

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

DOI 10.31029/vestdnc83/1

УДК 591.434.1:597.551

ВЛИЯНИЕ АНОМАЛЬНО ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР НА ПИТАНИЕ, ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И АНАТОМО-ГИСТОЛОГИЧЕСКУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ПЕРЕДНЕГО И СРЕДНЕГО ОТДЕЛОВ КИШЕЧНИКА САЗАНА (*CYPRINUS CARPIO LINNAEUS, 1758*) В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ СРЕДНЕГО КАСПИЯ

З. М. Курбанов¹, ORCID 0000-0002-8632-3729
У. Д. Зурхаева^{1,2}, ORCID 0000-0002-4433-0998
З. С. Курбанова¹, ORCID 0000-0001-7209-2029
Е. Н. Лобачев^{1,2}, ORCID 0000-0001-7688-8454
Р. М. Бархалов^{1,3}, ORCID 0000-0003-0210-4236

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН

²Лаборатория комплексных исследований природных ресурсов
Западно-Каспийского региона ДФИЦ РАН

³Дагестанский государственный университет

Проведено исследование по влиянию аномально высоких температур летом 2021 г. на питание, пищевые взаимодействия и анатомо-гистологическую организацию переднего и среднего отделов кишечника сазана в условиях Дагестанского побережья Каспийского моря. Показано, что под влиянием высоких температур у рыб нарушено питание, в средней кишке произошли деструктивные изменения базальной мембраны и пластинки межклеточного вещества. В переднем отделе наблюдались отек слизистого слоя и некроз отдельных участков кишечника. Нарушения носят обратимый характер.

Conducted has been the study on the influence of abnormally high temperatures in the summer of 2021 on nutrition, nutritional interactions and anatomical and histological organization of the anterior and middle intestine of carp in the conditions of the Daghestan coast of the Caspian Sea. It is shown that under the influence of high temperatures in fish, nutrition is disrupted, destructive changes of the basement membrane and the plate of the intercellular substance have occurred in the midgut. In the anterior part, edema of the mucous layer and necrosis of individual parts of the intestine are observed. The disorders are reversible.

Ключевые слова: сазан, питание, гистология, средний отдел кишечника, передний отдел кишечника, эстивация.

Keywords: carp, nutrition, histology, middle intestine, anterior intestine, estivation.

Питание, пищевые взаимоотношения, а также анатомо-гистологическая организация пищеварительной системы рыб ранее уже становились объектами изучения [1–7]. В данных работах затронуты проблемы как теоретического, так и прикладного характера. Эти исследования свидетельствуют о полифункциональности процессов, происходящих в пищеварительной системе. Изучение строения пищеварительного тракта позволяет прогнозировать существование вида в условиях данной кормовой базы или адаптации вида к изменению условий существования [8]. Адаптация животных к меняющимся условиям среды обитания – это один из фундаментальных процессов в природе, который происходит как на клеточном, так и на органном и организменном уровнях.

Летом 2021 г. в южных регионах, как и на всей территории России, в том числе и в акватории Дагестанского побережья Каспийского моря, температура воздуха достигала 37–41°C, вода в мелководных участках Северного Каспия прогревалась до 28°C. При таких аномально высоких температурах воды у рыб наступает так называемая эстивация (*aestis* – лето), т.е. неактивное состояние, при котором рыбы впадают в глубокую депрессию. Они прячутся в тени деревьев, растущих по берегам водоемов, зарываются в ил, перестают питаться, неподвижно стоят в воде, не реагируют ни на хищников, ни на объекты питания, съеденный корм, не перевариваясь, скапливается в желудке.

Сазаны в этот период питаются только ночью. Если аномальная жара продолжается достаточно долгое время, рыба, как правило, погибает.

В прогретой воде происходит бурное развитие водной растительности, которая активно поглощает остатки кислорода. В результате гипоксии в воде резко сокращается численность беспозвоночных животных, являющихся объектами питания рыб.

Исходя из вышеизложенного, нами была поставлена задача выяснить, как аномально высокие температуры окружающей среды в условиях Дагестанского побережья моря летом 2021 г. отразились на питании, пищевых взаимоотношениях и на микроструктурных особенностях переднего и среднего отделов кишечника сазана. Выбор этих структур в качестве объектов исследования продиктован рядом обстоятельств: 1) средний отдел кишечника (по выражению А.Н. Северцева, [9]) является экзосоматическим органом, т.к. у сазана отсутствует дифференцированный желудок; 2) передний и особенно средний отделы кишечника выполняют функцию деградации (переваривания) пищи и всасывания переваренных компонентов, в частности жира, имеющего фосфолипидную природу; 3) в переднем отделе кишечника осуществляется гидролиз белковых соединений; 4) энтероциты слизистой продуцируют три вида ферментов – протеолитических, липолитических и гликолитических, которые они выделяют в полость кишки или попадают туда со сплюсцивающимся эпителием; 5) в слизистом слое кишечника имеются эозинофильные участки, являющиеся продуцентами бактериоцидных средств, которые участвуют в анаэробных процессах, протекающих в детритных массах кишечника [10].

Этот неполный перечень морфофункциональных отправлений переднего и среднего отделов кишечника сазана свидетельствует о многогранности физиологических процессов, протекающих в них для обеспечения пристеночного или мембранного пищеварения. Суть этого процесса состоит в том, что в плазмолемме энтероцитов происходит расщепление димеров в мономеры и транспорт их через клеточную мембрану в цитоплазму.

Материал и методы исследований

Материалом для исследований являлись половозрелые сазаны, отлавливаемые в различных районах Дагестанского побережья Каспийского моря в весенне-летний и осенний сезоны 2020 и 2021 гг. Отлов их производили ставными сетями ячеей 30–60 мм в устьевых районах рек Терек, Сулак, Кривая балка и Шура-Озень в 100–500 м от берега. После снятия промеров по Смитту и взвешивания вскрывали брюшную полость, извлекали пищеварительный тракт, разрезали кишечник для качественного и количественного определения объектов питания рыбы. Далее, отрезали лезвием кусочки ткани от переднего и среднего отделов, фиксировали их в жидкости Буэна и в 70 градусном спирте с примесью 5% формалина. Из них по общепринятым методикам готовили постоянные гистологические препараты [11]. Окрашенные гематоксилин-эозином препараты изучали под микроскопом «Микромед 1 вар. 2-20».

Результаты исследования

Для комфортного существования ихтиофауны требуются такие условия, как обеспеченность кормами, оптимальный температурный режим, благоприятные гидрологические условия и ряд других факторов, необходимых для ее жизнедеятельности. Результаты изучения питания, видовой состав кормов, сезонные колебания численности объектов питания в рационе сазана приведены в табл. 1. Из нее следует, что весной 2021 г., когда температура воздуха соответствовала многолетним климатическим нормам, в рационе сазана фигурировали те же объекты, которые были зарегистрированы в предыдущих наших исследованиях [12, 13]. В рационе наиболее многочисленными оказались ракообразные (37,7%) большей частью представленные копеподами, остракодами, мизидами и гаммаридами, и моллюски (26,4%) которые были представлены представителями *Cerastoderma*, *Abra* и *Heperania*. В рационе сазана среди червей (8,8%) в основном доминировали nereиды, встречались

также насекомые (8,2%), где доминировали хирономиды – *Chironomus albidus*. В каждой пробе неизменно обнаруживалась водная растительность (18,9%) (диатомовые и нитчатые водоросли, а из макрофитов – рдест и тростник) (табл. 1).

В летних пробах рацион питания сазана оказался беднее как в видовом, так и в количественном показателях. В июле – августе в рационе рыбы по объему съеденного корма ракообразные занимают лидирующее положение (22,0%); среди них наиболее часто встречаются декаподы и мизиды (*Paramysis baeri*) (табл. 1). В июле резко уменьшилась встречаемость насекомых (от 8,2% до 2,5%). Ракообразные (*Pteracuma pectinata*, *Paramysis lacustris*) по сравнению с весенними показателями в июле отмечались в 10 раз реже, а августе – в 5,5 раза. Кумацеи, отсутствовавшие весной, в июле встречались в 0,5% случаев, в августе они отмечены у 4,5% рыб, а 5,7% рыб заглатывали детрит и песок. В рационе заметно больше стало водной растительности – макрофиты, семена водных растений, из водорослей – нитчатые и диатомовые. Видимо, бурное развитие водорослей привело к дефициту кислорода, из-за чего погибали беспозвоночные животные, а нехватку животной пищи рыбы восполняли растительностью.

Таблица 1. Видовой состав и процентное содержание объектов питания сазана в различные периоды 2021 г. в условиях Дагестанского побережья Каспийского моря

Время (сезон) года	Март – апрель	Июль	Август	Сентябрь – октябрь
Масса тела, г	<u>606–5210</u> 2908	<u>415–610</u> 2155	<u>310–2811</u> 1560	<u>804–1107</u> 955
Длина тела по Смитту, см	<u>35–67</u> 51	<u>29–70</u> 49	<u>40–70</u> 55	<u>34–41</u> 37
Насекомые				
Хирономиды	7,3	2,1	1,1	8,9
Галеиды	0,9	0,4	2,3	17,5
Всего	8,2	2,5	6,4	26,4
Ракообразные				
Копеподы	12,5	1,2	2,6	5,0
Остракоды	9,7	2,0	4,4	11,4
Мизиды	10,1	7,8	–	7,0
Кумацен	–	0,5		
Гаммариды	5,0	4,2	6,0	7,1
Декаподы	0,4	6,1	3,3	–
Всего	37,7	21,8	16,3	30,5
Черви				
Нереиды	6,8	4,2	5,3	12,1
Амферетиды	2,0	–	–	3,6
Всего	8,8	4,2	5,4	15,7
Моллюски				
Церастодерма	7,0	4,4	5,9	5,8
Абра авата	10,6	6,4	4,8	3,6
Хипанис инвалида	8,8	7,0	8,2	2,7
Всего	26,4	17,8	13,9	12,1
Водные растения	18,9	53,7	46,2	16,7
Детрит, песок	–	–	5,7	–

Примечание: В числителе – пределы измерений, в знаменателе – средние значения.

Осенью 2021 г., когда температура воды вернулась к климатической норме (20–22°C), в рационе сазанов увеличилась доля животной пищи.

Таким образом, аномальная жара в июле – августе 2021 г. в южных регионах России вызвала значительную перестройку питания и пищевых взаимоотношений рыб: дефицит одних видов кормов вынудил рыб переключаться на другие, более доступные, объекты, в том числе, на растительность, детрит и песок.

Морфофункциональное состояние пищеварительного тракта рыб позволяет судить о возможности существования вида в условиях данной кормовой базы или адаптирования к изменению условий существования. В данной работе не ставилась задача дать подробное описание строения кишечника рыб. Эти сведения подробно описаны как в наших работах, так и в ряде исследований предшествующих авторов [4, 10, 12, 13]. Здесь предпринята попытка выявить реакцию некоторых структур пищеварительного тракта на стрессовую ситуацию, вызванную предельно высокими температурами воздуха и воды на дагестанском побережье Каспийского моря летом 2021 г. Результаты проведенных исследований по сезонам представлены нами в табл. 2 и 3.

Таблица 2. Изменения различных структур переднего и среднего отделов кишечника сазана в разные сезоны 2021 г. в условиях дагестанского побережья Каспийского моря

Время (сезон) года	Толщина слизистого слоя, мкм		Толщина подслизистого слоя, мкм		Толщина кольцевого мышечного слоя, мкм		Толщина продольного мышечного слоя, мкм		Толщина серозного слоя, мкм	
	П	С	П	С	П	С	П	С	П	С
Март – апрель	<u>79,5</u>	<u>23,7</u>	<u>13,48</u>	<u>19,5</u>	<u>104,8</u>	<u>121,2</u>	<u>81,3</u>	<u>71,2</u>	<u>89,1</u>	<u>95,8</u>
	16,2	7,15	27,5	5,9	21,4	36,5	16,6	21,5	18,2	28,9
Июнь – август	<u>89,1</u>	<u>65,3</u>	<u>42,0</u>	<u>13,8</u>	<u>85,3</u>	<u>93,2</u>	<u>57,4</u>	<u>55,1</u>	<u>120,5</u>	<u>117,3</u>
	16,9	2,7	9,67	4,0	21,6	29,6	13,5	17,53	23,4	37,3
Сентябрь – октябрь	<u>64,1</u>	<u>69,0</u>	<u>15,8</u>	<u>17,5</u>	<u>98,3</u>	<u>90,1</u>	<u>69,2</u>	<u>59,0</u>	<u>137,3</u>	<u>124,7</u>
	11,02	15,9	4,1	4,54	24,5	23,9	22,5	15,6	34,3	15,9

Примечание: П – передний отдел кишечника, С – средний отдел кишечника.

В числителе – толщина слоя в микронах, в знаменателе – % от общей толщины стенки кишечника.

Одной из наиболее функционально «загруженных» структур кишечной стенки является слизистый слой (рис. 1). Он состоит из однослойно-призматического железистого эпителия, слизистой оболочки и мышечной пластинки. В наших наблюдениях весной в переднем отделе кишечника он составляет 16,2% от общей толщины кишечной стенки, в среднем отделе – 7,25%. В летних пробах в переднем отделе слизистый слой не претерпел значительных изменений, тогда как в среднем его толщина уменьшилась в 3 раза.

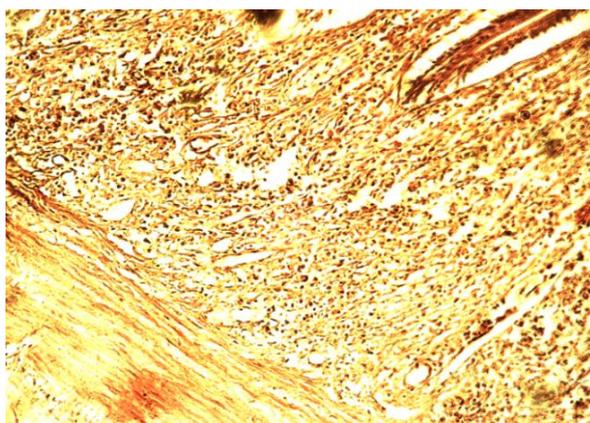


Рис. 1. Слизистый слой в среднем отделе кишечника сазана. Гематоксилин-эозин. Ув. 10×40

Осенью, когда температура воды приблизилась к 19–20°C, толщина слизистого слоя вновь стала сравнима с весенними значениями.

Подобным же образом энтероциты отреагировали на эстевацию (размеры их летом оказались наименьшими), значительные изменения претерпели колбовидные (рис. 2) и грушевидные клетки –

дефицит кормов, поступающих в пищеварительный тракт, снизил функцию выделения слизи этими клетками.

Другим показателем морфофункциональной активности пищеварительной системы рыб является состояние кишечных ворсинок, обуславливающих многократное увеличение всасывающей поверхности (табл. 3). Морфологически и функционально ворсинки тесно связаны с криптами: обе эти структуры участвуют в пристеночном пищеварении, являются центром клеточного деления и физиологической регенерации, образуют слизистый покров и т.д. Патологическое изменение этого компонента кишечника отражается на состоянии всего организма.

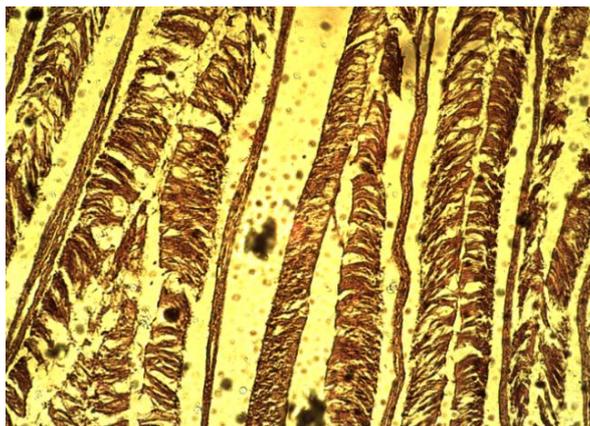


Рис. 2. Кишечные ворсинки в переднем отделе кишечника сазана. Гематоксилин-эозин. Ув. 10×40

Таблица 3. Результаты промеров микроструктурных компонентов переднего и среднего отделов кишечника сазана в условиях Дагестанского побережья Каспийского моря в 2020–2021 гг.

Время (сезон) года	Энтероциты (мкм)		Грушевидные клетки (мкм)		Колбовидные клетки (мкм)		Высота кишечных ворсинок (мкм)	
	П	С	П	С	П	С	П	С
Весна	6,3–6,35	5,25–5,9	22,6–25,8	18,8–21,0	16,75–19,5	17,0–25,5	645,8–685,4	662,8–741,6
Лето	4,0–6,25	3,6–4,8	15,5–25,8	15,9–18,1	10,9–22,7	10,9–20,5	394,2–633,8	357,2–648,7
Осень	5,2–6,5	5,3–5,7	21,1–22,2	22,8–27,3	23,0–23,6	18,1–22,8	470,6–658,5	465,8–639,4

Примечание: П – передний отдел; С – средний отдел кишечника.

На гистологических препаратах из кишечника ворсинки переднего отдела на 37,9%, а из среднего отдела – на 44,2% уменьшились по сравнению с размерами ворсинок сазанов, отловленных в 2020 г. В результате воздействия высоких температур на апикальных частях каемчатого эпителия отсутствовали микроворсинки, верхушки большей части ворсинок находились в состоянии некротического разрушения; капилляр, составляющий основу крипты, был переменного диаметра, а его просвет был забит элементами крови.

В сентябре – октябре 2021 г., когда температура воды в море установилась на отметке 17–19°C, размеры основных структур кишечника приблизились к параметрам весенних значений (табл. 3), в микроструктуре кишечной стенки пластинка межклеточного вещества, базальная мембрана эпителия, целостность эпителиоцитов и другие показатели соответствовали нормальным, интактным образованиям кишечника сазана, наблюдавшимся в 2020 г. и весной (доэстивационный период) 2021 г.

Выводы

1. Аномальная жара летом 2021 г. на западном (дагестанском) побережье Среднего Каспия обусловила ряд изменений в питании сазана и в анатомо-гистологической структуре стенки переднего и среднего отделов кишечника, вызвавших различные патологические отклонения. 2. В переднем отделе кишечника произошел отек слизистой, кровоизлияние и некроз отдельных участков кишечной стенки. 3. В среднем отделе кишечника наиболее характерными отклонениями были нарушения полярности эпителия, деструкция базальной мембраны, разрушение пластинки межклеточного вещества. 4. Выявленные отклонения в кишечной стенке в период эстивации, вероятно, являются адаптивными перестройками, имеющими временный характер (о чем свидетельствуют результаты осенних исследований). 5. Длительное воздействие эстивации на рыб вызывает в кишечнике дегградацию клеток, их гибель, и в результате обширного некроза этот процесс принимает необратимый характер.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ланге Н.О. Развитие кишечника сазана, воблы и леща // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях онтогенеза. М.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 182–198.
2. Веригина И.А. Гистологическое строение кишечника толстолобика и белого амура // Сборник трудов зоологического музея МГУ, 1967. Т. VIII. С. 138–132.
3. Волкова И.В. Активность некоторых пищеварительных гидролаз у разновозрастных групп белого амура // Тезисы II науч.-практич. конф. «Новые школьные технологии: теория и практика». Астрахань: Ин-т усовершенствования учителей, 1998. С. 73–74.
4. Волкова И.В. Особенности функционирования пищеварительной системы рыб различных трофических групп : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Астрахань, 2010. 64 с.
5. Зайцев В.Ф., Волкова И.В. Особенности мембранного пищеварения некоторых карповых видов рыб. // Успехи современного естествознания. 2003. № 8. С. 94.
6. Особенности мембранного пищеварения некоторых видов карповых рыб / Г.М. Абдурахманов, И.В. Волкова, С.Н. Егоров, В.И. Егорова, В.Ф. Зайцев. М.: Наука, 2006. 301 с.
7. Коростелев С.Г. Особенности мембранного пищеварения у рыб различных таксономических групп : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Астрахань, 2006. 44 с.
8. Веригина И.А., Ланге Н.О., Тимейко В.Н. Методы исследования пищеварительной системы рыб в онтогенезе. М.: Наука, 1981. С. 99–110.
9. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1939. 258 с.
10. Бурдак В.Д. О возрастных изменениях в слизистой кишечного тракта кефалей // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104, № 2. С. 32–41.
11. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Иностран. лит., 1953. 717 с.
12. Курбанова З.С., Устарбеков А.К., Курбанов З.М. Питание молоди некоторых видов рыб в западной части Среднего Каспия // Поволжский экологический журнал. 2013. № 2. С. 164–174.
13. Микроструктурная организация средней кишки некоторых карповых рыб (Ciprinidae) в условиях Западной части Среднего Каспия / Н.И. Рабазанов, З.М. Курбанов, Р.М. Бархалов, М.С. Курбанов, М.А. Маммаев, К.М. Ахмедханов, А.А. Бутаева, Е.Н. Лобачев // Юг России. Экология, развитие. 2016. Т.11, № 4. С. 74–82.

Поступила в редакцию 19.10.2021 г.
Принята к печати 26.12.2021 г.