

SUMMARY

Morphofunctional changes in the mid-gut epithelial cells and the diverticulum are studied in *Androlaelaps casalis*. It is determined that the epithelium cells of the guts are represented by three types: secretory, digestive and nondifferentiated. Considerable differences in the cell structure are observed in fasting mites during nutrition at different stages of digestion depending on the degree of cell filling with nutrients. Such functional changes inside the cells are initiated by fusion of small vacuoles into large ones in which food granules are formed. The process of intracellular digestion in the granules proceeds asynchronously. Certain epithelial cells in *A. casalis* are torn away quickly to the gut lumen. Most probably the mites are chiefly characterized not only by abdominal but also intracellular food digestion.

- Акимов И. А., Старовир И. С. Строение пищеварительной системы клещей *Amblyseius andersoni* и *Amblyseius reductus* (Parasitiformes, Phytoseiidae).—Вестн. зоол., 1976, № 4, с. 7—13.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных.—Л., 1967, с. 185—196.
- Белозеров В. Н. К биологии и анатомии клеща *Poecilochirus necrophori* (Parasitiformes, Parasitidae) — Зоол. журн., 1957, 36, вып. 12, с. 1802—1813.
- Виноградова Г. А. Материалы по анатомии и гистологии некоторых гамазовых клещей.—Науч. тр. Калинин. отд-ния, МОИП, 1960, № 2, с. 63—73.
- Лагутенко Ю. П. Микроскопическая анатомия некоторых систем органов куриного клеща *Dermanyssus gallinae* (Gamasoidea, Dermanyssidae).—Зоол. журн., 1962, 41, вып. 6, с. 840—853.
- Старовир И. С. Некоторые особенности строения пищеварительной и выделительной систем клеща *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Parasitiformes, Phytoseiidae).—Вестн. зоол., 1973, № 5, с. 72—77.
- Roesler R. Histologische, Physiologische und Serologische Untersuchungen über die Verdaung die der Zecken Gattung *Ixodes* Latz.—Z. Morphol. Okol., 1934, 28(3), S. 297—317.
- Chinery W. A. The mid-gut epithelium of the tick *Haemaphysalis spinigera* Neumann 1897.—J. Med. Entomol., 1964, 1(2), p. 206—212.
- Hughes T. The morphology of the gut of *Bdellonyssus bacoti* (Hirst, 1913, Fonseca, 1941).—Ann. trop. Med. Parasitol., 1952, 46, p. 54—60.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
15.III 1979 г.

УДК 591.141:597

В. А. Заец, А. П. Коваль, Т. А. Калюжная

К ВОПРОСУ О ВЗАИМООТНОШЕНИИ СКЕЛЕТООБРАЗУЮЩЕЙ И СЛИЗЕОБРАЗУЮЩЕЙ ФУНКЦИИ КОЖИ РЫБ

Кожа рыб выполняет, как известно, ряд важных функций в жизнедеятельности организма, среди которых одной из основных является защитная. Эту функцию могут выполнять и слизь и чешуя, поэтому различают два типа строения кожи в зависимости от того, что является защитой (Plate, 1922; Kann, 1927; Liem, 1967). Причем считают, что у рыб обычно преобладает тот или иной тип кожи (Kann, 1927; Liem, 1967), который определяется степенью дифференцировки эпидермиса еще в процессе эмбриогенеза (Матвеев, 1945).

Проводя сравнительно-эмбриологические исследования строения кожи рыб, Б. С. Матвеев (1960) пришел к выводу, что слизеобразующая и скелетообразующая функции кожи находятся в антогонизме, т. к. выполняют одинаковую роль, и что у разных рыб в зависимости от условий обитания преобладает та или иная функция. Данные, получен-

ные авторами при изучении кожных покровов и их производных у ряда представителей акулловых и костистых рыб (Коваль, 1972; Заец, 1975; Чернышев, 1975; Калужная, 1978), позволяют считать, что мнение о преобладании у рыб того или иного типа кожи и об антагонизме между скелетообразующей и слизиобразующей функциями ее не всегда справедливо.

Взаимосвязь этих функций можно понять полнее, если проанализировать строение секреторного аппарата и степень развития чешуи у ряда рыб различных экологических групп.

Кожные покровы рыб, живущих в разных условиях и плавающих с различными скоростями, резко отличаются по строению. Причем отличия эти проявляются во всех слоях кожи, в том числе и в самом верхнем — эпидермисе: варьирует толщина, количество и тип слизивыделительных клеток, их топография, способы выведения секрета. Различны также строение и размещение чешуи.

Проведенные нами исследования кожных покровов и, в частности изучение секреторного аппарата, на большом количестве видов костистых рыб различных экологических групп от медленноплавающих (сом — *Silurus glanis*, налим — *Lota lota*, карась — *Carassius carassius*, линь — *Tinca tinca*, сазан — *Cyprinus carpio* и др.) до наиболее скоростных (тунцы — *Thunnus*, меч-рыба — *Xiphias gladius*, парусник — *Istiophorus americanus*), имеющих как хорошо развитую, так и почти полностью редуцированную чешую, дают возможность привести доказательства того, что взаимоотношение скелетообразующей и слизиобразующей функций кожи намного сложнее, чем это было показано Б. С. Матвеевым.

У медленноплавающих рыб (карась, сазан, линь и др.) наряду с развитым чешуйным покровом имеется и хорошо развитый секреторный аппарат, вырабатывающий большое количество слизи. У этих рыб, следовательно, выражены в равной степени обе функции кожи — скелето- и слизиобразующая. Такую же картину мы наблюдаем и у быстроплавающих рыб, например, у чешуйных тунцов (желтоперый, большеглазый), у которых при наличии хорошо развитого по всему телу чешуйного покрова в эпидермисе имеется большое количество секреторных клеток (Коваль, 1972).

Однако среди быстроплавающих видов встречаются и такие, у которых при наличии хорошо развитого по всему телу чешуйного покрова в эпидермисе имеется большое количество секреторных клеток (Коваль, 1972).

Однако среди быстроплавающих видов встречаются и такие, у которых наблюдается полная редукция как слизиобразующего аппарата, так и чешуи. Например, у бесчешуйных тунцов на большей части тела отсутствуют чешуя и секреторные клетки. Но в непосредственной близости от поверхности кожи, под базальной мембраной, у них имеется особый «волокнуисто-пигментный слой» (Коваль, 1974), структура которого позволяет предположить, что он обладает хорошими упруго-демпфирующими свойствами. По всей вероятности, этот слой выполняет в кожном покрове тунцов ту же функцию, что и слизистое вещество, т. е. гидродинамическую.

Между этими двумя группами тунцов промежуточное положение по строению кожных покровов занимает пелагида, у которой имеются слабо развитые чешуя и секреторный аппарат, а также «волокнуисто-пигментный слой».

Наиболее быстроплавающие рыбы (парусник и меч-рыба) отличаются чрезвычайно своеобразным строением кожных покровов. В коже парусника между оригинальными ланцетовидными и каплевидными че-

шьями имеются костные конические зубцы, напоминающие плакоидные чешуи акул. Однако, несмотря на наличие такого мощного чешуйного покрова, в эпидермисе парусника равномерно по всему телу расположено также большое количество секреторных клеток. В дополнение к секреторному аппарату эпидермиса в толще кожи парусника появляется специальная слизевыделительная система, образованная подкожными каналами и порами. Подобное строение кожи наблюдается и у меч-рыбы, которая отличается от парусника лишь тем, что у нее отсутствуют костные чешуи.

Наряду с отмеченными выше особенностями в строении кожного покрова костистых рыб, плавающих с различными скоростями, наблюдается определенная закономерность и в топографии секреторного аппарата (Чернышов и др., 1975).

По мере увеличения скоростей плавания наибольшее количество секреторных клеток эпидермиса смещается в начале к средней части тела, а затем далее — к хвосту. Так, у пелагиды и чешуйных видов тунцов в эпидермисе задней трети тела секреторные клетки имеются, а в передней части туловища их нет. Неравномерность распределения секреторных клеток по телу у быстроплавающих рыб связана, по-видимому, с тем, что в местах интенсивного смывания слизи из-за повышенного гидродинамического сопротивления необходимо увеличение количества выделяемого слизистого вещества для восполнения усиленного его расхода*.

Определенный интерес представляет изучение акулых рыб, далеко отстоящих в систематическом отношении от костистых. Литературные данные о наличии секреторных клеток в эпидермисе акул противоречивы. Ряд авторов (Plate, 1922; Матвеев, 1945; Giersberg, 1967) считают, что у взрослых акул они вообще отсутствуют, а встречаются лишь у эмбрионов акул и скатов (Krause, 1921; Plate, 1922; Матвеев, 1945; Giersberg, 1967) и объясняют это преобладающим развитием скелетообразующей функции кожи взрослых животных. Однако имеются работы, в которых указывается на значительное количество секреторных клеток в эпидермисе акулых рыб (Krause, 1921; Daniel, 1934).

Наши исследования секреторного аппарата акул показали, что и у этой группы рыб, обладающих хорошо развитым чешуйным покровом, имеются секреторные клетки, в расположении которых, как и у костистых рыб, наблюдается закономерность, связанная с особенностями экологии (Заец, 1975; Чернышов и др., 1975)**.

Так, у медленноплавающего катрана секреторные клетки размещены равномерно по всей поверхности тела и занимают все пространство эпидермиса между плакоидными чешуями. У эпипелагических видов (голубая акула и мако) плакоидная чешуя расположена более тесно, чем у катрана, и образует по существу сплошной панцирь. В эпидермисе у них имеются секреторные клетки, однако, как и у быстроплавающих тунцов, в передней части тела они отсутствуют, зато в хвостовой области они лежат в несколько рядов, заполняя собой все межчешуйное пространство и образуя тем самым достаточно большой запас слизистого вещества.

Таким образом, у всех исследованных видов акул имеются секреторные клетки, хотя размещение их у разных видов неодинаково. Вероятно,

* Особенность топографии секреторного аппарата, связанная с характером плавания и режимом обтекания, предъявляет определенные требования к анализу полученного материала. При изучении эпидермиса рыб того или иного вида необходимо принимать во внимание эти особенности, в противном случае выводы могут быть ошибочны.

** Необходимо отметить, что изучение гистологического строения кожи акул проводилось в 32 участках тела по принятой нами схеме, исключающей случайный отбор материала.

этим и объясняется противоречивость литературных данных, касающихся секреторных клеток у акул*.

В литературе есть указания (Oosten, 1957; Матвеев, 1945, 1960), что количество слизи на теле рыб зависит от разнообразия типов секреторных клеток и наблюдается зависимость между количеством типов слизистых клеток и степенью развития чешуи: чем меньше развит чешуйный покров, тем больше типов слизистых клеток встречается в эпидермисе и, соответственно, больше слизи выделяется на поверхность тела рыбы.

Подробное изучение секреторного аппарата рыб (Чернышов и др., 1975; Калюжная, 1978) позволило авторам установить, что тип секреторных клеток, способ выделения секрета и его химический состав определяются не наличием или отсутствием чешуйного покрова, как считали раньше (Oosten, 1957; Матвеев, 1945, 1960), а в значительной мере зависят от образа жизни данного вида и имеют общую тенденцию к уменьшению количества типов клеток в связи с переходом от медленного плавания к быстрому. Так, у медленноплавающих рыб могут присутствовать в эпидермисе до трех типов секреторных клеток одновременно, а у быстроплавающих видов встречается только один тип.

Количество типов секреторных клеток различно также и у рыб с разной экологией. Так, у пресноводных видов наблюдается большее количество типов клеток по сравнению с морскими видами. В литературе встречаются указания, что содержание рыб в соленой воде приводит к сильной регрессии эпидермиса, и прежде всего, его секреторного аппарата.

Разнообразие видов рыб, особенности их экологии, естественно, приводят и к разнообразию функционального значения слизистого вещества. У медленноплавающих пресноводных рыб слизь выполняет, в основном, защитную функцию. У таких видов, как карась, линь, налим, сазан, секреторный аппарат высоко дифференцирован; в его состав входят три совершенно различных типа секреторных клеток, отличающихся как морфологическими особенностями (размер, форма, местоположение, способ выведения секрета из клетки на поверхность тела и др.), так и по химическому составу секрета, который даже на поверхности тела остается очень сложным (Ускова и др., 1975; Калюжная, 1978). По-видимому, в этом случае защитная функция кожного покрова обеспечивается как чешуей, так и слизистым покрытием. Такое дублирование становится понятным, если принять во внимание экологию этих видов.

У морских и пресноводных рыб, плавающих со средними скоростями (пелагида, чехонь, щука, ставрида) и у морских быстроплавающих форм (скомброидных и мечеобразных) основной функцией слизи становится гидродинамическая, защитная же несколько уменьшается. В эпидермисе этих видов имеется только один тип секреторных клеток, однако довольно широко варьирующих по химическому составу выделяемого секрета. Соответственно у этих рыб изменяются и физико-химические свойства слизи, что приводит к изменению ее гидродинамических характеристик.

Слизь, являясь границей раздела между телом рыбы и окружающей средой, выполняет несколько функций. Однако у видов, живущих в различных экологических условиях эти функции реализуются в неодинаковой мере: в разных условиях определяющее значение в жизни рыб приобретает та или иная функция: у быстроплавающих рыб одной из основных функций слизи становится гидродинамическая, а у рыб, веду-

* Возможно, разные авторы исследовали различные участки эпидермиса, и поэтому наряду с работами, в которых отрицается существование секреторных клеток у акул, имеются и такие, в которых они описываются.

щих малоподвижный образ жизни,— защитная. Соответственно и секреторный аппарат различных экологических групп рыб претерпевает существенные изменения.

Подводя итог, можно прийти к заключению, что слизиобразующая деятельность эпидермиса определяется не столько степенью развития чешуи, сколько экологией рыбы и, в частности, скоростью ее плавания. Рыбы, плавающие при различных диапазонах скоростей, в процессе эволюции выработали в своих кожных покровах, непосредственно контактирующих с водной средой, определенные приспособления, помогающие в одних случаях преодолевать гидродинамическое сопротивление, а в других — обеспечивать организму защитный барьер. Одним из таких приспособлений в коже рыб является секреторный аппарат, который вне зависимости от наличия того или иного вида чешуй, распределяется в тех участках, где необходима регуляция режима обтекания.

Таким образом, проведенные нами исследования позволяют говорить о возможности одновременного развития или редукции обеих функций кожи — скелетообразующей и слизиобразующей. Можно предположить, что это происходит в тех случаях, когда слизь в сочетании с определенной степенью шероховатости кожи при определенных условиях может способствовать получению дополнительного эффекта снижения гидродинамического сопротивления.

- Заец В. А. Изменения в строении кожных покровов акул в связи с приспособлением их к быстрому плаванию.— Бионика, 1975, № 9, с. 97—102.
- Калюжная Т. А. Морфо-функциональный анализ секреторного аппарата кожных покровов костистых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев: Наук. Думка, 1978.— 25 с.
- Коваль А. П. Некоторые особенности строения кожных покровов костистых рыб, связанные со скоростью их плавания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев: Наук. думка, 1972.— 25 с.
- Коваль А. П. К вопросу о функциональном значении некоторых кожных производных меч-рыбы и парусника.— Бионика, 1974, № 8, с. 88—93.
- Коваль А. П., Калюжная Т. А. Особенности поступления слизистого вещества на поверхность тела рыбы.— Бионика, 1975, № 9, с. 86—89.
- Матвеев Б. С. О соотношении между скелетообразующей и железистой функциями кожи рыб в онтогенезе и филогенезе.— ДАН СССР, 1945, 49, № 7, с. 549—552.
- Матвеев Б. С. Факторы, определяющие изменения онтогенеза в эволюции.— Архив анат., гист., эмбр., 1960, 38, № 3, с. 3—16.
- Ускова Е. Т., Чайковская А. Б. Аминокислотный состав различных по эффективности снижения гидродинамического сопротивления слизистых веществ кожи черноморских рыб.— Бионика, 1975, № 9, с. 93—97.
- Чернышев О. Б., Коваль А. П., Заец В. А. Аналогия в развитии некоторых приспособлений к быстрому плаванию у акул и костистых рыб.— Бионика, 1975, № 9, с. 103—106.
- Чернышев О. Б., Калюжная Т. А. О возможном механизме действия слизистых покрытий рыб.— Бионика, 1975, № 9, с. 81—86.
- Чернышев О. Б., Коваль А. П. Особенности строения кожного покрова пеламиды.— Бионика, 1977, № 11, с. 83—86.
- Daniel J. F. Integument.— In: The elasmobranch fishes.— Univ. Calif. Press. Berkeley, 1934, p. 23—42.
- Giersberg H., Rietschel P. Integument.— In Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1.— Jena, 1967, p. 14—19.
- Kann S. Die Histologie der Fischhaut von biologischen Gesichtspunkten betrachtet.— Zeitschr. f. Zellforschung und mikrosk. Anatomie, 1927, 4, S. 482—509.
- Krause P. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen Säugetiere.— Berlin; Leipzig, 1921, 1, S. 684—688.
- Liem K. F. Functional morphology of the integumentary, respiratory and digestive systems of the sunbranchoid fish (*Monopterus albus*). *Copeia*, 2, 1967, p. 375—388.
- Van Oosten J. Skin and scales.— In: The physiology of fishes. Brown.— New York, 1957, 1, p. 207—243.
- Plate L. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre.— Jena, 1922, 1, S. 191—199.