

**О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СТРОЕНИЯ МУСКУЛАТУРЫ ГЛОТОЧНОГО
АППАРАТА И СВЯЗАННЫХ С НЕЙ СТРУКТУР ЖАБЕРНОЙ ПОЛОСТИ
У РЫБ-ПОПУГАЕВ (*SCARIDAE*)**

Ряси́ков А. В.

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

*Посвящается незабвенной памяти академика Д. К. Третьякова
и профессора И. И. Пузанова*

В эволюции позвоночных животных укрепление переднего конца кишечной трубки скелетом сыграло огромную роль в совершенствовании органов дыхания. Это послужило как основой для усиления обменных процессов, так и для образования аппарата, способного схватывать живую добычу, используя в пищу все многообразие форм живых организмов в водоемах. Процесс формирования челюстного аппарата из структурных элементов жаберных дуг стал величайшим ароморфозом, определившим характер и направления развития всех групп ветви Челюстноротых животных.

Изменение строения аппарата захвата, а у прогрессивных групп рыб и способа первичной обработки добычи в ротовой полости позволяют понять, как у разных групп рыб шла адаптация к использованию и разграничению связей между видами такого важного фактора среды — как пищевых объектов.

Разнообразие параметров добываемой пищи от медуз и червей до кораллов и моллюсков, существенно сказывается на строении переднего отдела пищеварительной трубки, структурные органы которой схватывая, отрывая и измельчая добычу, несут значительную силовую нагрузку. Их изучение и основные характеристики позволяют четче понять путь морфологических и функциональных адаптаций разных групп рыб.

Для костных рыб характерно, что к работе челюстного аппарата в ходе овладения пищей присоединяется деятельность жаберного аппарата в виде верхне- и нижнеглоточных костей с хорошо дифференцированной мускулатурой. Функциональное значение этого органа в процессах транспортировки добычи, ее сминания и раздавливания, отмечено в работах А. П. Андрияшева 30-40-х годов XX века.

Интерес к изучению морфологии и экологии рыб-попугаев (*Scaridae*) проявляли многие ученые-зоологи. Например, академик Д. К. Третьяков (1878-1950) проводил в 30-е годы XX века, работая вначале заведующим кафедрой зоологии (1933-1937), а позже (1937-1941) кафедры зоологии позвоночных животных в Одесском государственном университете, изучение некоторых деталей и ряда специфических особенностей строения их покровов, расположения каналов и боковой линии в целях систематики. Дмитрий Константинович, по возможности, всегда старался не пропустить ничего из привозимых в Одессу различных видов рыб, которые им использовались для всестороннего изучения. Об этом наглядно свидетельствуют четыре препарата скаровых из его специфической морфологической коллекции рыб (ныне хранящейся в фондах зоологического музея ОНУ им. И. И. Мечникова). Эта ценная для морфологов-ихтиологов коллекция была бережно сохранена его учениками по кафедре зоологии: доцентом А. С. Чернышенко (1906-1989), доцентом (затем профессором с 1965 г.) Ф. С. Замбриборцем (1913-1998), а позже его последователями: профессором И. И. Пузановым (1885-1971) и доцентом Т. А. Богачик. В этом им помогали и многие лаборанты, в частности, М. А. Бессмертная (1912-1968). Экологические особенности скаровых рыб исследовали те ученые, которые имели возможность наблюдать их в непосредственных местах обитания — коралловых и скальных прибрежьях субтропических и тропических морей Мирового океана. Так, профессор-зоолог и выдающийся зоогеограф-фаунист И. И. Пузанов (1957) дал такое описание среды их активной жизнедеятельности на мелководье Красного моря (в районе Порт-Судана): “Нет слов, чтобы хотя отдаленно изобразить бесконечное разнообразие и очарование этих подводных куш, где богатая органическая жизнь тропического разворачивается с ошеломляющей роскошью! Глаза наблюдателя беспомощно и растерянно перебегают от одного предмета к другому, то с восхищением останавливаясь на каком-нибудь особенно фантастическом кусте коралла, то следя за стайей ярких причудливого вида рыбок, этих грациозных “колибри” и пестрых “попугаев” “нептуновых садов”, юркнувших при приближении лодки в темные расселины коралловых зарослей”. Эта панорама обычно открывается особенно ярко при медленном скольжении лодки вдоль самого края кораллового рифа. Известные французские исследователи подводной жизни морей Мирового океана: Жак-Ив Кусто, Филипп Диоле (1975) полностью подтверждают описание профессором Пузановым экологической системы, увиденной им в 1910 году. Особенно это касается удивительных стай крупных рыб-попугаев, с характерной массивной шишкой, так называемых рыб-горбунов, характерных именно для прибрежных районов Красного моря. Значительный вклад в изучение важных деталей экологии и биологии, прежде всего среды обитания

и характера пищевого рациона, как скаровых, так и многих других систематических групп рыб принадлежит известному ихтиологу из США Randall J. E. (1967, 1973). Подводные исследования французских морских зоологов позволили установить, что скаровые рыбы-горбуны постоянно мигрируют в течение суток. Ночью они, как правило, по одиночке скрываются в укромных углублениях рифов, а в дневное время, собираясь группами, переплывают к местам активного питания. Их крупная шишка, или специфический горб, с возрастом увеличивается. Значительные количества образуемых ими известковых отходов на некоторых глубинах способны приводить к смене характера грунта.

Мы рассматриваем скаровых рыб, живущих в тропических морях Мирового океана, в прибрежных зонах у биоценозов скал и коралловых рифов. Рыбы-попугаи, как правило, обладают очень яркой окраской, причем многие из них проходят по мере роста две-три фазы, различающиеся по цвету и рисунку. Мальки обычно одноцветны и имеют полосы, пятна или крапины на теле. У неполовозрелых особей преобладают коричневые, красные и пурпурные тона, а у взрослых — синие, зеленые, оранжевые, красные и желтые, причем крупные самцы, у которых часто развивается горбовидный вырост на лбу, обычно окрашены в сине-зеленый цвет.

Рыбы-попугаи, достигающие в длину 1-2 м более, особенно характерны для коралловых рифов, у которых они очень обыкновенны. Лишь немногие виды выходят за пределы области распространения кораллов, обитая в этом случае (например, у берегов Южной Японии) у каменистых побережий. Обычную пищу рыб-попугаев составляют коралловые полипы, но они поедают также моллюсков и других донных животных. Откусывая куски рифообразующих кораллов своими клювами, они долго и тщательно перетирают их на глоточных зубах. При осмотре рифов часто можно видеть следы деятельности этих рыб не только в виде поврежденных колоний, но и в форме кучек измельченного скелета кораллов, прошедшего через пищеварительный тракт рыб-попугаев.

Эти рыбы ведут одиночный образ жизни и всегда держатся на “своих” участках. Некоторые из них имеют постоянные убежища в виде подводных пещер, в которых они проводят ночи и куда скрываются при опасности.

С наступлением ночи многие рыбы-попугаи выделяют обильную слизь и образуют вокруг себя желеобразную оболочку. Чтобы приготовить такой кокон, некоторым видам требуется не менее 30 минут, и примерно столько же времени уходит утром на освобождение из “постели”

Мясо рыб-попугаев съедобно и вкусно, но добывается они только кустарным способом и не имеют промыслового значения.

Это типичные потребители известковых водорослей, губок, кораллов — пищи необычайно плотной, отягченной минерализованным балластом и мало калорийной.

Особенность челюстного аппарата позволяет им откусывать кусочки водорослей и кораллов (Богачик, Рясиков, 1999). А обработка добычи — своеобразное измельчение кусочков для активного извлечения органики осуществляет производное жаберных дуг — глоточный аппарат (Богачик, Рясиков, 2001).

Из 4-х элементов дуги наибольшее внимание привлекают верхние отделы. Верхнеглоточные кости образованы глоточно-жаберными элементами жаберных дуг, сливаясь без видимых границ, они образуют слева и справа по одной крупной площадке. Однако функционируют лишь задние две трети костей, покрытые ребристыми жерновными зубами. Передняя треть слегка изогнута вверх, в ней идет образование новых зубов. Закладки их крупнее функционирующих зубов, с “расчетом” на рост рыбы. Задние части зубного ряда более узкие, зубы повреждены и, деградируя, постепенно отваливаются. С ростом рыбы расширяются площадки и соответственно образуются более крупные зубы. Величина зубов увеличивается от заднего к переднему концу площадок.

Глоточные кости укреплены на основной затылочной кости, утолщенной и образующей две удлиненные и углубленные суставные поверхности. Нижняя (зубная) поверхность верхнеглоточных площадок расположена под углом к дну черепа. В то время как верхний конец их сближен с черепом, а нижний конец удален от него. Это происходит за счет дорзального отростка — треугольно-пластинчатого. Он имеет форму почти равнобедренного треугольника. Одна сторона его идет вертикально от черепа вниз, к концу площадки, а другая — вдоль, не поднимаясь в верхнюю треть, лишенную зубов. И третья идет параллельно дну черепа, образуя удлиненные выступы сочленовных отростков. Это увеличивает их крепление на черепе и не лишает небольшой подвижности. Суставные поверхности очень сближены, т. к. отростки их смыкаются своими краями.

Слитые в единое образование — нижнеглоточные кости напоминают таковые у губановых рыб, но имеют свои особенности. Укороченные рога кости имеют головку, рядом с которой находятся удлиненные площадки для прикрепления очень мощной мускулатуры трех порций нижнего косого мускула. Основание укреплено гребнем, а задняя часть выпукла и сквозь источенные участки видны закладки очень крупных зубов. Утолщенная часть основания нижнеглоточной кости скошена назад и зубы на ней расположены компактно, овальным полем, не покрывая рога и передний отросток, как у других рыб.

Так же как у губановых, нижнеглоточные кости опираются рогами о плечевой пояс, с хорошо выраженной на нем суставной поверхностью. Для трудной механической работы по перетиранию плотной добычи привлекаются не только глоточный, но и плечевой пояс грудных плавников.

Жаберный аппарат имеет свои особенности вместо обычных четырех дуг только три жаберные дуги. Первые две укорочены, по сравнению с крупной третьей дугой. Четвертая дуга редуцирована. В пространстве между третьей жаберной дугой и нижнеглоточными костями располагается мощная мускулатура нижнеглоточных костей и крупный мешок для сбора измельченных балластных частиц пищевых объектов. Он является выростом стенки глоточной области, соединяя верхне- и нижнеглоточные кости. Жаберные тычинки удлинены и заострены, образуя фильтр для защиты жаберных лепестков, а поверхность дуг гладкая.

Наиболее своеобразна третья дуга, она удлиняется за счет нижнего элемента, который по своей длине достигает середины рогожаберных элементов двух предыдущих дуг. В результате этого третья дуга значительно приподнята над уровнем двух других дуг. И прикрепляются они к очень крупной верхнежаберной части третьей дуги. Она имеет вид раскрытого крыла птицы. Проксимальный конец ее утолщен и прикрепляется в глубокой овальной ямке на теле верхнеглоточной площадки. Расширенный и более плоский с поверхности — дистальный отдел III верхнежаберной имеет на ней гребни — места прикрепления третьего наружного поднимателя дуг (*m. levator externi*). Сильнее утолщена и прорезана системой косо расположенных впадин и гребней, нижняя поверхность этой кости. К ней прикрепляется мощная порция нижнего косо го мускула (*m. obliquus ventralis*).

Есть особенности и в мускулатуре глоточного аппарата. Наружные леваторы трех дуг очень тонкие, по сравнению с другими мускулами, т. к. прочность укрепления верхнеглоточных обеспечивает их надежное сочленение с основной затылочной костью. На дистальном конце все три мускула соединяются, к ним примыкает единственный внутренний подниматель дуг — вместе они прикрепляются на черепе за сочленовной ямкой подвесочной кости. Необычен верхний косо го мускул, он имеет треугольную форму и прикреплен по всей наружной поверхности треугольного дорзального отростка верхнеглоточных костей. Третья дуга имеет два наружных поднимателя дуг, а у других рыб это характерно для четвертой дуги. Задний подниматель более крупный, прикрепляется отдельно от других, соответствуя заднему мускулу (*m. levatores posterior*).

Нижний косо го мускул очень крупный и состоит из трех порций. Самая крупная порция идет от передней поверхности рога к нижней поверхности III верхнежаберной кости, прикрепляясь по всей ее длине, образуя полукруг. Вторая, чуть уступающая ей порция, идет от верхней поверхности рога и прикрепляется на черепе, позади сочленовной ямки подвесочной кости. Третья — тонкая лентовидная порция, начинается у задней округлой части головки нижнеглоточных костей.

Ретракторы прикрепляются по бокам от гребня задней поверхности дорзальных отростков. Поэтому в отличие от других рыб, их волокна приобретают направление не строго назад, а скорее вверх и назад, прикрепляясь на первом, втором и третьем позвонках. На нижнеглоточных костях два мускула прикрепляются к переднему отростку и, слегка перекрещиваясь, к грудному поясу.

Но наиболее своеобразен и не встречается у других рыб, крупный мускул, прикрепляющийся к расширенной части отростка. Он подымается вверх и на уровне конца рогожаберной III дуги резко сужается, переходя в длинное сухожилие, которое прикрепляется к утолщенному выступу середины верхнежаберной III дуги. Величина утолщенного гребня говорит о значительной функциональной нагрузке, приходящейся на этот мускул. Видимо, именно этот мускул, подымая передний отросток нижнеглоточных костей, удерживает косо поставленную зубную поверхность в рабочем положении для трения о поверхность верхнеглоточных костей.

Специфичное добывание и освобождение пищи от не съедобных балластных покровов у скаровых рыб стало возможным, благодаря глубоким приспособлениям челюстного аппарата, формированию из жаберных дуг глоточного аппарата. Он выполняет функцию “мельницы”, активно перетирающей покровы, для освобождения живой органики, идущей в пищу. Важную роль в этом играют и зубы скаровых, которые срастаясь, адаптированы к размалыванию (Joh. E. Randall, 1967).

Формирование этих уникальных структур и своеобразных функций вызвало глубокие изменения в скелете: образование дисковидных зубов, сложно дифференцированной глоточной мускулатуры.

Многообразие набора и специфичности мускулов глоточного аппарата является типичным для рыб-попугаев.