

МОРФОЛОГИЯ

УДК 597.584.3:(591.43+591.471.4)

Т. А. Богачик, Л. В. Рясиков

Одесский национальный университет

Адаптация и корреляция в строении пищеварительной системы и черепа рыб-попугаев (*Scaridae*)

Рыбы — самая многочисленная группа среди позвоночных животных, которая отличается огромным разнообразием форм. Но мы еще мало знаем, как формируются отличия между ними, по каким направлениям идет изменение и разделение признаков.

Основное внимание ихтиологов привлекают системы органов, обеспечивающие наиболее важные жизненные функции. К таким прежде всего относятся органы движения и питания. Мы рассмотрели передний отдел пищеварительной системы рыб и его взаимодействие с другими системами органов.

В процессе питания рыбы, как и другие животные, вступают в контакт с объектами питания как с наиболее важным фактором среды обитания. Им приходится учитывать и преодолевать все мель-

чайшие особенности этого фактора: размеры, объем, массу, подвижность, особенность покровов, поведение и т. д. Поэтому пища в большей степени, чем другие факторы среды оказывает формообразующее влияние на все структуры пищеварительной системы и те органы, с которыми она связана, и, в конечном итоге, на — всю организацию рыб.

Мы исследовали, как особенности питания отражаются на облике рыб и, особенно, на строение органов пищеварительной системы рыб-попугаев (сем. *Scaridae*, п/отр. *Labroidei*, отр. *Perciformes*). Они очень близки к губановым (до 600 видов), но менее многочисленны (всего около 80 видов). Эти рыбы — обитатели тропических и субтропических вод, где они встречаются в коралловых комплексах и скальных биоценозах. Родственные им губановые преимущественно снимают слабо прикрепленную добычу из щелей, углублений и выемок твердых поверхностей, используя мгновенный выброс верхней челюсти, а затем всасывают ее. Они производят сбор, отрывание и дробление створок мелких моллюсков (Линдберг 1971, 1980; Парин 1971).

У рыб-попугаев специализация пошла по пути отгрызания уплотненных и твердых пищевых объектов в виде талломов плотных водорослей и кусочков кораллов. Как и губановые, они обрабатывают добычу в ротовой полости, измельчая ее и освобождая органику от балластных частей с помощью глоточного аппарата. Необычайная твердость и чрезвычайная плотность потребляемой пищи определила значительные перестройки в строении исходных для перкоидных рыб структур.

В челюстном аппарате сформирован комплекс зубов, которые срастаются в единую пластинку на каждой половине челюстных костей. Сразу закладываются несколько генераций зубных конусов, которые долгое время растут, перекрывая предыдущие. Так идет наложение зубных конусов с поверхности, пока не образуется зубная пластинка. Концы вошедших в пластинку у некоторых видов слабо видны на верхней челюсти, но хорошо обозначены на нижней. Ширина пластинок неодинакова — она шире у симфиза и сильно сужается к заднему концу. Формирование ее происходило косыми рядами зубных закладок, наклоненных к симфизу. Количество зубов в рядах разное и носит видовой, а, возможно, и возрастной характер. У лоры (*Sparisoma chrisoapterum*) (рис. 1) косые ряды вер-

У губанов дополнительный отросток верхнечелюстной кости продлевает возможность скольжения межчелюстной кости за передел черепа. Это потребовало укрепления ее подвижной небной костью, которая имеет сильно удлинённый крючковидный отросток и утратила связь с остальной частью небноквадратного мостика. Корреляция этих структур подчеркивает крайний вариант в выдвижении челюсти у губанов рода *Crenilabrus* и *Sumphodus*, но не свойственная родам *Labrus*, *Stenolabrus*, *Doncella*, сохраняющих мостик.

У скаровых изменения выражаются прежде всего в том, что верхняя челюсть утрачивает значительную подвижность, свойственную некоторым губанам (выброс верхней челюсти достигает 25% длины черепа). Межчелюстная кость лишена возможности двигаться по головке максиллы, т. к. не образует суставной поверхности. Верхнечелюстная кость расщепленной головкой прочно и неподвижно охватывает межчелюстную кость у основания узких и укороченных дорзальных отростков (рис. 1Б). На широкой и плоской внутренней части головки, охватывающей межчелюстную кость, образуется длинная суставная поверхность, косо посаженная к дорзальному отростку. Косо расположенные суставные поверхности обеих головок повернуты навстречу друг другу и очень сближены. На наружной части головки максиллы образуется глубокая выемка с возвышенным краем, где хорошо выражена сочленовная поверхность для контакта с крючковидным отростком небной кости. За головкой верхнечелюстная кость уплощается снаружи и образует небольшой боковой отросток, охватывая дистальный конец премаксиллы, круто изгибается вниз по коронаидному отростку зубной кости.

Верхнечелюстная плотно прилегает к межчелюстной не только в области головки. Узкая снаружи, она уложена в желобок межчелюстной кости, образованный ее утолщением и отростком на дистальном конце. Изнутри ширина верхнечелюстной кости увеличена, т. к. костная ткань разрастается, соединяя и укрепляя переднюю и заднюю части кости (рис. 1А). Такое строение головки верхнечелюстной кости позволяет сильно увеличивать длину суставной поверхности и прочность всей верхней челюсти.

Значительные отличия проявляются и в строении нижней челюсти. Она укорочена, расширена и утолщена для закладки и фор-

мирования серий зубов, образующих и непрерывно обновляющих зубную пластинку. Нарастание зубов идет снаружи, где хорошо видны их вершины. Зубчатость верхнего края отлично выражена и просматривается количество зубов, принявших участие в образовании сплошной зубной пластинки.

Сложные зубы у рыб-попугаев образуются так же, как и у других групп животных: формирование сложного зуба или комплекса происходит за счет срастания зубных конусов в нужном направлении. Наибольшей толщины зубная кость достигает в передней части у симфиза, т. к. в передней трети зубного ряда (каждой половинки) закладываются самые крупные зубы, и это место формирования их конусов. Кзади толщина зубной кости снижается и уменьшаются сидящие на ней рядами более мелкие зубы. Связь зубных костей происходит не характерным для рыб соединением — с помощью усложненного зубчатого шва, который у лоры образует пять выступов. Величина их разная: самый мелкий выступ находится у основания зубной пластинки, а к низу они увеличиваются. Глубина выемки верхнего выступа — 1 мм, а нижнего — 2 мм. Кроме того, прочность контакта увеличивается еще за счет дополнительных выступов на внутренней поверхности каждого зубчика, которые все вместе образуют сложный профиль. Все это делает симфиз нижней челюсти очень прочным (рис. 1Ж).

У скар изменено и укрепление зубной, и сочленовной костей. Обычно они стыкаются своими наружными краями, которые расположены горизонтально и укреплены полоской меккелева хряща, связывающей их.

У рыб-попугаев сочленовная кость укрепляется снаружи вертикально в желобках, образованных верхней и нижней ветвью зубной кости. При этом нижняя ветвь зубной кости сильно утолщена и в ее выемку упирается очень утолщенный угол сочленовной кости, идущий косо от сочленовной ямки, он то и служит основной опорой. Верхний край сочленовной кости укреплен менее прочно, а их задние концы соединены сухожилием. Благодаря такому соединению костей при приведении нижней челюсти основное усилие приходится на ее переднюю часть. При откусывании кусочков кораллов наибольшее усилие приходится на симфиз костей и их переднюю треть, где находятся самые крупные конусы зубной пластинки.

Все эти особенности челюстного аппарата говорят о хорошей приспособленности к питанию очень твердой добычей, необходимости отчленять ее при откусывании, что требует больших механических усилий. Поэтому верхняя челюсть становится компактной и действует как единое целое, повышающей ее прочность. Снижается подвижность верхней челюсти, она происходит только в вертикальной плоскости за счет подвижности верхнечелюстной кости на сошнике, а степень подвижности определена длиной их сочленовой поверхности.

Образование челюстей, способных активно схватывать пищу, было великим достижением в процессе эволюции позвоночных животных, т. к. позволило освоить и употреблять в пищу огромное разнообразие всех жизненных форм водной среды, чего не смогли бесчелюстные.

Строение челюстного аппарата у рыб носит четко выраженный адаптивный характер, достаточно полно отражая пищевую ориентацию видов. Его изменения у системных групп и отдельных видов сопровождаются коррелятивными изменениями в системах органов, с которыми он связан. Это прежде всего обонятельный отдел невральноего черепа и передний отдел висцерального черепа, к которому он прикрепляется. Его потребности формируют эти отделы. Их особенности порою отмечены как диагностические признаки, но мало внимания уделяется функциональному и экологическому аспектам рассматриваемых отделов. В предглазничном (обонятельном) отделе черепа прикрепляется верхнечелюстная и связанная с ней межчелюстная кость. Здесь три обонятельные кости и сошник формируют обонятельно-сошниковый блок. Для многих групп колючеперых рыб характерен выдвигающийся рот, что требует опоры не только для верхнечелюстной, но и дорзальных отростков межчелюстной кости. В зависимости от характера питания, способ выбрасывания верхней челюсти изменяется и это прежде всего влияет на обонятельно-сошниковый блок.

У рыб семейств: окуневые, собачковые, зубатковые, головешковые, бычковые и др. — среднеобонятельная кость изгибается, образуя верхнюю горизонтальную, и переднюю плоскость, расположенную наклонно или почти вертикально к верхней. У спаровых и губановых среднеобонятельная кость расположена в одной плоско-

сти и обонятельно-сошниковый блок сильно вытянут, что характерно и для рыб-попугаев.

Наиболее прочными в обонятельно-сошниковом блоке являются боковые обонятельные или предлобные кости, которые соединяясь с лобными костями, формируют верхнепередний край глазницы. Наружный край их слегка расширен и опущен, достигая в этом месте значительной толщины, за счет заметно утолщенных костных валиков. Это место опоры основания небной кости. Среднеобонятельная кость горизонтальна, лишь слегка понижающаяся к переднему краю. Задним концом она слабо прикреплена к лобной и предлобной костям тонкой, пористой, местами полупрозрачной костной тканью. Только тонкий, узкий гребень ее уплотнен по середине, а ромбовидное утолщение на конце. В этом месте среднеобонятельная кость соединяется с сошником.

Сошник необычайно своеобразен: его головка очень мала и состоит как бы только из двух крупных, овальных, расположенных под углом друг к другу, сочленовных поверхностей. Они покрыты соединительнотканными прокладками (submaxillare). Его головка слегка загнута вверх, образуя выемку между концом среднеобонятельной кости (рис. 1Г). За головкой сошник значительно расширяется, охватывая среднеобонятельную кость снизу и с боков до уровня предлобной кости и всему ее нижнему краю. А ножка сошника, обычно плотная и защемленная передними концами парасфеноида, превращается в мощный гребень, который упирается в парасфеноид, заканчивающийся на уровне глазницы, образуя прочный комплекс с усиленной в этом месте предлобной костью и расширенный сошником.

В результате первое впечатление о малом сошнике как опоре мощной верхней челюсти оказывается обманчивым, мала только головка, а весь сошник очень упрочен на черепе. Среднеобонятельная кость дает опору только ростральным хрящам дорзальных отростков межчелюстной кости. При ее выдвижении (на длину суставного отростка верхнечелюстной кости) происходит небольшое приподнимание края зубной пластины для лучшего вгрызания. Приподнятые края сошника ограничивают опускание верхней челюсти и служат ей при этом опорой. Расширенные края сошника служат так же опорой расширенному основанию крючковидного отростка

небной кости, которая и берет на себя большую часть нагрузки при закрывании рта. При откусывании добычи межчелюстные кости скользят вверх и, теснимые снизу нижней челюстью, своими дорзальными отростками опираются о конец среднеобонятельной кости. В этом месте она испытывает наибольшее напряжение и укреплена ромбовидным утолщением (рис. 1Е). Но основную нагрузку опоры для верхней челюсти берет на себя небная кость. Об этом говорит ее значительная ширина, плотность, прочное укрепление на предлобной, на значительном протяжении сошника и во всем щечном отделе черепа.

В строении щечного отдела черепа все направлено на укрепление верхней и нижней челюсти. Он высок, особенно в задней части, что при коротком черепе создает значительный объем ротовой полости и, особенно, жаберного отдела с его крупными, опущенными в ротовую полость, глоточными костями и жаберными мешками для сбора отходов при его функционировании (рис. 1В).

Увеличение высоты висцерального черепа идет за счет удлинения нижнего отростка подвесочной кости и предкрышечной, которая консолидируя подвесочную кость с квадратной, придает прочность всей структуре щеки. Для увеличения прочности квадратной кости, формирующей суставную головку нижней челюсти, происходит расширение отростка "ручки" и утолщение входящего в ее желобок переднего конца предкрышечной кости. Остальные кости щеки полупрозрачны и укреплены уплотненными костными лучами. Обычно у рыб все стыки и промежутки между костями щеки затянуты тонкой соединительнотканной пленкой. У скаровых она заменена очень тонкой полупрозрачной костью. Чем моложе рыба, тем тоньше кости щеки и четче очертаны прозрачные окна в костях между ними. У крупных рыб они начинают затягиваться более плотной костью. Поверхностные напластования костной ткани сглаживают границы между костями и выдаются разной величины языками — все это значительно укрепляет щеку. Усиливается весь верхний и передний конец небноквадратного мостика за счет наружной крыловидной, небной и внутренней крыловидной кости, дающей ей опору. Крупный гребень вдоль ее внутреннего края говорит о хорошо развитом поднимателе небноквадратной дуги, который способствует отведению щеки и расширению ротовой полости.

Расширение ротовой полости связано не с накоплением пищи, а с высвобождением жаберных мешков от "песка" перетертых кораллов. Движением щек, изменяя забор воды, можно струей вымывать и выводить из ротовой полости накопившиеся в щечных мешках остатки.

Для нижней челюсти основное укрепление идет в двух направлениях: первое традиционно идет за счет укрепления квадратной кости. Второе, наиболее прочное крепление находится в передней части на уровне наружного края глазницы. Это прежде всего вынесенные вперед, почти до уровня конца сошника, суставные сочленения нижней челюсти. Достигается это путем укорочения небноквадратного мостика, который чрезвычайно усилен. Укорочена и сильно утолщенная небная кость. Сзади ее укрепляет и срастается с нею заметным швом, утолщенная впереди, внутренняя крыловидная кость, и образует толстый мостик для соединения с наружной крыловидной костью. Последняя так же уплотнена, срастается с передним краем квадратной кости и разрастается вверх, укрепляя крючковидный отросток небной кости. В результате не только верхняя челюсть получает мощную опору на небной кости, но и усиленная небная кость служит опорой нижней челюсти к предлобной кости.

Так, коррелятивные изменения в невральном и висцеральном отделах черепа позволяют челюстным костям осуществлять мощную механическую нагрузку при потреблении очень твердой добычи. Потребление плотной, отягощенной балластными неперевариваемыми остатками пищи, возможно при обработке ее и полном или частичном освобождении съедобной органики. Это осуществляется у спаровых рыб челюстями, у губановых и скаровых — глоточным аппаратом (Tedman, 1980). Для осуществления давящей функции, глоточный аппарат уплотняется, вооружаясь жерновными зубами. Для увеличения прочности верхнеглоточных костей происходит их укрепление на черепе. Нижнеглоточные кости, срастаясь в единую пластинку, становятся компактными и прочными. У губановых верхнеглоточные кости очень укорочены и вторые глоточножаберные косточки остаются свободными, не принимая участия в их образовании.

Губаны, питаются тонкостворчатыми моллюсками и мелкими фор-

мами прикрепленных моллюсков (*Mytilus*, *Mytilaster*) многократно давят, выплевывают, подхватывают и опять дают добычу, пока она почти не освобождается от балласта. Это объясняет малую длину кишечника у этих рыб. У рыб-попугаев основное направление приспособлений глоточного аппарата сходно с губановыми. У них глоточный аппарат не только давит, но и перетирает добычу "глоточной мельницей" (Randall, 1967).

Верхнеглоточные кости большие (у лоры их длина достигает 41% длины черепа), срослись из трех глоточножаберных косточек, границы которых не различимы. Каждая площадка многопланова. Ее нижняя, покрытая зубами поверхность, имеет почти прямоугольную форму, передняя треть ее сужена и заострена, лишена зубов. Сквозь покрывающую ее соединительнотканную пленку и три ряда отверстий, в ней видны закладки новых зубов. С ростом рыб здесь происходит нарастание площадки и образование новых более крупных зубов. Эта часть площадки слегка загнута вверх и не участвует в обработке добычи. Остальная часть площадки у скар рода *Sparisoma* покрыта тремя рядами зубов, из которых зубы внутреннего ряда самые крупные. Узкие зубы с округлыми вершинами, посажены на ребро, напоминая густо уложенные камни мостовой. Задняя часть площадки истончается и старые, более мелкие, поврежденные зубы отламываются. Обе площадки плотно сомкнуты в передней части и слегка расходятся в задней, но действуют как единое целое (рис. 2А-I; II).

У губановых сильно утолщенные верхнеглоточные площадки формируют углубленную ямку сустава со сложным рельефом, для прикрепления к бугоркам на основной затылочной кости. Такое укрепление большой подвижности верхнеглоточным площадкам не создает, но наклоны, сближающие обе площадки, осуществляются.

У рыб-попугаев укрепление обеих верхнеглоточных площадок осуществляется с помощью очень крупных отростков в виде пластин, посаженных вертикально к площадкам. Они имеют треугольную форму с высоким задним, почти вертикально срезанным краем и более длинным передним. На нем расположена слегка вогнутая, длинная суставная поверхность, узким мысом заходящая на большую часть передней, не функционирующей части площадки. Сочленовные поверхности сомкнуты и приходятся на передние

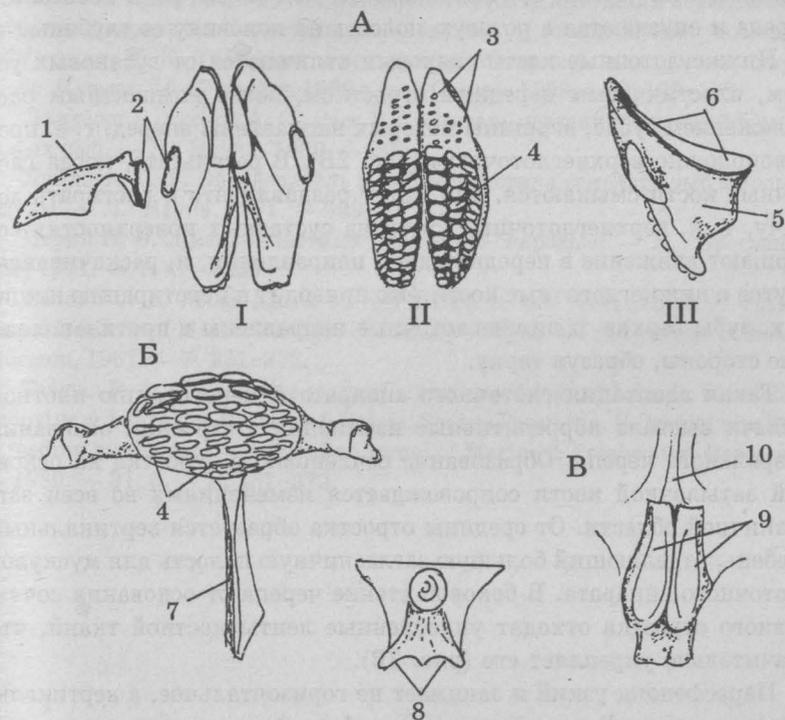


Рис 2. Детали строения глоточного аппарата лоры. А — верхнеглоточные кости: I — сверху, II — снизу, III — сбоку, Б — нижнеглоточные кости сверху, В — укрепление верхнеглоточных костей на черепе. 1 — верхнежаберная кость III дуги, 2 — сочленовная поверхность верхнежаберной кости, 3 — закладка зубов, 4 — зубы, 5 — дорзальный отросток, 6 — сочленовная поверхность дорзального отростка, 7 — отросток, 8 — сочленовный отросток основной затылочной кости (сзади), 9 — сочленовные поверхности (сзади), 10 — парасфеноид

2/3 площадок. Задняя треть площадки укреплена пластинчатой, вертикально поставленной частью дорзального отростка (рис. 2А-III). Задние края их не сомкнуты и образуют треугольную щель, которая сливается с таковой зубной части площадки. У рыб, обычно, верхнеглоточные кости занимают горизонтальное положение. У скар в результате подобного строения отростков, укрепляющих верхнеглоточ-

ные кости на черепе, они расположены под углом 45° к основанию черепа и опускаются в ротовую полость на половину ее глубины.

Нижнеглоточные кости скаровых отличаются от губановых узким, пластинчатым передним отростком, более компактным расположением зубов, вершины которых направлены вперед, т. е. противоположно верхнеглоточным (рис. 2Б). В результате, когда глоточные кости смыкаются, они могут раздавливать и растирать добычу, т. к. верхнеглоточные кости на суставных поверхностях совершают движение в переднезаднем направлении, и, раскачиваясь, трутся о нижнеглоточные кости. Это приводит к перетиранию пищи, т. к. зубы верхне- и нижнеглоточные направлены в противоположные стороны, образуя терку.

Такая адаптация глоточного аппарата к перетиранию плотной добычи вызвала коррелятивные изменения в строении основания невральноего черепа. Образование сочленовного отростка на основной затылочной кости сопровождается изменениями во всей заглазничной области. От середины отростка образуется вертикальный гребень, отделяющий большую заглазничную полость для мускулов глоточного аппарата. В боковой стенке черепа от основания сочленовного отростка отходят уплотненные ленты костной ткани, что значительно укрепляет его (рис. 2В).

Парасфеноид узкий и занимает не горизонтальное, а вертикальное положение. Верхний уплотненный край его ограничивает глазницу и соединяет сочленовный отросток верхнеглоточных костей с усиленной обонятельной областью черепа, укрепляющей челюстной аппарат.

Так, у перкоидных рыб исходный набор структурных элементов невральноего и висцеральноего черепа преобразуется для выполнения функций, связанных с потреблением плотной добычи: способности откусывать и перетирать ее для извлечения нужных питательных веществ и освобождения их от излишнего балласта.

ЛИТЕРАТУРА

Богачик Т. А. Гистологический анализ микроструктуры челюстного и глоточного аппаратов двух видов скаровых рыб // Развитие зоол. исслед. в ОГУ. Акад. Д. К. Третьяков и его школа: Материалы докл. межд. науч. конф. (Одесса, 16-17 ноября 1999 г.). — Одесса, 1999. — С. 163-174.

Богачик Т. А., Рясиков Л. В. Морфологические адаптации переднего отдела пищеварительной системы рыб-попугаев // Развитие зоол. исслед. в ОГУ. Акад. Д. К. Третьяков и его школа: Материалы докл. межд. науч. конф. (Одесса, 16-17 ноября 1999 г.). — Одесса, 1999. — С. 179-189.

Линдберг Г. У. Герд А. С., Расс Т. С. Словарь названий морских промысловых рыб. — Л.: Наука, 1980. — 562 с.

Линдберг Г. У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. — Л.: Наука, 1971. — 469 с.

Парин Н. В. Жизнь животных (семейство скаровые). — М.: Просвещение, 1971. — Т. 4. — 655 с.

Randall J. E. Foods habits of reef fishes of the West Indian // Journal Hawai Institute of Marine Biology, University of Honolulu and Bernice P. Bishop Museum, 1967. — P. 351-372.

Tedman R. A. Comparative study of cranial morphology of Labrids: *Choetodon venustus* & *Labroides dimiatus* & *Scaria: Scarus Fasciatus*. II Cranial myology & feeding mechanism // Australian journal of Marine & Freshwater, Research. — 1980. — 31, 3. — P. 351-372.