

УДК 591.87:597

НЕКОТОРЫЕ АДАПТИВНЫЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭПИДЕРМИСА И ЕГО ДЕРИВАТОВ У РЫБ

А. П. КОВАЛЬ

Институт зоологии им. И.И.Шмальгаузена НАН Украины, Киев

Получено 10.01.2000

Проведен анализ строения и адаптивных особенностей эпидермиса у рыб разных систематических групп. Рассматриваются способы выведения слизистого вещества на поверхность тела и механизмы его воздействия на режим обтекания, влияние формы тела и скорости плавания на топографию секреторного аппарата. Показано, что слизеобразующая деятельность эпидермиса определяется не столько степенью развития чешуи, сколько экологией рыбы и скоростью ее плавания.

Проведений аналіз будови і адаптивних властивостей епідермиса у риб різних систематичних груп. Розглядаються способи виведення слизової речовини на поверхню тіла та механізми її дії на режим обтікання, взаємодія форми тіла та швидкості плавання на топографію секреторного апарату. Показано, що слизоутворююча діяльність епідермиса визначається не стільки ступенем розвитку луски, скільки екологією риби і швидкістю її плавання.

The article analyzes the structure and adaptive features of epidermis among different species of fish. It discusses the modes of mucus excretion to the body surface and their possible effects on circumfluence regime, as well as the relationships between body shape, swimming speed and the topography of secretory system. It is demonstrated that not the degree of fish scale development but rather the ecology of fish, and the swimming speed in particular determines the processes of mucus excretion.

ВВЕДЕНИЕ

Организм и среда обитания находятся в постоянном взаимодействии друг с другом; на любые изменения среды организм отвечает адаптивными реакциями, что достигается направленным развитием какой-либо функции или группы функций. Изменения отдельных компонентов среды в первую очередь воспринимаются кожными покровами, которые являются непосредственной границей между организмом и средой.

По многообразию выполняемых функций кожный покров выделяется среди других систем органов, его мультифункциональность позволяет организму соответственно реагировать на различные особенности среды обитания.

Изучение строения и функции кожного покрова у представителей разных отрядов и семейств, начиная с примитивных наиболее общих жизненных форм и кончая формами с высоким уровнем специализации показало, что реактивные особенности кожного покрова и его производных, обусловлены специфическим образом жизни. Особенности морфологического строения кожи рыб определяются, в первую очередь, двумя основными ее функциями: защитной (от вредного воздействия на организм окружающей среды) и гидродинамической.

При адаптации рыб к различным скоростям плавания (от низких до самых высоких) были уста-

новлены общие закономерности адаптивных преобразований кожного покрова для представителей различных таксонов [11]. Так, у всех nektonных форм, независимо от систематического положения, обнаруживается сходная направленность в изменениях эпидермиса, дермы и, особенно, их производных. Это проявляется не только в гистоархитектонике всех слоев дермы, но и в микрорельефе чешуйчатого покрова, его топографии; гистохимическом составе секрета; типе секреторных желез; способа выделения секрета на поверхность тела и др. Наиболее лабильной структурой кожного покрова является эпидермис и, в частности, его секреторный аппарат.

1. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования адаптивных свойств эпидермиса у рыб различных систематических групп сходной экологии, а также близкородственных форм, но обитающих в различных условиях, показало наличие у них вариаций типов секреторных клеток и химического состава секрета; способа выделения секрета на поверхность тела; изменение топографии секреторного аппарата.

Изучения сезонных изменений в секреторном аппарате рыб на примере щуки и форели показали, что в течение года циклически изменяется толщина эпидермиса и количество секреторных кле-

ток; при этом проявляется половой диморфизм: у половозрелых самцов эпидермис толще, чем у самок приблизительно на 50%, что особенно хорошо заметно в зимне-весенний период. Несмотря на утолщение эпидермиса у самцов в этот период, количество секреторных клеток несколько уменьшается. У неполовозрелых рыб половой диморфизм не проявляется, и толщина эпидермиса, а также количество секреторных клеток на единицу площади зимой остаются таким же как и в летний период. Таким образом, можно считать, что изменения, происходящие в секреторном аппарате эпидермиса у исследованных видов, связаны с циклом размножения.

Среди рыб, у которых изучался секреторный аппарат, имеются морские и пресноводные виды. Большинство костистых рыб обладают лишь ограниченной способностью перехода из пресной воды в морскую и обратно. Для пресноводных рыб основной проблемой является осмотический приток воды, в котором большую роль играют жабры ввиду их большой проницаемости; кожа у этих рыб играет относительно малую роль в осморегуляции. У рыб, адаптированных к морской воде, покровы относительно проницаемы для натрия.

Исследуя секреторный аппарат близкородственных видов, обитающих в водах с различной соленостью, удалось выявить некоторые характерные особенности, связанные с жизнью в воде той или иной солености. Как правило, у пресноводных видов наблюдается большое разнообразие слизе-секретизирующих клеток; например, у налима, представителя тресковых – грушевидные, сферические и овальные, а у морских налимов в Черном море в эпидермисе имеются секреторные клетки лишь одного типа – грушевидные. Подобная картина наблюдается в эпидермисе обыкновенного сома, представителя семейства ариевых, одного из немногих сомов, покинувших пресные воды.

Сравнительное изучение секреторного аппарата султанки, отловленной в Черном море и выловленной в Индийском океане, и зеленушек из Черного моря и Индийского океана показало, что с увеличением солености воды происходит увеличение как количества грушевидных клеток, так и их размеров, т.е. происходит гипертрофия секреторного аппарата с одновременной гиперплазией. В эпидермисе одного и того же вида рыб могут одновременно функционировать несколько типов секреторных желез. Они очень разнообразны по размерам, форме, тонкой структуре, количеству и качеству выделяемого секрета. При одинаковой форме секреторные клетки могут различаться по типу секреции, химическому составу секре-

та и способу его выделения [8, 12]. Это позволяет выявить зависимость типа секреторных клеток от систематического положения и условий обитания вида. По характеру секреторного вещества все слизевыделительные клетки (железы) делятся на две большие группы: собственно "слизистые" мукополисахаридного состава и "белковые" железы. К слизистым железам относятся четыре типа слизевыделительных клеток, которые по форме можно разделить на грушевидные и сферические; по особенностям секреции они делятся на четыре группы. В рамках этой группы имеются различия в количественном соотношении кислых и нейтральных мукополисахаридов.

К "белковым" железам относятся два типа слизевыделительных клеток, различных по типу секреции. Характерным для них является белковый секрет.

Экспериментально показано [19], что содержание рыб в соленой воде ведет к сильной регрессии эпидермиса и, прежде всего, его секреторного аппарата. Таким образом, отсутствие белковых клеток, т.е. уменьшение типов секреторных клеток, может быть также связано с переходом к жизни в морской воде, где осмотическое давление на границе тело-морская вода значительно меньше, чем в пресной, что наблюдается у акул и костистых рыб, обитающих в море. У акул, несмотря на их древнее происхождение, секреторные клетки, по имеющимся данным, представлены одним типом – сферическим [15,6].

У осетра и севрюги, представителей хрящевых ганойдов, имеются секреторные клетки двух типов – слизистые и белковые. У осетровых в отличие от костистых, белковые железы морфологически не обособлены: в эпидермисе осетра белковый секрет продуцируется в сферических клетках, а у севрюги – в грушевидных. Выделение секрета на поверхность тела у осетровых осуществляется иначе, чем у костистых рыб: он поступает на поверхность тела прямо из железы и содержит как нейтральные, так и кислые мукополисахариды, которые выполняют защитную функцию, являющуюся основной для слизи осетровых рыб; эта функция усиливается при переходе из морской воды в пресную. Относительное количество белковых желез у осетра гораздо больше, чем у севрюги, что можно объяснить различием образа жизни осетра и севрюги. В эпидермисе стерляди имеются железы только одного типа – сферические, секрет которых также имеет мукополисахаридный характер; преобладают нейтральные мукополисахариды, придающие большую плотность слизистому веществу, улучшая тем самым его защитные

свойства.

У рыб, обитающих в разных экологических условиях, один и тот же морфологический тип секреторных клеток может продуцировать слизь различного химического состава. Так, в секрете грушевидных клеток содержатся белки, нейтральные и кислые мукополисахариды и нуклеиновые кислоты: у различных видов рыб соотношение этих компонентов может варьироваться: например, у звездочета много кислых монополисахаридов, а у камболы преобладают нейтральные.

Секрет овальных клеток имеет, в основном, белковый характер. В секрете сферических клеток малоподвижных видов рыб встречаются различные соотношения белков, нейтральных и кислых мукополисахаридов; у рыб, плавающих со средними скоростями и быстроплавающих видов в большом количестве имеются нейтральные мукополисахариды, а кислые не обнаружены.

Таким образом, в слизи медленноплавающих видов имеются белки, нуклеиновые кислоты, нейтральные и кислые мукополисахариды. В слизи быстроплавающих рыб относительно увеличивается содержание нейтральных мукополисахаридов, представляющих собой углевод-белковое соединение, образующие растворы высокой вязкости даже при низких концентрациях. Несомненно, изменения химического состава слизи должны оказывать влияние на ее физико-химические свойства.

Особый интерес представляет тот факт, что в секрете одноклеточных желез эпидермиса рыб, ведущих малоподвижный образ жизни (камбала и щиповка), был обнаружен гликоген. Наличие гликогена в секрете слизиобразующих клеток является крайне неожиданным, так как обычно он накапливается в клетках и тканях как запасной продукт. Секреторные клетки эпидермиса быстроплавающих рыб относятся к железам с голокриновым типом секреции. Наличие у них гликогена может быть объяснено только особой его ролью в слизистом веществе.

Появление гликогена в секрете быстро плавающих рыб и рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, может быть объяснено как особенностями среды обитания этих рыб, так и свойствами гликогена. Гликоген представляет собой полимер с молекулярным весом до 4 000 000; он хорошо растворяется в воде, образуя коллоидный раствор; полагают, что его компактная молекула имеет почти шарообразную форму. Учитывая эти свойства гликогена, можно представить себе, что при взаимодействии с водой он образует коллоид, по своим свойствам более упругий, чем коллоид сли-

зи, в состав которой входят мукополисахариды, что может повысить упругодемпфирующие свойства всего слизистого слоя.

Экспериментальные исследования, проведенные непосредственно на рыбах с неповрежденным слизистым покрытием и вискозиметрические исследования слизистого вещества показали, что слизистые покрытия рыб имеют хорошо выраженный гидродинамический эффект [9, 13, 14, 21]. При высоких скоростях плавания рыб обычные слизистые вещества, основу коллоидного раствора которых составляют мукополисахариды, могут оказаться недостаточно вязкими и смываться с поверхности тела. Наличие гликогена может увеличивать вязкость слизи, что, с одной стороны, будет препятствовать ее смыванию, а с другой – придавать демпфирующие свойства слизистому покрытию.

Если у быстроплавающих рыб гликоген может оказывать влияние на гидродинамические свойства слизи, улучшая их, то у медленноплавающих рыб необходимость в этом отпадает, так как слизь у них выполняет, в основном, защитную функцию. Гликоген в секрете этих рыб может придавать слизистому веществу большую плотность, что само по себе улучшает защитные свойства слизистого покрова и препятствует быстрому его "стиранию" при зарывании в грунт.

Как уже отмечалось, в эпидермисе одного вида рыб может одновременно встречаться до трех типов секреторных желез. Однако у быстроплавающих видов имеется только один тип клеток – сферический, для которого характерна голокриновая секреция и мукополисахаридный состав слизи.

Секреторная клетка образуется в глубоких слоях эпидермиса и по мере своего созревания постепенно выталкивается на поверхность, так что зрелые клетки своими апикальными концами оказываются у поверхности эпидермиса и соприкасаются с водой.

Если представить себе, что выделяющийся слизистый секрет набухает и затем растворяется в воде, то станет очевидным, что, благодаря проницаемости оболочки, через наружную стенку клетки внутрь ее, в силу осмоса, будет проникать вода. Это приведет к резкому повышению тургора клетки, в результате чего произойдет разрыв клеточной оболочки в наиболее слабом ее месте, т. е. на поверхности эпидермиса. После разрыва оболочки, в результате давления со стороны окружающих клеток концентрированный секрет выливается на поверхность эпидермиса. Выделившийся на поверхность секрет, благодаря диффузии слизистого вещества в воде, постепенно набухает и растворяется; одновременно он растекает-

ся все дальше от места выделения и выше от поверхности тела. При этом концентрация его при неподвижном состоянии рыбы на каком-то уровне доходит до нуля.

Естественно возникает вопрос о том, как достигается равномерное покрытие тела слизистым веществом. У поверхности эпидермиса всегда имеется определенный запас зрелых клеток, готовых выделить свой секрет в тех участках тела, где в силу каких-либо причин, например, повышенного смывания встречным потоком, происходит существенное изменение концентрации слизистого вещества, усиливается проникновение воды, что приводит в этом месте к разрыву созревшей секреторной клетки. Если концентрация слизи поверхностного слоя достаточно велика, то поступление воды в клетку идет медленнее и выделение слизи из секреторных клеток задерживается.

Очевидно, неравномерность распределения секреторных клеток по телу у быстроплавающих рыб [2, 3, 7] связана с тем, что в местах интенсивного смывания из-за повышения гидродинамического сопротивления происходит концентрация большого количества секреторных клеток для выполнения его усиленного расхода. Данное предположение подтверждается тем, что у медленноплавающих рыб, движущихся в ламинарном режиме, секреторные клетки равномерно распределены по всей поверхности тела, у среднескоростных рыб их основная масса смещена к средней области, а у высокоскоростных (тунцы) – к задней трети тела. Исключительный интерес представляют наиболее скоростные рыбы – меч-рыба и парусниковые, у которых слизистые железы и поры кожных каналов расположены относительно равномерно по всей поверхности. Вероятно, что свойством обтекающего потока (исходная турбулентность) [1] можно объяснить равномерность распределения по телу секреторного аппарата у мечерыльных.

У тунцов, обладающих формой тела, близкой к телу вращения, набегающий в головном отделе ламинарный поток может турбулизироваться в задней трети тела, где концентрируются все секреторные клетки, слизистое вещество которых должно обеспечивать гашение возникающей турбулентности [10, 21].

Механизм подачи слизистого вещества акулых рыб несколько отличен от такового у костистых, так как у последних чешуи расположены под эпидермисом, а у акул коронки плакоидной чешуи прорывают эпидермис и возвышаются над ним. Как у млекопитающих, так и быстроплавающих акул основная масса секреторных клеток располагается в промежутках между плакоидными чешу-

ями.

Расположение плакоидной чешуи по телу акул различных скоростных групп не остается одинаковым. На теле катрана чешуи залегают редко, на значительном расстоянии друг от друга [5, 6]. По мере увеличения скорости плавания акул чешуи располагаются все более тесно одна от другой, так что у быстроплавающих форм предыдущие чешуи своими концами налегают на поверхность последующих.

Таким образом, в промежутках между чешуями у скоростных видов рыб образуются своеобразные полости, которые в передней области заполнены эпидермисом, а в задней трети туловища – секреторными клетками, располагающимися в несколько рядов друг над другом. В таких участках секрет из желез выделяется в небольшой свободный промежуток между эпидермисом и плакоидной чешуей и только в небольшом количестве может просачиваться между коронками чешуи.

У быстроплавающих акул именно в задней трети тела наблюдается тесный контакт дермы с поверхностными волокнами локомоторной мускулатуры, которая может обеспечить подвижность кожного покрова. При деформации кожи на возникающих бугорках коронки чешуи несколько приподнимаются, в результате чего накопленное под ним слизистое вещество может легко вымываться. Деформация кожного покрова носит периодический характер, что может способствовать с одной стороны изменению шероховатости поверхности тела, а с другой стороны – импульсной подаче слизистого вещества. Вследствие чего достигается существенная экономия слизи благодаря периодичности его поступления на поверхность тела.

Расположение секреторных клеток по телу акул не остается одинаковым: у медленноплавающих секреторные клетки составляют основную массу эпидермиса. Они значительно превышают по величине окружающие эпителиальные клетки и располагаются в один ряд равномерно по всей поверхности тела. Благодаря редкому расположению плакоидных чешуй выделение слизистого вещества происходит постоянно по всей поверхности тела.

У более быстроплавающих акул секреторные клетки мельче и располагаются в несколько рядов друг над другом. В передней части тела секреторные клетки почти полностью отсутствуют и появляются лишь в области первого спинного плавника; при приближении к хвосту их количество возрастает, а в хвостовой области они заполняют собой всю толщу эпидермиса, располагаясь в несколько рядов друг над другом и образуя сплош-

ное слизистое поле.

По мере приспособления к быстрому плаванию у акул, также как и у костистых рыб, происходит совершенствование секреторного аппарата, которое выражается в способе выведения слизистого вещества на поверхность тела.

Можно предположить, что у акул слизь в сочетании с определенной степенью шероховатости при определенных условиях может способствовать получению дополнительного эффекта снижения сопротивления.

Слизистый покров благодаря своему пограничному положению может оказывать существенное влияние на характер обтекающего потока. В связи с этим в последнее время все большее внимание уделяют изучению биохимического состава слизи и ее физико-химических свойств.

Концентрированное слизистое вещество, выделяющееся из секреторных клеток на поверхность тела, состоит из высокомолекулярных соединений глобулярной конформации, при низких концентрациях слизистого вещества молекулы имеют уже не глобулярную, а линейную конформацию. Таким образом, можно предположить, что по мере растворения и понижения концентрации слизистого вещества происходит постепенное разворачивание молекул из глобулы в более или менее длинные цепочки.

Известно [14, 16, 20], что существуют по крайней мере три параметра, определяющих эффективность полимера для снижения гидродинамического сопротивления: 1 – линейная структура молекул, причем наиболее эффективные полимерные растворы имеют длинную вытянутую молекулярную цепочку; 2 – молекулярный вес – с увеличением его улучшаются гидродинамические свойства полимера; 3 – растворимость полимера – с повышением растворимости эффект снижения гидродинамического сопротивления возрастает. Вероятно, параметры, определяющие гидродинамический эффект действия слизи рыб, должны быть сходными.

Молекулярный вес слизистых веществ относительно велик по сравнению с искусственными полимерами, гидродинамический эффект которых увеличивается с увеличением молекулярного веса, что позволяет предположить образование в слизи при взаимодействии с водой надмолекулярных комплексов. Это предположение становится обоснованным в связи с тем, что в слизи обнаружено значительное количество ферментов типа тромбиназы [23]. Молекулы слизистого вещества с относительно невысоким молекулярным весом под действием этих ферментов уже в процессе взаимодействия с водой способны образовывать надмоле-

кулярные комплексы, которые могут иметь очень большие размеры, по аналогии с образованием нитей фибрина под действием аналогичных ферментов.

В случае образования таких цепочечных надмолекулярных систем протяженность отдельных цепей может быть очень велика и намного превосходить самые высокомолекулярные искусственно полученные полимеры по своей длине, а следовательно, и по весу. Очевидно, только образованием надмолекулярных комплексов можно объяснить высокую эффективность слизистого вещества в снижении гидродинамического сопротивления.

Как уже отмечалось, при неподвижном состоянии рыбы концентрация слизистого вещества в результате постепенного растворения уменьшается при удалении от поверхности тела и на каком-то расстоянии от нее доходит до нуля. В процессе плавания рыбы слои слизистого вещества с концентрациями близкими к нулю остаются в толще воды, а вместе с рыбой будут двигаться слои, у которых силы сцепления молекул выше сил сопротивления набегающему потоку. При длительном движении рыбы, благодаря непрекращающемуся взаимодействию слизистого вещества с водой, слизь продолжает растворяться, и в самом поверхностном слое силы сцепления молекул настолько уменьшаются, что отдельные цепочечные надмолекулярные комплексы увлекаются потоком воды, вытягиваясь по потоку. Благодаря этому на границе "вода-верхняя часть слизистого слоя" создается слой потока, насыщенный линейными комплексами, которые, очевидно, и способствуют разрушению возникающих на поверхности тела рыбы турбулентных завихрений.

В местах повышенного расхода слизистого вещества проникновение воды в клетку из-за осмотического давления происходит быстрее, что в конечном результате приводит к разрыву в этом месте очередной секреторной клетки и выходу на поверхность тела рыбы новой порции слизистого вещества. Этим и можно объяснить большую концентрацию секреторных клеток в тех участках тела рыбы, в которых происходит турбулизация потока.

При движении рыбы в участках возникновения турбулентных завихрений, создающих местное повышенное давление, могут возникать прогибы в коллоиде, которые будут стремиться выравниваться благодаря его упругим свойствам, т. е. по существу проявятся демпфирующие свойства слоя слизи и эпителиального слоя.

У высокоскоростных рыб, за исключением меч-рыбы и парусниковых, в передней части тела се-

креторные клетки отсутствуют. Таким образом, у них граница "движущееся тело-вода" резко отличается в различных участках тела: если в передней части, где сохраняется ламинарность потока, граница раздела представляется "тело-вода", то в задней части, где поток уже турбулизован, эта граница представляется "коллоид слизи- вода" и характеризуется совсем другими свойствами.

Механизм действия слизистого вещества у быстроплавающих видов в своей основе остается таким же, как и у других рыб, и заключается в сочетании упругодемпфирующих свойств слизистого вещества с образованием в пограничном слое "коллоид-вода" вытянутых линейных надмолекулярных комплексов, направленных по набегающему потоку, только с тем различием, что упругодемпфирующие свойства слизистого вещества, благодаря наличию гликогена, становятся более выраженными. При этом действие слизистого покрытия обладает способностью автоматически настраиваться на режим, при котором в данный момент плавает рыба. Это может происходить следующим образом: чем быстрее плавает рыба, тем больше смывается встречным потоком слизь с поверхности тела, что приводит к повышению концентрации на границе "коллоид-вода", так как мало концентрированный коллоид, в котором межмолекулярные силы сцепления невелики, смывается водой, а поверхность рыбы остается покрыта достаточно концентрированным веществом, в котором силы сцепления еще достаточно велики, чтобы противостоять набегающему потоку. Это приводит к некоторому уменьшению толщины слизистого покрытия и, в то же время, к увеличению его упругодемпфирующих свойств, которые приходят в соответствие со скоростью плавания и турбулентностью набегающего потока. Повышенный смыв вещества приводит к увеличению надмолекулярных комплексов на границе "коллоид-вода", а это способствует гашению возникающей турбулентности. Поддержание необходимых свойств покрытий при данной скорости плавания происходит за счет усиленного выделения в этих участках секрета из слизиобразующих клеток. Концентрация слизистых клеток в хвостовой области быстроплавающих рыб, очевидно, имеет большое приспособительное значение.

При высоких скоростях плавания головной отдел рыбы находится в ламинарном режиме обтекающего потока, поэтому секреторных клеток здесь очень мало или они вообще отсутствуют. Турбулентные завихрения формируются значительно дальше, на различном уровне от головного отдела в зависимости от скорости плавания и формы те-

ла рыбы. И именно в этой области, где необходима стабилизация режима обтекания пограничного слоя, начинают появляться в значительном количестве секреторные клетки, образующие сплошное слизистое поле и создающие большой запас слизистого вещества. Секрет их, выделяясь на поверхность, способствует ламинаризации потока и тем самым уменьшению гидродинамического сопротивления. Поэтому, у столь далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении рыб, как тунцы и акуловые рыбы, возникают одинаковые особенности в распределении слизистых клеток по поверхности тела. В свою очередь, сходство в топографии секреторного аппарата этих двух групп подтверждает значение слизистого покрытия для гидродинамики плавания рыб.

Для рыб, плавающих с различными скоростями, основные источники сопротивления совершенно различны. В таком случае слизистое вещество кожи рыб, способствующее уменьшению гидродинамического сопротивления, должно быть универсальным, так как в одних случаях оно уменьшает сопротивление трения, а в других гасит турбулентные завихрения и предотвращает отрыв пограничного слоя. Гистохимический анализ слизистых желез подтверждает, что химический состав секрета разных видов рыб существенно различается.

Проводя сравнительно-эмбриологические исследования строения кожи рыб, Матвеев [15] пришел к выводу, что слизиобразующая и скелетообразующая функции кожи находятся в антагонизме друг к другу, так как выполняют одну и ту же роль, и что у разных рыб в зависимости от условий обитания преобладает та или иная функция. Однако известно, что кроме защитной, кожные покровы выполняют ряд других, не менее важных для организма функций: кожа является главным посредником между внешней средой и центральной нервной системой; она играет немалую роль в дыхании и поддержании постоянства осмотического давления внутри организма и т. д. Различные изменения функций кожи непосредственно связаны с образом жизни животного и его строения.

Экспериментальные данные по изучению кожных покровов и их производных у ряда представителей акул и костистых рыб [4, 5, 10, 11] позволяют считать, что существующее в литературе мнение о преобладании у рыб того или иного типа кожи и об антагонизме между ее скелетообразующей и слизиобразующей функциями не всегда справедливо. Взаимосвязь этих функций можно понять полнее, если проанализировать строение секреторного аппарата и степень развития чешуи

у ряда рыб, живущих в различных условиях обитания.

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

Проведенные исследования кожных покровов и, в частности, изучение секреторного аппарата, на большом количестве видов костистых рыб различных экологических групп от медленноплавающих (сом, налим, карась, линь, сазан и др.) до наиболее скоростных (тунцы, меч-рыба, парусник), имеющих как хорошо развитую, так и почти редуцированную чешую, дают возможность привести доказательства того, что взаимоотношение скелетообразующей и слизеобразующей функций кожи намного сложнее, чем это было показано Матвеевым. Не всегда эти функции находятся в антагонизме и замещают или подавляют друг друга. Нередко встречаются виды, у которых наблюдается одновременное развитие секреторного аппарата и чешуи.

У медленноплавающих рыб наряду с развитым чешуйным покровом имеется и хорошо развитый секреторный аппарат, вырабатывающий большое количество слизи, т. е. у них одновременно представлены обе функции кожи.

Таковую же картину мы наблюдаем и у некоторых быстроплавающих форм, например чешуйных тунцов, у которых при наличии хорошо развитого по всему телу чешуйного покрова в эпидермисе имеется большое количество секреторных клеток. Среди быстроплавающих видов встречаются и такие, у которых наблюдается полная редукция как слизеобразующего аппарата, так и чешуи. Например, у бесчешуйных тунцов на большей части тела отсутствует чешуя и полностью секреторные клетки. Между этими двумя группами тунцов промежуточное положение по строению кожных покровов занимает пелагида, у которой имеются слабо развитые чешуя и секреторный аппарат.

Наиболее быстроплавающие рыбы отличаются чрезвычайно своеобразным строением кожных покровов [10]. В коже парусниковых присутствуют оригинальные ланцетовидные и каплевидные чешуи, между которыми наблюдаются костные конические зубцы, напоминающие плакоидные чешуи акул. Однако, несмотря на наличие такого мощного чешуйного покрова, в эпидермисе парус-

никовых имеется также большое количество секреторных клеток, расположенных равномерно по всему телу. В дополнение к секреторному аппарату эпидермиса в толще кожи парусниковых появляется специальная слизевыделительная система, образованная подкожными каналами и порами. Подобное строение кожи наблюдается и у меч-рыбы, которая отличается от парусниковых лишь тем, что у нее отсутствуют типичные для рыб костные чешуи.

Исследования секреторного аппарата акул показали, что и у этой группы рыб, обладающих хорошо развитым чешуйным покровом, имеются секреторные клетки, в расположении которых, так же как и у костистых рыб, наблюдается закономерность, связанная с особенностями экологии.

Количество слизи на теле рыб зависит от разнообразия типов секреторных клеток, и наблюдается зависимость между количеством типов желез и степенью развития чешуи: чем меньше развит чешуйный покров, тем больше типов секреторных встречается в эпидермисе и, соответственно, больше слизи выделяется на поверхность тела рыбы.

Изучение секреторного аппарата рыб показало, что тип секреторных клеток, способ выделения секрета и его химический состав определяются не наличием или отсутствием чешуйного покрова, как считали раньше, а в значительной мере зависят от образа жизни данного вида и имеют общую тенденцию к уменьшению количества типов в связи с переходом от медленного плавания к быстрому.

Количество типов секреторных клеток различно также и у рыб, обитающих в среде с разной экологией. Так, у пресноводных видов наблюдается большее количество типов клеток по сравнению с морскими видами. Разнообразие видов, особенности экологии, естественно приводит 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, так и по химическому составу секрета, который даже на поверхности тела остается очень сложным [20]. По-видимому, в этом случае защитная функция кожного покрова обеспечивается как чешуей, так и слизистым покрытием. Такое дублирование становится понятным, если принять во внимание условия обитания

этих видов.

У морских и пресноводных рыб, плавающих со средними скоростями, и особенно у морских быстроплавающих форм основной функцией слизи становится гидродинамическая, защитная же несколько уменьшается. В эпидермисе этих видов имеется только один вид секреторных клеток, однако довольно широко варьирующих по химическому составу выделяемого секрета. Соответственно у этих рыб изменяется 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 различных условиях определяющее значение в жизни рыб приобретает та или иная функция: у быстроплавающих рыб одной из основных функций становится гидродинамическая, а у рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, – защитная. Соответственно и секреторный аппарат различных групп рыб претерпевает существенные изменения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог, можно прийти к заключению, что слизиобразующая деятельность эпидермиса определяется не столько степенью развития чешуи, сколько условиями обитания рыбы, 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, в других – обеспечивать организму защитный барьер. Это дает основание говорить о возможности одновременного развития или редукции обеих функций кожи – скелетообразующей и слизиобразующей.

1. Алев Ю. Г. Нектон.– Киев: Наук. думка, 1978.– 390 с.
2. Бабенко В. В., Коваль А. П. О гидродинамических свойствах кожных покровов водных животных // Бионика.– 1989.– N 23.– С. 38–42.
3. Беляев В. В., Коваль А. П. К вопросу гидродинамической функции слизи // Бионика.– 1972.– N 6.– С. 78–83.
4. Бурдак В. В. Функциональная морфология чешуйного покрова рыб.– Киев: Наук. думка, 1979.– 160 с.
5. Заец В. А. Особенности строения кожных покровов акулловых рыб, связанные со скоростью их плавания.– Автореф. канд. дис.: 1974.– 25 с.
6. Заец В. А., Коваль А. П., Калюжная Т. А. К вопросу о взаимоотношении скелетообразующей функции кожи рыб // Вестник зоологии.– 1981.– N 4.– С. 76–79.
7. Заец В. А., Калюжная Т. А. Морфофункциональный анализ подобия секреторного аппарата кожных покровов некоторых хрящевых и костистых рыб // Бионика.– 1988.– N 22.– С. 90–93.
8. Калюжная Т. А. Морфологический анализ секреторного аппарата кожных покровов костистых рыб.– Автореф. канд. дис.: 1978.– 25 с.
9. Кобец Г. Ф. О механизме влияния растворенных макромолекул на турбулентное трение // Бионика.– 1969.– N 3.– С. 72–80.
10. Коваль А. П. Некоторые особенности строения кожных покровов костистых рыб, связанные со скоростью их плавания.– Автореф. канд. дис.: 1972.– 25 с.
11. Коваль А. П., Заец В. А., Калюжная Т. А. Закономерности строения кожного покрова рыб различных скоростных групп // ДАН УССР.– 1984.– N 28.– С. 73–77.
12. Коваль А. П., Калюжная Т. А. Особенности поступления слизистого вещества на поверхность тела рыб // Бионика.– 1975.– N 9.– С. 22–28.
13. Козлов Л. Ф., Пятецкий В. Е. Влияние сополимеров и рыбьей слизи на гидродинамическое сопротивление моделей и рыб.– Механизмы передвижения и ориентации животных.– Киев: Наук. думка, 1968.– 22–28 с.
14. Кондиленко И. И., Погорелов В. Е., Хотинская В. Д. Исследование межмолекулярного взаимодействия малых добавок слизи с дистиллированной водой // Бионика.– 1971.– N 5.– С. 108–112.
15. Матвеев Б. С. О соотношении между скелетообразующей и слизиобразующей функциями кожи рыб в онто- и филогенезе // Дан СССР.– 1945.– 49 N 7.– С. 651–653.
16. Першин С. В. Основы гидробионики.– Л.: Судостроение, 1988.– 264 с.
17. Пятецкий В. Е., Савченко Ю. Н. О влиянии слизи на гидродинамическое сопротивление рыб // Бионика.– 1969.– N 3.– С. 90–96.
18. Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих.– М.: Наука, 1973.– 448 с.
19. Строганов И. С. Экологическая физиология рыб.– М.: И-во МГУ, 1962.– 445 с.
20. Ускова Е. Т., Чайковская А. В. Аминокислотный состав различных по эффективности снижения гидродинамического сопротивления слизистых веществ кожи черноморских рыб // Бионика.– 1975.– N 9.– С. 93–97.
21. Хойт Дж. Снижение гидродинамического сопротивления рыбьей слизью.– Биогидродинамика плавания и полета.– М.: Мир, 1980.– 128–146 с.
22. Чернышев О. Б., Коваль А. П., Заец В. А. Аналогия в развитии некоторых приспособлений к быстрому плаванию у акулловых и костистых рыб // Бионика.– 1975.– N 9.– С. 103–106.
23. Шубникова Е. А. Функциональная морфология тканей.– М.: Изд-во МГУ, 1981.– 326 с.