

УДК 597.554.3:591.3.486

МОРФОЛОГИЯ И ВЕНТИЛЯЦИЯ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ У ИНДО-ТИХООКЕАНСКОЙ РЫБЫ-СЕРЖАНТА *ABUDEFDUF VAIGIENSIS* (POMACENTRIDAE)

© 2019 г. Н. И. Пашенко^{1, *}, А. О. Касумян^{1, 2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

*E-mail: visitgrusha@gmail.com

Поступила в редакцию 18.11.2017 г.

После доработки 11.01.2018 г.

Принята в печать 28.02.2018 г.

Методом световой микроскопии изучено строение органа обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*. Единое обонятельное отверстие (ноздря) у рыбы-сержанта крупное, обонятельная розетка стреловидного типа располагается на медиальной стенке сравнительно большой по объёму обонятельной полости. Число складок в розетке относительно небольшое, их своеобразная форма связана с упорядочением потоков воды в органе обоняния. К обонятельной полости примыкают два вентиляционных мешка – крупный лакримальный и небольшой этмоидальный. Предложена схема вентиляции органа обоняния. Прослежено изменение основных морфологических структур органа обоняния с увеличением длины тела рыб.

Ключевые слова: рыба-сержант *Abudefduf vaigiensis*, орган обоняния, обонятельная розетка, обонятельные складки, вентиляционный мешок, вентиляция органа обоняния.

DOI: 10.1134/S0042875219010132

В последние годы значительно возрос интерес к изучению биологии морских тропических рыб, особенно видов, входящих в состав экосистем коралловых рифов – прибрежных сообществ, которые характеризуются крайне большим биологическим разнообразием, структурной сложностью и высокой продуктивностью. Особое внимание уделяется выяснению механизмов пространственной ориентации обитающих здесь рыб. Установлено, что эти рыбы способны успешно возвращаться к своим домашним участкам после перемещения и выпуска вдали от них (Ogden, Buckman, 1973; Margnane, 2000). Хоминг основан, по-видимому, на рецепции и импринтинге запахов (Døving et al., 2006; Dixon et al., 2008, 2014). Слух и обоняние, обладающие большой дистантностью, обеспечивают, как полагают, ориентацию и расселение молоди. У многих рыб коралловых рифов икра и ранние личинки почти сразу после вылупления выносятся течениями в открытый океан, откуда после достижения определённого возраста молодь мигрирует к родным участкам береговой зоны (Gerlach et al., 2007). Считается, что ключевое значение в определении молодью нужного направления миграции, принадлежит слуховой рецепции, однако выбор биотопов для поселения и перехода к территориальному или оседлому обра-

зу жизни, скорее всего, происходит благодаря химическим сигналам, воспринимаемым обонянием (Atema et al., 2002). Сведения о структурных и функциональных характеристиках обонятельной системы рыб коралловых рифов отрывочные.

Представители помацентровых рыб (Pomacentridae) – одни из наиболее многочисленных обитателей коралловых рифов тропической и субтропической зон Мирового океана. К числу широко распространённых видов этого семейства относятся многочисленные представители рода *Abudefduf*, некоторые из которых являются типичными компонентами ихтиофауны коралловых рифов Южно-Китайского моря у берегов Южного Вьетнама.

Цель настоящей работы заключалась в изучении макроморфологии органа обоняния индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*. В непосредственные задачи входило получение данных о строении, размерах и расположении основных структур органа обоняния и изменении этих показателей с увеличением длины тела рыб.

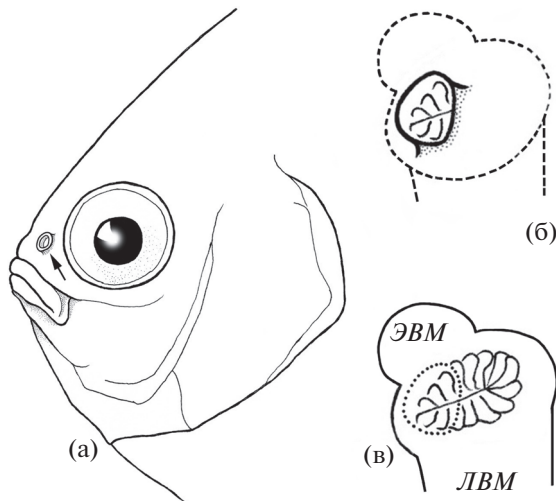


Рис. 1. Индо-тихоокеанская рыба-сержант *Abudedefduf vaigiensis*: а — голова рыбы, (→) — ноздря; б — ноздря и складки обонятельной розетки, (---) — обонятельная полость, этмоидальный вентиляционный мешок и начало лакримального вентиляционного мешка; в — обонятельная розетка, (...) — ноздря, ЭВМ — этмоидальный вентиляционный мешок, ЛВМ — лакримальный вентиляционный мешок (частично).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особей рыбы-сержанта отловили сетными орудиями на коралловых рифах зал. Нячанг (Южно-Китайское море) и доставили живыми в лабораторию Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, СРВ). После измерения абсолютной длины тела (*TL*) рыб фиксировали в 10%-ном формалине. Препарирование, исследование морфологии органа обоняния и рисунки выполнены под бинокулярным микроскопом МБС-1. Для определения размеров структур органа обоняния использовали окулярный микрометр. Наблюдения за потоками воды в органе обоняния выполнены при механической имитации движения челюстей на фиксированных препаратах с использованием взвеси чёрной китайской туши. Всего морфологическому исследованию подвергнуты 78 ювенильных и половозрелых особей *TL* 36–155 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология органа обоняния. Органы обоняния у рыбы-сержанта располагаются впереди и медиальнее глаз, в непосредственной к ним близости (рис. 1а). Каждый орган представлен близкой к сферической по форме обонятельной полостью, окружённой скелетной капсулой и имеющей эпидермальную крышу (рис. 1б). В ростральном направлении обонятельная полость открывается наружу одним обонятельным отверстием — непарной нозд-

рём (рис. 1б). Ноздря округлая, слабо расширена спереди и слегка вытянута назад. Её тонкие края выступают над окружающей поверхностью головы, образуя короткую трубку. Ноздря ведёт к овальной стреловидной обонятельной розетке, располагающейся на боковой (медиальной) поверхности обонятельного мешка (рис. 1в). От центра вентральной поверхности обонятельной полости отходит лакримальный вентиляционный (аксессуарный) носовой мешок (рис. 2). Размеры овального отверстия, ведущего в этот мешок, в 1.7–2.0 раза больше размеров ноздри. По объёму лакримальный вентиляционный мешок больше, чем обонятельная полость. Вход во второй вентиляционный мешок, этмоидальный, расположен непосредственно над обонятельной розеткой, сам мешок вытянут в ростральном направлении, по размерам он существенно меньше лакримального мешка. Оболочка вентиляционных мешков состоит из плотной соединительной ткани, выстилающей межкостные полости.

Обонятельная розетка состоит из центральной складки (септы) и симметрично примыкающих к ней первичных боковых складок (рис. 3, 4). Септа расширена в центральной части и плавно сужается в ростральном и каудальном направлениях. Её ростральный конец свободный и имеет ту же форму, что и концы боковых складок в передней части розетки. У одной из исследованных особей септа не имела свободного конца в ростральной части и плавно соединялась со стенкой обонятельного мешка. Толщина всех складок одинакова (~75–80 мкм). Складки в ростральной части розетки мелкие, плоские, с небольшим закруглённым свободным дистальным концом (рис. 3а). У складок, расположенных каудальнее, дистальная часть свободная, с утолщённым краем, от которого с каждой стороны складки перпендикулярно её плоскости отходит боковая лопасть. Обе лопасти начинаются от основания складки, где они прикреплены к стенке обонятельной полости и, постепенно сужаясь, тянутся по краю складки примерно до середины её длины. В дистальной части толщина складки достигает 300–400 мкм (суммарно с боковыми лопастями) (рис. 4). Чем каудальнее расположена складка, тем она крупнее, тем толще её дистальная свободная часть и тем сильнее складка изогнута к центру розетки. Вторичная складчатость на всех складках отсутствует.

Число боковых складок с разных сторон розетки и общее число складок в розетках левого и правого органов обоняния у одной и той же особи может различаться на 1–2 шт. У одной из исследованных рыб число складок в розетках различалось на 4 шт. Такие несовпадения встречаются у 6–7% особей. Число обонятельных складок у сходных по длине рыб также может варьировать (таблица).

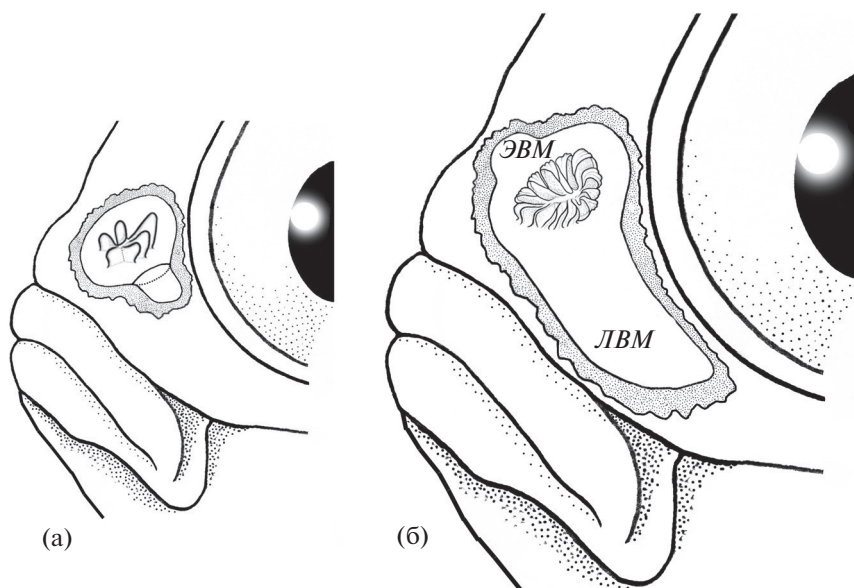


Рис. 2. Лакримальный вентиляционный носовой мешок у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudedefduf vaigiensis* TL 36 мм (а) и TL 75 мм (б); обозначения см. на рис. 1.

Онтогенетические изменения органа обоняния.

У относительно мелких рыб ($TL < 55$ мм) обонятельное отверстие эллипсовидное и имеет полные края. У более крупных рыб ($TL > 60$ мм) ноздря приобретает дефинитивную форму в виде короткой трубки с краями, возвышающимися над окружающими тканями.

По мере роста рыб увеличивается число обонятельных складок. Они возникают в виде небольших утолщений в ростральной части обонятельной розетки, располагающихся, как правило, симметрично с обеих сторон от септы. У некоторых исследованных рыб отмечена асинхронность в формировании закладок очередной пары боковых складок. У ювенильных особей (TL 35–45 мм) все складки, даже в каудальной части розетки, плоские и прямоугольные по форме, ещё не утолщены в дистальной части и не имеют боковых лопастей.

У более крупных рыб ($TL > 45$ мм) у каудальных складок в местах прикрепления к носовой полости возникают утолщения — зачатки крыльев. По мере роста рыб складки увеличиваются в размерах, их дистальная часть становится свободной, длиннее и постепенно приобретает направленный к центру розетки изгиб, характерный для взрослых особей.

Лакримальный вентиляционный мешок замечен уже у самых мелких из исследованных особей (рис. 2а). Этмоидальный носовой мешок становится различным у рыб начиная с TL 40–45 мм. Дефинитивную форму вентиляционные мешки

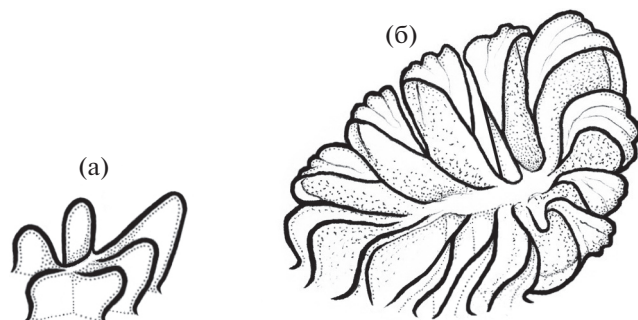


Рис. 3. Обонятельная розетка у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudedefduf vaigiensis* TL 36 мм (а) и TL 75 мм (б).

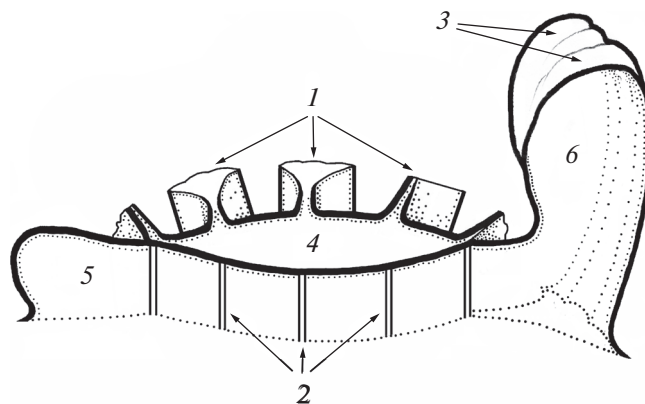


Рис. 4. Центральная обонятельная складка (септа) у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudedefduf vaigiensis*: 1 — основания боковых складок, 2 — места их прикрепления к септе, 3 — боковые лопасти; 4–6 — центральная, ростральная и каудальная части септы.

Некоторые морфологические показатели особей индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* разного размера

Длина (<i>TL</i>), мм	<i>Nof</i> , шт.	<i>o</i>	<i>Lon</i>	<i>Won</i>	<i>Lor</i>	<i>Wor</i>	В % <i>TL</i>			Число рыб, экз.
		мм					<i>o</i>	<i>Lon</i>	<i>Lor</i>	
36–40	5–9	4.1	0.30	0.23	0.75	0.63	10.75	0.80	1.99	4
41–50	7–9	4.5	0.34	0.25	0.79	0.63	10.30	0.77	1.80	4
51–60	9–13	5.3	0.50	0.31	0.94	0.76	9.72	0.90	1.71	13
61–70	9–13	5.9	0.56	0.39	1.08	0.86	8.91	0.83	1.60	10
71–80	11–15	6.5	0.69	0.48	1.18	0.94	8.27	0.89	1.51	8
81–90	11–15	6.7	0.74	0.57	1.28	1.01	7.57	0.84	1.45	9
91–100	13–15	7.2	0.83	0.64	1.40	1.08	7.48	0.86	1.45	4
101–110	13–15	7.5	0.95	0.68	1.33	1.13	6.92	0.88	1.22	4
111–120	13–17	7.8	1.00	0.67	1.67	1.20	6.47	0.83	1.39	3
121–130	13–19	8.1	1.00	0.79	1.74	1.40	6.36	0.78	1.35	8
131–140	15–19	8.8	1.06	0.90	1.80	1.52	6.36	0.76	1.30	5
141–150	13–19	9.3	1.32	1.04	1.92	1.48	6.26	0.91	1.29	5
151–155	14	10.2	1.30	0.80	1.60	1.50	6.58	0.84	1.03	1

Примечание. *Nof* – число обонятельных складок, *o* – диаметр глаза, *Lon* – длина ноздри, *Won* – ширина ноздри, *Lor* – длина обонятельной розетки, *Wor* – ширина обонятельной розетки.

приобретают у рыб *TL* 55–60 мм (рис. 26); при этом из-за формирования крупного лакримального мешка расположение обонятельной розетки постепенно меняется с первоначально вентромедиального на медиальное.

Вентиляция органа обоняния. Эксперименты, выполненные на фиксированных препаратах, позволили выяснить, что принудительные движения челюстей вызывают заметный ток воды сквозь ноздрю: при раскрытии челюстей вода поступает внутрь обонятельной полости, при их закрытии – выходит наружу. Это происходит из-за изменения объёма вентиляционных мешков в результате смещений костей черепа, окружающих эти мешки. Поступающая в обонятельную полость вода попадает в центр обонятельной розетки, располагающейся непосредственно под ноздрей. Сталкиваясь с септой, расширенной в средней своей части, и попадая в пространство между основаниями складок, вода уходит вверх вдоль широких боковых крыльев складок, которые расправляются под действием потока. Затем вода проходит между складками и попадает в расширяющийся лакримальный вентиляционный мешок. При закрытии челюстей и сокращении объёма вентиляционного мешка выходящий из лакримального мешка поток воды следует главным образом вдоль стенок обонятельной полости. Под его действием боковые лопасти складок опускаются, дистальная свободная часть складок проникает к центру обонятельной розетки, и вода беспрепятственно выходит из обонятельной полости наружу. Схема потоков воды в органе обо-

няния, вызванных изменениями объёма лакримального мешка, приведена на рис. 5. Оценить участие этмоидального мешка в вентиляции не удалось.

ОБСУЖДЕНИЕ

Индо-тихоокеанская рыба-сержант, как и остальные представители семейства помацентровых, относится к относительно малочисленной группе рыб с монотремным органом обоняния, т.е. к тем, у которых имеется не два, а лишь одно обонятельное отверстие. Кроме помацентровых в эту группу входят представители колюшковых (*Gasterosteidae*), саргановых (*Belonidae*), полурыловых (*Hemirhamphidae*), такие виды как бельдюга *Zoarces viviparus*, липарис *Liparis montaquii* и некоторые другие (Døving, 1986; Zeiske et al., 1992; Kasumyan, 2004). Как у большинства рыб этой группы, обонятельное отверстие у рыбы-сержанта крупное.

Внутреннее устройство органа обоняния у рыбы-сержанта имеет ряд особенностей. К ним относится сравнительно большой размер обонятельной полости. Обонятельная розетка, располагающаяся на медиальной стенке полости, занимает относительно небольшую часть её объёма, значительно меньшую, чем, например, у карповых (*Cyprinidae*), сомовых (*Siluridae*), угрёвых (*Anguillidae*) и многих других рыб. Эта особенность органа обоняния рыбы-сержанта не соответствует представлению о том, что число и форма обонятельных складок зависят от объёма обо-

нятельной полости рыб. Тесное расположение этих структур в пределах ограниченного пространства, наблюдающееся у многих рыб, рассматривается в качестве адаптации, увеличивающей сенсорную оснащённость органа (Zeiske, 1973, 1974).

Обонятельная розетка у рыбы-серганта относится к стреловидному типу (к типу G по: Yamamoto, 1982); она состоит из центральной складки (септы) и симметрично расположенных и похожих на неё боковых складок. Такие розетки наиболее широко распространены среди рыб, они имеются, например, у многих пелагических и других подвижных рыб (Gooding, 1963; Iwai, Nakamura, 1964; Yamamoto, Ueda, 1979; Mana et al., 1998; Mana, 2000; Mana, Kawamura, 2002), к которым можно отнести и рыбу-серганта. Но в отличие от большинства рыб со стреловидной розеткой, например, от карповых, у рыбы-серганта ростральный конец центральной складки свободный. Как и у других рыб, размеры и форма боковых складок у рыбы-серганта закономерно меняются в ростокаудальном направлении. Складки не имеют вторичной складчатости и покрыты обонятельным эпителием, в котором, по данным электронно-микроскопического исследования, сенсорные участки хаотично разделены зонами несенсорного эпителия, образованного мерцательными клетками (Yamamoto, Ueda, 1979). Сравнение с одноразмерными особями других видов рыб с таким же типом розетки показывает, что по числу обонятельных складок рыба-сергант уступает многим из них, например, карповым. Так, у данио *Danio rerio*, горчка *Rhodeus sericeus amarus* и сазана *Cyprinus carpio* длиной около 40 мм имеется 9–15 складок, у белого амура *Ctenopharyngodon idella*, толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, сазана и голяна *Phoxinus phoxinus* длиной 80–85 мм – 15–17 складок (Пашенко, Касумян, 2017). У таких же по размеру рыб-сергантов число складок равно соответственно 5–9 и 11–15 (таблица). У белого амура, леща *Abramis brama*, сазана и синца *Abramis balticus*, а также у лабео *Labeo bata*, пунтиусов *Puntius sarana* и *P. sophora* длиной 16–18 см в обонятельной розетке складок 25–33, т.е. значительно больше, чем у близких по длине рыб-сергантов (Девигина, Эль-Аттар Эль-Саиед, 1987; Ghosh, Chakrabarti, 2010, 2013, 2014; Пашенко, Касумян, 2015, 2017). Различия ещё сильнее, если сравнивать с обыкновенным аргусом *Scatophagus argus* (Perciformes), имеющим при длине тела 9–11 см 41–45 складок в розетке (Chakrabarti, Ghosh, 2011), тогда как у рыбы-серганта их всего 13–15 по нашим данным или 12 – по данным ранее выполненной работы (Yamamoto, Ueda, 1979).

Возрастные изменения. У молоди рыбы-серганта обонятельная розетка первоначально находится на вентромедиальной поверхности обонятельной полости, но затем она начинает занимать

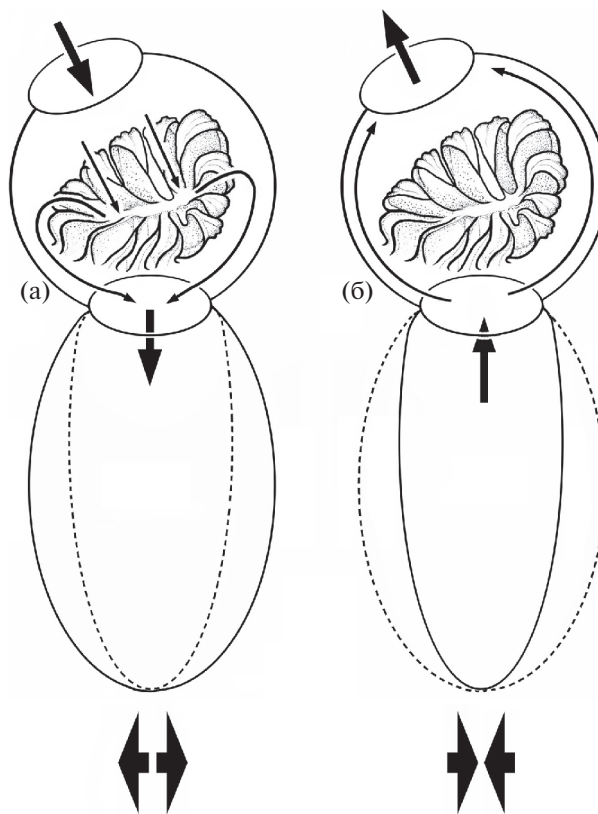


Рис. 5. Схема вентиляции обонятельной полости индо-тихоокеанской рыбы-серганта *Abudehdud vaigiensis* при поступлении воды в обонятельную полость (а) и выходе из неё наружу (б); (→) – направление движения воды в обонятельную полость; (→) – потоки воды в обонятельную полость, в лакримальный вентиляционный мешок и выход из них; (↑) – расширение и сжатие полости вентиляционного носового мешка. Этмоидальный вентиляционный мешок не изображён.

положение на её медиальной стенке. Происходит это в результате изменений размеров и формы обонятельной полости, происходящих из-за развития крупного лакримального вентиляционного мешка, входное отверстие в который находится на её дне.

В онтогенезе рыбы-серганта увеличивается число обонятельных складок, причём, как и у многих видов, этот процесс протекает более динамично в раннем возрасте и с ростом рыб замедляется, но не прекращается (рис. 6). Сходная динамика присуща рыбам, у которых, как и у рыбы-серганта, отсутствует вторичная складчатость на обонятельных складках. У рыб, имеющих вторичную складчатость, количество первичных складок по достижении определённых размеров тела стабилизируется и впоследствии не изменяется (Døving, Kasumyan, 2008). Новые складки у рыбы-серганта образуются в ростральной части розетки, как и у многих других рыб (Пашенко, Касу-

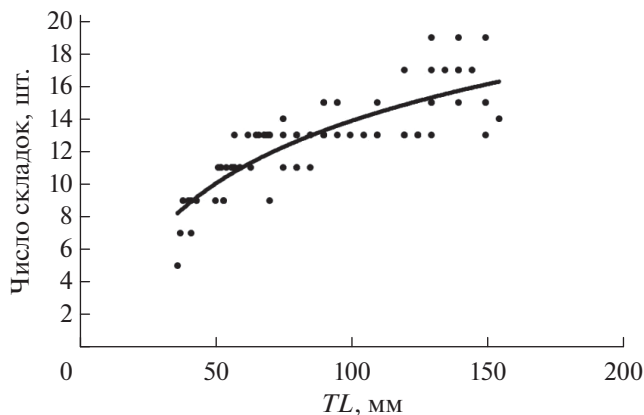


Рис. 6. Зависимость числа складок в обонятельной розетке от длины (TL) особи индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*.

мян, 2017). С ростом рыб изменяются не только абсолютные, но и относительные размеры обонятельных структур (таблица).

Вентиляция органа обоняния. Ещё одна отличительная особенность органа обоняния у рыбы-сержанта — это наличие вентиляционных мешков. Рецепторные элементы в них отсутствуют, основное назначение мешков заключается в вентиляции обонятельной полости (Kasumyan, 2004). Способ обмена воды в органе обоняния за счёт вентиляционных мешков называют циклосматией (Døving, 1986). Считается, что они чаще всего встречаются у рыб, ведущих малоподвижный образ жизни или населяющих водоёмы со стоячей водой, например, у камбалообразных (Pleuronectiformes), многопёрковых (Cladistia), двоякодышащих (Dipnoi) и ряда других. Однако в этом правиле имеется много исключений, например, вентиляционные мешки имеются у лососёвых (Salmonidae) и сельдевых (Clupeidae), а также у таких рыб, как большая корифена *Coryphaena hippurus*, полосатый тунец *Katsuwonus pelamis*, большеглазый тунец *Thunnus obesus* и полосатый марлин *Tetrapturus audax*, обладающих высокими скоростными качествами (Gooding, 1963; Mana, Kawamura, 2002; Kasumyan, 2004). Обладание вентиляционными мешками относит рыбу-сержанта к числу примеров, не подтверждающих общее правило. Рыба-сержант населяет коралловые рифы, где приливно-отливные течения особенно хорошо выражены, и держится в толще воды. По расположению и размерам лагримального вентиляционного мешка рыба-сержант похожа на обыкновенного опаша *Lampris guttatus* — обитателя океанической пелагиали, у которого, однако, орган обоняния, в отличие от рыбы-сержанта, дитремного типа (Mana, Kawamura, 2002).

Крупный лагримальный вентиляционный мешок совместно с обонятельными складками, имеющими у рыбы-сержанта особую структуру,

взаимно дополняют друг друга и образуют эффективно работающий вентиляционный аппарат. Важное значение формы складок и морфологии обонятельной полости в упорядочении потоков воды в органе обоняния отмечается и для других монотремных рыб, таких как колюшковые (Theisen, 1982). Функционирование вентиляционных мешков тесно связано с ритмичными дыхательными движениями челюстного аппарата рыб. При раскрытии рыбами рта кости, окружающие вентиляционный мешок, слегка расходятся и снижают давление на него. Увеличиваясь в объёме, мешок увлекает в обонятельную полость новую порцию воды. При закрытии челюстей происходят обратные процессы, и вода выводится наружу. Считается, что благодаря такому механизму обеспечивается вентиляция органа обоняния у таких рыб, как тунцы и марлины, когда они перемещаются с низкой скоростью или не двигаются (Gooding, 1963; Mana, 2000).

Изменения, происходящие в макроморфологии органа обоняния по мере роста рыбы-сержанта, повышают эффективность вентиляции. У ранней молоди рыбы-сержанта, когда складки морфологически ещё не сформированы, а вентиляционные мешки развиты недостаточно, вентиляция обонятельной полости происходит, по-видимому, за счёт внешнего потока, создающегося при плавании рыб или течения воды, и/или благодаря функции многочисленных мерцательных клеток (изосматия). Именно таким образом осуществляется вентиляция органа обоняния у молоди многих видов рыб (Пашенко, Касумян, 2015, 2017). Но с ростом рыб у складок, располагающихся в каудальной части обонятельной розетки, становится всё более развитой дистальная часть, она утолщается, здесь формируются боковые лопасти, упорядочивающие потоки воды. Вода несёт в себе химические сигналы, поэтому оптимизация водообмена у поверхности обонятельного эпителия, где расположены обонятельные сенсорные структуры, важна для получения рыбами запаховой информации. Следует отметить, что с возрастом у рыбы-сержанта увеличиваются абсолютные и относительные размеры непарной ноздри, что, по-видимому, также приводит к облегчению поступления воды в орган обоняния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты настоящего исследования показывают, что орган обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта морфологически хорошо развит. Характерными особенностями органа обоняния, впервые обнаруженными у помацентровых рыб, являются наличие вентиляционных мешков и своеобразная форма обонятельных складок, объединённых в стреловидную розетку. Есть все основания полагать, что циклосматия, несомненно,

является важной морфофункциональной адаптацией, обеспечивающей надёжное получение по-мацентровыми рыбами разносторонней информации, передающейся запахами. Известно, что помацентровые рыбы с помощью обоняния способны определять присутствие хищников, партнёров по виду, различать коралловые колонии и определять их состояние, запоминать и находить домашние участки на рифе (Arvedlund et al., 1999; McCormick, Manassa, 2008; Coppock et al., 2013, 2016a, 2016b; Manassa et al., 2013). Многочисленные представители семейства помацентровых являются типичными обитателями коралловых рифов. Большинство из них относятся к дневным рыбам, переживающим тёмное время суток в укрытиях, например, среди ветвей коралловых колоний. Здесь же некоторые из помацентровых рыб находят убежище и в светлое время суток при возникновении угрозы или атаках хищников. Несмотря на практически полную неподвижность в тесных укрытиях, которые представляют узкие пространства в глубине колоний склерактиниевых кораллов, помацентровые рыбы благодаря циклосматии сохраняют возможность улавливать значимые для них запахи, что, несомненно, важно для их успешного выживания.

Сбор материала осуществлён при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра. Экспериментальная часть работы, обработка первичных данных, анализ результатов и подготовка статьи проведены благодаря поддержке гранта РФФИ «Депозитарий» (№14–50–00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Девицина Г.В., Эль-Аттар Эль-Сауед А.Б. 1987. Морфометрическое исследование обонятельного и зрительного анализаторов у трех видов карповых рыб // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. С. 9–16.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2015. Сканирующая электронная микроскопия формирования органа обоняния в онтогенезе белого амура *Ctenopharyngodon idella* // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 6. С. 692–712.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae) // Там же. Т. 57. № 1. С. 96–111.
- Arvedlund M., McCormick M.I., Fautin D.G., Bildsøe M. 1999. Host recognition and possible imprinting in the anemonefish *Amphiprion melanopus* (Pisces: Pomacentridae) // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 188. P. 207–218.
- Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs // Ibid. V. 241. P. 151–160.
- Chakrabarti P., Ghosh S.K. 2011. Histological and ultrastructural studies of the olfactory epithelium of spotted butter fish *Scatophagus argus* (Linnaeus) // Folia Morphol. V. 70. № 2. P. 74–79.
- Coppock A.G., Gardiner N.M., Jones G.P. 2013. Olfactory discrimination in juvenile coral reef fishes: response to conspecifics and corals // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 443. P. 21–26.
- Coppock A.G., Gardiner N.M., Jones G.P. 2016a. Sniffing out the competition? Juvenile coral reef damselfishes use chemical cues to distinguish the presence of conspecific and heterospecific aggregations // Behav. Processes. V. 125. P. 43–50.
- Coppock A.G., Gardiner N.M., Jones G.P. 2016b. Olfactory responses of coral-reef fishes to coral degradation and crown-of-thorns (*Acanthaster planci*) // Mar. Freshw. Res. V. 67. P. 605–611.
- Dixson D.L., Jones G.P., Munday P.L. et al. 2008. Coral reef fish smell leaves to find island homes // Proc. Roy. Soc. London. B. Biol. Sci. V. 275. P. 2831–2839.
- Dixson D.L., Jones G.P., Munday P.L. et al. 2014. Experimental evaluation of imprinting and the role innate preference plays in habitat selection in a coral reef fish // Oecologia. V. 174. P. 99–107.
- Døving K.B. 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progr. Sens. Physiol. V. 6. P. 39–104.
- Døving K.B., Kasumyan A.O. 2008. Chemoreception // Fish larval physiology / Eds. Finn R.N., Kapoor B.G. Enfield: Sci. Publ. P. 331–394.
- Døving K.B., Stabell O.B., Östlund-Nilsson S., Fisher R. 2006. Site fidelity and homing in tropical coral reef cardinalfish: are they using olfactory cues? // Chem. Senses. V. 31. P. 265–272.
- Gerlach G., Atema J., Kingsford M.J. et al. 2007. Smelling home can prevent dispersal of reef fish larvae // PNAS. V. 104. P. 858–863.
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2010. Histological and scanning electron microscopic organization and functional aspects of the olfactory epithelium of the freshwater minor carp, *Puntius sophore* (Hamilton) // Proc. Zool. Soc. V. 63. P. 115–119.
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2013. Studies on the morphology of the olfactory organ in the freshwater teleost, *Labeo bata* (Hamilton) // Mesopot. J. Mar. Sci. V. 28. № 2. P. 163–174.
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2014. Structural characterization of the olfactory epithelium of freshwater olive barb, *Puntius sarana* (Hamilton, 1822) // Int. J. Aquat. Biol. V. 2(3). P. 147–154.
- Gooding K.B. 1963. The olfactory organ of the skipjack, *Katsuwonus pelamis* // FAO. Fish Rept. V. 6. P. 1621–1631.
- Iwai T., Nakamura I. 1964. Olfactory organs of tunas with special reference to their systematic significance // Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ. V. 7. P. 1–8.
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Mana R.R. 2000. Structural features of the olfactory system of bigeye tuna, (*Thunnus obesus*) and striped marlin, (*Tetrapturus audax*) in connection with pelagic mode of life // Proc. 51-st Annual Tuna Conference. Lake Arrowhead, California. P. 30.
- Mana R.R., Kawamura G. 2002. Olfactory organs of two pelagic teleost fish – opah (*Lampris guttatus*) and dolphin fish (*Coryphaena hippurus*) // South Pacific Study. V. 22. № 2. P. 53–64.
- Mana R.R., Anraku K., Kawamura G. 1998. The olfactory organs of representative large pelagic and demersal fish // Jpn. J. Taste Smell Res. V. 5. P. 597–600.

- Manassa R.P., Dixson D.L., McCormick M.I., Chivers D.P.* 2013. Coral reef fish incorporate multiple sources of visual and chemical information to mediate predation risk // *Anim. Behav.* V. 86. P. 717–722.
- Marnane M.J.* 2000. Site fidelity and homing behaviour in coral reef cardinalfishes // *J. Fish Biol.* V. 57. P. 1590–1600.
- McCormick M.I., Manassa R.P.* 2008. Predation risk assessment by olfactory and visual cues in a coral reef fish // *Coral Reefs.* V. 27. P. 105–113.
- Ogden J.C., Buckman N.S.* 1973. Movements, foraging groups, and diurnal migrations of the striped parrotfish *Scarus croicensis* Bloch (Scaridae) // *Ecology.* V. 54. P. 589–596.
- Theisen B.* 1982. Functional morphology of the olfactory organ in *Spinachia spinachia* (L.) (Teleostei, Gasterosteidae) // *Acta Zool. Stockh.* V. 63. P. 247–254.
- Yamamoto M.* 1982. Comparative morphology of fish olfactory organ in teleosts // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier. P. 39–59.
- Yamamoto M., Ueda K.* 1979. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. X. Perciformes, Beryciformes, Scorpaeniformes, and Pleuronectiformes // *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo.* V. 14. P. 273–297.
- Zeiske E.* 1973. Morphologische untersuchungen am Geruchsorgan von Zahnkarpfen. (Pisces, Cyprinodontidae) // *Z. Morph. Tiere.* V. 74. P. 1–16.
- Zeiske E.* 1974. Morphologische und Morphometrische untersuchungen am Geruchsorgan, oviparer Zahnkarpfen (Pisces) // *Ibid.* V. 77. P. 19–50.
- Zeiske E., Theisen B., Breucker H.* 1992. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system // *Fish chemoreception* / Ed. Hara T.J. London: Chapman and Hall. P. 13–39.