УДК 599.735.53

### РАЗВИТИЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ МЕХАНИЗМОВ АДАПТАЦИИ ПРЕДЖЕЛУДКОВ САЙГАКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ К УСЛОВИЯМ ОБИТАНИЯ

#### Хацаева Р.М.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, e-mail: r.khatsaeva@mail.ru

С помощью комплекса гистологических, гистохимических и биохимических методов выявлена специфика развития морфофункциональных механизмов адаптаций преджелудков сайгаков [Saiga tatarica L., 1766] в онтогенезе. Выявлены особенности гистогенеза и развития ферментативных и обменных процессов в преджелудках сайгаков в течение онтогенеза. Показано, что гистогенез эпителиального пласта преджелудков сайгаков обеспечивает формирование уже в раннеплодный период способности к двустороннему транспорту веществ, пристеночному и внутрипластовому метаболизму, что обеспечивает выраженность преджелудочной ферментации, свойственной диким жвачным. Эта способность усиливается с позднеплодного периода к рождению, достигая завершенности к взрослому состоянию сайгаков. Результаты исследований свидетельствуют о детерминированности морфофункциональных особенностей преджелудков сайгаков внутриутробными и кормовыми условиями среды их обитания, направленных на сохранение энергетического баланса животными. Выявленные механизмы морфологических и функциональных адаптаций преджелудков в процессе индивидуального развития сайгаков свидетельствуют о яркой выраженности у них типа пищеварения жвачных, сформировавшегося в течение длительной эволюции. Все эти факты говорят о необходимости сохранения условий обитания сайгаков и других диких жвачных, находящихся вследствие негативного антропогенного влияния на грани исчезновения.

Ключевые слова: адаптации, преджелудки, сайгаки, жвачные, онтогенез, тип пищеварения, условия обитания

# DEVELOPMENT OF MORPHOFUNCTIONAL MECHANISMS OF THE ADAPTATIONS OF SAIGA PREGASTRICS IN ONTOGENESIS TO HABITAT CONDITIONS

#### Khatsaeva R.M.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, e-mail: r.khatsaeva@mail.ru

With the help of a complex of histological, histochemical and biochemical methods, the specificity of the development of morphofunctional mechanisms of saiga antelope adaptation was revealed [Saiga tatarica L., 1766] in ontogenesis. Specific features of histogenesis and development of enzymatic and metabolic processes in pregastrics of saigas during ontogenesis are revealed. It has been shown that the histogenesis of the epithelial layer of the pregastrics of saigas ensures the formation, already in the early fruit period, of the ability for bilateral transport of substances, near-wall and intra-stratum metabolism, which ensures the expression of the pre-gastric fermentation characteristic of wild ruminants. This ability is enhanced from the late fetal period to birth, reaching completion to the adult status of saigas. The results of the studies testify to the determinacy of the morphofunctional features of the saiga pregastrics in the intrauterine and fodder conditions of their habitat, aimed at maintaining the energy balance of animals. The revealed mechanisms of morphological and functional adaptations of pregastrics in the process of individual development of saigas testify to the pronounced manifestation of the type of digestion of ruminants, formed during a long evolution. All these facts indicate the need to preserve the habitat of saigas and other wild ruminants, which are due to negative anthropogenic impact on the brink of extinction.

Keywords: adaptation, pregastrics, saiga, ruminant, ontogeny, type of digestion, habitat

Приспособительные механизмы жвачных животных к условиям обитания были и остаются среди приоритетных направэволюционно-морфологических лений исследований. Наиболее существенной формой связи животного организма с окружающей средой, обеспечивающей поддержание энергетического баланса, является связь через пищу. Очевидна роль органов пищеварительной системы животных, обеспечивающих и реализующих эту связь. У дикой фауны в процессе индивидуального и исторического развития приспособительные механизмы оттачивались естественным отбором. Наиболее ценные приспособления

среди растительноядных животных приобрели жвачные с обретением сложного многокамерного желудка с главенствующей ролью преджелудочной ферментации [1–3]. Доказано, что желудочно-кишечный тип пищеварения более выражен у диких жвачных, по сравнению с домашними, у которых благодаря вмешательству человека происходит его смягчение и направление в сторону кишечного типа [3, 4]. Исследованию сложного желудка жвачных, процессам пищеварения в них, а также гистофизиологии камер, посвящено множество работ, однако в силу востребованности и доступности материала они касаются домашних жвачных [5–7]. По

этой же причине онтогенетические исследования эмбриогенеза камер желудка жвачных, особенно диких видов, единичны [8–10]. К диким видам жвачных копытных, сохранившихся с древнейших времен, благодаря высокой степени адаптивности, относится европейский сайгак — Saiga tatarica Linnaeus. В выживании сайгаков и поддержании энергетического баланса в неблагоприятных аридных условиях, с резкими колебаниями кормовой базы, основная роль принадлежит системе органов пищеварения, в которой главенствуют преджелудки.

Исходя из этого, изучение развития адаптивных механизмов камер желудка сайгаков в течение индивидуального развития, обеспечивающих им выживаемость, является актуальным. Кроме того, за последнее время состояние европейской популяции сайгака, обитающей в Северо-Западном Прикаспии, резко ухудшилось, что придает особую важность их изучению.

Цель исследования: исследование особенностей макро- и микроморфологии преджелудков сайгаков, а также их функциональной активности на протяжении онтогенеза для выяснения развития механизмов адаптации к условиям обитания.

#### Материалы и методы исследования

Материалом для исследований послужили преджелудки сайгаков: рубец, сетка и книжка от 30 животных: 10 плодов, 5 новорожденных, 5 четырехмесячных и 10 взрослых. Исследования проведены с помощью комплекса гистологических, гистохимических и биохимических методов.

Для гистологического анализа образцы камер желудка сайгаков фиксировали в жидкости Гелли (жидкость Ценкера с формалином) и окрашивали методом Доминичи – Кедровского. Участие в обменных процессах расценивали по наличию, количеству и характеру локализации углеводов, жиров и ферментов: гликогена, гликопротеинов, липазы, сукцинатдегидрогеназы, кислой и щелочной фосфатаз, выявленных классическими методами: Шабадаша, Шубича, Дроздова, Шамахмудова, Гомори, Нахласа, Гроуфорда, Зелигмана [10].

## Результаты исследования и их обсуждение

Гистологическими методами выявлено, что у плодов сайгаков в 45 дней (в начале плодного периода развития) стенка преджелудков уже имела дефинитивную форму и состояла их трех оболочек: слизистой, мышечной и серозной (рис. 1). Слизистая оболочка стенки преджелудков образована из многослойного эпителия и соединительной ткани, мышечная — из двух слоев гладких мышечных клеток, серозная — из рыхлой соединительной ткани и тонкого слоя клеток мезотелия. На периферии эпителиального пласта имелись многочисленные экскреторные полости, достигавшие иногда зна-

чительных размеров, принимавших форму колб или больших цистерн, открывавшихся наружу, свидетельствуя об участии в обменных функциях через экскрецию (рис. 1).

Структурные преобразования слизистой оболочки преджелудков плодов сайгаков начинались в разное время — в рубце в 90 дней, сетке — в 60 дней, а в книжке — к началу плодного периода уже имелись листочки первого порядка. В это время происходило прогибание базальной мембраны в сторону поверхности эпителия, образуя соединительнотканные выпячивания — основу будущих морфофункциональных структур преджелудков: сосочков рубца, перегородок сетки, листочков книжки.

После рождения сайгачат происходила постепенная дефинитивная перестройка эмбрионального эпителиального пласта в многослойный слабоороговевающий эпителий, с уменьшением количества вакуолей и образованием гликокаликса, что особенно стимулировалось началом поедания растительного корма. У четырехмесячных сайгачат структура стенок преджелудков полностью имела дефинитивную структуру.

Многослойный эмбриональный эпителий слизистой оболочки преджелудков ранних плодов сайгаков состоял в основном из пузырчатых клеток с небольшим количеством митохондрий и эндоплазматического ретикулума, расположенных на периферии и околоядерной зоне. Верхние края соседних эпителиоцитов соединялись десмосомами, между которыми имелись многочисленные межклеточные щели и микроворсинки.

В позднеплодном периоде (90 дней – рождение) происходило мощное утолщение эпителиального пласта, имевшего до 50 рядов пузырчатых клеток, образование особой складчатости проксимальной поверхности базальных эпителиоцитов, увеличение ширины межклеточных щелей и активное образование цитоплазматических микровыростов. Такое строение эпителия связано не только с увеличением прочности взаимосвязи эпителиоцитов между собой, обеспечивающем защитные свойства, но и с интенсивной двухсторонней транспортной активностью всего эпителиального пласта.

Эпителий слизистой оболочки преджелудков уже в раннеплодный период обладал гликолитической активностью. Об этом свидетельствовало обнаружение по всему пласту гликогена, локализующегося в базальных частях и оболочках эпителиоцитов (рис. 2). Это свидетельствует об участии эпителия преджелудков плодов сайгаков в углеводном обмене, выполняя энергетическую и пластическую функции через расходование на рост и дифференцировку

эпителия и участие в формировании глико-каликса.

Результаты биохимического анализа гликогена в преджелудках сайгаков в течение онтогенеза выявили интересную динамику его накопления и расходования (рис. 3). У ранних плодов во всех преджелудках превалировали процессы накопления гликогена над расходованием его на рост и дифференцировку, что приводило к достижению его максимума к 120 дням. По нашему мнению, это является проявлением компенсаторной функции по отношению к печени, гликогендепонирующая функция которой пока низкая и недостаточная для обеспечения обменных функций плода в целом. К рождению, с мощным усилением дифференцировки всех структур слизистых оболочек и повышением гликогендепонирующей функции печени, процессы расходования гликогена в преджелудках начали превалировать над накопительными, что приводило к резкому уменьшению его количества.

После рождения тенденция к уменьшению количества гликогена в преджелудках сохранилась до 4 месяцев и дальше к взрослому состоянию сайгаков (рис. 3). Очень интересным представляется тот факт, что на всем протяжении онтогенеза динамика гликогена в преджелудках была почти синхронной, при этом большие его значения были в книжке, средние — в сетке и наименьшие — в рубце, что коррелирует с интенсивностью процессов гистогенеза в этих камерах и является одним из адаптивных механизмов, обеспечивающих поддержание энергетического баланса в период морфогенеза.

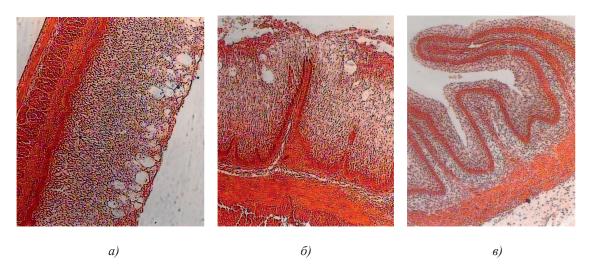


Рис. 1. Архитектоника слоев стенок преджелудков ранних плодов сайгаков и экскреторные вакуоли эпителиального пласта: а) рубец, б) сетка, в) книжка. Ув. х100

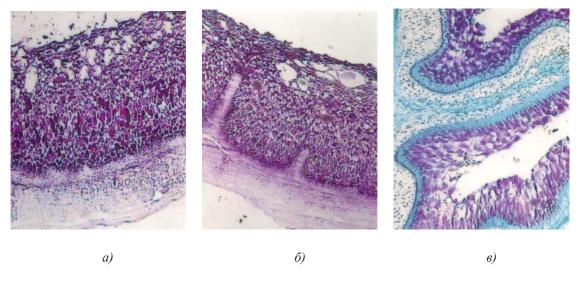


Рис. 2. Экскреторные полости и гликоген в пузырчатых клетках эпителия преджелудков ранних плодов сайгаков: а) рубец, б) сетка, в) книжка. Ув. х100

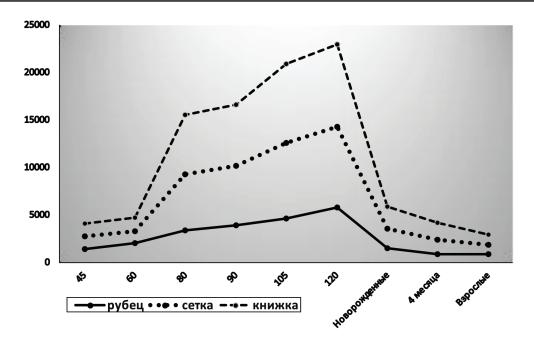


Рис. 3. Динамика гликогена в преджелудках сайгаков в течение онтогенеза

Гистохимическими и биохимическими методами выявлено, что начиная с раннеплодного периода и до взрослого состояния эпителий преджелудков сайгаков обладал также высокой ферментативной активностью. В 45 дней на поверхности эпителия преджелудков сайгаков выявились липаза, сукцинатдегидрогеназа, щелочная и кислая фосфатазы. На протяжении раннеплодного периода активность всех ферментов усиливалась. Локализовались они преимущественно в базальной мембране, клеточных оболочках, стенках кровеносных сосудов и нервных клетках.

К концу позднеплодного периода в эпителии преджелудков увеличивалась активность липазы, сукцинатдегидрогеназы, щелочной и кислой фосфатаз (рис. 4). Это, очевидно, способствовало активации участия слизистой оболочки преджелудков в обменных процессах, через двусторонний транспорт метаболитов через эпителиальный пласт. Эти данные также коррелируют с особенностями гистогенеза камбиального слоя эпителия всех преджелудков, связанными с образованием особого базального комплекса за счет увеличения складчатости проксимальной поверхности базального слоя, наличием между пузырчатыми эпителиоцитами множества щелей и микроворсинок.

Гистохимическими методами в преджелудках плодов сайгаков в 45 дней были выявлены также нейтральные, а в 70 дней – кислые гликопротеины (рис. 5).

Известно, что гликопротеины участвуют в обменных процессах, ферментативных реакциях, росте, регенерации и выработке защитных свойств организма. На поверхности эпителия преджелудков гликопротеины, вместе с углеводами и ферментами, формируют гликокаликс — мощный защитный слой, увеличивающийся к рождению и до взрослого состояния сайгаков (рис. 5).

#### Заключение

Таким образом, в результате проведенных исследований выявленные морфофункциональные особенности преджелудков сайгаков в течение онтогенеза позволили выяснить развитие адаптивных механизмов к условиям обитания. Формирование адаптивных механизмов начинается уже в начале раннеплодного периода и продолжается с совершенствованием на протяжении всего онтогенеза. Морфологические особенности преджелудков заключались в основном в строении эпителиального пласта с большим количеством вакуолей, образованием особой складчатости проксимальной поверхности базальных эпителиоцитов, наличием межклеточных щелей и микроворсинок, что обеспечивало защитные свойства и двусторонний транспорт веществ, а также пристеночный и внутрипластовый метаболизм, которые усиливались к рождению, достигая завершенности у взрослых животных.

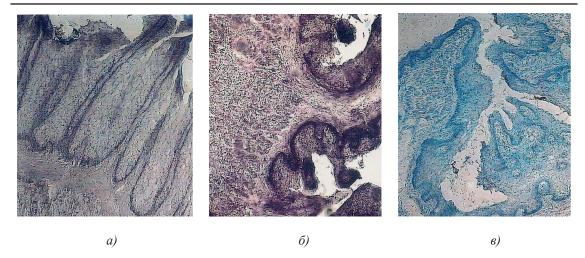


Рис. 4. Локализация ферментов в стенках преджелудков поздних плодов сайгаков: а) рубец, щелочная фосфатаза, б) сетка, липаза, в) книжка, кислая фосфатаза. Ув. х200

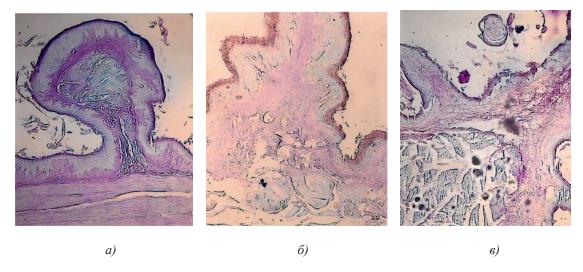


Рис. 5. Гликокаликс на поверхности эпителиального пласта преджелудков взрослых сайгаков: а) рубец, б) сетка, в) книжка. Ув. х200

Функциональные особенности заключались в развитии обменных процессов, в преджелудках сайгаков в течение онтогенеза, осуществлявшихся в эмбриональный период через межуточный обмен с помощью двустороннего транспорта веществ через эпителий, направленной на поддержание постоянства внутренней среды организма. О транспорте веществ свидетельствовала и активность ферментов: липазы, сукцинатдегидрогеназы, щелочной и кислой фосфатаз, локализующихся в базальной мембране, по клеточным границам эпителиального пласта, в эндотелии кровеносных сосудов и нервных клетках. К рождению экскреторная функция слизистой оболочки преджелудков уменьшалась, вакуоли в эпителии постепенно исчезали, чему способствовало и включение амниотрофного питания в позднеплодный период путем заглатывания амниотической жидкости. У взрослых сайгаков обмен веществ в преджелудках усиливался, осуществляясь через межклеточные щели эпителиального пласта, обеспечивая сохранение энергетического баланса всего организма.

Выявленные механизмы морфологических и функциональных адаптаций преджелудков в процессе индивидуального развития сайгаков свидетельствуют о их значимости уже с начала их закладки и свидетельствуют о выраженности типа пищеварения жвачных, сформировавшегося и закрепившегося в течение длительной эволюции. Очевидно, обнаруженные механизмы экологически детерминированы, что говорит о необходимости сохранения условий обитания диких видов жвачных копыт-

ных, резкое изменение которых вследствие негативного антропогенного пресса может привести к непоправимым последствиям.

Полученные нами данные уточняют и расширяют представления о раннем морфогенезе желудка, формировании адаптивных механизмов диких жвачных копытных, что имеет не только теоретическое, но и практическое значение для разработки основ рационального кормления при разведении и содержании их в неволе с целью сохранения биоразнообразия.

#### Список литературы

- 1. Хацаева Р.М. Эколого-морфологическая характеристика желудка диких и домашних жвачных // Зоологический журнал. 2002. Т. 85. № 10. С. 1265—1270.
- 2. Хацаева Р.М. Морфологические особенности желудка в онтогенезе в связи с пищевой специализацией представителей Саргіпае: дис. . . . д-ра. биол. наук. Москва, 2005. 433 с.

- 3. Бушукина О.С. Онтогенез нервной ткани стенки многокамерного желудка овец: дис. ... д-ра вет. наук. Саранск, 2008. 454 с.
- 4. Вракин В.Ф., Сидорова М.В., Панов В.П., Семак А.Э. Практикум по анатомии и гистологии с основами цитологии и эмбриологии сельскохозяйственных животных. СПб.: Издво Лань, 2013. 352 с.
- 5. Климов А.Ф., Акаевский А.И. Анатомия домашних животных: учебник. Спб.: Лань, 2011. 1040 с.
- 6. Юшканцева С.И., Быков В.Л. Гистология, Цитология и Эмбриология. М., 2006. 434 с.
- 7. Ипполитова Т.В., Лысов В.Ф., Шевелев Н.С., Максимов В.И. Физиология и этология животных. М.: КолосС, 2012. 604 с
- 8. Gordon I.J., Perez-Barberia F.J., Cuartas P. The influence of rumen microflora adaptation on the in vitro digestion of different forages in sheep and red deer // Canadian Journal of Zoology. 2002.Vol. 80. P. 1930–1937.
- 9. Никитин Ю.И. Физиология сельскохозяйственных животных. М.: Техноперспектива, 2009. 464 с.
- 10. Хацаева Р.М. Морфофункциональное изучение органов пищеварения полорогих (Bovidae): методические рекомендации. М.: «Товарищество научных изданий КМК», 2017. 96 с.