zool. Vol.189. N 4. P. 503–522.
- Frank S.* 1966. A contribution to the growth of sea-trout (*Salmo trutta trutta* Linnaeus 1758) in Poland // Věstn. Čs. společ. Zool. Vol. 43. N 1. P. 14–21.
- Frank S.* 1970. A contribution to the growth of young roach (*Rutilus rutilus*) with a discussion concerning the rate of growth // Ibid. Vol. 43. N 3. P. 164–169.
- Frietsche R.A., Bailey C.F.* 1980. The histology and calcification of regenerating scales in the blackspotted topminnow, *Fundulus olivaceus* (Storer) // J. Fish Biol. Vol. 16. P. 173–183.
- Fukuwaka M.-A.* 1998. Scale and otolith patterns prove growth history of pacific salmon // North Pacific anadromous Fish Comm. Bull. N 1. P. 190–198.

- Fujita K. 1971. Early development of the squamation in *Tilapia sparrmani* // Jap. J. Ichthyol. Vol. 18. N 2. P. 90–93.
- Galluchi V.F., ed. 1996. Stock assessment: Quantitative methods and applications for small-scale fisheries. CRC Press, Inc. 178 p.
- Garrod D.J., Newell B.S. 1958. Ring formation in *Tilapia esculenta* // Nature. Vol. 181. P. 1411–1422.
- Gilchrist J.D.F. 1920. Ecdysis in a teleostean fish, *Agriopus* // Q.J. Microsc. Sci. Vol. 64. P. 575–587.
- Gillanders B.M. 2001. Trace metals in four structures of fish and their use for estimates of stock structure // Fish. Bull. Vol. 99. P. 410–419.
- Gilmartin M., Revelante N. 1975. The concentration of mercury, cooper, nickel, silver, cadmium and lead in the Northern Adriatic anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardinia pilchardus*) // Fish. Bull. Calif. Vol. 73. P. 193–201.
- Glenn C.L., Mathias J.A. 1985. Circuli development on body scales of young pond-reared walleye (*Stizostedion vitreum*) // Canad. J. Zool. Vol. 63. N 4. P. 912–915.
- Goodrich E.S. 1907. On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification // Proc. Zool. Soc. London. Vol. 77. P. 751–774.
- Goodrich H.B., Smith M.A. 1937. Genetics and histology of the color pattern in the normal and albino paradise fish, *Macropodus opercularis* L. // Biol. Bull. Vol. 73. N 3. P. 527–534.
- Govoni J.J., West M.A., Zivotofsky D. et al. 2004. Ontogeny of squamation in Swordfish, *Xiphias gladius* // Copeia. N 2. P. 391–396.
- Graham M.L. 1929. Studies of age-determination in fish/ Part II — A survey of the literature // Fishery Invest., Lond. Ser. II, Vol. 11. 50 p.
- Grubh A.R., Winemiller K.O. 2004. Ontogeny of scale feeding in the Asian Glassfish, *Chanda nama* (Ambassidae) // Copeia. N 4. P. 903–907.
- Grginčević M., Pujin V., Maletin S., Kostić D. 1987. К познанию структуры и количества радиальных каналов чешуи некоторых карповых рыб. Prilog raznananju rasporeda i broja radijalnih kanalića na krljuštima nekih šaranskih riba // Acta biol. jugosl. G. Bd. 13. N 2. S. 151–158.
- Guellec D., Marvan-Dubois G., Sire J.-Y. 2004. Skin development in bony fish with particular emphasis on collagen deposition in the dermis of the zebrafish (*Brachydanio rerio*) // Int. J. Dev. Biol. Vol. 48. P. 217–231.
- Guzina N., Vuković T. 1987. Первые сведения об обнаружении и строении чешуи *Aulopyge huegeli* Heckel, 1841 из озера Бушко. Prvi podaci o nalazu i morfologiji krljušti kod *Aulopyge huegeli* Heckel, 1841 iz Buškog Jezera // Gog. Biol. Inst. Univ. Sarajevo. Vol. 40. P. 27–38.
- Hagenmaier H.E. 1987. Fischschuppen unter dem Mikroskop // Mikrokosmos. Bd. 76, N 3. S. 89–91.
- Haque A.K.M.A. 1955. On the morphology of scale in some teleost fishes // Biologia, Lahore. Vol. 1. N 1. P. 82–111.



- Harris J., Hunt S. 1973. Epithelial mucus of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Biochem. Soc. Trans. Vol. 11. P. 153–155.
- Hawkes J.W. 1972. The structure of fish skin. I. General organization // Cell and Tissue Res. Vol. 149. N 2. P. 147–158.
- Hebrank M.R. 1980. Mechanical properties and locomotor functions of eel skin // Biol. Bull. Vol. 158. P. 58–68.
- Hebrank M.R., Hebrank J.H. 1986. The mechanics of fish skin: Lack of «an external tendon» role in two teleosts // Biol. Bull. Vol. 171. N 1. P. 236–247.
- Heldt H. 1927. La mue chez les poissons // Notes Stn. Océanogr. Salamambo. Vol. 8. P. 1–8.
- Henrikson R.C., Matoltsy A.G. 1968a. The fine structure of teleost epidermis. I. Introduction and filament-containing cells // J. ultrastruct. Res. Vol. 21. N 2/3. P. 194–212.
- Henrikson R.C., Matoltsy A.G. 1968b. The fine structure of teleost epidermis. II. Mucous cells // Ibid. Vol. 21. N 3/4. P. 213–221.
- Henrikson R.C., Matoltsy A.G. 1968c. The fine structure of teleost epidermis. III. Club cells and other cell types // J. ultrastruct. Res. Vol. 21. N 3/4. P. 222–232.
- Herold D., Clark E. 1993. Monogamy, spawning and skin-shedding of the sea moth, *Eurypegasus draconis* (Pisces: Pegasidae) // Env. Biol. Fish. Vol. 37. P. 219–236.
- Hollander R.R. 1986. Microanalysis of scales of poeciliid fishes // Copeia. N 1. P. 86–91. <http://www.fishbase.org/> Eds R. Froese, D. Pauly. Fishbase. World Wide Web electronic publication. Version (08/2007).  
<http://www.urban.ne.jp/home/Koistaff/eindex.html>
- Hopson A.J. 1965. Winter scale rings in *Lates niloticus* (Pisces, Centropomidae) from Lake Chad // Nature. N 5014. P. 1013–1014.
- Hughes D.R. 1981. Development and organization of the posterior field of ctenoid scales in the Platycephalidae // Copeia. N 3. P. 596–606.
- Hunter C.R., Nayudee P.L. 1978. Surface folds in superficial cells of three species of teleost fish // J. Fish. Biol. Vol. 12. P. 163–166.
- Huntsman A.G. 1918. The growth of scales in fishes // Trans. Roy. Can. Inst. Vol. 12. P. 61–101.
- Ichikawa R. 1953. Absorption of fish scale caused by starvation // Rec. Oceanogr. Works Jpn. Vol. 1. P. 101–104.
- Iga T., Takabatake I. 1986. Local light stimulation of melanophores of a teleost, *Zacco temmincki* // J. Exp. Zool. Vol. 238. N 3. P. 385–391.
- Ikeda Y., Osaki H., Yasuda H. 1973. Growth of scales in goldfish // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Vol. 39. N 1. P. 25–33.
- Ikoma T., Kobayashi H., Tanaka J., Walsh D., Mann S. 2003a. Microstructure, mechanical, and biometric properties of fish scales from *Pagrus major* // J. struct. Biol. Vol. 142. N 3. P. 327–333.
- Ikoma T., Kobayashi H., Tanaka J., Walsh D., Mann S. 2003b. Physical properties of type I collagen extracted from fish scales of *Pagrus major* and *Oreochromis niloticus* // Int. J. Biol. Macromol. Ser. 32. N 3–5. P. 199–204.
- Irie T. 1955. The crystal texture of the otolith of a marine teleost *Pseudosciaena* // J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ. Vol. 1. P. 1–13.

- Irie T. 1960. The growth of fish otolith. J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hirosima Univ. Vol. 3. P. 203–221.
- Jakowska S. 1963. Mucus secretion in fish – a note // Ann. N. Y. Acad. Sci. Vol. 106. Art. 2. P. 458–462.
- Jakubowski M. 1958. The structure and vascularization of the skin of the pond-loach *Misgurnus fossilis* L. // Acta biol. cracov. Ser. zool. Vol. 1. P. 113–127.
- Jawad L.A. 2005. Comparative morphology of scales for four teleost fishes from Sudan and Yemen // J. Nat. History. Vol. 39. N 28. P. 2643–2660.
- Jensen A.J., Johnsen B.O. 1982. Difficulties in aging of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) from cold rivers due to lack of scales as yearlings // Can. J. Fish and Aquat. Sci. Vol. 39, N 2. P. 321–325.
- Johnson G.D. 1984. Percoidei: Development and relationships // Eds H.G. Moser et al. Ontogeny and systematics of fishes. Amer. Soc. Ich. and Herp. Spec. Pub. Lawrence. N 1. P. 464–498.
- Johnson G.D. 1993. Percomorph phylogeny: Progress and problems // Bull. mar. Sci. Vol. 52. P. 3–28.
- Johnson G. D., Patterson C. 1993. Percomorph phylogeny: A survey of acanthomorphs and a new proposal // Bull. mar. Sci. Vol. 52. N 1. P. 554–626.
- Jones J.W. 1953. The scales of roach (*Rutilus rutilus*) // Fishery Invest. Vol. 1. N 7. P. 3–6.
- Jollie M. 1984. Development of the head and pectoral skeleton of *Amia* with a note on the scales // Gegenbaurs morphol. Jahrb. Vol. 130. N 2. P. 315–351.
- Junqueira L.C.U. 1973. Observations on the structure of the epidermis of teleosts // Cienc. e cult. Vol. 25. N 12. P. 1169–1174.
- Junqueira L.C.U., Joazeiro P.P., Montes G.S. et al. 1983a. The collagen fiber architecture of Brazilian naked catfish skin // Brazil. J. Med. Biol. Res. Vol. 16. P. 313–316.
- Junqueira L.C.U., Montes G.S., Martins J.E.C., Joazeiro P.P. 1983b. Dermal collagen distribution: A histochemical and ultrastructural study // Histochemistry. Vol. 79. P. 397–403.
- Kaur N., Dua A. 2004. Species specificity as evidenced by scanning electron microscopy of fish scales // Current Sci. (India). Vol. 87. N 5. P. 692–696.
- Kaye M. 1929b. Note on the histology of fish skins // Proc. Roy. Soc. B. Vol. 105. P. 294.
- Kerr T. 1952. The scales of primitive living actinopterygians // Proc. zool. Soc. London. Vol. 122. P. 55–78
- Kerr T. 1955. The scales of modern lungfish // Ibid. Vol. 125. P. 335–381.
- Kimura M. 1973. Inconsistencies in locating the first annulus of Pacific sardines // Calif. Fish and Game. Vol. 59. N 3. P. 191–195.
- Kirka A. 3.8. The Cornish-jack, *Mormyrops delicious* (Leach, 1818) and the bottle-nose, *Mormyrus longirostris* (Peters, 1852). 3.9. The parrotfish *Hippopotamyrus discorhynchus* (Peters, 1852) and the bull-dogfish, *Marcusenius macrol-*

- epidotus* (Peters, 1852) // Eds E.K. Balon, A.G. Coche. Lake Kariba: A man-made ecosystem in Central Africa. Part II. Fish production in tropical ecosystem. The Hague: Dr. W. Junk b.v. Publishers, 1974. P. 349–393.
- Kobayasi H.* 1951. On the value of scale character considered as material for the study of affinity in fishes // *Jap. J. Ichthyol.* Vol. 1. P. 226–217.
- Kobayasi H.* 1952. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. I. Introduction // *Ibid.* Vol. 2. P. 183–191.
- Kobayasi H.* 1953. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. III. General lepidology of freshwater fishes // *Ibid.* Vol. 2. P. 246–260.
- Kobayasi H.* 1954. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution IV. Particular lepidology of freshwater fishes. I. Suborder Isospondyli // *Jap. J. Ichthyol.* Vol. 3. P. 83–86, 203–208.
- Kobayasi H.* 1955. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. IV. Particular lepidology of freshwater fishes. I. Suborder Isospondyli (continued) // *Ibid.* Vol. 4. P. 64–75.
- Koo T.S.* 1962a. Differential scale characters among species of Pacific salmon // *Studies of Alaska red salmon.* Seattle: Univ. Wash. Press. P. 127–135.
- Koo T.S.* 1962b. Age designation in salmon // *Ibid.* P. 37–48.
- Koo T.S.Y.* 1962c. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // *Ibid.* P. 49–122.
- Krejsa R.J.* 1979. The comparative anatomy of the integumentary skeleton // *Hyman's comparative vertebrate anatomy* / Ed. M.H. Wake Chicago: Univ. Chicago Press, P. 112–120.
- Kuiter R.H.* 1985. The remarkable seamoths // *Scuba Diver.* N 3. S. 16–18.
- Laakso M.* 1955. Variability in scales of cutthroat trout in mountain lakes // *Proc. Utah Acad. Sci. Arts Let.* Vol. 32. P. 81–87.
- Lagler K.K.* 1947. Lepidological studies. 1: Scale characters of the families of Great Lakes fishes // *Trans. Amer. Microscop. Soc.* Vol. 66. P. 149–171.
- Lagler K., Bardach J.E., Miller R.R.* 1962. *Ichthyology.* New York: Wiley and Sons, 496 p.
- Lai H.L., Gallucci V.F, Gunderson D.R., Donnelly R.F.* 1996. Age determination in fisheries: Methods and applications to stock assessment // Eds V.F. Gallucci, S.B. Saila, D.J. Gustafson, B.J. Rothschild. *Stock assessment. Quantitative methods and applications for small-scale fisheries.* CRC Press, Inc. P. 82–178.
- Lanzing W.J., Higginbotham D.R.* 1974. Scanning microscopy of surface structures of *Tilapia mossambica* scales // *J. Fish Biol.* Vol. 6. P. 307–310.
- Lanzing W.J., Wright R.G.* 1976. The ultrastructure and calcification of the scales of *Tilapia mossambica* (Peters) // *Cell and Tissue Res.* Vol. 167. N 1. P. 37–47.
- Lapi L.A., Mulligan T.J.* 1981. Salmon stock identification using a microanalytic technique to measure elements present in the freshwater growth region of scales // *Can. J. Fish. aquat. Sci.* Vol. 38. P. 744–751.

- Larreneta M.G.* 1964. A criterion to locate rings in ctenoid scales // Proc. tech. Pap. gen. fish. Coun. Mediterr. Vol. 7. P. 57–61.
- Lea E.* 1910. On the methods used in the herring investigations // Publ. Circ. Cons. Int. Explor. Mer. Copenhagen: Publ. de circ. N 53. P. 7–175.
- Lea E.* 1913. Further studies concerning the methods of calculating the growth of herrings // Ibid. Copenhagen: Publ. de circ. N 66. P. 1–36.
- Lee R.M.* 1920. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales // Fish. Invest., London. Ser. 2. Vol. 4, N 2. P. 1–32.
- Leonard J.B., Summers R.G.* 1976. The ultrastructure of the integument of the American eel, *Anguilla rostrata* // Cell and Tissue Res. Vol. 171. N 1. P. 1–30.
- Lewis R.W.* 1970. Fish cutaneous mucus: A new source of skin surface lipids // Lipids. Vol. 5. N 11. P. 947–949.
- Lippitsch E.* 1990. Scale morphology and squamation patterns in cichlids (Teleostei: Perciformes): A comparative study // J. Fish. Biol. Vol. 37. P. 265–291.
- Lippitsch E.* 1992. Squamation and scale character stability in cichlids, examined in *Sarotherodon galilaeus* (L., 1758) (Perciformes, Cichlidae) // Ibid. Vol. 41. P. 355–362.
- Lippitsch E.* 1993. A phyletic study on lacustrine haplochromine fishes (Perciformes, Cichlidae) of East Africa, based on scale and squamation characters // J. Fish. Biol. Vol. 46. P. 903–946.
- Lippitsch E.* 1995. Scale and squamation character polarity and phyletic assessment in the family Cichlidae // Ibid. Vol. 47. P. 91–106.
- Lippitsch E.* 1998. Phylogenetic study of cichlid fishes in Lake Tanganyika: A lepidological approach // Ibid. Vol. 53. P. 752–766.
- Louis-Cornier St.E.A., Osterland E.K., Anderson P.D.* 1984. Evidence for a cutaneous secretory immune system in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Dev. Comp. Immunol. Vol. 8. N 1. P. 71–80.
- Luft J.H.* 1961. Improvement in epoxy resin embedding methods // J. Biophys. Biochem. Cytol. Vol. 9. P. 409–415.
- Mann R.H.K.* 1973. Observation on the age, growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in two rivers in southern England // J. Fish Biol. Vol. 5. N 6. P. 707–736
- Marett Tims H.W.* 1906. The development, structure, and morphology of the scales in some teleostean fish // Quart. J. Micr. Sci. Vol. 49. P. 39–68.
- Mathews C.P., Williams W.P.* 1972. Growth and annual check formation in scales of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) // J. Fish. Biol. Vol. 4. N 3. P. 363–367.
- Matsui I.* 1949. Studies of the scales of important fresh water fishes in Manchuria // J. Shimonoseki Coll. Fish. Vol. 1. N 1. P. 33–49.
- McCully H.* 1970. Amputation and replacement of marginal spines in ctenoid percoid scales // Proc. Calif. Acad. Sci. Vol. 38. P. 411–414.
- Menon M.* 1953. The determination of age and growth of fishes of tropical and sub-tropical waters // J. Bombay Nat. Hist. Soc. Vol. 51. N 3. 13 p.

- Merriless M.J. 1973. Surface pits in the family Esocidae. I. Structure and types // J. Morphol. Vol. 141. N 3. P. 307–320.
- Merriless M.J. 1974. Epidermal fine structure of the teleost *Esox americanus* (Esocidae, Salmoniformes) // J. ultrast. Res. Vol. 47. N 2. P. 272–283.
- Merriless M.J., Crossman E.J. 1973. Surface pits in the family Esocidae. II. Epidermal dermal interaction and evidence for aplasia of the lateral line sensory system // J. Morphol. Vol. 141. N 3. P. 321–343.
- Meunier F. 1984. Spatial organization and mineralization of the basal plate of elasmoid scales in Osteichthyans // Amer. Zool. Vol. 24. N 4. P. 953–964.
- Meunier F. 1988. Nouvelles données sur l'organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens // Ann. Sci. Natur. Zool. et biol. Anim. T. 9. N 2. P. 113–121.
- Meunier F., Sire J.-Y. 1981. Sur la structure et la minéralisation des écailles du germon *Thunnus alalunga* (Téléostéen, Perciforme, Thunnidae) // Bull. Soc. Zool. France. T. 106, N 3. P. 327–336.
- Meunier F., Castanet J., Francillon H., Francois Y. 1974. Examen microradiographique des écailles de quelques téléostéens // Bull. Assoc. Anat. Vol. 58. N 162. P. 615–624.
- Millar R.M. 1987. Maximum likelihood estimation of mixed stock fishery composition // Can. J. Fish. Aquat. Sci. N 44. P. 593–590.
- Millar R.M. 1990. Comparison of methods for estimating mixed stock fishery composition // Can. J. Fish. Aquat. Sci. N 47. P. 2235–2241.
- Millstein J. 1998. Observations of skin sloughing in the crested sculpin (*Blepsias bilobus*) // Copeia. N 3. P. 743–745.
- Miranda R., Escala M. 2000. Morphological and biometric comparison of the scales of the barbells (*Barbus* Cuvier) of Spain // J. Morphol. Vol. 245. N 2. P. 196–205.
- Mittal A.K., Gang T.K., Verma M. 1955. Surface architecture of the skin of the Indian catfish, *Bagarius bagarius* (Hamilton) (Sisoridae; Sulturiformes) // Jap. J. Ichtiol. Vol. 42. N 2. P. 187–197.
- Mittal A.K., Banerjee T.K. 1974. A histochemical study of the epidermal keratinization in the skin of a freshwater teleost *Bagarius bagarius* (Ham.) (Sisoridae, Pisces) // Mikroskopie. Bd. 30. N 11/12. S. 337–348.
- Mittal A.K., Banerjee T.K. 1975. Histochemistry and the structure of the skin of a murrel *Channa striata* (Bloch, 1797) (Channiformes, Channidae). I. Epidermis // Canad. J. Zool. Vol. 53. N 6. P. 833–843.
- Mittal A.K., Banerjee T.K. 1976. Functional organization of the skin of the «green-puffer fish» *Tetraodon fluviatilis* (Ham.-Buch.) (Tetraodontidae, Pisces) // Zoomorphologie. Vol. 84. N 2. P. 195–209.
- Mittal A.K., Banerjee T.K. 1980. Keratinization versus mucus secretion in fish epidermis // The skin of vertebrates. L.: Acad. Press. Ser. 9. P. 1–13.
- Mittal A.K., Datta Munshi J.S. 1970. Structure of the integument of a fresh-water teleost, *Bagarius bagarius* (Ham.) (Siluridae, Pisces) // J. Morphol. Vol. 130. N 1. P. 3–9.

- Mittal A.K., Rai A.K., Banerjee T.K., Agarwal S.K. 1976. Lipids in the skin of a catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch.) (Heteropneustidae, Pisces): A histochemical investigation // Histochemistry. Vol. 48. N 3. P. 177–185.
- Morales N. B., Fauquet A. 1984. Características estructurales de las escamas de la línea lateral de *Pagellus acarne* Risso, 1826, *Pagellus bogaraveo* Brünner, 1768 y *Pagellus erythrinus* Linnaeus 1758 // Invest. pesq. T. 48. N 1. P. 103–111.
- Morales N. B., Fauquet A., López-Cazorla A. 1985. Morfología des les escamas de *Brevoortia aurea* (Pisces: Clupeidae) // Ibid. T. 49. N 3. P. 439–450.
- Moring J.R., Youker R.L., Anderson K.J. 1981. High incidence of scale regeneration by potamodromous coastal cutthroat trout: Analytical implication // Trans. Am. Fish. Soc. Vol. 110. P. 621–626.
- Morrill C.V., Jr. 1906. Regeneration of certain structures in *Fundulus heteroclitus* // Biol. Bull. P. 17.
- Morris P.A. 1972. A review of mammalian age determination methods // Mammal. Rev. Vol. 2. N 3. P. 69–104.
- Mosher K.H. 1969. Identification of Pacific salmon and steelhead trout by scale characteristics. Washington, D.C.: U.S. Bureau of commercial fisheries, FWS, Dept. of the Interior, Circular 317. 17 p.
- Moss M.L., Jones S.J., Piez K.A. 1964. Calcified ectodermal collagen of shark tooth enamel and teleost scale // Science. Vol. 145. P. 940–942.
- Mugiya Y. 1964. Calcification in fish and shell fish. III. Seasonal occurrence of a prealbumin fraction in the otolith fluid of some fish corresponding to the period of opaque zone formation in the otolith // Bull Jap. Soc. Scient. Fish. Vol. 30. P. 955–967.
- Mugiya Y. 1965. Calcification in fish and shell fish. IV. The differences in nitrogen content between the translucent and opaque zones of otolith in some fish // Ibid. Vol. 31. P. 896–901.
- Murray H.M., Hew C.L., Fletcher G.L. 2002. Skin-type antifreeze protein expression in integumentary cells on larval winter flounder // J. Fish Biol. Vol. 60. P. 1391–1406.
- Nadol J.B., Gibbons J.R., Porter K.R. 1969. A reinterpretation of the structure and development of the basement lamella: An ordered array of collagen in fish skin // Dev. Biol. Vol. 20. P. 304–331.
- Nagai T., Suzuki N. 2000. Isolation of collagen from fish waste materials - skin, bone and fins // Food Chemistry. Vol. 68. N 3. P. 277–281.
- Nawratil O. 1969. Das verhältnis Fischlänge Schuppenlänge einiger wirtschaftlich bedeutender Clupeiden des Atlantik // Denkschriften Osterr. Acad. Wisseschafter in Wienematisch naturwisseschaftaiche Klasse. N 114. 81 S.
- Neave F. 1936a. The development of the scale of *Salmo* // Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. 3. Vol. 30, sect. 5. P. 55–72.
- Neave F. 1936b. Origin of the teleost scale pattern and the development of the teleost scale // Nature. Vol. 137. N 3477. P. 1034–1035.

- Neave F. 1940. On the histology and regeneration of the teleost scale // Quart. J. Microscop. Sci. Vol. 81. Pt. 4. P. 541–568.
- Negus V.E. 1963. The function of mucus // Acta oto-laryngol. Vol. 56. P. 204–214.
- Nelsen O.E. 1953. The integumentary system // Comparative embryology of the vertebrates. N.Y.: The Blakiston Co., Inc., P. 555–595.
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the World, 4th Ed. New-York: Wiley-Interscience.
- Nelson G. 1989. Phylogeny of major fish groups // Eds B. Fernholm et al. The hierarchy of life. Amsterdam: Elsevier, P. 325–336.
- Nigrelli R.F. 1937. Further studies on the susceptibility and acquired immunity of marine fishes to *Epibdella mellini*, a monogenetic trematode // Zoologica. Vol. 22. P. 185–192.
- Nigrelli R.F.S., Jalowska S., Padnos M. 1955. Pathogenicity of epibionts of fishes / Protozool. Vol. 2. Suppl. P. 1–7.
- Nübler-Jung K. 1933. Scales in the zebrafish, *Brachydanio*: Cell orientation and anisotropic cell aggregations may determine scale orientation // The Zebrafish Sci. Monitor. Vol. 2. N 4. P. 25–39.
- Oates D.W., Krings L.M., Ditz K.L. 1993. Field manual for the identification of selected North American freshwater fish by filets and scales. Nebraska Technical Series. No. 19. Lincoln, Nebraska: Nebraska Game and Parks Commission. 139 p.
- Ohta T. 1974. Movement of pigment granules within melanophores of an isolated fish scale – effect of cytochalasin B on melanophores // Biol. Bull. Vol. 146. N 2. P. 258–266.
- Olson O.P., Watabe N. 1980. Studies on formation and resorption of fish scales. IV. Ultrastructure of developing scales in newly hatched fry of the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus* (Atheriniformes: Cyprinodontidae) // Cell and Tissue Res. Vol. 211. N 2. P. 303–316.
- Onozato H., Watabe N. 1979. Studies on formation and resorption of fish scales. III. Fine structure and calcification of the fibrillary plates of the scales *Carassius auratus* (Cypriniformes: Cyprinidae) // Ibid. Vol. 201. N 3. P. 409–422.
- Oosten J., van. 1957. The skin and scales // Ed. M.E. Brown. The physiology of fishes. N. Y.: Academic Press Inc. Vol. 1. P. 207–244.
- O'Rourke F.J. 1961. Presence of blood antigens in fish mucus and its possible parasitological significance // Nature. Vol. 189. P. 943.
- Orvig T. 1977. A survey of odontodes («dermal teeth») from developmental, structural, functional and phyletic points of view // Eds Andrews S.M., Miles R.S., Walker A.D. Problems of vertebrate evolution. Linn. Soc. Symp. Ser. 4. London: Acad. Press, P. 53–75.
- Ovchynnyk M.M. 1962. The use of scales and bones for age determination of the Green lakes whitefish *Coregonus clupeaformis clupeaformis* (Mitchill) // Zool. Anz. Bd. 169. N 5–6. S. 198–217.
- Ovchynnyk M.M. 1965. On age determination with scales and bones of the White Sucker, *Catostomus commersoni* (Lacepede) // Ibid. Bd. 175. N 4–6. P. 325–345.

- Page L.M. 1974. The subgenera of *Percina* (Percidae: Etheostomatini) // *Copeia*. N. 1. P. 66–86.
- Page L.M. 1976. The modified midventral scales of *Percina* (Osteichthyes; Percidae) // *J. Morphol.* Vol. 148. N 2. P. 255–264.
- Paget G.W. 1920. Report on the scales of some teleostean fish // *Fish. Invest.*, ser. 2. Vol. 4. N 3. P. 13–18.
- Panella G. Otolith growth patterns as an aid in age determination in temperate and tropical fishes // *Ageing of fish. Proc. Sympos. Reading*. P. 28–39.
- Pankhurst N.W. 1973. Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* // *J. Fish. Biol.* 1982. Vol. 21. P. 127–140.
- Pärt P., Lock R.A.C. 1983. Diffusion of calcium, cadmium and mercury in a mucous solution from rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Comp. Biochem. and Physiol. C*. Vol. 76. N 2. P. 259–264.
- Patterson R.T., Wright C., Chang A.S. et al. 2002. Atlas of common squamatological (fish scale) material in coastal British Columbia and an assessment of the utility of various scale types in paleofisheries reconstruction // *Paleontol. Electronica*. Vol. 4. N 1. 88 p.
- Peleteiro M.C., Richards R.H. 1988. Immunocytochemical studies on immunoglobulin-containing cells in the epidermis of rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson: Influence of bath vaccination // *J. Fish. Biol.* Vol. 32. P. 845–858.
- Pentilla J. 1988. Haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) // Eds J. Pentilla, L.M. Dery. Age determination methods for Northwest Atlantic species. NOAA Tech. Rep. NMFS. Washington. D.C. N 72. P. 23–30.
- Persson P., Björnsson B.Th., Takagi Y. 1999. Characterization of morphology and physiological actions of scale osteoclasts in the rainbow trout // *J. Fish Biol.* Vol. 54. N 3. P. 669.
- Persson P., Takagi Y., Björnsson B.Th. 1979. Tartrate resistant acid phosphatase as a marker for scale resorption in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: Effect of estradiol-17 $\beta$ -treatment and refeeding // *J. Morphol.* Vol. 159. N 1. P. 49–65.
- Pickering A.D., Macey D.J. 1977. Structure, histochemistry and the effect of handling on the mucous cells of the epidermis of the char, *Salvelinus alpinus* L. // *J. Fish. Biol.* Vol. 10. P. 505–512.
- Pohla-Gubo G., Pohla H., Adam H. 1981. Die Feinstruktur der Kopf Epidermis junger Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* Richardson). Eine licht-, transmissions-, und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen // *Zool. Anz. Bd.* 207. Hf. 1/4. S. 1–15.
- Porter K.R., Pappas G.D., Vanamee P. 1949. Observations on the formation of connective tissue fibers // *Proc. Soc. exp. Biol. (N.Y.)*. Vol. 71. P. 513–516.
- Pottinger T.G., Pickering A.D., Blackstock N. 1984. Ectoparasite induces changes in epidermal mucification of the brown trout, *Salmo trutta* L. // *J. Fish. Biol.* Vol. 25. N 1. P. 123–128.
- Priegel G.R. 1966. Early scale development in the freshwater drum, *Aplodinotus grunniens* Rafinesque // *Trans. Am. Fish. Soc.* Vol. 95. P. 434–436.



- Quilhac A., Sire J.-Y.* 1998. Restoration of the subepidermal tissues and scale regeneration after wounding a cichlid fish, *Hemichromis bimaculatus* // J. exp. Zool. Vol. 281. P. 305–327.
- Quilhac A., Sire J.-Y.* 1999. Spreading, proliferation and differentiation of the epidermis after wounding of the cichlid fish, *Hemichromis bimaculatus* // Anat. Rec. Vol. 254. P. 435–451.
- Rai A.K., Mittal A.K.* 1976. Protein histochemistry in the skin of a fresh-water catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) (Heteropneustidae, Pisces) // Acta histochem. et cytochem. Vol. 16. N 4. P. 269–278.
- Rauther M.* 1907. Einige Beobachtungen über die Hautdrüsen von Siluriden // Ber. Oberhess. Ges. Natur. Helik. N 1. S. 105–115.
- Reynolds E.S.* 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy // J. Cell. Biol. Vol. 17. P. 208–212.
- Richards R.A., Esteves C.* 1997a. Use of scale morphology for discriminating wild stocks of Atlantic striped bass // Trans. Amer. Fisher. Soc. Vol. 126. N 6. P. 919–925.
- Richards R.A., Esteves C.* 1997b. Stock-specific variation in scale morphology of Atlantic striped bass // Ibid. Vol. 126. N 6. P. 908–918.
- Richardson K.G., Jarrett L., Finke E.H.* 1960. Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy // Stain Technol. Vol. 35. P. 313–323.
- Roberts C.D.* 1993. Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the Teleostei // Bull. mar. Sci. Vol. 52. N 1. P. 60–113.
- Roberts R.J., Bullock A.M.* 1980a. The skin surface ecosystem of teleost fishes // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 79 (13). N 1/3. P. 87–91.
- Roberts R.J., Bullock A.M.* 1980b. Histochemistry and kinetics of the epidermis of some British teleost fishes // The skin of vertebrates. L.: Acad. Press, Ser. 9. P. 13–23.
- Roberts R.J., Bullock A.M.* 1978. Histochemistry and kinetics of the epidermis of some British teleost fishes // Skin vertebr. pap. symp. London, L., 1980. P. 13–22.
- Roberts R.J., Joung H., Milne J.A.* 1973. Studies on the skin of plaice (*Pleuronectes platessa* L.). 2. The structure and ultrastructure of normal plaice skin // J. Fish. Biol. Vol. 4. N 1. P. 87–89, 190.
- Rodionov V.I., Lim S., Gelfand V.I., Borisy G.G.* 1994. Microtubule dynamics in fish melanophores // J. Cell. Biol. Vol. 126. P. 1455–1464.
- Roff D.A.* 1992. The evolution of life history: Theory and analysis. N.-Y.: Chapman & Hill, 535 p.
- Rogers D.* Alaska Peninsula salmon, 1998 // Ann. Report. Fish. Res. Institute., School of Fisheries. Washington: Univ. Washington, 1999. 23 p.
- Rollefsen G.* 1935. The spawning zone in cod otoliths and prognosis of stock // Rep. Norv. Fishery mar. Invest. Fisherid. Shrift. ser. Bergen: Havunders, Vol. 4. N 11. P. 1–10.
- Runnström S.* 1936. A study on the life history and migrations of the Norwegian spring herring based on the analysis of the winter rings and summer zones of the scale // Ibid. Vol. 1. N 2. P. 1–103.

- Saglio Ph., Escaffre A.M., Blanc J.M. 1988. Structural characteristics of the epidermal mucosa in yellow and silver European eel, *Anguilla anguilla* (L.) // J. Fish. Biol. Vol. 32. N 4. P. 505–514.
- Sakamoto T., Suzuki T. 1974. The age and growth of butter fish in the Kii Channel / / Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Vol. 40. N 6. P. 551–560.
- Sato M. 1977. Histological observation on the cutaneous processes on the head of *Azuma* embrion and *Hemitripterus villosus* // Jap. J. Ichthyol. Vol. 24. N 1. P. 12–16.
- Saxena M., Kulshrestha S.K. 1979. Structural organization of the integument of a non-scaly teleost *Mystus vittatus* (Pisces: Siluridae) with special reference to its anchoring elements // Ann. Zool. (India). Vol. 15. N 4. P. 141–157.
- Saxena M., Kulshrestha S.K. 1980. Histochemical localization of the lipids in the skin of a non-scaly teleost *Mystus vittatus* // Nat. Acad. Sci. Lett. Vol. 3. N 5. P. 158–160.
- Sazima I. 1983. Scale-eating in characoids and other fishes // Environ. Biol. of Fishes. Vol. 9. N 2. P. 87–101.
- Schneider J.C., Laarman R.W., Gowing H. 2000. Chapter 9: Age and growth methods and state average // Manual of fisheries survey methods II: With periodic updates. Ann Arbor: Michigan Dept. Natural Resources, Fisheries special report. 13 p.
- Schönbörner A.A., Boivin G., Baud C.A. 1979. The mineralization processes in teleost fish scales // Cell and Tissue Res. Vol. 202. N 2. P. 203–212.
- Schönbörner A.A., Meunier F.J., Castanet J. 1981. The fine structure of calcified Mandl's corpuscles in teleost fish scales // Tissue Cell. Vol. 13. N 3. P. 589–597.
- Schultze F.E. 1869. Über cuticulare Bildungen und verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren // Arch. Mikrosk. Anat. Entwicklungsmech. Bd. 5. S. 295–316.
- Schwerdtfeder W.K. Morphometric studies of the ultrastructure of the epidermis of the guppy, *Poecilia reticulata* Peters, following adaptation to seawater and treatment with prolactin // Gen. and Comp. Endocrinol. 1979. Vol. 38. N 4. P. 476–483.
- Segesträle C. 1932. Über die jährlichen Zuwachszonen der Schuppen und Beziehungen zwischen Sommertemperatur und Zuwachs bei *Abramis brama* sowiengen anderen Cypriniden in Süd-Finnland 1911–1932 // Acta Zool. Fenn. Bd. 15. N 9. S. 389–427.
- Serchuk F.M., Cole C.F. 1974. Age and growth of the cunner *Tautoglabrus adspersus* (Walbaum) (Pisces: Labridae) in the Weveantic River Estuary, Massachusetts // Chesapeake Sci. Vol. 15. N 4. P. 205–213.
- Sergeant D.E. 1967. Age determination of land mammals from annuli // Ztschr. Säugetierk. Bd. 32. N 5. S. 297–300.
- Seshnaiya R.V., Ambujabai P., Kalyani M. 1963. Amino acid composition of ichthylepidin from fish scale // Ed. G.N. Ramahcandran. Aspects of protein structure. N.Y.: Acad. Press, P. 343–356.
- Shackleton L.Y., Johnson R.F. 1988. Identification of and distinction between the scales of South African pilchard *Sardinops ocellatus* and Cape anchovy *Engraulis capensis* // S. Afr. J. mar. Sci. N 6. P. 207–216.

- Sharpe P.T. 2001. Fish scale development: Hair today, teeth and scales yesterday? // Curr. Biol. Vol. 11. N 18. P. R751–R752.
- Shin-ishi Mio. 1960. Biology of *Sebasticus marmoratus* Cuvier et Valenciennes // Record of Oceanogr. Works in Japan. Vol. 5. N. 2. P. 86–97.
- Silva P.S., Bumguardner B.W. 1998. Use of scale circuli pattern analysis to differentiate between hatchery and wild red drum // Progressive Fish-Culturist. Vol. 60. N 1. P. 38–43.
- Simkiss K. 1974. Calcium metabolism of fish in relation to ageing // Ed. T.B. Bagenal. The ageing of fish. The Proc. Internat. Sympos. P. 1–12.
- Sire J.-Y. 1982. Régénération des écailles déun cichlidé, *Hemichromis bimaculatus* (Gill) (Téléostéen, Perciforme). I. Morphogenèse, structure et mineralization // Ann. sci. nature. Zool. et biol. anim. T. 4. N 3. P. 153–169.
- Sire J.-Y. 1984a. The deep scleroblast of the regenerating teleost scale: A model of cell producing a collagenic plywood // Biol. invertebr. and lower vertebr. collagens. Proc. NATO Adv. Res. Workshop Como, June 24–29, N. –Y, London, 1985. P. 465–470.
- Sire J.-Y. 1985b. Fibres d’ancrage et coche limitante externa é la surface des écailles du Cichlidae *Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme): données ultrastructurales // Ann. sci. nature. Zool. et biol. anim. T. 7. N 3. P. 163–180.
- Sire J.-Y. 1986. Ontogenetic development of surface ornamentation in the scales of *Hemichromis bimaculatus* // J. Fish Biol. Vol. 28. P. 713–724.
- Sire J.-Y. 1988. Evidence that mineralized spherules are involved in the formation of the superficial layer of the elasmoid scale in cichlids *Cichlasoma octofasciatum* and *Hemichromis bimaculatus* (Pisces, Teleostei): An epidermal active participation? // Cell and Tissue Res. Vol. 253. N 1. P. 165–172.
- Sire J.-Y. 1989. From ganoid to elasmoid scales in the Actinopterygian fish // Netherland J. Zool. Vol. 40. N 1–2. P. 75–92.
- Sire J.-Y., Akimenko M.-A. 2004. Scale development in fish: A review, with description of sonic hedgehog (shh) expression in the zebrafish (*Brachydanio rerio*) // Int. J. Dev. Biol. Vol. 48. P. 233–247.
- Sire J.-Y., Arnulf I. 2000. Structure and development of the ctenial spines on the scales of a teleost fish, the cichlid *Cichlasoma nigrofasciatum* // Acta Zoologica. (Stockh.). Vol. 81. P. 139–158.
- Sire J.-Y., Géraudie J. 1983. Fine structure of the developing scale in the cichlid *Hemichromis bimaculatus* // Ibid. Vol. 64. P. 1–8.
- Sire J.-Y., Géraudie J. 1984. Fine structure of regenerating scales and their associated cells in the cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Gill.) // Cell and Tissue Res. Vol. 237. P. 537–547.
- Sire J.-Y., Girondot M., Babiari O. 2000. Marking zebrafish, *Brachydanio rerio* (Cyprinidae), using scale regeneration // J. Exp. Zool. Vol. 286. P. 297–304.
- Sire J.-Y., Huysseune A. 2003. Formation of skeletal and dental tissues in fish: A comparative and evolutionary approach // Biol. Rev. Vol. 78. P. 219–249.

- Sire J.-Y., Meunier F.J. 1981. Structure et minéralization de l'écaille de *Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme, Cichlidaé) // Arch. Zool. exp. et Gén. T. 122. N 2. P. 133–150.
- Sire J.-Y., Marin S., Allizard F. 1998. Comparison of teeth and dermal denticles (odontodes) in the teleost *Denticeps clupeioides* (Clupeomorpha) // J. Morphol. Vol. 237. N 3. P. 237–255.
- Sire J.-Y., Quilhac A., Bourguignon J., Allizard F. 1997. Evidence for participation of the epidermis in the deposition of superficial layer of scales in zebrafish (*Brachydanio rerio*): A SEM and TEM study // J. Morphology. Vol. 231. N 2. P. 161–174.
- Sire J.-Y., Allizard F., Babier O., Bourguignon J., Quilhac A. 1997. Scale development in zebrafish (*Brachydanio rerio*) // J. Anat. Vol. 190. N 4. P. 545–561.
- Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. 1980. / Eds D.C. Roads, R.A. Lutz. N.–Y.: Plenum Press, 750 p.
- Small G.J., Hirschhorn G. 1987. Computer assisted age and growth pattern recognition of fish scales using a digitizing tablet // Eds R.S. Smmerfelt, G.E. Hall. The age and growth of fish. Ames, IA : State Univ. Press, P. 397–410.
- Smith S.H. 1954. Metod of producing plastic impressions of fish scales without using heat // Prog. Fish – Culturist. Vol. 16. N 2. P. 75–78.
- Srivastava C.B.L. 1980. Ultrastructure of the skin of *Sternarchus albifrons* (Gymnotidae) with special reference to its significance in electroreception by weakly electric fish // Proc. Nat. Acad. Sci. India. B. Vol. 50. N 3. P. 177–185.
- Stefanini M., DeMartino C., Zamboni L. 1967. Fixation of ejaculated spermatozoa for electron microscopy // Nature. Vol. 216. P. 173–174.
- Steinmetz B., Müller R. 1991. An atlas of fish scales and other structures used for age determination. Vol. 1: Non-salmonid species found in European fresh waters. Cardigan, U.K.: Samara Publishing, 51 p.
- Stoklosowa S. 1970. Further observations on the sexual dimorphism in the skin of *Salmo trutta trutta* in relation to sexual maturity // Copeia. N 2. P. 332–339.
- Strüssmann C.A., Nin F., Takashima F. 1994. Microscale variation in epidermal thickness, distribution, and size of mucus and alarm substance cells in the skin of juvenile fancy carp (*Cyprinus carpio*) // Ibid. N 4. P. 850–951.
- Sunada J.S. 1974. Age and growth of the Pacific saury, *Cololabis saira* // Calif. Fish. and Game. Vol. 60. N 2. P. 64–73.
- Suzuki N., Hattori A. 2002a. Suppression of osteoclastic activities by calcitonin in the scales of goldfish (freshwater teleost) and nibbler fish (seawater teleost) // Peptides. Vol. 21. N 1. P. 115–124.
- Suzuki N., Hattori A. 2002b. Melatonin suppresses osteoclastic and osteoblastic activities in the scales of goldfish // J. Pineal Research. Vol. 33. N 4. P. 253.
- Szedlmayer S.M., Szedlmayer M.M., Sieracki M.E. 1991. Automated enumeration by computer of age-0 weakfish (*Cynoscion regalis*) scale circuli // Fish. Bull. U.S. Vol. 89. P. 337–340.

- Takagi K.* 1953. A study of the scale of the gobiid fishes of Japan // *J. Tokyo Univ. Fish.* Vol. 39. P. 231–257.
- Takahashi T.* 2003. Systematics of Tanganyikan cichlid fishes (Teleostei: Perciformes) // *Ichthiol. Res.* Vol. 50. P. 367–382.
- Tandon K.K., Johal M.S.* 1993. Mineral composition of different regions of the scale of an endangered fish *Tor putitora* (Hamilton) using energy-dispersive x-ray microanalysis technique // *Curr. Sci., Bangalore.* Vol. 65. N 7. P. 572–573.
- Tattam I.M., Whitesel T.A., Pan J.* 2003. Scale pattern analysis of selected scale characteristics and the first annulus for distinguishing wild and hatchery steelhead in the Hood River, Oregon // *North Amer. J. Fish. Manage.* Vol. 23. N 3. P. 856–868.
- Tesch F.W.* 1968. Age and growth // *Methods for assesment of fish production in fresh waters* / Ed. W.E. Ricker. P. 93–124.
- Tims M.Y.W.* 1906. The development, structure and morphology of the scales in some teleostean fish // *Quart. J. Micr. Sci.* Vol. 49. P. 39–67.
- Tinozzi M.S.* 1971. Il differenziamento dell' epidermide nello sviluppo de *Salmo irideus* Gibb // *Arch. ital. anat. e embrio.* Vol. 76. N 1. P. 19–30.
- Utrecht W.L., van Schenckan E.J.* 1972. On the analysis of the periodicity in the growth of scales, vertebrae and other hard structure in a teleost // *Aquaculture.* Vol. 1. N 3. P. 293–316.
- Varanasi U., Markey D.* 1978. Uptake and release of lead and cadmium in skin and mucus of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Comp. Biochem. and Physiol. C.* Vol. 60. N 2. P. 187–191.
- Varanasi U., Robisch P.A., Malins D.C.* 1975. Structural alterations in fish epidermal mucus, produced by water-borne lead and their venoms // *Nature.* Vol. 258. P. 431–432.
- Vernon D., van Someren M.B.E.* 1950. The «winter check» on trout scales in East Africa // *Nature.* N 4195. P. 473–474.
- Vokey J.E., Burton D.* 1998. Sensitivity of winter flounder melanophores after removal of the epidermis from in vitro preparation // *J. Fish Biol.* Vol. 53. P. 695.
- Vucovic T.* 1959. A tipovima mresnik prstenova na rbljim Krljustima // *Godisnjaka Bioloskay Instituta u Sarajeva god XI (1958).* SV. 1–2. P. 131–138.
- Wallin O.* 1957. On the structure and developmental physiology of the scale of fishes // *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm.* Vol. 38. N 2. P. 385–447.
- Watarai O., Igarashi M.* 1992. A chum scale pattern analyzer and stock identification based on scale patterns by discriminant function and power spectrum analysis // *Oceanic Engineering.* Vol. 17. N 3. P. 280–287.
- Waterman R.E.* 1970. Fine structure of scale development in the teleost, *Brachydanio rerio* // *Anat. Rec.* Vol. 168. N 3. P. 361–379.
- Watkinson D.A., Gillis D.M.* 2003. Stock differentiation of walleyes based on the Fourier approximation of average scale outline signals // *North Amer. J. Fish. Managem.* Vol. 23. N 1. P. 91–99.
- Webb J.F.* 1989a. Neuromast morphology and lateral line trunk canal ontogeny in two species of cichlids: A SEM study // *J. Morphol.* Vol. 202. P. 53–68.

- Webb J.F. 1989b. Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes // Brain Behav. Evol. Vol. 33. N 1. P. 43–53.
- Webb J.F. 1990. Comparative morphology and evolution of the lateral line system in the Labridae (Perciformes: Labroidei) // Copeia. N 1. P. 137–146.
- Weitzman S.H., Fink S.V. 1985. Xenurobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in glandulacaudine fish (Teleostei; Characidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. Washington. D.C. P. 1–121.
- Wells B.K., Thorrold S.R., Jones C.M. 2000. Geographic variation in trace element composition of juvenile weakfish scales // Trans. Am. Fish. Soc. Vol. 129. P. 889–900.
- Werder U. 1984. Age determination by scale analysis in juvenile matrinxã (*Brycon cf. melanopterus* Mueller and Troschel, Teleostei, Characoidei), a tropical characin from central Amazon // Anim. Res. Dev. Vol. 19. P. 48–66.
- White D.S. 1977. Early development and pattern of scale formation in the spotted sucker, *Minytrema melanops* (Catostomidae) // Copeia. N 2. P. 400–403.
- Whitear M. 1970. The skin surface of bony fishes // J. Zool. Vol. 160. N 3/4. P. 437–454.
- Whitear M. 1977. A functional comparison between the epidermis of fish and of amphibians // Symp. Zool. Soc. London. Vol. 39. P. 241–313.
- Whitear M. 1986. The skin of fishes, including Cyclostomes // Biol. Integument. Berlin etc., Vol. 2. P. 8–38.
- Whitear M., Mittal A.K. 1986. Structure of the skin of *Agonus cataphractus* (Teleostei) // J. Zool. A. Vol. 210. N 4. P. 551–574.
- Whitefield A.K. 1979. Field observations on the lepidophagous teleost *Therapon jarbua* // Environ. Biol. of Fishes. Vol. 4. N 2. P. 171–172.
- Winge Ö. 1915. On the value of the rings in the scales of the cod as a means of age determination. Illustrated by marking experiments // Medd. Havunders Ser. Fisheri. Komm. Danmarks Fiskeri og Havunders ser. Fisheri. Bd. 4. N 8. S. 1–21.
- Witkowski A., Kokurewicz B., Kowalewski M. 1984. Early scale development in the Danube salmon *Hucho hucho* (L.) // Acta hydrobiol. Vol. 25–26. N 2. P. 215–223.
- Witten P.E. 1997. Enzyme histochemical characteristics of osteoblasts and mononucleated osteoclasts in a teleost fish with acellular bone (*Oreochromis niloticus*, Cichlidae) // Cell and Tissue Res. Vol. 287. P. 591–599.
- Witten P.E., Villwock W. 1997. Growth requires bone resorption at particular skeletal elements in a teleost fish with acellular bone (*Oreochromis niloticus*, Cichlidae) // J. Applied Ichthyol. Vol. 13. P. 149–158.
- Witten P.E., Huyseune A., Franz-Odenaal T. et al. 2006. Acellular teleost bone: Dead or alive, primitive or derived? // Site of Paleontolog. Assoc., Reg. Charity No. 276369:(<http://www.palass.org/modules.php?name=paleo&sec=newsletter&page=87>)
- Wojno T. 1964. Sezonowe zmiany wzrostu leszcza (*Abramis brama* L.) z jeziora Wdzydze // Roczniki Nank Rolniczych. T. 84 B. R. 493–511.

- Wold J.K., Selset R. 1977. Glycoproteins in the skin mucus of the char (*Salmo alpinus* L.) // Comp. Biochem. and Physiol. B. Vol. 56. N 3. P. 215–218.
- Wonsettler A.L., Webb J.F. 1997. Morphology and development of the multiple lateral line canals on the trunk in two species of *Hexagrammos* (Scorpaeniformes, Hexagrammidae) // J. Morphol. Vol. 233. P. 195–214.
- Wright R.R. 1884. On the skin and cutaneous sense organ of *Amiurus* // Proc. Canad. Inst. N.S. Vol. 2. P. 418–443.
- Yamada J., Watabe N. 1979. Studies of fish scale formation and resorption. I. Fine structure and calcification of the scale in *Fundulus heteroclitus* (Atheriniformes: Cyprinodontidae) // J. Morphol. Vol. 159. P. 49–66.
- Yamada K., Miyata S., Katayama H. 1984. Autoradiographic demonstration of adrenergic innervation to scale melanophores of a teleost fish, *Oryzias latipes* // J. exp. Zool. Vol. 229. N 1. P. 73–80.
- Yamado J. 1964. On the feature of scales developed in the regenerated skin of the goldfish, with special reference to the formation of their concentric ridges // Bull. Fac. Fisheries, Hokkaido Univ. Vol. 14. P. 199–210.
- Yamado J., Aoki H. 1967. The rate overlapping of fish scales as an index of the relative growth rate. I. A preliminary examination of goldfish scales // Ibid. Vol. 18. P. 188–196.
- Yeh S.Y., Lai H.L., Liu H.C. 1977. Age and growth of lizard fish (*Saurida tumbil*) (Block) in the East China Sea and the Gulf of Tonkin // Acta Ocean. Taiwanica. Vol. 7. P. 134–145.
- Yoshi B.D., Giri G.S. 1983. Histomorphology of the integument of a hillstream teleost, *Acanthocobitis rupicola* // Ultra Pradesh J. Zool. Vol. 3. N 1. P. 42–48.
- Yoshikubo H., Suzuki N., Takemura K. et al. 2005. Osteoblastic activity and estrogenic response in the regenerating scale of goldfish, a good model of osteogenesis // Life Sci. Vol. 76 (23). P. 2699–2709.
- Yoshizaki K., Tamura T. 1978. The fine structure of the skin of poeciliid fish, black molly // Ibid. Vol. 44. N 10. P. 1087–1092.
- Yoshizaki K., Tamura T. 1979. Ultrastructure of the skin of mormyrid fish, with special reference to the melanophores // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Vol. 45. N 336. P. 33–34.
- Zacccone G., Cascio P. 1981. Studies on the structure and histochemistry of the epidermis in the marine catfish *Plotosus lineatus* (Thunberg, 1791) (Plotosidae, Pisces) // Acta histochem. Vol. 69. N 1. P. 106–118.
- Zang Q., Xu X. 1987. Обследование поверхностных структур чешуи *Saurida tumbil* // Acta zool. sin. Vol. 33. N 2. P. 162–165.
- Zylberberg L., Bereiter-Hahn J. 1991. The distribution of Tyr – and Glu-microtubules during fish scale regeneration // Europ. J. Cell Biol. Vol. 54. N 1. P. 132–139.
- Zylberberg L., Meunier F.J. 1981. Evidence of denticles and attachment fibers in the superficial layer of scale in two fishes: *Carassius auratus* and *Cyprinus carpio* (Cyprinidae, Teleostei) // J. Zool. Vol. 195. N 4. P. 459–471.
- Zylberberg L., Meunier F.J. 1996. Ultrastructural data on the melanophores associated with the cellular elasmoid scales in *Leporinus friderici* (Teleostei: Ostario-

- physi, Anostomidae): Their putative participation in scale matrix formation // J. Morph. Vol. 228. N 2. P. 155–164.
- Zylberberg L., Nicolas G. 1982. Ultrastructure of scales in a teleost (*Carassius auratus* L.) after use of rapid freeze-fixation and freeze-substitution // Cell and Tissue Res. Vol. 223. N 2. P. 349–367.
- Zylberberg L., Bereiter-Hahn J., Sire J.-Y. 1988. Cytoskeletal organization and collagen orientation in the fish scales // Ibid. Vol. 253. N 3. P. 597–607.
- Zylberberg L., Sire J.-Y., Nanci A. 1997. Immunodetection of amelogenin-like proteins in the ganoine of experimentally regenerating scales of *Calamoichthys calabaricus*, a primitive actinopterygian fish // Anat. Rec. Vol. 249. P. 86–95.
- Zylberberg L., Chanet B., Wagemans F., Meunier F.J. 2003. Structural peculiarities of the tubercles in the skin of the turbot, *Scophthalmus maximus* (L., 1758) (Osteichthyes, Pleuronectiformes, Scophthalmidae) // J. Morphol. Vol. 258. N 1. P. 84–96.
- Zylberberg L., Meunier F., Escaig F., Halpen S. 1984. Données nouvelles sur la structure et la minéralisation des écailles d' *Anguilla anguilla* (Osteichthyes, Anguillidae) // Canad. J. Zool. Vol. 62. N 12. P. 2482–2494.



## КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

---

*Аберрантная форма* – видоизмененная, специализированная.

*Адренергические нервные волокна* (от адрен(алин) и греч. érgon – воздействие) – волокна вегетативной нервной системы, по которым возбуждение от нервного узла (ганглия) передается с помощью медиаторов (в основном норадреналина) на иннервируемый рабочий орган; они составляют большую часть постганглионарных симпатических нервов.

*Аллометрический характер роста* – весь организм и отдельные его части или органы растут с разными скоростями.

*Амелогенины (амелогенные протеины)* – протеины, образующие структурный матрикс зубной эмали.

*Ампулярные органы* – органы, замещающие прикрепительные органы личинок оболочников и не противодействующие медленным движениям у молодых особей одиночных асцидий и у колониальных асцидий, а также продуцирующие тунику.

*Анадромные виды рыб* – рыбы, размножающиеся и проводящие первые годы жизни в реке, а затем мигрирующие в море.

*Аналогия* – независимо приобретенное сходство.

*Анастомоз* (от греч. anastómōsis – отверстие, выход) – соединение между двумя сосудами или нервами, или другими структурами.

*Аншлиф* – распил кости с отшлифованной и отполированной поверхностью среза.

*Атикальное поле чешуи* – краниальное поле чешуи при ее рассмотрении в вертикальном положении.

*Апилатеральный угол* – угол, образованный каудальным и латеральным полями чешуи.

*Аргентин* – устаревший термин для обозначения поверхностного прозрачного слоя чешуи, в новейшей литературе не употребляется.

*Аркатурная вязь пучков коллагеновых волокон кожи* – пространственная организация дермы – продольные и поперечные пучки коллагеновых волокон формируют дугообразный свод, поддерживаемый «колоннами».

*Ароморфоз* – крупное эволюционное событие, значительно поднявшее уровень организации животных, ведущее к биологическому прогрессу.

*Архитектоника* – тонкое строение структуры, различимое на уровне световой и сканирующей электронной микроскопии.

*Аэромоноз* – инфекционная болезнь рыб, известная также как краснуха карпов, брюшная водянка, ерошение чешуи.

*Базальная мембрана* – неклеточная тонкая структура у позвоночных и многих беспозвоночных, располагается на границе эпителиального пласта и подлежащей соединительной ткани.

*Базальная пластина плакоидной чешуи* – основание чешуи, внедряющееся в верхний слой дермы.

*Базальное поле чешуи* – верхнее поле чешуи при ее рассмотрении в вертикальном положении; краниальное поле чешуи при ее рассмотрении в горизонтальном (вдоль тела рыбы) положении.

*Базилатеральный угол* – угол, образованный краниальным и латеральным полями чешуи.

*Базофилия* (от греч. *basis* – основание, и *philia* – любовь) – способность структурных компонентов клетки окрашиваться основными (щелочными) красителями, что обусловлено кислотными свойствами окрашивающихся компонентов; часто связана с присутствием в них РНК.

*Боковая линия (linea lateralis)* – сейсмочувствительная система органов чувств у круглоротых, рыб и некоторых земноводных

*Бородавчатый бугорок* – вырост на чешуе, с заостренной вершиной, трещинами и щелями.

*Брусок-утолщение* – утолщения под основаниями ктений на каудальном поле ктеноидной чешуи у камбалообразных *Pleuronectiformes*.

*Бугорок* – вырост на чешуе, с заостренной вершиной.

*Бугорчатая (шишковатая) чешуя* – чешуя, на поверхности которой присутствуют многочисленные бугорки или шишки.

*Валик* – сегмент прерывистого склерита.

*Вентральное поле эласмоидной чешуи* – нижняя относительно длинной оси рыбы часть чешуйной пластины.

*Видоизменяющиеся ктении* – возникают как цельные ктении, составляющие два-три перемежающихся ряда на каудальном краю чешуи и обламываются в нижних рядах по мере роста ктеноидной чешуи так, что остаются только их основания.

*Витродентин* – вещество, подобное эмали, покрывающее наружную поверхность шипа плакоидной чешуи, имеет эктодермальное происхождение.

*Внутренний слой* – глубокий слой гиалодентинового слоя эласмоидной чешуи, связанный с фибриллярной пластинкой.

*Вторично циклоидная* – циклоидная чешуя, образовавшаяся из ктеноидной чешуи.

*Вторичный радиальный луч* – луч, не достигающий от края до центра чешуи, прерванный и слабо выраженный.

*Ганглионарная пластинка (lamina ganglionaris)* – (= внутренняя пирамидальная пластинка, *lamina pyramidalis interna*) – слой коры больших полушарий головного мозга, выделяемая на основе цитоархитектоники; располагается между внутренней зернистой и полиморфной пластинками.

*Ганоидная чешуя* – ромбическая чешуя ископаемых палеонисков и костных ганоидов, а также современных многоперых и панцирных щук. Снаружи покрыта подобным эмали дентином – ганоином.

*Ганоин* – вещество, покрывающее ганоидные чешуи, состоит, в основном, из неорганических костных солей, имеет слоистую структуру.

*Гемопозэтические органы* – кроветворные органы.

*Герминативный слой* – базальный, ростковый слой эпидермиса.

*Гетерохрония* – разница во времени закладки и развития морфологических структур.

*Гиалодентиновый слой* – поверхностный костный слой эласмоидной чешуи.

*Гипосквама чешуи* – нижний слой склеробластов, продуцирующих коллагеновый матрикс чешуи, что предполагает близкое родство меланофоров и склеробластов.

*Гипуральные пластинки* (гипуралии, гипуральные косточки) – расширенные костные пластинки, образующие большую часть скелета хвостового плавника костистых рыб. Они отходят от нижней стороны костной палочки – *уростилия*, образованной из слившихся между собой тел последних хвостовых позвонков. По своему происхождению гипуралии являются изменёнными нижними дугами этих позвонков.

*Гладкая резорбция кости* – вещества измененной костной ткани всасываются в кровеносные сосуды; в кости образуются пустоты с гладкими стенками.

*Гликокаликс* (от греч. – glykys – сладкий, сахар, и kalys – чашечка, покрывающая что-нибудь) – слой из фибриллярного материала низкой электронной плотности, располагающийся над поверхностной мембраной эпителиальной клетки.

*Гликопротеиды* (гликопротеины) – сложные белки, содержащие углеводы.

*Гликозамингликаны* (устаревшее название – *мукополисахариды*) – сложные биополимеры, состоящие из углеводов (70-80%) и белков, желеподобные вещества, природный «смазочный» материал, входят в состав соединительной ткани и некоторых биологических жидкостей; представляют собой длинные неразветвленные цепи, состоящие из повторяющихся дисахаридных единиц. Один из сахаров в этой единице всегда имеет аминогруппу.

*Глубоко расположенные склеробласты* – продуцируют фибриллярную (базальную) пластину чешуи.

*Годовые (годовые) кольца* – периодически (иногда ежегодно) формирующиеся и длительно сохраняющиеся образования в жестких структурах организма, образующиеся в результате сезонных изменений роста тканей; на чешуе рыб – нарушения в регулярности образования и форме склеритов, отражающие сезонные особенности роста чешуи, соотносящиеся с возрастом и ростом рыб.

*Гомоплазия* – морфологическое соответствие в результате сходства дифференцировки исходного материала; сравниваемые структуры имеют сходные форму и функцию, но различное происхождение; подобие в строении, возникшее независимо, но на общей морфологической основе.

*Гребень склерита* – гребневидный вырост, проходящей по вершине склерита (чаще – синоним термина «склерит»).

*Гуанин* – продукт распада белков (2-амино-6-оксипуридин, пуриновое основание), отражает световые лучи и придает структурам серебристый блеск.

*Гуанофор* – клетка эпидермиса рыб, содержащая гуанин.

*Губчатая кость* – представляет собой массу костных перекладин-перегородок (*трабекул*), расположенных (правильно или беспорядочно) соответственно силам сжатия и растяжения; составляет структурную основу кости позвоночных.

*Дентин* (*substantia eburnea*) – вещество, которое присутствует в стенках конусовидных зубчиков плакоидной чешуи и в зубах.

*Дентинальные трубки* – разветвленные каналы, отходящие от дентальной полости плакоидной чешуи.

*Дерма* (*corium*) – внутренний слой кожи, лежащий под эпидермисом.

*Дермальный сосочек* – группа активно делящихся фибробластов (склеробластов, остеобластов), концентрирующихся под базальной мембраной эпидермиса кожи рыб и дающих начало чешуе.

*Десмосома* (от греч. *desmós* – связь) – специализированный контактный участок между клетками животных; особенно многочисленны десмосомы в эпителиальной ткани.

*Дивергенция* (*адаптивная радиация*) – один из основных типов филогенеза – возникновение различий на основе одной и той же организации.

*Дискретный продольный рельеф ктеноидной чешуи* – отдельные гребешки или шипы, расположенные на каудальном поле чешуи.

*Дифференциация* – развитие в процессе эволюции у организма разнокачественных структур, выполняющих различные функции.

*Дифференцировка* – возникновение различий между изначально однородными клетками и тканями, их изменение в ходе онтогенеза особи, приводящее к формированию специализированных клеток, органов и тканей.

*Добавочное (дополнительное) кольцо (метка)* – отметина на чешуе, образование которой связано, как и образование годовых колец, с изменениями метаболизма особи; эти изменения нерегулярны, случайны и могут искажать результаты оценки возраста рыбы.

*Дорсальное поле эластоидной чешуи* – верхняя относительно длинной оси рыбы часть чешуйной пластины.

*Дуродентин* – твердый дентин, образующий слоистый покров ганоидной чешуи.

*Зазубренная* (от лат. *crena* – зазубрина) *чешуя* – чешуя, имеющая костные выросты на каудальном крае.

*Зазубренная ктеноидная чешуя* – на свободном каудальном крае чешуи имеются простые зубцы.

*Замещающие чешуи* – новые чешуи, формирующиеся в процессе регенерации на месте утерянных чешуй.

*Запретный сезон* – период времени, когда идет закладка нового годового кольца на чешуе; в это время чешую обычно не берут для определения возраста рыбы.

*Зерно* – вырост на чешуе, со сглаженными краями.

*Зубчик склерита* – зубовидный вырост на склерите.

*Изометрический характер роста* – орган растет с такой же скоростью, как и все тело.

*Изопедин* – пластинчатая кость, лежащая в основании космоидной чешуи.

*Инотропный* – направленный.

*Интрамембранная оссификация* – замещение зародышевой мезенхимы развивающейся костной тканью.

*Ионоциты* – хлоридные клетки, участвующие в ионном обмене, располагаются в коже, жабрах, почечных канальцах рыб.

*Иридофор* (от греч. *iris*, род. падеж *íridos* – радуга и *phorós* – несущий) – гуанофоры, серебристые пигментные клетки кожи рыб и стромы радужной оболочки глаза у всех позвоночных, кроме млекопитающих.

*Иридоцит* – клетка эпидермиса рыб, содержащая гуанин.

*Ихтилепидин* – фибриллярный (нитчатый) белок; по своим свойствам занимает промежуточное положение между коллагеном и кератином.

*Ихтиозжелатин* – желатин, получаемый при выварке чешуи рыб.

*Ихтиоспоридиоз (ихтиофноз)* – одно из наиболее распространенных и опасных грибковых заболеваний аквариумных рыб, прудовых и промысловых пресноводных и морских рыб; возбудитель – гриб из группы фикомицетов.

*Кальцитонин* – гормон придатков щитовидной железы.

*Карлук* – клей из чешуи рыб.

*Каудальное поле эласмоидной чешуи* – задняя, направленная к хвосту рыбы часть чешуйной пластины.

*Каудальный радиальный луч* – луч, располагающийся на каудальном поле чешуи.

*Кератинизированные (ороговевшие) структуры* – структуры наружных покровов позвоночных, потерявшие способность к метаболической активности вследствие накопления фибриллярного белка-кератина.

*Кератины* – фибриллярные белки наружного слоя кожи и ее производных, богаты цистином, глутаминовой кислотой, лейцином, но содержат мало лизина, гистидина и серина.

*Килевые чешуи* – чешуи, залегающие вдоль брюшной линии тела, иногда образуют ряд с острым пильчатым режущим краем.

*Кластер* (от англ. *cluster* – группа) – скопление мелких частиц, гранул или клеток.

*Клейтрум (cleithrum)* – крупная покровная кость, неподвижно соединенная с плечевым поясом (лопаткой – *scapula* и коракоидом – *coracoideum*); верхний конец этой кости направлен вперед и к нему присоединяется небольшая кость – надклеяструм (*supracleithrum*); используется для определения возраста рыб.

*Клеточная линия* – исторически первое обозначение радиального луча, в новейшей литературе не употребляется.

*Клюпеоидная чешуя* – своеобразная чешуя сельдевых Clupeidae.

*Кожный карман* – складка кожи, в которую внедряется краниальное поле чешуи.

*Коллаген* – природный полимер, относящийся к группе склеропротеинов, фибриллярный белок, составляет основу коллагеновых волокон соединительной ткани и обеспечивает ее прочность. Его первичная структура – полипептидная цепь из чередующихся остатков аминокислот. В отличие от других белков в коллагене преобладают оксипролин (отсутствует в других белках), пролин и глицин. Вторичная и третичная структуры коллагена представляют собой три спиральные пептидные цепи, свернутые дополнительно в общую суперспираль. Трехспиральная молекула коллагена (*протоколлаген*) упорядочена таким образом, что свободные боковые группы глицина каждой пептидной цепи находятся внутри общей спирали, а требующие пространства кольца пролина, оксипролина и боковые группы аминокислотных остатков выступают наружу. Структура коллагена рыб отличается от коллагена наземных позвоночных характером межцепочных связей: у рыб основными межцепочными связями являются солевые мостики, а у млекопитающих – водородные связи (Вейс, 1964).

*Коллагеновое волокно (fibrae collageni)* – разновидность волокон соединительной ткани животных, образовано коллагеном.

*Колючая чешуя* – ктеноидная чешуя, у которой каудальный и латеральные края имеют небольшие крепкие иглы, растущие прямо из пластинки чешуи и располагающиеся перемежающимися рядами.

*Компактная костная ткань* – состоит из костных пластинок – *остеонов* (структурных единиц кости), плотным слоем покрывающих периферию кости – цилиндрических образований из нескольких слоев костных пластинок цилиндрической формы, вставленных одна в другую.

*Конвергенция* – один из типов филогенеза, неоднократное филогенетически несвязанное развитие морфологически сходных образований; возникновение сходных черт организации на изначально различной основе; путь аналогичных приспособлений; сходство, приобретенное независимо друг от друга филогенетически далекими формами.

*Космин* – дентин сложной структуры, с многочисленными тонкими радиально расположенными *дентинальными трубками*, пульпарными полостями и васкулярными камерами, которые открываются на поверхности чешуи; основной компонент космоидной чешуи.

*Космоидная чешуя* – разновидность ганоидной чешуи, характерна для кистеперых рыб, образует сплошной слой из тесно сомкнутых кожных зубов, состоящих из видоизмененного дентина – космина.

*Костная пластина* (ложбина между склеритами) – уплощенный участок костной пластины чешуи между склеритами, имеющими форму гребней.

*Костная ткань (textus osseus)* – особая форма плотной соединительной ткани с минерализованным (обызвествленным) межклеточным веществом; содер-

жит клеточные элементы и много неорганических веществ; выполняет опорную, защитную и др. функции.

*Крайевые ктении* – один или несколько рядов ктений вдоль свободного края каудального поля чешуи.

*Крайевые склеробласты* – располагающиеся по краям чешуи склеробласты, увеличивающие диаметр ее костного слоя.

*Краниальное поле эласмоидной чешуи* – передняя по направлению к голове часть чешуйной пластины.

*Краниальный* (от греч. κρανίον – череп, голова) – расположенный ближе к голове, к черепу.

*Краниальный радиальный луч* – радиальный луч, располагающийся на краниальном поле чешуи.

*Криптическая функция* – обеспечение камуфляжа, маскировки, покровительственной окраски.

*Крупночешуйные рыбы* – рыбы с крупной чешуей; число чешуй в боковой линии менее 50.

*Ксантофор* – пигментная клетка кожи рыб, содержит желтый пигмент.

*Ктенальный гребень* – гребень, образованный отдельными выростами-ктениями – костными иглами, шипами или жесткими и мягкими выростами.

*Ктений* – крупный заостренный костный вырост, расположенный на каудальном крае или поле чешуи.

*Ктеноид* – мелкий ктений-вырост.

*Ктеноидная чешуя* (от греческого *kteís*, род. падеж *ktenós* – гребень и *éidos* – форма, вид) – разновидность эласмоидной чешуи, отличается наличием колючек, игл, шипов или ресничек на каудальном поле или крае.

*Ктеноидное поле* – участок ктеноидной чешуи, на котором располагаются ктении и ктеноиды.

*Кутикула* (от лат. *cuticula* – кожица) – у рыб – гомогенное, аморфное, образование на поверхности кожи, производимое эпителиальными клетками.

*Ламелла* (уменьшительное от лат. *lamina* – пластина) – пластина, обычно в составе слоистой структуры.

*Ламеллярный* – состоящий из тонких пластин, обозначает структуры слоистого строения.

*Ламинаризации* – понижение вязкости поверхностного слоя кожи рыб за счет выделения слизи, уменьшает трение при движении рыбы в водной среде.

*Латеральное поле эласмоидной чешуи* – дорсальное или вентральное поля (вдоль длинной оси тела рыбы), при рассмотрении чешуи в вертикальном положении (поперек длинной оси тела рыбы).

*Латеральный радиальный луч* – луч, лежащий на дорсальном или вентральном (латеральных) полях чешуи.

*Лепидостеоидный* – подтип ганоидной чешуи, характеризующийся полным отсутствием космина; чешуя состоит из двух слоев – верхнего ганоинового и нижнего изопединового.

*Летидофагия* – питание чешуей рыб.

*Лиофильная сушка (сублимация)* – специальная технология удаления воды из свежих тканей вакуумным способом.

*Литораль* – (от лат. *litoralis* – береговой, прибрежный), экологическая зона морского дна, затопляемая во время прилива и осушаемая при отливе; часто, побережье озер.

*Ложбина стока* – продольное понижение рельефа поверхности чешуи.

*Луч плавника* – костное образование, поддерживающее мягкие ткани плавника.

*Мальковое кольцо* – дополнительное годовое кольцо на чешуе, образуется на чешуе у сеголетков рыб в течение первого года жизни при переходе молоди с питания планктоном на питание бентосом.

*Маргинальный индекс* – расстояния от последнего годового кольца до края чешуи.

*Матрикс* – основное бесструктурное вещество ткани.

*Межсклеритная марка (метка)* – отметина на чешуе в виде извитых поперечных склеритам и упорядоченных или хаотично расположенных штрихов.

*Мезенхима* (от греч. *mésos* – средний, промежуточный и *énchyma* – налитое, здесь – ткань) – эмбриональная соединительная ткань, не имеющая пластинчатого строения, развивается из энто-, и мезодермы (*энтomezенхима*) или из эктодермы (нервные валики) (*эктomezенхима*).

*Мезодерма (мезобласт)* – средний зародышевый листок у многоклеточных организмов (кроме губок и кишечнополостных), располагается между двумя другими зародышевыми листками – *эктодермой* и *энтодермой*.

*Меланины* – черные, коричневые или желтые пигменты; их молекулы – сложные комплексы, образованные полимерами производных тирозина и белками; в тканях животных связаны с белками.

*Меланосома* (от греч. *mélas*, род падеж *mélanos* – черный) – цитоплазматическая структура меланоцитов и меланофоров, на белковом матриксе которых синтезируются пигменты меланина; откладываются в виде мелано-протеиновых комплексов.

*Меланофор* (от греч. *mélas*, род падеж *mélanos* – черный, и *phorós* – несущий) – пигментная клетка животных (кроме млекопитающих), содержащая черный пигмент меланин.

*Меланоцит* – пигментная клетка животных и человека, синтезирующая меланины.

*Мелатонин* – гормон эпифиза.

*Меристические признаки* – признаки, выраженные числом элементов какого-либо органа.

*Метахромазия* (от греч. *meta* – после, кроме, и *chroma* – цвет) – не характерное для применяемого красителя окрашивание некоторых клеточных структур.

*Микобактериоз (туберкулез рыб)* – заболевание, вызывается бактериями, такими как *Nocardia* и *Mycobacterium*.



*Микрофотограмма* – фотография микрообъекта.

*Минерализация (обызвествление)* – пропитывание костной ткани солями кальция.

*Миомерия* (от греч. *méros* – часть, доля) – разделение тела у некоторых групп организмов на сходные участки-*метамеры*, располагающиеся вдоль продольной оси или плоскости симметрии; метамеры сходны друг с другом по всей длине тела (*гомономия*) либо функционально и структурно разнокачественны (*гетерономия*).

*Миотом* (от мио... и греч. *tomē* – отрезок) – зачаток мускулатуры тела у зародышей хордовых животных и человека.

*Митоз* (от греч. *mitos* – нить) – не прямое деление, основной способ деления *эукариотных* (содержащих ядро) клеток, при котором происходит одинаковое распределение удвоенного числа хромосом (*редуплицированных*) между дочерними клетками.

*Митохондрия* – окруженная двойной мембраной органелла клетки, специализирующаяся на синтезе аденозинтрифосфорной кислоты – основной энергетической единицы живого организма.

*Моноцентрические замещающие чешуи* – тип вновь образующихся чешуй при регенерации; крупный центр чешуи четко отделен от склеритов.

*Морфогенез* (от греч. *morphē* – вид, форма) – формообразование, возникновение новых форм и структур, как в онтогенезе, так и в филогенезе организмов.

*Морфотип (morphotype)* – в морфологии – один из примеров дифференцирования в форме или структуре органов и тканей.

*Мукогенез* – производство слизи клетками эпидермиса рыб.

*Мультифункциональность* – способность клеток, структур, органов и организмов к выполнению нескольких функций; она лежит в основе всех типов эволюции и представляет собой первичное общее свойство организма, от которого зависят многие типы филогенетических изменений органов.

*Муцины* – сложные белки (гликопротеиды), входящие в состав слизистых желез, содержат кислые полисахариды, соединенные с белком ионными связями.

*Нативный* (от лат. *nativus* – врожденный) – находящийся в природном состоянии, не модифицированный, сохранивший структуру, присущую ему в живой природе.

*Невромаст* – основная механорецепторная единица боковой линии; содержит чувствующие *волосковые клетки*.

*Неклеточная (аностеоцитная) костная ткань* – кость, не содержащая замурованных остеоцитов.

*Некрофагия* – питание погибшими организмами.

*Непрерывный склерит* – полное гребневидное костное образование, охватывающее весь периметр чешуи (иногда употребляемый синоним – «гребень склерита»).

*Нервная пластинка (lamina neuralis)* – медуллярная пластинка, ранний зачаток центральной нервной системы у хордовых.

*Нерестовая метка (кольцо)* – отметина на чешуе в виде участков без склеритов и с нечетким или размытыми склеритами; появляется во время нереста (или сразу же после него) у рыб, не питающихся в этот период, так как нерест рыб связан с большими затратами энергии и существенными изменениями метаболизма, включая кальциевый обмен.

*Обратное расчисление* линейного роста рыбы – метод, основанный на синхронном росте чешуи и тела рыбы; выявление характера зависимости между длиной особи и определенным промером чешуи; на основании этой зависимости вычисление значения длины особи, соответствующее величине промера годового кольца на ее чешуе.

*Ограничивающий слой* – лимитирующий слой сильно минерализованной ткани поверхностного слоя эласмоидной чешуи, лишенный коллагеновых волокон и лежащий на поверхности чешуи сразу же под базальной мембраной эпидермиса; состоит из кристаллов, разбросанных в органическом матриксе.

*Одонтобласты* (от греч. *odús*, род. падеж *odóntos* – зуб) – клетки, развивающиеся из мезенхимы зубного сосочка и участвующие в образовании дентина зубов и его обызвествлении.

*Одонтод* (дермальный зуб) – *экстраоральный* (лежащий вне ротовой полости) дермальный зуб рыб, располагающийся на передних лучах плавников и в каудальной части туловища или дентиновый зубчик разной конфигурации.

*Онтогенез* (от греч. *ón*, род. падеж *óntos* – сущее) – индивидуальное развитие особи, вся совокупность ее преобразований от зарождения до конца жизни (иногда подразумевают – только до наступления половой зрелости). Различают *пренатальный онтогенез* – внутриутробное развитие и *постнатальный онтогенез* – развитие после рождения.

*Оппозиционный рост* – развитие каждого последующего слоя остеобластов из остеогенных клеток мезенхимы на поверхности кости, но не внутри кости; новый костный слой откладывается лишь на поверхности ранее сформированной кости.

*Орография* (от греч. *óros* – гора) – раздел морфологии, занимающийся описанием и классификацией форм рельефа структур по их внешним признакам вне зависимости от происхождения. Термин заимствован из геоморфологии.

*Ортодентин* – дентин плакоидной чешуи, в котором дентальные трубки (каналы) идут параллельно одна другой.

*Ортохромазия* (*орто-* и греч. *chroma* – окраска, цвет) – соответствие окраски гистологической структуры цвету примененного красителя.

*Оссификация* – минерализация, обызвествление, пропитывание солями кальция кости.

*Остеобласты* (от греч. *блостом* – зародыш) – клетки, синтезирующие материал волокон и основного вещества (*матрикса*) кости; регулируют поток ионов

кальция в очагах остеогенеза; имеют мезенхимное происхождение; обычно преобразуются в остеоциты, заключенные в костный матрикс и связанные друг с другом отростками. Именно благодаря этим связям, костная ткань остается метаболически активной.

*Остеогенез* – процесс формирования и роста костной ткани.

*Остеодентин* – дентин плакоидной чешуи, в котором денральные трубки (канальцы) ветвятся.

*Остеоид* – не минерализованная основа кости.

*Остеокласты* (от греч. *ostéon* – кость и *kláō* – ломаю, разбиваю) – многоядерные, крупные клетки, разрушающие (*резорбирующие*) костную ткань и минерализованный хрящ с помощью выделяемых ими гидролитических ферментов, сконцентрированных в многочисленных лизосомах и вакуолях; представляют собой подобные макрофагам клетки, происходящие от клеток кроветворных органов.

*Остеон* (от греч. *ostéon* – кость) – структурная единица компактного вещества кости, по дизайну – система вставленных один в другой цилиндров.

*Остеосклероз* – заболевание, при котором губчатая костная ткань превращается в компактную.

*Остеоцит* – малоактивная зрелая клетка костной ткани, образовавшаяся из остеобластов в процессе развития кости; не делится; его тело замуровано в полостях основного вещества кости, а отростки – в каналах, отходящих от полостей.

*Палеонискоидный подтип* ганоидной чешуи отличается присутствием тонкого слоя космина с лакунами и каналами между верхним, толстым слоем ганоина и изопединовым основанием.

*Папиллярный узор* (от лат. *papilla* – сосок) – образован линейными утолщениями кожи; присутствие на поверхности складок, собранных в микрокольца и микрососочки.

*Параллелизм* – параллельная эволюция, возникновение сходных признаков на общей организационной основе; сходство, приобретенное близко родственными организмами независимо друг от друга.

*Паратиреоидный гормон (паратирин)* – производится околотитовидной (паратитовидной) железой (*glandulae parathyreoideae*).

*Паркетная чешуя* – своеобразная чешуя угревых *Anguillidae*; мелкая, чешуйки располагаются встык одна к другой, иногда скрыты под кожей.

*Первичный радиальный луч* – луч, тянущийся от центра до края чешуи.

*Передний (базальный) радиус чешуи* – расстояние от центра до вершины чешуи при ее естественном положении (вдоль длинной оси тела).

*Перинуклеарная цитоплазма* – цитоплазма, непосредственно примыкающая к ядру клетки.

*Периферические клетки* – остеоциты, располагаются по боковым краям чешуи и служат для соединения двух эпителиальных слоев – *гипо-*, и *эписквамы*.

*Периферические ктении* – располагаются в один ряд на каудальном крае ктеноидной чешуи.

*Пиронинофилия* (от *pironin* и греч. *philia* – склонность) – свойство элементов цитоплазмы клеток окрашиваться пиронином, в основном обусловленное наличием в них рибонуклеопротеидов.

*Плакоидная чешуя* (от греч. *pláx* – пластина, плоскость и *éidos* – форма) – характерна для хрящевых рыб, закладывается в мезодерме, представляет собой зубцы с полостью, заполненной пульпой, покрыты подобным эмалю веществом, содержат дентин.

*Плечи чешуи* – боковые участки краниального поля чешуи, иногда приподнятые (обычно хорошо выражены у сельдевых *Clupeidae*).

*Поверхностные склеробласты* – клетки, продуцирующие костное вещество чешуи, уплощаются по мере его окончательного утолщения.

*Полиморфность (полиморфизм)* (от греч. *polýmorphos* – многообразный) – в морфологии – термин, обозначающий разнообразие структуры в пределах органа или организма одного типа.

*Полисахариды* – гликаны, высокомолекулярные углеводы, молекулы которых построены из моносахаридных остатков, связанных гликозидными связями и образующих линейные или разветвленные цепи.

*Полицентрические замещающие чешуи* – новые чешуи, возникающие при регенерации; на костной пластинке такой чешуи имеется несколько центров, чьи ярко выраженные края обозначены такими же впадинами, как и у нормально развивающихся в онтогенезе чешуй.

*Прерывистый склерит* – неполное, разбитое на фрагменты гребневидное костное образование на чешуйной пластинке.

*Прикрытая (скрытая) часть чешуи* – часть чешуи, погруженная в чешуйный карман и прикрытая каудальными частями соседних чешуй.

*Продольный диаметр чешуи* – расстояние между концами краниального и каудального полей при естественном положении чешуи (вдоль длинной оси тела рыбы).

*Протоколлаген* – трехспиральная молекула коллагена.

*Псевдомоноз* – инфекционное заболевание аквариумных и свободноживущих рыб, характеризующееся появлением мелких язв на коже и распадом лучевой и межлучевой тканей плавников; возбудитель – водные микроорганизмы рода псевдомонас *Pseudomonas*.

*Пульпа* – соединительная ткань, заполняющая полость зубчика плакоидной чешуи, содержит соединительную ткань, кровеносные сосуды и нервы.

*Пульпарная полость* – полость зубчика плакоидной чешуи, содержащая пульпу (соединительную ткань, сосуды и нервы).

*Радиальный луч (желобок)* – углубленная бороздка на костной пластинке чешуи.

*Раздельная чешуя* – чешуя с хорошо развитыми радиальными лучами, делящими ее на секции.

*Расщеп* – складка кожи с увеличенными чешуями, которые обрамляют с обеих сторон анальное и мочеполовое отверстия, образуя своеобразную камеру.

*PAS-реакция* – гистохимическая реакция, выявляющая присутствие в тканях гликопротеинов, гликолипидов, полисахаридов и некоторых гликозамингликанов и жирных кислот.

*Регистрирующая структура* – слоистое образование, структурные единицы которого, возникающие у животных в разное время, имеют разные морфологические характеристики; однажды возникшие особенности строения новообразованных частей сохраняются затем в течение длительного периода времени.

*Резорбция кости* – растворение кости; дополняет процесс минерализации, обеспечивая тканевой механизм перестройки кости.

*Репаративная регенерация* – (от позднелат. *regeneratia* – возрождение, возобновление) – восстановление организмом утерянных или поврежденных органов и тканей.

*Реперная база данных* – совокупность данных об определенных параметрах.

*Реснитчатая ктеноидная чешуя* – на каудальном крае чешуи имеются мягкие и едва заметные выросты.

*Рефлектограмма* – графическое изображение рельефа чешуи, полученное путем отражения от нее световых лучей.

*Сагиттальный* (от лат. *sagitta* – стрела) – расположенный в передне-заднем направлении вдоль тела.

*Свободная часть чешуи* – часть чешуи (каудальное и частично дорсальное и вентральное поля), открывающаяся на поверхность тела рыбы и не прикрытая соседними чешуями.

*Сейсмочувствительная система* – специфические механорецепторы, в том числе органы боковой линии.

*Сердцевидные чешуи* – специализированные чешуи органов боковой линии некоторых щуковых Esocidae.

*Скватология (лепидология)* – наука о строении и эволюции чешуи позвоночных животных.

*Склерит* – гребневидное концентрическое костное образование на костной пластине эласмоидной чешуи (в некоторых случаях, синоним «гребень склерита»). Иногда понимается как костная пластинка, периодически нарастающая вокруг чешуи. В этом случае чешуя – совокупность склеритов.

*Склеробласт* – у рыб – синоним термина «остеобласт», клетка, участвующая в формировании склерита. У беспозвоночных – клетка, формирующая элементы внутреннего скелета.

*Склеропротеины* (от греч. *sklēros* – твердый) – фибриллярные белки, обладающие особой эластичностью, прочностью и выполняющие опорную и защитную функции: коллаген, эластин, кератин, ретикулин и др.

*Скульптурированная чешуя* – чешуя с шероховатым поверхностным рельефом.

*Смолт* – жизненная стадия малька лососевых рыб, на которой он готов к миграции и жизни в море.

*Собственно ктеноидная чешуя* – на каудальном крае чешуи ктении имеют вид самостоятельных костных выростов, отделенных от основной части чешуи.

*Соединительная ткань (textus conjunctivus)* – ткань животного организма, выполняющая опорную, трофическую и защитную функции; состоит из хорошо развитых клеточных элементов, межклеточных структур (коллагеновых, эластических и ретикулярных волокон) и бесструктурного основного вещества, содержащего большое количество гликозамингликанов.

*Сомиты* (от греч. *sōma* – тело) – первичные сегменты тела, парные метамерные образования, на которые разделяется в ходе зародышевого развития вся мезодерма (у беспозвоночных) или дорсальная ее часть, примыкающая к нервной трубке и хорде (у хордовых).

*Спароидная чешуя* – чешуя с длинными иглами на каудальном поле.

*Спиноидная чешуя* – мелкая чешуя с единичным шипом или несколькими шипами и крупная чешуя с несколькими шипами.

*Сплошной продольный рельеф ктеноидной чешуи* – сплошные продольные кили ктений, тянущиеся через все каудальное поле чешуи.

*Стволовая клетка* (ростковая, резервная, недифференцированная, плюрипотентная, stem) – родоначальная клетка в обновляющихся тканях животных; после ее деления одна дочерняя клетка остается в стволовой линии, а другая дифференцируется в специализированную клетку. Она сохраняет способность к пролиферации на протяжении всей жизни индивидуума.

*Стрия* – склерит, вытянутый в дорсо-вентральном направлении (иногда употребляется как синоним *склерита*).

*Структурный цвет* – окраска, возникающая не за счет пигментов, а за счет преломления световых лучей на структурах поверхности тела организмов.

*Сублетальная доза* (от лат. *letalis* – смертельный), доза загрязнителя окружающей среды или яда, значительно нарушающая жизненные функции (обмен веществ, рост, развитие, размножение, питание), вызывающая канцерогенный, мутагенный, тератогенный и др. эффекты, но не приводящая к гибели организма.

*Супратемпкраниальный канал* – надвисочный сейсмодатчик канал головы рыбы.

*Таксидермия* – изготовление чучел животных.

*Тангентальный срез* – продольный касательный срез.

*Тельца (частицы) Мандла* – кристаллы, откладывающиеся на коллагеновых волокнах и вдающиеся в пространства, разделяющие слои фибриллярной пластинки эласмоидной чешуи.

*Тестостерон* – основной мужской половой гормон позвоночных, стероид, вырабатывается семенниками, надпочечниками, яичками, плацентой и печенью.

*Тонофиламенты* (тонофибриллы) (от греч. *tónos* – натяжение, напряжение) – нитевидные структуры (толщиной 10 нм) в эпителиальных клетках, состоят из белка прекератина.

*Тотемизм* – верование людей, что они произошли от *тотема* – определенного вида животного.

*Трабекула* (от лат. *trabs* – брус) – неравномерно утолщенные стенки перекладин-перегородок губчатой кости.

*Тропоколлаген* – предшественник коллагена.

*Феромон* – секрет, выделяемый живым организмом, запах которого имеет сигнальное значение для других особей.

*Фестон* – лопасть краниального поля чешуи.

*Фибрилла* (от лат. *fibrilla* – нить, волокно) – подобные нити структуры, в цитоплазме клеток – тонкие волокна (филаменты) внутри цитоплазмы клетки.

*Фибриллярная пластинка* – прочная и гибкая, волокнистая, частично минерализованная структура, залегающая под поверхностным гиалодентиновым слоем чешуи.

*Фибриллярные (филаментозные) белки* – белки, полипептидные цепи которых располагаются упорядоченно относительно одной оси; образуют длинные волокна-фибриллы или слои; относятся к группе структурных белков; их длинные нити образуют цитоскелет клетки.

*Фибробласты* (от лат. *fibra* – волокно) – наиболее распространенная клеточная форма соединительной ткани животных, происходят из мезенхимы, синтезируют компоненты межклеточного вещества соединительной ткани, такие как фибриллярные белки (коллаген, эластин) и мукополисахариды (гликозамингликаны).

*Фиброцит* – неактивная форма фибробласта.

*Филамент* (от лат. *filamentum* – нить) – относительно длинная нитчатая структура, компонент белковых структур цитоскелета клетки.

*Фосфолипиды (фосфатиды)* – сложные липиды, в молекулах которых присутствует остаток фосфорной кислоты, глицерин, жирные кислоты, альдегиды и азотистые соединения; широко распространены в природе, входят в состав клеточных мембран. С белками фосфолипиды образуют липопротеиновые комплексы.

*Хроматофор* – пигментная клетка.

*Цельная чешуя* – чешуя без радиальных лучей.

*Цельные ктении* – краевые ряды целых, не обломанных игл, располагающихся раздельно одна от другой на ктеноидной чешуе.

*Центр чешуи* – место начала формирования чешуи в онтогенезе, лежит в месте пересечения всех полей чешуи (латеральных, краниального, каудального), сохраняется неизменным или, напротив, резорбируется с возрастом.

*Центральная пластинка ктения* – образована передним и задним прямоугольными участками и центральным округлым участком ктения.

*Центральные клетки* – специализированные эпидермальные клетки органов боковой линии.

*Циклоидная чешуя* (от греч. *kukloeidēs* – кругообразный, круглый, и *eidēs* – форма) – разновидность эласмоидной чешуи – тонкая гладкая прозрачная костная пластинка, обычно овальной формы, исчерченная овальными и радиальными штрихами.

*Частиковая рыба, частик*, промысловое название группы рыб, принятое главным образом в южных рыбопромысловых районах СССР, примыкающих к Каспийскому, Аральскому, Азовскому и Чёрному морям. Название возникло в связи с использованием для лова определённых видов рыб так называемых частых, т.е. *мелкоячейных* сетей (в отличие от *крупноячейных*, которыми ловят, например, осетровых рыб). Частиковая рыба подразделяют на крупночастиковую (сом, сазан, щука, судак и др.) и мелкочастиковую (чехонь, карась и др., кроме кильки, хамсы и тюльки).

*Чешуйный покров* – совокупность чешуи, покрывающих тело рыбы.

*Шагрень* – выделанная кожа акул.

*Шарпеевы волокна* – коллагеновые волокна, прикрепляющие надкостницу к кости.

*Шейка, коронка (шип)* – отделы плакоидной чешуи.

*Шиповатая (спиноидная, от лат. *spina* – шип, игла) ктеноидная чешуя* – чешуя, на свободном каудальном крае которой имеются группы игл, вытянутых вдоль оси тела.

*Эктодерма* – зародышевый листок, наружная стенка зародыша; после гаструляции представлена листком эктодермы, из которой позже образуется наружный слой кожи – эпидермис; из эктодермы также формируется вся нервная система.

*Эктодермальная дисплазия* – врождённые дефекты структур эктодермального генезиса (в т.ч. кожи и её придатков) – наблюдают в виде нескольких самостоятельных форм и при ряде заболеваний, различающихся по клинической картине.

*Эласмобласты* – клетки (остеобласты, склеробласты), производящие костную ткань.

*Эласмодин (изопедин)* – содержится в фибриллярной пластине чешуи, напоминает ортодентин или пластинчатую кость

*Эласмоидная чешуя* – целиком костная, прозрачная костная пластинка, сидящая в кожном кармане

*Эластин* (от греч. *elastós* – гибкий, тягучий) – фибриллярный белок из склеропротеинов; основной компонент эластических волокон соединительной ткани, придает ей упругость; у рыб – продукт секреторной деятельности зернистых желез кожи рыб.

*Эластические волокна (*fibrae elastici*)* – разновидность волокон соединительной ткани позвоночных, имеют цилиндрическую форму и поперечную исчерченность, состоят из гликопротеинов, собранных в микрофибриллы, и аморфного матрикса из фибриллярного белка эластина.



*Электроннограмма* – изображение, полученное при помощи просвечивающего или сканирующего электронных микроскопов.

*Эмаль* – вещество, покрывающее снаружи шип плакоидной чешуи, имеет эктодермальное происхождение.

*Энтодерма* – внутренний зародышевый листок многоклеточных животных.

*Эпидермис* – наружный эпителиальный слой кожи животных, развивающийся из эктодермы, покрывает каудальную часть чешуи.

*Эпибионт* – обитающий на поверхности дна – моллюски, черви и др.

*Эпилитический* – растущий на камнях.

*Эписквама* – верхний эпителиальный слой, покрывающий верхнюю поверхность эласмоидной чешуи.

*Эпителий* – покровная ткань, возникающая в эмбриогенезе раньше всех других тканей, производное всех трех зародышевых листков – экто-, энто- и мезодермы.

*Эритрофор* – пигментная клетка кожи рыб, содержит красный пигмент.

*Эфферентный* (от лат. *effferens*, род. падеж *effferentis* – выносящий) – проводящий нервный сигнал от мозга к периферическим органам.

## УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ

---

### А

Азигопус 107  
Акантафрист крупночешуйный 103  
Акантоклинус 99  
Акула кошачья 40  
Алест полосатый 210  
Алест-имбери 210  
Альбакор 116  
Амур белый 58, 59, 65, 77, 83, 82, 202  
Амур черный 202  
Антиас обыкновенный 100  
Анчоус европейский 26, 197  
Анчоус калифорнийский 191  
Анчоус капский 114, 243  
Анчоус японский 18  
Апложейл 65  
Апложейлихт 211  
Апогон 96  
Апогон девятиполосый 96  
Апогон пятилинейный 96  
Аравана южноамериканская 6, 127; **16, 17**  
Арапайма гигантская 127  
Аргентина европейская 109  
Аргентина североатлантическая 109  
Аргус обыкновенный 93, 100  
Арноглосса 106  
Аррип большой 96  
Архамия 96  
Астатотилапия Бартона 80  
Атипихт 98  
Аулоп 7, 63  
Аулопига 16  
Афредодер 51  
Ахир 200  
Ахиропсетта 106

### Б

Багарий индийский 23  
Барбус болотный 210  
Барбус краснополосый 210  
Барбус линейно-пятнистый 210

Барбус огненный 39  
Барбус однополосый 210  
Барилия замбезийская 211  
Барракуда большая 108  
Белоглазка 242  
Бембропс 103  
Бентофилоид 15  
Бобырец 243  
Бокачио 191  
Большеглаз 97  
Большеголов атлантический 109  
Бородавчатка 32  
Ботрокара двухполосая 103  
Ботус 106  
Ботус пятнистый 106  
Ботус-манкус 106  
Брахиист 191  
Брикон 137  
Быстрянка обыкновенная 242  
Бычеглаз колючий 99  
Бычеглаз красноглазый 99  
Бычок большой морской 147  
Бычок двулопастной 32  
Бычок индо-тихоокеанский 58  
Бычок острохвостый япономорский 63  
Бычок трехзубый темный 89  
Бычок черноглазый 104  
Бычок чернопёрый 83  
Бычок япономорский 63  
Бычок-бобырь обыкновенный 93, 127, 146  
Бычок-головач 47  
Бычок-йонгеихт 104  
Бычок-паганель 147  
Бычок-ротан 47  
Бычок-рыжик 47  
Бычок-цуцик 47

### В

Вакка обыкновенная 191  
Валёк горный 196  
Верховка 242

- Верховка китайская 59, 83  
 Верхогляд обыкновенный 202, 242  
 Вобла 178  
 Вобла аральская 242  
 Вобла северо-каспийская 242  
 Востробрюшка длинноплавниковая 62  
 Востробрюшка корейская 202  
 Востробрюшка обыкновенная 242  
 Востробрюшка-ишикауния 59, 65, 82, 83  
 Вырезуб 242  
 Вьюн обыкновенный 30, 241
- Г**
- Гамбузия обыкновенная 58, 70, 82  
 Гарра 24, 257  
 Гаррупа павлинья 100  
 Гастерохизма 105  
 Гвоздарь Световидова 118  
 Гетеротис нильский 6, 84, 127; **13, 14, 15**  
 Гиллобленниус 103  
 Гимнарх нильский 6, 73, 85; **20**  
 Гиппопотамир круглорылый 84, 209  
 Гобиоморус 104  
 Гобиоморф 104  
 Гобиоморф обыкновенный 104  
 Гобиопсис черный 104  
 Голавль 241  
 Голавль озерный кавказский 242  
 Голавль усатый 6, 16, 23, 68, 203; **49, 50**  
 Голец американский 237  
 Голец арктический 6, 22, 24, 69, 73; **5**  
 Голец восьмиусый 83  
 Голец усатый 16, 241  
 Голец-ботия 33  
 Головешка-ротан 47, 203  
 Гольян обыкновенный 242  
 Гольян озёрный 242  
 Гольян Чекановского 16  
 Горбуша 56, 191, 192, 194, 242  
 Горбыль красный 214, 235  
 Горчак амурский 242  
 Горчак глазчатый 83  
 Горчак колючий 6  
 Горчак колючий амурский 83, 84  
 Горчак колючий обыкновенный 83  
 Горчак колючий ханкайский 83
- Горчак обыкновенный 58  
 Горчак-псевдоперилламп обыкновенный 83, 84  
 Граммистес шестиполосый 100  
 Группер 100  
 Группер полосатый 100  
 Группер чёрный 100  
 Гуппи 32, 34, 144  
 Гурами голубой 28  
 Гурами настоящий 105  
 Гурами целующийся 105  
 Густера 6, 59, 63, 64, 72, 73, 84, 178, 241; **34–36**
- Д**
- Даллия 57  
 Данио рерио 34, 64, 124, 129, 133, 136, 138, 139, 145  
 Дендрохир 105  
 Джакас новозеландский 157  
 Дибранх атлантический 7; **58**  
 Диретма 7; **60**  
 Дистиход 6; **21**  
 Дистиход мозамбикский 212  
 Додерлеиния бериксовидная 96  
 Долгопёр 32  
 Доросома северная 66, 119
- Е**
- Единорог оранжевошипный 93  
 Елец европейский 242  
 Елец обыкновенный 6, 32, 82; **44, 45**  
 Елец сибирский 242  
 Ёрш обыкновенный 7, 70, 72, 118; **68, 69**
- Ж**
- Жак-кандиль 120  
 Желтопёр мелкочешуйный 82, 242  
 Желтощёк 78, 203, 242  
 Жерех 232, 242  
 Жерех-лысач 242  
 Жерех амурский плоскоголовый 242  
 Жерех аральский красногубый 242
- З**
- Занкл рогатый 93, 102

- Запрора 103  
Звездочет панамский 102  
Зебрасома чернополосая 93, 102  
Змееголов 76, 77, 203  
Змееголов ленточный 33  
Зубатка 231  
Зубатка полосатая 231
- И**  
Иглобрюх настоящий 27  
Изопсетта 192, 200
- К**  
Калинка 243  
Калкан черноморский 225  
Каллантиас 96  
Камбала бесплавниковая 106  
Камбала двухлинейная 199, 200  
Камбала Джордана 46, 199  
Камбала длинноперая 192, 199  
Камбала звездчатая 46, 192, 198, 199  
Камбала зимняя 38, 47, 201  
Камбала красная 201  
Камбала малоротая 46, 198  
Камбала морская 26, 30, 47  
Камбала солеевидная новозеландская 107  
Камбала орегонская 46, 192, 199  
Камбала палтусовидная 192  
Камбала патагонская пятнистая 106  
Камбала песчаная 198  
Камбала полярная 47  
Камбала пятнистая 46, 192, 199, 200  
Камбала речная 30  
Камбала северная двухлинейная 46, 128, 192  
Камбала северная палтусовидная 29, 33, 38, 46, 127, 130, 199, 200  
Камбала четырехпятнистая 201  
Камбала южная 107  
Камбала-ёрш европейская 201  
Капродон длинноперый 100  
Капрос 7, 63; **64, 65**  
Каралепис чешуеголовый 103  
Карась золотой 58, 76, 78, 83, 84, 118, 204, 241  
Карась морской 65, 89  
Карась серебряный 33, 55, 70, 77, 131, 140, 202, 204, 241  
Карп 39, 40  
Карп чешуйчатый 243  
Карпозубик изменчивый 140  
Каталуфа гавайская 99  
Кета 56, 133, 136, 152, 153, 191, 192, 194, 195, 213, 231  
Кефаль 63, 89  
Кефаль бородатая 108  
Кефаль желтоглазая 108  
Кефаль острорылая 108  
Кефаль песчаная капская 108  
Кефаль песчаная продолговатая 108  
Кефаль пятнистая большеголовая 108  
Кефаль-лиза 63, 65  
Кефаль-хотуро пресноводная кубинская 108  
Кефаль-цестреус 108  
Кижуч 23, 191, 192, 195, 196  
Килька черноморско-каспийская 178  
Кифоз белый 120  
Клинус 102  
Клюпанодон пятнистый 65  
Колистя голоперая 107  
Колистя ромбовая 107  
Колограмма 102  
Колюшка трехглазая 27, 61  
Конь пестрый 82  
Конь пятнистый 6, 72, 84, 185, 203; **40, 41**  
Конь-губарь 64, 65, 76, 78, 82, 203  
Кореоперка 63  
Кореоперка желтая 63, 101  
Корюшка 6, 63, 65, 70, 178; **7, 8**  
Корюшка обыкновенная малоротая 49, 65  
Краппи белый 187  
Краппи чёрный 187  
Красноглазка южная 97  
Краснопёр монгольский 242  
Краснопёрка сахалинская 65  
Крокер обыкновенный 100  
Кроссоромб 107  
Ктенохет 102  
Кулия ленточная 97  
Кулия пятнистая 58  
Кумжа 24, 64, 65, 136, 231, 238  
Кунджа 56  
Кучия обыкновенная 33

- Л**  
 Лабео 6, 68, 72; **42, 43**  
 Лабео африканский вальковатый 211  
 Лабео африканский красноносый 212  
 Лабео лунный 212  
 Лабео-конгоро африканский 211  
 Лаврак белый американский 98  
 Лаврак полосатый 98, 214  
 Лампролог конголезский 80  
 Лафонект хохлатый 107  
 Ленок 56, 58, 203  
 Ленок тупорылый 6; **2**  
 Леопольдита 101  
 Лепидоперка 101  
 Лещ 6, 64, 72, 84, 86, 156; **23, 24**  
 Лещ амурский белый 202  
 Лещ атлантический морской 96  
 Лещ чёрный 242  
 Лжегубан 102  
 Лжепескарь щуковидный 83  
 Лиманда желтохвостая 201  
 Лимнотрисса танганьикская 209  
 Линь 23, 51, 203, 231, 241, 242  
 Лисичка европейская 27  
 Лобан 63, 65, 83, 89, 94, 108, 132, 196  
 Ложнохромис 100  
 Лосось атлантический 6, 64, 231, 238  
 Лосось Кларка 191, 238  
 Луварь императорский 114, 225  
 Луна-рыба 38  
 Луфарь 74, 93, 99
- М**  
 Маквария австралийская 99  
 Маккулочелла 98  
 Макрель радужная 96  
 Макроплеурод двухцветный 80  
 Макропод китайский 58, 63, 65, 83, 89, 221  
 Макропод обыкновенный 39, 40  
 Макропод Хассельта 105  
 Макрурус 7; **55, 56**  
 Макрурус антарктический 52  
 Макрурус северный 52  
 Макрурус южноатлантический 7, 52; **57**  
 Максилликаста новозеландская 106  
 Мальма 56, 58  
 Маринка балхашская 6, 36, 64, 68, 73, 82, 84, 242; **48**  
 Маринка иссыккульская 242  
 Маркузеня крупночешуйная 85, 209  
 Мастацембел кофейный 105  
 Медака 38  
 Меланохромис золотой 80  
 Менхэден бразильский 62  
 Мерланг 22  
 Мерланг обыкновенный 30  
 Мерлуза орегонская 191  
 Мерио желтополосый 100  
 Меч-рыба 23, 45, 116  
 Микижа 30, 152, 180, 191, 196, 214  
 Микралест острозубый 210  
 Минтай 191  
 Мирапинна 50  
 Мист индийский полосатый 32, 34  
 Многопёр сенегальский 217  
 Мойва 49  
 Моллинезия малоплавниковая 30  
 Мормир длиннорылый 84  
 Мормиропс 84  
 Мормиропс нежный 84, 209
- Н**  
 Налим обыкновенный 15, 231  
 Налим средиземноморский (трехусый) 7, 63; **52**  
 Нельма 56  
 Нерка 56, 156, 157, 191, 192, 195, 196, 213  
 Нотобранх 7; **51**  
 Нотоклинопс 103  
 Нототения 103  
 Нототения синяя 103
- О**  
 Окунь американский желтый 99  
 Окунь балхашский 17  
 Окунь большеротый 58, 65, 83, 89  
 Окунь гигантский 99  
 Окунь каменный красноглазый 97  
 Окунь каменный сакраментский 97, 196  
 Окунь китайский 63, 101, 203  
 Окунь малоротый 237  
 Окунь морской 7, 73; **78**

- Окунь морской белый 97  
 Окунь морской берингоморский 191  
 Окунь морской грязный 60, 113  
 Окунь морской желтохвостый 191  
 Окунь морской золотистый 106  
 Окунь морской коричневый 191  
 Окунь морской короткоиглый 191  
 Окунь морской красный 132, 233  
 Окунь морской медный 191  
 Окунь нильский 7, 69, 159, 228; **66, 67**  
 Окунь оранжевый (канареечный) 191  
 Окунь речной 7, 57, 63, 64, 68, 69, 72, 99, 241;  
**70–73**  
 Окунь сине-желтый 100  
 Окунь синеротый 106  
 Окунь тигровый 191  
 Окунь-ханос каменный 101  
 Омуль байкальский 6, 64, 122, 123, 214; **80**  
 Осман алтайский 16, 246  
 Осман тянь-шаньский чешуйчатый 242  
 Остракоберикс обыкновенный 93, 98  
 Остролучка 242  
 Ошибень усатый 15
- П**
- Пагель атлантический красный 185  
 Пагель красноперый 185  
 Пагель серебристый 185  
 Пагр 101  
 Паля 56  
 Палтус американский стрелозубый 46, 107,  
 192, 198  
 Палтус атлантический 198  
 Палтус тихоокеанский белокорый 46, 192,  
 198, 199  
 Пальцепер обыкновенный 108  
 Панцирник бронзовый 33  
 Папанока новозеландская 104  
 Параптероис 93, 106  
 Парофрис 46, 107, 192  
 Парусник атлантический 116  
 Парусник тихоокеанский 115  
 Пегас-дракон 32  
 Пелингас 7; **79**  
 Пелотрета жёлтая 107  
 Пельматохромис Томаса 79
- Пельторамф крапчатый 107  
 Пелядь 6; **82**  
 Пентапод зубатый желтополосый 98  
 Перцихт 99  
 Пескарь амурский носатый 82  
 Пескарь восьмиусый 61  
 Пескарь дальневосточный 63  
 Пескарь иссык-кульский 242  
 Пескарь обыкновенный 6, 50, 73, 241; **39**  
 Песочник 104  
 Пецилия широкоплавниковая 70  
 Пикша 7, 64, 67, 73; **53, 54**  
 Плекоглосс 65  
 Плектрантиас краснополосый 101  
 Плотва бухарская 182  
 Плотва обыкновенная 50, 148, 241  
 Плотва узбойская 242  
 Подуст днепровский 242  
 Подуст обыкновенный 241  
 Подуст-чернобрюшка 82, 242  
 Полиприон американский 99  
 Полиприон-апуку 99  
 Приапелла 70  
 Пронотограмм 101  
 Прыгун илистый 65  
 Псевдантиас 101  
 Псевдоромб 107  
 Псеттод африканский 106  
 Птерогобиус поперечнополосатый 63  
 Пузанок большеглазый 178  
 Пузанок каспийско-черноморский 197  
 Пузанок энзелийский 197
- Р**
- Реба 50  
 Риацихт 104  
 Розенблаттия 101  
 Ромбосолея жёлтая 107  
 Ромбосолея песчаная 107  
 Рубинка 97  
 Рувета драгоценная 93, 105  
 Рыба угольная 105, 191  
 Рыба-ангел полукруглая 99  
 Рыба-лопата индийская 7; **59**  
 Рыба-лоцман 96  
 Рыба-нож 29

Рыба-носорог оранжевоиглая 102  
 Рыба-пик 97  
 Рыба-ползун 105  
 Рыба-тигр африканская 209  
 Рыба-чистильщик 25  
 Рыбец 50  
 Рыбец каспийский 242  
 Ряпушка белозерская 56  
 Ряпушка европейская 6, 49, 63; 6

## С

Сазан 23, 29, 30, 31, 33, 70, 74, 76, 78, 83, 146, 201, 231, 232, 241  
 Сазан амурский 243  
 Сазан балхашский 243  
 Сайда серебристая 28  
 Сайка 51  
 Сайра 114  
 Самарискус трёхпятнистый 107  
 Саргохромис зелёный 211  
 Саргохромис розовый 211  
 Сардина европейская 18, 26, 114, 159, 197, 243  
 Сардина тихоокеанская 191  
 Сардинелла круглая 197  
 Саротеродон 210  
 Свистулька шершавая 52  
 Сельдь атлантическая 191, 197  
 Сельдь волжская 45  
 Сельдь тихоокеанская 197  
 Сёмга 22, 69; 4  
 Серранохромис 211  
 Сетарх длинноплавниковый 106  
 Сиация 200  
 Сиг амурский 179  
 Сиг северо-ледовитоморский 163  
 Сиг уссурийский 203  
 Сиг-пыжьян 179  
 Сиг-хадары 203  
 Сиган коралловый 102  
 Сима 56, 179, 196  
 Симфура чернощёкая 108  
 Синец 6, 64, 72, 73, 84, 133, 242; 22  
 Сициоптерус 63  
 Скалярия обыкновенная 34, 63, 80  
 Скипджек 37  
 Склеропагес 6; 18, 19

Склеропагес малайзийский 127  
 Скорпена 32  
 Скорпена-ёрш черноморская 32  
 Скорпена-кардинал 106  
 Скорпенодес 106  
 Скорпенопс 106  
 Скумбрия атлантическая 105  
 Слот 7  
 Снэппер нитеперый 98  
 Собачка морская красная 33  
 Собачка-шан морская 27  
 Солея 200  
 Солея павлинья мраморная 107  
 Солнечник синежаберный 26, 97  
 Сом обыкновенный мешкожаберный 33, 34  
 Сом европейский 228, 231  
 Сом угрехвостый 33  
 Сом электрический 33  
 Спинорог шершавый 93  
 Ставрида большеглазая 53  
 Судак канадский 187  
**Судак обыкновенный 7, 73, 85, 232, 74, 75**  
 Судака светлоперый 140, 241  
 Судак японский морской 65  
 Сырть 242

## Т

Таймень 6, 203; 3  
 Таймень европейский 237  
 Талеихт тихоокеанский 191  
 Тарех 16  
 Тарпон атлантический 55, 120  
 Терапон трехполосый 83, 89  
 Терапон ямбуа 227  
 Терпуг американский 105, 191  
 Терпуг зубатый 191  
 Терпуг пестрый (полосатый) 191  
 Терпуг пятнистый 191  
 Тилапия 28, 48  
 Тилапия галилейская 79  
 Тилапия Кингслея 79  
 Тилапия мозамбикская 47, 70, 79, 211  
 Тилапия нильская 7, 73; 76, 77  
 Тилапия Спаррмена 237  
 Тилапия чернопёрая 120

Толстолобик белый 59, 83, 231, 237, 242  
 Толстолобик обыкновенный 63, 203  
 Томкод тихоокеанский 191  
 Тор 48  
 Трахипома 101  
 Треска 231  
 Треска тихоокеанская 191  
 Тринект пятнистый 185  
 Триподихт 93  
 Трегубка 82  
 Трегубка амурская 82, 83  
 Троепёр красный 103  
 Тугун 62  
 Тумбиль 70  
 Тюлька черноморско-каспийская 6, 64, 84; **1**  
 Тюрбо атлантический 116

**У**

Угай (восточная красноперка) 83, 242  
 Угорь американский речной 33  
 Угорь африканский речной 209  
 Угорь речной 22, 29, 40, 228, 232  
 Уклей 6, 64, 73, 84, 202, 242; **37, 38**  
 Уклей короткохвостый 202  
 Уклейка 17, 233, 241  
 Усач 29, 33, 61  
 Усач аральский 84, 242; **26, 27**  
 Усач африканский 6; **30–33**  
 Усач булат-маи 242  
 Усач днепровский 242  
 Усач короткоголовый 6; **26, 27**  
 Усач курицкий 242  
 Усач-мурца 242  
 Усач эфиопский 6, 68, 84; **28, 29**

**Ф**

Фавонигобиус 104  
 Форель радужная 194, 196  
 Форстеригион 103  
 Фундулюс майский 128  
 Фундулюс обыкновенный 70, 148  
 Фундулюс оливковый 147

**Х**

Хаплохромис 210  
 Хаплохромис филандер 211

Харенгула 83  
 Хариус европейский 238  
 Хариус сибирский 237  
 Хазмихт 64  
 Хаунакс 54  
 Хемероцет малый 104  
 Хемиграммоциприс 82, 83  
 Хирург полосатый 102  
 Ховелла Броди 97  
 Хоплотилапия 129  
 Храмуля севанская 61, 242  
 Хрионема зеленая 103  
 Хромидотилапия Гюнтера 79  
 Хромидотилапия Кингслея 79  
 Хромис высокотелый 79  
 Хромис-бульги 80  
 Хромис-красавец 38, 79, 111, 147, 182, 237

**Ц**

Цезий голубой 96  
 Цезиоперка 100  
 Цитара 107  
 Цитарихт американский 198  
 Цитарихт грязный 46  
 Цитарихт крутолобый 201  
 Цихла глазчатая 102  
 Цихлазома бриллиантовая 120  
 Цихлазома двухпятнистая 38  
 Цихлазома чернополосая 87

**Ч**

Чавыча 191, 192, 194, 195, 196  
 Чебак иссык-кульский 242  
 Чебачок амурский 6, 61, 64, 73, 82; **47**  
 Чебачок иссык-кульский 62, 118, 133, 242  
 Чернобрюшка 202  
 Чехонь 6, 62, 64, 242, 243; **46**  
 Чир 6, 163; **81**  
 Чукучан 242  
 Чукучан обыкновенный 242  
 Чукучан пятнистый 237

**Ш**

Шайнер обыкновенный 191  
 Шемая аральская 242  
 Шемая днепровско-азовская 242



Шемая каспийская 242

Шишечник чилийский 7; **61, 62**

Шэд американский 66, 190, 191

## Щ

Щиповка аральская 16

Щиповка обыкновенная 241

Щиповка переднеазиатская 16

Щука американская 32, 119

Щука амурская 203

Щука красноперая 32, 119

Щука обыкновенная 6, 59, 69, 70, 73, 84,  
163, 188, 232, 241; **10–12**

Щука-маскинонг 119, 188

Щукоголов красивый 105

## Э

Эбосия 106

Эбосия Бликера 93

Элассома полосатая 97

Элеотрис манильский 104

Эмбиотока вильчатая белая 191

Эмбиотока голубая 191

Эмбиотока чёрная 102

Эпигонус австрало-новозеландский 97

Эпигонус-телескоп 94

Эрицентрус красный 102

Эрнограмма 103

Этеостома 99

## Я

Язь 241

Язь амурский 59, 65, 76, 77, 82, 83, 84

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ

---

### A

- Abramis ballerus* 6, 71, 133; **22**  
*Abramis brama* 6, 71, 82, 86, 123, 156, 171; **23**,  
**24**  
*Acanthistius cinctus* 100  
*Acanthoclinus fuscus* 99  
*Acanthocobitis botia* 258  
*Acanthocobitis rupicola* 278  
*Acanthorhodeus asmusii* 6, 83  
*Acanthorhodeus chankaensis* 83  
*Acanthorhodeus gracilis* 63, 83, 84  
*Acanthorhodeus guichenoti* 83  
*Acanthurus lineatus* 102  
*Acathaphrites grandisquamis* 103  
*Acheilognathus cyanostigma* 83  
*Acheilognathus intermedia* 83  
*Acheilognathus lanceolata* 83  
*Acheilognathus longipinnis* 84  
*Acheilognathus moriokae* 83  
*Acheilognathus tabira* 83  
*Achiropsetta tricholepis* 106  
*Achirus lineatus* 200  
*Agonus cataphractus* 27  
*Alburnus alburnus* 15, 17, 233, 241  
*Aldrichetta forsteri* 108  
*Alestes baremoze* 238  
*Alestes (=Brachyalestes) imberi* 210  
*Alestes larimoze* 238  
*Alestes lateralis* 210  
*Allolepis hollandi* 15  
*Alosa caspia* 178  
*Alosa kessleri* 45  
*Alosa sapidissima* 66, 190, 191  
*Alosa saposchnikowii* 178  
*Alosa volgensis* 178  
*Ambloplites rupestris* 97  
*Amia calva* 66  
*Amphipnous cuchia* 33  
*Anabas testudineus* 105  
*Anarhichas lupus* 229, 231  
*Anguilla anguilla* 15, 22, 29, 40, 67, 132,  
228, 232  
*Anguilla nebulosa labiata* 209  
*Anguilla rostrata* 33  
*Anomalochromis thomasi* 79  
*Anoplopoma fimbria* 105, 191  
*Anthias anthias* 100  
*Aphredoderus sayanus* 51  
*Aphyocypris chinensis* 59, 83  
*Aplocheilichthys johnstoni* 211  
*Aplocheilus latipes* 65  
*Aplodinotus grunniens*  
*Apogon kallopterus* 96  
*Apogon novemfasciatus*  
*Arapaima gigas* 127  
*Archamia leai* 96  
*Archoplites interruptus* 97, 196  
*Argentina silus* 109  
*Arnoglossus scapha* 106  
*Arripis trutta* 96  
*Aspius aspius* 232  
*Astatoreochromis vanderhorsti* 81  
*Astatotilapia burtoni* 80  
*Astatotilapia elegans* 80  
*Asterropteryx semipunctatus* 104  
*Astroconger myriaster* 261  
*Atheresthes stomias* 46, 107, 192, 198  
*Atherinops affinis* 227  
*Atypichthys latus* 98  
*Aulacocephalus temmincki* 100  
*Aulopus diactithrix* 7; **63**  
*Aulopyge huegeli* 263  
*Azygopus pinnifasciatus* 107

### B

- Bagarius bagarius* 23, 24  
*Barbatula barbatula* 16, 241  
*Barbus arabicus* 184

- Barbus barbatus* 61  
*Barbus brachycephalus* 6; **26, 27**  
*Barbus ethiopicus* 6; **28, 29**  
*Barbus exolatus* 184  
*Barbus fasciolatus* 210  
*Barbus intermedius* 6; **30–33**  
*Barbus lineomaculatus* 210  
*Barbus (=Tor) mosal* 55  
*Barbus paludinosus* 106  
*Barbus poechii* 210  
*Barbus sophora* 29, 33  
*Barbus unitaeniatus* 210  
*Barilius zambezensis* 211  
*Bellapiscis medius* 102  
*Belontia hasseltii* 105  
*Bembrops filifera* 103  
*Benthophiloides brauneri* 15  
*Blennius pholis* 27  
*Blennius sanguinolentus* 33  
*Blepsias bilobus* 32  
*Blicca bjoerkna* 6, 59, 63, 71, 241; **34–36**  
*Boreogalus saida* 51  
*Bothrocara brunneum* 103  
*Bothus constellatus* 106  
*Bothus mancus* 106  
*Bothus pantherinus* 106  
*Brachydanio (=Danio) rerio*  
*Brachyistius frenatus* 191  
*Brachymystax lenok (=tumensis)* 6, 56, 58, 203; **2**  
*Brama brama* 96  
*Brevoortia aurea* 62  
*Brycon melanopterus* 137
- C**
- Caesio caeruleus* 96  
*Caesioperca lepidoptera* 100  
*Calamoichthys (=Erperoichthys) calabarricus* 217  
*Callanthias australis* 96  
*Caprodon longimanus* 100  
*Capros aper* 7; **64, 65**  
*Carassius auratus* 16, 28, 33, 55, 70, 77, 124, 131, 33, 140, 144, 145, 148, 154, 202, 204, 220, 241  
*Carassius carassius* 23, 58, 76, 78, 83, 118, 204  
*Caspialosa caspia* 197  
*Catostomus catostomus* 220  
*Catostomus commersoni* 270  
*Centropomus undecimalis* 120, 121  
*Cephalopholis argus* 100  
*Cestraeus goldieri* 108  
*Chaenogobius isaza* 83  
*Chaenogobius annularis* 83  
*Chaeturichthys sciistius* 63, 76  
*Chalealburnus tarichi* 16  
*Chanda nama* 263  
*Channa argus* 76, 77, 203  
*Channa striata* 33  
*Chasmichthys dolichognathus* 63, 83  
*Chaunax pictus* 54  
*Cheilodactylus macropterus* 157, 249  
*Cheilodipterus quinquelineatus* 96  
*Cheimarrichthys forsteri* 104  
*Chondrostoma nasus* 241  
*Chrionema chrysere* 103  
*Chromidotilapia guntheri* 79  
*Chromidotilapia kingsleyae* 79  
*Chromis hypsilepis* 101  
*Cichla ocellaris* 102  
*Cichlasoma cyanoguttatum* 120  
*Cichlasoma nigrofasciatum* 87  
*Cichlasoma octofasciatum* 38  
*Cirrhina reba* 50  
*Citharichthys arctifrons* 201  
*Citharichthys sordidus* 46, 198  
*Citharichthys stigmaeus* 46, 192, 198  
*Citharichthys sordidus*  
*Citharus macrolepidotus* 107  
*Clinus superciliosus* 102  
*Clupanodon punctatus* 65  
*Clupea harengus pallasi* 191  
*Clupeonella cultriventris* 6, 8; **1**  
*Cobitis aurata* 16  
*Cobitis taenia* 241  
*Coelorhynchus hige* 88  
*Coelorhynchus multispinulosus* 90  
*Coelorhynchus parallelus* 88  
*Colistium guentheri* 107

- Colistium nudipinnis* 107  
*Cologrammus flavescens* 102  
*Cololabis saira* 114  
*Cookelus japonica* 99  
*Coregonus albula* 6, 49  
*Coregonus autumnalis* 6, 64, 123, 214; **80**  
*Coregonus chadary* 203  
*Coregonus lavaretus* 163, 179  
*Coregonus nasus* 6, 163; **81**  
*Coregonus peled* 6; **82**  
*Coregonus sardinella* 56  
*Coregonus tugun* 62  
*Coregonus ussuriensis* 179, 203  
*Coreoleuciscus splendidus* 83  
*Coreoleuscus splendidus* 63  
*Coreoperca herzi* 63  
*Coreoperca kawamebari* 63, 101  
*Corydoras aeneus* 33  
*Corynopoma riisei* 259  
*Coryphopterus nicholsii* 104  
*Crenimugil crenilabris* 108  
*Crossorhombus azureus* 107  
*Ctenochaetus binotatus* 102  
*Ctenopharyngodon idella* 58, 59, 65, 77, 82, 83, 202  
*Culter alburnus* 6; **37, 38**  
*Culter brevicauda* 202  
*Culter (=Charodichthys) mongolicus* 202  
*Cymatogaster aggregata* 191  
*Cynoscion regalis* 275  
*Cyprinodon variegatus* 140  
*Cyprinus carpio* 23, 29, 30, 31, 33, 39, 40, 70, 74, 76, 78, 83, 123, 146, 202, 220, 229, 230, 231, 232, 241
- D**
- Dactylopterus volitans* 32  
*Dactyloscopus zelotus* 102  
*Dallia pectoralis* 57  
*Danio (=Brachydanio) rerio* 34, 64, 124, 129, 133, 136, 138, 139, 145  
*Dendrochirus biocellatus* 105  
*Dentex macrophthalmus* 160  
*Dibranchius atlanticus* 7; **58**  
*Diplectrum formosum* 120, 121
- Diptychus maculatus* 16  
*Diretmus argenteus* 7, 52; **60**  
*Distichodus brevipinguis* 6; **21**  
*Distichodus mossambicus* 212  
*Distichodus schenga* 212  
*Doederleinia berycoides* 96  
*Dorosoma cepedianum* 66, 119
- E**
- Ebosia bleekeri* 93, 106  
*Elagatis bipinnulata* 96  
*Elassoma zonatum* 97  
*Elates ransonneti* 90  
*Eleotris fusca* 104  
*Eleotris swinhonis* 89  
*Elopichthys bambusa* 78, 203  
*Embiotoca jacksoni* 102  
*Embiotoca lateralis* 191  
*Emmelichthys nitidus* 97  
*Engraulis capensis* 114, 243  
*Engraulis encrasicolus* 26, 197  
*Engraulis japonicus* 18  
*Engraulis mordax mordax* 191  
*Eopsetta jordani* 46, 199  
*Ephippus orbis* 97  
*Epigonus lenimen* 97  
*Epigonus telescopus* 94  
*Epinephelus daemeli* 100  
*Epinephelus nigritus* 100  
*Epinephelus octofasciatus* 100  
*Equetus acuminatus* 120  
*Ericentrus rubrus* 102  
*Ernogrammus enneagrammus* 103  
*Erythroculter erythropterus* 202  
*Esox americanus* 32, 119  
*Esox lucius* 6, 59, 163, 188, 232, 241; **10–12**  
*Esox masquinongy* 188  
*Esox niger* 119  
*Esox reicherti* 203  
*Eurypegasmus draconis* 32
- F**
- Favonigobius lentiginosus* 104  
*Fistularia villosa* 52  
*Forsterygion varium* 103

*Fundulus heteroclitus* 70, 148

*Fundulus majalis* 128

*Fundulus olivaceus* 147

## G

*Gadus morhua* 231

*Gadus morhua callaris* 229

*Gaidropsarus mediterraneus* 7, 71; **52**

*Gambusia affinis* 58, 70, 82

*Garra gotyla* 24, 257

*Gasterochisma melampus* 105

*Gasterosteus aculeatus* 27, 61

*Gilloblennius tripennis* 103

*Girella cyanea* 98

*Girella nigrocans* 227

*Glyptocephalus cynoglossus* 201

*Glyptocephalus zachirus* 46, 192, 199

*Gnathodentex aurolineatus* 98

*Gnathopogon gracilis* 63

*Gobio gobio* 6, 50, 241; **39**

*Gobiobotia pappenheimi* 61

*Gobiochromis irvinei* 112

*Gobiomorphus basalis* 104

*Gobiomorphus breviceps* 104

*Gobiomorus maculatus* 104

*Gobiopsis atrata* 104

*Gobius cobitis* 147

*Gobius formosanus* 89

*Gobius paganellus* 147

*Grammistes sexlineatus* 100

*Gvozdarus svetovidovi* 118

*Gymnarchus niloticus* 6; **20**

*Gymnocephalus cernuus* 7, 71, 118; **68, 69**

*Gymnotus albifrons* 29

## H

*Haemulon plumieri* 120, 121

*Haplochromis carlottae* 211

*Haplochromis darlingi* 211

*Harengula zunasi* 83

*Harpagochromis spekii* 81

*Helicmetus rubber* 7; **59**

*Helicolenus percoides* 106

*Helostoma temminckii* 105

*Hemerocoetes monopterygius* 104

*Hemibarbus labeo* 65, 76, 78, 82, 203

*Hemibarbus maculatus* 6, 71, 78, 82, 203;

**40, 41**

*Hemibarbus mylodon eristigma* 78

*Hemichromis bimaculatus* 38, 79, 111, 147, 182, 237

*Hemichromis guttatus* 79

*Hemichromis paynei* 112, 113

*Hemiculter leucisculus* 202

*Hemigrammocypripis rasborella* 63, 82, 83

*Hemitripterus villosus* 243

*Hermosilla azurea* 227

*Heteropneustes fossilis* 33, 34

*Heteropriacanthus cruentatus* 99

*Heterotis niloticus* 6, 71, 127; **13–15**

*Hexagrammos decagrammus* 105, 191

*Hexagrammos stelleri* 191

*Hippoglossoides elassodon* 29, 33, 38, 46, 128, 130, 199, 200

*Hippoglossoides elasson* 127

*Hippoglossoides platessoides* 201

*Hippoglossus hippoglossus stenolepis* 198

*Hippoglossus stenolepis* 46, 199

*Hippopotamyrus discorhynchus* 84, 209

*Hoplostethus atlanticus* 109

*Hoplotilapia retrodens* 80, 129

*Howella brodie* 97

*Hucho hucho* 237

*Hucho taimen* 6, 203, 228; **3**

*Hydrocynus vittatus* 209

*Hymenophysa curta* 59, 65

*Hypomelas olidus* 49, 65

*Hypophthalmichthys molitrix* 59, 63, 82, 83, 203, 231, 237

*Hypoplectrodes huntii* 101

## I

*Ichthyborus besse* 25, 226

*Ichthyophis glutinosus* 220

*Ischikaunia macrolepis* 62

*Ischikaunia steenackeri* 59, 65, 76, 82, 83

*Isopsetta isolepis* 46, 192, 199, 200

*Istiophorus americanus* 115, 116

*Istiophorus greyi* 115

## J

*Joturus pichardi* 108

**К**

*Karalepis stewarti* 103  
*Katsuwonus pelamis* 37  
*Kuhlia marginata* 58, 83, 89  
*Kuhlia mugil* 97  
*Kyphosus sectatrix* 120

**L**

*Labeo altivelis* 212  
*Labeo bata* 150, 185, 186  
*Labeo calbasu* 150, 185, 186  
*Labeo congoro* 211  
*Labeo cylindricus* 211  
*Labeo goniis* 150, 185, 186  
*Labeo horie* 6, 71; **42, 43**  
*Labeo lunatus* 212  
*Labeo niloticus* 184  
*Labeo rohita* 150, 185, 186  
*Labrochromis ishmaeli* 80, 129  
*Labrochromis ptilistes* 80  
*Labrochromis retrodens* 80  
*Labrochromis teegelaari* 129  
*Labroides dimidiatus* 25  
*Lamprologus congoensis* 80  
*Lateolabrax japonicus* 36, 58, 65, 83, 98  
*Lates calcarifer* 97  
*Lates niloticus* 7, 71, 159, 184, 228; **66, 67**  
*Lebistes reticulatus* 144  
*Lefua nikkonis* 83  
*Lefua costata* 83  
*Leiognathus nuchalis* 58, 65, 83  
*Leiostomus xanthurus* 37  
*Lepidoperca coatsii* 101  
*Lepidoperca aurantia* 101  
*Lepidoperca inornata* 101  
*Lepidopsetta bilineata* 46, 192, 199, 200  
*Lepomis macrochir* 26, 97  
*Leporinus friderici* 39  
*Lethrinus genivittatus* 98  
*Leuciscus bergi* 62  
*Leuciscus cephalus* 131, 229, 241  
*Leuciscus idus* 241  
*Leuciscus leuciscus* 6, 7, 32, 71; **44, 45**  
*Leuciscus schmidti* 118  
*Leuciscus waleckii* 59, 65, 76, 77, 82, 83, 84  
*Limanda ferruginea* 201

*Limnothrissa miodon* 209  
*Liopsetta gracialis* 47  
*Lisa haematocheila* (= *Mugil sijuy*) 7; **79**  
*Liza* (= *Menada*) *menada* 89  
*Liza parva* 63, 65  
*Lophonectes gallus* 107  
*Lophopsetta maculata* 201  
*Lota lota* 15, 228, 231  
*Luciocephalus pulcher* 105  
*Lutjanus russelli* 98  
*Lutjanus synagris* 254  
*Luvarus imperialis* 114, 225  
*Lyopsetta exilis* 46, 192, 199

**M**

*Maccullochella macquariensis* 98  
*Macquaria australasica* 99  
*Macropleurodus bicolor* 80, 129  
*Macropodus chinensis* 58, 63, 65, 83, 89, 221  
*Macropodus opercularis* 39, 40  
*Macrourus berglax* 52, 117  
*Macrourus holotrachys* 7, 52; **57**  
*Macrourus whilsoni* 7; **55, 56**  
*Malapterurus electricus* 33  
*Mallotus villosus* 49  
*Marcusenius macrolepidotus* 85, 209  
*Mastacembelus erthraenia* 105  
*Maxillicosta raulensis* 106  
*Megalops atlanticus* 55, 120  
*Melanochromis auratus* 80  
*Melanogrammus aeglefinus* 7, 67; **53, 54**  
*Merlangius merlangus* 22, 30  
*Merluccius productus* 191  
*Metzia takakii* 205  
*Micralestes acutidens* 210  
*Microgadus proximus* 191  
*Micropogonias undulatus* 100  
*Micropterus dolomieu* 237  
*Micropterus salmoides* 58, 65, 83, 89  
*Microstomus pacificus* 46, 198  
*Minytrema melanops* 237  
*Mirapinna esau* 50  
*Misgurnus anguillicaudatus* 261  
*Misgurnus fossilis* 30, 241  
*Monocentris japonica* 88  
*Monocentris reedi* 7; **61, 62**

*Mormyrops delicious* 84, 209  
*Mormyrops longirostris* 209  
*Morone americana* 98  
*Morone labrax* 98  
*Morone saxatilis* 214  
*Mugil carinatus* 63, 89  
*Mugil cephalus* 63, 65, 83, 89, 94, 108, 196  
*Mugil saliens* 132  
*Mugil soiuy* (= *Liza chaematocheila*) 7; **79**  
*Mylopharyngodon piceus* 202  
*Myripristis jacobus* 120, 121  
*Mystus vittata* 32, 34  
*Myxus capensis* 108  
*Myxus elongatus* 108

**N**

*Naso lituratus* 93, 102  
*Naucrates ductor* 96  
*Neoachirosetta milfordi* 106  
*Neogobius cephalarges* 47  
*Neogobius iljini* 47  
*Neogobius rattan* 47  
*Neomyxus chaptalii* 108  
*Notesthes robusta* 106  
*Nothobranchius rachovi* 7; **51**  
*Notoclinops segmentatus* 103  
*Notolabrus celidotus* 102  
*Notosema dilectum* 201  
*Notothenia tchizh* 183  
*Notothenia coriiceps* 103  
*Notothenia larseni* 103, 183  
*Notothenia loesha* 183  
*Notothenia nybelini* 183

**O**

*Oncorhynchus gorbuscha* 56, 190, 191, 194  
*Oncorhynchus clarki* 146, 238  
*Oncorhynchus keta* 56, 133, 136, 152, 153, 191, 192, 194, 195, 213, 214  
*Oncorhynchus kisutsh* 23, 191, 192, 195, 196  
*Oncorhynchus tshawytscha* 191, 192, 194, 195, 196  
*Oncorhynchus masou* 56, 179, 194, 196  
*Oncorhynchus* (= *Parasalmo*) *mykiss* (= *Salmo gairdneri*)

*Oncorhynchus nerka* 56, 156, 157, 190, 191, 195, 196, 213, 238  
*Oncorhynchus rhodurus* 65  
*Ophidion barbatum* 15  
*Ophieleotris aporos* 104  
*Ophiodon elongatus* 191  
*Opsariichthys uncirostris* 82  
*Oreochromis mossambicus* 79  
*Oreochromis niloticus* 7, 71, 233; **76, 77**  
*Oreoleuciscus humilis* 16  
*Orthrias botia* 33  
*Orthrias rupicola* 23  
*Oryzias latipes* 38  
*Osmerus mordax dentex* 58, 65  
*Osphronemus goramy* 105  
*Osteoglossum bicirrhosum* 6, 71, 127; **16, 17**  
*Ostracoberyx dorygenis* 93, 98  
*Oxylebius pictus* 191

**P**

*Pagellus bogaraveo* 185  
*Pagellus erythrinus* 185  
*Pagellus acarne* 185  
*Pagrus auratus* 101  
*Pagrus major* 132, 233  
*Parabramis pekinensis* 202  
*Paracheilognatus coreanus* 84  
*Paracheilognatus rhombea* 83  
*Paracheilognatus tabira* 84  
*Paralichthys lethostigma* 107  
*Paralichthys oblongus* 201  
*Paranotothenia angustata* 103  
*Parapercis clathrata* 104  
*Parapterois heterurus* 93, 106  
*Parasalmo* (= *Oncorhynchus*) *mykiss* (= *Salmo gairdneri*) 30, 152, 180, 191, 196, 214  
*Pardachirus marmoratus* 107  
*Parika scaber* 93  
*Parophrys vetulus* 46, 107, 192, 199, 200  
*Parus swinhonis* 89  
*Pelecus cultratus* 6, 62, 233; **46**  
*Pelmatochromis nigrofasciatus* 79  
*Pelmatochromis ocellifer* 112, 113  
*Pelotretis flavilatus* 107  
*Peltorhamphus latus* 107  
*Pempheris adspersus* 98

- Perca flavescens* 35, 99  
*Perca fluviatilis* 7, 57, 71, 118, 241; **70–73**  
*Perca schrenki* 17  
*Percalates novemcinctus* 99  
*Percichthys trucha* 99  
*Perccottus glenii* 47, 203  
*Periophthalmus cantonensis* 59, 63, 65, 76, 82, 84  
*Phanerodon furcatus* 191  
*Phoxinus czekanowskii* 16  
*Plagiogeneion rubiginosus* 97  
*Plagiognathops microlepis* 82  
*Platessa platessa* 47  
*Platichthys flesus* 30  
*Platichthys stellatus* 46, 192, 198, 199, 200  
*Platophrys constellatus* 201  
*Platophrys ocellatus* 201  
*Plecoglossus altivelis* 65  
*Plectranthias maculicauda* 101  
*Plectranthias kelloggi* 101  
*Plectranthias longimanus* 101  
*Plectrophotes ambiguus* 99  
*Plesiops insularis* 99  
*Plesiops verecundus* 99  
*Pleuronectes platessa* 26, 30  
*Pleuronectes punctatus* 47  
*Pleuronichthys coenosus* 46, 192, 198  
*Plotosus lineatus* 33  
*Poecilia (=Mollienesia) sphenops* 30  
*Poecilia latipinna* 70  
*Poecilia reticulata* 34  
*Poecilia reticulata* 32, 144  
*Pollachius pollacius* 28  
*Polynemus plebeius* 108  
*Polyprion oxygeneios* 99  
*Polyprion americanus* 99  
*Polypterus senegalus* 217  
*Pomacanthus semicircularis* 99  
*Pomacentrus leucostictus* 120  
*Pomacentrus philippinus* 101  
*Pomatomus saltatrix* 74, 93, 99  
*Pomatoschistus microps* 93, 127  
*Pomoxis annularis* 187  
*Pomoxis nigromaculatus* 187  
*Priacanthus tayenus* 99  
*Priacanthus blochii* 93  
*Priacanthus macracanthus* 99  
*Priapella compressa* 70  
*Pristigenys meyeri* 99  
*Pristigenys serrula* 99  
*Prognathochromis prognatus* 81  
*Prosopium williamsoni* 196  
*Proterorhinus marmoratus* 47  
*Psammochromis saxicola* 81  
*Psettichthys melanostictus* 46, 192, 199, 200  
*Psettodes belcheri* 106  
*Pseudanthias thompsoni* 100  
*Pseudanthias pictilis* 101  
*Pseudochromis jamesi* 100  
*Pseudochromis salvati* 100  
*Pseudocrenilabrus multicolor* 80, 112  
*Pseudocrenilabrus philander* 211  
*Pseudogobio esocinus* 83  
*Pseudogrammus polycantha* 101  
*Pseudolabrus miles* 102  
*Pseudomonas pyocyanea* 25  
*Pseudoperilampus typus* 63, 83, 84  
*Pseudopleuronectes (=Pleuronectes) americanus* 47, 201  
*Pseudorasbora parva* 6, 61, 82; **47**  
*Pseudorhombus jenynsii* 107  
*Pterogobius elapoides* 63  
*Pterophyllum scalare* 34, 80  
*Puntius (=Barbus) conchoniensis* 39
- R**
- Rhacochilus vacca* 191  
*Rhombosolea plebeia* 107  
*Rhinogobius formosanus* 89  
*Rhodeus acellatus* 63  
*Rhodeus ocellatus* 83  
*Rhodeus sericeus* 58  
*Rhombosolea leporina* 107  
*Rhyacichthys aspro* 104  
*Rosenblattia robusta* 101  
*Ruanoho decemdigitatus* 103  
*Rutilus rutilus* 7, 50, 82, 86, 126, 137, 148, 151, 153, 182, 237, 241  
*Ruvettus pretiosus* 93, 226



- S**
- Salmo alpinus* (= *Salvelinus alpinus*) 6, 22, 24; **5**
- Salmo clarki* (= *Oncorhynchus clarki*) 191
- Salmo gairdneri* (= *Parasalmo mykiss*)
- Salmo salar* 6, 22, 64, 231, 238; **4**
- Salmo trutta* 24, 136, 231
- Salvelinus alpinus* 6, 22, 24; **4**
- Salvelinus fontinalis* 237
- Salvelinus lepechini* 56
- Salvelinus leucomaenis* 65
- Salvelinus malma* 56, 58
- Samariscus triocellatus* 107
- Sander canadense* 187
- Sander lucioperca* 7, 71, 232; **74, 75**
- Sander vitreum* 140, 214
- Sardina pilchardus* 26, 197
- Sardinella aurita* 160, 197
- Sardinops caerulea* 159
- Sardinops ocellata* 18, 114, 243
- Sardinops sagax* 191
- Sargochromis codringtoni* 211
- Sargochromis giardi* 211
- Sarotherodon andersoni* 210
- Sarotherodon galilaeus* 79
- Sarotherodon mossambicus* 47, 211
- Sarotherodon occidentalis* 112, 113
- Saurida tumbil* 70
- Scardinius erythrophthalmus* 82, 241
- Scatophagus argus* 93, 100
- Schizothorax argentatus* 6; **48**
- Schizothorax grahami* 82
- Schizothorax pseudaksaiensis issykkuli* 118, 133
- Sciaenops ocellata* 214, 235
- Scleropages formosus* 127
- Scolopsis bilineatus* 98
- Scomber scombrus* 105
- Scombrolabrax heterolepis* 100
- Scophthalmus* (= *Psetta*) *maeoticus* 225
- Scophthalmus maximus* 116
- Scorpaena cookie* 106
- Scorpaena guamensis* 106
- Scorpaena albodrunnea* 106
- Scorpaena cardinalis* 106
- Scorpaena porcus* 32
- Scorpaenodes kelloggi* 106
- Scorpaenopsis diabolus* 106
- Scyliorhinus canicula* 40
- Sebastes alutus* 60, 113
- Sebastes auriculatus* 191
- Sebastes borealis* 191
- Sebastes brevispinus* 191
- Sebastes caurinus* 106
- Sebastes flavidus* 191
- Sebastes maliger* 191
- Sebastes marinus* 7, 71, 106; **78**
- Sebastes nigrocinctus* 191
- Sebastes paucispinis* 191
- Sebastes pinniger* 191
- Sebastes proriger* 191
- Sebasticus marmoratus* 275
- Selar crumenophthalmus* 53
- Serranochromis microcephalus* 211
- Serranus cabrilla* 101
- Serranus novemcinctus* 99, 101
- Setarches longimanus* 106
- Sicyopterus japonicus* 63
- Siganus corallinus* 102
- Silurus glanis* 228, 231
- Siniperca chautsi* 101
- Siniperca chuatsi* 63, 203
- Siniperca schautsi* 65
- Solea solea* 200
- Sparus* (= *Acanthosparus*) *swinhonis* 65, 83, 89
- Sphyræna barracuda* 108
- Squaliobarbus curriculus* 6, 71, 203; **49, 50**
- Stenodus leucichthys* 56
- Stereolepis gigas* 99
- Sternarchus albifrons* 275
- Syacium papillosum* 200
- Symphurus piger* 200
- Symphurus plagiusa* 108
- Symphurus tessellatus* 108
- Synanceia verrucosa* 32
- Synodus foetens* 120
- T**
- Tautogolabrus adspersus* 273
- Tetraodon fluviatilis* 27
- Thaleichthys pacificus* 191

*Theragra chalcogramma* 191  
*Therapon jarbua* 89, 227  
*Therapon oxyrhynchus* 83, 89  
*Thymallus arcticus* 237  
*Thymallus thymallus* 238  
*Thunnus alalunga* 116  
*Tilapia aurea* 120  
*Tilapia esculenta* 48  
*Tilapia melanopleura* 121  
*Tilapia melanotheron* 120  
*Tilapia mossambica* 28, 70, 112  
*Tilapia rendalli* 211  
*Tilapia sparrmani* 237  
*Tinca tinca* 15, 23, 51, 203, 231, 241  
*Tor putitora* 48, 276  
*Trachypoma macracanthus* 101  
*Tribolodon ezoe* 65  
*Tribolodon hakonensis* 83  
*Trichogaster trichopterus* 28  
*Tridentiger obscurus* 89  
*Trinectes inscriptus* 185  
*Trinectes maculatus* 120

*Tripodichthys blochii* 93  
*Tripterygion tripteronotus* 103  
*Trypauchen vagina* 58  
*Tylochromis lateralis* 79

**V**

*Valamugil seheli* 108  
*Varicorhinus capoëta* 61

**X**

*Xenocypris macrolepis* 82, 202  
*Xiphias gladius* 23, 45, 116

**Y**

*Yongeichthys nebulosus* 104

**Z**

*Zacco temmincki* 38  
*Zanclus cornutus* 93, 102  
*Zaprora silenus* 103  
*Zebrasoma veliferum* 93, 102



Рис. 48. Образцы промышленных товаров – изделия из кожи рыб. А,Б – сапоги из кожи осетра

А

Б





Рис. 48. В – полуботинки из кожи карпа.



Рис. 48. Г – сапоги и кепка из кожи лосося.

Д



**Рис. 48.** Д–Е – вазы из кожи осетра и лосося.

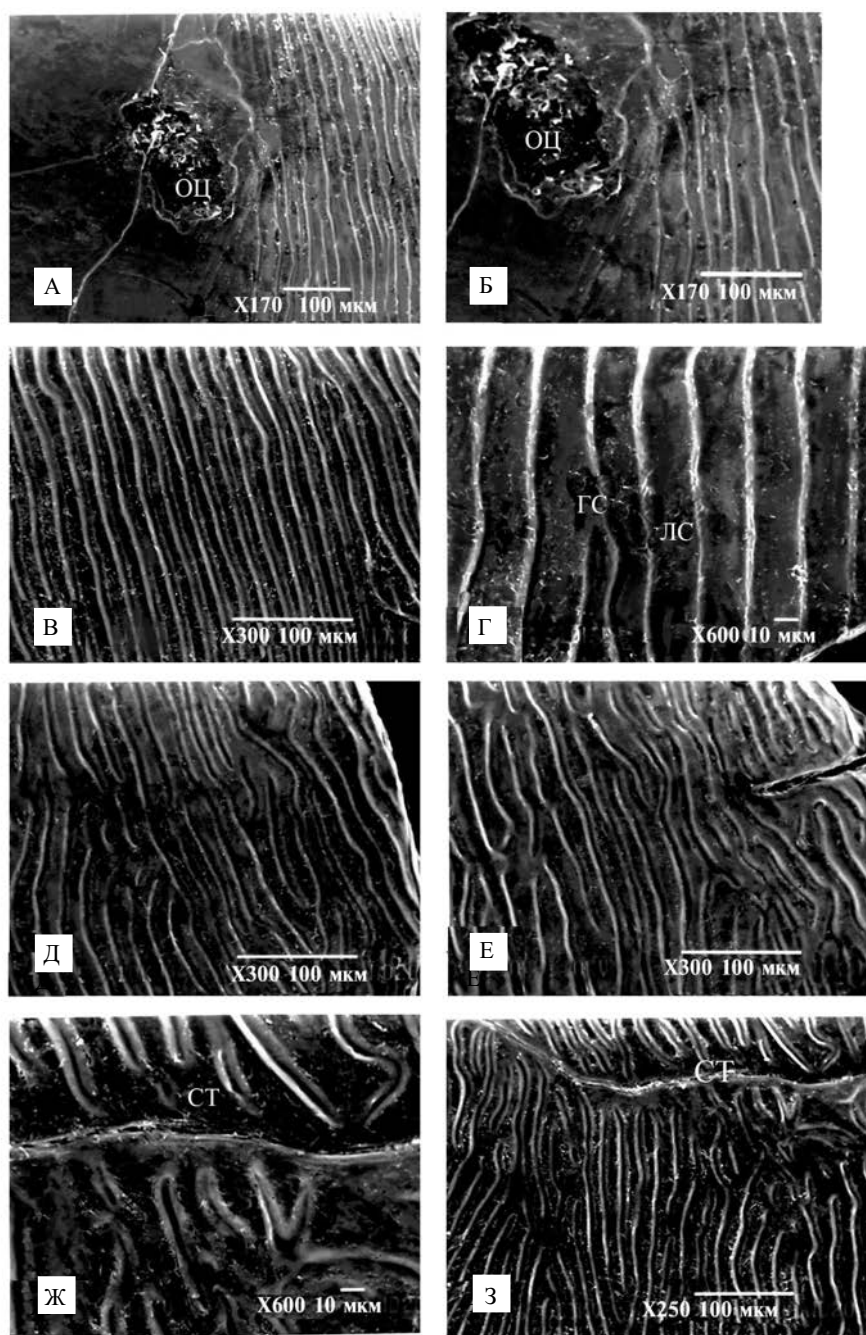
Е



Рис. 48. Ж – вазы из кожи осетра и лосося.

# **ПРИЛОЖЕНИЕ**

**АТЛАС ЭЛЕКТРОНОГРАММ РЕЛЬЕФА  
ПОВЕРХНОСТИ ЧЕШУИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ  
КОСТИСТЫХ РЫБ**

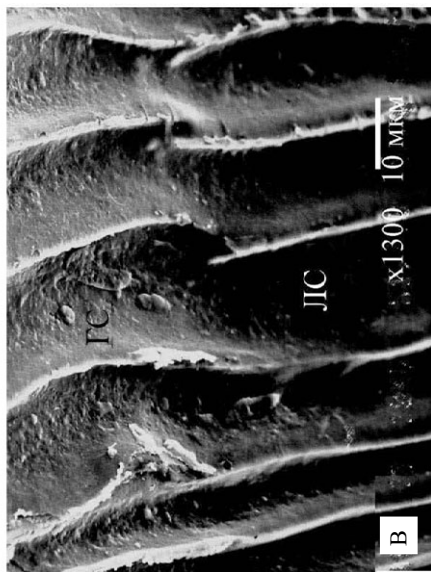
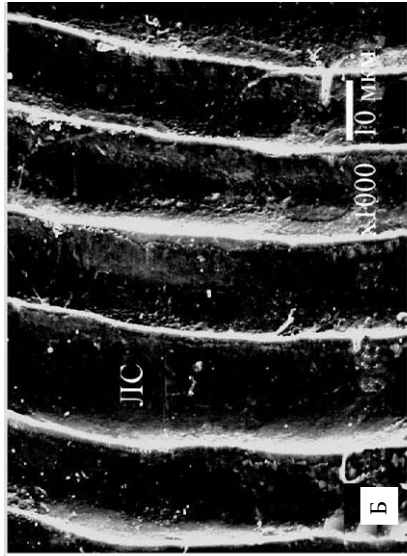


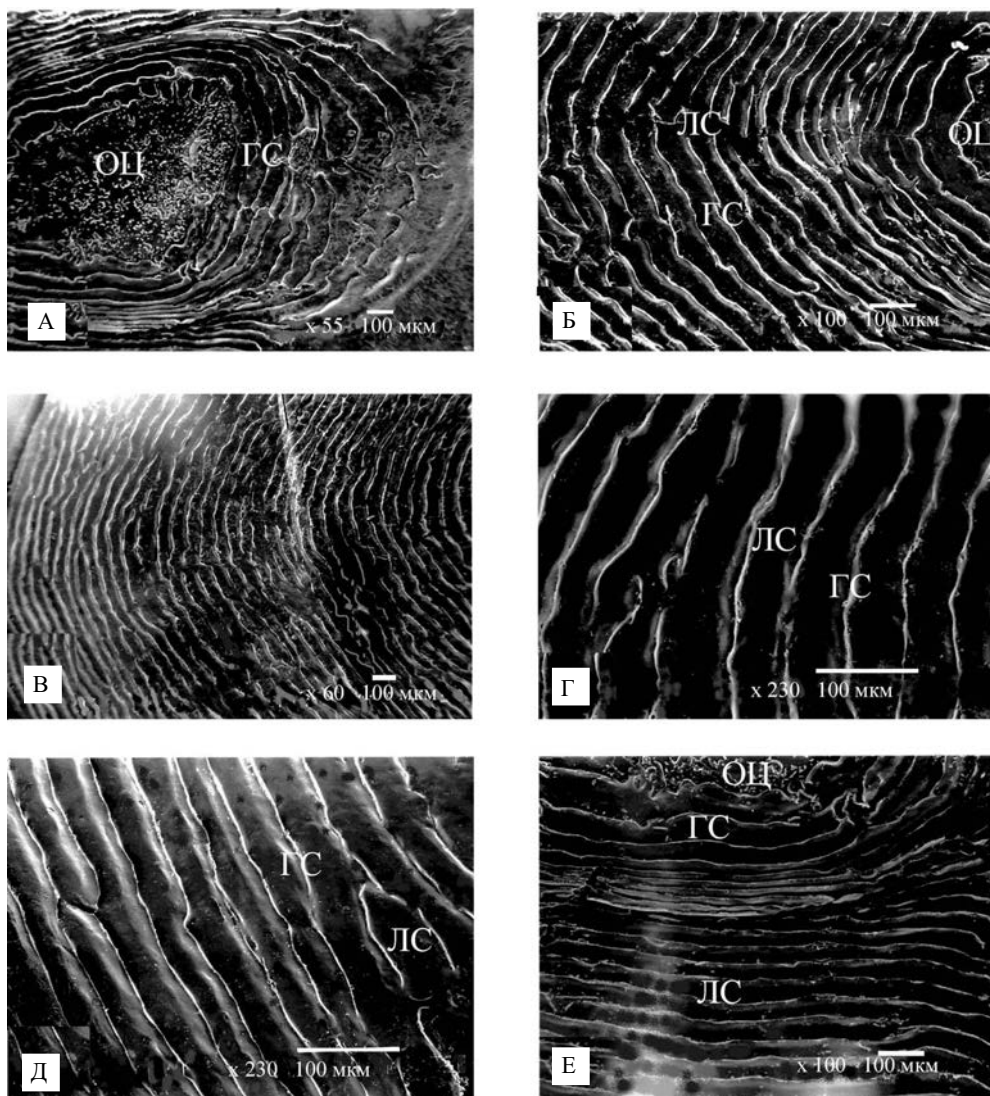
Эл. 1. Чешуя черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae, Clupeiformes). А, Б – центральная часть; центр неоднороден; рельеф различен на краниальном и каудальном полях; В–З – краниальное поле; поверхность склеритов-стрий гладкая; некоторые склериты ветвятся на два хребта; ложбина между склеритами широкая; лучи узкие с валиковидными боковыми стенками и центральной щелью; ширина лучей неравномерная; Д–З – «двойные» склериты – гребень разделен узкой и глубокой ложбиной на два хребта; двойные склериты отделены один от другого относительно широкими уплощенными участками костной пластины. Условные обозначения указаны на с. 8.



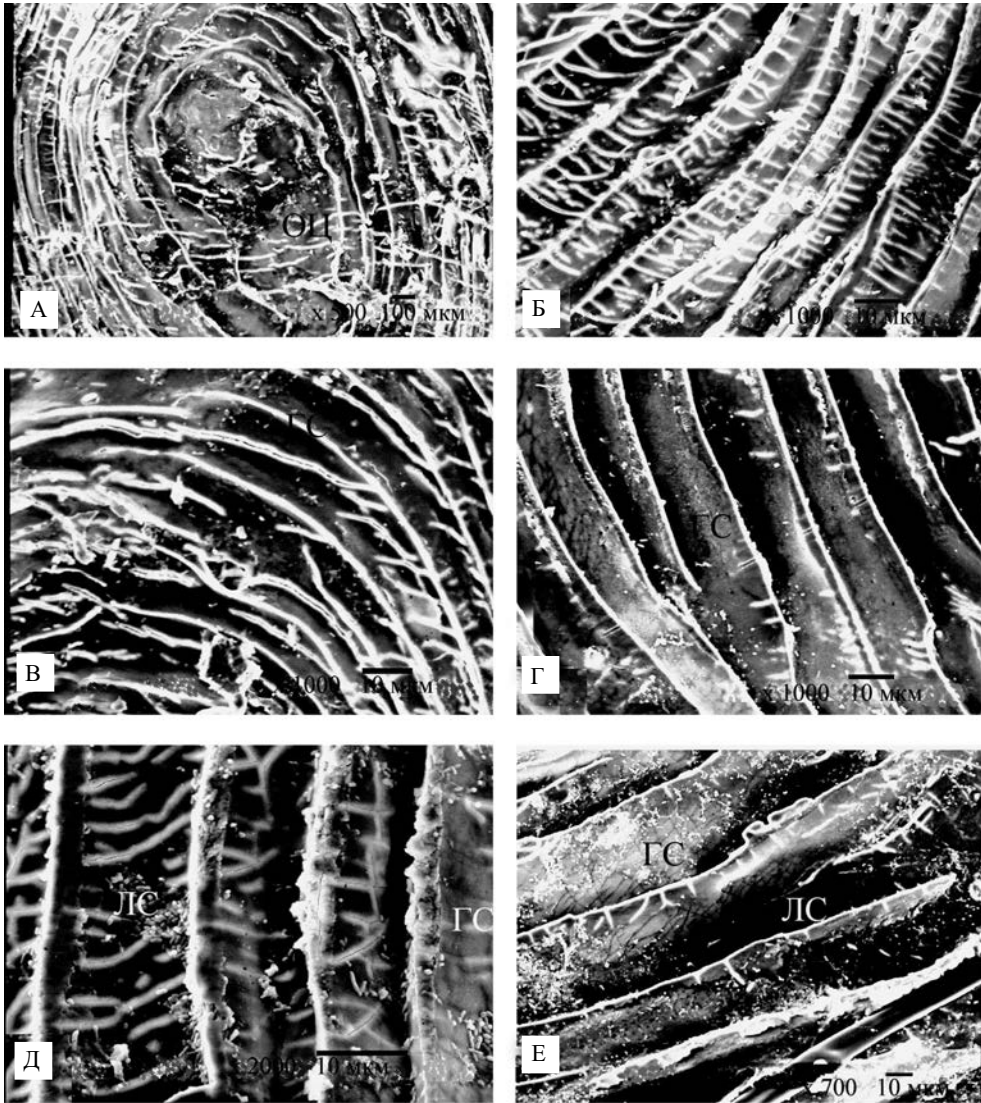


Эл. 3. Чешуя тайменя *Hucho taimen* (Salmonidae, Salmoniformes). А, Г – общий вид; сильный наклон гладких склеритов в сторону центра; Б – дорезальное поле; склериты слабоволнистые, и некоторые из них имеют дополнительные выросты-хребты.

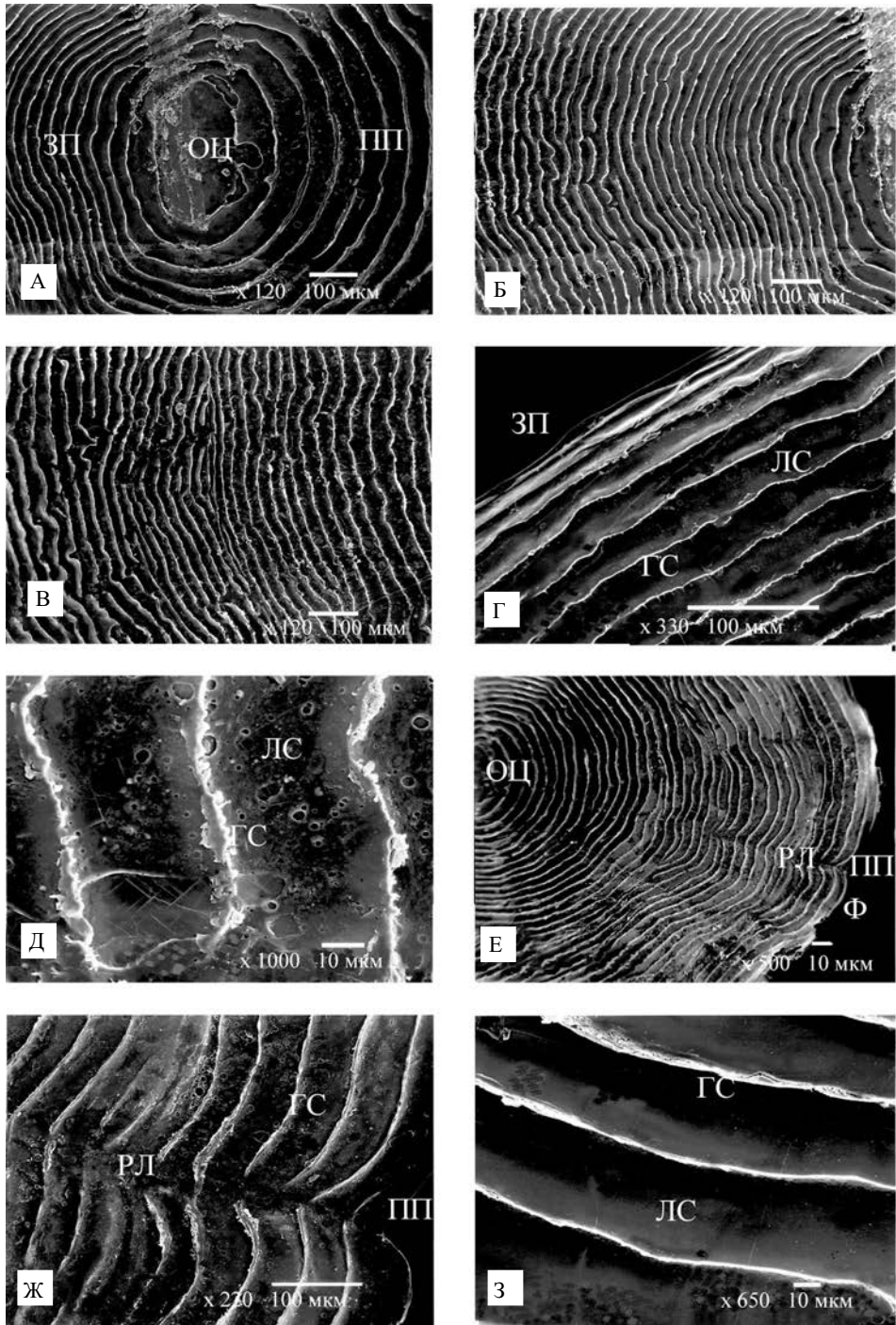




Эл. 4. Чешуя атлантического лосося (сёмги) *Salmo salar* (Salmonidae, Salmoniformes). А – центральная часть; бугристость центра и разница рельефа всех четырех полей чешуи; Б–Е – краниальное поле: склериты гладкие, слабоволнистые; по самой вершине склерита проходит гладкий узкий гребешок; Г – некоторые склериты выклиниваются; Е – ширина ложбины между склеритами сильно варьирует.

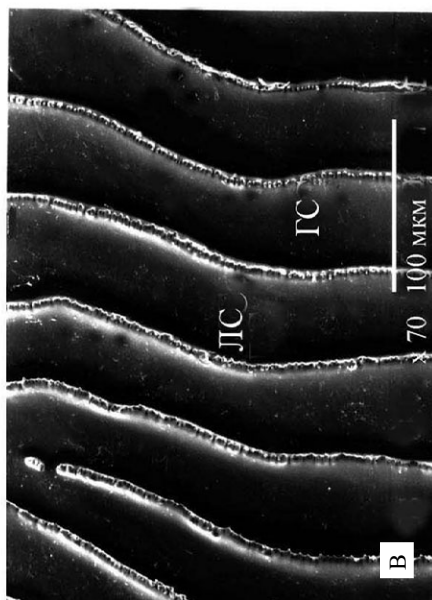
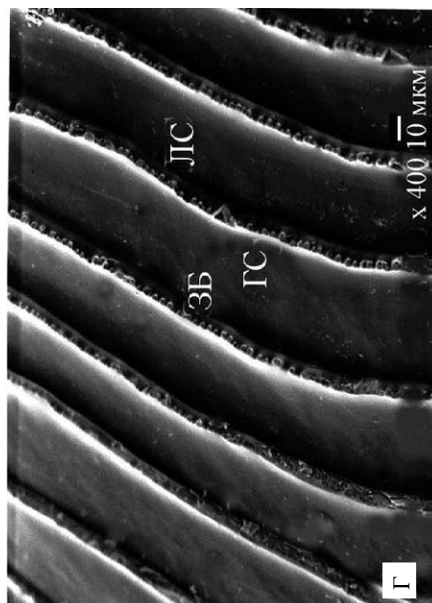
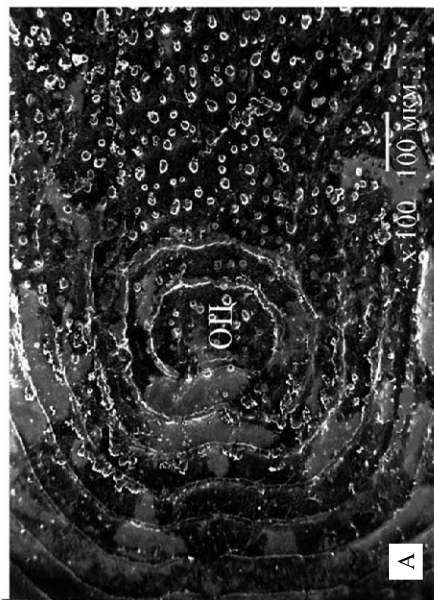
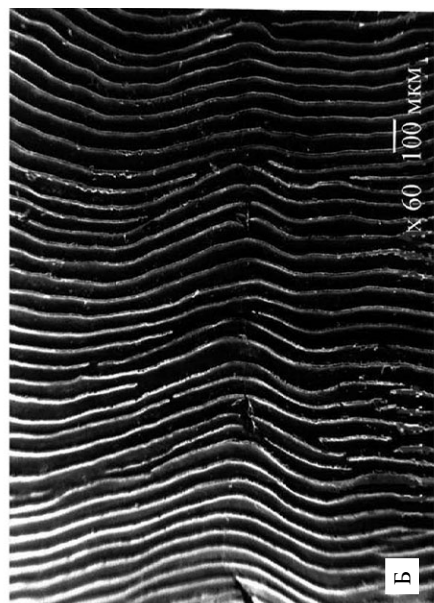


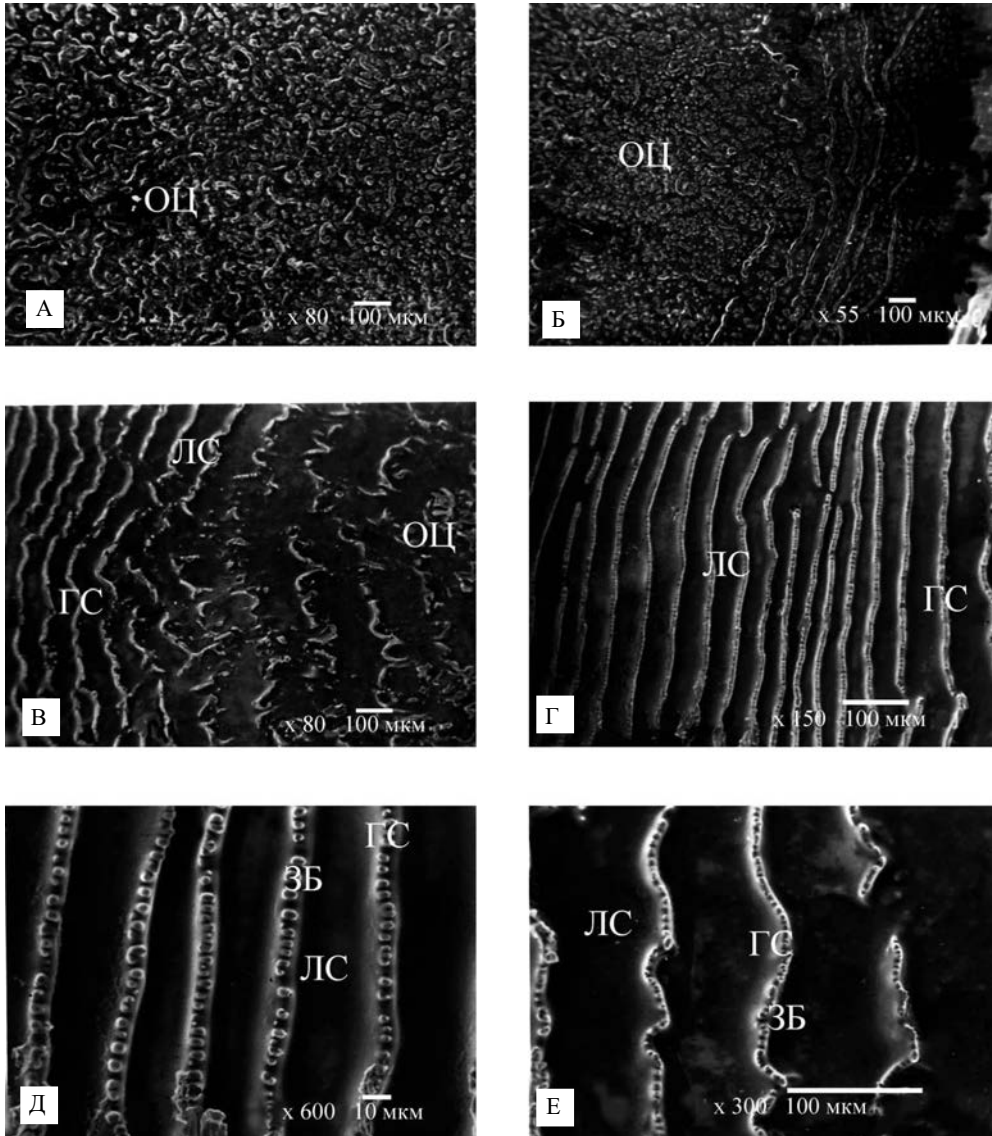
Эл. 5. Чешуя арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae, Salmoniformes). А – центральная часть; имеются многочисленные трещины поврежденной чешуи; Б–Е – разные участки чешуи; склериты с многочисленными трещинами; В – склериты имеют дополнительные хребты; Г – некоторые склериты выклиниваются.



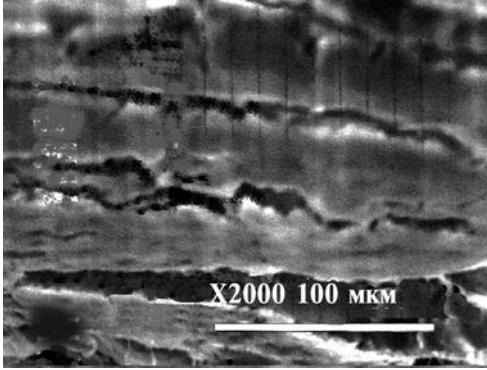
Эл. 6. Чешуя европейской ряпушки *Coregonus albula* (Coregonidae, Salmoniformes). А – центральная часть; Б – каудальное поле; В – край каудального поля; Г – верхний край каудального поля; Д – каудальное поле. Хорошо различимы многочисленные округлые перфорации – резорбция чешуи; Е, З – краниальное поле; Ж – край краниального поля. Радиальный луч представляет собой простое понижение, разбивающее склериты.

Эл. 7. Чешуя корюшек *Osmerus* spp. № 1 (Osmetidae, Salmoniformes). А – центральная часть; многочисленные резорбция – резорбция чешуи; Б–Г – краинальное поле. В, Г – зубчики на самых вершинах склеритов.

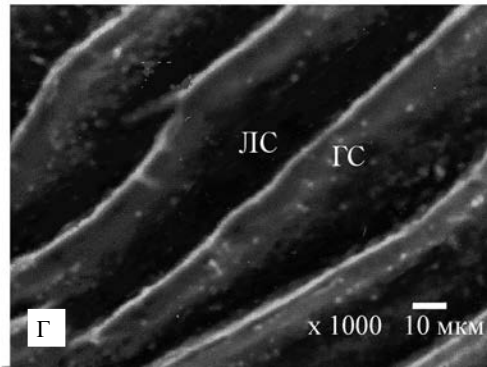
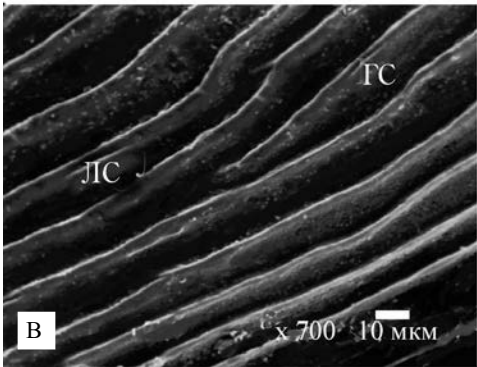
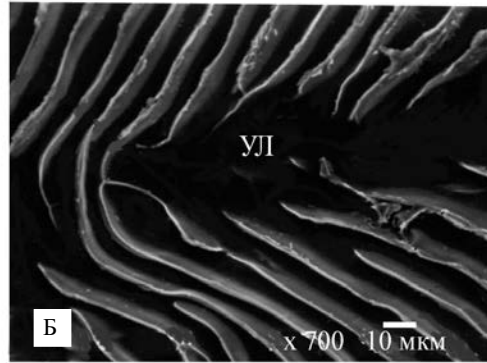
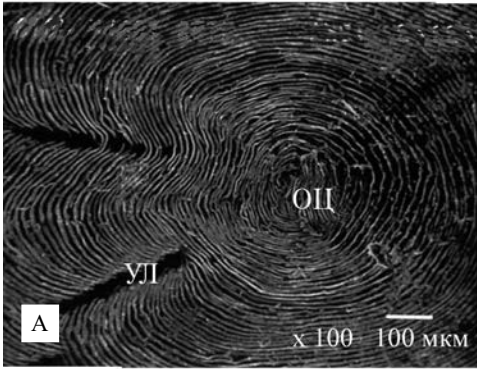




Эл. 8. Чешуя корюшек *Osmerus* spp. № 2 (Osmeridae, Salmoniformes). А, Б – центральная часть в состоянии регенерации – видны многочисленные трабекулы и бугорки; В–Е – краниальное поле. Зубчики склеритов расположены равномерно.

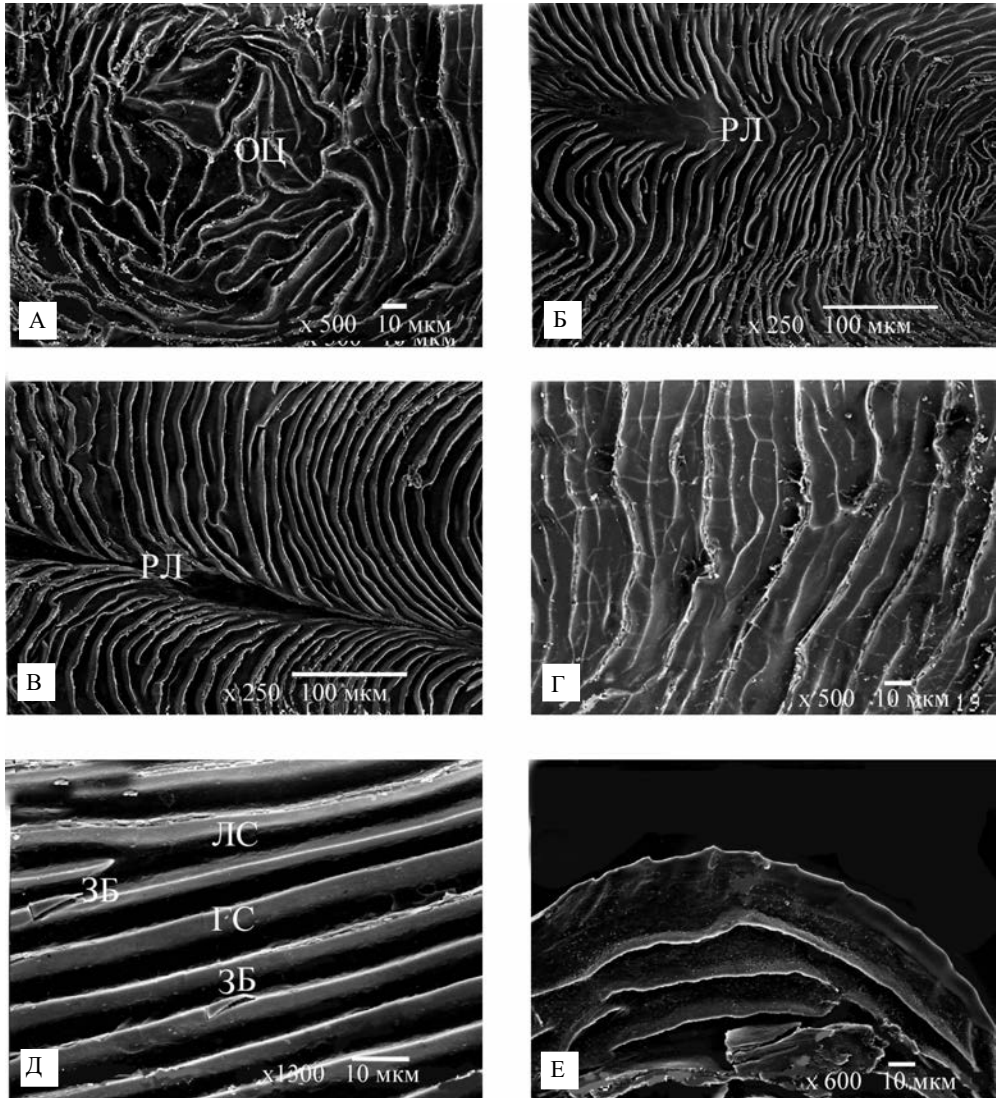


Эл. 9. Слоистая (ламеллярная) структура фибрилярной пластинки чешуи корюшек *Osmerus* spp. № 1 (Osmeridae, Salmoniformes).

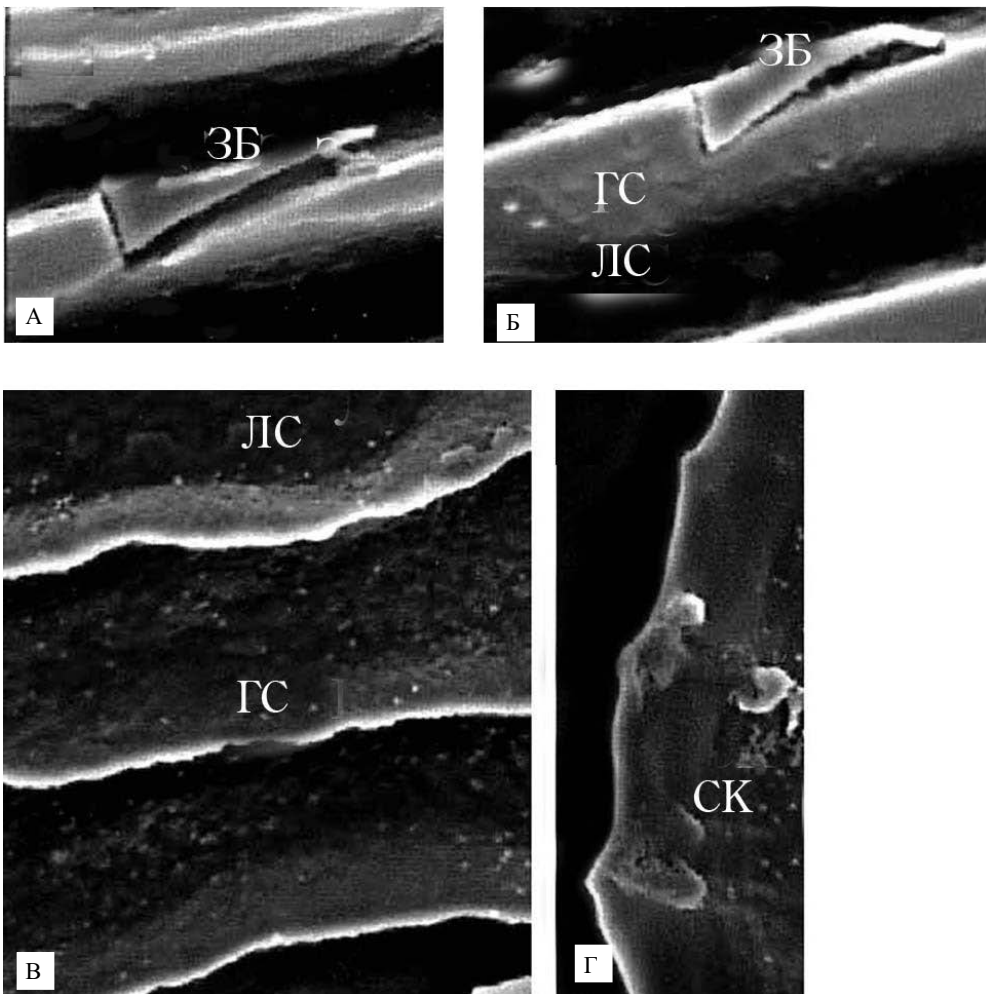


Эл. 10. Чешуя обыкновенной щуки *Esox lucius* № 1 (Esocidae, Salmoniformes). А – центральная часть; Б – граница между лопастями чешуи. Склериты разделены углублением, не имеющим боковых валиков. Некоторые склериты непрерывные; В, Г – склериты.

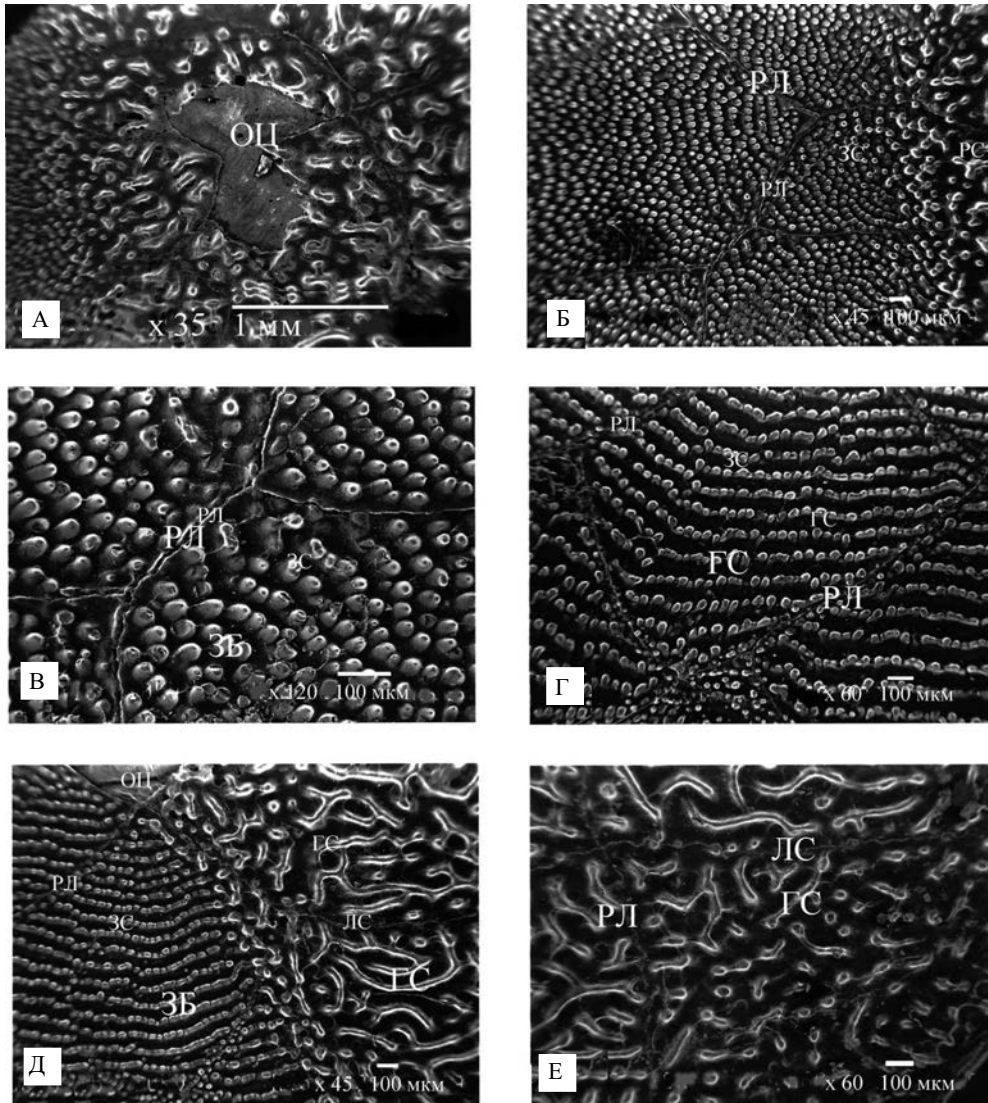




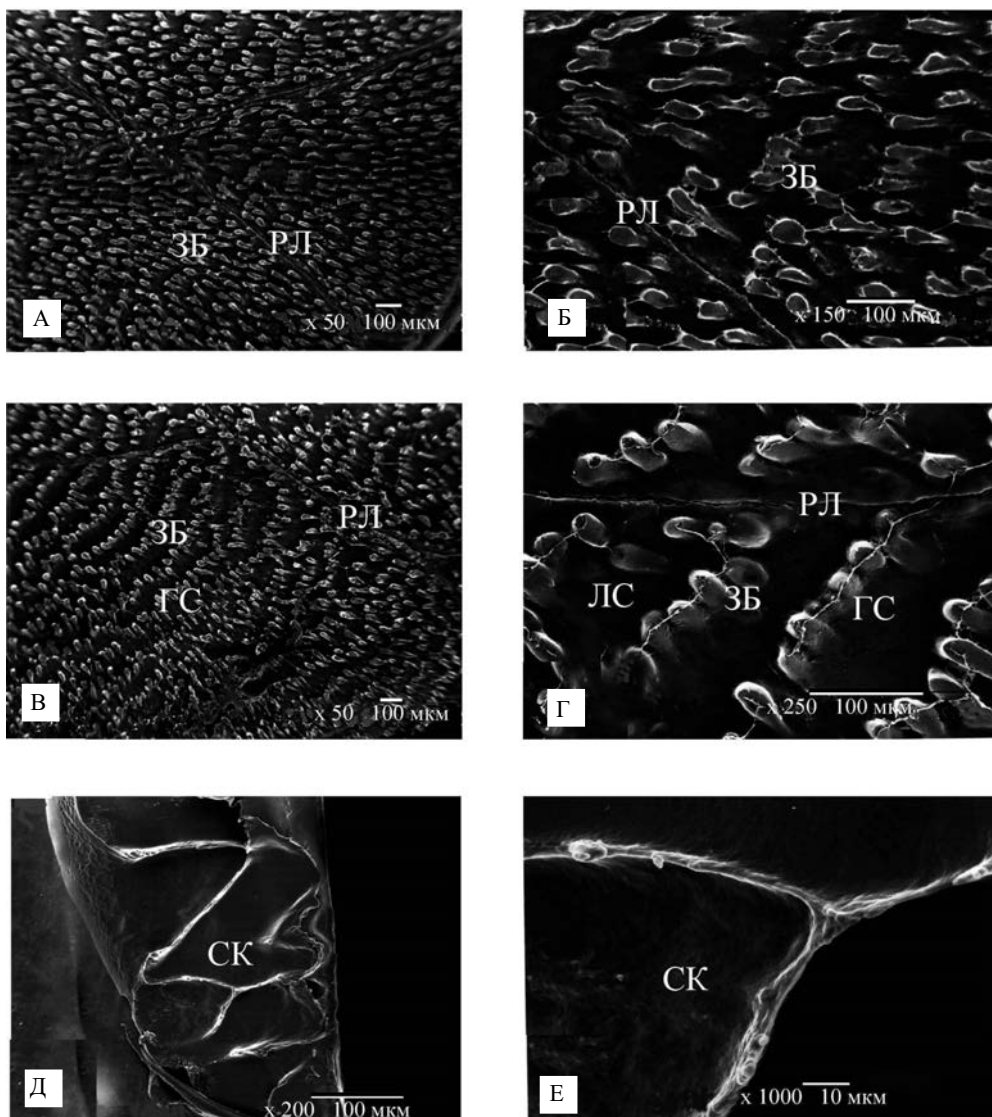
Эл. 11. Чешуя обыкновенной щуки *Esox lucius* № 2 (Esocidae, Salmoniformes). А – центральная часть покрыта склеритами; Б, В – неполные радиальные лучи – простые углубления, разбивающие некоторые склериты; Д – склериты каудального поля; редкие копьевидные зубчики на склеритах; Е – слабо волнистый край средней лопасти краниального поля.



Эл. 12. Отдельные детали строения чешуи обыкновенной щуки *Esox lucius* (Esocidae, Salmoniformes). А, Б – копьевидный зубчик на склерите каудального поля; В – слабо волнистые склериты краниального поля; Г – передний слабо волнистый край средней лопасти чешуи.

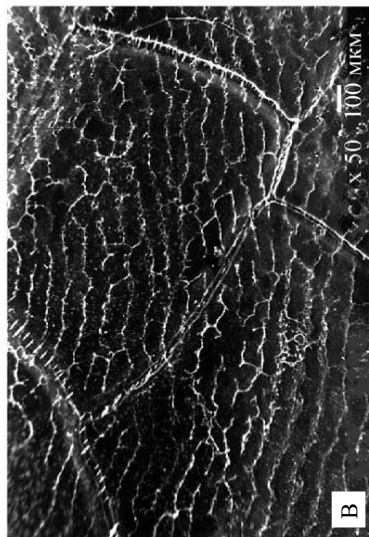
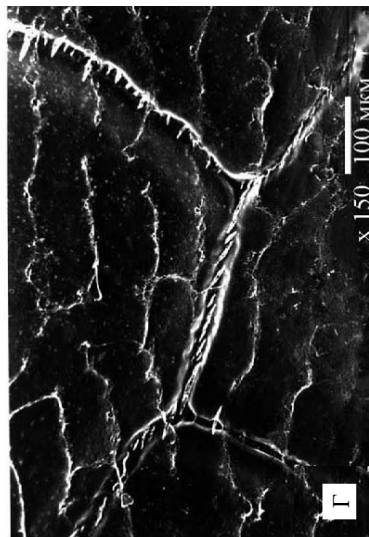
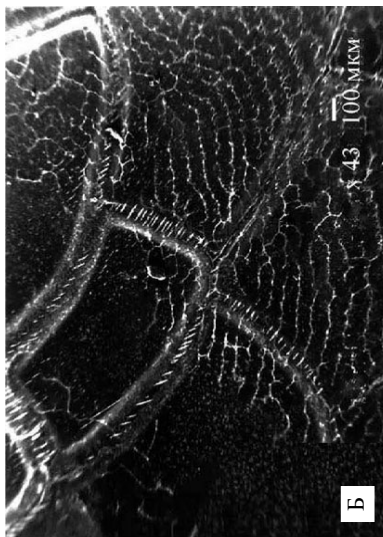


Эл. 13. Чешуя нильского гетеротиса *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae, Osteoglossiformes). А – центральная часть чешуи: центр лишен склеритов и окружен трабекулами – проходит процесс регенерации. Б–Е – различные участки чешуи. Склериты состоят из плотно расположенных, относительно крупных отдельных выростов-зубчиков с хорошо различимыми центральными отверстиями. Б, В – радиальные лучи разбивают чешую на многоугольные фрагменты разного размера и имеют валиковидные стенки и центральную щель. Д, Е – трабекулы регенирующего участка чешуи.

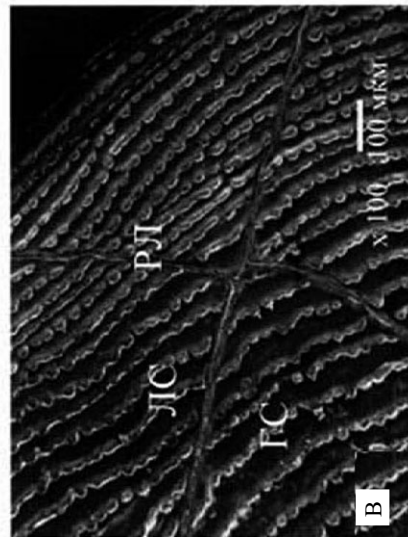
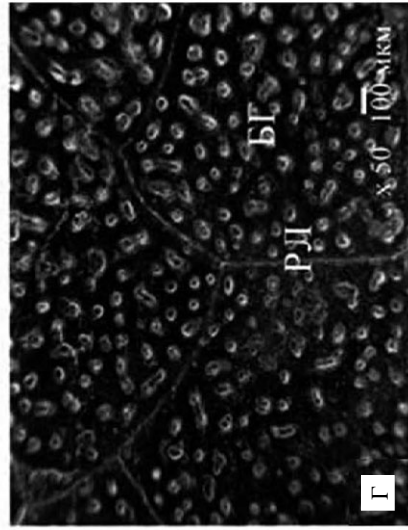
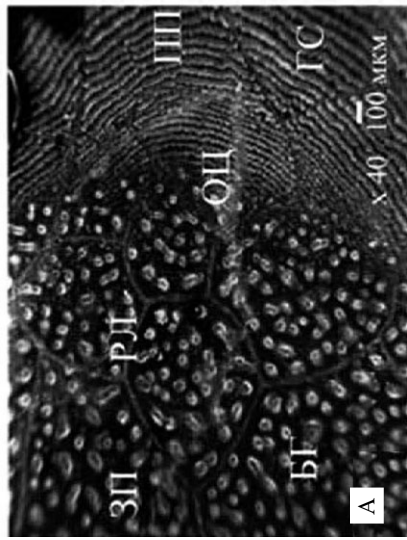


Эл. 14. Зубчики склеритов (А–Г) и верхний край (Д, Е) чешуи нильского гетеротиса *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae, Osteoglossiformes). Б, Г – зубчики склеритов направлены в сторону центра, занимают не только верхнюю, но и боковые стороны склерита; Д, Е – край чешуи имеет складчатую (наподобие жевательной поверхности зуба) поверхность.

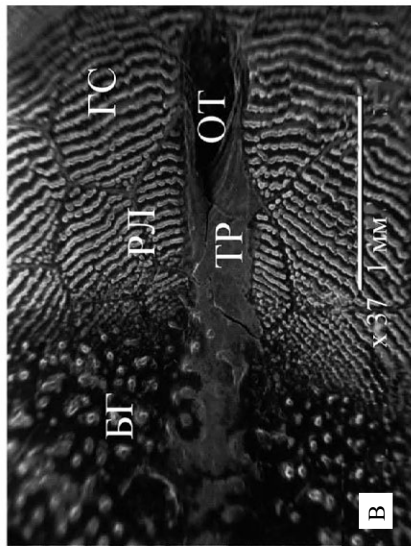
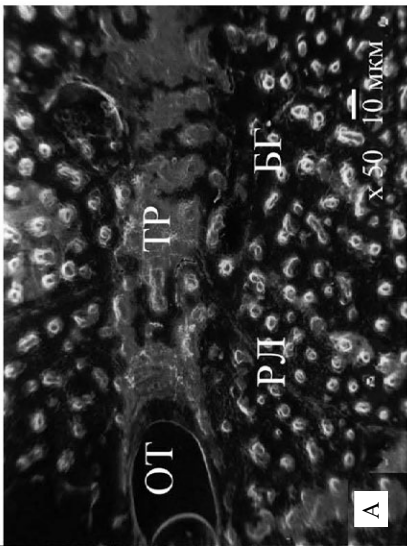
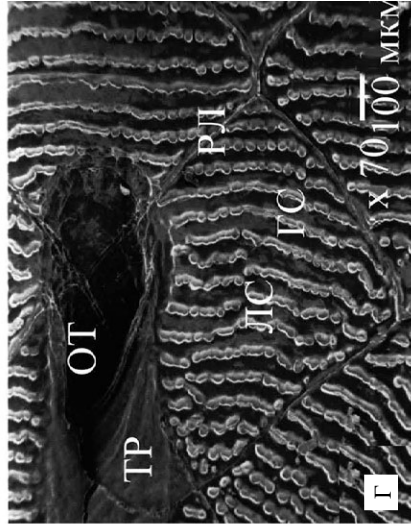
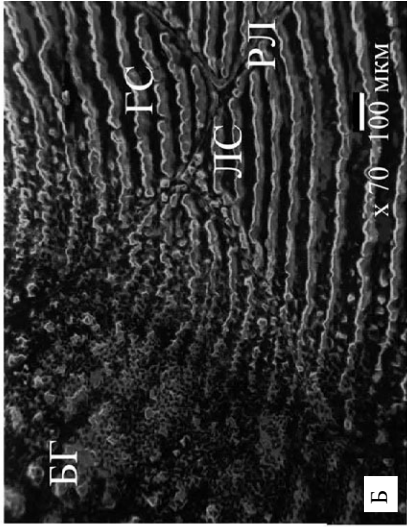
Эл. 15. Строение внутренней (прилежащей к дерме) поверхности фибриллярной пластины чешуи нильского гегеротиса *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae, Osteoglossiformes). А – область центра; Б – ниже центра; В, Г – ventральное поле. Сквозь фибриллярную пластинку просвечивают широкие борозды радиальных лучей, исчерченные параллельными коллагеновыми волокнами, идущими поперек шва.

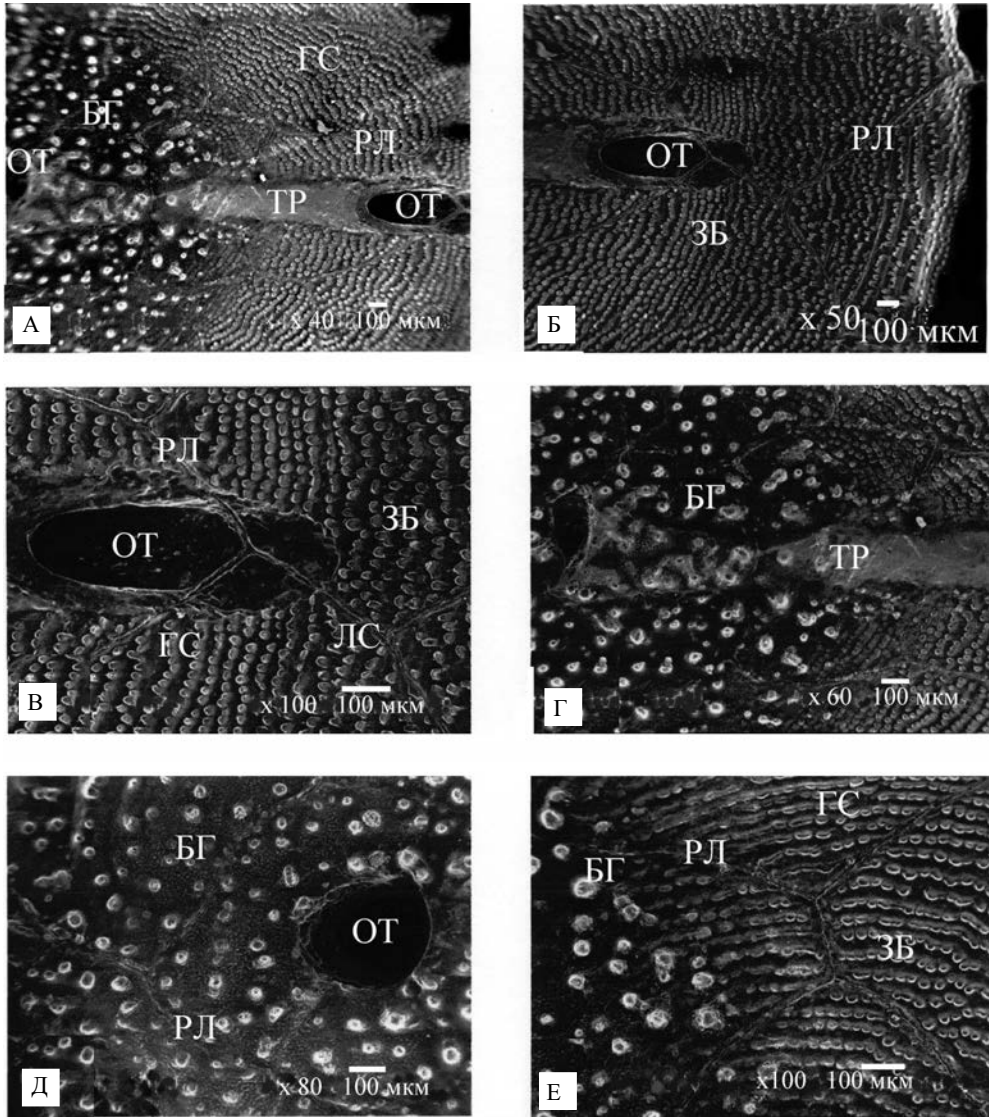


Эл. 16. Чешуя южноамериканской араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae, Osteoglossiformes). А – центральная часть; Б, В – крашальное поле; Г – каудальное поле. Структура чешуи сходна с таковой у нильского гетеротиса. А, Г – бугорчатость (возможно, идет заключительный этап регенерации, так как трабекул уже нет); Б, В – зубчатые гребни-склериты.



Эл. 17. Рельеф поверхности трубчатой  
 чешуи боковой линии южноамериканс-  
 кой араваны *Osteoglossum bicirrhosum*  
 (Osteoglossidae, Osteoglossiformes). А –  
 каудальное поле; Б – граница между кра-  
 ниальным и каудальным полями; В, Г –  
 краниальное поле. Структура чешуи  
 сходна с таковой у нильского гетеротиса,  
 но центральная часть содержит не трабе-  
 кулы, а бугорки овальной и удлиненной  
 формы. Каудальная часть костной труб-  
 ки включена в костную пластину чешуи.  
 В, Г – краниальное отверстие костной  
 трубки выступает над костной пластиной,  
 его стенки пересечены радиальными лу-  
 чами; видна слоистая структура стенок  
 трубки.

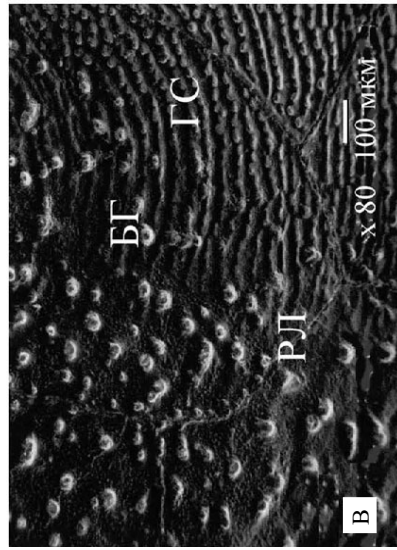
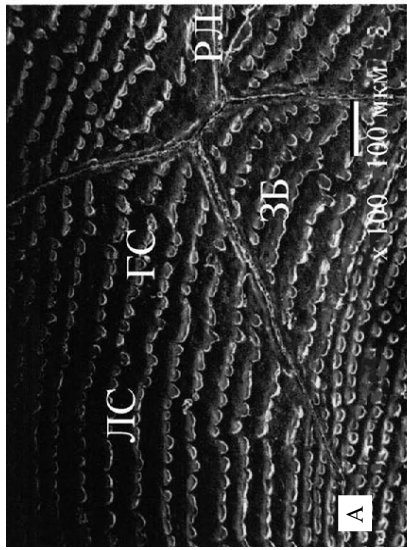
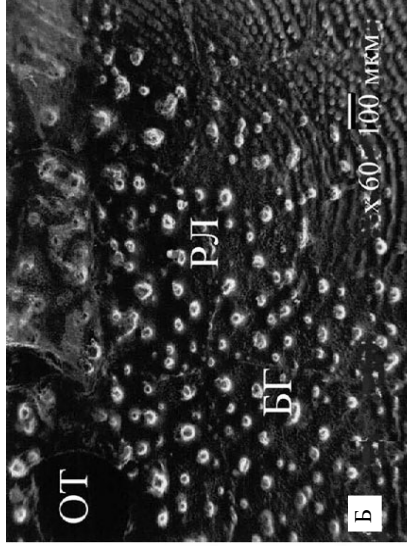


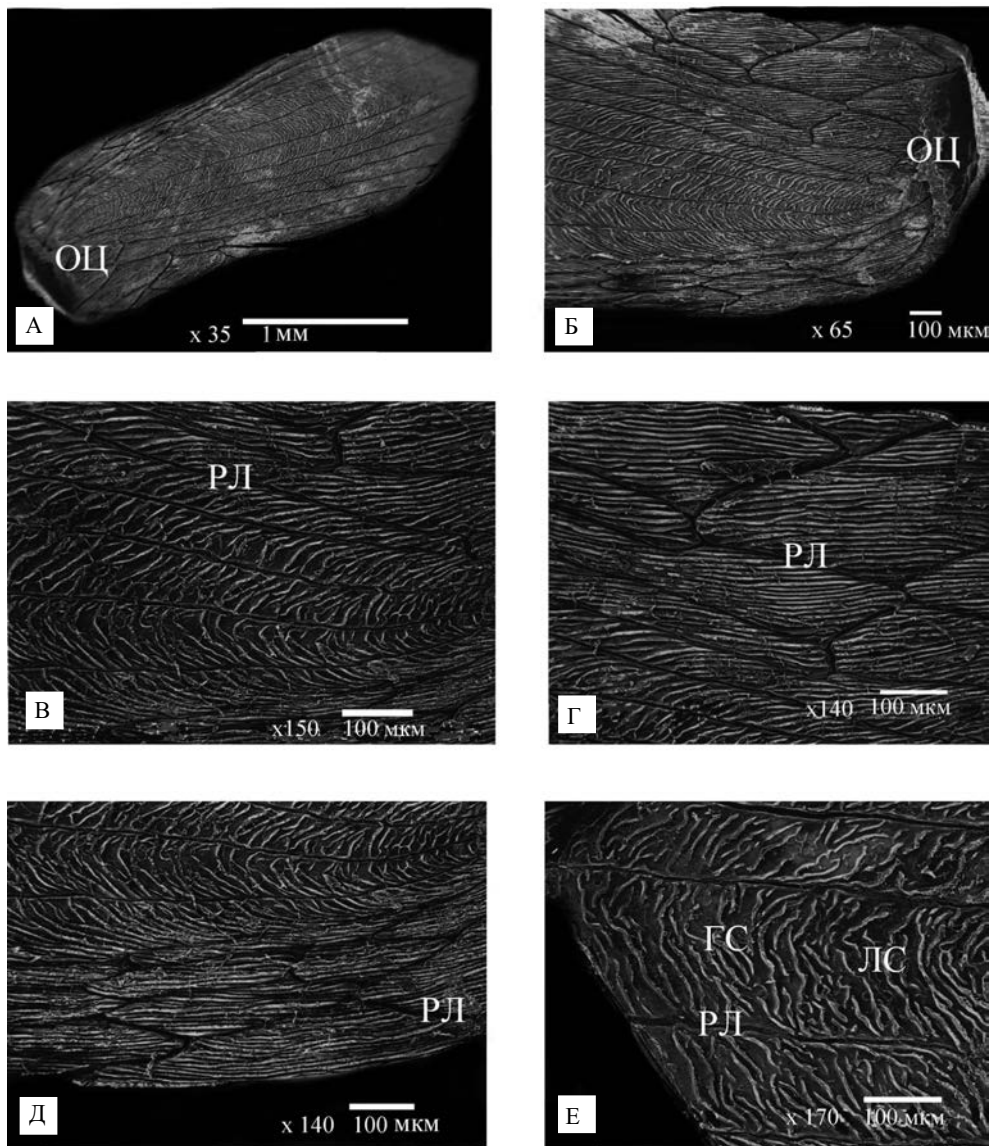


Эл. 18. Рельеф поверхности трубчатой чешуи боковой линии склеропегесов *Scleropages* spp. (Osteoglossidae, Osteoglossiformes). А – общий вид костной трубки: центральная часть и каудальное поле с бугорчатым рельефом. Строение зубчиков склеритов такое же, как у других изученных видов Osteoglossidae; Б, В – краниальное отверстие костной трубки. Стенки отверстия трубки рассечены радиальными лучами на три сектора неравной площади; Г – каудальная часть костной трубки погружена в костную пластину чешуи; Д – каудальное отверстие костной трубки имеет овальную форму, располагается по середине округлого фрагмента чешуи; Е – дорсальное поле.



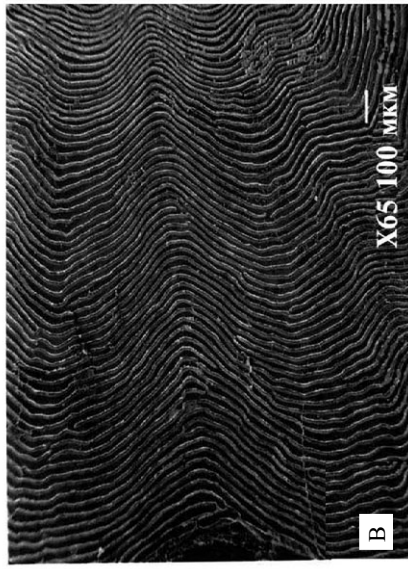
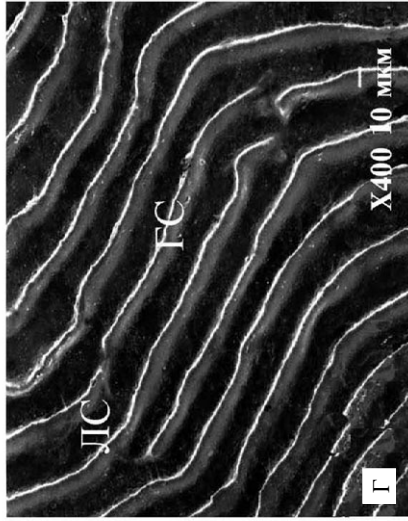
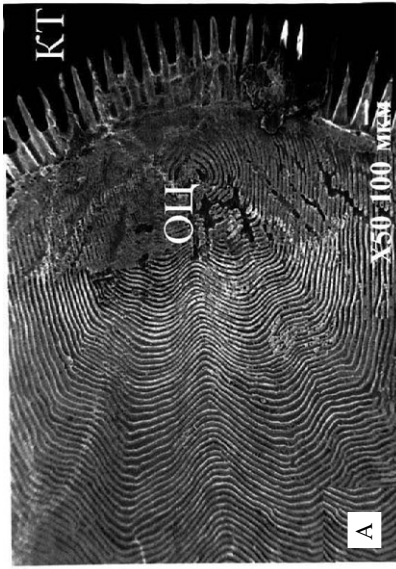
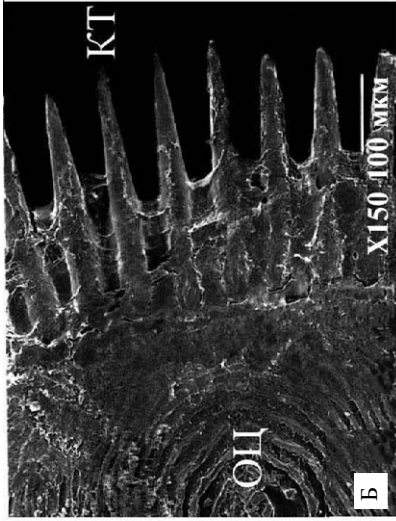
Эл. 19. Склериты и бугорки на различных участках чешуи боковой линии склеропегасов *Scleropages* spp. (*Osteoglossidae*, *Osteoglossiformes*). А – дорсальное поле; Б, В – вентральное поле; Г – нижний край. На нижнем краю краевые сегменты имеют склериты с зубчиками на гребнях, которые в 2–3 раза крупнее таковых в центральных отделах чешуи. Рельеф поверхности типичен для представителей *Osteoglossidae*.

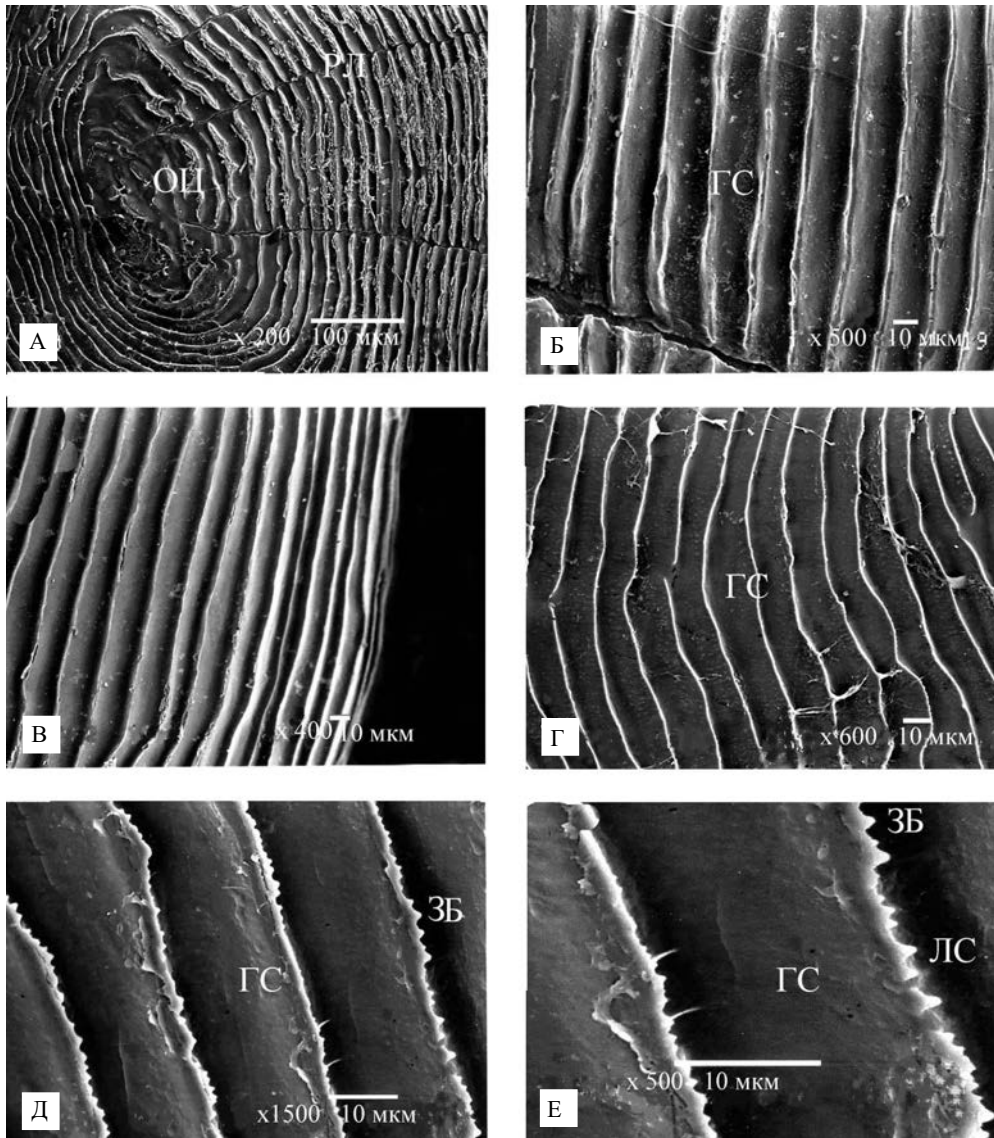




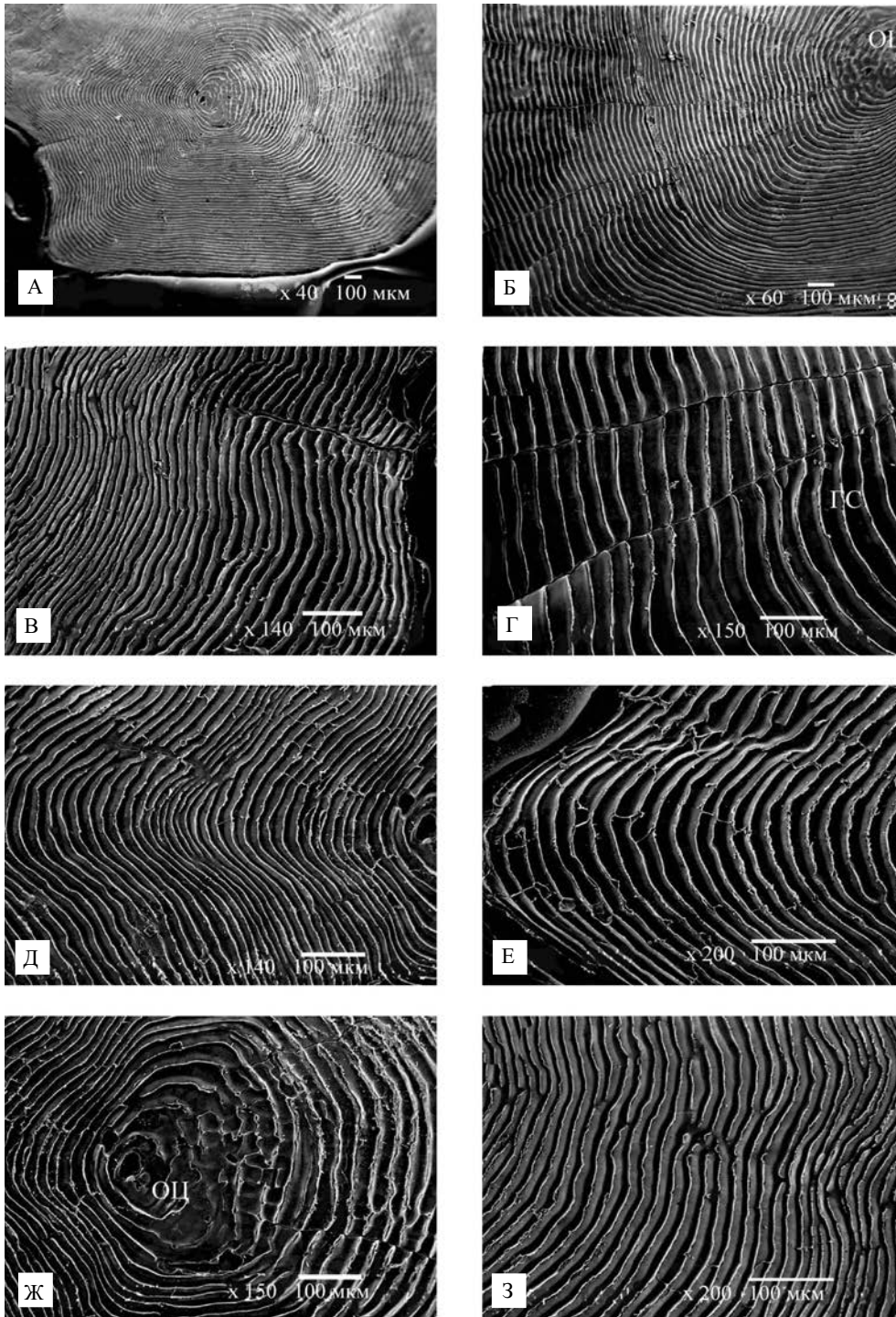
Эл. 20. Чешуя нильского гимнарха *Gymnarchus niloticus* (Gymnarchidae, Mormyriformes). А – общий вид; своеобразная форма чешуи; центр сильно сдвинут к краю чешуи; Б – краниальное поле; В, Г – различные участки чешуи. Первичные радиальные лучи тянутся от центра до края чешуи, разбивая костную пластину на семь удлиненных сегментов. Вторичные радиальные лучи делят чешую на более мелкие многоугольные сегменты, что характерно для Mormyriformes. Е – многие склериты разбиты на фрагменты.

Эл. 21. Чешуя дистихода *Distichodus brevipinguis* (Cithariniidae, Cypriniformes). А – общий вид циклоидной чешуи. Центр сдвинут к каудальному краю. На краниальном поле имеются многочисленные ложбины стока; Б – каудальное поле с правильно расположенными в один ряд заостренными ктениями; В, Г – краниальное поле. Хорошо различимы ложбины стока – понижения пластинки чешуи и относительно гладкие и высокие склериты, с узкой непрерывной вершиной. Г – место выклинивания склерита.

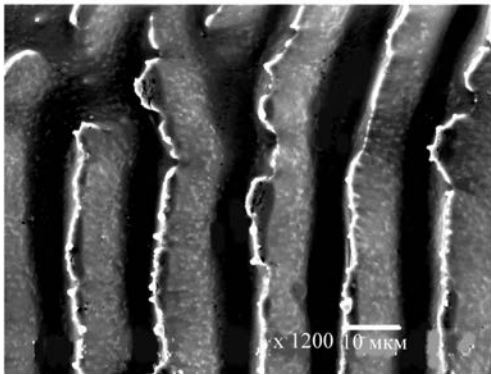
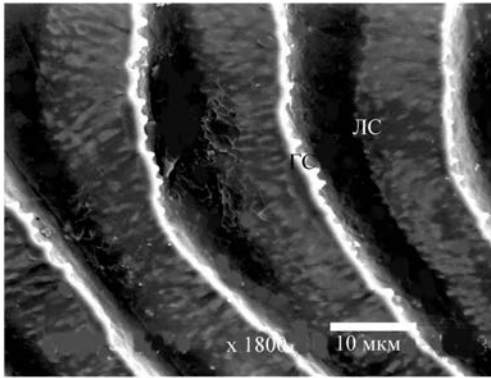




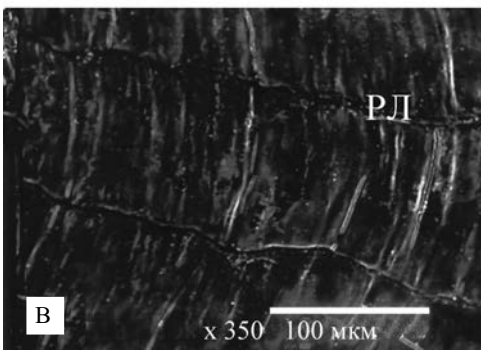
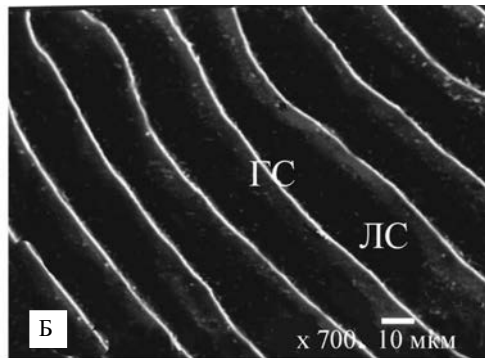
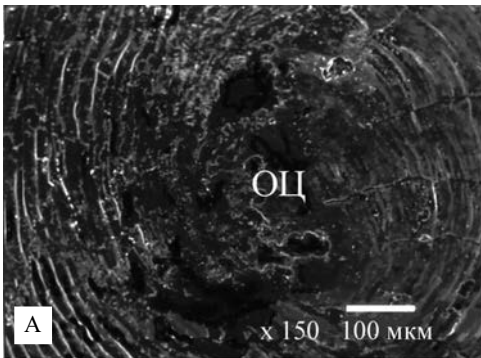
Эл. 22. Чешуя синца *Abramis ballerus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – центр чешуи; видны первичные радиальные лучи; Б, В – каудальное поле. Склериты имеют гладкую поверхность; Б – радиальный луч неравномерной ширины и с валиковидными боковыми стенками; Г – краниальное поле. Склериты гладкие; Д, Е – зубчики склеритов, которые в виде непрерывной зубчатой ленты тянутся по гребню склерита. Зубчики имеют разные размеры и распределены неравномерно по вершинам склеритов.



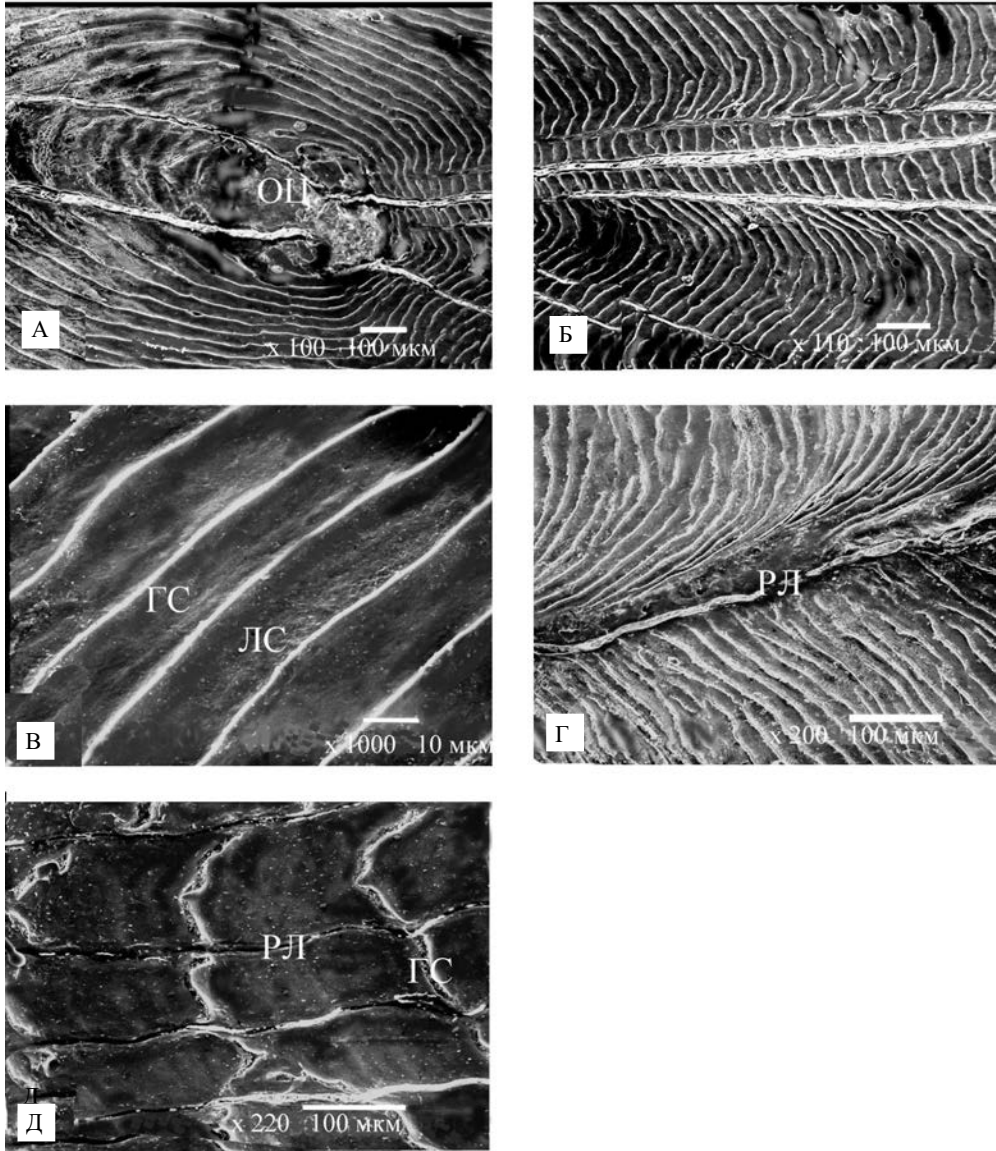
Эл. 23. Чешуя леща *Abramis brama* (Cyprinidae, Cypriniformes). А, Б – общий вид. Центр лежит посередине чешуи. Различимы узкие радиальные лучи; В, Г – склериты, прерываемые узкими радиальными лучами; Д, Е – ложбины стока; Ж – область центра; З – непрерывные и выклинивающиеся склериты с зубчатыми вершинами.



Эл. 24. Эластичные зубчики на склеритах чешуи леща *Abramis brama* (Cyprinidae, Cypriniformes): поверхностная гребневидная складка может отгибаться.

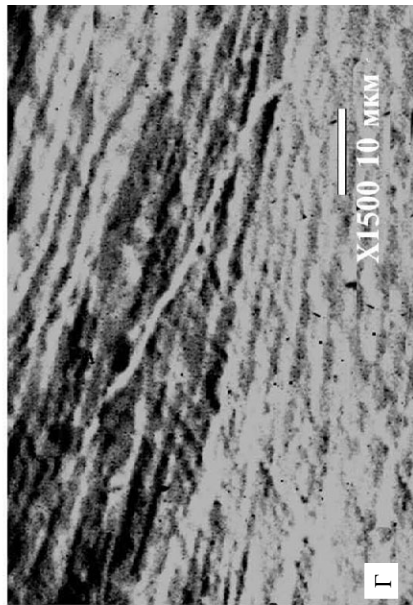
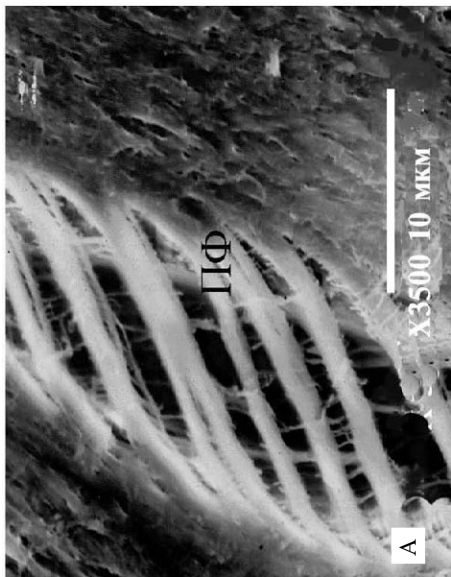


Эл. 25. Чешуя колючего горчача *Acanthorodeus asmusii* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – центральная часть; Б – краниальное поле с гладкими слабо извитыми склеритами; В – каудальное поле с узкими радиальными лучами.

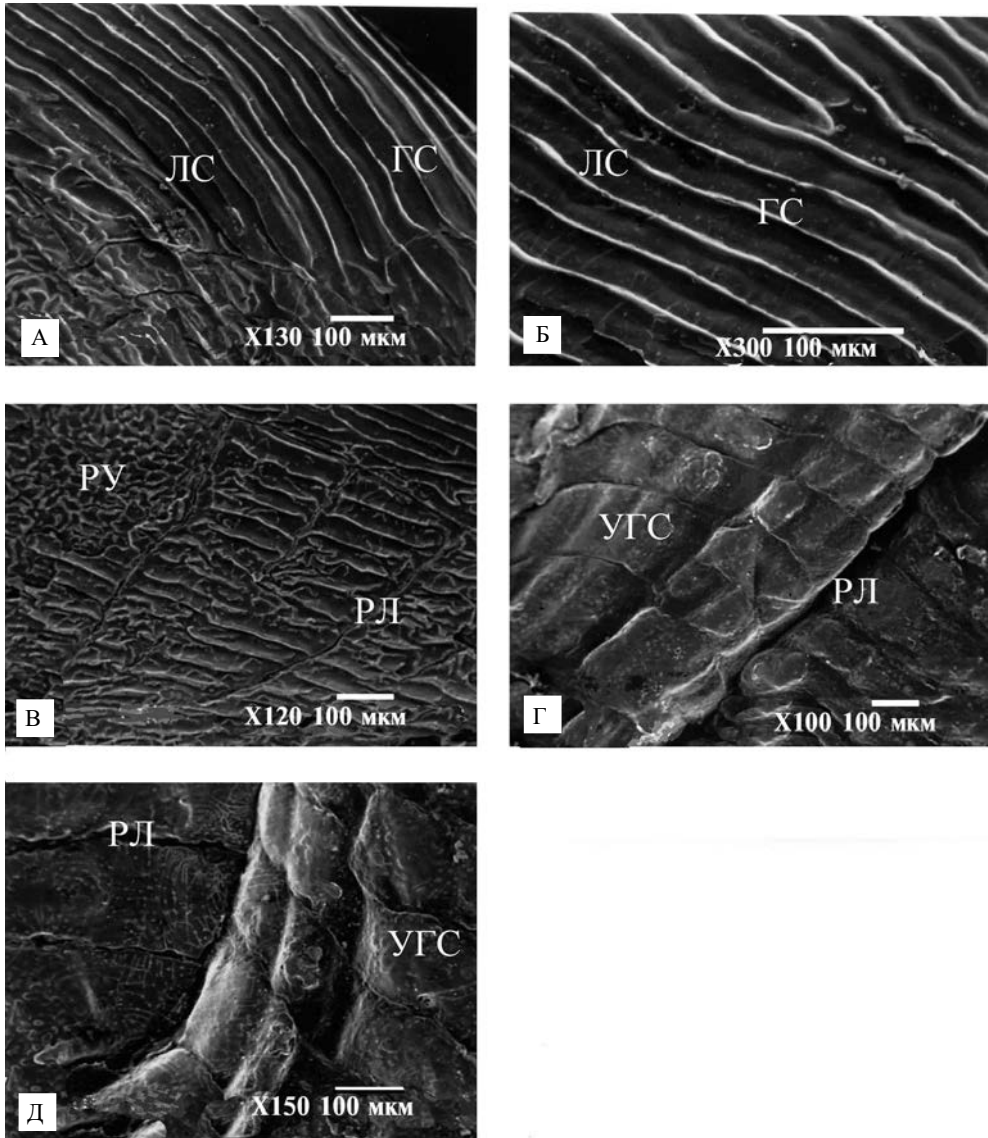


Эл. 26. Чешуя короткоголового (аральского) усача *Barbus brachycephalus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – центральная часть; Б–Г – краниальное поле. Радиальные лучи с валиковидными боковыми стенками, склериты гладкостенные. Заметны ложбины стока; Д – каудальное поле. Склериты уплощены, расширены, лежат на значительном расстоянии друг от друга.

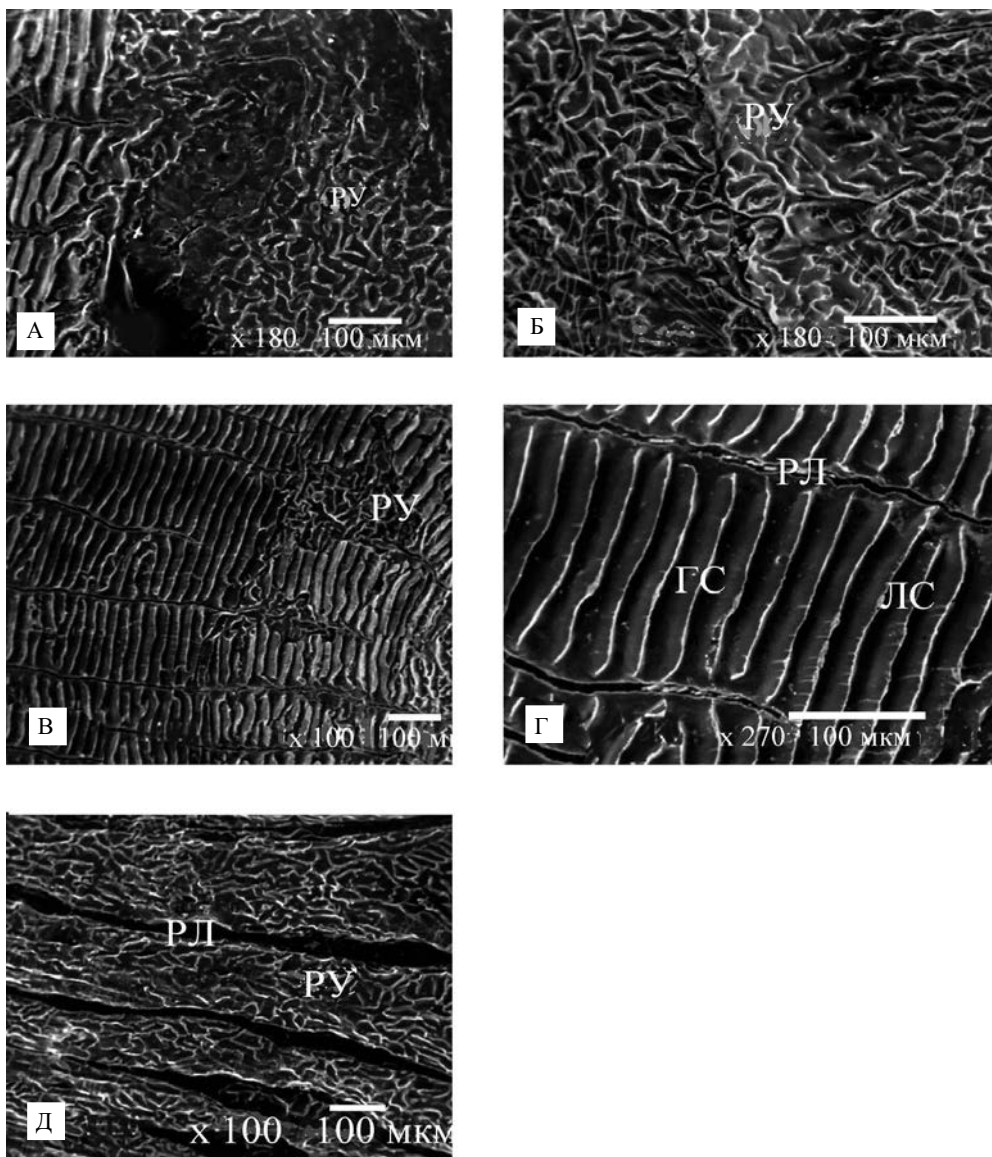
Эл. 27. Структура фибриллярной пластины (А, Б) и ее внутренней поверхности (В, Г) чешуи короткоголового (аральского) усача *Barbus brachycephalus* (Сургинidae, Сургинiformes). Различимы волокнистая структура и волокна, соединяющие слои фибриллярной пластины.



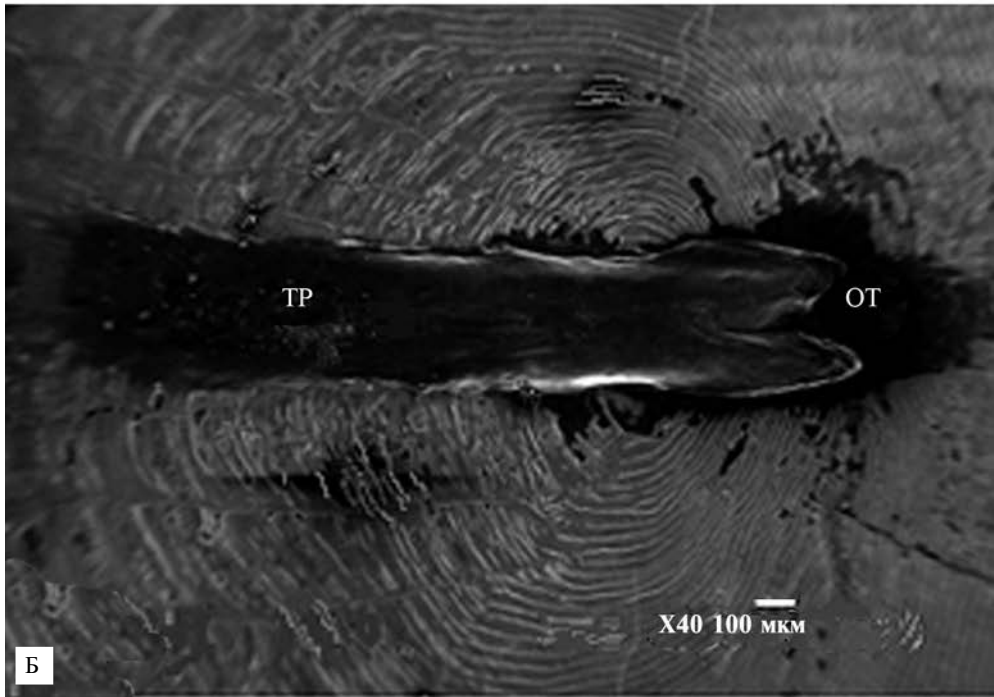
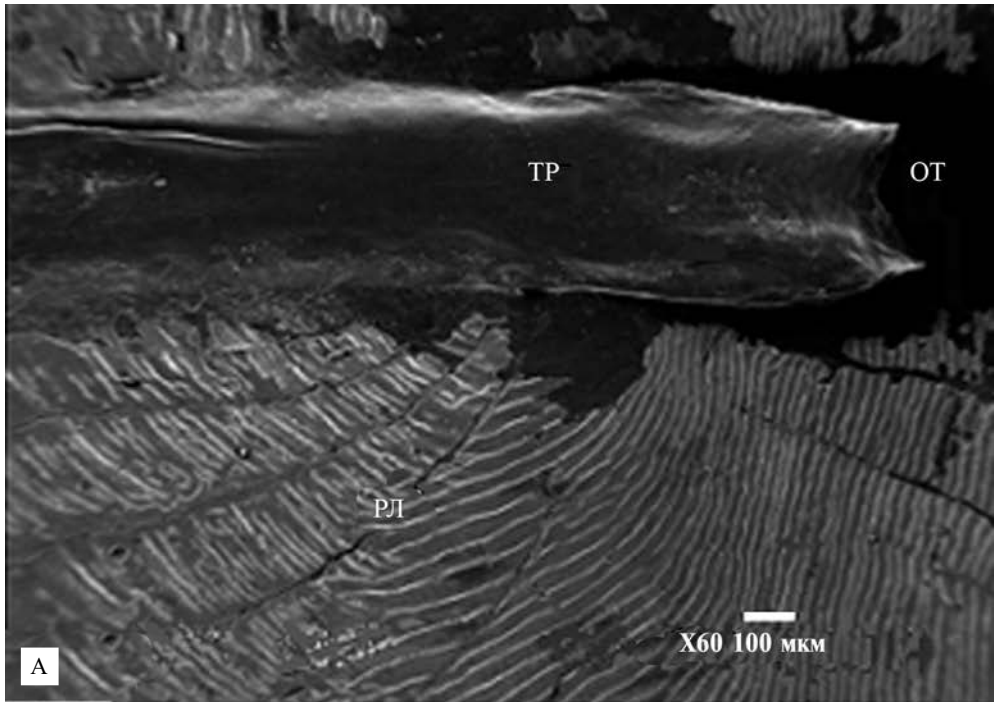




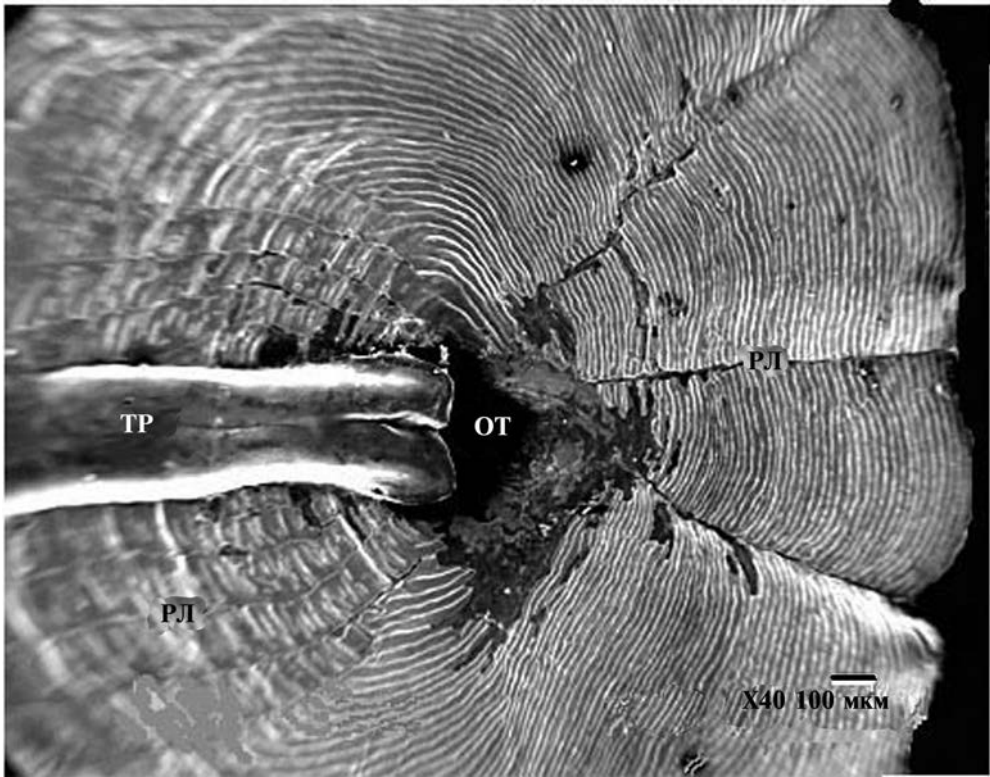
Эл. 28. Рельеф поверхности каудального поля чешуи эфиопского усача *Barbus ethiopicus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А–В – каудальное поле; Г–Д – край каудального поля с утолщенными склеритами. Радиальные лучи неравномерной ширины с узкими боковыми стенками.



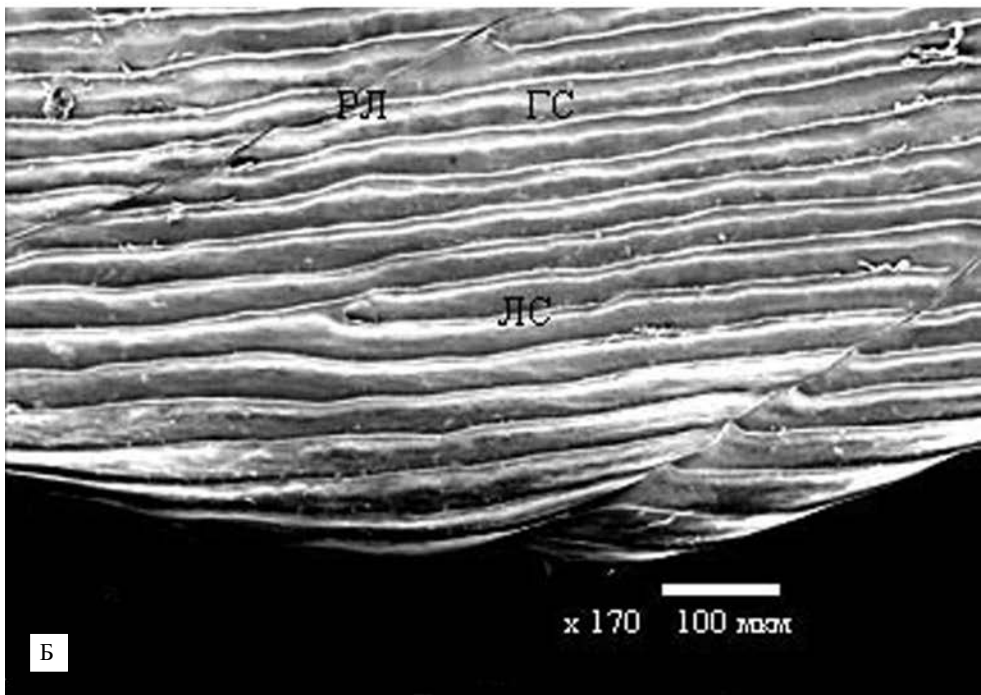
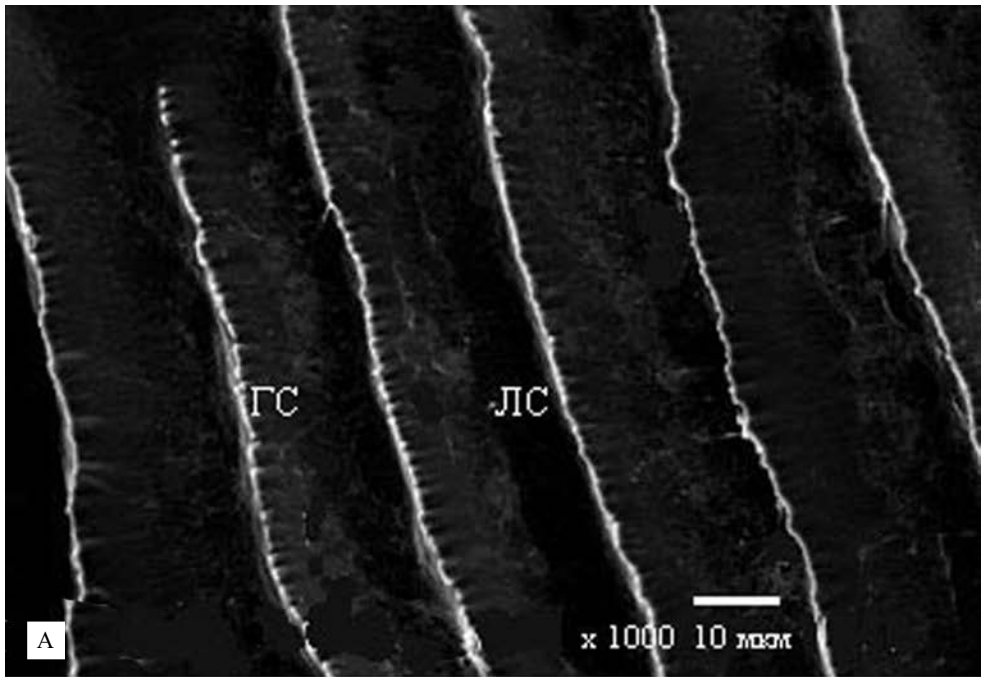
Эл. 29. Поврежденная и регенерирующая чешуя эфиопского усача *Barbus ethiopicus* (Cyprinidae, Cypriniiformes). А, Б – центральная часть с разрушенным поверхностным слоем и многочисленными трабекулами, образующими губчатый рельеф – проходит процесс регенерации; В, Г – сохранившиеся склериты краниального поля. Радиальные лучи слабо извитые, неравномерной ширины, с боковыми валиковидными стенками; Д – регенерирующая чешуя. Трабекулы образуют сложный ячеистый рельеф.



Эл. 30. Строение костных трубок чешуи боковой линии африканского усача *Barbus intermedius* № 1 (Cyprinidae, Cypriniformes). См. описание в тексте.

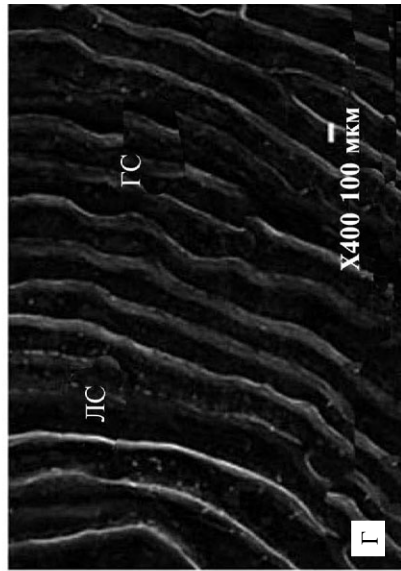
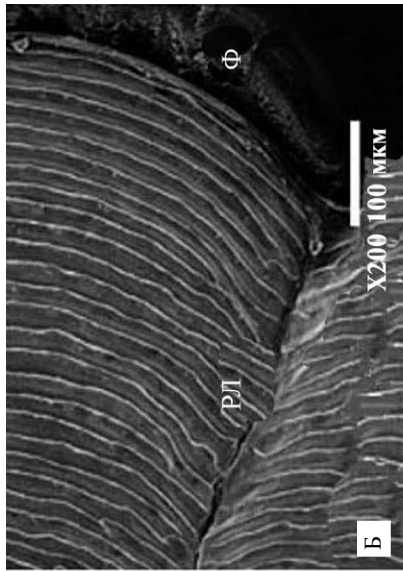
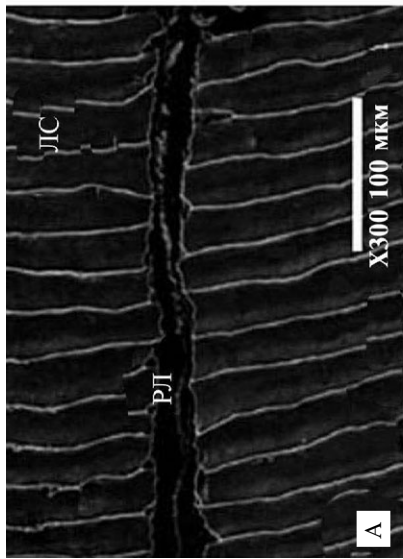


Эл. 31. Чешуя боковой линии африканского усача *Barbus intermedius* № 2 (Cyprinidae, Cypriniformes). См. описание в тексте.

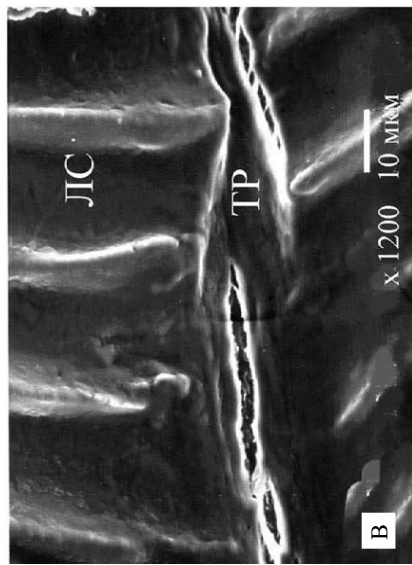
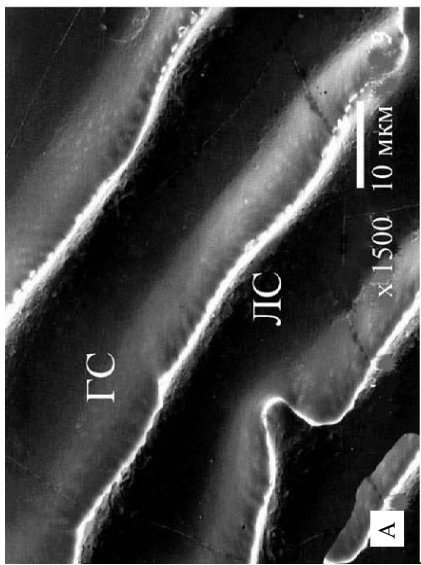
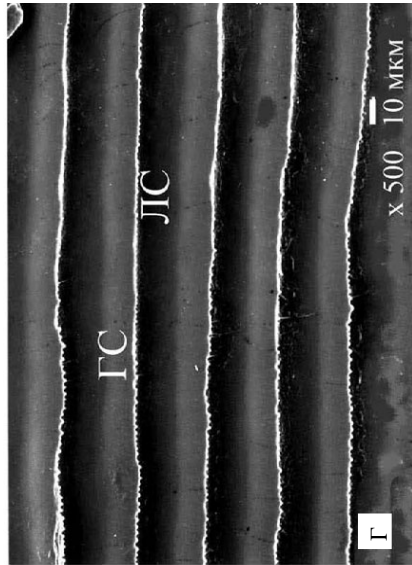
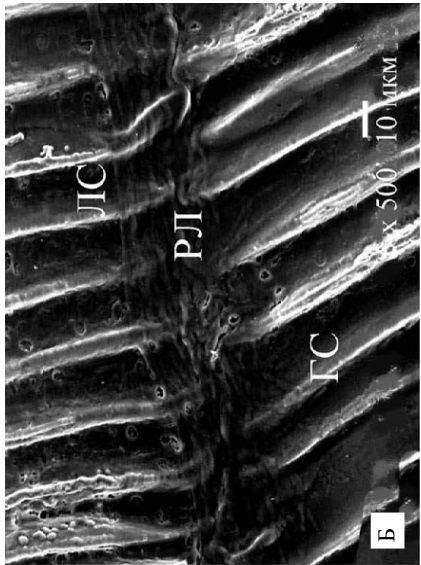


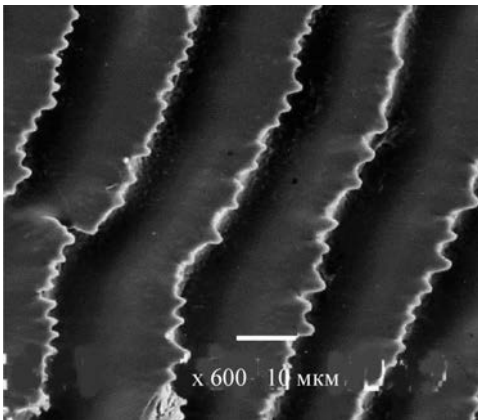
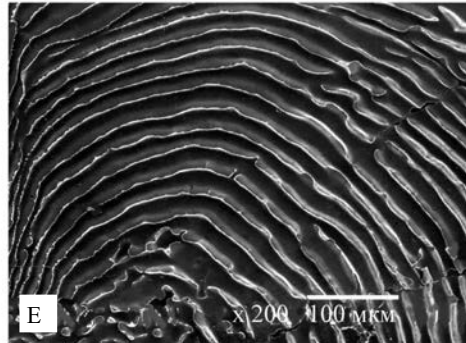
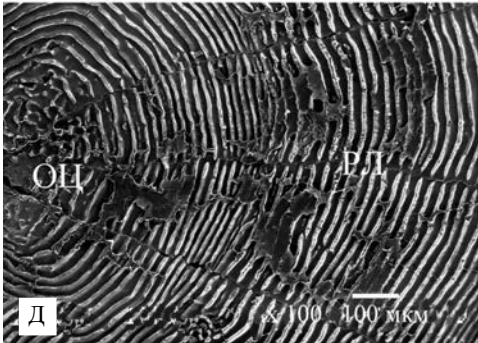
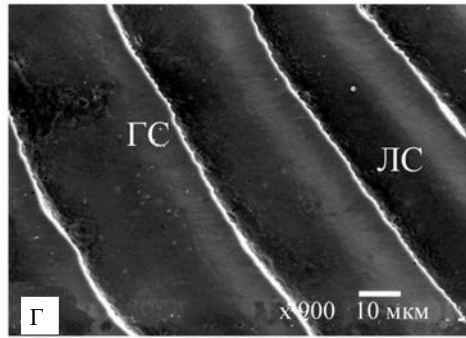
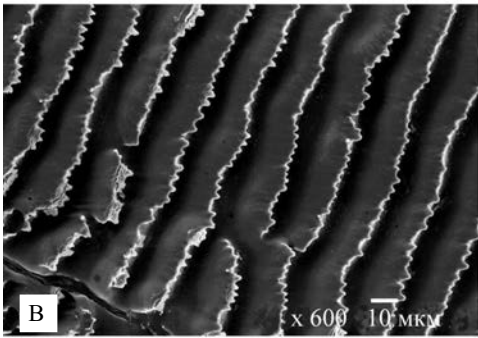
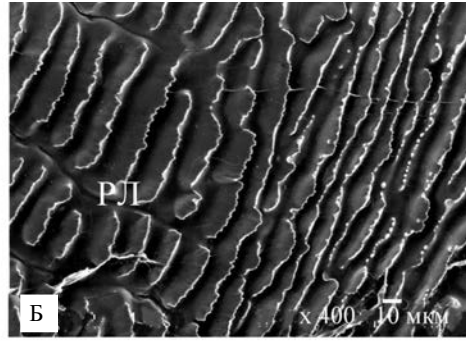
Эл. 32. Склериты чешуи боковой линии африканского усача *Barbus intermedius* № 3 (Cyprinidae, Cypriniformes).

Эл. 33. Рельеф поверхности чешуи боковой линии (А, Б) и обычной чешуи (В, Г) африканского усача *Barbus intermedius* № 1 (Cyprinidae, Cypriniformes).



Эл. 34. Чешуя густеры *Blicca bjoerkna* № 1 (Surginidae, Surginiformes). А – дорсальное поле; склериты гладкостенные, имеют непрерывные вершины; Б, В – каудальное поле; трещины поверхности чешуи в области радиального луча. Радиальный луч – углубление без боковых стенок и центральной трещины; Г – край дорсального поля; различимы непрерывные ленты вершин склеритов.

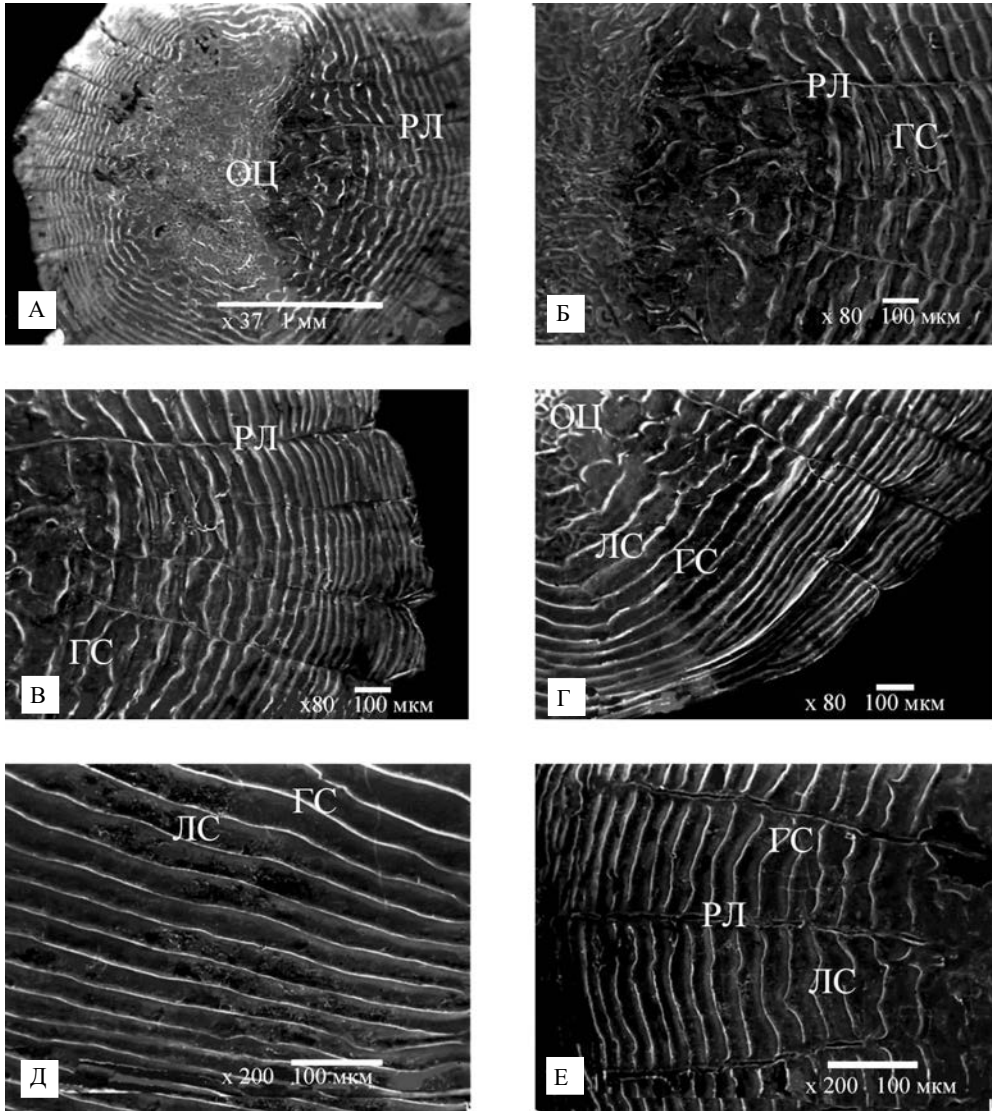




Эл. 35. Чешуя густеры *Blicca bjoerkna* № 2 (Cyprinidae, Cypriniformes). А – центральная часть; Б, В – краниальное поле; зубчатая структура вершин склеритов; Г – нижний краниальный край вентрального поля; склериты гладкостенные; Д – центр и каудальное поле; склериты гладкостенные; радиальные каналы слабо извитые; Е – дорсальное поле; склериты гладкостенные с хорошо выраженными вершинами.

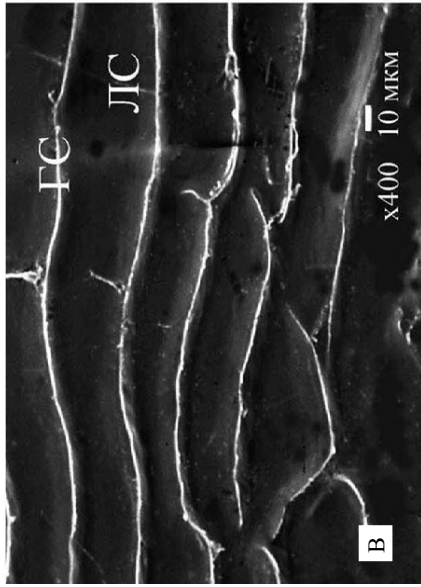
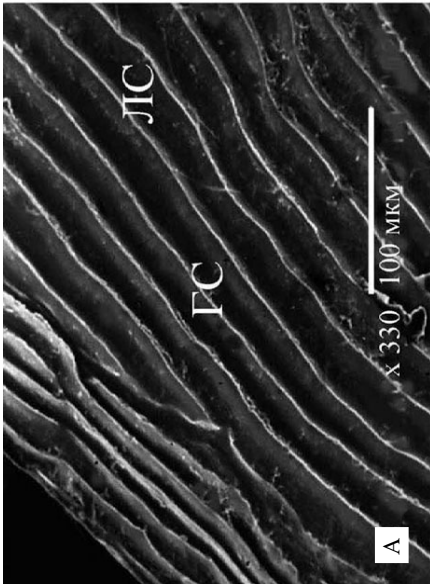
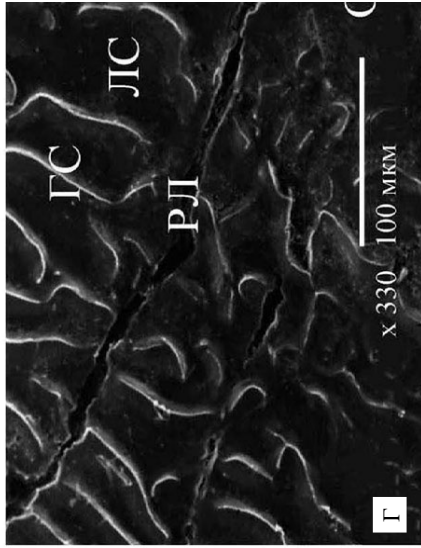
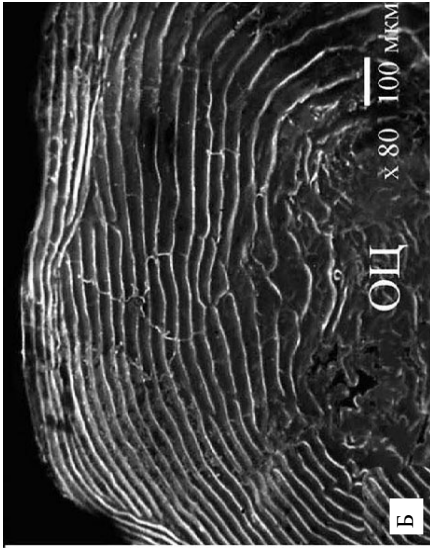
Эл. 36. Склериты густеры *Blicca bjoerkna* (Cyprinidae, Cypriniformes). Видны вариации в размерах и конфигурации зубчиков склеритов.



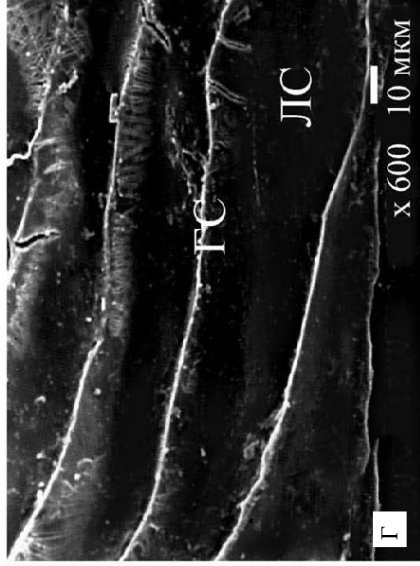
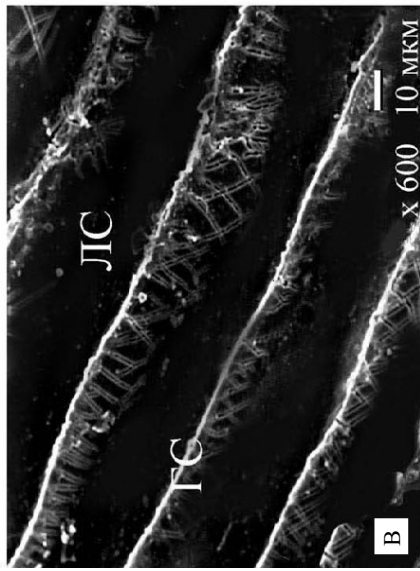
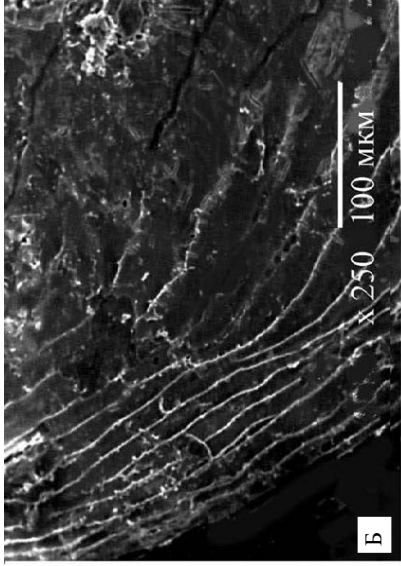
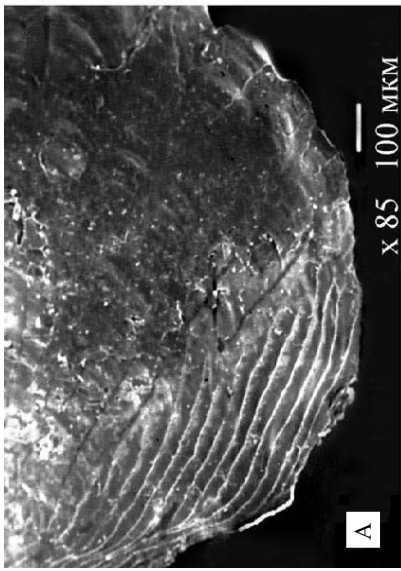


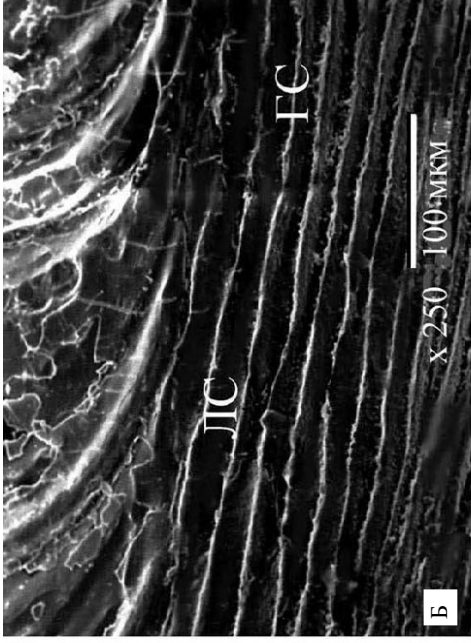
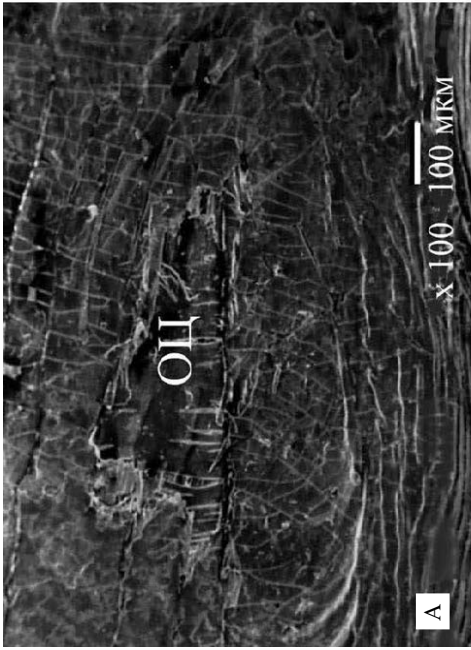
Эл. 37. Сешуя укля *Culter alburnus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – общий вид; центр почти совпадает с геометрическим центром чешуи; имеются первичные и вторичные радиальные каналы; Б–Е – различные участки чешуи; склериты слабо извитые или почти не извитые, гладкостенные.

Эл. 38. Строение гладкостенных склеритов разных участков (А-Г) чешуи уклея *Culter alburnus* (Cyprinidae, Cypriniformes). В – склериты соединены неполными перемычками; Г – в области центра короткие склериты имеют неправильную конфигурацию. Радиальный луч неравномерной ширины, с боковыми стенками-валиками.

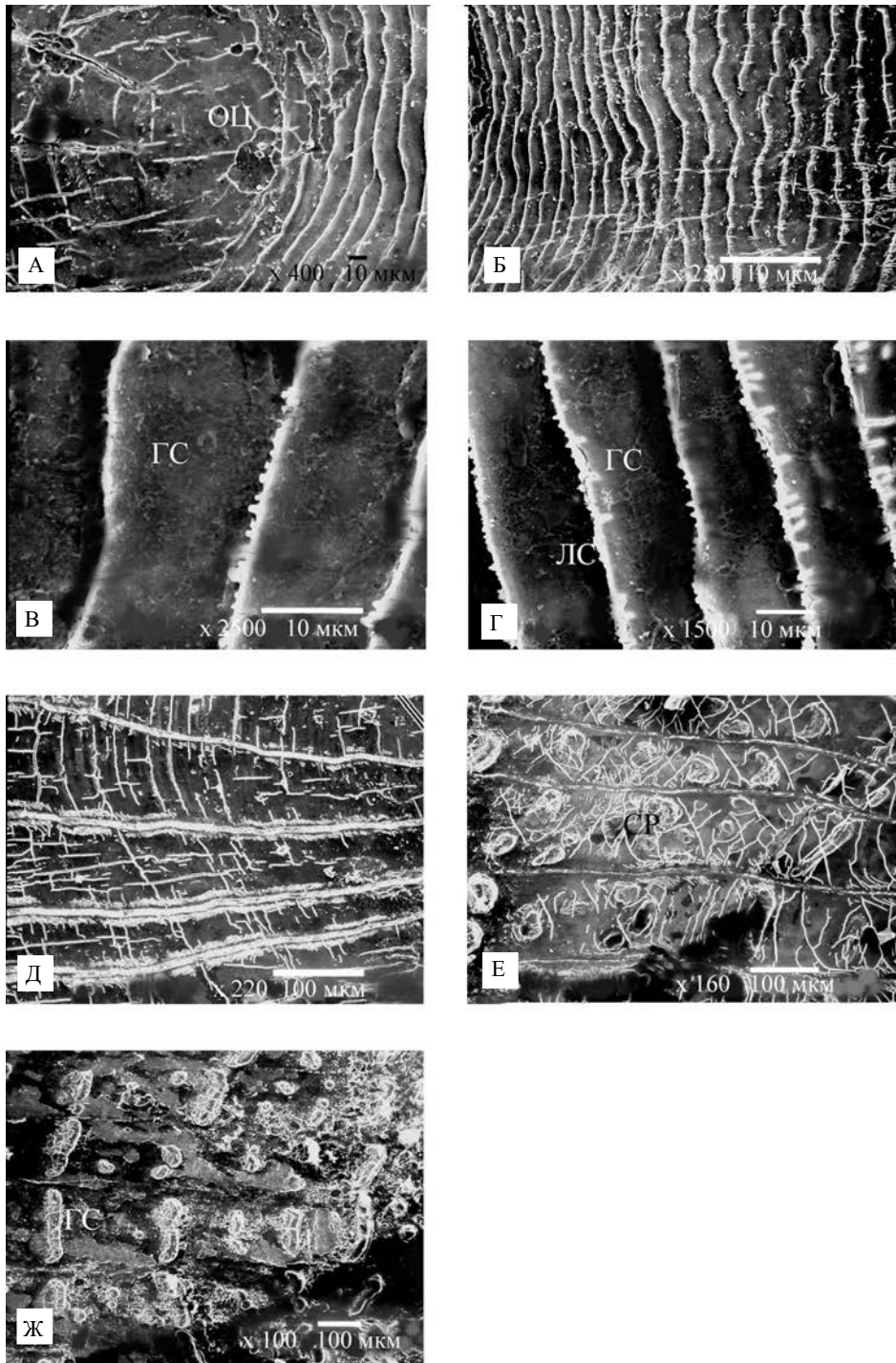


Эл. 39. Поврежденная чешуя обыкновенного пескаря *Gobio gobio* (Surgipitidae, Surgipitiformes). А, Б – край чешуи; В, Г – склериты с многочисленными, часто пересекающимися трещинами, пересекающими склериты.

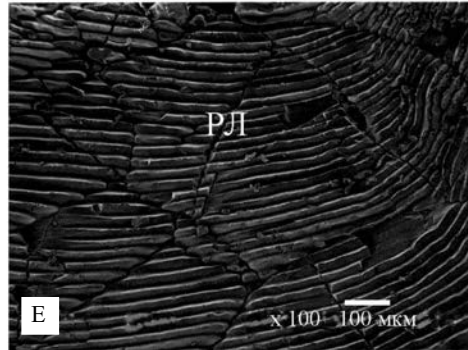
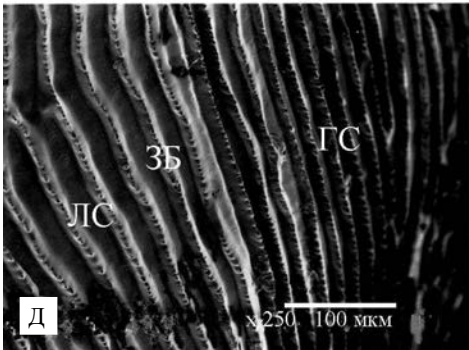
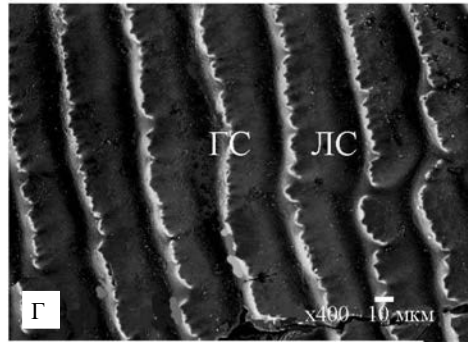
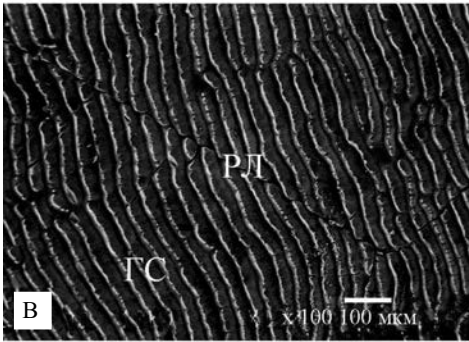
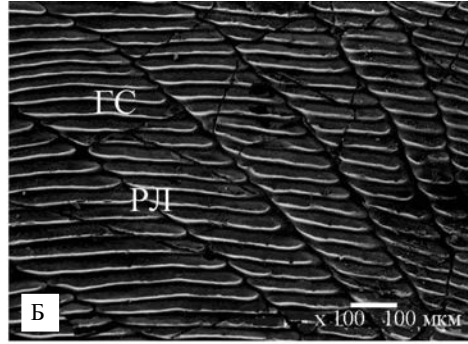
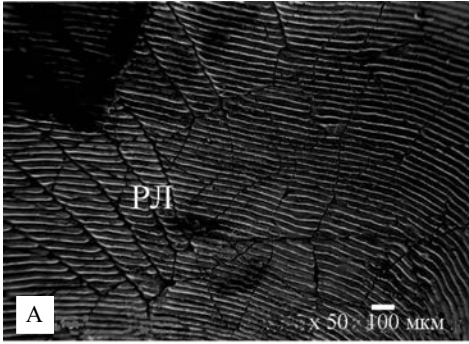




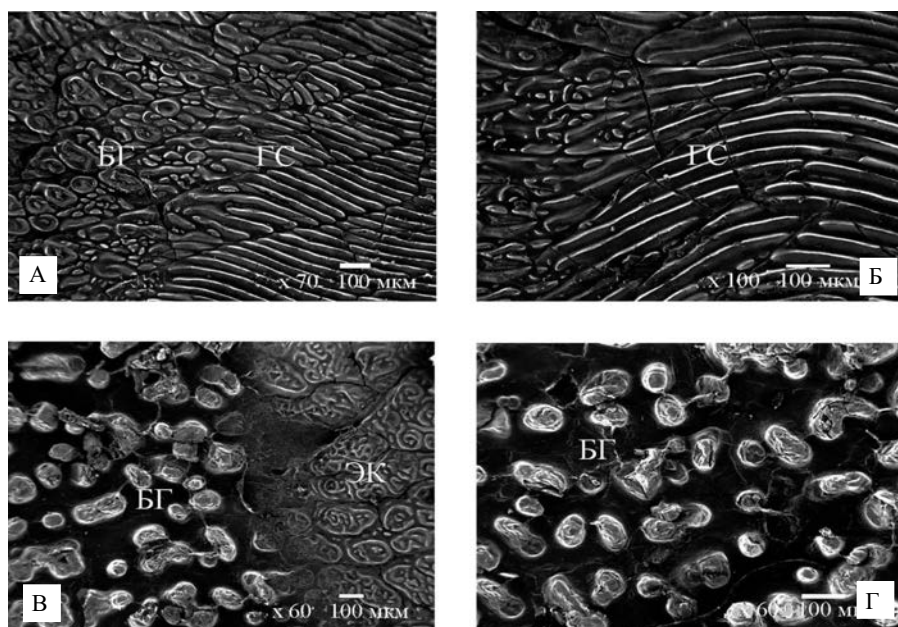
Эл. 40. Рельеф центральной части (А) и склериты (Б, В) чешуи пятнистого кося *Neitibarbus maculatus* (Surginidae, Surginiformes). А – чешуя покрыта многочисленными трещинами; Б, В – склериты гладкостенные, слабо извитые.



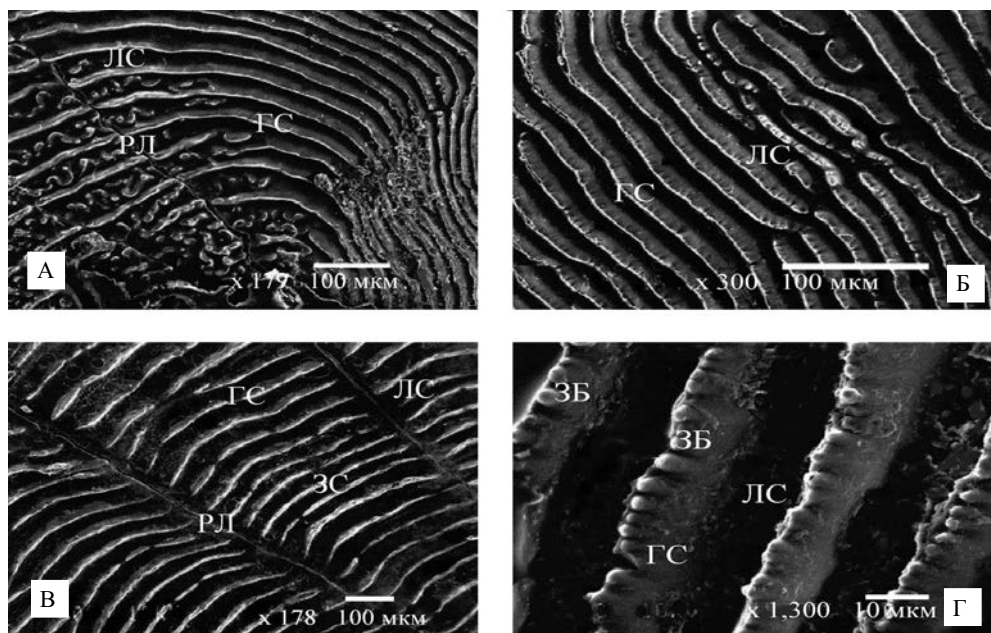
Эл. 41. Чешуя пятнистого коня *Hemibarbus maculatus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – центральная часть; Б–Г – краниальное поле; немногочисленные зубчики склеритов; Ж, З – краниальное поле. Различимы многочисленные, часто перекрещивающиеся трещины, бугорки округлой и продолговатой формы.



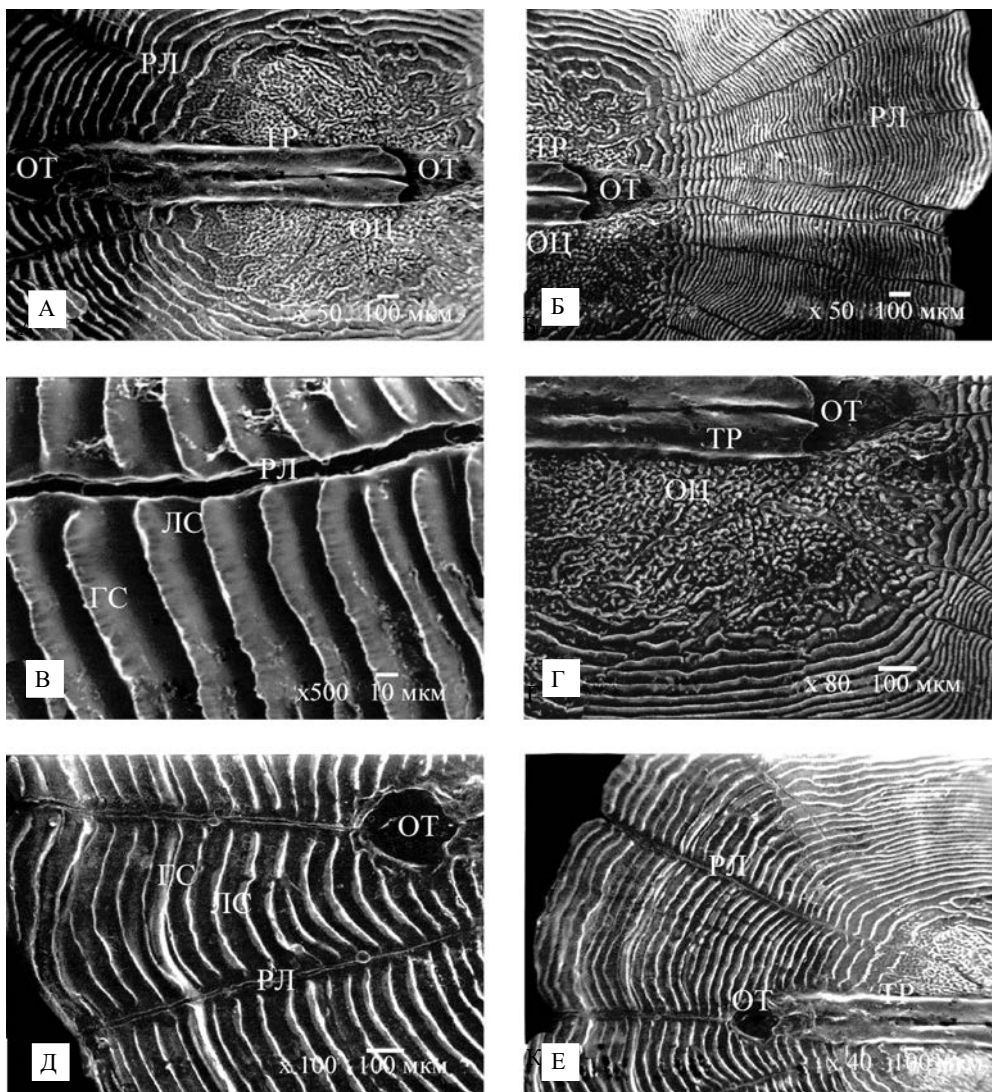
Эл. 42. Чешуя лабео *Labeo horie* (Cyprinidae, Cypriniformes). А, Б – дорсальное поле разбито вторичными радиальными лучами на многоугольные фрагменты; В, Г – нижняя часть краниального поля; вершины склеритов зубчатой формы; Д – краниальное поле; зубчики склеритов с центральными полостями; Е – вентральное поле; вторичные радиальные лучи разбивают поле на многоугольные фрагменты разного размера.



Эл. 43. Бугорки и склериты поверхности каудального поля чешуи лабео *Labeo horie* (Cyprinidae, Cypriniformes). А, Б – вентральная часть каудального поля; продолговатые склериты переходят в замкнутые округлые или овальные структуры с различным центральным валиком; В, Г – край каудального поля; В – эпидермальные клетки с папиллярным рисунком; округлые и продолговатые костные бугорки, образованные концентрически расположенными слоистыми структурами.

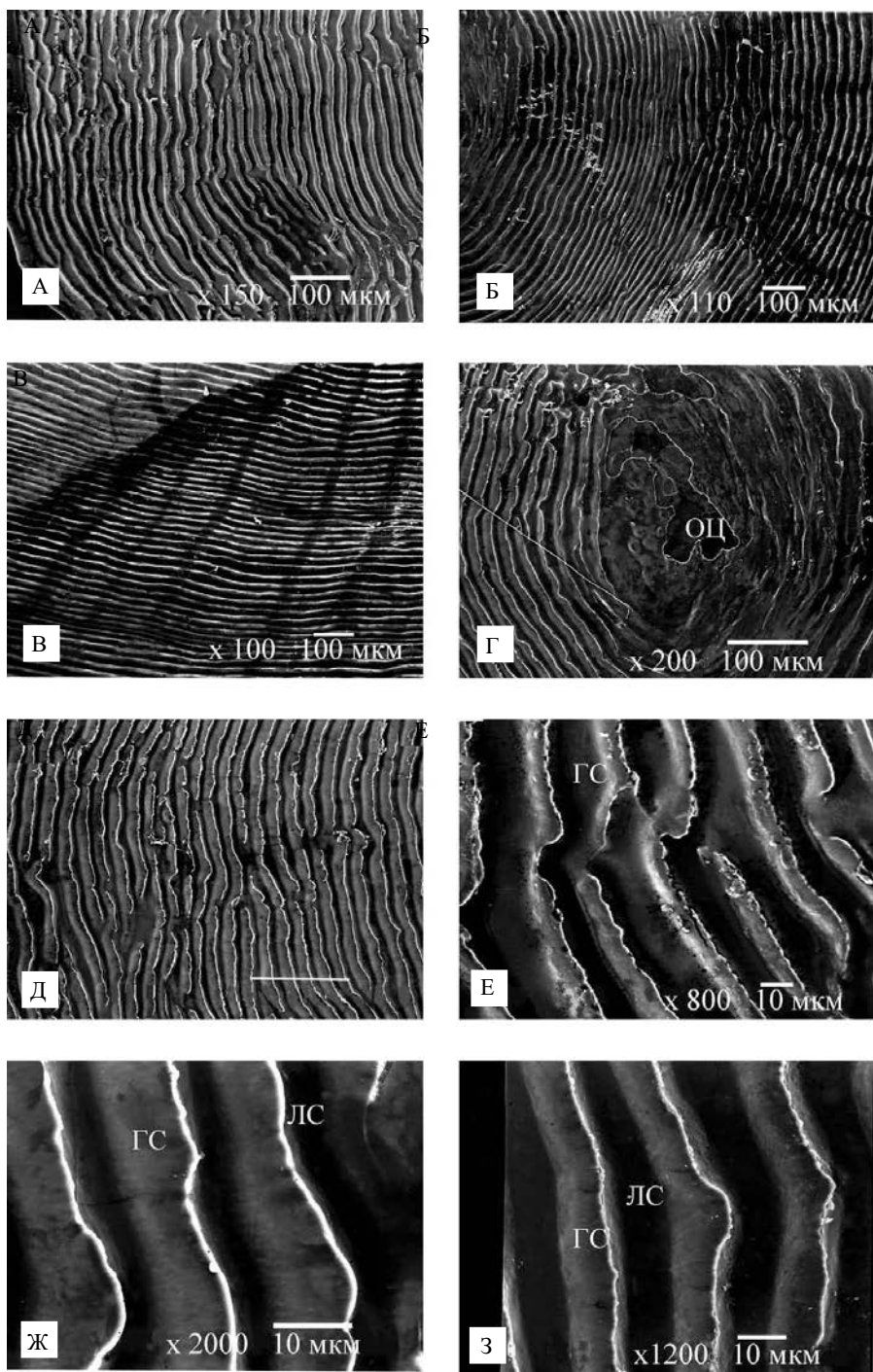


Эл. 44. Чешуя обыкновенного ельца *Leuciscus leuciscus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – дорсальное поле; видоизмененные склериты, приобретшие сильно извитую конфигурацию и прерывистость; Б-Г – склериты с закругленными зубчиками; В – радиальные лучи слабо извитые, с боковыми стенками.

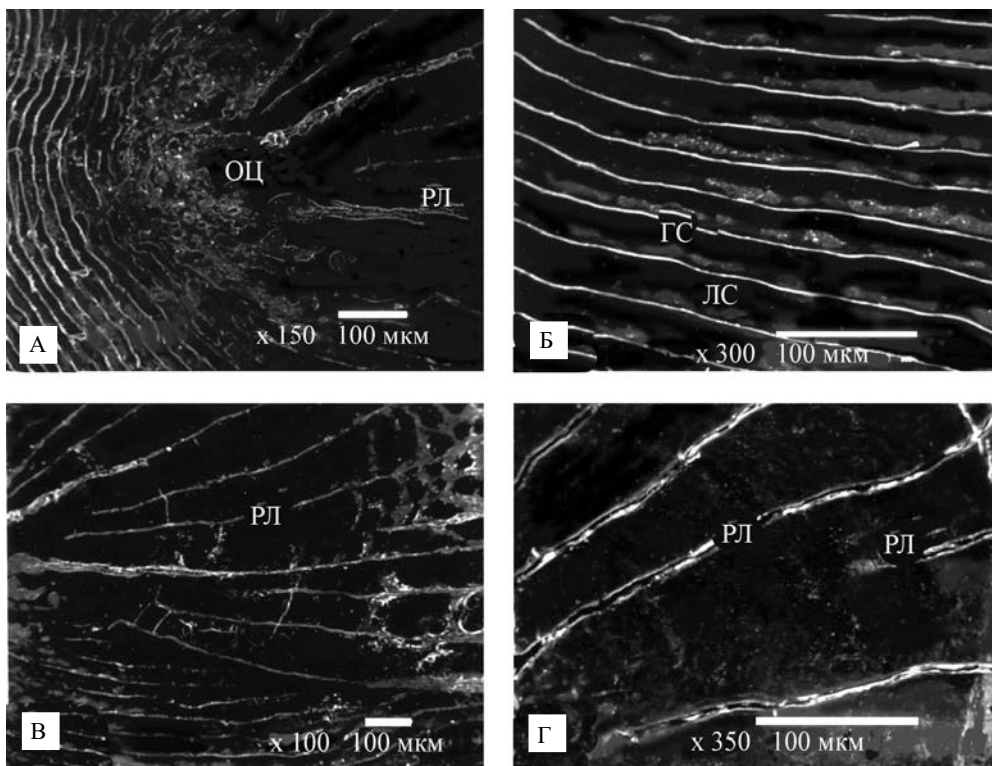


Эл. 45. Трубчатая чешуя органа боковой линии обыкновенного ельца *Leuciscus leuciscus* (Cyprinidae, Cypriniiformes). А – центральная часть с костной трубкой; здесь проходит процесс регенерации, хорошо заметна бугорчатость; костная трубка имеет равномерную толщину, выглядит как свернутый в трубку (шов на дорсальной стороне) лист; отверстия трубки имеют различную конфигурацию. Трубка не погружена в костную пластину и находится на ее поверхности; Б–Г – краниальное поле с радиальными лучами. Они слабо извитые с боковыми стенками и центральным углублением; поверхность склеритов гладкая; В – склериты имеют слабо складчатые вершины; Д, Е – каудальное поле; каудальное отверстие костной трубки округлое, лежит на радиальном луче.

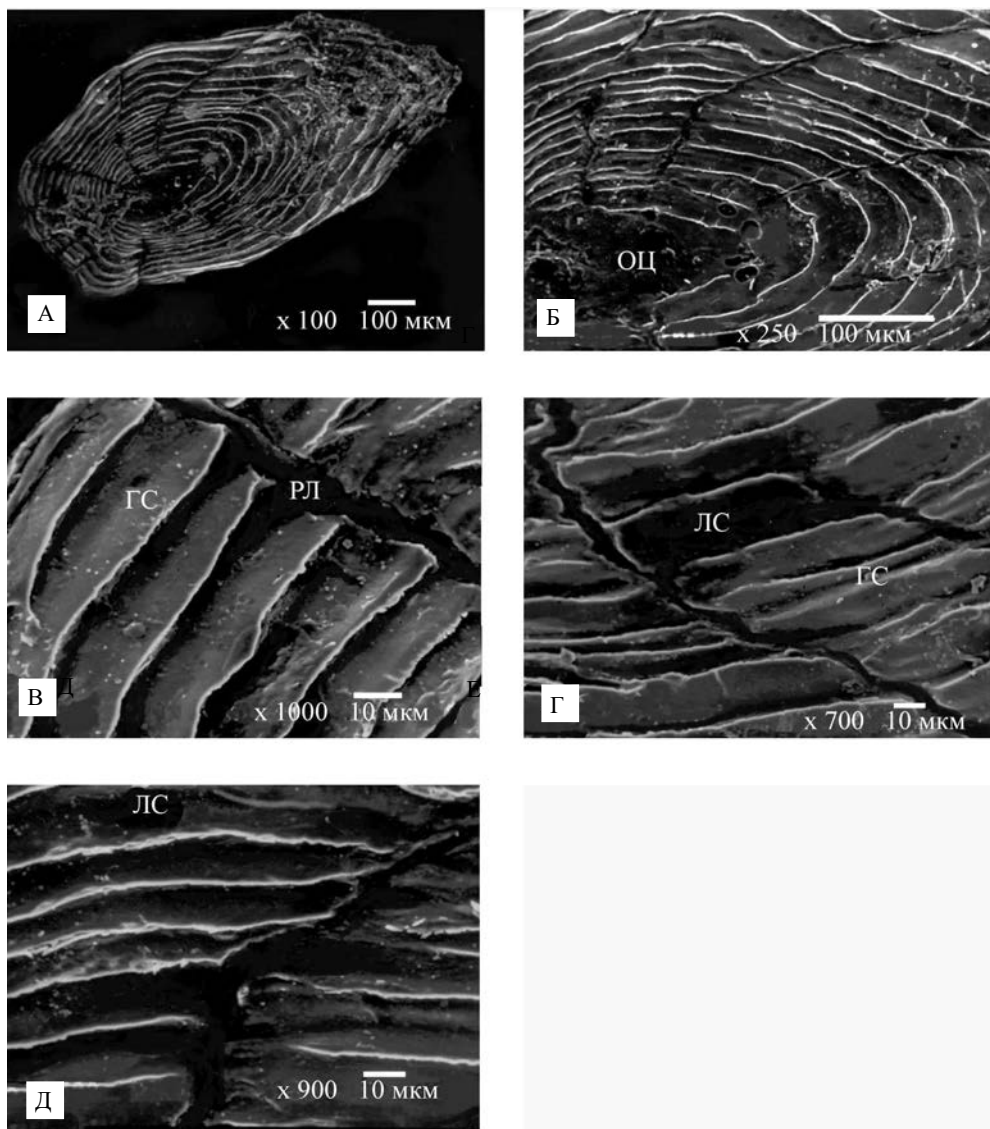




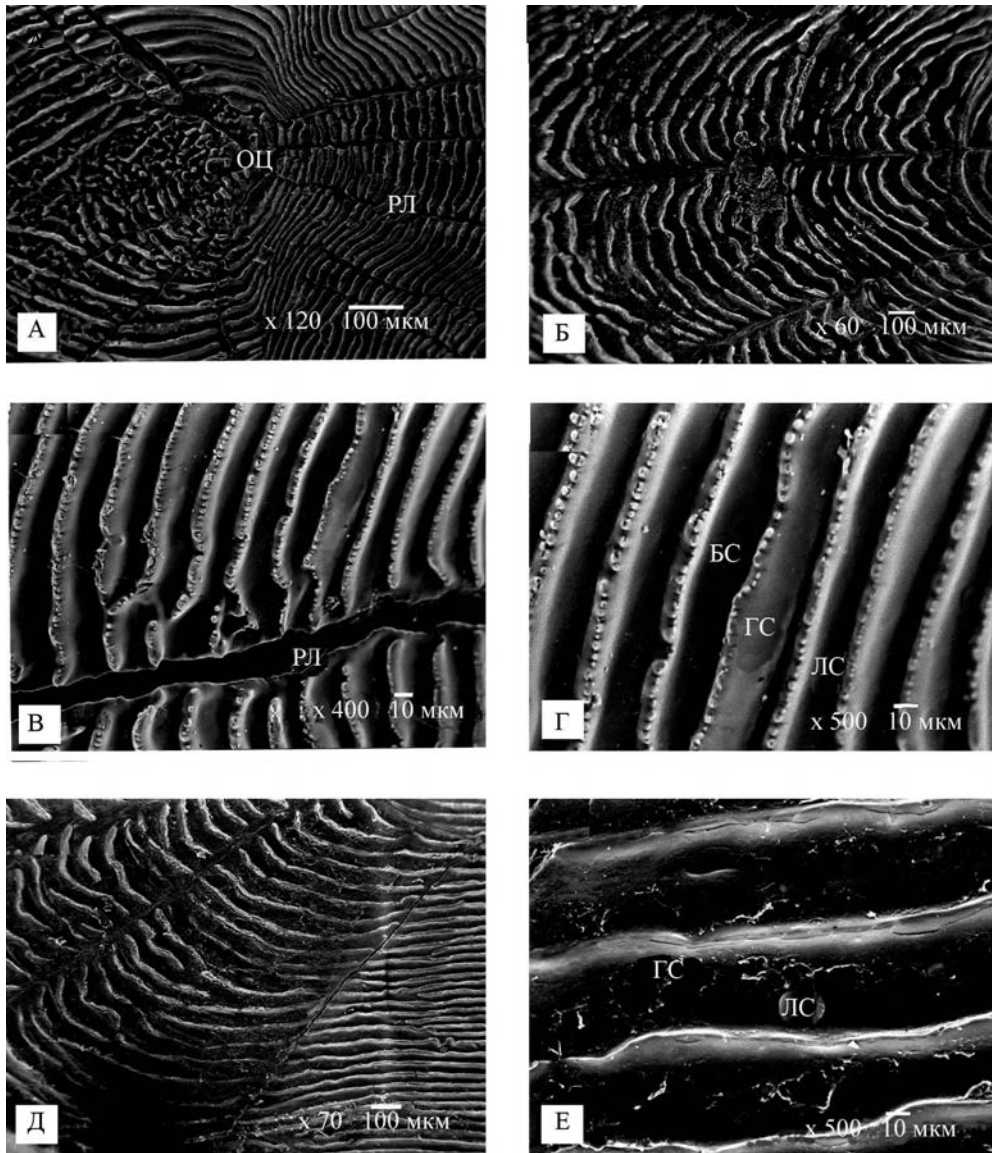
Эл. 46. Чешуя чехони *Pelecus cultratus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А-В – общий вид; Г – центр; он лишен склеритов, имеет неправильную конфигурацию; возможно, это замещающая чешуя; Д, Е – прерывистые склериты; Ж, З – слабо волнистые, гладкие склериты, по верху проходит узкий гладкий гребешок.



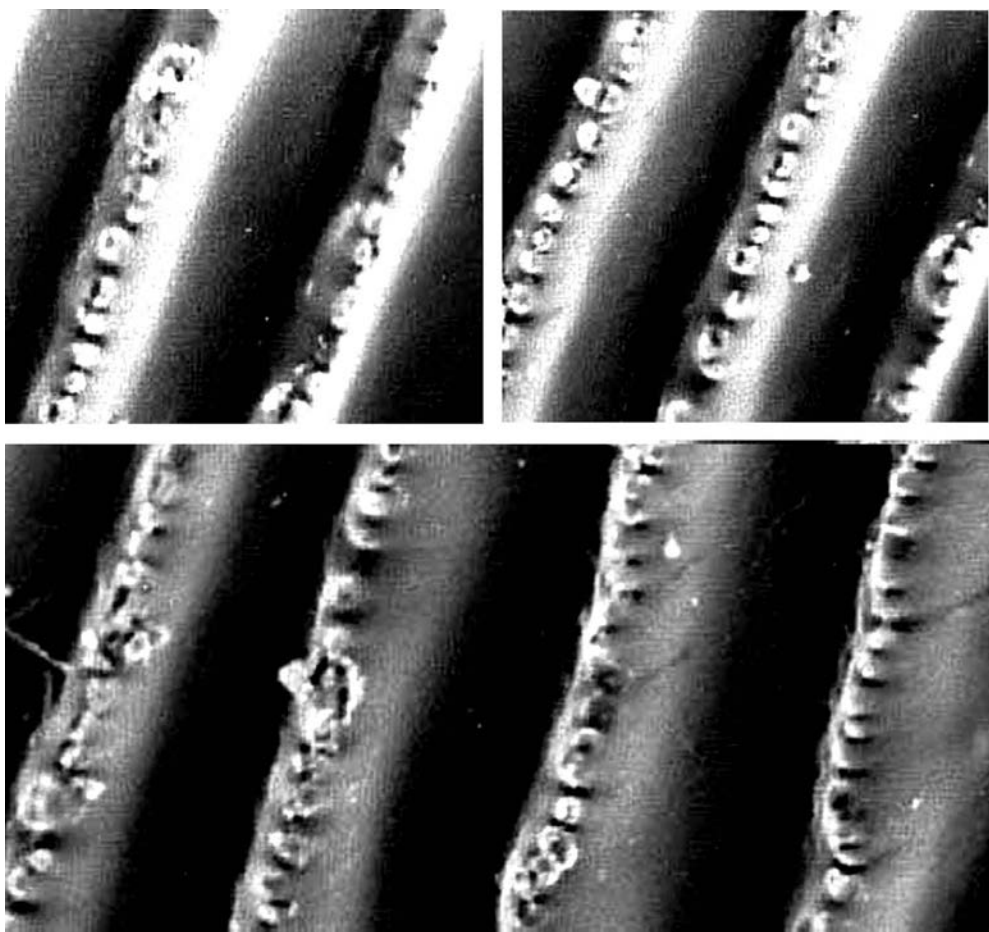
Эл. 47. Чешуя амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – центральная часть; Б – краниальное поле; склериты почти не извитые, гладкие; В, Г – каудальное поле. Радиальные лучи слабо извитые, с боковыми стенками-валиками и центральной глубокой щелью.



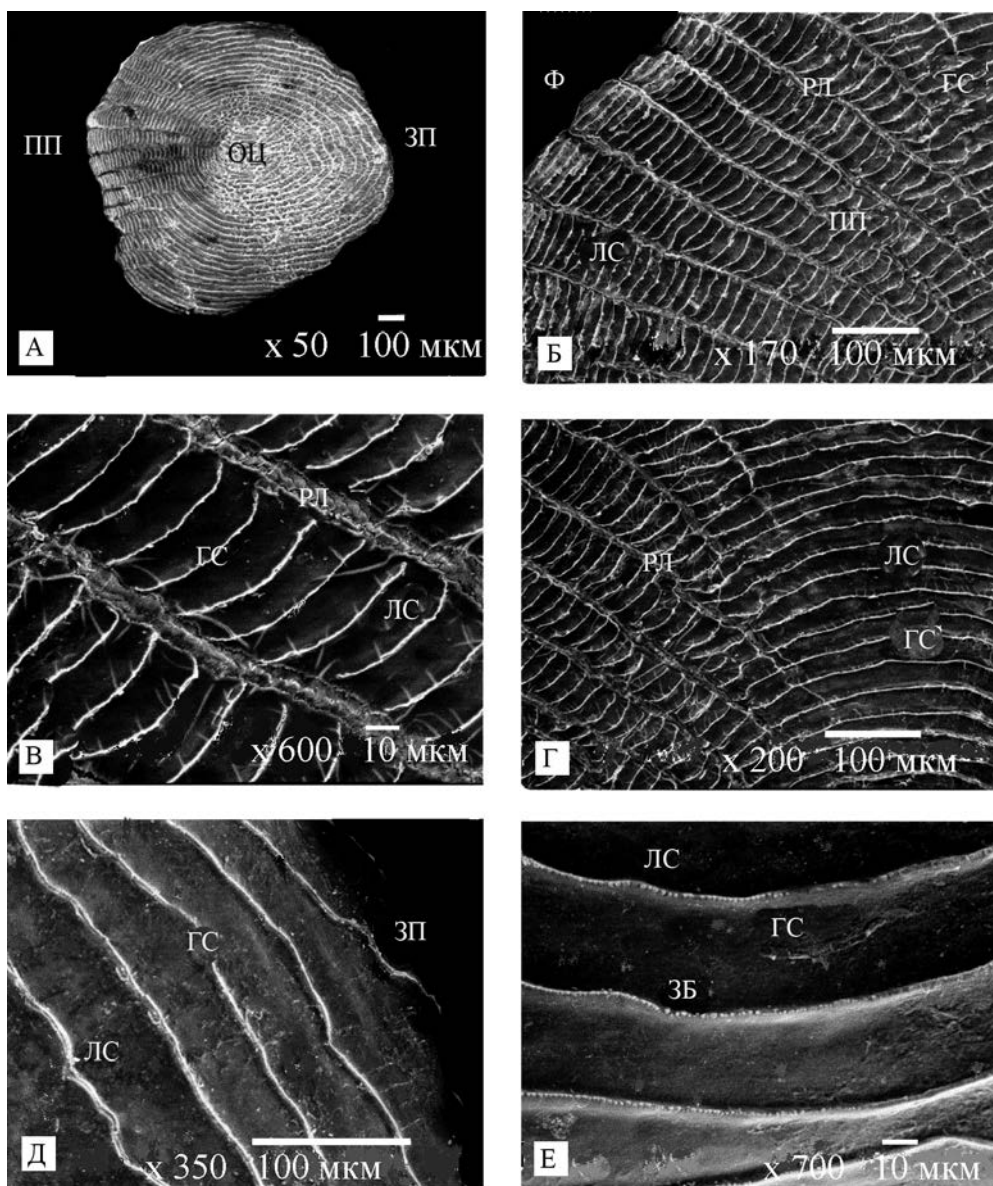
Эл. 48. Чешуя балхашской маринки *Schizothorax argentatus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – общий вид; радиальные лучи и широкие склериты; Б – центральная часть чешуи; возле центра имеются перфорации – вероятно, вследствие резорбции чешуи; В – краниальное поле; склериты широкие и плоские, без зубчиков; радиальный луч неравномерной ширины, без боковых стенок-валиков; Г – каудальное поле; Д – дорсальное поле.



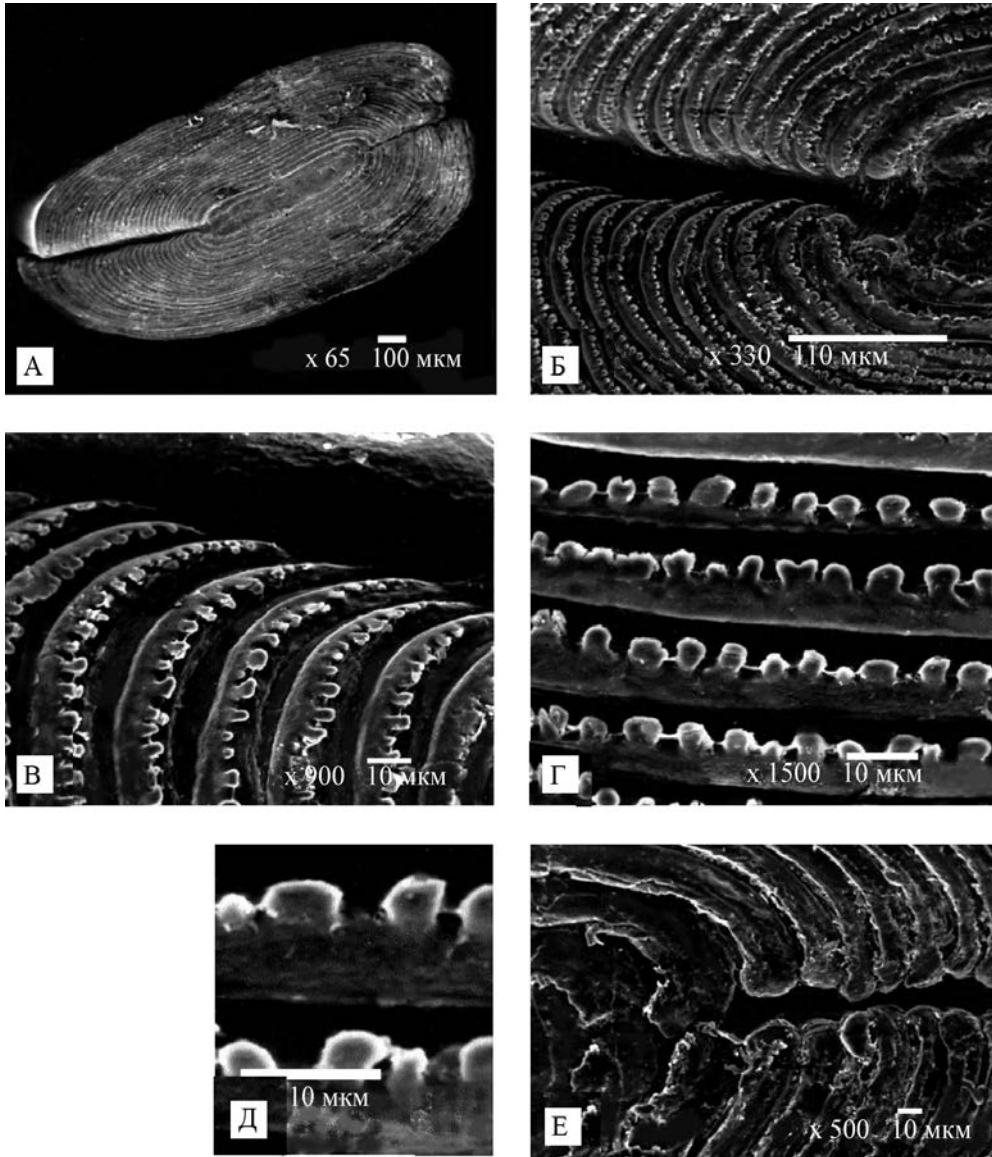
Эл. 49. Чешуя усатого голавля *Squaliobarbus curriculus* (Cyprinidae, Cypriniformes). А – центральная часть; многочисленные первичные и вторичные радиальные лучи и неправильное расположение деформированных склеритов; Б – каудальное поле; В, Г – склериты с зубчиками, имеющими центральную полость; Д, Е – вентральное поле с гладкими волнистыми склеритами.



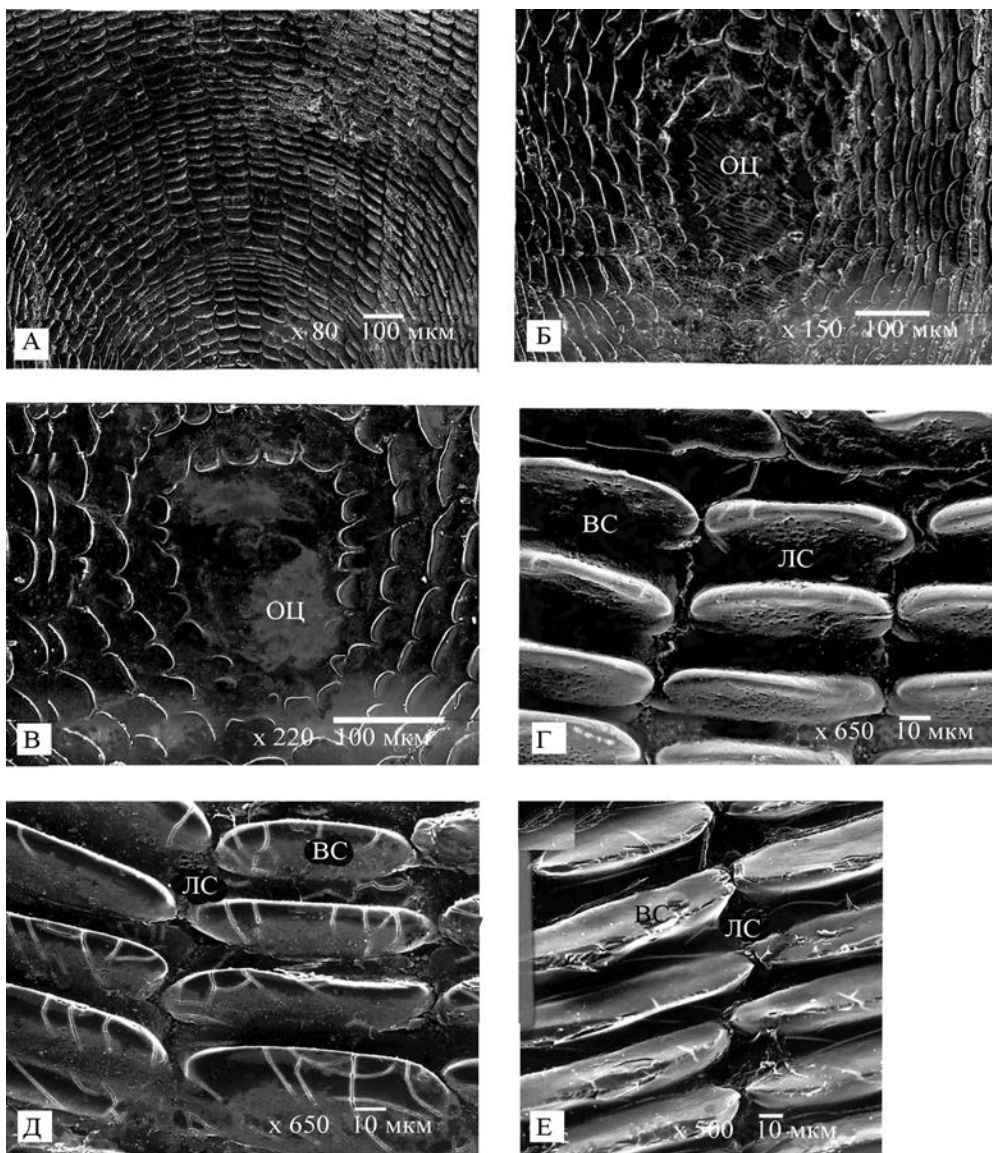
Эл. 50. Бугорки с заполненной центральной полостью на склеритах чешуи усатого голавля *Squaliobarbus curriculus* (Cyprinidae, Cypriniformes).



Эл. 51. Чешуя нотобранха *Nothobranchius rachovi* (Cyprinodontidae, Cyprinodontiformes). А – общий вид; Б–В – краниальное поле; Г – граница между краниальным и дорсальным полями; Д – склериты каудального поля; Е – склериты краниального поля с зубчиками.

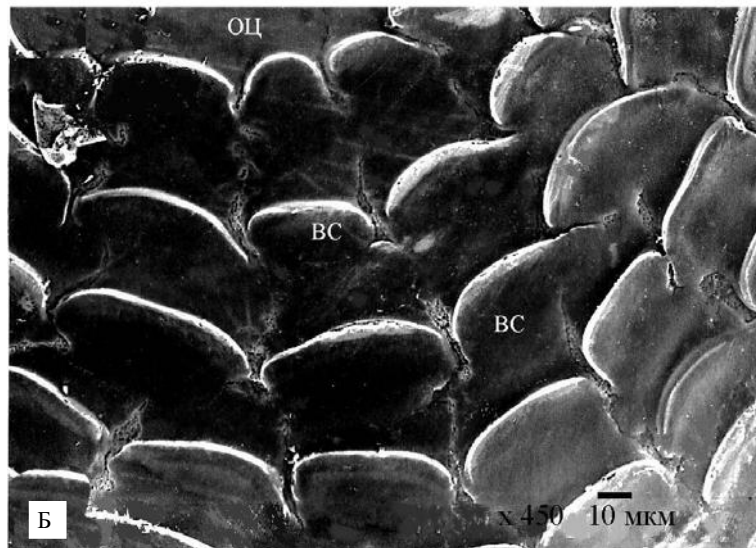
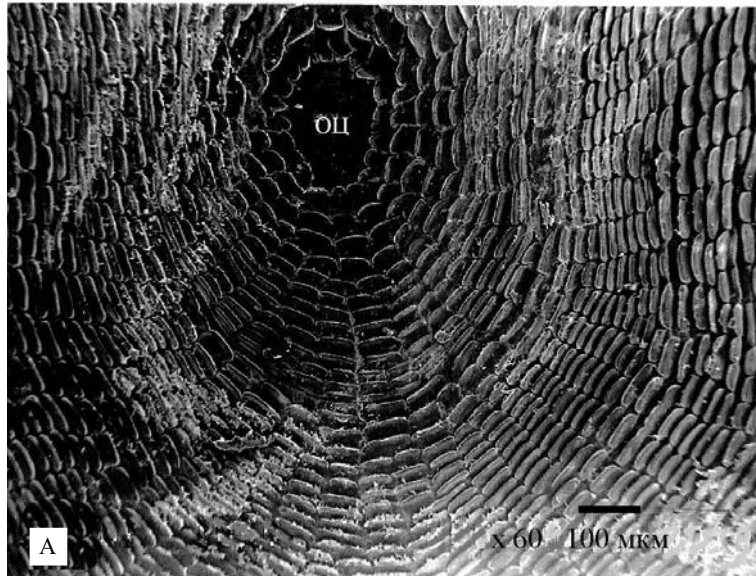


Эл. 52. Чешуя средиземноморского (трехусого) налима *Gaidropsarus mediterraneus* (Gadidae, Gadiformes). А – центральная часть чешуи удлиненной формы, а сама чешуя имеет необычную конфигурацию; Б, Е – радиальный луч – щелевидное углубление между лопастями чешуи; В–Е – склериты. Хорошо различимы зубчики (одно-, двухвершинные) склеритов и пологое расположенные склеритов, а также глубокие ложбины между склеритами.

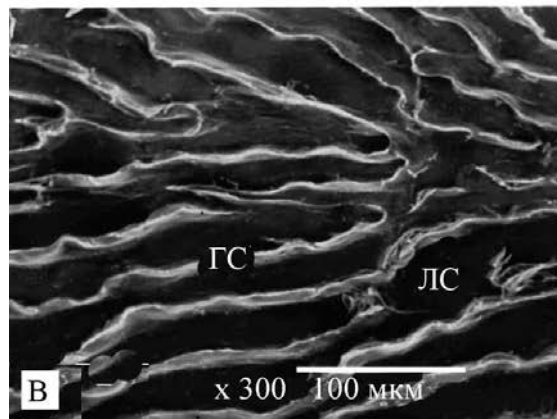
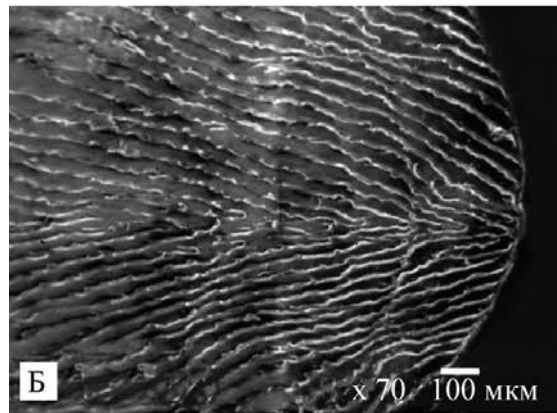
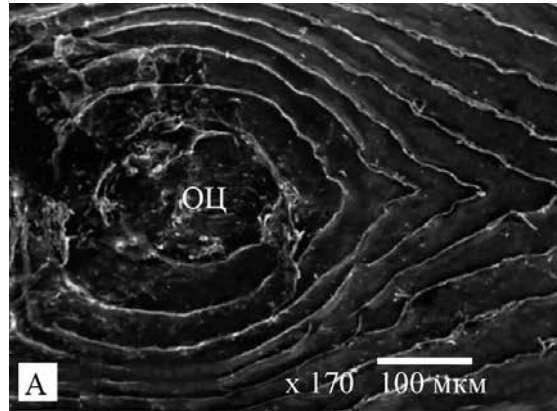


Эл. 53. Чешуя пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Gadidae, Gadiformes). А – каудальное поле; Б, В – центр; Г–Е – прерывистые склериты–валики. Форма валиков меняется от округлой до овальной; широкие ложбины между склеритами; гладкая поверхность центра; трещины на валиках и между валиками.

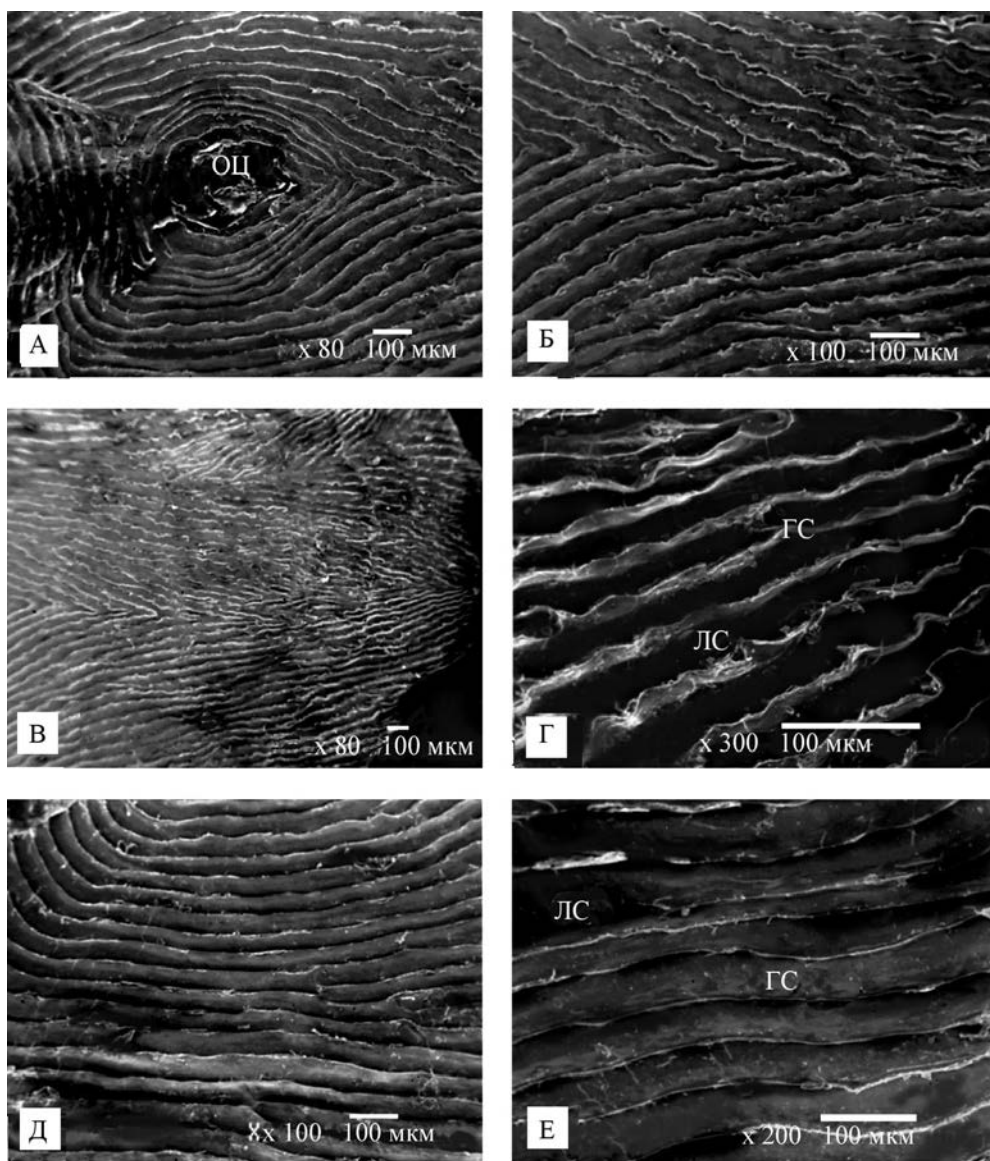




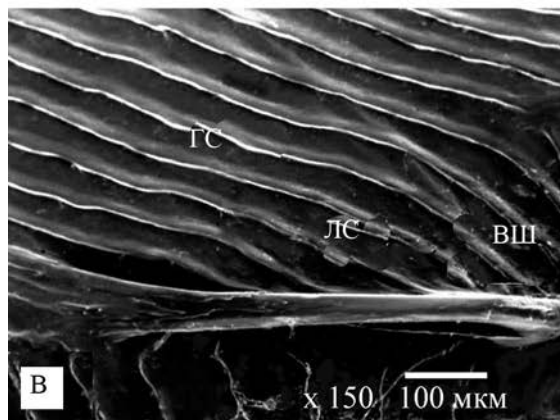
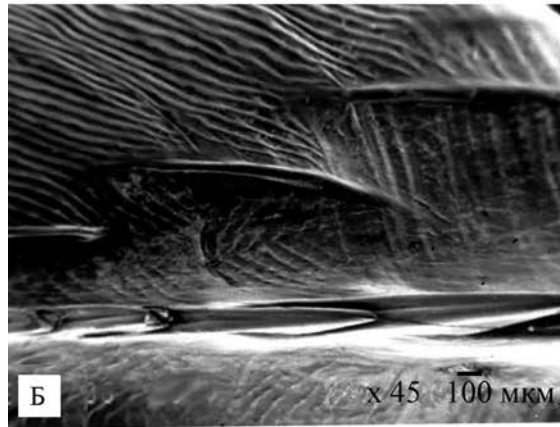
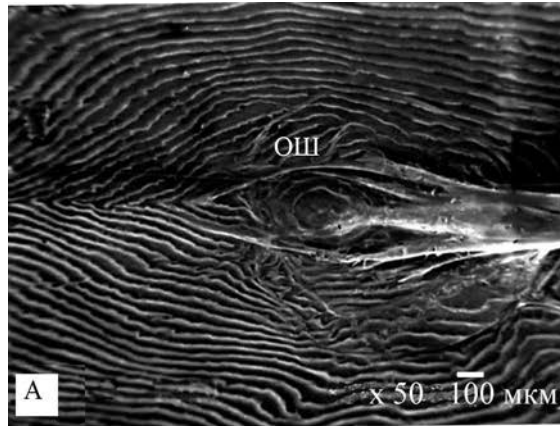
Эл. 54. Строение прерывистых склеритов-валиков на чешуе под спинным плавником пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Gadidae, Gadiformes). А – центр; Б – валики.



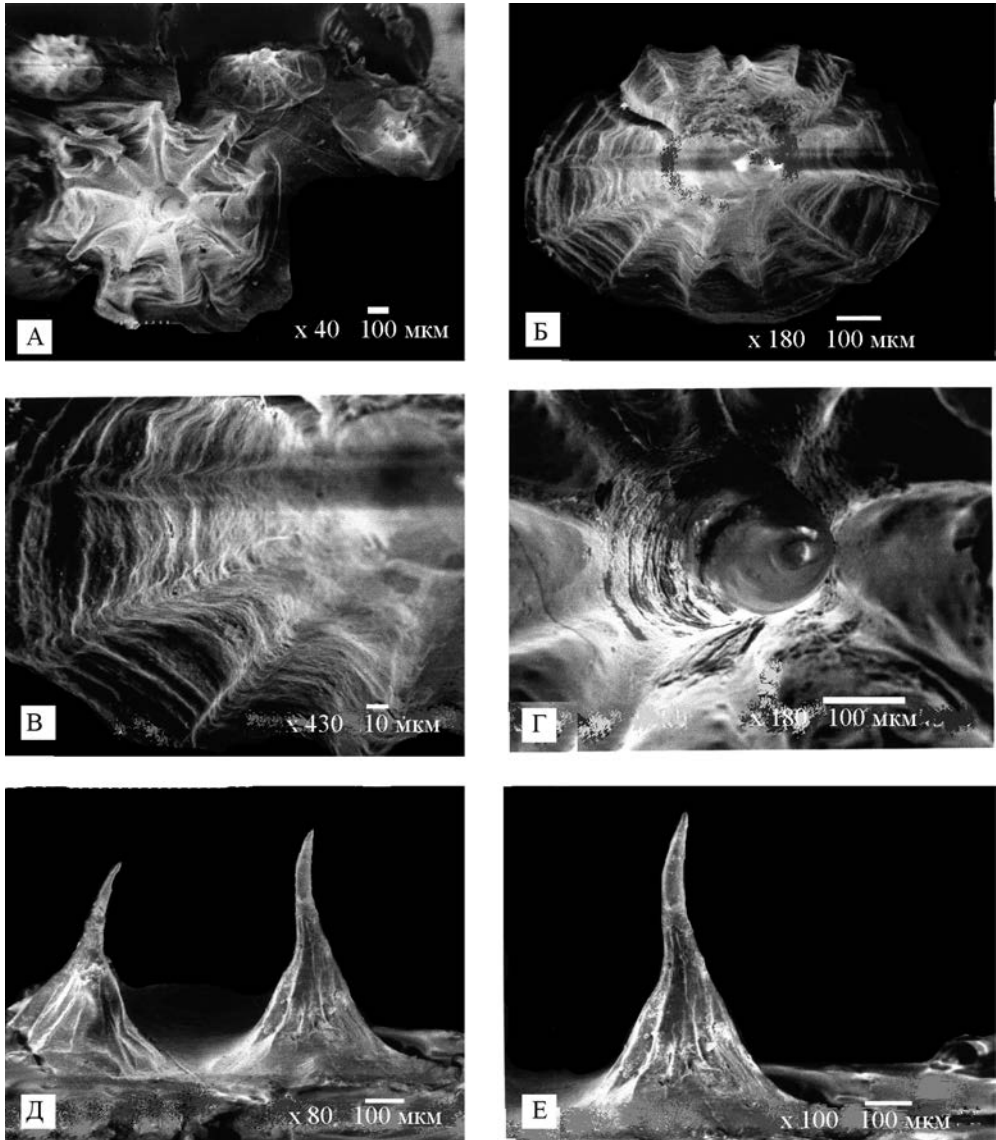
Эл. 55. Чешуя макруруса *Macrourus wilsoni* № 1 (Macrouridae, Gadiformes). А – центральная часть; Б – край чешуи; В – склериты. Извитые и плавно изогнутые склериты образуют шевронный рисунок. Ширина склеритов сильно изменяется.



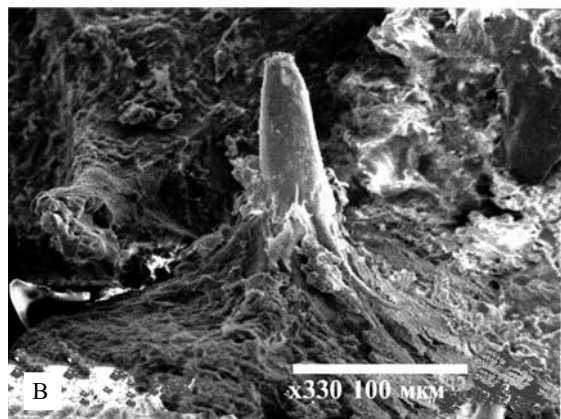
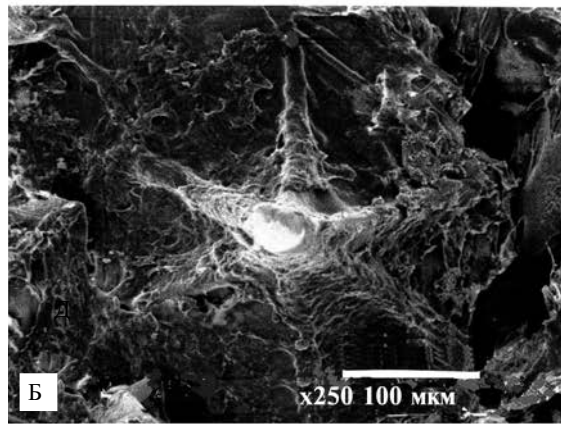
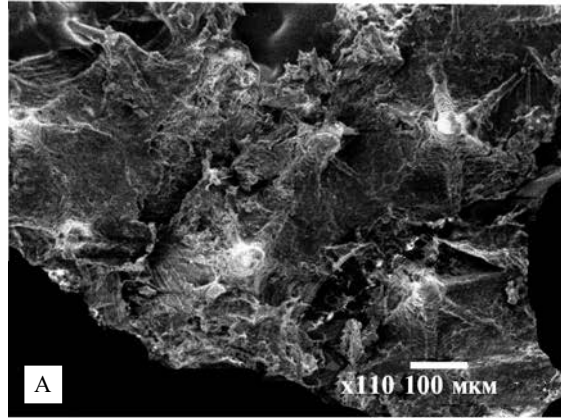
Эл. 56. Чешуя макруруса *Macrourus wilsoni* № 2 (Macrouridae, Gadiformes). А, Б – центральная часть; В – край чешуи; Г–Е – склериты. Конфигурация гладких склеритов варьирует от непрерывной (Д, Е) до меняющейся по ширине, прерывистой или образующей острый угол (А–Г).



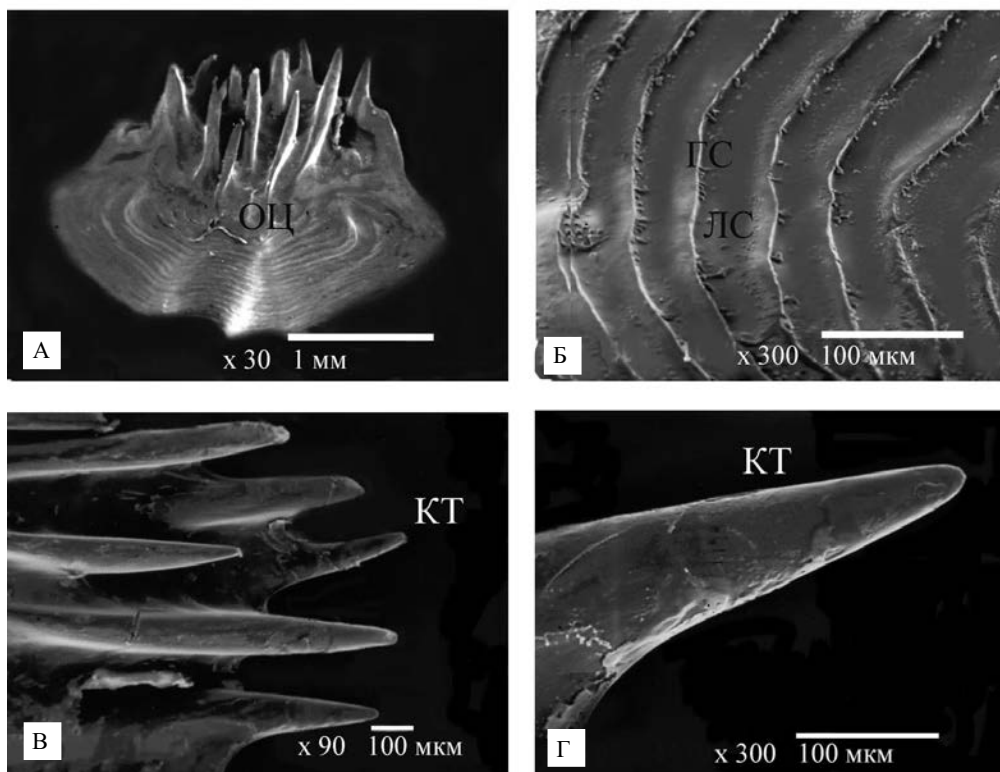
Эл. 57. Строение шипов чешуи южноатлантического макруруса *Macrourus holotrachys* (Macrouridae, Gadiformes). А – основание шипа центрального ряда; слоистая структура основания шипа и шевронный рисунок склеритов; Б, В – шипы верхнего ряда; они устроены проще шипов центрального ряда, не имеют выраженного основания.



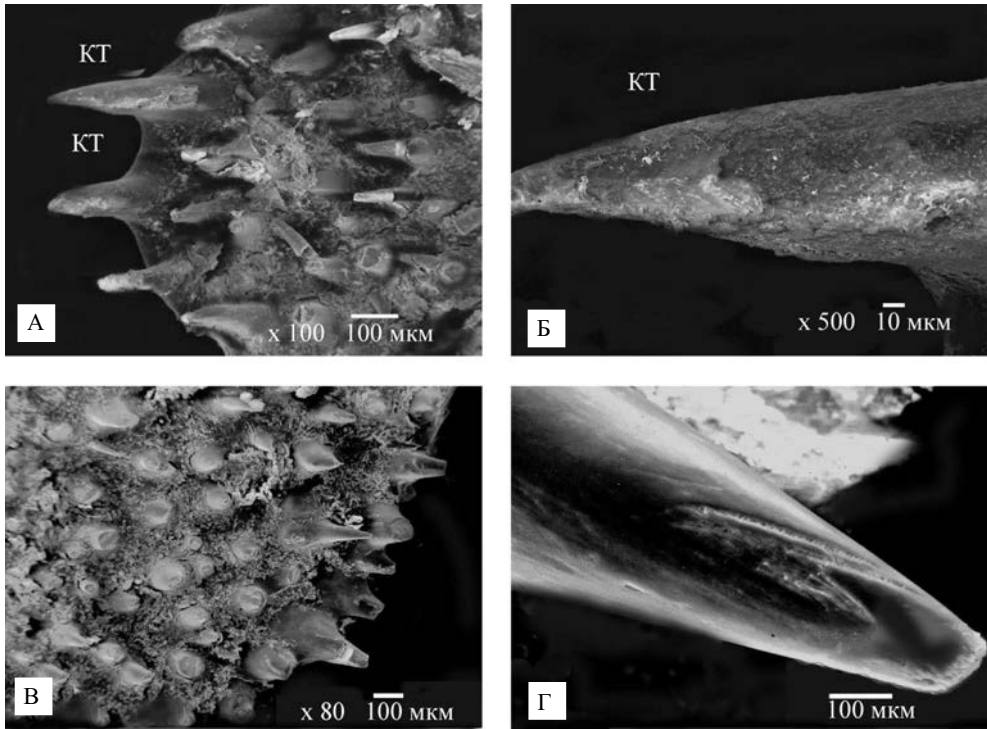
Эл. 58. Чешуя атлантического дибранха *Dibranchius atlanticus* (Ogcocephalidae, Lophiiformes). А – общий вид, поверхность кожи с шиповидной чешуей; Б–Г – складчатый шип с остроконечной вершиной и 12 складками; Д–Е – чешуи-шипы.



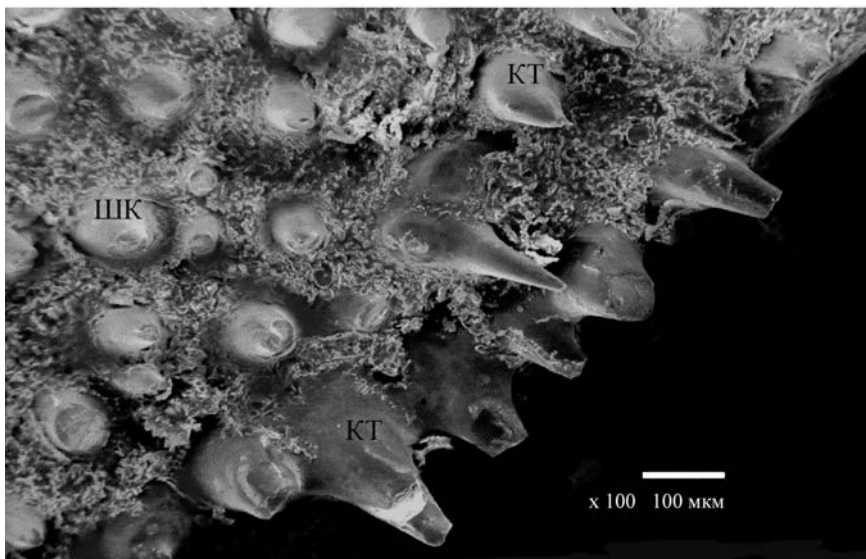
Эл. 59. Чешуя индийской тупорылой рыбы-лопаты *Helicometus rubber* (Ogcoserphalidae, Lophiiformes). А – общий вид, поверхность кожи с шиповидной чешуей; Б–Г – складчатый радиально симметричный шип с остроконечной вершиной и 5 складками; Д–Е – мелкая чешуя-шип.



Эл. 60. Чешуя диретмы *Diretmus argenteus* (Diretmidae, Beryciformes). А – общий вид; необычная форма чешуи и сегмент, покрытый ктениями; Б – склериты краниального поля; склериты имеют небольшую высоту, зубчики отсутствуют, ложбины между склеритами широкие; В, Г – ктении каудального поля; основания ктений включены в костную пластинку и, следовательно, ктений неподвижен.

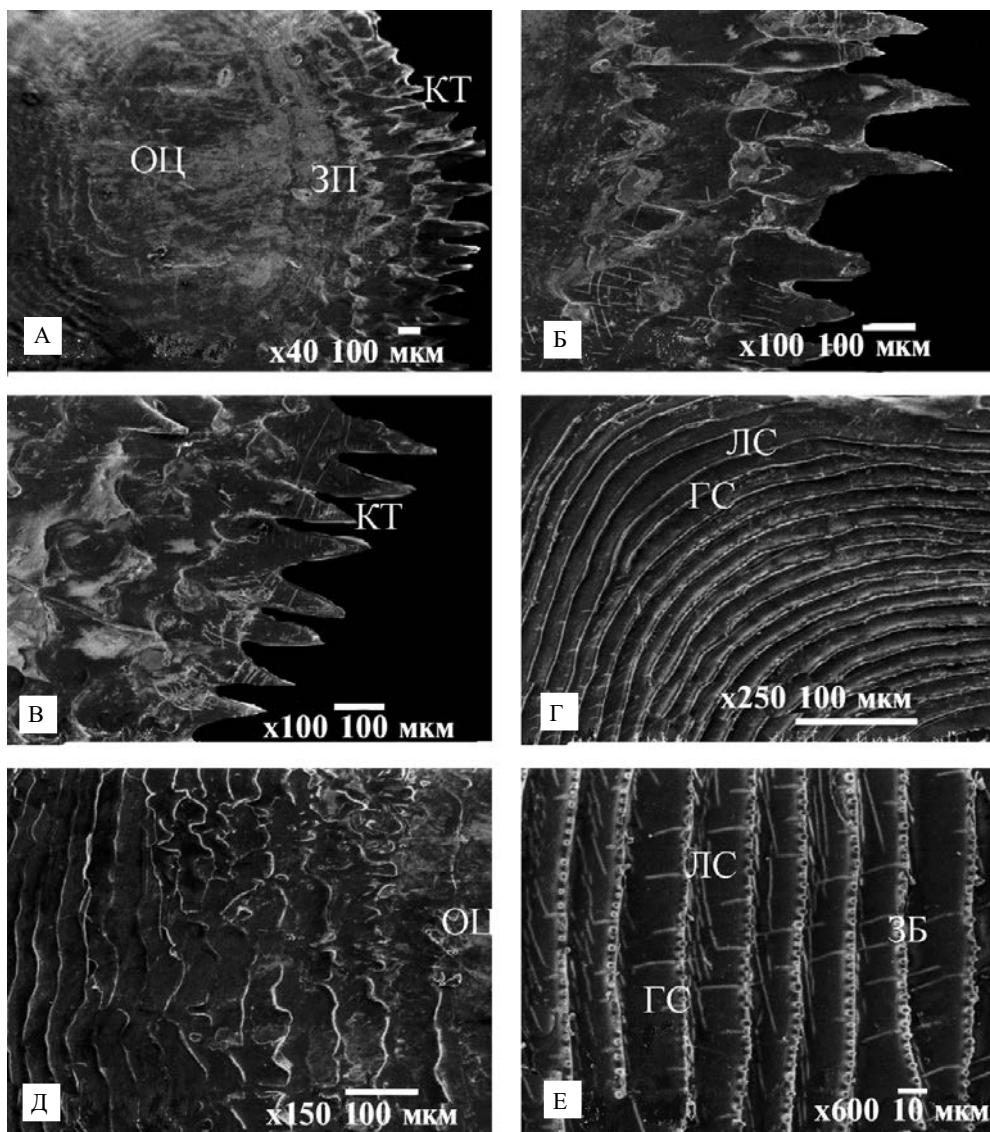


Эл. 61. Чешуя чилийского шишечника *Monocentris reedi* (Monocentridae, Beryciformes). А – каудальный край; тела краевых и нижних ктений включены в костную пластинку; Б – вершина ктения с заостренной вершиной; В – шишковидные ктении дорсального поля; Г – центральный ктений.

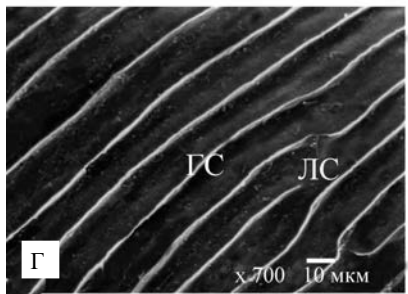
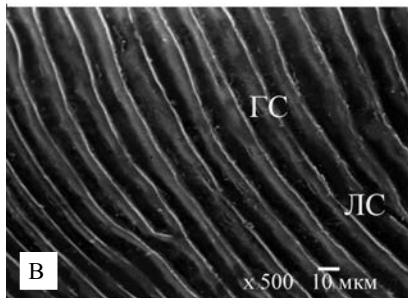
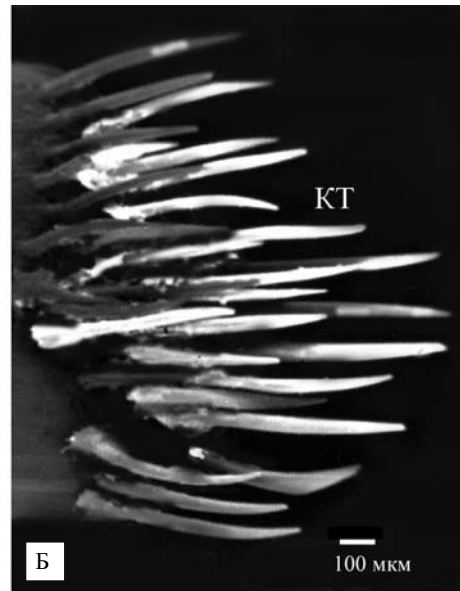
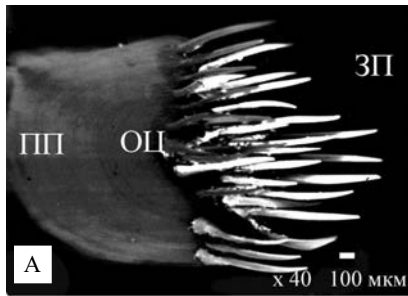


Эл. 62. Ктении каудального поля чешуи чилийского шишечника *Monocentris reedi* (Monocentridae, Beryciformes). Многие ктении обломаны, от них остались только шишковидные основания.

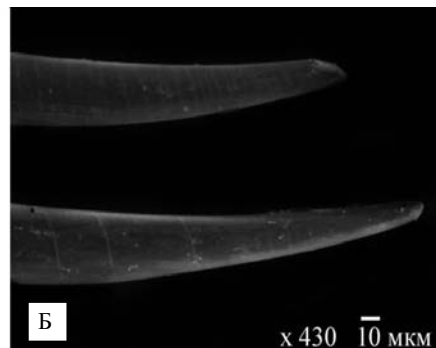
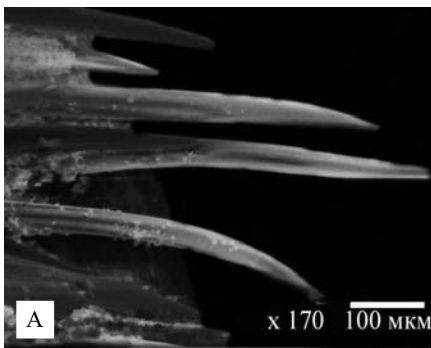




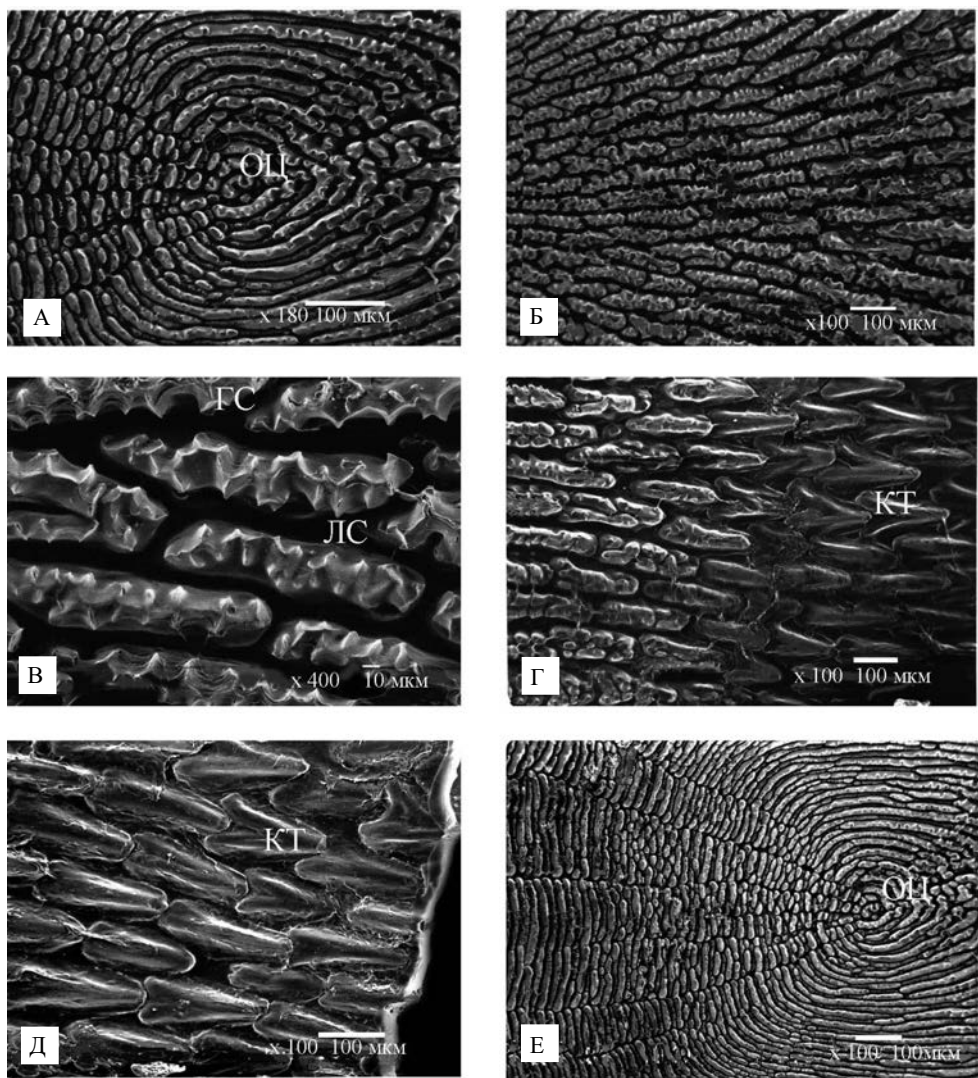
Эл. 63. Чешуя аулопа *Aulopus diactithrix* (Aulopodidae, Мустофиформес= Аулопиформес). А – общий вид; Б–В – ктении каудального поля; Г–Д – краниальное поле; Е – зубчики на склеритах краниального поля.



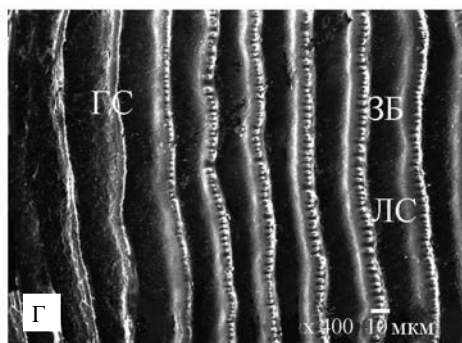
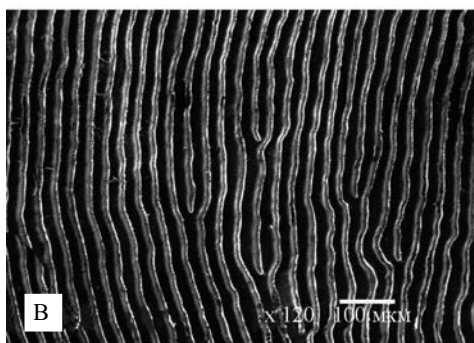
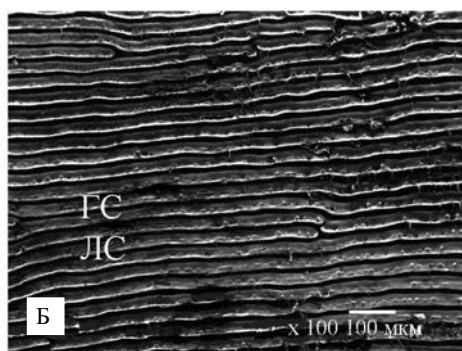
Эл. 64. Чешуя капроса *Capros aper* (Caproidae, Zeiformes). А – общий вид; на каудальном крае расположены ктении, растущие из поверхности костной пластинки; Б – каудальный край; одни ктении прямые, а другие загнуты; В, Г – краниальное поле; склериты относительно прямые, неширокие, с неярко выраженным узким гребешком, идущим по вершине склерита. Зубчики отсутствуют.



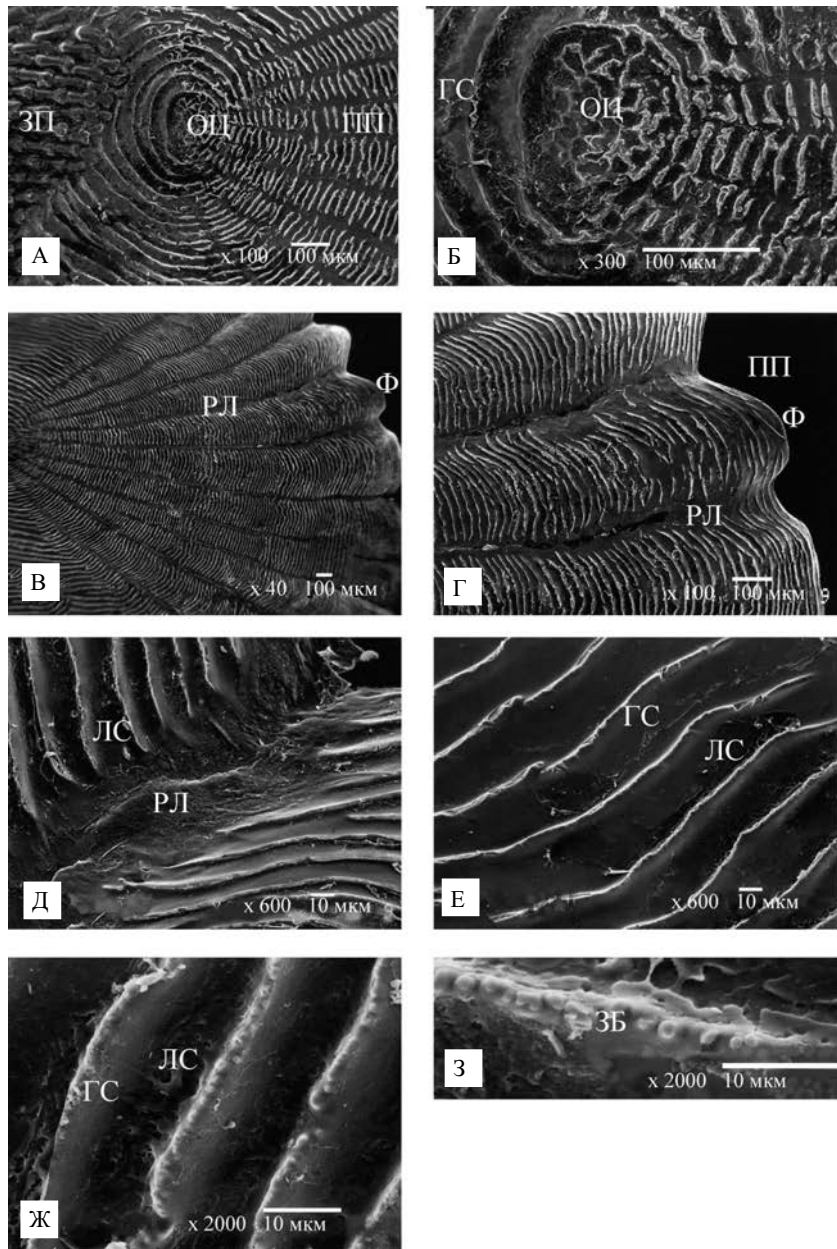
Эл. 65. Ктении чешуи капроса *Capros aper* (Caproidae, Zeiformes).



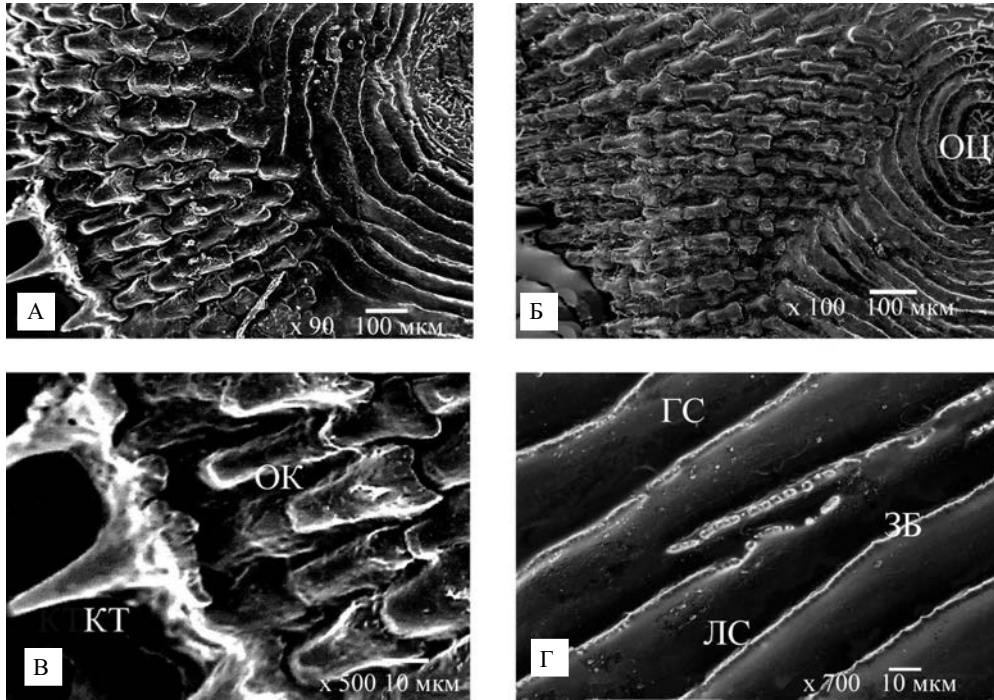
Эл. 66. Чешуя нильского окуня *Lates niloticus* № 1 (Centropomidae, Perciformes). А, Е – центральная часть и краниальное поле; радиальные каналы рассекают гладкие непрерывные или прерывистые склериты краниального поля; Б–Д – каудальное поле; склериты со сложным складчатым рельефом, тянутся не концентрическими полосами, а радиально и постепенно переходят в основания ктений (Г); ктении с двураздельным основанием, с углублением между двумя половинками, а также с заостренной вершиной; ктении располагаются радиально.



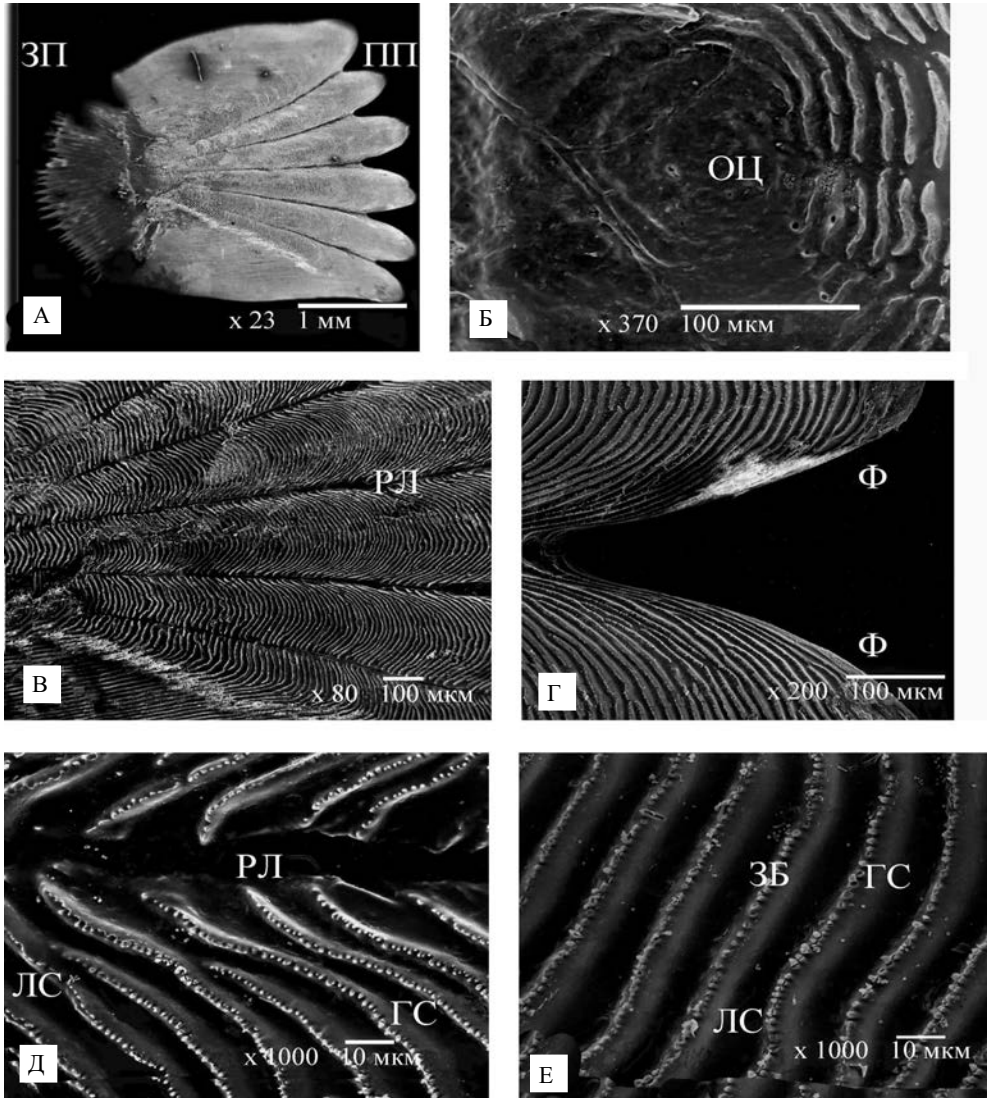
Эл. 67. Чешуя нильского окуня *Lates niloticus* № 2 (Centropomidae, Perciformes). А – дорсо-латеральная часть; некоторые радиальные лучи не достигают края чешуи; склериты слабо извитые, иногда прерывистые; Б – дорсальное поле; склериты гладкостенные и непрерывные, иногда выклиниваются; В, Г – краниальное поле; склериты извиты слабо, выклиниваются, начиная с третьего (от краниального края чешуи), имеют зубчики, которые снабжены центральной полостью и располагаются равномерно.



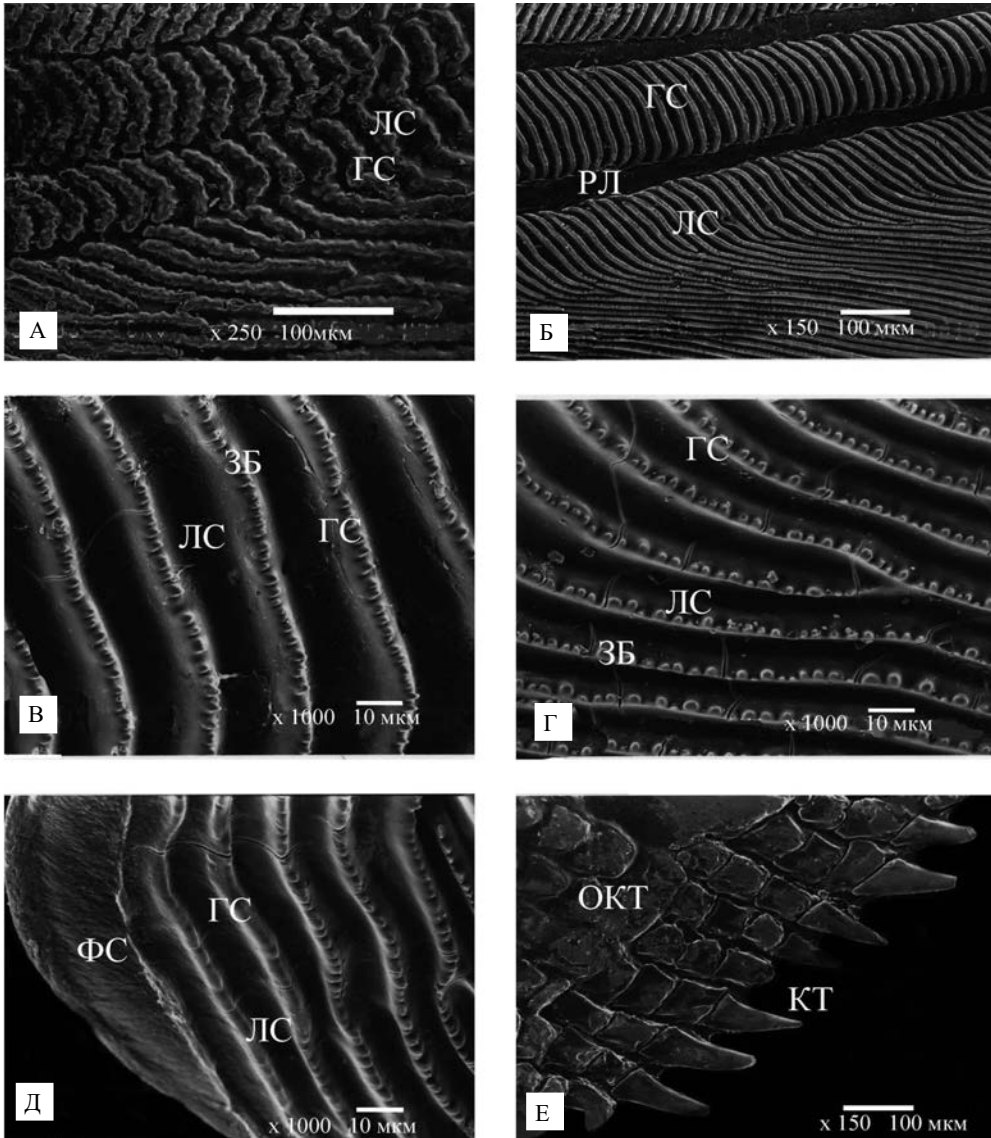
Эл. 68. Чешуя обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (Percidae, Perciformes). А, Б – центральная часть; широкие радиальные каналы без боковых стенок (Д); основания ктений почти достигают центра; Б – центр находится на стадии регенерации; В – хорошо развиты фестоны краниального поля; Г – склериты покрывают фестоны и доходят до самого краниального края чешуи; Д – радиальный луч представляет собой углубленную канавку без центральной щели, но на отдельных его участках щелевидное углубление все же имеется (Г); Е – гладкие слабоволнистые и невысокие склериты; иногда на них присутствуют пальцевидные выросты; Ж, З – склериты краниального поля; правильно расположенные низкие зубчики со стертыми вершинами и центральной полостью; некоторые зубчики имеют две вершины.



Эл. 69. Рельеф каудального поля (А–В) и зубчики склерита краниального поля (Г) обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (Percidae, Perciformes). А – радиальное расположение рядов ктений и их оснований, которые отделены от центра лишь 4–8 гладкими склеритами; основания склеритов не имеют центральной борозды, а лишь вогнуты в своей центральной части (В); в это углубление вдается вершина основания ктения, лежащего ниже; Г – зубчики склеритов краниального поля; различим дополнительный вырост склерита, покрытый зубчиками.

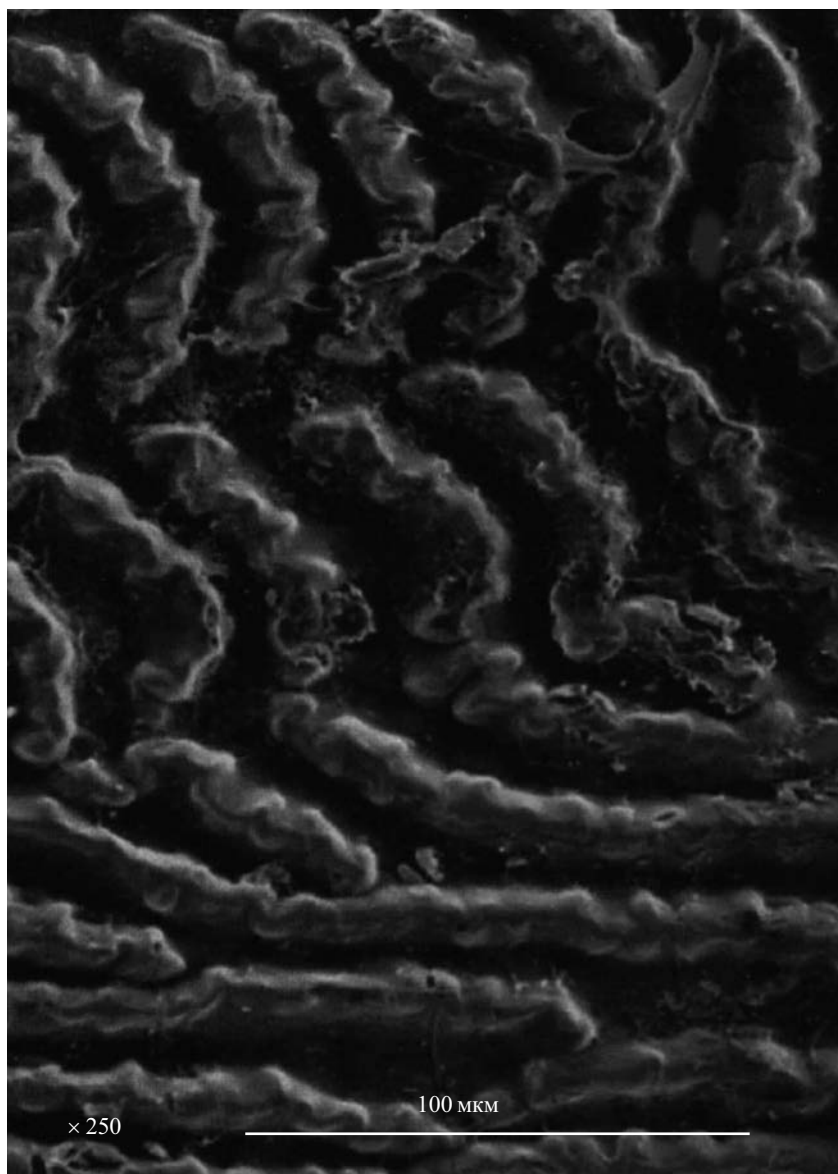


Эл. 70. Общий вид чешуи (А) и рельеф поверхности краниального поля (Б–Е) чешуи речного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae, Perciformes). А – крупные фестоны краниального поля; центр сдвинут к каудальному полю; на каудальном поле хорошо развит краевой ряд ктенийев; Б – центр гладкий, с единичными перфорациями; радиальные лучи отходят от центра, выглядят как углубления между склеритами без боковых стенок и центральной трещины; В – радиальные лучи имеют правильное расположение, расширяются к краниальному краю чешуи; Г – фестоны глубокие и покрыты склеритами не до самой вершины; Д, Е – склериты краниального поля снабжены равномерно расположенными зубчиками; зубчики со стертой вершиной, на которой видно центральное отверстие; Д – радиальный луч неодинаковой ширины, лишен боковых стенок.

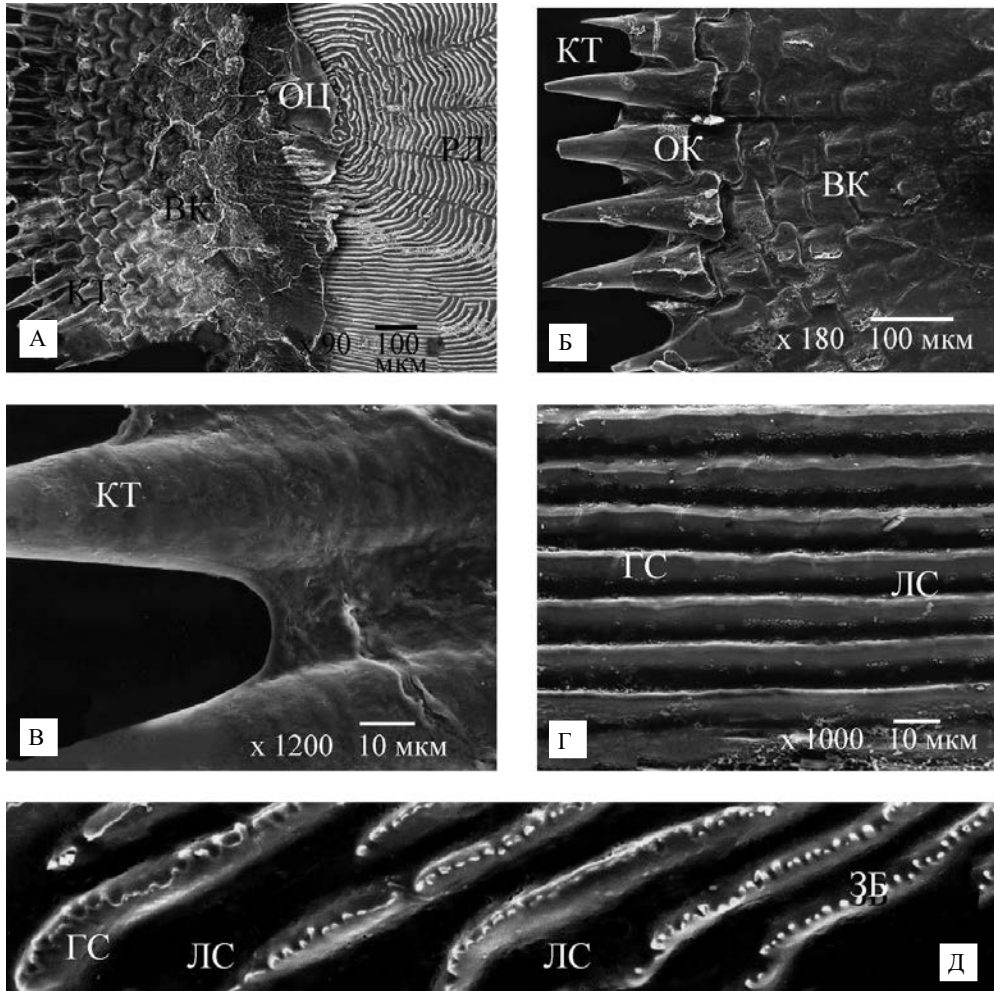


Эл. 71. Чешуя речного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae, Perciformes). А, Б – склериты разной конфигурации; А – склериты сложной складчатой конфигурации; Б – склериты, разделенные лучами; В, Г – зубчики склеритов краниального поля; Г – ветвление склерита на два хребта; Д – край краниального поля с фестоном; склериты не доходят до вершины фестона, оставляя краниальную краевую часть гладкой; зубчики покрывают вершины склеритов, начиная со второго склерита от края фестона; Е – край каудального поля с радиально расположенными ктениями; основания ктениев без раздвоений или впадин, монокристаллические, почти прямоугольной формы; краевые ктении короткие, треугольной формы.

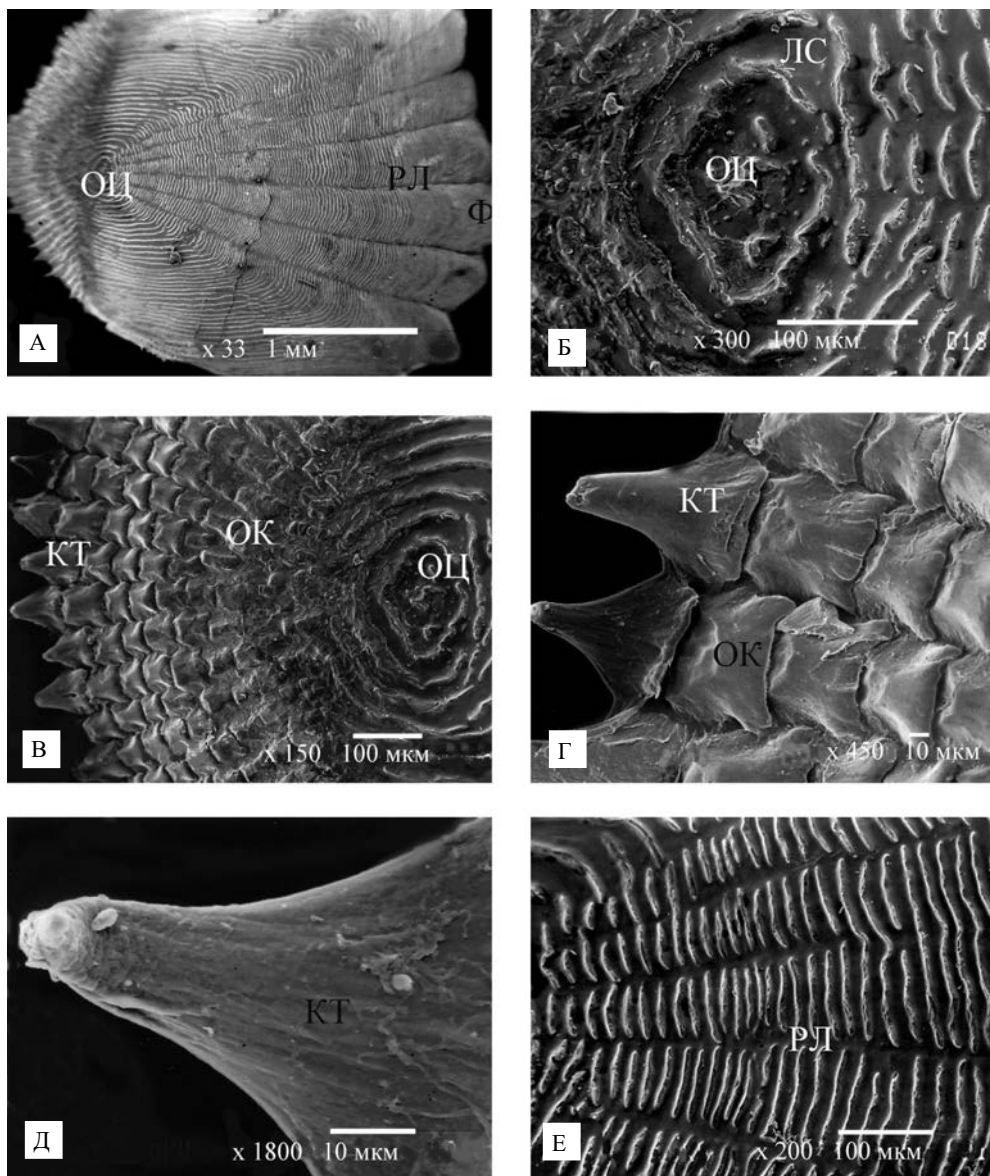




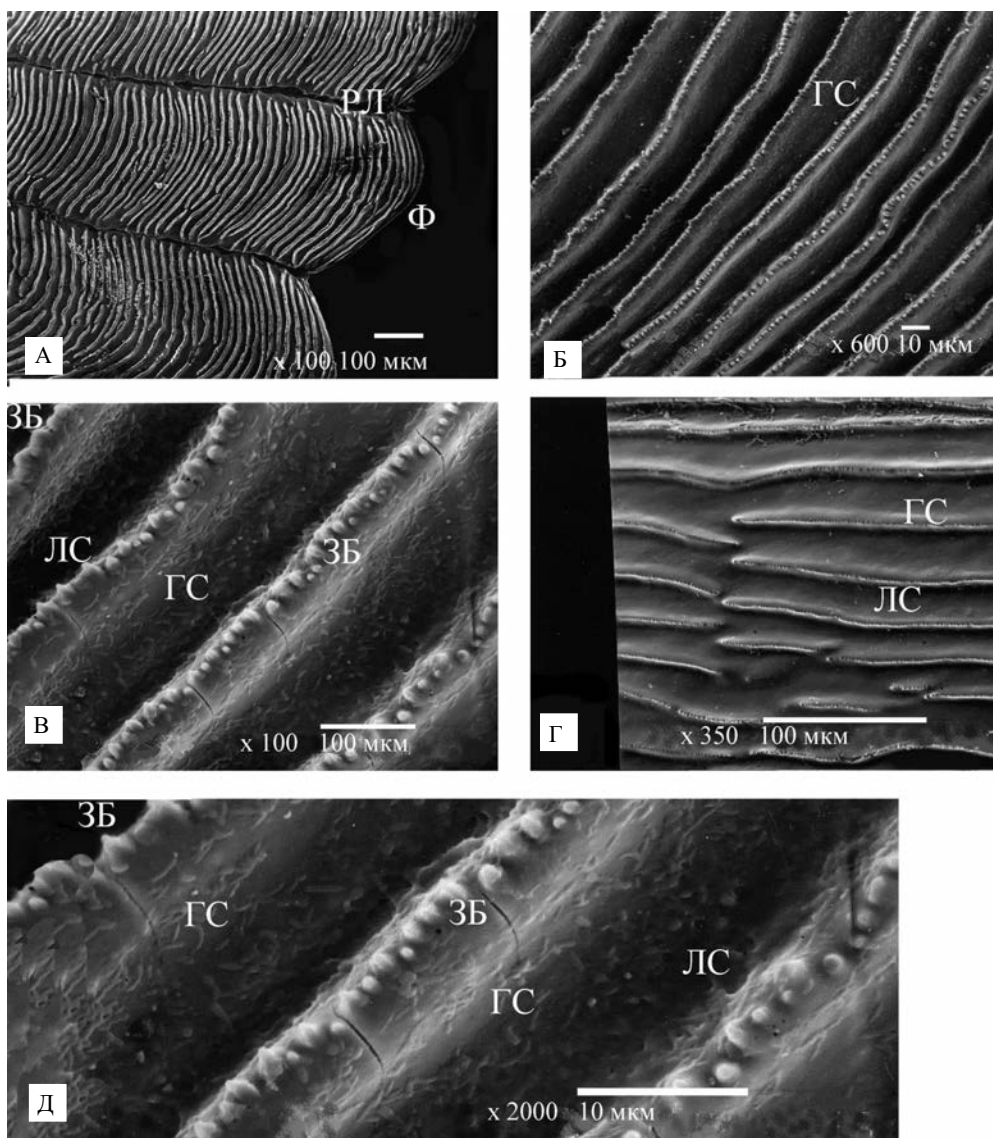
Эл. 72. Склериты чешуи речного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae, Perciformes) со сложной складчатой («жевательной») поверхностью.



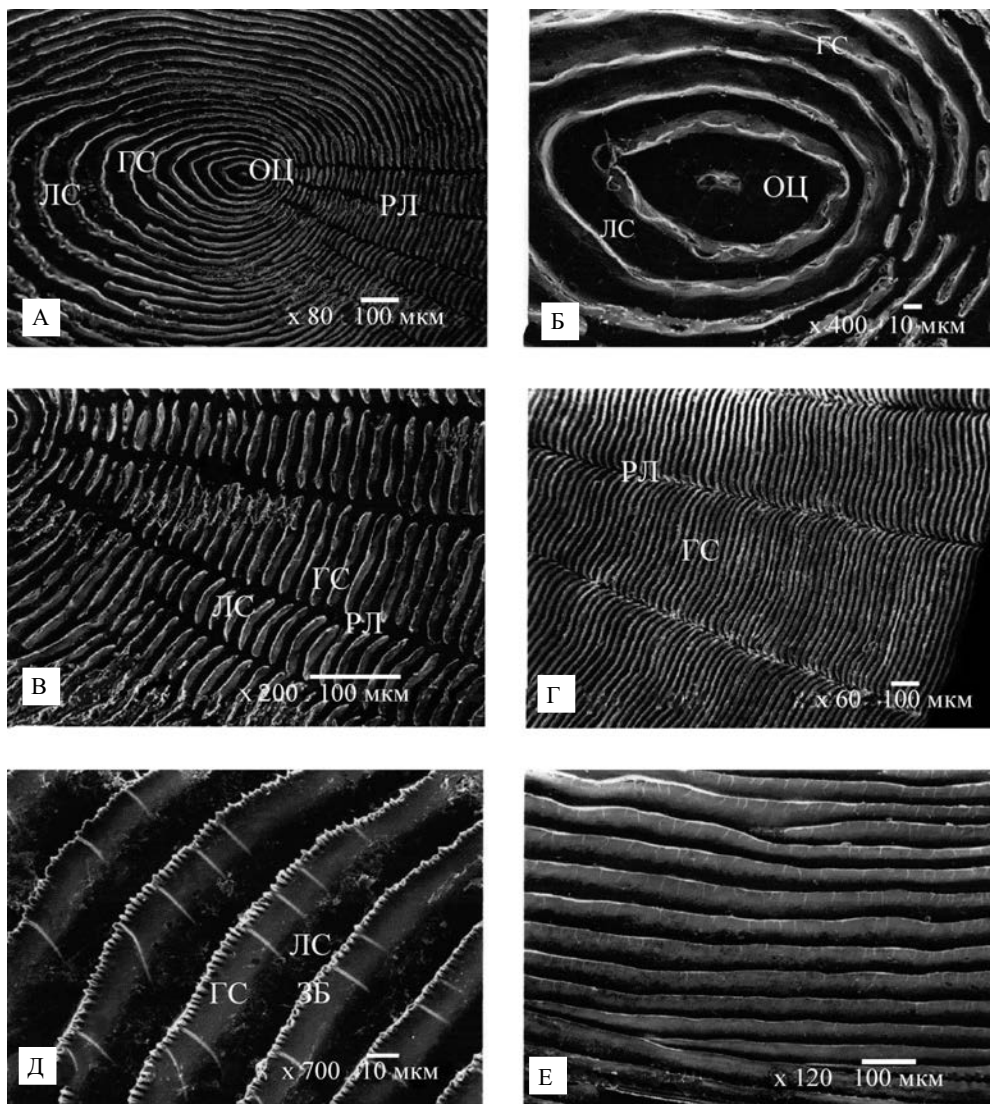
Эл. 73. Ктении каудального поля (А–В) и склериты краниального поля (Г, Д) чешуи речного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae, Perciformes). А – центральная часть и каудальное поле; заметна разница рельефа краниального и каудального полей; Б – треугольные краевые ктении с плоскими основаниями, отчетливо отделенными от костной пластины; прямоугольные плоские основания ктений (тип видоизменяющихся ктений); В – краевой ктений вырастает из костной пластины чешуи и еще не отделен от нее (сравните с Б); Г – гладкостенные склериты краниального поля; Д – зубчики склеритов краниального поля.



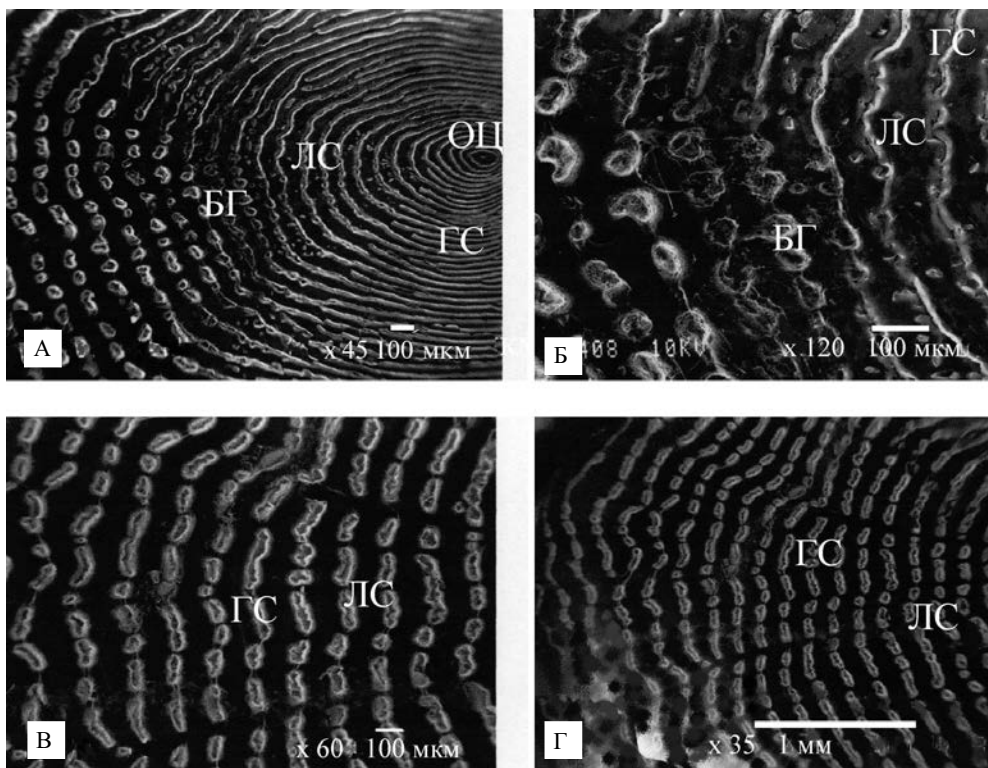
Эл. 74. Чешуя обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Percidae, Perciformes). А – общий вид; центр сдвинут к каудальному краю чешуи, радиальные каналы имеют правильное расположение; фестоны хорошо выражены; ктении радиально расположены; Б – центр; видна разница рельефа краниального и каудального полей; В, Г – каудальное поле; радиальное расположением рядов ктений; ктении имеют трапециевидное основание, пирамидальную форму; краевые ктении четко отделены от костной пластины; основания ктений сохраняют следы отпавшей вершины; Д – ктений; его негладкая поверхность имеет слоистую структуру, вершина также окружена «воротничком» из костных чешуек; Е – дорсальное поле; склериты разбиты радиальными лучами без собственных стенок; некоторые склериты не прерываются радиальными лучами.



Эл. 75. Детали строения краниального (А–В, Д) и дорсального (Г) полей чешуи обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Percidae, Perciformes). А – радиальные лучи неравномерной толщины; фестоны небольшие; склериты покрывают фестоны до самого краниального конца чешуи; Б, В – склериты краниального поля с равномерно расположенными зубчиками; зубчики варьируют от крупных копьевидных до мелких цилиндрических и лежат не на одной прямой линии; встречаются обломанные зубчики с хорошо различной центральной полостью; Г – гладкие, иногда прерывистые склериты дорсального поля; заметен волнистый гребешок, идущий по вершине склерита.

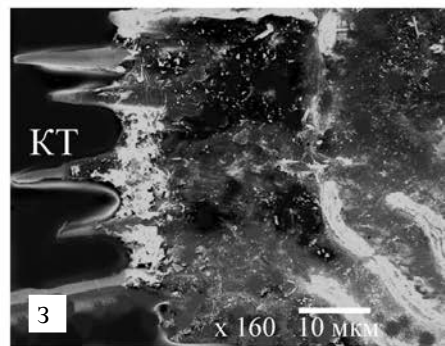
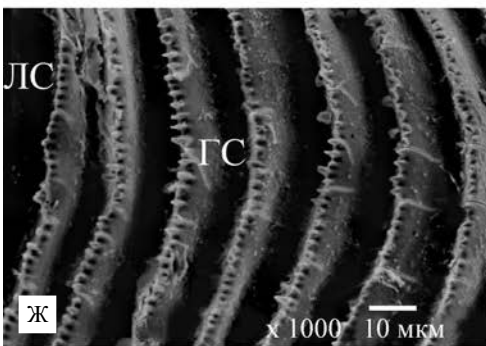
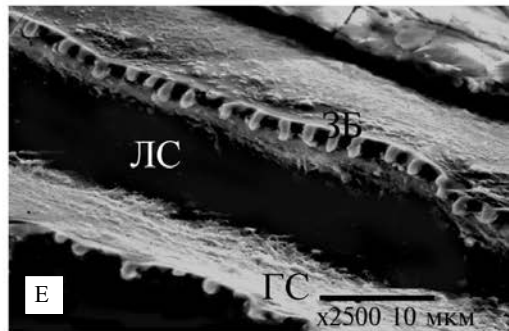
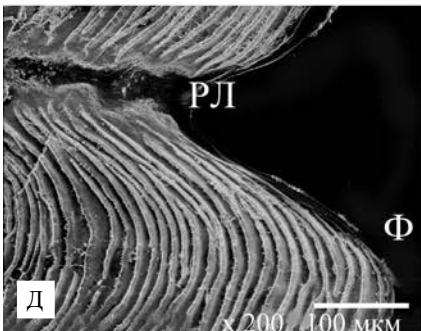
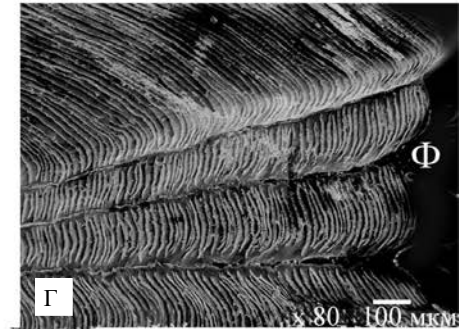
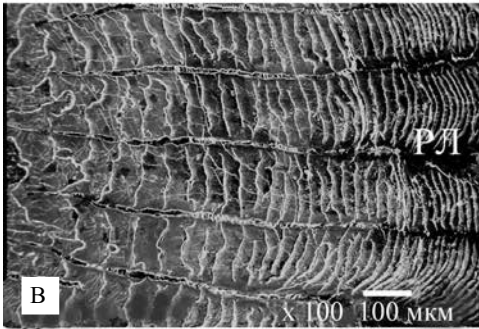
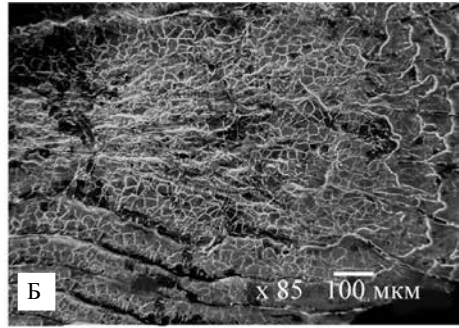
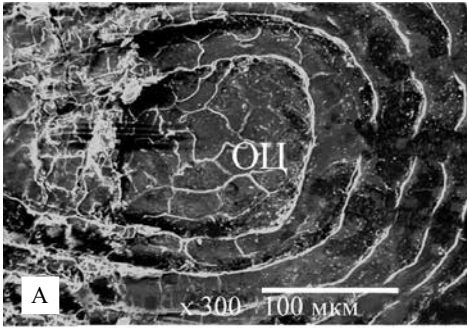


Эл. 76. Чешуя нильской тилапии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae, Perciformes). А, Б – центральная часть; различный рельеф краниального и каудального полей возле центра; центр гладкий, но в середине имеется костное утолщение; склериты с волнистыми вершинами; В–Д – краниальное поле; радиальные лучи непостоянной ширины, без боковых стенок; склериты слабо волнистые, снабжены зубчиками; зубчики располагаются равномерно, врастают в боковые стенки склерита; Е – вентральное поле; гладкие, слабоволнистые склериты.

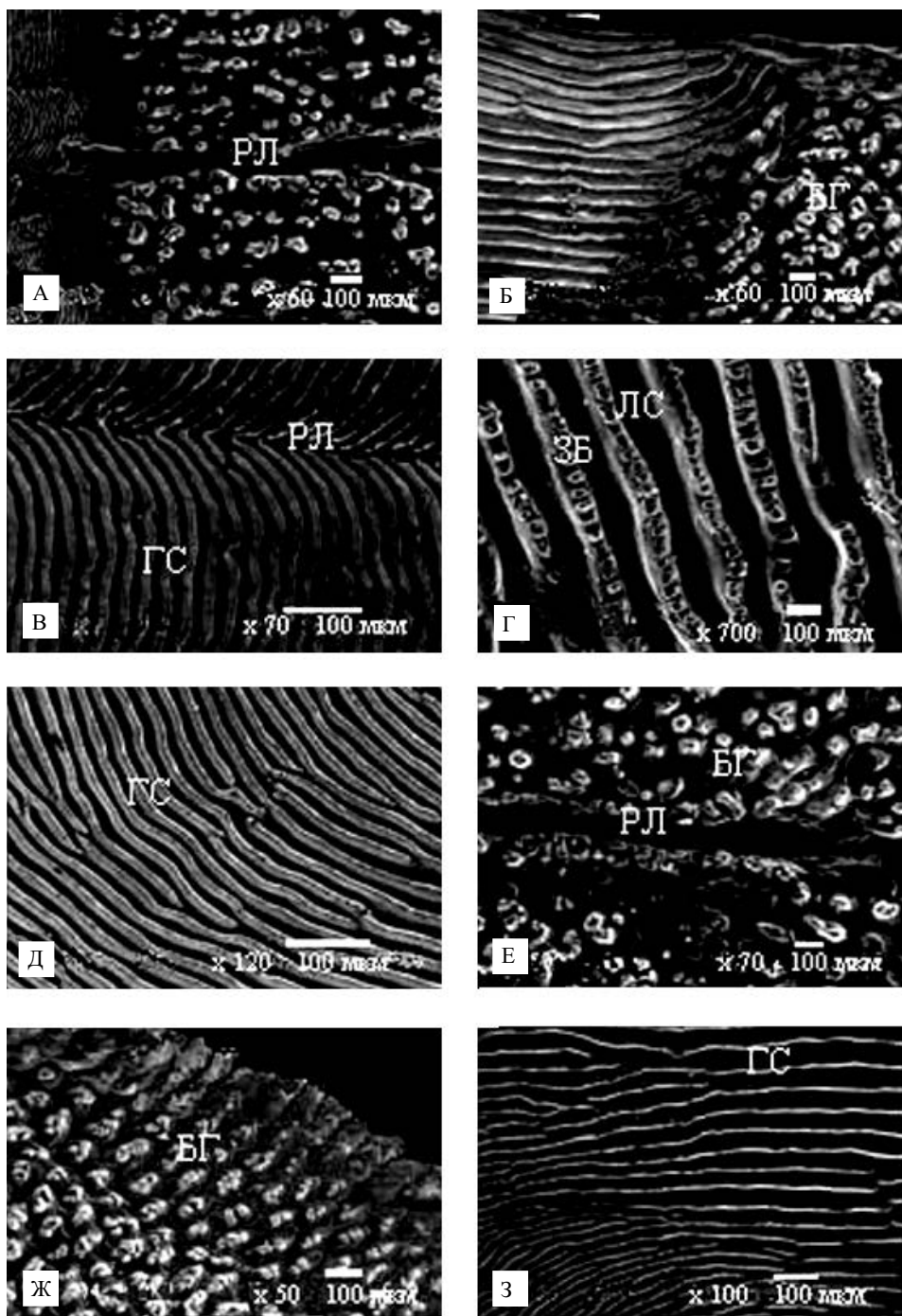


**Эл. 77.** Преобразование склеритов в грануляцию на каудальном поле чешуи нильской тилапии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae, Perciformes). А – центральная часть и каудальное поле; на нешироком секторе каудального поля виден переход непрерывных склеритов в фрагменты-бугорки; заметно выклинивание склеритов на границе между краниальным и каудальным полями и, соответственно, расширение ложбин между склеритами на каудальном поле; Б Г – каудальное поле; форма бугорков изменчива; степень их обособленности меняется к каудальному краю чешуи: возле центра они еще связаны в «бусы», ближе к каудальному краю бугорки разрозненны.

**Эл. 78.** Чешуя морского окуня *Sebastes marinus* (Scorpaenidae, Scorpaeniformes). А – центральная часть; склериты находятся на большом расстоянии один от другого, прерываются радиальным лучом; Б – краниальное поле; вероятно, проходит процесс регенерации разрушенной пластины чешуи; В – радиальные лучи идут почти параллельно, не расходятся; они имеют разную ширину и собственные валиковидные стенки; Г, Д – край краниального поля с фестонами; фестоны закруглены по-разному; склериты покрывают самый краниальный край фестона; радиальный луч имеет неодинаковую ширину и собственные боковые стенки (Д); Е, Ж – склериты краниального поля с остроконечными зубчиками; боковые стороны зубчиков врастают в боковые стенки склерита; З – край каудального поля; ктении располагаются в один ряд, имеют неодинаковую высоту, шиловидные.

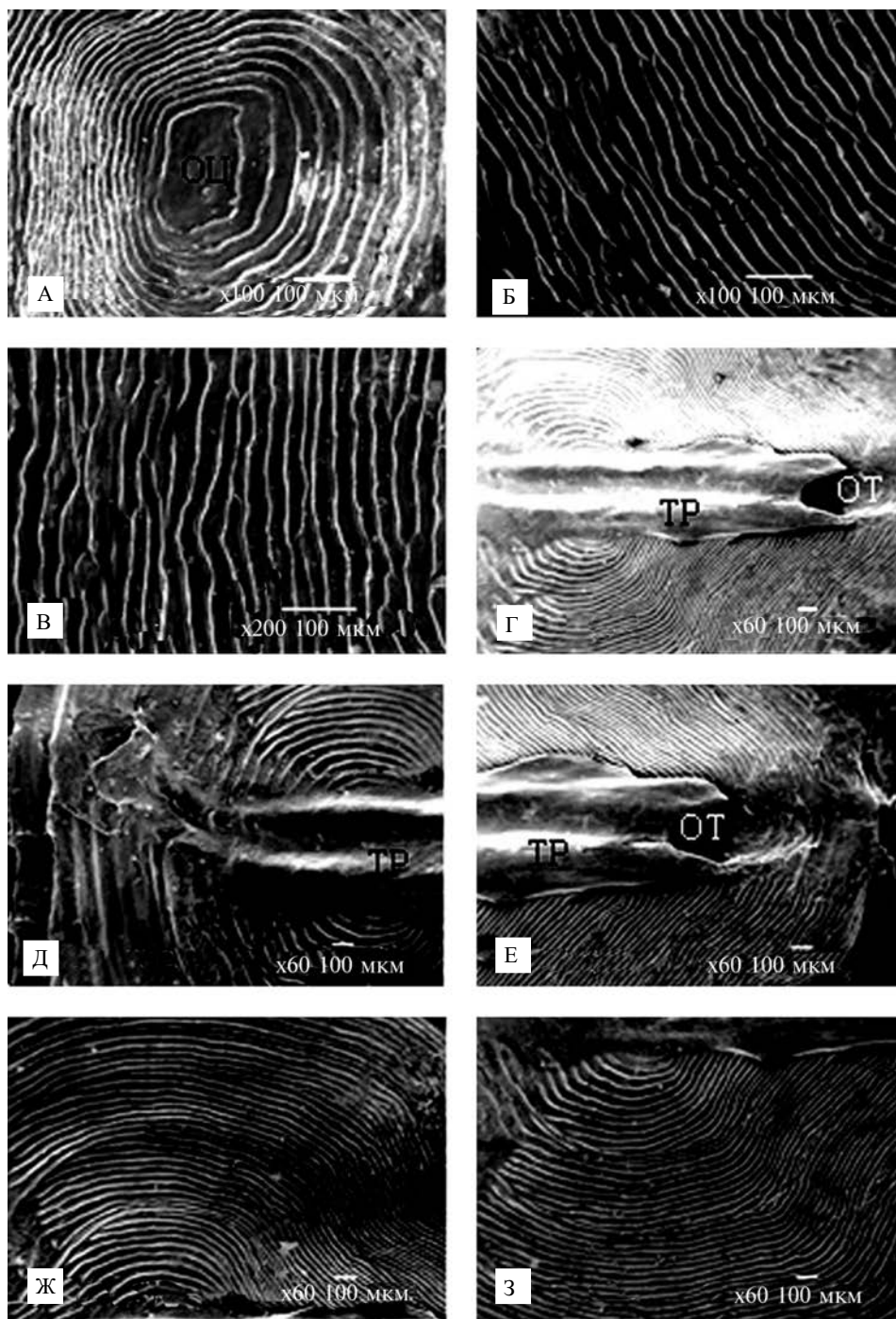


Эл. 78.

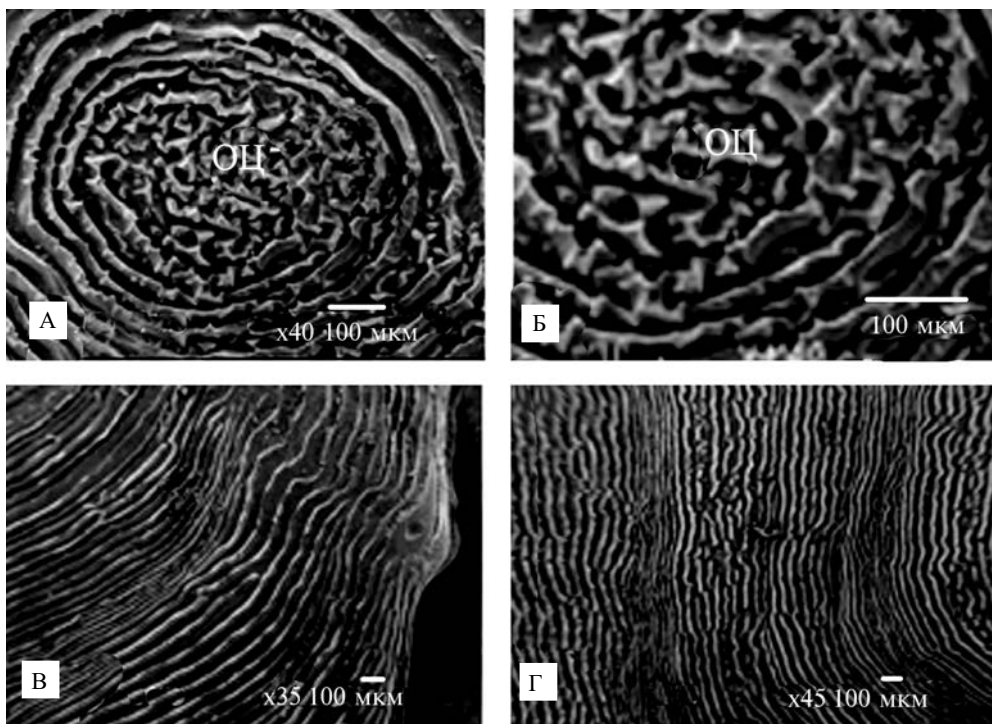


Эл. 79. Чешуя пелингаса *Liza haematocheila* (Mugilidae, Mugiliformes). А, Б – центральная часть, различные по рельефу краниальное и каудальное поля; В–Д – краниальное поле с хорошо выраженными склеритами и зубчиками на них; Д, Ж – каудальное поле с бугорчатым рельефом; З – дорсальное поле с мелкими гладкостенными склеритами, хорошо видно выклинивание склеритов.

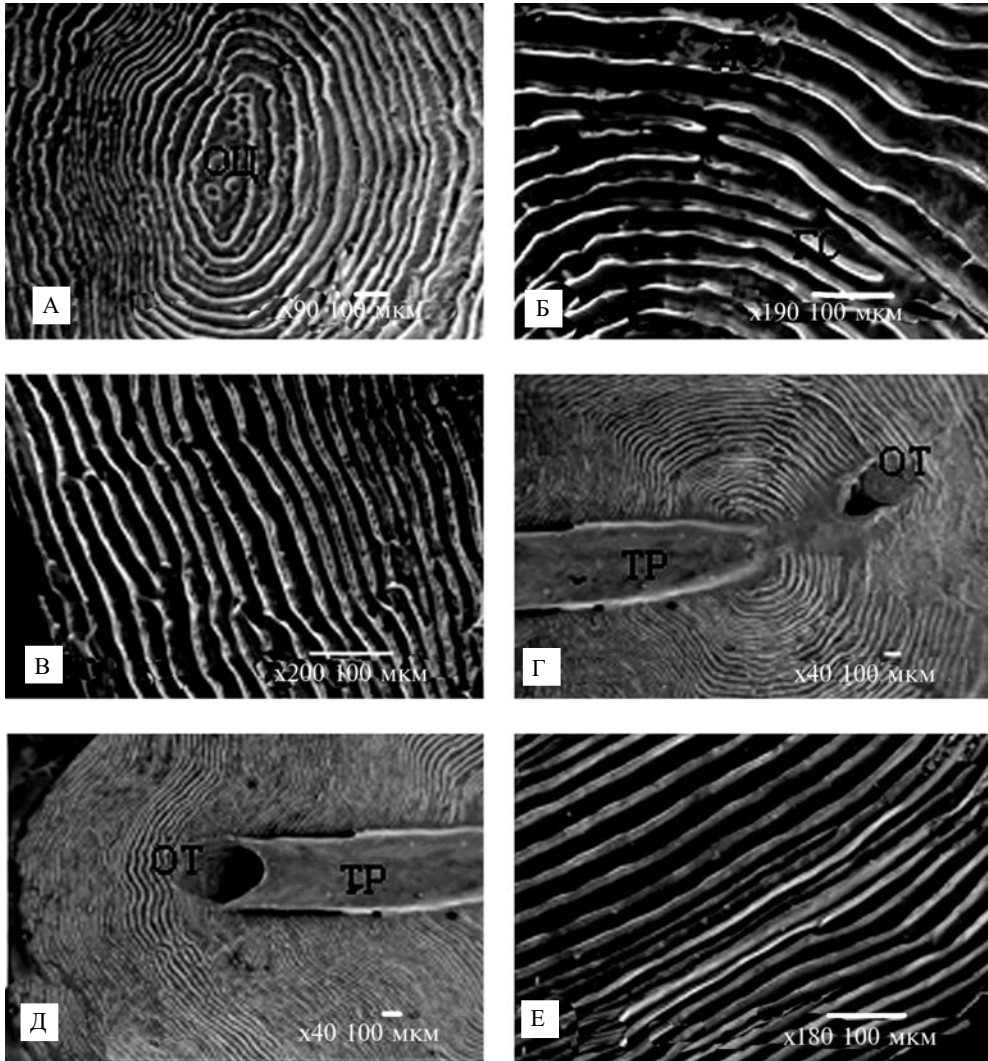




Эл. 80. Чешуя байкальского омуля *Coregonus autumnnalis* (Coregonidae, Salmoniformes). А – центральная часть; Б, В – краниальное поле; Г–Е – чешуя боковой линии; отверстие костной трубки находится на каудальном поле; Ж – дорсальное поле, выше костной трубки, слева хорошо заметно выклинивание склеритов; З – вентральное поле, ниже костной трубки. Описание в тексте.



Эл. 81. Чешуя чира *Coregonus nasus* (Coregonidae, Salmoniformes). А, Б – центральная часть; сложный рельеф поверхности показывает, что чешуя находится в стадии регенерации; В, Г – склериты на разных участках чешуи.



Эл. 82. Чешуя пеляди *Coregonus peled* (Coregonidae, Salmoniformes). А – гладкая центральная часть; Б, В, Е – склериты в разных участках чешуи; Г–Е – чешуя боковой линии; костная трубка имеет отверстие на каудальном конце.