

Д.С.И. В.Ф. Сердюков

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВЫХ
ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА АКАДЕМИИ НАУК СССР

На правах рукописи

Козегенова Саидина Серикбаевна

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И МОРФОГЕНЕЗ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ
СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ ХРЯЩЕВЫХ И КОСТИСТЫХ РЫБ

03.00.10 - иктиология

03.00.11 - эмбриология, гистология и
цитология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

МОСКВА 1991 г

Работа выполнена на кафедре зоологии и ихтиологии
Казахского государственного университета им. С. М. Кирова

Научные руководители:

доктор биологических наук, профессор В. П. Митрофанов
кандидат биологических наук, доцент М. Е. Дильмухамедов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор М. И. Шагуновский
кандидат биологических наук И. М. Жолдасова

Ведущее учреждение: Зоологический музей МГУ

Защита диссертации состоялась 28.12.1991 г.
в 10 часов на заседании

Д 002.48.01 по защите
степени доктора биологических наук
дипломной морфологии и ихтиологии
ИИ7071 Москва, В-71, Л

С диссертацией можно ознакомиться в
Института эволюционной зоологии
Ленинский проспект, 3

Автореферат разослан

Ученый секретарь специализированного
Совета, кандидат биологических наук

Актуальность темы. Несмотря на довольно большое количество работ по морфологии пищеварительной системы рыб, по отношению к общему числу видов (более 20 тысяч), имеющиеся данные далеко не полные. Весьма слабо изучена морфология пищеварительной системы хрящевых рыб, большой (порядка 600 видов), экологически и морфологически разнообразной группы. Микрoанатомическое строение пищеварительного тракта известно для ограниченного числа видов, но и, имеющиеся сведения нередко противоречивы.

Пищеварительная система костных рыб, главным образом костистых, изучена значительно лучше. Особенности строения пищеварительного тракта рассматривались в эколого-морфологическом и морфо-функциональном направлениях с охватом значительного числа видов, как из разных таксономических групп (Веригина, Жолдасова, 1982; Кароог et al., 1975), так и отдельных отрядов, в частности, сельдеобразных (Harder, 1960), лососеобразных (Коровина, Васильева, 1976 а, б), карпообразных (Веригина, 1969, 1983), карпозубообразных (Labhart, Zivviler, 1979) и некоторых других. Для многих видов рыб морфо-функциональные связи установлены на электронномикроскопическом и гистохимическом уровнях (Bastry, 1975; Reifel, Travill, 1977, 1978; Ezeasor, Stokes, 1980; Jonas et al., 1983; Meister et al., 1983). В последние годы возросло количество работ по физиологическим и биохимическим аспектам пищеварения (Ильина, 1982; Куперман, Кузьмина, 1985; Абросимова и др., 1985; Хаблюк, Проскуряков, 1986; Pé-rés et al., 1978; Hofer, Uddin, 1985; Buddington, Diamond, 1985), выявляющие состав и распределение пищеварительных ферментов в зависимости от характера питания рыб; а также по особенностям развития пищеварительной системы и становления ее функций на ранних стадиях онтогенеза (Тимейко, 1986; Баляева, 1986; Калыжная, 1986, 1987; Москалькова, 1980, 1988; Applegate, 1983; Rombout, Strobant, 1985; Buddington, 1986).

Вместе с тем, эти разносторонние исследования пищеварительной системы, видимо, вследствие огромного систематического и морфо-экологического разнообразия рыб, в значительной мере в зависимости от поставленных в этих работах целей и задач, охватывают

ВНИРО

№ 10
Библиотека

всего многообразия проявлений морфологических адаптаций пищеварительной системы. Их анализ выдвигает такие вопросы как, например, почему наблюдаются разнохарактерные адаптации пищеварительного аппарата к одному и тому же типу питания? Почему одни и те же рационы рыб гидролизуются при помощи оксинтопептического пищеварения и без него (кишечное пищеварение у безжелудочных рыб) и какой тип питания ведет к утрате желудка в эволюции некоторых таксонов костистых рыб? Чем обусловлено различное строение эпителия и его производных в пищеварительном канале у рыб, характеризующихся как сходным типом питания, так и сравнительно близким систематическим положением?

Попытки решения некоторых из этих вопросов, основанные на обобщении сравнительно-морфологических, физиологических и экологических данных, ^{ранее} предпринимались (Пегель, 1950; Bagington, 1957). Возросший за последние годы уровень знаний не только по морфологии пищеварительной системы, но и различных сторон биологии рыб, делают отдельные положения, высказанные в этих работах, спорными, а порой и противоречивыми. Удовлетворительное решение этих вопросов становится возможным с привлечением еще и новых данных по морфогенезу пищеварительной системы и родственным отношениям рыб. Сравнительно-морфологические исследования, выполненные на таком уровне представляются перспективными в решении некоторых проблем эволюционной морфологии (Воробьева, 1986, 1990) и могут представить интерес для выяснения путей морфологической эволюции пищеварительной системы рыб, в частности.

Работ, анализирующих особенности строения пищеварительной системы с охватом сколь-нибудь значительного числа видов рыб из различных экологических и систематических групп в зависимости от формирования пищеварительного тракта на ранних стадиях онтогенеза практически нет. Сравнение же морфологии и морфогенеза пищеварительной системы у рыб из различных экологических групп и филогенетических линий представляется интересным еще и потому, что среда обитания и используемая кормовая база в эволюции тех или иных таксонов рыб была в значительной степени сходной, что неизбежно должно было влечь за собой появление многочисленных параллелизмов в формировании морфологичес-

ких адаптаций. В связи со сказанным актуальность выбранного направления исследований не вызывает сомнений.

Цель и задачи исследования. Целью нашего исследования явилось изучение морфологии и морфогенеза пищеварительной системы некоторых хрящевых и костистых рыб в зависимости от характера их питания, систематического положения и филогенетических отношений, а также сравнение характера проявлений морфологических адаптаций в эволюции этих групп рыб.

С этой целью материал подбирался как с учетом характера питания рыб, так и в зависимости от их таксономического положения. Хрящевые рыбы объединяют представителей двух подклассов - пластиножаберных и цельноголовых. По характеру питания те или другие относятся к животной, но в пределах животнойности спектр питания их достаточно широк. Цельноголовые - узкоспециализированная группа, относящаяся по типу питания к склерофагам, и не имеют желудка. Адаптация к склерофагии наблюдается и у многих видов пластиножаберных рыб, среди которых безжелудочные формы не обнаружены.

В группе костистых рыб, мы остановились на окунеобразных по следующим обстоятельствам. Окунеобразные - многочисленная, широко распространенная группа, характеризующаяся весьма разнообразными пищевыми адаптациями. Внутри группы имеются таксоны, представители которых утратили желудок (губановидные, собачковидные, бычковидные). Выявление характера морфологических адаптаций к различным типам питания у желудочных и безжелудочных окунеобразных представляет вполне закономерный интерес, тем более, что сравнительно-морфологические исследования, охватывающие большое количество видов из разных семейств и подотрядов этого отряда, практически отсутствуют. Для сравнения были изучены некоторые представители из других отрядов костистых рыб со сходным характером питания с теми или иными представителями окунеобразных, с целью выявления параллелизмов в характере проявлений морфологических адаптаций и широко привлекались литературные данные.

В задачи исследования входило:

- изучить морфологические особенности строения и развития пищеварительного тракта у некоторых видов хрящевых и костистых рыб;

- провести сравнение морфологии и морфогенеза пищеварительного тракта с учетом характера питания на разных стадиях онтогенеза и в зависимости от систематической принадлежности рыб;

- выявить характер морфологических адаптаций к различным типам питания у представителей изученных таксонов и сравнить характер проявлений морфологических адаптаций в филогенезе этих групп.

Научная новизна. Анатомо-гистологическое строение пищеварительного канала для большинства видов приводится впервые. Для всех изученных видов впервые приводятся данные по составу и распределению кислых и нейтральных мукополисахаридов в эпителиальной выстилке пищеварительного канала. На изученных объектах впервые обобщаются особенности строения пищеварительного тракта и развития его на ранних стадиях онтогенеза с привлечением обширного литературного материала по другим таксономическим группам. На основании анализа особенностей строения и развития пищеварительного тракта с учетом характера питания рыб обсуждается вопрос о механизмах утраты желудка у некоторых костистых рыб в зависимости от особенностей формирования его на ранних стадиях онтогенеза и дается обоснование, высказанным ранее предположениям (Barrington, 1957; Grasse, 1959) о том, что утрата желудка у них, возможно, есть результат проявления своего рода "неотении". Обосновываются представления некоторых авторов на первичное отсутствие желудка у цельноголовых и двоякодышащих рыб и высказываются представления о параллельном и независимом приобретении желудка в эволюции хрящевых и костных рыб.

Практическая значимость работы. Приведены данные по морфологии пищеварительной системы некоторых хрящевых и костистых рыб, а также особенности развития пищеварительного канала у колючей акулы и некоторых желудочных и безжелудочных костистых рыб, которые могут служить базовыми данными для дальнейших сравнительно-морфологических исследований. Результаты исследований представляют интерес для теоретической биологии, в частности для выяснения путей морфологической эволюции пищеварительной системы рыбообразных. Материалы настоящей

работы могут быть использованы в учебных курсах по зоологии позвоночных, сравнительной анатомии позвоночных, частной и общей ихтиологии.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на республиканской конференции молодых ученых (Алма-Ата, 1985), на заседании Казахстанского отделения общества МОИП (ЗИН АН КазССР, Алма-Ата, 1986); на совместном заседании кафедр зоологии и ихтиологии и цитологии и гистологии Казахского государственного университета; на I съезде Физиологов Казахстана (Алма-Ата, 1988).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав (обзор литературы, материал и методика, результаты собственных исследований и обсуждения результатов исследования), заключения с выводами, списка литературы, включающего 268 источников, в том числе на иностранных языках 126, и двух приложений. Работа изложена на 144 страницах машинописного текста, иллюстрирована 139 рисунками (в том числе 115 микрофотографиями) и 3 таблицами.

I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

I. I. Морфологические особенности пищеварительной системы Хрящевых рыб

Сведения по макро- и микроанатомическому строению пищеварительного тракта хрящевых рыб (*Chondrichthyes*) не многочисленны (Кульчицкий, 1988; Orpel, 1896, 1897; Plenk, 1932; Jakobshagen, 1937; Fernkopf und Lehner, 1937), в значительной мере отрывочны и нередко противоречивы. Так, Фернкопф и Леннер (Fernkopf und Lehner, 1937) описывают в пищеводе у колючей акулы ороговевающий эпителий, что подтверждают, на основании изучения 29 видов акул Осипов с соавторами (1972). Однако, другими исследователями (Джумалиев, Богданова, 1974; Джумалиев, Кобегенова, 1980; Orpel, 1897; Krause, 1922) не обнаружено ороговевающего эпителия в пищеводе ни у колючей акулы, ни у других изученных видов хрящевых рыб.

У пластиножаберных рыб эпителий пищевода представлен двумя типами: однослойным многорядным мерцательным и многослойным. В обоих случаях эпителий включает большое количество слизистых клеток (в многослойном эпителии они располагаются в апикаль-

части пласта). Тип эпителия пищевода не зависит от характера питания рыб и по мнению Джумалиева (1981) может использоваться как диагностический признак (в совокупности с другими) в систематике таких таксономических категорий, как подотряд-отряд.

Желудок пластиножаберных рыб состоит из нисходящего (фундального) и восходящего (пилорического) отделов. У всех изученных видов в фундальном отделе описаны простые трубчатые железы, образованные одним типом железистых клеток: темных, оксинтопептических (Пегель, 1950; Бабкин, 1960; Plenk, 1932; Barrington, 1957). У колочей акулы и некоторых скатов (Джумалиев, Кобегенова, 1980) наблюдается распространение трубчатых фундальных желез далеко в пилорический отдел желудка. У серой акулы и молот-рыбы фундальный отдел желудка отделен от пилорического мышечным сфинктером. Слизистая пилорического отдела не имеет трубчатых желез и выстлана призматическим эпителием с ШИФ-положительной слизистой пробкой на апикальном конце (Джумалиев, Кобегенова, 1980).

У химеры (цельноголовые) желудок отсутствует (Jakobshagen, 1937; Pernkopf und Lehner, 1937; Vu-, 1975). Jakobshagen (Jakobshagen, 1937) и Пернкопф и Леннер (1937) относят химеров к первично безжелудочным рыбам, учитывая, по-видимому, их исторический возраст. Баррингтон (Barrington, 1942), напротив, полагает, что они утратили желудок в процессе эволюции, на основе свойственной им узкой пищевой специализации - склерофагии.

Обзор литературы по строению спиральной кишки у хрящевых рыб менее противоречив, но, возможно, объясняется это незначительным объемом изученных видов. Установлены разные типы образования спиральных складок в кишечнике акул и некоторых других древних видов рыб (Qingwen, Yuanding, 1985; McAlister, 1987), представляющие интерес в таксономическом и филогенетическом отношениях.

1.2. Морфологические особенности пищеварительной системы костных рыб (Osteichthyes)

Строение пищеварительной системы описано у двоякодышащих из мясистолопастных - *Sarcopterygii* (Oppel, 1897; Jakobshagen, 1937; Rafn, Wingstrand, 1981), а из примитивных лучеперых *Actinopterygii* - у многоперов, некоторых хрящевых и костных ганойдов (Кульчицкий, 1888; Жолдасова, 1970; Purser, 1928-1929; Weisel, 1973). Исследования показали, что эпителиальная выстилка пищевода у двоякодышащих и хрящевых ганойдов многослойная слизевая (Кульчицкий, 1888; Джумалиев, Богданова, 1974; Oppel, 1897; Weisel, 1973; Rafn, Wingstrand, 1981), а у многоперов и костных ганойдов - многорядная мерцательная (Oppel, 1897; Purser, 1928-29). Мерцательные клетки входят в состав поверхностного эпителия желудка у многоперов, хрящевых и костных ганойдов, что отмечают все вышеприведенные авторы.

- 7 -

У двоякодышащих рыб желудок анатомически и гистологически не дифференцирован (Parker, 1892; Jakobshagen, 1937), но у рогозуба описывают (Rafn, Wingstrand, 1981) желудочный отдел (gastric region) который отчетливо отделен препилорической складкой от собственно спиральной кишки. Препилорическая складка образуется как вырост слизистой оболочки пищеварительной трубки и начинается она чуть-ли не с конца глотки. Авторы на электронно-микроскопическом уровне показали, что желудочный отдел выстлан мерцательным эпителием и не имеет многоклеточных (гастральных) желез. Эпителий, выстилающий складки слизистой спиральной кишки, образован бокаловидными мукоцитами и каемчатыми клетками, но среди них нередки и типичные мерцательные клетки. Правда, непонятно, почему исследователи выделяют "желудочный" отдел у рогозуба; гастральные железы там отсутствуют, препилорическая складка, начинаясь в конце глотки, в дальнейшем переходит в первый виток спиральной складки кишечника и представляет собой собственно начальный отдел спирального клапана. То, что желудочный отдел выстлан мерцательным эпителием мало о чем говорит, поскольку мерцательные клетки, помимо пищевода, описаны и в кишечнике (чаще в его заднем отделе) у многих древних видов лучеперых рыб (Жолдасова, 1970; Беляева, 1988; Weisel, 1973).

Как и в случае с цельноголовыми, Баррингтон (1942) полагает, что двоякодышащие рыбы утратили желудок в процессе эволюции. Нам представляется это предположение в значительной мере спорным.

1.3. Морфологические особенности пищеварительной системы костистых рыб

Работ по морфологии пищеварительной системы костистых рыб довольно много и частью они обобщены в монографии Веригиной и Жолдасовой (1982). Среди костистых рыб довольно много таксонов, представители которых утратили желудок в процессе эволюции. Имеются несколько гипотез на этот счет. Анализируя особенности питания безжелудочных костистых рыб некоторые исследователи полагают, что объяснить утрату желудка, основываясь только на питании рыб, довольно сложно. Баррингтон (1957), а вслед за ним и Грассе (Grasse, 1959), отмечают, что безжелудочные рыбы встречаются в разных систематических группах и характеризуются большим разнообразием пищевых адаптаций. У личинок многих видов костистых рыб желудок и железы в нем дифференцируются значительно позже кишечника и, возможно, утрата желудка есть результат проявления своего рода "неотении".

Гипотезы Карпевич (1936), Шарского (1956), Веригиной (1969) основаны на морфо-функциональном подходе в объяснении причин редукции желудка. Карпевич (1936) полагает, что у морских рыб, в питании которых преобладали мелкие беспозвоночные животные, редукция желудка могла происходить вследствие защелачивания содержимого желудков морской водой, проглоченной с пищей. Это ингибировало действие пепсина, оптимум активности которого, как известно, определяется кислой средой.

Нейтрализация кислого содержимого желудков у пресноводных карповых происходила, по мнению Шарского (1956), под действием углекислого кальция, попадавшего в желудок с раковинными моллюсками, преобладавшими в питании их предков. Он полагает, что при таком питании "рыбы или должны повысить производство соляной кислоты, или ограничиться лишь теми пищеварительными процессами, которые могут проходить в щелочной среде" (с.159). Обе эти возможности в процессе эволюции достигались различными путями; морские рыбы (например, зубатки) смогли увеличить производство соляной кислоты, "но не известен способ, каким пользуются эти животные, чтобы избавиться от избытка кальция" (там же). Окружающая среда прес-

новодных рыб бедна ионами хлора и пищеварительные процессы, происходящие в щелочной среде могли иметь для них большое биологическое значение.

По мнению Гирша (Hirsch, 1950; цит. по Веригиной, 1969), отсутствие желудка у рыб из разных систематических групп коррелирует с развитием мощного дробящего аппарата на челюстях или в ротоглотке. Он полагает, что развитие дробяще-перетирающего аппарата делает необязательным наличие желудка.

На основании анализа собственных данных Веригина (1969) обсуждает еще одну возможную причину редукции желудка. Ею отмечено, что в строении пищеварительного тракта у рыб, питающихся детритом илом и микроскопическими водорослями ("микрофагов") наблюдается либо значительное уменьшение размеров желудка, либо его полное исчезновение. Она полагает, что употребление пищи, содержащей значительное количество неусваиваемого балласта и вследствие этого, бедной питательными веществами, требует пропуска через пищеварительный тракт большого ее количества и желудок "как вместительное, где пища задерживается на более или менее длительное время, представляет скорее отрицательное явление" (Веригина, Жолдасова, 1982, с.88).

Все эти гипотезы применимы к определенным видам рыб (Смит, 1986). Разнообразие морфо-экологические адаптации в пределах того или иного таксона безжелудочных костистых рыб не укладываются в рамки некоторых из выше приведенных гипотез. Так, защелачивание желудков морской водой неизбежно почти для всех морских рыб. Однако, далеко не у всех рыб наблюдается утрата желудка, даже если они питаются исключительно мелкими беспозвоночными, как, например, планктофаги - сельдевые или микрофаги - кефалевые. Наличие хорошо развитого дробяще-перетирающего челюстно-глоточного аппарата (Hirsch, 1950) предполагает длительную адаптацию рыб к питанию животными с плотными покровами ил растительностью, т.е. пищевую специализацию. Вместе с тем, безжелудочные рыбы того или иного таксона характеризуются различными пищевыми адаптациями, например, карповые, среди которых есть микро- и фитофаги, планкто- и бентофаги, склерофаги и хищники. Грудно предположить, что стенофаги могли стать исходными формами для остальных безжелудочных рыб. Если пище-

вая специализация (фито- или склерофагия) могла явиться причиной редукции желудка в некоторых таксонах рыб, видимо, можно ожидать у всех безжелудочных рыб этой группы наличие хорошо развитого жевательного аппарата независимо от вторичной пищевой специализации, поскольку известно, что специализация является одновременно и ограничением, за исключением лишь дальнейшей специализации в том же направлении (Шмальгаузен, 1939; Никольский, 1980). Утрата желудка на основе "защелачивания содержимого желудка углекислым кальцием" (Шарский, 1956), также подразумевает склерофагию. Но именно карповые, послужившие основой построения гипотезы Шарского, характеризуются различными типами глоточных зубов, среди которых наиболее примитивными и исходными считаются многорядные конические глоточные зубы (Chu, 1935; цит. по Николаевскому, 1971), едва ли возникшие на основе адаптации к склерофагии. Редукцию зубов на челюстях у карповых, напротив, связывают с адаптацией к микрофагии (Веригина, 1983), тогда как усложнение строения глоточных зубов в сторону дробящеперетирающих, надо полагать, есть следствие постепенной адаптации к склеро- или фитофагии.

1.4. Особенности развития пищеварительного тракта на ранних стадиях онтогенеза

У большинства видов костистых рыб формирование кишечной трубки происходит перед вылулплением. Дальнейшая дифференцировка пищеварительного тракта осуществляется в постэмбриональный период развития при активном внешнем питании молоди (Дементьева, 1976; Костяничев (1986); Тимейко, 1986; Tanaka, 1969; Vu-, 1976; Govoni, 1981; Mähr et al., 1983; Cousin, Vaudin, 1985). Анализ характера развития пищеварительной системы костистых рыб показал, что:

- при переходе на внешнее питание желудок у ранней молоди большинства видов костистых рыб не дифференцирован. Питание молоди представлено главным образом животной пищей (зоопланктоном). По мере роста молоди происходит изменение качества и состава компонентов питания, а переход на корма, свойственные виду, осуществляется в разные сроки ювенильного периода (Ланге, 1966; Никольский, 1974; Sinha, Moitra, 1975);

- гидролиз пищи происходит в кишечнике, вероятно, за счет активности пищеварительных ферментов, выделяемых поджелудочной железой и печенью (Tanaka, 1969; Govoni, 1981; Vu-, 1983), за счет экзогенных ферментов, поступающих с пищей - аутолиз (Тимейко, Новиков, 1987; Lauff, Hofer, 1984); внутриклеточного переваривания белка (Stroband, 1977; Stroband, Kroon, 1981; Watanabe, 1982) и, видимо, в меньшей степени за счет пристеночного пищеварения, о чем свидетельствует слабая организация кишечных энтероцитов у ранних личинок (Кобегенова, 1988);

- начало дифференцировки желудка приходится на предмальковый период развития и завершается его морфогенез в мальковый период (Костомарова, 1962; Tanaka, 1969; Govoni, 1981, 1986). В период морфогенеза желудка преобладающее значение в гидролизе белковой пищи принадлежит кишечнику (Mähr et al., 1983).

Особенности развития пищеварительной системы и становления ее функций в раннем онтогенезе представляются интересными в решении спорного вопроса о причине редукции желудка у некоторых костистых рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данного исследования послужила туловищная кашка (пищевод, желудок, кишечник) 51 вида рыб, относящихся к двум классам: кл. I. Хрящевые рыбы, п/кл. Пластинжаберные: Кархаринообразные: 1) обыкновенная кошачья акула; Колючие акулы: 2) катран, или колючая акула^X; 3) этмоптерус; Морские ангелы: 4) обыкновенный морской ангел; п/кл. Цельноголовые: Химерообразные: 5) химера обыкновенная.

Кл. Костные рыбы, п/кл. Лучеперые: Настоящие костистые рыбы: Лососеобразные: 6) радужная форель^X; Угреобразные: 7) речной угорь; Сарганообразные: 8) сарган обыкновенный; Карпообразные: 9) лещ обыкновенный^X и жерех обыкновенный^X; Колюшкообразные: Игольчатые: 11) длиннорылая и 12) пухлощечная игольчатая; Окунеобразные: Окуневидные: 13) каменный окунь, 14) китайский окунь, или ауха (Серрановые); 15) окунь обыкновенный, 16) окунь балхашский, 17) судак обыкновенный^X.

18) ерш обыкновенный (Окуневые); 19) летрия (Летриновые); 20) султанка, или барабулька (Султанковые); 21) уланский большеглаз (Пемферовые); 22) платакс (Платоксовые); 23) щетинозубы: *Chaetodon xanthocephalus* и 24) *C. hoefleri* (Щетинозубовые); 25) *Harporhynchus stevensi* и 26) *Cichlosoma* sp. (Цихловые); 27) смарида (Смаридовые); Губановидные: 28) губан-зеленушка, 29) *Sheillo inermis*; Дракончиковидные: 30) японский волосозуб (Волосозубые); 31) морской дракончик (Морские дракончики); 32) звездочет и 33) *Uganoscopia rolli* (Звездочетовые); Собачковидные: 34) морская собачка, 35) собачка-бабочка, 36) собачка-сфинкс (Собачковые); 37) стихей Григорьева, 38) опистоцентр глазчатый, 39) опистоцентр безногий (Стихеевы); 40) маслюк расписной (Маслюковые); Бельдюговидные: 41) бельдюга обыкновенная, 42) широкорот (Бельдюговые); Бычковидные: 43) бычок-мартовик, 44) бычок-голец, 45) бычок-зеленчак, 46) бычок-ротан, 47) бычок-кругляк, 48) бычок-песочник (Бычковые); 49) илестый прыгун (Илестые прыгуны); Скорпенообразные: 50) большая скорпена; Игольничкообразные: 51) кузовок.

^XПищеварительный канал колючей акулы был исследован на эмбриональных стадиях у двух размерных групп эмбрионов, длиной 115 и 208 мм. Пищеварительный тракт радужной форели, хе-реха, леща и судака был изучен на ранних стадиях постэмбрионального развития. Этапы и стадии развития даны по Васнецову (1953) и Игнатьевой (1975).

Материал был собран в весенне-летний период на Черном море (г. Севастополь) в 1976 г., в Японском море (Залив Петра Великого), в оз. Ханка - в 1982 г, а также в бассейне р. Или и Капчагайском водохранилище с 1980 по 1984 гг. Экзотические виды рыб предоставлены доцентом кафедры зоологии КазГосуниверситета М.Е.Дильмухамедовым. Определение экзотических видов было проведено сотрудником Зоомузея МГУ Е.Д.Васильевой. Автор приносит им искреннюю благодарность.

Материал фиксировали в 10 % нейтральном формалине и в жидкости Буена. Гистологическую обработку материала проводили по общепринятым методикам гистологической техники (Ромейс, 1954; Меркулов, 1969).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В диссертации макро- и микроанатомическое описание строения пищеварительного канала приведено в виде повидовых очерков, или в сравнительном плане между видами в пределах семейства-подотряда. Материал изложен в следующем порядке: 3.1. Морфология пищеварительной системы некоторых акул и химеры; 3.2. Морфология пищеварительной системы костистых рыб; 3.3. Особенности строения пищеварительной системы рыб в раннем онтогенезе. Основные положения полученных данных вынесены в главу обсуждение результатов исследований.

4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Пищевод. У исследованных нами акул рыб отмечено два типа строения эпителия: однослойный двух-трехрядный мерцательный слизевой и многослойный слизевой. Мерцательный эпителий обнаружен у кошачьей акулы и морского ангела, а многослойный - у этмоптеруса. У взрослых колючих акул эпителий многослойный (Джумалиев, Кобегенова, 1977); причем он становится многослойным (двух, местами пятислойным) к концу первой половины эмбриогенеза - у эмбрионов длиной 115 мм. Строение эпителия пищевода не зависит от характера питания рыб. Так, морской ангел и японская бычья акула - *Heterodontus*, питаются преимущественно раковинными моллюсками, ракообразными и иглокожими (склерофаги), а строение эпителия у них различно: у первого эпителий пищевода однослойный мерцательный, а у второй - многослойный слизевой (Ogura, 1983). Различный характер питания у кошачьей акулы (эврифаг) и, у исследованных нами ранее (Джумалиев, Кобегенова, 1977; 1981), молот-рыбы и серой акулы - типичных хищников, а тип эпителия одинаков - однослойный мерцательный.

Оба типа эпителия - мерцательный и многослойный, встречаются в пищеводе как акул, так и скатов (Кульчицкий, 1888; Джумалиев, Богданова, 1974; Джумалиев, Кобегенова, 1977, 1980; Orrel, 1897). Нередко классификация пластиножаберных строится на противопоставлении акул скатам (Берг, 1940;

Никольский, 1971; Расс, Линдберг, 1971; Norman, 1966; Comragno, 1977; Nelsen, 1984; цит. по Seret, 1986), что предполагает монофилетическое происхождение последних от каких-то пятижаберных акул. Предков скатов видят в сквалоидных (Goodrich, 1909), либо в скратиноидных (Гликман, 1964) акулах, или, полагают дивергенцию скатов от общих с акулами предков - неоселяхий (Comragno, 1977). Другого взгляда придерживается Бертин (Bertin, 1939; цит. по Seret, 1986), который рассматривает скатов как полифилетическую группу, полагая параллельное происхождение различных акул и скатов от эуселяхий. На основании изучения особенностей морфогенеза осевого скелета пластиножаберных рыб Борхвард (1982, 1986) также считает, что уплощение в сторону скатообразной формы имело место в эволюции акул не один раз и морфологическая адаптация к придонному образу жизни могла быть приобретена параллельно в разных таксонах скатов.

Хронологическая последовательность смены типов эпителия (от однослойного к многослойному) у рыб, по мнению Джумалиева (1981 а) отсутствует. В частности он считает, что у представителей более древнего семейства Rhinobatidae (возникших в поздней пре) эпителий в пищеводе многорядный, местами трансформирующийся в многослойный, а у представителей более молодых семейств, появившихся в позднем мелу, эпителий может быть как многослойным (Dasiatidae), так и однослойным мерцательным (Rajidae). Кроме того, сравнительно недавно обнаружен шестижаберный скат (Smith, 1981), предварительное изучение которого позволило отнести его к отряду Myliobatiformes, но выделить от прочих представителей отряда в новое семейство и подотряд (Wheeler, 1981; Nelsen, 1984; цит. по Seret, 1986). Последние данные указывают на то, что скаты в целом сборная группа и мы согласны с мнением Джумалиева (1981 а) о том, что оснований противопоставлять их акулам весьма мало.

У химеры эпителий пищевода многослойный, насчитывает до 20 клеточных слоев. Он непосредственно граничит с однослойным каемчатым эпителием спирального клапана, первый виток которого начинается в конце пищевода. Апикальные слои клеток эпителия пищевода испытывают слизевое перерождение и содер-

жат АС-ШИФФ-положительный мукоидный секрет. В этой связи хотелось бы отметить, что нами ни в одном случае не обнаружено ороговевающего эпителия, как это описано для эпителия пищевода колючей акулы Пернкопфом и Леннером (1937) и для некоторых других видов акул Осиповым с соавт. (1972).

У исследованных нами костистых рыб эпителий пищевода многослойный, как правило, с большим количеством мукоцитов в апикальной части. У некоторых видов (речной угорь, бельдюга) в эпителии пищевода, кроме эпителиальных и слизистых клеток, встречаются крупные клетки различной формы с зернистым содержимым в цитоплазме. По своим морфологическим характеристикам они напоминают одноклеточные серозные железы эпидермиса рыб (Шмальгаузен, 1949; Калужная, 1976, 1981). Такого рода клетки описаны в эпителии пищевода некоторых карпообразных (Веригина, 1976, 1990), сомообразных (Джумалиев, 1981 а, Danguy et al., 1986). В покровах функция этих клеток, по-видимому, защитная. У кумжи и гольца (Salmonidae) количество серозных клеток в эпидермисе увеличивается в случае хронической инвазии жгутиковым эктопаразитом Ichthyobodo sp. (Pickering, Fletcher, 1937) и по мнению авторов они выделяют секрет, предохраняющий рыб от эктопаразитов. Функциональное значение серозных клеток в эпителии пищевода менее понятно, так как их присутствие трудно связать с особенностями питания рыб (Веригина, 1990; Danguy et al., 1986).

В начале пищевода у ерша, морского дракончика, цихлозомы и некоторых бычков встречаются вкусовые луковицы (хеморецепторы), в основном характерные для эпителия губ, усов, ротовой полости (Al-Bazzani, 1946; Dhar, Kumar, 1976; Geistdoerfer, 1981; Dhar, Chatterjee, 1983). У изученных нами личинок леща они достаточно четко оформлены в эпителии ротовой полости на этапе развития S_2 , но дифференцировка их начинается на более ранних стадиях онтогенеза (Красюкова, 1958; Богданова, 1972; Левзнер, 1986; Twongo, MacCrimmon, 1977). Присутствие хеморецепторов и крупных белкового типа клеток в эпителии пищевода и в эпидермисе могут представить интерес для решения спорного вопроса о происхождении эпителиальной выстилки пищевода (Хлопин, 1946; Колосс, 1969; Бажанов, 1981).

Желудок. Крупные продольные складки слизистой оболочки желудка изученных акул выстланы однослойным высокопризматическим эпителием с ШИФФ-положительной слизистой пробкой по апикальному краю. Углубления поверхности желудка - желудочные ямки, образуют проток гастральных желез и выстланы клетками поверхностного эпителия, расположенными несколько наклонно к протоку. Гастральные железы представлены простыми трубками, иногда сильно извитыми в основании.

У кошачьей акулы и атоптеруса гастральные железы располагаются только в нисходящем (фундальном) отделе, который отделен от пилорического мышечным сфинктером. Слизистая оболочка пилоруса собрана в крупные продольные складки, выстланные призматическим эпителием, клетки которого на апикальной части образуют ШИФФ-положительную мукоидную пробку. Многоклеточные трубчатые железы в пилорусе отсутствуют. Такое же, как у кошачьей акулы и атоптеруса, топографическое размещение гастральных желез отмечено нами ранее у молот-рыбы и серой акулы (Джумалиев, Кобегенова, 1980).

У морского ангела мышечный сфинктер между фундусом и пилорусом отсутствует, а гастральные железы поднимаются далеко в пилорический отдел, исчезая лишь близ пилорического сфинктера. В этом плане строение желудка морского ангела сходно с ранее изученными скатами (рохля, хвостокол, шиповатый скат) и колючей акулой (Джумалиев, Кобегенова, 1980).

В литературном обзоре нами было отмечено, что гастральные железы рыб образованы одним типом железистых клеток (темных, оксинтопептических), вырабатывающих одновременно пепсин и соляную кислоту. В свете современных данных (Уголев, 1985) желудок у позвоночных животных не принимает участия в гидролизе углеводов (структурных и универсальных полисахаридов) и жиров. Гидролиз белков начинается в желудке. Однако, пепсин гидролизует белки значительно медленнее, чем кишечные протеиназы. "Роль желудка в белковом пищеварении до некоторой степени преувеличена. Принято считать, что в этом органе гидролизуются только около 10 % всех пептидных связей... Дальнейшее переваривание белков, как правило, происходит под действием протеолитических ферментов сока под-

желудочной железы в полости двенадцатиперстной кишки" (Уголев, 1985, с.104-105). В этой связи, представляется, что различное топографическое размещение гастральных желез у акул обусловлено особенностями их питания. Показано, что у акул, питающихся преимущественно рыбой, кислотность желудочного сока во время пищеварения была весьма высокой и соответствовала оптимуму активности пепсина pH - 1-2 (Weinland, 1900, 1901; цит. по Пегель, 1950). У большинства скатов, а также морского ангела, по данным этого автора, желудочный сок в большинстве случаев был щелочной реакции и у них наблюдалось длительное желудочное пищеварение. Вайнланд (Weinland, 1900, 1901) ферменту желудочного сока скатов приписывал трипсическую природу. Нам представляется, что щелочная реакция желудочного сока скатов и некоторых видов акул обусловлена их питанием животными с плотными известковыми покровами. Растворение последних требует более увеличенного производства кислоты и увеличение объема гастральных желез за счет распространения их в пилорус становится понятным. Вместе с тем, углекислый кальций, входящий в состав покровов животных-жертв, несколько нейтрализует кислый желудочный сок, чем вероятно и объясняется затяжное желудочное пищеварение у них и щелочная реакция желудочного сока.

Среди изученных нами костистых рыб анатомически хорошо выраженный и функционально активный желудок имеют все представители окуневидных, дракончиковидных, стихеевых, масляковых, бельдюговидных и скорпенообразных рыб. Строение гастральных желез, по сравнению с акулными, более разнообразно; у всех изученных окуневидных гастральные железы представлены простыми трубками, состоящими из оксинтопептических клеток. Одна-реже две железы открываются в одну желудочную ямку. Поверхностный эпителий желудка образован призматическими клетками, апикальная часть которых образует слизевую пробку с ШИФФ-положительным содержанием. Клетки шеечного отдела желез у большинства видов не дифференцированы и только у каменного окуня они образованы бокаловидными слизистыми клетками, секрет которых кислый, АС-положительный. Спектр питания окуневидных рыб достаточно широк, среди них имеются активные хищники (судак, ауха); эврифаги (ерш, летряк, окунь обыкновенный), бени-

тофаги различных категорий, включая и склерофагов, каковыми являются платакс и щетинозубы. У последних видов гастральные железы очень длинные и сильно зигзагообразно изгибаются в подслизистой. У большинства других видов рыб изгибаются лишь концевые отделы трубок.

У дракончиковидных рыб, за исключением морского дракончика, гастральные железы представлены разветвленными трубками. Несколько (3-10 и более) железистых трубок открываются в одну желудочную ямку. Железы располагаются в подслизистой большими группами, отделенными друг от друга прослойками соединительной ткани. У морского дракончика трубчатые железы, как и у окуневидных, открываются в полость желудка самостоятельным протоком. Клетки шеечного отдела желез (как у каменного окуня) образованы мукоцитами, содержащими АС-положительный секрет.

У стихеевых, маслоковых и бельдюговых гастральные железы разветвленные, сложные: в одну желудочную ямку открываются протоки от 3-х до 10-15 желез; железы имеют трубчатое (стихеевые) или трубчато-альвеолярное (маслоковые, бельдюговые) строение.

Таким образом у окунеобразных рыб можно выделить три морфотипа гастральных желез: 1) простые трубчатые, 2) трубчатые разветвленные и 3) разветвленные трубчато-альвеолярные, или типично альвеолярные, как это описано в желудке у зубатки Веригиной (1974). В пределах таксона (подотряд-семейство), за редким исключением (морской дракончик), морфотип гастральных желез однообразен. Учитывая широкий спектр питания представителей того или иного таксона можно предположить, что строение гастральных желез не зависит от характера питания рыб и выделять различные морфотипы в качестве стабильных структур слизистой оболочки желудка. Некоторые исследователи (Дальмухамедов, 1975; Джумалиев, 1981 а) предлагают использовать стабильные структуры слизистой оболочки пищеварительной системы в качестве диагностических, на уровне таких крупных таксономических категорий, как подотряд-отряд. Для костистых рыб, в виду их огромного систематического разнообразия, использование морфотипов гастральных желез, затруднительно. Так, у представителей более примитивных отрядов - лососеобразных, сомооб-

разных и харацинообразных описаны разветвленные трубчатые железы (Мартино, 1966; Веригина, 1965; Веригина, Медани, 1968; Суворова, Трещук, 1973; Веригина, Савваитова, 1974; Веригина, 1978, 1979), а у более продвинутого отряда окунеобразных - все три морфотипа. Возможно это объясняется тем, что окунеобразные, по мнению некоторых исследователей (Greenwood et al., 1966; Lauder, Liem, 1983) полифилетическая группа. Представляется, что для однозначной оценки типологических структур пищеварительного канала костистых рыб необходимы дальнейшие исследования.

Среди изученных рыб желудок отсутствует у химеры (цельноголовые); из костистых: у саргана (сарганообразные), морских игл (колюшкообразные), у губановых, собачковых и бычковидных из окунеобразных и у кузовка - из сrostночелюстных. Анализ характера питания этих групп рыб, проведенный в соответствии с имеющимися представлениями на причину утраты желудка, показывает, что ярко выраженной пищевой специализацией характеризуются только представители цельноголовых и сrostночелюстных рыб. Тем не менее у нас нет уверенности в том, что причиной утраты желудка у сrostночелюстных была пищевая специализация, как это полагают некоторые авторы (Nitsch, 1950; Шарский, 1956).

Адаптация сrostночелюстных шла в рамках склерофагии и почти все представители этого отряда обладают челюстными зубами, слившимися в пластины с режущими краями. Сходное строение челюстных зубов имеют оплегнатовые и скаровые из окунеобразных. У скаровых желудок отсутствует (Веригина, Жолдасова, 1982); по оплегнатовым данным по строению пищеварительного канала в литературе нами не обнаружено. У молодых оплегнатовых сначала появляются отдельные острые зубы, которые в последствии сливаются на каждой челюсти в единую пластину. У *Spirosoma* и *Nicholosina* из скаровых, каждая зубная пластина имеет несколько пульпарных каналов, что предполагает их развитие из индивидуальных зубов (Britski et al., 1985). По данным этих авторов у *Scarus* сращение зубов настолько полное, что в них отсутствуют пульпарные каналы. Они полагают, что *Spirosoma* и *Nicholosina* являются генерализирован-

ными формами, сохранившими в строении зубного аппарата примитивные черты. У большинства сростночелюстных пульпарная полость в зубных пластинах единая. Приемлемо допустить - полагают Бритски с соавт. (1985), что зубные пластины у них образовались, как и у скаровых, путем сращения индивидуальных зубов, хотя ни ископаемые, ни современные формы с такими гипотетическими предковыми зубами не известны. Правда у триодонтид из сростночелюстных сохраняются более примитивные признаки в строении зубов и их рассматривают более генерализованными формами в этой группе (Tyler, 1980; цит. по Britski et al., 1985). Сращение зубных пластин у скаровых и сростночелюстных представляет собой процесс параллельной морфологической адаптации к сходному типу питания и данные выше приведенных авторов указывают на то, что адаптивная радиация видов внутри этих таксонов связана с генерализованными, т.е. менее специализированными в пищевом отношении формами.

У саргана пищеварительный канал представлен прямой короткой трубкой. Слизистая оболочка между пищеводом и собственно кишечником выстлана однослойным призматическим эпителием, строение которого отличается от кишечного отсутствием в клетках щеточной каемки и бокаловидных мукоцитов. Такого типа эпителий описан у многих видов карпозубых (Labhart, Ziswiler, 1979) и назван авторами "переходной зоной" между пищеводом и кишечником. Встречается переходной эпителий у безжелудочных собачковых (Кобегенова, Веригина, 1988) и губановых рыб (Веригина, Кобегенова, 1987). Бремер (Bremer, 1978) описал его у личинок нестрога толстолобика и называет участок слизистой, выстланный таким эпителием, "эзогастером". Последнее определение представляется более верным, поскольку у изученных нами личинок жереха и леща эпителий эзогастера удивительно схож с эпителием области будущего желудка ранних личинок судака и по существу представляет собой остатки желудочного эпителия (Кобегенова, 1988). Сарган - хищник, питается преимущественно мелкой рыбой. Изучение строения челюстно-глоточного аппарата сарганобразных рыб показало, что все таксоны этого отряда происходят от неспециализированных план-

ктофагов (Хачатуров, 1987). Последнее укладывается в рамки существующего мнения о происхождении саргановых, макрелешуковых и летучих рыб от полурылоподобных предков.

Интересно строение пищеварительного канала у бычковвидных рыб. Среди изученных бычков анатомически обособленный желудок имеется только у мартовика, у остальных бычков и илистого прыгуна он не выражен. В слизистой оболочке за пищеводом у всех видов обнаружены гастральные железы, количество и область распространения которых у исследованных рыб различна. У всех изученных видов (и во всех повторностях) клетки поверхностного эпителия желудка не образуют характерную для желудочного эпителия мукоидную пробку. Это строение сходно с эпителием области эзогастера безжелудочных рыб. Предполагается, что накопление мукоидного секрета клетками поверхностного эпителия желудка позвоночных выработалось в процессе эволюции как ответная реакция на агрессивное действие желудочного сока. Пепсин и соляная кислота, вырабатываемые гастральными железами, активно гидролизуют протеины и мукоидный барьер предохраняет слизистую оболочку желудка от самопереваривания (Шубич, Могильная, 1981). Гастральные железы имеют альвеолярное (бычки) или трубчатое (илистый прыгун) строение. Обычно это мелкие (диаметр альвеол от 30 до 60 мкм) или короткие (70-90 мкм) трубки, образованные кубическими клетками, в цитоплазме которых не просматриваются гранулы зимогена. Площадь, занимаемая желудочными железами у большинства видов очень незначительна, а у бычка-песочника гастральные железы буквально единичны. По-видимому, утрата клетками поверхностного эпителия желудка у бычковидных рыб способности вырабатывать мукоидный секрет свидетельствует об утрате клетками гастральных желез способности вырабатывать пепсин и соляную кислоту. Это дает нам основание полагать, что бычковидные рыбы утратили желудочное пищеварение и их гастральные железы представляют собой рудиментарные структуры.

По характеру питания все бычковидные рыбы относятся к животоядным, среди которых есть и хищники (бычок-мартовик), и эврифаги, и склерофаги (кругляк). Морфологическая адап-

тация челюстно-глоточного аппарата бычков к различным типам питания исследована Богачик (1967) и Богачик и Ремез (1970) и по их данным наименее специализированными видами являются бычок-песочник и бычок-губан, или рыжик.

Морские иглы - планктофаги, а среди губановых рыб, помимо бентофагов различных категорий, имеются микрзоофаги (губан-чистильщик) и хищники (Shelton). Таким образом в большинстве рассмотренных таксонах безжелудочных костистых рыб не прослеживается прямой зависимости между пищевой специализацией и утратой желудка. Нам представляется, что причины утраты желудочного пищеварения у костистых рыб обусловлены не пищевой специализацией, а теми особенностями развития пищеварительной системы костистых рыб, которые позволили Баррингтону (1957) предположить о проявлении своего рода "неотении" в становлении безжелудочных рыб.

Морфогенез желудка у костистых рыб и причины утраты желудка. Наши и многочисленные литературные данные показывают, что у большинства видов костистых рыб развитие желудка начинается значительно позже начала перехода молоди на внешнее питание. У молоди судака первые железы в желудке появляются в предмальвовый период развития (этап D₂ по Васнецову, 1953). У мальков желудок хорошо выражен, имеет мешковидную форму, железы в нем довольно многочисленны и имеют альвеолярное строение. Вместе с тем, в поверхностном эпителии желудка отсутствует мукоидная пробка, а в клетках гастральных желез еще не просматриваются гранулы зимогена (Кобеганова, 1988).

Многие исследователи отмечают, что активность кишечных протеиназ впервые наблюдается у личинок, находящихся на эндогенном питании. С переходом личинок на внешнее питание их активность возрастает в среднем и заднем отделах кишечника. Активность желудочных протеиназ остается довольно долго низкой, нередко и у тех видов рыб, желудочные железы которых дифференцируются раньше, чем, например, у судака, т.е. до перехода молоди на исключительно внешнее питание (Ильин, 1982; Ильина, Турецкий, 1987; Тимейко, 1986; Чуховидные, 1983; Mähr et al., 1983). Так, у сигов первые железы в же-

лудке появляются в период смешанного питания (22-24 день после вылупления), первое накопление пищи в желудке отмечено на 45-й день, но и на 97-й день после вылупления, при значительной морфологической оформленности желудка, функциональная активность его оставалась довольно низкой: рН в желудке продолжал быть выше 5 (Mähr et al., 1983).

Таким образом, развитие желудка и становление его функции у многих видов костистых рыб происходит в период активного внешнего питания молоди; пищеварительные процессы у них происходят в кишечнике; состав пищи ранней молоди большинства видов костистых рыб (желудочных и безжелудочных) одинаков и обычно представлен животной пищей.

Известно, что в развитии рыб критическим периодом является переход от эндогенного к экзогенному питанию, а также обеспеченность пищей ранней молоди рыб. Особенно важное значение имеет соответствие качественного состава кормовых объектов каждому этапу постэмбрионального развития. Так, было показано, что личинки щуки после окончания резорбции желтка (период смешанного питания) выдерживали голодание не более 3-х суток, а личинки карпа - около 7 суток. Кормление молоди щуки, когда она должна переходить на питание более крупными организмами (например, молодь других рыб) приводило к снижению роста и замедлению нормального развития желудка, а в дальнейшем и к их гибели (Костомарова, 1962). Автор полагает, что это связано с нарушением энергетического баланса при поштучном лове относительно мелкой добычи и отмечает важное биологическое значение своевременного перехода личинок на внешнее питание, указывая на необходимость качественного изменения кормовой базы в процессе постэмбрионального периода развития для нормального морфогенеза и пищеварительной системы и выживания молоди.

Применяя исторический подход к анализу этих данных, можно предположить, что характер нормального морфогенеза желудка отражает условия существования вида в процессе эволюции. Щуховидные - генеративно пресноводная группа Голарктики. Их биология размножения скоррелирована с сезонной цикличностью водоемов северных и умеренных широт (Никольский, 1974). Эта-

ны развития ранней молодежи щуки совпадают с меняющейся по мере прогревания водоемов кормовой базой. Молодь щуки (и, видимо, других видов рыб северных широт, например, судака) развивалась в течение длительного исторического времени в условиях меняющейся по составу (доступной и благоприятной) кормовой базы, которая удовлетворяла энергетическим потребностям организма, необходимым как для морфогенеза желудка, так и роста молодежи. Иными словами, метаболические затраты молодежи на морфогенез желудка удовлетворялись полноценной и доступной кормовой базой. С одной стороны, это определило характер нормального морфогенеза желудка, а с другой - невысокую пластичность раннего онтогенеза; видимо поэтому происходила массовая гибель молодежи щуки при кормлении ее зоопланктоном в эксперименте Костомаровой.

Вместе с тем, представляется, что становление безжелудочных рыб шло в процессе эволюции в условиях нестабильной по составу кормовой базы. Утрата желудка могла иметь место в эволюции тех рыб, морфогенез желудка которых проходил в в постэмбриональный период развития при активном внешнем питании молодежи (т.е. как у щуки или судака). К моменту перехода на внешнее питание молодежь предков безжелудочных рыб могла быть лишена соответствующих этапов развития кормовых компонентов и вынуждена была оставаться на той диете, которая имелаась. По-видимому, эта пища обеспечивала выживание личинок, но не могла обеспечить морфофизиологического развития желудка. Вероятно здесь находит свое выражение "биологическая стоимость" функции, как совокупности метаболических затрат" (Уголев, 1985, с.188). "Биологическая стоимость" функции пепсино-кислотного пищеварения в условиях низкого энергетического потенциала кормовой базы оказывалась невероятно высокой и не оправдывала метаболических затрат на ее становление. Преобладающее у ранней молодежи рыб кишечное пищеварение успешно справлялось с утилизацией пищи. При таких обстоятельствах подавлялись процессы морфогенеза желудка, что в дальнейшем могло привести к его полной утрате.

Как было показано выше гидролитические функции желудка

довольно ограничены. Напротив, пищеварительные ферменты, выделяемые поджелудочной железой и кишечным эпителием, представляют собой универсальные системы (Уголев, 1985). Не вдаваясь в разбор механизмов их регуляций, отметим, что биологические эффекты реализации этих систем могут быть наглядно продемонстрированы на безжелудочных костистых рыбах с их различными рационами. Представляется, что утрата желудочного пищеварения некоторыми группами костистых рыб в значительной мере определяется и ограниченной гидролитической функцией желудка. С другой стороны, большая по сравнению с молодежью щуки, эврибионтность молодежи карпа, выдерживавших голодание до 7 дней, до некоторой степени определяется их развитием в процессе эволюции в условиях нестабильной кормовой базы.

Известные нам таксоны безжелудочных костистых рыб (сарганообразные, игловидные, карпозубообразные, карпообразные, сротнотелостные и др.) своим происхождением связаны с теплыми - тропическими или субтропическими (морскими или пресноводными) водоемами. Эта корреляция дает основание полагать о возможности существования в прошлом сложных взаимоотношений между организмами и окружающей средой именно в этом регионе земного шара. Применительно к вопросу о редукции желудка эти взаимоотношения выражаются в "нестабильности кормовой базы в период морфогенеза желудка". Нестабильная кормовая база могла быть обусловлена как абиотическими: изменение уровня моря, изменение состава воды (особенно содержания кислорода), температуры и циркуляции воды, так и связанными с ними биотическими (нарушение экологических комплексов) факторами, которым в большей, чем водоемы умеренных широт, степени были подвержены водоемы тропических и субтропических зон (Кауфман, 1986; Мина, 1986; Weitzman & Vagi, 1988). Другим биотическим фактором могла быть и исходная адаптивная зона предков безжелудочных рыб, рамками которой ограничивалась нестабильная кормовая база.

Таким образом, мы полагаем, что редукция желудка у неко-

торых костистых рыб была обусловлена, с одной стороны, морфогенезом желудка у предковых форм на относительно поздних стадиях онтогенеза при активном внешнем питании и, с другой — становлением безжелудочных рыб в процессе эволюции в условиях нестабильной кормовой базы. Развиваясь в условиях нестабильной кормовой базы предки безжелудочных рыб становились полифагами, что позволяло им в процессе адаптивной радиации расходиться по спектру питания. Если рассматривать возможность редукции желудка с таких позиций, становятся понятными разнообразные морфологические адаптации безжелудочных рыб в разных таксонах и при различных экологических условиях (Кобегенова, 1988).

Морфогенез желудка у акул и развитие желудка в филогенезе рыб. У изученных нами эмбрионов колючей акулы длиной 115 мм слизистая оболочка желудка образована высокопризматическим (до 70 мкм) эпителием, клетки которого по апикальному краю содержат ШИФФ-положительную мукоидную пробку, и соединительнотканным слоем слизистой. Морфологически оформленных гастральных желез еще нет. У эмбрионов длиной 208 мм поверхностный эпителий желудка представлен призматическими клетками, высотой 30–35 мкм. Хорошо развиты желудочные ямки, ведущие в короткие трубчатые железы, клетки которых характеризуются наличием секреторных гранул. Рождение молодых колючей акулы происходит при длине 200–260 мм и эмбрионы длиной 208 мм находились на последних стадиях эмбриогенеза. Наши данные совпадают с данными Таглияфьеро и Фаралди (Tagliapietra et Faraldi, 1976) по морфогенезу желудка у кошачьей акулы. Данные Таглияфьеро и Фаралди (1976) и наш материал показывают, что морфогенез желудка акул характеризуется сравнительно ранним становлением секреторной активности эпителиальных клеток (к середине эмбрионального развития) и относительно поздней дифференцировкой морфологических структур желудка (к концу второй половины эмбриогенеза).

У цельноголовых рыб желудок отсутствует и некоторые исследователи полагают, что они утратили желудок в процессе эволюции на основе свойственной им пищевой специализации —

склерофагии (Barrington, 1942).

Анализ характера питания акул показывает, что среди них склерофагов не мало: разнозубые акулы, пилоносы, морские ангелы, многие виды скатов (Губанов с соавт., 1986). Морфологическая адаптация к такому рода пище проявляется у них в изменении строения зубного аппарата, но не приводит к утрате желудка. Напротив, предполагается его высокая функциональная активность, сравнимая с таковой высших позвоночных (Пегель, 1950). Поздний морфогенез желудка у акул, с одной стороны, и наличие среди них — склерофагов — с другой, не позволяют согласиться с мнением Баррингтона (1942). Если предположить, что у предков акул и химеровых рыб был желудок, то непонятно, почему при всех прочих сходных обстоятельствах он не редуцировался у акул — склерофагов, а исчез у химер.

Морфологическая адаптация к различным типам питания у безжелудочных костистых рыб, как было показано выше, связана с неспециализированными предками. Представляется, что можно провести параллели между морфологической адаптацией к склерофагии безжелудочных костистых рыб и таковой цельноголовых. Но, в отличие от костистых рыб, пищевая специализация цельноголовых шла от неспециализированных предков не имевших еще желудка и в этом плане они могут быть отнесены к первично безжелудочным рыбам.

Считается, что в эволюции позвоночных желудок появился позже других отделов пищеварительного канала (Еочаров, 1988) и его обособление связывают с развитием челюстей и переходом позвоночных от микрофагии к макрофагии. При этом желудок формируется как орган накопления и депонирования пищевых объектов (Barrington, 1942).

Макрофагия включает довольно широкий спектр питания и в эволюции древних рыбообразных переход к макрофагии осуществлялся поэтапно: 1) размер пищевых частиц, улавливаемых древними микрофагами-фильтраторами постепенно увеличивался; и 2) в дальнейшем шел селективный выбор пищевых частиц (Mallatt, 1984). Оба этапа в эволюции питания древних рыбообразных автор оценивает как макрофагию, однако, полагать, что

такое питание могло привести к обособлению желудка, как органа накопления и депонирования пищевых объектов (Barrington, 1942, 1957), не имеет достаточных оснований.

Пегель (1950), анализируя характер и способы питания бентических безжелудочных костистых рыб, отмечает, что рыбы этой экологической зоны характеризуются небольшими интервалами времени между отдельными актами приема пищи, питаются небольшими порциями и пища медленно продвигается по пищеварительному каналу, подвергаясь по пути действию пищеварительных ферментов. По характеру добывания пищи и способам питания он относит их к рыбам с "пасущим" типом питания. Морфологическая организация многих древних палеозойских рыб свидетельствует о их принадлежности к бентическим формам, с относительно высокой подвижностью (Шмальгаузен, 1962; Давиташвили, 1969), которым, по-видимому, в значительной степени был присущ тип питания, определяемый Пегелем, как "пасущий". Характер питания рыб, обладающих мощными зубами, приспособленными для дробления и перетирания пищи, сравним с "пасущим" типом, но обосновать возможность обособления желудка при таком питании представляется трудным. Мы полагаем, что обособление и развитие желудка в эволюции рыб было связано не просто с переходом древних рыбообразных к макрофагии, а с выходом некоторых групп рыб в новую адаптивную зону, а именно в пелагиаль. В условиях освоения новой экологической зоны обособление желудка могло быть связано с активным поиском пищи и хищничеством. Захват и заглатывание относительно крупной добычи, без предварительной ее обработки, были теми предпосылками, которые в дальнейшем способствовали формированию желудка. Относительно крупная добыча задерживалась в переднем отделе кишечного канала до тех пор, пока ткань жертвы не достигала значительной степени мацерации и не получала возможность продвигаться далее по кишечному каналу. Первичное разложение добычи могло идти под действием собственных ферментов жертвы, т.е. по типу аутолиза, рассматриваемого в качестве одного из древнейших типов пищеварения (Уголев, 1985). В дальнейшем, в переднем отделе кишечного канала, где находилась жертва и шел ее аутолиз, мог обособиться желудок и развиваться желудочные желе-

зы. Раннее становление функциональной активности желудочного эпителия и поздняя дифференцировка гастральных желез, по-видимому, отражают условия формирования желудка в филогенезе акулорных рыб. Ограниченные гидролитические функции желудочных протеиназ (только гидролиз белков), вероятно, также определяются этими особенностями развития желудка в эволюции древних позвоночных.

Об успешном освоении новой адаптивной зоны предками хрящевых рыб свидетельствует высокий уровень морфологической организации пластиножаберных с их разнообразными морфологическими адаптациями. Что касается цельноголовых, то родство их с пластиножаберными спорно (Справочник по систематике ископаемых организмов, 1984; Poplin, 1978). Происхождение цельноголовых связывают с птиктодонтидами из панцирных рыб (Ørvig, 1962; цит. по Обручеву, 1964), или же их рассматривают как потомков брадиодонтов, полагая раннюю (верхнедевонскую) дивергенцию последних от акулорных рыб. В последнем случае дивергенцию связывают с пищевой специализацией, которая явилась причиной упрощения и регресса в организации цельноголовых (Обручев, 1964). Видимо, это не совсем так. Дивергенция цельноголовых и акулорных рыб (если они на самом деле являются сестринскими группами) происходила на уровне безжелудочных предков и в строении цельноголовых проявляются черты их примитивной организации, а не упрощения и регресса. Палеонтологические данные (Обручев, 1964; Poplin, 1978; Seret, 1986) указывают на то, что адаптивная радиация цельноголовых не выходила из рамок бентической зоны и свидетельств о более высоком уровне организации у их предков не обнаружено. Среднедевонская дивергенция отмечается и для древних мясистолопастных: кистелерых и двоякодышщих (Воробьева, Обручев, 1964; Воробьева, 1977; Miles, 1975; Schultze, 1986). Эволюция двоякодышщих рыб проходила в рамках адаптации к фитофагии (Vemis, 1986; Campbell & Barwick, 1986) и рассматривать отсутствие желудка у них как утрату его (Barrington, 1942), не имеет достаточных оснований.

Таким образом, сравнение характера проявлений морфологических адаптаций у рыб из различных филогенетических групп

позволило, как нам представляется, полнее обосновать предположение некоторых исследователей (Jakobshagen, 1937; Remkorf & Lehner, 1937) о первичном отсутствии желудка у цельноголовых и двоякодышащих рыб. Последнее предполагает обособление и развитие желудка в эволюции хрящевых и костных рыб, как параллельный и независимый процесс.

К и ш е ч и к. У кошачьей акулы и морского ангела поверхность складок слизистой, формирующих спиральный клапан, несет многочисленные мелкие отверстия, в которые открываются короткие трубчатые железы. Аналогичное строение слизистой оболочки спиральной кишки описано нами ранее (Джумалиев, Кобегенова, 1980) у некоторых видов скатов. Слизистая оболочка спиральной кишки этмоптеруса представлена невысокими листовидными складками. Выстилает складки слизистой спиральной кишки высокопризматический каемчатый эпителий. Бокаловидные мукоциты сравнительно немногочисленны и равномерно распределяются среди энтероцитов. В процессе эмбрионального развития спиральный клапан формируется значительно раньше желудка. У эмбриона колючей акулы длиной 115 мм его структура отличается от дефинитивного состояния слабо развитой щеточной каемкой энтероцитов и незначительным числом слизистых клеток. В функциональном отношении он, по-видимому, участвует в эмбриональном питании и к концу эмбрионального развития оказывается вполне подготовленным к внешнему питанию (Evans & Ford, 1976).

У химеры слизистая оболочка спирального клапана представлена сложными зигзагообразными складками, выстланными высокопризматическим эпителием, образованным каемчатыми клетками и бокаловидными мукоцитами.

У изученных костистых рыб строение кишечного эпителия на всем протяжении кишки однообразное, что отмечено многими исследователями и для других видов рыб (Веригина, 1969, 1970; Веригина, Жолдасова, 1982; Al-Hussaini, 1949 и др.).

Известно, что в кишечнике происходит дальнейший гидролиз пищи и ее всасывание. У рыб с различным характером питания и различным строением пищеварительного канала (желудочных и безжелудочных), пища поступает в кишечник в разном состоянии и в различной степени переработки. Учитывая, что желудочные

протеиназы гидролизуют только белки, разрушая при этом всего лишь 10 % пептидных связей и не принимают участие в гидролизе углеводов и жиров, представляется, что и у желудочных рыб основная роль в гидролизе пищи принадлежит кишечнику. Гидролитические функции сока поджелудочной железы и кишечных протеиназ обеспечивают более или менее полную утилизацию пищи и по характеру своих проявлений — универсальны (Уголев, 1985). Морфологическое единообразие кишечного эпителия у разных видов рыб (хрящевых и костистых) и на всем протяжении кишечника свидетельствует о том, что адаптация кишечника к различным типам питания проявляется не на структурном, а на биохимическом уровне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Изучение морфологии и морфогенеза пищеварительной системы хрящевых и костистых рыб позволило выявить некоторые общие закономерности в характере проявлений морфологических адаптаций к различным типам питания и осветить некоторые спорные вопросы эволюции пищеварительной системы рыб.

Сравнение морфологии и морфогенеза пищеварительной системы костистых рыб представило возможность несколько по иному подойти к вопросу о причине редукции желудка. Высказано предположение о том, что утрата желудка обусловлена особенностями морфогенеза желудка у предков безжелудочных рыб, с одной стороны, и особенностями кормовой базы в период морфогенеза желудка — с другой. Предполагается, что низкий энергетический потенциал кормовой базы в период формирования желудка у молодых предков безжелудочных рыб не мог компенсировать совокупности всех метаболических затрат развивающегося организма и в этих условиях в первую очередь подавлялись процессы морфогенеза желудка, поскольку преобладающее у молодых рыб кишечное пищеварение успешно справлялось с утилизацией пищи.

Развиваясь в условиях нестабильной кормовой базы предки безжелудочных рыб (мы полагаем, что утрата желудка — процесс параллельный и независимый в каждом таксоне костистых рыб) становились полифагами, что позволяло им в процессе адаптивной радиации расходиться по спектру питания. При таком подходе к вопросу о причине редукции желудка становятся понятными разно-

образные пищевые адаптации безжелудочных рыб в том или ином таксоне.

Сравнение морфологических адаптаций хрящевых и костистых рыб с экстраполяцией механизмов утраты желудка у костистых рыб на представителей древних таксонов безжелудочных рыб позволило обосновать предположение Якобсхагена (1937) и Пернокфа и Леннера (1937) о первичном отсутствии желудка у цельноголовных и двоякодышащих рыб. Предполагается, что морфологическая адаптация к фито- или склерофагии у рыб этих групп шла от безжелудочных предков. Обособление и развитие желудка в эволюции рыб связано с выходом их предков в новую адаптивную зону, в процессе освоения которой желудок обособлялся на основе активного поиска пищи и хищничества: заглатывания относительно крупной добычи, без предварительной ее обработки. Освоение новой адаптивной зоны сопровождалось повышением общего уровня организации животных, чему в значительной мере соответствует высокий уровень организации акул. Учитывая отдаленное родство акул и костных рыб предполагается, что желудок формировался параллельно и независимо в эволюции хрящевых и костных рыб.

Сравнительно-морфологическое изучение пищеварительного канала изученных видов рыб позволило сделать ряд выводов частного характера:

- У исследованных видов хрящевых рыб эпителий пищевода либо однослойный мерцательный, либо многослойный, но и в том и в другом случае он включает многочисленные одноклеточные слизистые железы (мукоциты). Вопреки имеющимся представлениям (Осипов с соавт., 1972; Pappkopf & Lehner, 1937) нами не обнаружено ороговевающего эпителия в пищеводе хрящевых рыб.

- В желудке исследованных акул обнаружены простые трубчатые железы. У исследованных костистых рыб выделяются еще два морфотипа гастральных желез: разветвленные трубчатые и разветвленные альвеолярные. В пределах таксона, на уровне семейства (подотряд) строение гастральных желез однотипно и не обнаруживает зависимости от характера питания рыб. Один и тот же тип желез встречается у представителей разных таксонов, что, возможно, указывает на параллелизм, проявляющиеся на тканевом уровне.

- Топографическое размещение гастральных желез в желудке изученных акул различно: у кошачьей акулы и этоптеруса они располагаются только в нисходящем отделе, который отделен от пилорического отдела мышечным сфинктером. У морского ангела гастральные железы распространяются и в восходящий отдел, исчезая лишь близ пилорического сфинктера. Такое же, как у морского ангела, размещение гастральных желез отмечено в желудке ранее изученных скатов и колючей акулы. Предполагается, что различное топографическое размещение гастральных желез связано с особенностями питания рыб. У акул, в пище которых преобладает рыба, кислотность желудочного сока во время пищеварения высокая (Пегель, 1950) и нейтрализация пищевого комка происходит в пилорусе. У морского ангела и некоторых видов скатов рН желудочного сока имеет значения, близкие к нейтральным и у них отмечается затяжное желудочное пищеварение. Нейтральные значения рН желудочного сока, по-видимому, обусловлены его защелачиванием углекислым кальцием, входящим в состав крововыводящих органов животных, составляющих основу питания этих видов. Интенсификация функции гастральных желез достигается благодаря увеличению их объема за счет распространения в пилорус.

У костистых рыб (платакс, щетинозуб) увеличение объема гастральных желез, при сходном со скатами характере питания, достигается за счет значительного удлинения трубок, вследствие чего железы сильно зигзагообразно изгибаются.

- Строение кишечного эпителия у изученных нами видов рыб довольно однообразное. Нами не обнаружено каких-либо четких микроанатомических различий как по всей длине кишки, так и между различными видами.

Список работ опубликованных по теме диссертации:

Джумалиев М.К., Кобегенова С.С. Морфологические особенности пищевода и кардия некоторых акул и скатов. /Вопросы биологии и экологии животных.-Алма-Ата: Казгосуниверситет. -1977. -С.100-115.

Джумалиев М.К., Кобегенова С.С. Морфологические особенности пищеварительного тракта некоторых рыб. /Особенности

Биологии и морфологии животных. -Алма-Ата: КазГУ. -1980.
-С.67-82.

Kobegenova S.S. The comparative morphology of the digestive tract of some percoid fishes. /Abstract 5 Congressus Europaeus Ichthyologorum. -Stockholm.-1985. -P.92.

Фаломеева А.П., Кобегенова, С.С., Баекешев А.Ш. Обеспеченность пищей ранней молоди леща Капчагайского водохранилища и некоторые микроанатомические особенности строения их пищеварительного тракта. /Рук. Деп. КазНИИНТИ от 15.09.1986. № 1202. Рус.

Веригина И.А., Кобегенова С.С. Строение пищеварительного тракта безжелудочных окунеобразных семейства губановых. /Вопросы ихтиол. -Т.27, вып.6.-1987. -С.1030-1034.

Кобегенова С.С., Веригина И.А. Строение пищеварительного тракта некоторых *Vlepploidae*. /Вопросы ихтиол. -1988, т. Т. 28, вып.2. -С.266-272.

Кобегенова С.С. Морфо-функциональные особенности пищеварительной системы рыб в раннем онтогенезе / Тезисы I съезда физиологов Казахстана. -Алма-Ата: 1988 (22-24 ноября). Ч. I. -С. 37.

Кобегенова С.С. К вопросу о возможной причине редукции желудка у некоторых костистых рыб. /Вопросы ихтиол. - 1988. Т.28, вып. 6, -С.983-992.

Кобег