

РР 07

На правах рукописи

ВОРОНИНА
Елена Петровна

УДК 597.553.2:591.43

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ
ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ (SALMONOIDEI)
НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА**

03.00.08 — зоология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1993

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН.

Научный руководитель — доктор биологических наук В. М. Коровика.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор В. Г. Борхвардт, кандидат биологических наук Н. Е. Васильева.

Ведущая организация — Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства.

Защита диссертации состоится «2» марта 1994 г. в 14 часов на заседании специализированного совета Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан «24» января 1998 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук



Т. Г. Лукина

Актуальность проблемы. К подотряду лососевидных принадлежат виды рыб, имеющие важное значение как в промысловом, так и в теоретическом отношении, в частности, эволюционном. Однако, несмотря на длительную историю изучения, у ихтиологов-систематиков нет единой точки зрения на объем этой группы, ее происхождение и филогенетические связи внутри нее.

К решению вопроса таксономии лососевых привлекались прежде всего данные по внешней морфологии и остеологии, а в последние годы также данные кариологии, биохимии и т. д. Практически не использовались особенности строения мягких тканей. Однако многие авторы указывали на ценность изучения клеточных и тканевых структур для филогенетики, подчеркивая их консервативность в процессе эволюции (Северцов, 1949; Быстров, 1950; Гербильский, 1961).

У костистых рыб с хорошо развитым желудком резкие воздействия со стороны внешней среды испытывает лишь передний отдел пищеварительного тракта (ротовая полость, глотка, пищевод, желудок), а кишечник меньше зависит от характера питания и относительно стойко сохраняет черты своего строения в эволюции, так как в него поступает в значительной мере обработанная пищевая масса (Васильева, Коровина, 1968; Коровина, Васильева, 1976). На этом основании сделан вывод о возможности использования анатомо-гистологических особенностей средней кишки желудочных костистых рыб для установления их родственных отношений.

При изучении строения пищеварительной системы лососевидных рыб остался невзвешанным ряд важных вопросов. В частности, слабо исследованы особенности переднего отдела пищеварительного тракта некоторых видов. Лишь у немногих видов было описано развитие пищеварительной системы в онтогенезе. Также практически не были исследованы изменения морфологии пищеварительного тракта в процессе нерестовой миграции, типичной для большинства лососевидных.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы было проведение сравнительно-морфологического анализа строения пищеварительной системы различных видов лососевидных рыб и выявления возможностей использования ее особенностей для установления родственных отношений внутри этой группы. Для этого были поставлены задачи:

- сравнить анатомические и гистологические особенности пищеварительного тракта взрослых особей рыб различных видов, выявить общие и видоспецифические черты строения разных отделов пищеварительного тракта;
- проследить становление общих и видоспецифических черт в онтогенезе;
- выявить связь различий строения пищеварительной системы с биологией исследованных видов;
- оценить значение полученных данных для филогении и систематики лососевидных.

Научная новизна и практическая ценность. Впервые описано строение пищеварительной системы некоторых лососевых рыб и дополнены ранее фрагментарные сведения о строении пищеварительного тракта ряда видов. На этом основании проведен сравнительно-морфологический анализ строения пищеварительной системы лососевидных рыб, принадлежащих к таксонам разного ранга (подвидам, видам, родам, семействам). Прослежено изменение ее строения в онтогенезе - как на ранних его этапах, так и при нерестовой миграции. Впервые в средней кишке пяти видов рыб рода *Oncorhynchus*, а также мальмы, кунджи, сига-нельмушки и ряпушки описан спиральный клапан, продемонстрировано его развитие на ранних этапах онтогенеза. Показано, что анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта у представителей разных исследованных родов подотряда *Salmonoidei* имеют большое сходство, обусловленное единством и монолитностью группы, а различия, которые выявляются на родовом уровне, свидетельствуют не столько о таксономическом статусе исследуемых видов и родов, сколько о биологической форме, к которой принадлежит тот или иной исследуемый вид или род. Полученные результаты дополняют и расширяют знания о строении пищеварительной системы рыб подотряда *Salmonoidei* и в комплексе с другими данными могут служить основой для дальнейшего построения системы этой группы костистых рыб.

Апробация работы. Результаты настоящей работы доложены на III Совещании по лососевидным рыбам и на научных семинарах лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН.

Публикации. По результатам выполненных исследований опубликовано 5 работ.

Объем работы. Диссертация содержит 113 страниц машино-

писного текста, 9 таблиц, 64 микрофотографии и рисунка, состоит из введения, 9 глав, выводов и списка цитированной литературы, включающего 247 источников, из которых 101 иностранный, и приложения.

Пользуясь случаем, автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д. б. н. В. М. Коровиной и сотрудникам лаборатории ихтиологии к. б. н. А. В. Неелову и к. б. н. Е. А. Дорофеевой за постоянное внимание и помощь, оказанную при выполнении работы.

Введение

Существует три основных представления о структуре семейства лососевых Salmonidae. Одни исследователи включают в него 2 подсемейства собственно лососевых Salmoninae и сиговых Coregoninae, а хариусовых рассматривают как самостоятельное семейство Thymallidae (Чернавий, 1923; Берг, 1940; Никольский, 1971; Gill, 1894; Jordan, Everman, 1896). Другие авторы включают в семейство лососевых и хариусовых в ранге подсемейства Thymallinae (Световидов и др., 1973; Коровина, Неелов, 1976; Коровина, Шустов, 1976; Norden, 1961; Greenwood et al., 1966; Norman, 1966; McAllister, 1968). Третья группа ихтиологов считает, что и сиговые образуют самостоятельное семейство Coregonidae (Jordan et al., 1930; Vladykov, 1970 и др.).

В настоящее время все большее распространение получает мнение о необходимости повысить ранг этих групп подотряда лососевидных рыб до семейств (Решетников, 1980; Дорофеева, 1989 и др.). Этой точки зрения мы и будем придерживаться в настоящей работе, считая подотряд Salmonoidea состоящим из семейств Salmonidae, Coregonidae и Thymallidae.

Рыбы исследованных видов имеют сходную биологию. Данные литературы по питанию взрослых лососевидных рыб, изложенные в главе VIII, свидетельствуют, что они являются эврифагами с хищным типом питания. Наиболее специализированными по питанию являются хищники - нельма, чавыча, кижуч, таймени и планктофаги - нельмушка и ряпушка. Большинство рыб имеют протяженную нерестовую миграцию, во время которой полностью прекращают питаться.

Глава 1. История изучения пищеварительной системы лососевидных рыб (обзор литературы)

В литературе, посвященной изучению морфологии рыб, упоминания об особенностях строения пищеварительной системы встречаются очень давно. К настоящему времени работы, в которых содержатся результаты исследований (анатомических, гистологических, гистохимических, физиологических и др.) этой системы охватывают несколько сот видов рыб, относящихся к различным таксономическим группам (Петель, 1950; Краюхин, 1963; Беригина, Жодасова, 1962; Сорвачев, 1982; Rathke, 1824; Ziegler, 1882; Cajetan, 1883; Opperl, 1896; Jacobshagen, 1913, 1937; Krause, 1923; Al-Hussaini, 1949; Кароор, 1953; Mohsin, 1962 и др.). Наиболее многочисленны описания анатомии пищеварительного тракта. Во многих руководствах и монографиях по пищеварительной системе костистых рыб ее строение у лососевидных рыб рассмотрено на примере лосося и форели. В этих работах авторы более или менее подробно останавливаются на анатомических и гистологических особенностях пищеварительного тракта форели, типичных для всех желудочных рыб.

Гистологическое строение пищеварительного тракта радужной форели изучено в деталях Вайнребом и Билстадом (Weinreb, Bilstad, 1955). Подробное анатомо-гистологическое описание пищеварительного тракта ручьевой форели дано в работе Барнштока (Burnstock, 1959).

Другим видам лососевых посвящено гораздо меньше работ (Халилов и др., 1963; Суворова, Трешук, 1973; Беригина, Савванитова, 1974; Gulland, 1898; Rutter, 1904; Green, 1912; Bullock, 1963).

Детальный сравнительно-морфологический анализ стенки кишечника на тканевом уровне у различных родов и видов лососевых рыб был проведен Коровиной с соавторами (Васильева, Коровина, 1968; 1976; Коровина, Васильева, 1971; Коровина, Коновалов, 1972; Коровина, Неелов, 1976 и др.).

Было изучено развитие пищеварительной системы некоторых видов лососевидных рыб на ранних стадиях онтогенеза (Кудинский, 1966; Богданова, 1977; Коровина, 1981, 1989; Калужная, 1986, 1987). При изучении строения пищеварительной систе-

мы кеты с применением гистологических методик было показано наличие в кишечнике рыб этого вида крупных складок слизистой оболочки, образующих спиральный клапан (Пашенко, 1960).

Автор считал, что в отличие от спирального клапана низших позвоночных, расположенного в средней кишке, у кеты эта структура расположена в задней кишке. Результаты исследования были изложены в тезисной форме и иллюстрированы небольшим количеством фотографий невысокого качества.

Наличие крупных складок кишечника у лососей рода *Oncorhynchus* обнаружил при изучении кишечника на просвет под бинокляром Хикита (Hikita, 1960). Он считал эти складки кольцевыми, а их форму видоспецифичной.

В серии работ Коровиной, посвященных исследованию строения задней части средней кишки многих видов лососевых рыб, было изучено строение крупных складок слизистой оболочки и с помощью графической и пластической реконструкции доказано, что эти складки образуют подлинный спиральный клапан. Именно за счет того, что в среднюю кишку желудочных рыб поступает переработанная пища здесь могла сохраниться такая древняя структура. Участок кишечника было предложено называть спиральной кишкой. Показано, что подлинный спиральный клапан свойственен большинству представителей наиболее древних ныне живущих рыб - сельдевых и лососевых (Коровина, 1975; Коровина, Вукович, 1985; Жук, 1986). При этом выявлено большое сходство строения спирального клапана у близкородственных форм.

Глава II. Материал и методика

Объектом исследования были пищеварительные тракты представителей 20 видов 9 родов подотряда лососевидных.

Основу материала для данной работы составили фиксации пищеварительного тракта рыб рода *Oncorhynchus*, сделанные автором, остальная часть - любезная помощь разных исследователей. Часть материала, особенно по переднему отделу пищеварительного тракта, была передана автору В. М. Коровиной. Пользуясь случаем, хочу выразить глубокую признательность всем коллегам.

Всего в работе исследовано 227 пищеварительных трактов лососевидных рыб, из них 153 пищеварительных тракта рыб рода *Oncorhynchus* на разных этапах онтогенеза.

Материал по пищеварительной системе
рыб подотряда Salmonoidei.

Вид	Стадия развития	Число экземпляров
Семейство Salmonidae		
Oncorhynchus nerka Walbaum	молодь	17
	половозрелые особи	13
O. kisutch (Walbaum)	молодь	21
	половозрелые особи	5
O. gorbuscha (Walbaum)	личинки и молодь	16
	половозрелые особи	14
O. tshawytcha (Walbaum)	молодь	10
	половозрелые особи	8
O. keta (Walbaum)	молодь	12
	половозрелые особи	11
O. masu (Brevoort)	молодь	11
	половозрелые особи	5
Hucho perryi (Brevoort)	молодь	5
	половозрелые особи	3
H. hucho (L.)	половозрелые особи	2
Brachymystax lenok (Pall.)	половозрелые особи	2
Salmothymus obtusirostris oxyrinchus (Steindachner)	половозрелые особи	2
Salvelinus malma (Walbaum)	молодь	5
	половозрелые особи	5

<i>S. leucomaenis</i> (Pallas)	молодь	2
	половозрелые особи	3
<i>S. alpinus</i> (L.)	половозрелые особи	5
<i>Salmo salar</i> (L.)	половозрелые особи	5
<i>S. trutta</i> (L.)	половозрелые особи	5
<i>S. gairdneri</i> (Gibbons)	половозрелые особи	3
<i>S. mykiss</i> Walbaum	половозрелые особи	1
Семейство Thymallidae		
<i>Thymallus thymallus</i> (L.)	половозрелые особи	5
Семейство Coregonidae		
<i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pallas)	половозрелые особи	4
<i>Coregonus albula</i> L.	половозрелые особи	10
<i>C. lavaretus nelmuschka</i> Pravdin	половозрелые особи	7

Зафиксированные жидкостью Буэна или 4% формалином участки пищеварительных трактов рыб заливали в парафин с проводкой через изобутиловый спирт. Непосредственно в работе использовано около 1500 гистологических препаратов, изготовленных по стандартным методикам.

Относительная длина отделов пищеварительного тракта измерена в процентах от общей длины пищеварительного тракта, а длина самого тракта - в процентах от длины тела по Смитцу.

Многомерный математический анализ морфометрии пищеварительного тракта лососевидных рыб проведен на ЭВМ с помощью пакета программ SYSTAT.

Глава III. Анатомия пищеварительного тракта рыб подотряда лососевидных

План строения пищеварительного тракта всех лососевидных рыб очень сходен. Сплюснутая в дорсо-вентральном направлении относительно широкая глотка открывается в толстостенный пищевод. Границу пищевода и желудка установить визуально трудно. Место впадения ductus pneumaticus, хотя и расположено вблизи границы пищевода и желудка, но не совпадает с ней. Как правило, оно находится несколько ближе к глотке. Ductus pneumaticus у лососевых рыб короткий и прямой, у сиговых - длинный и образующий коленообразный изгиб: Впервые на эту особенность у сиговых обратил внимание Смольянов (Смольянов, 1957). Форма ductus pneumaticus, считавшаяся характерной только для этих рыб, была нами обнаружена и у хариуса. Описание такой формы ductus pneumaticus хариуса было сделано Фаленом (Fahlen, 1968), но эта работа осталась малоизвестной.

Желудок лососевидных рыб состоит из кардиальной, фундальной и пилорической частей. В работах по анатомии пищеварительной системы лососевых рыб неоднократно подчеркивалось, что хищные рыбы обладают более длинной кардиальной ветвью желудка. По нашим данным, длина кардиальной части желудка по отношению к длине всего пищеварительного тракта исследованных рыб меняется не слишком сильно. Однако соотношение длин кардиальной и пилорической ветвей желудка меняется довольно значительно. Максимальное значение оно имеет у рыб рода *Nischo*, минимальное у планктофагов - нельмушки, ряпушки, а также хариуса.

Слепой мешок (фундальная часть) желудка у всех изученных видов развит слабо.

Сразу за желудком средняя кишка образует ампулу, в которую впадают пилорические придатки - дериваты средней кишки. В средней кишке визуально можно выделить два отдела - передний узкий и задний расширенный. В заднем расширенном отделе средней кишки слизистая оболочка образует крупные складки, представляющие собой спиральный клапан, описанный в настоящее время уже у многих представителей подотряда лососевидных. Нами

спиральный клапан детально описан у рыб рода *Oncorhynchus*, а также кунджи, мальмы, ряпушки и нельмушки. У некоторых взрослых особей исследованных видов рыб (горбуши, нерки, чавычи, кижуча, хариуса, ряпушки) одна из первых складок (2-4-ая) спирального клапана более развита и имеет воронкообразную форму. Число витков спирального клапана варьирует от 14-21 у ряпушки до 41-58 у чавычи. За спиральной кишкой идет короткая задняя кишка. Складки ее слизистой оболочки только продольные.

Анатомия пищеварительного тракта молоди рыб родов *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Nucho* мало отличается от таковой у взрослых, лишь число пилорических придатков и витков спирального клапана у них меньше. По нашим данным, число пилорических придатков у молоди рыб рода *Oncorhynchus* достигает дефинитивного значения при длине тела около 7 см. Витки спирального клапана сформированы уже при длине тела около 3 см, а при 7 см их число также достигает дефинитивного значения.

При обобщении данных морфометрии пищеварительного тракта лососевидных рыб измерения длин его отделов были математически обработаны и проведен анализ главных компонент и корреляционный анализ. Точки с крайними значениями I и II компонент занимают следующие виды: 1 - кета и чавыча - морские хищники; 2 - нельма и таймени - пресноводные хищники; 3 - ряпушка и хариус - пресноводные планктофаги. Мы предполагаем, что распределение по I компоненте отражает приспособление к характеру питания, а по II - к среде обитания. Однако эти направления следует рассматривать лишь как возможные тенденции в различии анатомии пищеварительного тракта. Все остальные точки графика, соответствующие положению исследованных видов, располагаются более или менее равномерно, но при этом сохраняется довольно компактное положение отдельных групп видов. В частности, такую компактную группу образуют виды рода *Salvelinus* и *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Nucho*.

Предположение о том, что положительные значения II компоненты характерны для пресноводных рыб, а отрицательные - для морских подтверждается уменьшением ее значений в онтогенезе дальневосточных лососей с положительных на отрицательные величины при скате молоди и обратным изменением при нерестовой миграции. Следует отметить, что такая изменчивость показателей II компоненты в онтогенезе говорит о том, что признаки, свя-

занные с ней, являются скорее физиологически изменчивыми.

Определяющими признаками I компоненты, связанной, по нашим предположениям, с характером питания, являются число пилорических придатков и число витков спирального клапана. С II компонентой наиболее скоррелированы длина средней кишки, расстояние от глотки до ductus pneumaticus.

Таким образом, в анатомии пищеварительного тракта исследованных видов лососевидных рыб выявлено значительное сходство. Различия в его строении касаются, прежде всего, формы и местоположения ductus pneumaticus, соотношения отделов желудка, числа пилорических придатков и витков спирального клапана.

Глава IV. Анатомо-гистологическое строение отделов пищеварительного тракта взрослых рыб подотряда лососевидных

Для рыб всех исследованных видов характерно сложное строение стенок отделов пищеварительного тракта с сильным развитием мезенхимных производных. В то же время при большом сходстве строения нами обнаружены и некоторые различия. Так например, в собственной пластинке слизистой оболочки пищевода некоторых видов развита жировая прослойка. Ранее она была описана только в пищеводе голецов (Веригина, Савваитова, 1974). Наши исследования показали, что отложение жира в этом месте характерно также для благородных лососей и нельмы. Причем уже у годовиков лосося, кунджи, мальмы оно хорошо заметно. Частично развита жировая прослойка у сальмотимуса и чира. Полностью отсутствует она у рыб родов *Nucho*, *Brachymystax*, *Thymallus*. Таким образом, эта структура характерна, в первую очередь, для видов рыб, совершающих нерестовые миграции, во время которых рыбы перестают питаться. Ленок, хариус и дунайский лосось не совершают протяженных нерестовых миграций, а сахалинский таймень, хотя и мигрирует, но высоко в реки не поднимается и не перестает питаться. Жировая прослойка не развита и в стенке пищевода рыб рода *Oncorhynchus*, что может быть связано с моноцикличностью этих рыб: либо гибель после нереста делает излишними глубокие запасы энергии, либо она в какой-то мере вызвана отсутствием жировых отложений.

Также адаптивной структурой является строение эпителия пищевода. Хотя в литературе существует мнение о филогенетической обусловленности строения эпителия (Джумалиев, 1981), наши исследования показали его большое сходство у рыб разных таксонов. Вместе с тем, наблюдается увеличение числа слоев эпителиоцитов у рыб с хищным типом питания.

Выявленные различия в строении слизистой оболочки кардиальной части желудка касаются характера ветвления концевых отделов трубчатых кардиальных желез. Разветвленность концевых отделов наименьшая у рыб родов *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Salmo*, т.е. у проходных рыб, наибольшая - у пресноводных *Hucho hucho*, *Salmothymus*.

Важной морфологической структурой пищеварительного тракта лососевидных рыб является спиральный клапан кишечника.

Подлинный спиральный клапан свойственен всем исследованным представителям наиболее древних ныне живущих рыб - сельдевых и лососевых (Коровина, 1975, 1976; Коровина, Дорофеева, 1981).

Однако подлинность спирального клапана у низших костистых рыб вновь была подвергнута сомнению (McAllister, 1987). Соглашаясь с тем, что в его образовании участвуют те же элементы слизистой оболочки, что и у низших позвоночных, автор все же считает эту структуру кишечника костистых рыб лишь конвергентной спиральному клапану низших позвоночных на основании того, что она представляет собой не единую непрерывную спираль, а серию отдельных асимметричных кольцевых складок.

Обобщая наши данные и данные литературы, можно отметить, что бесспорно принимаемыми всеми авторами являются следующие моменты, подтверждающие подлинность спирального клапана костистых рыб:

1. Существует непрерывный филетический ряд современных низших костистых рыб, а также вымерших, - обладателей такого рода структуры кишечника, развитой в той или иной степени

2. Как теперь доказано, обе эти структуры расположены в средней кишке.

3. В образовании клапана участвуют одни и те же тканевые элементы стенки кишечника.

4. Формирование клапана в онтогенезе происходит сходным образом (см. глава VI).

Следовательно, разная форма складок - единственный аргумент против подлинности спирального клапана в кишечнике костистых рыб. По нашему мнению, его недостаточно, чтобы считать эти структуры негомологичными.

В нашей работе впервые описан развитый спиральный клапан в средней кишке горбуши, нерки, чавычи, кижуча, симы, мальмы, кунджи, ряпушки и нельмушки. Подтверждено наличие спирального клапана кеты, описание которого было сделано в тезисной форме Пащенко (Пащенко, 1960). Витки спирального клапана представляют собой серию асимметричных последовательно расположенных складок, образованных, также как и спиральный клапан низших позвоночных, всей слизистой оболочкой и частично мышечной.

Следует отметить различия в строении стенки отделов пищеварительного тракта рыб всех исследованных видов по степени развития компактного слоя специализированного коллагена. По нашим данным, компактный слой развит в равной степени хорошо в стенке кишечника рыб всех исследованных видов. Этот слой практически не отличается от коллагеновых волокон собственной пластинки слизистой оболочки. В желудке хищных рыб некоторых исследованных видов (например, чавычи, нельмы, кеты). Развитый компактный слой в стенке желудка препятствовал бы его сильному растяжению, необходимому при заглатывании крупных объектов. Растяжимость кишечника только повредила бы равномерному и достаточно быстрому прохождению пищи. Необходимость сохранять стабильную форму кишечника особенно остра у хищных рыб, в желудок и затем в кишечник которых поступают одновременно большие количества пищи. Поэтому у них зачастую компактный слой сопровождается 2-3 дополнительными коллагеновыми мембранами, что было отмечено в предыдущих работах (Васильева, Коровина, 1968; Коровина, Васильева, 1976).

Выявленные черты сходства и разнообразия в строении различных отделов пищеварительного тракта исследованных видов лососевидных рыб сводятся к следующему:

1. Для всех видов характерно сложное строение стенок отделов пищеварительного тракта со сложным рельефом слизистой оболочки, сильным развитием мезенхимных производных.

2. Различия наиболее заметны в передней части пищеварительного тракта: разное количество слоев эпителиоцитов в пищеводе, наличие или отсутствие жировой прослойки в собственной

пластинке слизистой оболочки пищевода, степень разветвленности кардиальных желез желудка.

3. Рыбы исследованных видов различаются степенью развития мезенхимных производных (в частности, компактного слоя и сопровождающих его коллагеновых мембран) на протяжении всего пищеварительного тракта.

4. В задней части средней кишки у чавычи, горбуши, нерки, кижуча, сима, кунджи, мальмы, ряпушки и нельмушки обнаружен и описан хорошо развитый спиральный клапан. В его образовании участвует вся слизистая оболочка, включая компактный слой.

Глава V. Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта молоди некоторых видов рыб семейства Salmonidae

Впервые нами было изучено строение отделов пищеварительного тракта молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* в возрасте 0+ и 1+, а также годовиков кунджи, мальмы, сахалинского тайменя и заводской и дикой молоди благородного лосося.

Как показали наши исследования, при длине тела 3 см, когда молодь всех видов полностью перешла на активное питание, пищеварительный тракт молоди исследованных видов лососевидных рыб имеет относительно сложное строение и отличается большим сходством. К этому времени уже есть все структуры, характерные для пищеварительной системы взрослых рыб. Слабо развиты мезенхимные производные: полностью отсутствует типичный для лососевых слой специализированного коллагена, в собственной пластинке есть лишь отдельные тонкие коллагеновые волокна, мышечная оболочка представлена в основном кольцевым слоем, а продольный слой закладывается фрагментарно в кардиальной части желудка, в средней и задней кишке.

С увеличением длины тела до 6-8 см при сохранения характера питания строение отделов пищеварительного тракта усложняется. Направленность этого процесса у молоди разных видов одинакова, а темпы разные. На этом этапе онтогенеза в строении пищеварительного тракта уже проявляются видовые особенности. Они выражаются прежде всего в степени развития мезенхимных производных и образовании жировой прослойки у видов, которым

она присуща - мальмы, кунджи, семги.

В задней части средней кишки у молоди рыб изученных видов нами были обнаружены крупные складки слизистой оболочки, образующие спиральный клапан, описанный у взрослых особей этих видов. Число его витков даже у молоди в возрасте 0+ (при длине тела около 3.5 см) уже близко к дефинитивному. Основу его складок составляет тонкая полоска собственной пластинки слизистой оболочки, выстланная эпителием. Механический каркас спирального клапана (мышечные волокна и соединительно-тканые элементы) у одноразмерной молоди исследованных видов, также как и в стенке всего кишечника, развит в разной степени.

Глава VI. Развитие кишечника горбуши в постэмбриональный период

В ихтиологической литературе существовало представление о наличии у молоди некоторых костистых рыб лишь рудимента спирального клапана, исчезающего с возрастом (Суворов, 1948; Кудинский, 1966). Как было отмечено в главе V в кишечнике молоди лососевых рыб уже в возрасте 0+ наблюдались сформированные витки спирального клапана. С целью выявить закономерности развития этого органа нами было предпринято исследование строения кишечника горбуши на ранних постэмбриональных стадиях.

Нами показано, что формирование спирального клапана начинается после вылупления с образования 2-3 складок в начале последней трети средней кишки. Постепенно в каудальном направлении добавляются последующие витки спирального клапана, первые при этом долгое время остаются наиболее крупными. К моменту перехода на активное питание (при длине тела молоди около 3 см) спиральный клапан уже развит, а при длине тела около 7 см число его витков достигает дефинитивного значения. В кишечной стенке идет развитие мезенхимных производных - образуется кольцевой и продольный слой мышечной оболочки. Разделение этих слоев начинается в задней кишке на 11 сутки после вылупления и с ростом личинки распространяется краниально.

В работах ряда авторов было показано, что у хрящевых и ганоидных рыб спиральный клапан, возникнув в середине средней кишки развивается в каудальном направлении (Balfour, 1885). Сходство развития складок в кишечнике костистых рыб и других

низших позвоночных может служить доказательством гомологичности этих структур.

Глава VII. Изменение гистологического строения пищеварительного тракта нерки в период нерестовой миграции

Исследование тонкого строения отделов пищеварительного тракта нерестящейся нерки показало, что в нем происходят деструктивные изменения, затрагивающие в той или иной степени все отделы. Наибольшей деструкции в ходе нерестовой миграции подвергается эпителиальная выстилка пищеварительного тракта. Рельеф слизистой оболочки упрощается, что наиболее сильно выражено в спиральной кишке. Эти изменения типичны для всех представителей рода *Oncorhynchus*. Характерной особенностью тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* является отсутствие у них процессов восстановления нормального строения органов пищеварительной системы, имеющих место в пищеварительном тракте благородного лосося (Mislin, 1941).

Глава IX. Филогенетическая и экологическая обусловленность морфологии пищеварительного тракта лососевидных рыб

На основании сравнительно-морфологических исследований было установлено, что рыбы семейства подотряда *Salmonoidei* имеют ряд общих древних черт строения (Дорофеева и др., 1980). Это находит свое отражение и в большом анатомо-гистологическом сходстве пищеварительного тракта этих рыб. Для него характерно сложное строение - дифференциация на отделы всего пищеварительного тракта, сложный рельеф слизистой оболочки во всех отделах, сложное строение стенок отделов с сильным развитием мезенхимных производных, сохранение древней структуры - спирального клапана.

Рыбы исследованных видов в большинстве своем имеют сходную в общих чертах биологию. В то же время, некоторые виды имеют и специализацию к определенным условиям среды. Так, лососевидные рыбы могут различаться по типу осморегуляции (чисто пресноводные и проходные с морским периодом жизни), протяженностью нерестовой миграции. Это определяет, в част-

ности, удаленность ductus pneumaticus от глотки - у пресноводных рыб место впадения ductus pneumaticus более удалено от глотки. Вблизи впадения ductus pneumaticus у большинства изученных рыб происходит замена многослойного эпителия цилиндрическим, следовательно, сдвиг назад ductus pneumaticus и момента появления цилиндрического эпителия означает сокращение площади ион-абсорбирующих клеток и полезно для пресноводных форм (Meister et al., 1983). Однако почти все изученные рыбы в той или иной степени способны к проходному образу жизни, поэтому значения положения ductus pneumaticus очень близки и варьируют в пределах функциональной изменчивости.

Способность к длительному голоданию в ходе нерестовой миграции связана с развитием жировой прослойки в стенке пищевода. У рыб не совершающих длительной миграции или моноциклических такие глубокие запасы жира отсутствуют.

При большом сходстве питания - эврифагия, существуют и узко специализированные формы - хищники (нельма, таймени, чавыча) и планктофаги (нельмушка, ряпушка, хариус). Это обуславливает существование ряда различий в строении пищеварительного тракта. Так, преобладание длины кардиальной части желудка над пилорической у хищных представителей подотряда, в желудок которых поступает крупная пища, вызвано необходимостью скорейшей эвакуации из желудка переваренной части пищевого комка. Более сильное развитие пилорической части желудка и ее мышечного сфинктера препятствовало бы этому.

Исследуя вариабельность числа пилорических придатков Световидов (1934; 1953) выдвинул предположение о зависимости этого числа от характера питания: пилорических придатков больше у рыб, питающихся более крупной пищей. Однако у представителей некоторых родов (например, *Oncorhynchus*) такой зависимости автором не обнаружено. Также считалось, что число пилорических придатков непрерывно увеличивается по мере роста и зависит от характера питания взрослых рыб (Решетников, 1961). Многие авторы считают нецелесообразным придание таксономического значения числу пилорических придатков.

По нашим данным, число пилорических придатков у молоди рыб рода *Oncorhynchus* достигает дефинитивного числа уже при длине тела около 7 см и играет определенную роль при сравнении различных признаков по анатомии пищеварительного тракта рыб

исследованных видов. Имеется тенденция увеличения числа пилорических придатков у хищных рыб. Обнаружена прямая зависимость между числом пилорических придатков и числом витков спирального клапана. Такую же закономерность мы обнаружили у рыб различных родов семейства сельдевых на основании данных, приведенных в диссертации Жука (1986).

Взаимосвязь числа пилорических придатков и витков спирального клапана обусловлена функциями этих органов. Пилорические придатки выполняют функции всасывания и выделения ферментов. Спиральный клапан также увеличивает всасывательную поверхность и регулирует скорость прохождения пищи по кишечнику. Если число витков спирального клапана будет невелико при большом числе пилорических придатков, то избыточно ферментированная пища будет эвакуироваться слишком быстро, всасывание будет неполным и произойдет потеря полезных веществ. Именно наличие у лососевых парного приспособления в виде большого числа пилорических придатков и спирального клапана, дало возможность этим рыбам иметь короткий кишечник. Пилорические придатки и их число подвергаются большому воздействию со стороны внешней среды через пищу, тогда как кишечник и соответственно число витков спирального клапана зависят от внешней среды в меньшей степени, так как в него поступает в значительной степени уже переработанная пищевая масса. Поэтому число витков вообще близко у всех лососевидных рыб и является, по-видимому, первичным. Таким образом, существует филогенетически закрепленный баланс числа витков спирального клапана и пилорических придатков. В семействах Coregonidae и Salmonidae плавное возрастание числа витков спирального клапана сопровождается возрастанием числа пилорических придатков. В обоих семействах резкое увеличение числа пилорических придатков присуще узко специализированным хищникам - нельме и тайменям.

У хищных представителей других групп, обладающих коротким кишечником, эволюция шла в направлении совершенствования ферментативного аппарата, сопровождающегося сокращением числа пилорических придатков и редукцией спирального клапана до так называемого предректального клапана (Коровина, Хозацкий, 1983). Особенно крупная воронковидная складка в начале спирального клапана была описана в кишечнике *Salvelinus fontinalis* (Bullock, 1965), *Oncorhynchus nerka* (Бондаренко,

рального клапана была описана в кишечнике *Salvelinus fontinalis* (Bullock, 1965), *Oncorhynchus nerka* (Бондаренко, 1983), *Thymallus thymallus* (Боронников, 1988; Bielek, 1974). Нами выявлено, что эта складка встречается в кишечнике рыб почти всех видов рода *Oncorhynchus* (за исключением кеты), *Hucho*, у мальмы и ряпушки. Однако она далеко не всегда развита у всех особей этих видов. По-видимому, можно рассматривать ее как предшественника более эффективного, чем спиральный клапан, тормоза - предректального клапана.

Все особенности строения пищеварительного тракта, рассмотренные в ходе исследования мы можем сгруппировать по степени значимости и факторам, их обуславливающим. Прежде всего, это признаки, которые более или менее легко можно связать с действием тех или иных экологических факторов, например, толщина многослойного эпителия пищевода, длина кардиальной ветви желудка. По этим признакам независимо от систематической принадлежности выделяется группа хищников (нельма, чавыча, кижуч, таймени). Ряд признаков имеет филогенетически закрепленную основу, связанную, конечно, также с разной биологией исследованных видов - форма и местоположение *ductus pneumaticus*, жировая прослойка в собственной пластинке слизистой оболочки пищевода, разное развитие компактного слоя в стенке отделов пищеварительного тракта, тонкое строение стенки кишечника, соотношение числа витков спирального клапана и пилорических придатков. По этим признакам исследованные виды разделяются на лососей и сигов.

По совокупности особенностей строения пищеварительного тракта, как анатомических так и гистологических, хариус занимает промежуточное положение между сиговыми и лососевыми.

Таким образом, мы обнаружили, что по анатомо-гистологическим признакам выделяются четко три группы видов:

1. Виды родов *Oncorhynchus*, *Salmo*, *Salvelinus*, *Hucho*, *Brachymystax*.

2. Виды родов *Coregonus*, *Stenodus*.

3. Сибирский хариус (род *Thymallus*).

Разделение на такого рода группы согласуется с системой лососевидных рыб, которой мы придерживались в нашей работе. Определение ранга этих групп требует комплексного использования данных по морфологии лососевидных рыб.

В группе лососевых несколько особняком стоят рыбы рода *Oncorhynchus* и *Nischo*, оба в связи с сильной специализацией у одних к моноцикличности, у других к питанию крупными объектами. Следует отметить большое сходство по всем признакам рыб рода *Salmo* (в том числе и микижи) и *Salvelinus*.

В группе сиговых рыб можно отметить большую отдаленность в строении пищеварительного тракта нельмы, что, с одной стороны, определяется принадлежностью этого вида к другой ветви эволюции, нежели остальные рассмотренные в нашей работе сиговые (Решетников, 1980), а с другой стороны, - большой пищевой специализацией рыб этого вида.

Выводы

1. У рыб всех 20 исследованных видов, относящихся к 9 родам подотряда *Salmonoidei*, подтверждено значительное анатомо-гистологическое сходство пищеварительного тракта. Все отделы пищеварительного тракта обладают сложной стенкой с развитыми мезенхимными производными - мышечной оболочкой и механическим каркасом в виде компактного слоя специализированного коллагена или сети коллагеновых волокон, развитым спиральным клапаном в средней кишке.

2. Выявлен ряд различий в строении пищеварительного тракта исследованных рыб, связанных с различной биологией этих видов:

а) у рыб, совершающих длительные нерестовые миграции развита жировая прослойка в стенке пищевода, служащая, по-видимому, глубоко депонированным энергетическим запасом для обеспечения регенерационных процессов, и отсутствующая у моноциклических рыб и рыб, которым не свойственна протяженная миграция.

б) кардиальные железы более разветвлены у пресноводных рыб, чем у морских.

3. В прямой связи с характером питания стоит преобладание длины кардиальной части желудка и утолщение многослойного эпителия пищевода у хищных рыб. С питанием более крупными объектами также связана тенденция увеличения числа пилорических придатков и витков спирального клапана у хищных рыб. Показана четкая зависимость числа пилорических придатков от числа витков спирального клапана у рыб исследованных видов.

4. Число пилорических придатков, витков спирального клапана, соотношение кардиальной и пилорической частей желудка достигает дефинитивного значения на раннем этапе онтогенеза,

пана, соотношение кардиальной и пилорической частей желудка достигает дефинитивного значения на раннем этапе онтогенеза, не зависимо от характера питания на этом этапе.

5. Описана коленообразная форма ductus pneumaticus у хариуса, считавшаяся ранее типичной только для сиговых рыб.

6. Признаки, изменчивые в пределах видов, могут быть обусловлены:

а) изменениями условий среды (так, например, расстояние от глотки до места впадения в переднюю кишку ductus pneumaticus);

б) индивидуальной изменчивостью (как наличие или отсутствие сильно развитой складки в начале спирального клапана).

7. Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта у представителей разных исследованных родов подотряда Salmonoidei несут, прежде всего, информацию о большом сходстве строения, обусловленного единством и монолитностью группы, а различия, которые выявляются на родовом уровне, несут информацию не столько о таксономическом статусе исследуемых видов и родов, сколько о биологической форме, к которой принадлежит тот или иной исследуемый вид или род.

Материалы диссертации изложены в следующих работах:

Бондаренко Е. П. Спиральный клапан в кишечнике горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Тр. Зоол. ин-та. Л. 1984. Т. 127. С. 78-81.

Бондаренко Е. П. Особенности строения кишечника кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walb. // Научн. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 229. С. 124-131.

Бондаренко Е. П. Строение пищеварительного тракта нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) на разных этапах онтогенеза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. 1987. Т. 162. С. 38-54.

Бондаренко Е. П. Сравнительный анализ строения пищеварительного тракта молоди рыб рода *Oncorhynchus* // III Всесоюз. совещ. по лососевид. рыбам. Тез. докл. Тольятти. 1988. С. 35-36.

Коровина В. М., Казаков Р. В., Бондаренко Е. П. Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта годовиков атлантического лосося *Salmo salar* L., выращенных на искусственных кормах в условиях повышенной температуры // Научн. тр. ГосНИОРХ. 1993. Т. 307. С. 85-98.