

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РОТОВОГО АППАРАТА НЕВЫДВИЖНОГО ТИПА У РЫБ

Богачик Т. А., Вацко С. С., Рясиков Л. В.

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
Шампанский пер., 2, г. Одесса, 65058, Украина

В эволюции хордовых животных шло непрерывное совершенствование пищеварительной системы. Ланцетник и асцидии улавливали частицы мертвой органики из потока воды, поступающей в глотку, с помощью слизевого фильтра. Низшие позвоночные — бесчелюстные, обладая совершенным двигательным аппаратом и набором органов чувств, могли разыскивать скопления органики и только всасывать ее сокращением глотки. Рост потребителей этой пищи среди беспозвоночных Силура создал большую конкуренцию и, это привело к вымиранию двух классов бесчелюстных животных. Дальнейшее изменение переднего отдела кишечной трубки привело к укреплению ее скелетом жаберных дуг и образованию жаберных лепестков кожного происхождения. Произошла дифференцировка глоточной мускулатуры, что сделало жаберные дуги подвижными. Совершенствование жаберного аппарата способствовало изменению способа питания рыб, так как предглазничные дуги утрачивают дыхательную функцию, приобретают кожное вооружение — плакоидные чешуйки и превращаются в челюстной хватательный аппарат. Это подтверждено палеонтологическими и эмбриологическими исследованиями (Северцов, 1934; Воскобойников, 1937, 1940). Образование челюстей — важнейший ароморфоз — переход рыб к питанию живой пищей. Это позволило рыбам освоить все многообразие форм растительной и животной жизни вод океанов и морей, особенно их прибрежий.

Первые челюстные животные — хрящевые рыбы, а позже и костные рыбы, дали бурный расцвет многообразия форм: более 20000 видов — половина численности всех позвоночных животных, по классическим представлениям академика Л. С. Берга (1949). Согласно современным данным их известно уже 35000 видов (Eschmeyer, 1998). Более совершенна пищеварительная система костных рыб: она укреплена костным скелетом, из первичной челюсти акул образован щечный отдел висцерального скелета, что сделало более постоянной ротовую полость, жаберные дуги упрятаны в ротовую полость, формируя глоточный аппарат, принимают участие в процессах захвата и обработки добычи. Происходит образование верхней челюсти (новообразование или рекапитуляция губных хрящей). У многих прогрессивных групп рыб верхняя челюсть подвижна. Она вступает во взаимосвязь с обонятельной областью черепа, что ведет к значительному разнообразию способов сбора и поимки добычи.

Пища, как важнейший фактор среды обитания, отличается огромным разнообразием форм. Способы ее добывания и обработки формируют функциональные и морфологические особенности переднего отдела пищеварительной системы. Костные и мускульные структуры, сохраняя постоянный набор элементов, могут значительно изменяться в результате адаптации к особенностям питания, изменяя форму, величину, соотношение основных элементов невральное и висцерального скелета.

У более древних систематических групп рыб наблюдается примитивное строение верхней челюсти и ее неподвижность — таковы лососевые рыбы: *Salmo L.* 1758, *Salmonidae* (Линдберг, Герд, Расс, 1980), *Salmoniformes* (Eschmeyer, 1998). Примитивность организации проявляется в том, что в черепе лососей сохраняется много хряща, особенно, в основании и в обонятельной области, хондральных окостенений мало, а крыша и дно прикрыты покровными костями. В висцеральном черепе сохраняется набор костей, характерных и для других рыб. Видимо, эта конструкция скелета возникла в линии костных рыб уже давно. Обонятельная область черепа хрящевая и сверху прикрыта верхнеобонятельной костью. Эта тонкая покровная кость значительно отличается от среднеобонятельной кости (мезэтмоида) колючеперых рыб, которая является замещающей костью, разнообразна по строению, оформляет передний конец черепа и является опорой для межчелюстной кости. У лососей за пределы черепа слегка выдается плоская головка сошника. Межчелюстная кость передним выступом слегка охватывает его, а коротким дорзальным выступом входит в выемку верхнеобонятельной кости. Волокна надкостницы межчелюстной кости врастают в надхрящницу обонятельного отдела черепа. Линейные движения ее исключены. Челюстная кость вплотную подходит к заднему концу межчелюстной кости и разделяется ровным швом. Но изнутри ее виден крупный отросток, который подстилает межчелюстную кость, но не доходит до сошника, что происходит у колючеперых. При опускании нижней челюсти, опускается и задний край челюстной кости. Обе кости оформляют ротовое отверстие и вооружены крупными и мелкими острыми зубами. Но верхняя челюсть не выдвижная. Лососи питаются крупной добычей, поэтому комплекс челюстных костей должен быть прочным, что определяет неподвижность верхней челюсти. Челюстной аппарат примитивен и менее совершенный, чем выдвижная верхняя челюсть. Но функционально он оправдан. У хищных рыб, видимо, не было потребности в его совершенствовании.

Щука — *Esox lucius L.*, 1758; *Esocidae* (Линдберг, Герд, 1972); *Esociformes* (Eschmeyer, 1998), близка к лососевым, в черепе много хряща. Сильно вытянут рострум — предглазнично-обонятельный отдел. Сверху он прикрыт покровными, сильно вытянутыми, носовыми костями — среднеобонятельная кость отсутствует. Плоский передний край черепа укреплен только очень тоненькими предносовыми костями, а также чуть расширенной головкой и ножкой сошника, несущих крупные и мелкие, но достаточно острые зубы. К боковым краям головки сошника, в ямке, укрепляется небная кость, которая располагается горизонтально — параллельно носовым костям. Очень короткая и узкая межчелюстная кость, как и челюстная прирастают к переднему концу небной кости, срастаясь друг с другом. Головка и межчелюстные кости образуют передний

край черепа. Челюстной аппарат не выдвигной. У взрослых рыб сохраняется расположение костей, такое же, как на ранних этапах развития строения челюстей (Еремеева, 1948). У этих рыб невыдвижная челюсть явление первичное. Сращение на переднем конце черепа четырех костей, при небольшой его толщине, обеспечивает прочность для схватывания и удержания крупной добычи, характерной для этого хищника.

Характерно, что образование невыдвижного рта отмечено и у более прогрессивных видов рыб, относящихся к разным экологическим группировкам. У европейского сома, *Silurus glanis* L., 1758, *Siluridae* (Линдберг, Герд, 1972), *Siluriformes* (Eschmeyer, 1998), подстерегающего хищника, способного потреблять очень крупную добычу — способ построения верхней челюсти и увеличение ее прочности иной. Происходит полное окостенение черепа, удлинение предглазнично-обонятельного отдела и его чрезвычайное расширение. В ширину он значительно превосходит межглазничный и затылочный отделы черепа. Это достигается разрастанием и укрупнением костей обонятельно-сошниково-комплекс. Чрезвычайно развита плоская задне-обонятельная кость. Она отличается компактностью костной ткани и имеет большие размеры — около половины длины черепа. Задний конец ее раздвигает лобные кости, а передний, утолщенный край — разрастается, в виде больших заостренных крыльев, определяя край черепа. Снизу, среднюю ее часть укрепляет крупный сошник. Его головка состоит из двух овальных пластинок, наклоненных под углом друг к другу, и густо покрытых мелкими шиповатыми зубами. Консолидируют и укрепляют эти элементы, с боков, очень крупные и толстые, плоско расположенные наружные обонятельные кости. Это создает массивность и прочность предглазничной области. Не нарушают эту монолитность пластинчатые полулунные кости межчелюстных костей. Они густо покрыты шиповидными зубами и вставлены в щель между среднеобонятельной костью, и головками сошника. Это создает большое шиповатое поле для удерживания скользкой, активной, массивной добычи. На наружной обонятельной кости укрепляется небольшая косточка, поддерживающая ус. Рядом прикрепляется рудимент верхнечелюстной кости, дистальная палочковидная часть которой прикрепляется к нижней челюсти, оформляя верхний край рта. Горизонтальное расположение остальных костей щечного отдела раздвигает вширь ротовую полость и место крепления нижней челюсти. Все это увеличивает ротовое отверстие при схватывании крупной добычи, способствуя удерживанию ее мощным черепом, и значительным (по размеру и форме) зубным полем, которое выполняет роль верхней челюсти. Характер расположения костей, наличие рудимента верхнечелюстной кости говорит о том, что образование не выдвигной рта — явление вторичное, вызванное спецификой питания речного сома.

У саргана — *Belone belone* L., 1817, *Belonidae* (Линдберг, Герд, Расс, 1980), *Beloniformes* (Eschmeyer, 1998), не выдвигная верхняя челюсть образована иначе: закругленный и плоский предглазничный конец черепа плотно охвачен верхнечелюстными костями. По краю его образован желобок, что делает это соединение верхнечелюстной кости довольно прочным. У многих рыб в обонятельном отделе черепа может сохраняться хрящ. У саргана весь предглазничный отдел черепа хрящевой, расширенный и закругленный по переднему краю. В слегка подсушенном, мокром препарате, на поверхности хряща можно видеть тонкий слой костной ткани. На том же уровне снизу закладывается такая же пленочка костной ткани, обе они соответствуют положению среднеобонятельной кости и сошника.

Раздвинутые ветви верхней челюсти охватывают край черепа и повторяют его форму. Обе кости в проксимальном отделе пластинчатые и плотно прилегают друг к другу. Межчелюстные кости, сужаясь к дистальному концу, срастаются ветвями почти на двух третях своей длины. Проксимальные концы соединены очень прочно соединительнотканной перепонкой. К ее краю и прикрепляется изогнутый передний конец челюстной кости, которая прикрепляется к черепу волокнами надкостницы. Межчелюстная кость вооружена зубами: два наружных ряда — более мелкие, а внутренний ряд — представлен более крупными коническими зубами, сидящими редко, а между ними расположены более мелкие зубы. Нижняя челюсть длиннее верхней, на переднем конце лишена зубов и загибается кверху, образуя крючок. Основание

нижней челюсти своеобразно укреплено поперечно лежащими костными пластинками, между которыми находится богатая жиром соединительная ткань.

У молоди саргана при развитии челюстного аппарата происходит закладка роstralного хряща — одного из элементов выдвигной рта (Еремеева, 1948). У взрослых он редуцируется, и некоторая подвижность верхней челюсти возможна за счет упругости хряща обонятельного отдела. Сарган — подстерегающий хищник, затаившись в зарослях растений в вертикальном положении, он схватывает молодь рыб, креветок и других мелких животных концами длинных челюстей, которые действуют как пинцет. Все это говорит о том, что неподвижность верхней челюсти саргана явление вторичное и носит адаптивный характер.

Детали строения и характер прикрепления челюстных костей у лососевых видов рыб и щуки, формирующих челюстной аппарат невыдвижного типа, имеет типично первичный характер. В то время как у сома и саргана, не зависимо от особенностей экологии среды их обитания, невыдвижной рот имеет ярко выраженный приспособительный характер вторичных образований.