

МОРФО-ЕКОЛОГІЧНІ ПРИСТОСУВАННЯ ТРАВНОЇ СИСТЕМИ РИБ ДО СПОЖИВАННЯ ЗДОБИЧІ З ТВЕРДИМИ ПОКРОВАМИ

Богачик Т. А.

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
Шампанський пров., 2, м. Одеса, 65058, Україна

Морфо-екологічний підхід до вивчення структур, що забезпечують найважливіші функції організму, не тільки допомагає зрозуміти екологію, але й шляхи філогенезу видів і груп риб. Сучасна екологічна морфологія, "переміщується" від екологічної структури і загальної "функціональної" організації середовища до морфологічної специфіки організму (Сімкін, 1979). Живлення — основа існування, тому для ввічання здобичі мобілізуються усі системи органів, але оволодіння нею і пристосування до її особливостей здійснює передній відділ травної системи.

Привертає увагу група риб, в живленні яких переважає здобич, захищена твердими покровами (коралові поліпи, черви, моллюски, ракоподібні, а також інші систематичні групи). Способи адаптації до цієї їжі у риб різних родів мають багато спільного і йдуть у двох напрямках: обробка, подрібнення здобичі, що прискорює її перетравлювання, знижуючи об'єм, а у інших здобич заглочується одразу і цілком. У передньому відділі травної системи найбільш значні змінення відбуваються в будові щелепового і глоткового апаратів, які обумовлюють корелятивні зміни всього бранхіокраніума і неврокраніума. Саме їх будова у кісткових риб характеризується надзвичайним різноманіттям у великих систематичних таксонах (родинних, родових), а інколи ще й видових утворень. Це чітко вказує на незвично широкий спектр адаптаційних механізмів, які утворюються у процесі бурної адаптивної радіації чисельних видів, у яких була забезпечена рухливість щелепних кісток: м'яко ковзаючих по салазках, вгризаючихся як ескаваторний ковш, здійснюючих скребкові рухи, формуючих міцний апарат для збирання прикріплених форм, витягнутих як пінцети для виймання маленьких об'єктів з водоростей, поглиблень скал, рифових утворень та інше. При цьому значну роль тут відіграє і характер озублення кісток, а також як розміри та форма, так і порядок положення та укріплення зубів.

Щелеповий апарат, що висувається — явище вторинне і досить вигідне, особливо для віднайдення, захвату, а інколи й обробки здобичі в риб. Він формувався поступово, коли закріпленіший піднебінно-квадратний хрящ сформував щоку, то поступово почала утворюватись і вторинна щелепа (Васнецов, 1937, 1940). Спочатку вона була чітко виражена лише у вигляді дуже сплюснених окостенінь, можливо, це рекапітуляція губних хрящів (Северцов, 1939). До цієї думки приводить їх послідовне положення, як і у губних хрящів, але дуже можливо, що це нові костні структури, що отримали костну тканину, повинні захистити передню кінцівку неврального черепу, що виконує функцію верхньої щелепи. Такий стан послідовно розташованих і прикріплених до черепу кісток, і сьогодні спостерігається у риб-хижаків з родини лососеві (*Salmonidae*), а також близьких до них видів шук (*Esocidae*).

Орієнтація риб на харчування — активне захоплення різноманітної здобичі, яка майже постійно рухається, вимагало формування більшої рухливості верхньої щелепи. Тому кістки вторинної верхньої щелепи поступово набувають рухливості. Початок цьому процесу можна побачити у взаємовідношенні міжщелепової (передщелепової) і верхньощелепової кісток у лосося. Відросток головки максилі видвинутий під передщелепову кістку, та по суті, вони між собою щільно не зрощуються! В утворенні рухливої верхньої щелепи існувало, мабуть, два послідовних етапа: на першому, спочатку встановилась рухливість між передщелеповою і щелеповою кістками, а на другому, трохи згодом, щелепова кістка прикріпилась і набула рухливості на передньому кінці неврального черепу. З цією метою відбувалось витиснення хряща з роstrumu і укріплення його кістками. Знизу утворювався сошник, а зверху — тонка, шкіряного походження — верхньонюхова кістка, котра пізніше замінюється більш фундаментальною (хондральною кісткою) — мезетмоїдом. Це путь формування так званого нюхово-сошнікового блоку. Різноманітні систематичні групи риб постійно вдосконалювали цей апарат, але по різному, в залежності від екологічних особливостей середовища їх існування, та об'єктів харчування як головних факторів середовища власної життєдіяльності.

Серед чорноморських бичків (*Gobiidae*) спостерігається широкий діапазон пристосувань до вживання різноманітної їжі, але споживачів твердої здобичі серед них мало. Для бичків характерна, у різних видів, зміна розміру ротового отвору, а також концентрація верхньоглоткових кісток засобом злиття II і III глотковозябрових кісточок. Дві площадки з'єднуються так, що діють як єдине ціле. Нижньоглоткові кістки розімкнеш.. Характер зубного озброєння свідчить, що вони виконують лише транспортуючу функцію. У пуголовок (*Benthophilus* Eiehwald, 1831) споживання великих моллюсків веде до збільшення ротового отвору і порожнини рота, де їжа не обробляється. Шлунок морфологічно невиражений, але в його стінках багато шлункових залоз, секрет яких розчиняє покрови моллюсків, роблячи їх тонкими. Прикріплених моллюсків пуголовки не використовують. У багатьох видів моллюски зустрічаються у кишковику, але основу їжі не складають і виходять частіше не перетравленими. Лише бички: кругляк — *Neogobius melanostomus* Pallas, 1811 і пісочник — *Neogobius fluviatilis* Pallas, 1811 споживають дрібних моллюсків, а бичок-кругляк, навіть прикріплені форми.

У них спостерігається зменшення ротового отвору, випрямлений ряд передніх зубів у бичка-кругляка налаштований захоплювати і відривати прикріплені моллюсків. В глоточному апараті

потовщуються кістки, вкриті товстими конічними і жорновними зубами. В онтогенезі відбувається розширення нижньоглоткових кісток, поки вони не зіллються в єдину, покриту жорновними зубами. Піднімає це коваadlo до верхньоглоткових кісток нижній косий мускул, розвиток якого можна визначити за величиною пластинчатого відростку на IV верхньоглотковій кісточці, до якої він прикріплюється. Пошкодження раковин молюсків дало змогу краще перетравлювати їх і бути в умовах, майже без конкурентної боротьби за їжу, що робить бичка-кругляка найбільш чисельним і широко розповсюдженим видом.

У чорноморських губанів (*Labridae*) — невеликий, але дуже висувний рот, що може формувати трубочку. У досліджених видів губанових риб з родів *Crenilabrus* (Cuvier) Oken, 1817 та *Ctenolabrus Valenciennes*, 1839 спостерігається ряд специфічних особливостей: вкорочення і розширення піднебінної кістки, її специфічна функціональна роль, були результатом здійснення перетворень у щелепному апараті під час тривалого еволюційного розвитку. Нижня щелепа пристосована до надзвичайно швидкого відкидання донизу. Потовщення сочленовної і квадратної кісток, зростання поверхні і посилення міцності їх суглобів, було наслідком посилення зв'язку нижньої щелепи з іншими відділами скелету. Товсті, зібрані у продольні складки губи, захищають щелеповий апарат від ушкоджень.

Великі кістки і мускулатура кришкового апарату допомагають енергійному зростанню і зменшенню об'єму ротової порожнини, що дозволяє губанам захоплювати, обробляючи у ній, багато разів підряд вибрасуючи та знов підхоплюючи, звільнене від мінеральних покрівів білкове тіло молюсків (Богачик, 1969). Спостерігається зменшення щелепових кісток, а верхньощелепова кістка (*maxillare*) втрачає традиційну форму, маючи декілька великих відростків для рухливості в області нюхового відділу черепа і взаємодії з іншими кістками. Піднебінна кістка (*palatinum*) відокремлюється від крилоподібних і квадратної кісток, стає більш рухливою на черепі, щоб укріплювати дуже динамічну верхньощелепову кістку. Глотковий апарат багаторазово дробить стулки молюсків до повного вивільнення від них здобичі. Концентрація глоткових кісток більша, ніж у бичків. Функціонують лише злиті глотковозяброві III і IV дуги. Кістки потовщені, несуть більш великі жорновні зуби, з округлими вершинами. За допомогою суглоба, вони укріплюються на виростах основної потиличної кістки. Нижньоглоткові злиті в одну площадку. В онтогенезі це відбувається у молоді меншої за 20 мм. Вони укріплені на грудному поясі — *cleithrum* і потужним нижнім косим мускулом, переміщеним з IV верхньоглоткової на череп, що збільшує подрібнювальну міць глоткового апарату. Але ступінь розвитку цих ознак варіює і між родами, і в межах роду, залежачи від якості здобичі (її розмірів, товщини покрівів, міцності прикріплення і таке інше). Губанові риби оброблюють здобич у ротовій порожнині, тому використання глоткового апарату, що роздавляє тверді покриви молюсків, є дуже важливим моментом їх життєдіяльності. Це дозволяє їм використовувати максимально очищені об'єкти харчування, що дало змогу губановим харчуватись висококалорійними та менш об'ємними екологічними об'єктами їх полювання. Саме цим пояснюється незначна довжина кишкового апарату у вивчених видів.

Можуть обробляти здобич глотковими кістками і два види чорноморських горбилів: світлий — *Umbrina cirrosa* L., 1758 і темний — *Sciaena umbra* L., 1758 (род. *Scienidae*) з великими тупоконічними зубами. Але будова верхньоглоткових з трьох площадок і розімкнені нижньоглоткові, свідчать про слабку їх спеціалізацію. Як менш спеціалізовані бентофаги — темний і світлий горбилі мають пристосування до змінання щільності покрівів здобичі глотковими зубами, але ця функція представлена в них слабкіше, і в різному ступенні дії (Богачик, 1979).

Обробка здобичі в ротовій порожнині більш типова для придонних риб — нами вона відслідкована і у пелагічних літаючих риб (*Beloniformes, Hemirhamphidae, Exocoetidae*). У 9 видів цієї групи вивчалась будова щелепового, глоткового апаратів і їх корелятивний зв'язок, взаємодія вказаних елементів з іншими структурами. Літаючі риби живляться пелагічними формами крилоногих молюсків, в яких зберігаються рештки раковин. Для струнких літаючих риб, подрібнення баластних частин здобичі дуже важливе, бо прискорює травлення їжі. Щелеповий апарат — розвинутий недостатньо. Він здатний лише захоплювати повільно плаваючі у поверхневих рівнях морів та океанів яскраві види голожаберних м'якунів. Але у представників цих родин, які є справжньо-пелагічними формами, існує гарно закріплений на невральному черепі, досить значний за розмірами і достатньо розвинутий функціонально, глотковий апарат (Богачик, 1999). Верхньоглоткові кістки, подібно бичковим рибам, утворені з двох площадок. Передня — менша, частіше несе тонкі загострені зуби. Поверхня внутрішнього краю другої, більшої площадки, вкрита різного ступеню досконалістю жорновними зубами. В онтогенезі вони проходять декілька стадій: зубного конуса, трьох вершин, загнутих вершин, потовщення і стирання гострих вершин, що утворює жорновний зуб у вигляді напівмісяця, з тупою вершиною. Нижньоглоткові кістки зростаються, края їх покриті гострими зубами, а в центрі знаходяться тупі жорновні зуби. Здібність обробляти здобич у всіх видів різна.

Собачкові (*Blenniidae*) — досить швидко викидають по вертикальній поверхні мезотрофу верхню щелепу зовсім подібно своєрідно зменшеному ковшу екскаватору. Це забезпечує вгризання у м'які обростання донного поверхневого субстрату, який, в основі, представлений водоростями з систематичної групи діатомових, що є для цих риб головним елементом харчування. Однак рухлива, м'яка і дуже ласома здобич починає користуватись все більш зростаючим попитом. Саме тому вихід з трофічної конкуренції, що активно посилюється, риби ведуть в процесі довготривалого пошуку дуже чисельної, але мало

використованні іншими організмами їжі. Це харчові об'єкти з достатньо твердими покровами, як неорганічного (солі мінеральних кіслот, комплексні сполуки), так і органічного (хітін, целюлоза) характеру.

Але для добування твердої здобичі легкі та рухливі структури верхньої щелепи, а можливо і всього щелепового апарату риб, є не дуже достатніми в повсякденному використанні. Тому і розпочинається поступовий процес повільного укріплення цього апарату (особливо, в найбільш прогресивних систематичних групах риб), який здійснюється у різних напрямках, що визначаються майже усіма екологічними факторами середовища, в якому вони здійснювали процеси життєдіяльності.

Наприклад, спарові, або морські карасі (*Sparidae*) — обрали шлях часткової обробки не дуже твердої, інколи прикріпленої здобичі, яку вони оброблюють щелепами. А це явище в надкласі риб є недостатньо розповсюдженим! Для цього багато з них мають скребкові долото-видні, резцевоподібні або жерновні типи зубів, а можливо також ікловидні, за формою зуби, які є цінними систематичними ознаками для представників чотирьох підродин цієї родини (Smith, 1986). Вона включає понад 600 видів промислових риб (Eschmeyer, 1998).

Зубатки (*Anarhichadidae*), частково для активної обробки здобичі біля дна використовують міцні і великі щелепи, озброєння щок (піднебінно-крилоподібні кістки) та базисне утворення черепу. Визначення цих промислово-важливих видів риб з північних, помірних морів Світового океану здійснюються за такими ознаками: формою, положенням і розмірами зубів на кістках передньої частини травної системи (Барсуков, 1959). Саме для такої функціонально складної роботи необхідне значне посилення щелепів. Виконувати функцію наковальні верхня щелепа не здатна і тоді головну роль опори для щелепових кісток приймає на себе піднебінна кістка, укріплена на фундаменті черепу (ектоетмоїдеум), формуюча міцний, гачкоподібний відросток, що дає опору при русі верхньої щелепи. Старе, за типом укріплення, зберігається для незначного лінійного висування верхньої щелепи вперед.

Слабке висування міжщелепової кістки зберігається і у скаркових риб (*Scaridae*). Їх щелепи озброєні монолітними зубними пластинками, котрі нагадують міцний клюв попуги. Утворились вони як результат зростання серій зубних закладок і здатних відкушувати частинки вапняних водоростей, коралів.

Подібні клювовидні щелепи є і у зростнощелепних риб з родин *Tetraodontidae* і *Diodontidae*. Ці елементи в них — зуби що злились в пластини, вкриваючи щелепи, за допомогою яких вони здатні відкусити, відірвати, відламати прикріплених молюсків, ракоподібних. Відмінність від риб-попуг та близьких до них родин, наприклад, спінорогові (*Balistidae*), заключається в тому, що верхньощелепові кістки зростаються між собою і приростають до передкового відділу неврального черепу, значно змінюючи його будову. Зникає сошник, рудиментарна середньонюхова кістка. Тільки міцно розвинуті зовнішні нюхові кістки та парасфеноїд разом зі збільшеною педнебінною кісткою формують скорочений передковий відділ черепу.

Таким чином, завдяки проведеним богаторічним еколого-морфологічним дослідженням вдалося чітко встановити, що у риб різних систематичних груп під впливом однакових функціональних потреб при споживанні їжі з твердими покровами, формуються подібні адаптації переднього відділу травної системи.