

ХРОМАТОФОРЫ И ОКРАСКА РОГОВИЦЫ РЫБ ЯПОНСКОГО МОРЯ

А. Г. ГАМБУРЦЕВА, В. П. ГНЮБКИНА, С. Л. КОНДРАШЕВ, О. Ю. ОРЛОВ

*Группа сравнительной физиологии нервной системы Института биологии моря
ДВНЦ АН СССР, Владивосток 690022*

У 51 вида рыб Японского моря исследовали распространенность переменной окраски роговицы глаза, ранее описанной для бурого терпуга. Установлено, что специализированные хроматофоры, обеспечивающие окрашивание на свету роговицы в желтый и оранжевый цвета, имеются у 26 видов, принадлежащих семействам Bathymasteridae, Stichaeidae, Zoarcidae, Hexagrammidae, Cottidae, Hemitriptidae, Blepsiidae, Cyclopteridae и Tetraodontidae. Дан сравнительный анализ морфологии роговичных хроматофоров и их распределения в роговицах разных рыб. Обсуждаются возможные взаимоотношения роговичных и дермальных хроматофоров.

Chromatophores and changeable coloration of cornea of fishes from the Sea of Japan. A. G. Gamburtseva, V. P. Gnyubkina, S. L. Kondrashev, O. Yu. Orlov (Group of Comparative Physiology of Nervous System, Institute of Marine Biology, Far East Science Center, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok 690022)

In 51 species of fish from the Sea of Japan there was investigated a distribution of the phenomenon of the corneal changeable coloration, earlier described for *Hexagrammos octogrammus*. A changeability of corneal coloration due to the presence of specialized chromatophore type was established in 26 species belonging to Bathymasteridae, Stichaeidae, Cyclopteridae, Zoarcidae, Hexagrammidae, Cottidae, Hemitriptidae, Blepsiidae and Tetraodontidae families. The morphology of corneal chromatophores and their location in cornea was compared in different species. Possible relations between corneal and dermal chromatophores are discussed.

Обнаруженная недавно способность роговицы некоторых видов морских рыб менять свою окраску в зависимости от освещения может быть отнесена к числу интереснейших особенностей зрения рыб. Это явление состоит в том, что роговица благодаря присутствию в ней хроматофоров особого типа, названных нами красящими клетками роговицы (ККР), обладает способностью изменять свою окраску от бесцветной в темноте до желтой или красной на ярком свете (Орлов, 1974; Орлов и др., 1974; Орлов, Гамбургцева, 1976; Orlov, Gamburtseva, 1976).

Наличие в оптических средах глаза (в роговице, хрусталике, стекловидном теле и даже сетчатке) желтой или оранжевой окраски характерно для многих видов животных с хорошо развитым зрением, обитающих в условиях высокой освещенности, в частности для дневных наземных позвоночных и мелководных рыб. Оно рассматривается как средство повышения остроты зрения и контрастности изображения за счет устранения хроматической аберрации оптики глаза и влияния голубой вуали, связанной с рассеянием света на вне- и внутриглазных средах (Walls, 1942). Изменяемость окраски роговицы некоторых рыб, до последнего времени остававшаяся незамеченной при изучении их зрительного аппарата, представляет собой интересную биологическую адаптацию, позволяющую использовать все выгоды, создаваемые цветными светофильтрами при ярком освещении, и избежать нежелательной потери света при пониженной освещенности.

Совершенно естественный интерес представляет вопрос, насколько

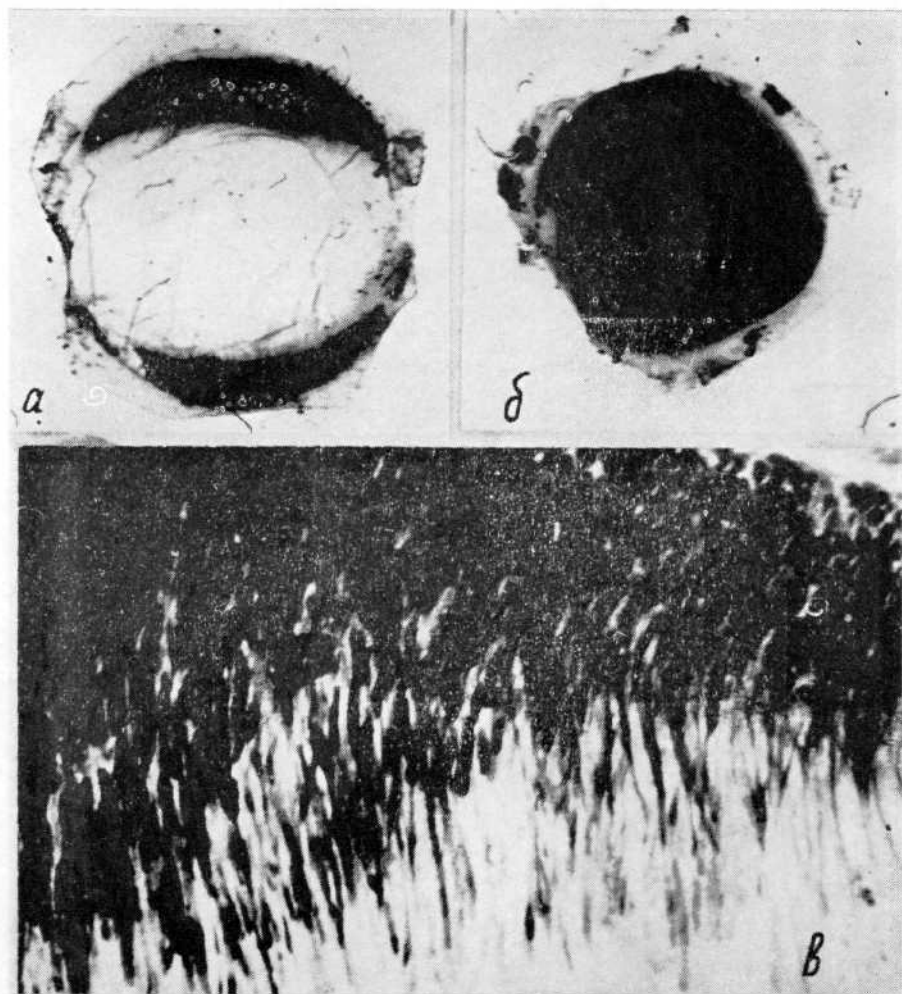


Рис. 1. Роговица бурого терпуга.

а — препарат роговицы при темновой адаптации, в верхней и нижней частях роговицы видны скопления тел красящих клеток; б — препарат роговицы при световой адаптации, зрачковая зона интенсивно окрашена; в — участок скопления тел клеток с отростками. Об. 10X

ко широко распространено это явление, первоначально изученное и описанное на буром терпуге и близких ему видах. С этой целью нами были исследованы рыбы (51 вид), обитающие главным образом в зал. Петра Великого Японского моря.

Материал и методика

При изучении окраски роговицы изготовляли тотальные препараты. Для этого у глаза, взятого от свежпойманной рыбы, удаляли наружную дермальную роговицу, осторожно срезали переднюю стенку глазного яблока и удаляли радужину и хрусталик. Затем очищенную роговицу помещали на предметное стекло в физиологический раствор для непосредственного изучения под световым микроскопом или же заключали в глицерин-желатин после фиксации в 3%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере. Фотографирование препаратов осуществлялось под микроскопом с фотонасадкой МФН-3, а при малых увеличениях — с дополнительным тубусом и объективом Индустар-50.

Для выявления способности роговицы изменять свою окраску исследовали тотальные препараты, полученные от рыб, содержащихся в условиях интенсивного освещения (световая адаптация), и от рыб, находившихся в полной темноте в течение 2 ч (темновая адаптация). Видовая номенклатура нами принята по Таранцу (1937), Линдбергу (1971) и Линдбергу и Красюковой (1975).

Результаты

У 22 видов рыб роговица оказалась полностью бесцветной и не содержала хроматофоров. У трех видов — красноперки-угая *Leuciscus brandti*, япономорской скумбрии *Scomber japonicus* и пиленгаса *Mugil so-iui* — в роговице присутствовали хроматофоры, расположенные по самой периферии и не способные изменять ее окраску. У 26 видов роговица была окрашена в желто-оранжевые тона различной интенсивности и обладала способностью изменять цвет в зависимости от условий освещения.

Как уже отмечалось, изменяемая окраска роговицы была обнаружена и наиболее полно изучена у бурого терпуга. У него это явление выражено наиболее ярко и роговица содержит все морфологические элементы, принимающие участие в образовании цветных «очков». Поэтому изложение материала мы начинаем с этого, во многом типичного, представителя.

Бурый терпуг *Hexagrammos octogrammus*. Распределение пигментации в роговице терпуга наглядно иллюстрируется фотографиями (рис. 1; см. вкл. I). Они сделаны с использованием сине-зеленого светофильтра СЗС 22, не пропускающего красных лучей, вследствие чего оранжево-красная пигментация передается как интенсивно черная.

При темновой адаптации весь пигмент находится в телах ККР, и центральная часть роговицы выглядит совершенно бесцветной (рис. 1, а, см. вкл. I). Роговица светоадаптированной рыбы имеет ярко-красную окраску (рис. 1, б; см. вкл. I), которую ей придает сеть отростков ККР, содержащих распространившиеся по ним каротиноидные пигменты. Тела ККР диаметром 60—80 мкм расположены в несколько слоев в серповидных скоплениях в верхней и нижней частях роговицы (рис. 1, а). Они имеют колбообразную форму и переходят в единственный у каждой клетки лентовидный отросток, который тянется вертикально через оптическую зону роговицы (рис. 1, в; см. вкл. I).

У бурого терпуга имеются клетки двух типов — красные и желтые, причем разница в их цвете определяется присутствием различных пигментов (Орлов, Гамбурцева, 1976). Скорость изменения окраски роговицы в экспериментальных условиях при смене прямого солнечного освещения на полную темноту (или наоборот) занимает около 1 ч. При этом желтые клетки начинают первыми реагировать на изменение

освещения, придавая роговице ее переходный желтый цвет. В зонах скопления клеточных тел помимо красящих клеток, образующих переменный внутрироговичный цветной светофильтр, имеются типичные хроматофоры, встречающиеся в кожных покровах. Это многоотростчатые, звездчатые меланофоры и немногочисленные эритрофоры; в поверхностном слое серповидного скопления присутствуют еще и иридофоры.

Сходное строение «очков» имеет близкий вид — пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri*, красящие клетки которого, в отличие от ККР бурого терпуга, имеют желтый и оранжевый цвет, а роговица светоадаптированной рыбы — желто-оранжевую окраску. По-видимому, такой же способностью менять окраску обладает и роговица курильского терпуга *Hexagrammos lagoscephalus*, в роговице которого, как и у бурого терпуга, имеются красные и желтые красящие клетки¹.

Южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus*. Роговица светоадаптированного дноперого терпуга имеет желтую окраску. Красящие клетки в основном желтые, но есть и небольшое количество оранжевых, формой и размерами сходных с ККР бурого терпуга. Они расположены по всей окружности роговицы, но их число заметно увеличивается в нижней и еще более в верхней частях. Красящие клетки роговицы снаружи закрыты слоем крупных сильно разветвленных меланофоров (рис. 2, а; см.: вкл. II). Среди них располагаются и крупные ветвистые эритрофоры.

У исследованных нами видов рыб из семейства рогатковых (Cottidae) роговица не имеет такой интенсивной окраски, какая характерна для большинства терпугов. Часто она бывает окрашена преимущественно в верхней части.

Бычок Стеллера *Myoxocephalus stelleri*. Роговица на свету светло-оранжевая. Красящие клетки — желтые и оранжевые, причем оранжевых больше. Они расположены по окружности роговицы и значительно увеличиваются в числе в верхней и нижней ее частях. Тела клеток размером 20—25 мкм переходят, практически не сужаясь, в широкие отростки, тянущиеся почти до центра роговицы (рис. 2, б; см. вкл. II). За слоем красящих клеток на самой периферии роговицы находятся темно-красные эритрофоры, имеющие небольшое число отростков. Часто один отросток у этих клеток бывает более длинным и тянется вдоль отростков ККР.

Сходный характер строения и расположения роговичных хроматофоров имеют три других исследованных представителя рода *Myoxocephalus* — бычок Брандта *M. brandti*, многоиглый бычок *M. polyacanthocephalus* и бычок-як *M. jak*. Несколько необычный вид имели хроматофоры одного из глубоководных представителей этого рода, точную видовую принадлежность которого установить не удалось. У него тела клеток (диаметром около 30 мкм) переходят в тонкий отросток, который затем расширяется в широкую ленту, размерами 0,1×1 мм (рис. 3, а).

Шлемоносный бычок *Gymnocanthus galeatus*. Роговица окрашена в светло-желтый цвет только по периферии. Красящие клетки расположены в верхней и нижней частях роговицы. Их два типа: желтые, имеющие хорошо выраженное тело и длинный отросток, тянущийся к центру роговицы, и расположенные ближе к периферии

¹ Исследование роговицы у этого вида проводилось на препаратах, приготовленных из глаз свежемороженых рыб, выловленных со значительной глубины, судя по термоадаптированному состоянию роговицы. Так как в литературе (Рутенберг, 1962) глаза бурого и курильского терпугов описываются как «рубиново-красные» и «вишнево-красные», то очевидно, что в обоих случаях речь идет об одном и том же явлении.

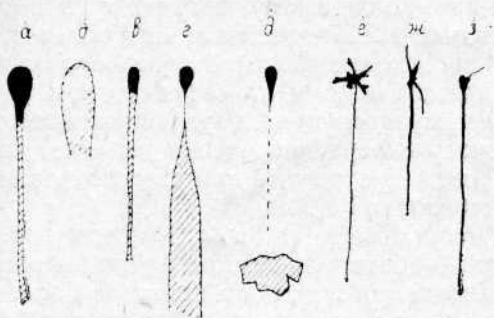


Рис. 3. Типы хроматофоров, входящих в состав цветных «очков».

а — д — красящие клетки различной формы;
е — з — эритрофоры с удлиненными отростками

мелкие красные клетки с небольшим числом отростков. Изредка встречаются крупные эритрофоры с большим числом отростков. Меланофоры отсутствуют.

Практически такая же картина наблюдается в роговице у близкого вида — нитчатого бычка *Gymnocanthus pistilliger*.

Двурогий бычок *Enophrus dicercaus*. Роговица светоадаптированного бычка по периферии имеет желтую окраску, интенсивность которой к центру роговицы значительно убывает. Тела ККР располагаются в двух серповидных скоплениях. Красящие клетки с желтым пигментом имеют широкие лентовидные отростки, тянущиеся к центру. По периферии роговицы расположено большое число мелких красных клеток, отчасти напоминающих эритрофоры, но имеющих небольшое (1—3) число отростков. Среди них встречаются и типичные эритрофоры. Меланофоров немного, они крупные и имеют небольшое число длинных отростков.

Элегантный бычок *Bero elegans*. У светоадаптированного бычка верхняя половина роговицы имеет слабооранжевую окраску. ККР расположены главным образом в верхней части роговицы, в нижней их значительно меньше. Красящие клетки — желтые и красные, типичного облика, с хорошо выраженным телом и одним отростком. Диаметр тела клеток около 40 мкм. Красные клетки лежат под слоем желтых и ближе к периферии роговицы, их примерно в два раза меньше, чем желтых. По краю роговицы расположены в небольшом количестве эритрофоры. Меланофоры отсутствуют.

Красный бычок *Alcichthys elongatus*. Роговица по периферии оранжевая, в центре — светло-желтая. Красящие клетки — желтые и красные. Их тела расположены по окружности роговицы с некоторым увеличением количества в верхней и нижней частях. При этом тела желтых клеток находятся ближе к центру роговицы, а тела красных — ближе к периферии. За скоплением красящих клеток располагаются эритрофоры со многими отростками и небольшое число меланофоров (рис. 2, в; см. вкл. II).

Получешуйный бычок Гильберта *Hemilepidotus gilberti*. Совершенно своеобразная картина обнаружена при исследовании роговицы этой рыбы. На тотальном препарате темноадаптированная роговица имеет обычный вид (рис. 4, а, в; см. вкл. III): тела ККР расположены по окружности роговицы, к периферии от них — небольшое число эритрофоров, а меланофоры отсутствуют. Красящие клетки двух типов — крупные (85 мкм) оранжевые и мелкие желтые. Тела ККР плавно переходят в широкие лентовидные отростки, внутри которых часто встречаются крупные вакуоли.

Необычная картина наблюдается на препарате светоадаптированной роговицы (рис. 4, б, г; см. вкл. III). Вся роговица заполнена оранжевыми «клочками» неправильной формы, имеющими 150—250 мкм в поперечнике. Тел типичных оранжевых красящих клеток в проходящем

свете при этом не видно, так как, по-видимому, пигмент из них переходит в эти «клочки». К сожалению, из-за недостатка материала нам пока не удалось выяснить, как происходит такое перераспределение пигмента. Возможно, отросток каждой клетки на определенном расстоянии от тела оканчивается резервуаром, куда перемещается весь пигмент (рис. 3, д). Такой характер перераспределения пигмента присущ только оранжевым клеткам, тогда как желтые при световой адаптации имеют вид, характерный для типичных ККР.

Волосатый бычок *Hemitripterus villosus*. Роговица по периферии светло-желтая, в центре — почти бесцветная. Хроматофоры всех типов расположены по окружности роговицы, их немного. Более плотные скопления хроматофоров образуются в верхней и нижней частях роговицы. По ее периферии располагаются мелкие оранжевые клетки с 1—3 короткими отростками. Там же находятся эритрофоры и крупные меланофоры, имеющие длинные разветвленные отростки.

Бычок-бабочка *Blepsias cirrhosus*. Роговица на свету желтая. Красящие клетки — желто-оранжевые, расположены по всей окружности роговицы с незначительным преобладанием вверху и внизу нее. Тела ККР (30—40 мкм) имеют вытянутую или колбообразную форму и один длинный отросток. Меланофоры и эритрофоры встречаются в незначительном количестве.

Круглопер тихоокеанский *Eumicrotremus pacificus*. Роговица имеет слабо-желтую окраску только на периферии. ККР мало. Они расположены по окружности, образуя небольшие скопления вверху и внизу. Красящие клетки желтые, их тело имеет около 40 мкм в диаметре и переходит в длинный лентовидный отросток. Среди желтых клеток есть некоторое количество оранжевых; они скорее напоминают эритрофоры, так как их форма не типична для ККР. В верхней части роговицы расположены крупные меланофоры. Типичные эритрофоры отсутствуют.

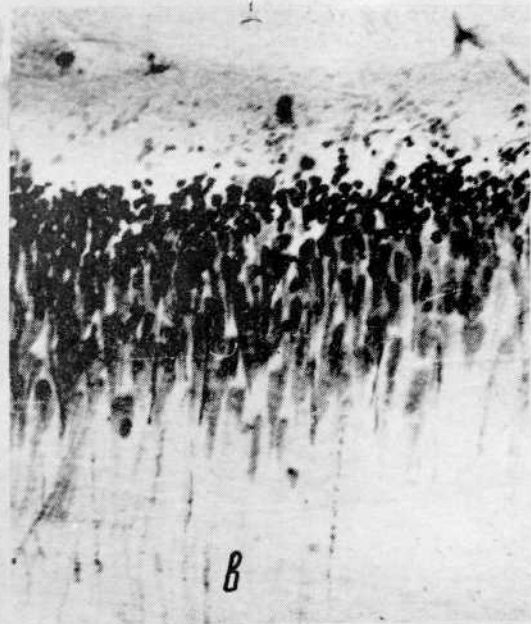
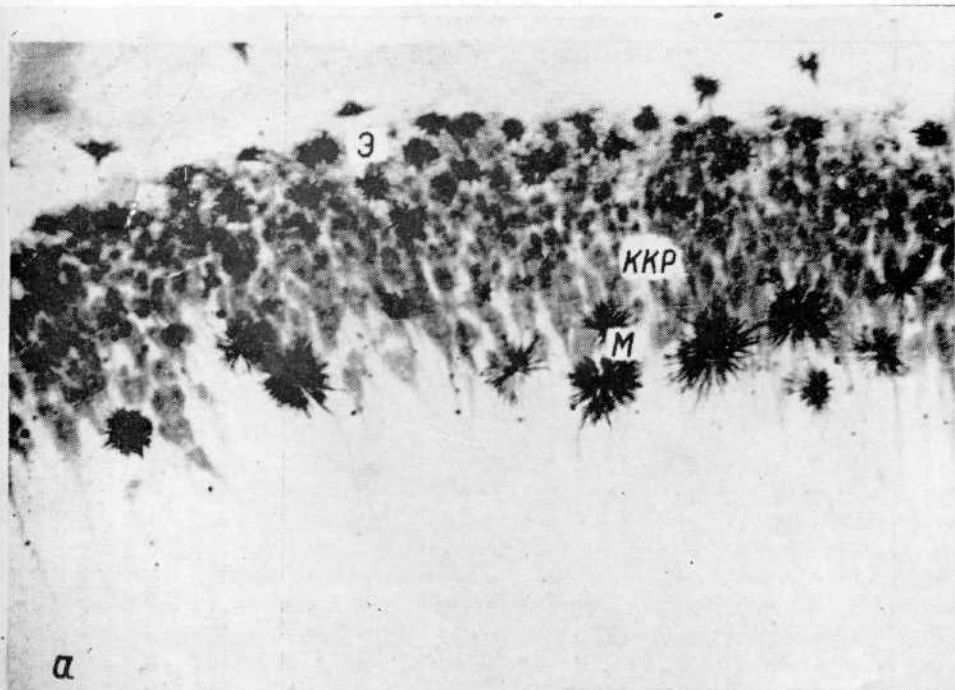
Батимастер Дерюгина *Bathymaster derjugini*. У светоадаптированных рыб роговица имеет интенсивную оранжевую окраску. Красящие клетки — оранжевые и желтые. Они располагаются в большом количестве по всей окружности роговицы, образуя тесные скопления в верхней и нижней ее частях. Меланофоров много, они образуют темное кольцо по периферии всей роговицы.

Японская мохнатоголовая собачка *Chirolophis japonicus*. Светоадаптированная роговица имеет интенсивную оранжевую окраску. Хроматофоры всех типов расположены по окружности роговицы (рис. 2, г; см.: вкл. II), но их существенно больше в верхней и нижней ее частях. Желтые и оранжевые ККР имеют грушевидные тела диаметром 50—60 мкм и длинные отростки, достигающие до центра роговицы. Заметный вклад в окраску роговицы вносят красные клетки. Они напоминают эритрофоры, но имеют малое число отростков, один или два из которых длиннее прочих, и тянутся к центру зрачковой зоны параллельно отросткам красящих клеток. Короткие отростки этих клеток образуют характерное переплетение в зоне тел ККР (рис. 2, д; см. вкл. II). Эритрофоры и меланофоры находятся на периферии роговицы.

Опистоцентр безногий *Opisthocentrus dybowskii*. Роговица на свету имеет желто-оранжевую окраску. Красящие клетки располагаются по всей окружности роговицы с преобладанием в верхней и нижней ее частях. ККР однотипные, желто-оранжевые; их тело диаметром 17—20 мкм плавно переходит в длинный отросток чуть меньшей ширины. По периферии роговицы располагаются немногочисленные меланофоры с небольшим числом очень коротких отростков. Эритрофоры отсутствуют.

Те же особенности строения «очков» имеют близкие виды — опис-

ст. А. Г. Гамбурицевой, В. П. Гнубкиной и др. (с. 46—48)



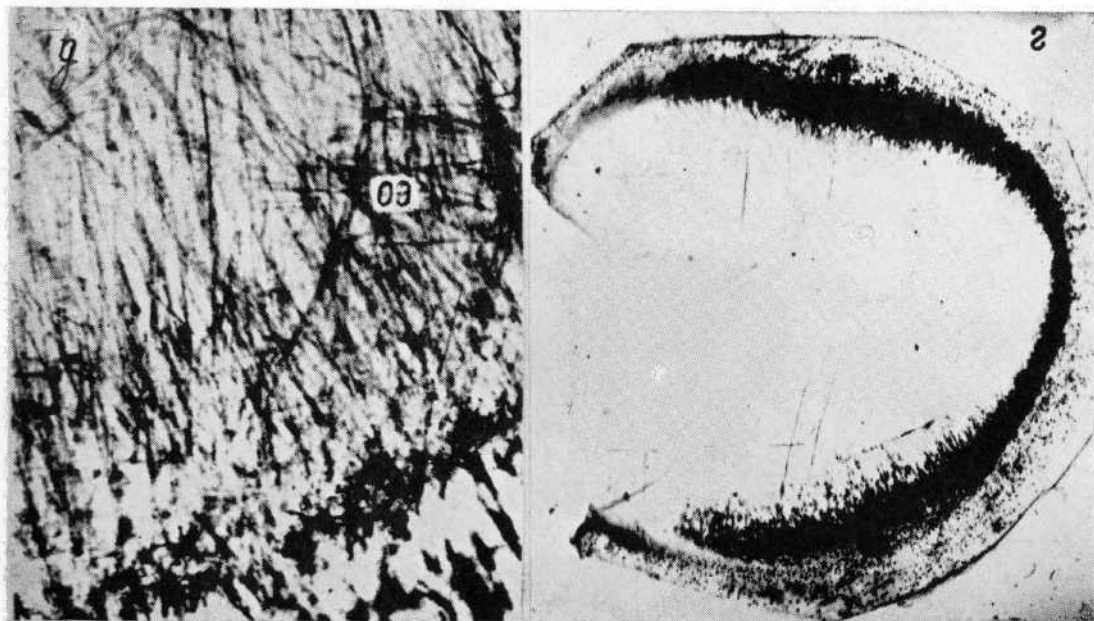
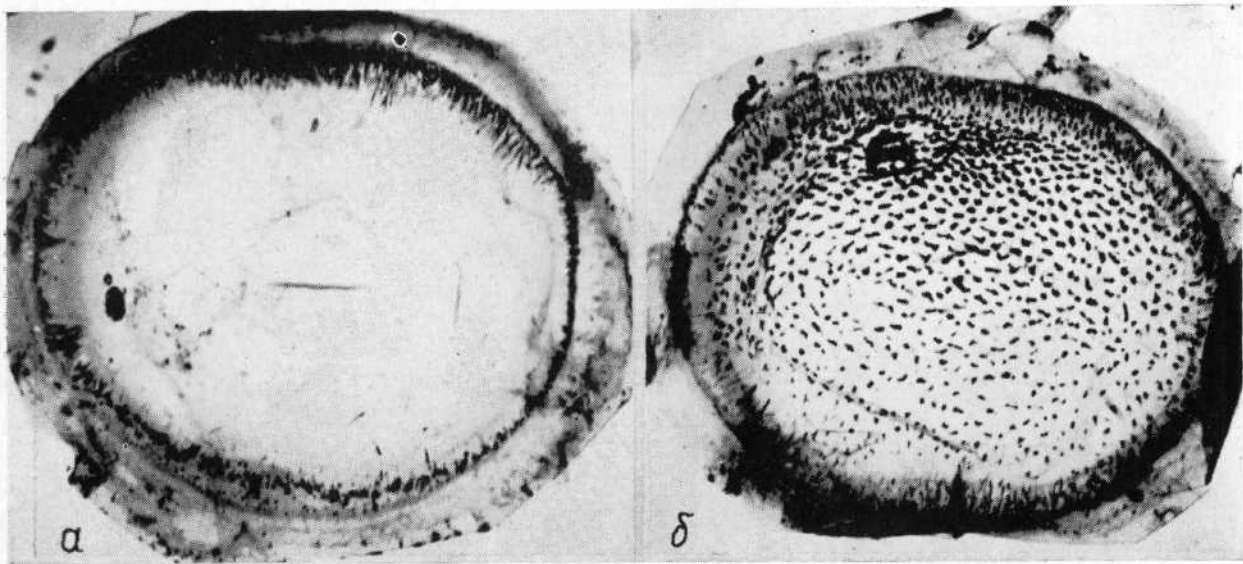


Рис. 2. Хроматофоры и их распределение в роговицах некоторых видов рыб (а, б, в, д — сняты с объективом 10X)

а — южный одноперый терпуг, темновая адаптация: М — меланофоры, Э — эритрофоры, ККР — красящие клетки роговицы; б — бычок Стеллера, световая адаптация; в — красный бычок, темновая адаптация, участок клеточной зоны; г — мохнатоголовая собачка, темновая адаптация, кольцевое расположение хроматофоров по периферии роговицы, при изготовлении препарата на выпуклой роговице сделан надрез; д — мохнатоголовая собачка, световая адаптация, отростки эритрофоров (0Э) пересекают отростки ККР, идущие к центру роговицы

К ст. А. Г. Гамбурцевой, В. П. Гнубкиной и др. (с. 47)



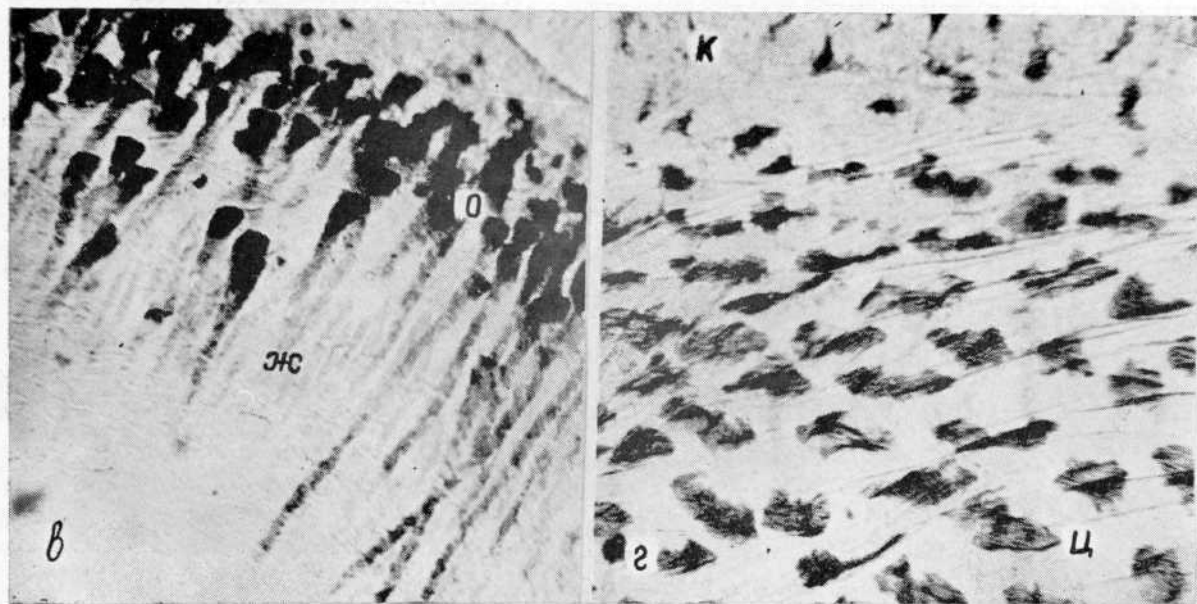


Рис. 4. Хроматофоры и их расположение в роговице подчешуйчатого бычка Гилберта (а, б — сняты с объективом 10X).
 а — роговица при темновой адаптации; б — роговица при световой адаптации; в — темновая адаптация, участок скопления тел ККР; О — оранжевые клетки, Ж — отростки желтых ККР; г — световая адаптация: К — краевая зона, Ц — участок центральной зоны роговицы

тоцентр глазчатый *Opisthocentrus ocellatus* и опистоцентр опоясанный *Opisthocentrus зопоре*. Однако их ККР желтые и присутствуют в роговице в меньшем количестве.

Стихей Нозавы *Stichaeus nozawae* и стихей Григорьева *Stichaeus grigorjevi*. Роговица у этих рыб имеет желтую окраску в верхней части, где преимущественно и располагаются красящие клетки. Количество ККР у стихей Нозавы несколько больше, чем у стихей Григорьева. Клетки мелкие, желто-оранжевые, с тонким отростком. Меланофоров много и располагаются они по периферии всей роговицы. Эритрофоров очень мало.

Широкорот Штейндахнера *Neozoarces steindachneri*. Светоадаптированная роговица желтая. ККР расположены преимущественно в верхней части роговицы, содержат желтый пигмент и имеют длинные отростки, идущие через зрачковую зону. Эритрофоров и меланофоров немногочисленны.

Белоточечная собака-рыба *Fugu niphobles*. Роговица в светоадаптированном состоянии имеет желтую окраску, наиболее интенсивную на периферии. Красящие клетки образуют серповидные скопления подобно тем, которые наблюдаются у терпугов (рис. 1, а; см. вкл. I), однако верхнее скопление значительно больше нижнего. Красящие клетки двух типов — желтые и оранжевые. Они гораздо мельче ККР терпуга (20—25 мкм), хотя форма тела и отростка у них вполне типичная. На самой периферии роговицы очень редко встречаются меланофоров. Эритрофоров отсутствуют.

Обсуждение

Полученные материалы свидетельствуют, что распространение такого интересного явления, как переменная окраска роговицы глаза не ограничивается представителями семейства терпуговых, у которых оно было описано впервые (Орлов и др., 1974). В настоящее время оно обнаружено у 26 видов рыб из 9 семейств и 3 отрядов. Этот список в дальнейшем, несомненно, будет пополняться.

При значительном разнообразии в интенсивности окраски рого-

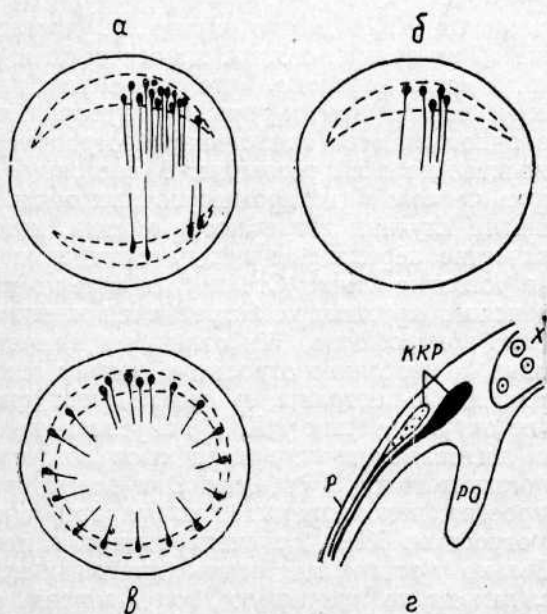


Рис. 5. Типы скоплений тел красящих клеток.
а — серповидное, в верхней и нижней частях; б — серповидное, преимущественно в верхней части; в — кольцевое; г — схема строения передней стенки глаза терпуга: X — хрящевая склера, PO — радужная оболочка, P — роговица, ККР — красящие клетки нескольких типов

вицы, характере расположения и количестве красящих клеток, их размерах, форме и окраске аппарат, обеспечивающий переменную окраску роговицы у исследованных видов, в морфологическом отношении построен в основном одинаково (рис. 5, *г*). Его главный элемент составляют красящие клетки роговицы (ККР), в которых в зависимости от условий освещения происходит перемещение пигмента из тел клеток в отростки и обратно. Тела клеток всегда располагаются на периферии роговицы вне зрачковой зоны и у большинства изученных рыб они образуют скопления серповидной формы в верхней и нижней частях роговицы (рис. 5, *а*). У некоторых видов (бычок-яок, стихей Нозавы) клетки сосредоточены главным образом или исключительно в верхней части (рис. 5, *б*). Расположение тел ККР сплошным кольцом по периферии роговицы встречается гораздо реже (южный одноперый терпуг, мохнатоголовая собачка, батимастер Дерюгина) (рис. 5, *в*). В ряде случаев, когда в роговице присутствуют ККР нескольких типов, желтые клетки располагаются ближе к центру, а красные или оранжевые — к периферии роговицы (курильский и бурый терпуги, красный и элегантный бычки).

Судя по целому ряду функциональных и тонких цитологических признаков, ККР являются хроматофорами, правда, весьма своеобразными и высокоспециализированными (Гамбурцева, Орлов, 1976; Гамбурцева, 1978). По своему внешнему строению они значительно отличаются от хроматофоров, типичных для кожных покровов рыб — эритрофоров и меланофоров. У большинства исследованных видов рыб ККР имеют грушевидное или колбообразное тело, переходящее в один длинный лентовидный отросток, тянущийся через зрачковую зону роговицы (рис. 3, *а*). Такую форму ККР можно считать типичной. У некоторых видов (бычок Брандта, элегантный бычок, бычок-бабочка) тело клетки плавно переходит в отросток (рис. 3, *б*); у других (бычок Стеллера, опистоцентр глазчатый) клетки более мелкие и переходят в отросток практически незаметно, без резкого сужения (рис. 3, *в*). Клетки с очень тонким «стебельком» между телом и сильно расширенной частью отростка (у *Muchocephalus* sp. и, возможно, у получешуйного бычка Гилберта; рис. 3, *г, д*) также следует считать вариациями типичного строения ККР.

Относительно происхождения ККР можно высказать достаточно естественное предположение об их прямой связи с классическими (дермальными) хроматофорами. Весьма вероятно, что красящие клетки представляют собой видоизмененные эритрофоры, у которых число отростков уменьшилось до одного, и этот единственный отросток имеет четкую ориентацию относительно всей роговицы. В настоящее время мы не можем представить четкого ряда промежуточных типов клеток, так как лишь в немногих случаях встречаются клетки, которые можно рассматривать в качестве переходных между типичными хроматофорами и ККР. Так, в роговице бычка Стеллера и шлемоносного бычка, а также у тихоокеанского круглопера встречаются клетки, отличные от ККР и от обычных эритрофоров. Эти отличия заключаются в том, что они имеют не один, а несколько отростков, причем один из них сильно удлинен и имеет дорзо-вентральную ориентацию (рис. 3, *е — з*). Тела таких клеток не округлые (как у ККР), а угловатые (как у эритрофоров). Иной тип видоизмененных эритрофоров встречается наряду с ККР у японской мохнатоголовой собачки. Эти клетки имеют 1—2 сильно удлинённых отростка, направленных, как правило, паиско-сок по отношению к сети отростков ККР, ориентированных к центру роговицы (рис. 3, *ж, з*). Только у этого вида столь длинные и многочисленные отростки могут, заходя на зрачковую зону, вносить свой вклад в процесс окрашивания роговицы. У прочих рыб видоизменен-

ные и типичные хроматофоры (эритрофоры и меланофоры) практически не влияют на перемену окраски, несмотря на то, что они довольно многочисленны в зоне тел ККР.

Функциональная роль изменения окраски рогами до конца еще не ясна. Можно думать, что это явление обусловлено экологическими причинами и связано с особенностями зрения при сильных изменениях уровня освещенности, которые резко выражены на мелководье. Это согласуется с тем, что большинство видов рыб с переменной окраской рогами обитает на мелководье либо постоянно, либо, не являясь типичными мелководными формами (некоторые бычки, одноперый и курильский терпуги), регулярно бывают связаны с ним в определенные периоды жизни. В условиях мелководья достаточно интенсивно окрашенная рога может, по-видимому, служить своеобразным «защитным фильтром» от яркого дневного света. В пользу этого предположения говорит то, что в каждой из групп близкородственных рыб (роды *Opisthocentrus* и *Hexagrammos*; сем. *Cottidae*) наиболее интенсивную окраску имеют виды, живущие на очень малой глубине (0,5—1 м): бурый терпуг, безногий опистоцентр, элегантный бычок.

Л и т е р а т у р а

- Гамбурцева А. Г. 1978. Некоторые черты структуры и функционирования особого типа хроматофоров рогами терпуга. В сб.: Механизмы зрения животных, М., «Наука»: 166—179.
- Гамбурцева А. Г., Орлов О. Ю. 1976. Красящие клетки рогами терпуга *Hexagrammos octogrammus*. Цитология, 18: 676—682.
- Линдберг Г. У. 1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л., «Наука»: 1—469.
- Линдберг Г. У., Красюкова З. В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. 4. Л., «Наука»: 1—463.
- Орлов О. Ю. 1974. Цветные очки животных. Природа, 8: 35—41.
- Орлов О. Ю., Гамбурцева А. Г. 1976. Динамика окраски рогами терпуга. Биофизика, 21: 362—365.
- Орлов О. Ю., Гамбурцева А. Г., Александрова М. А. 1974. Цветные очки терпуга. Природа, 4: 111—112.
- Рутенберг Е. П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых. Тр. ИО АН СССР, 59: 3—100.
- Таранец А. Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод. Владивосток: 1—200.
- Orlov O. Yu., Gamburtseva A. G. 1976. Changeable coloration of cornea in the fish *Hexagrammos octogrammus*. Nature (L.), 263: 405—407.
- Walls G. L. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Michigan: 1—442.

Поступила 25 IX 1978