

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Ф. И. БЕЗЛЕР

О ДЫХАНИИ ЛИЧИНОК ВЕРХОВКИ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 26 II 1939)

Одна из задач изучения газообмена на разных стадиях развития заключается в выяснении связи между процессами окисления и формообразования.

По рыбам количественные данные, относящиеся к этой проблеме, имеются в довольно большом количестве: по карповым—в работах Bataillon⁽¹⁾ (*Phoxinus*, *Leuciscus*), Безлера⁽²⁾ (лещ, карась), по *Fundulus heteroclitus*—Scott a. Kellicott⁽³⁾, Human⁽⁴⁾, Boyd⁽⁵⁾, по камбале—Dakin a. Dakin⁽⁶⁾, Burfield⁽⁷⁾; по окуню—Трифоновой⁽⁸⁾, по миноге—Привольнева⁽⁹⁾, по лососевым—Gray⁽¹⁰⁾, Wood⁽¹¹⁾ (форель), Schlenk⁽¹²⁾ (радужная форель), Kawajiri⁽¹³⁾ (*Onchorhynchus mason*), Привольнева⁽¹⁴⁾ (атлантический лосось).

В перечисленных работах относительно мало внимания уделялось обмену на личиночных стадиях развития. Между тем личиночный период характеризуется именно возникновением и развитием органов дыхания. Провизорным органом дыхания у личинок является кровеносная система. Впервые на это указал К. Вагг⁽¹⁵⁾, а в последние годы развитие личиночной кровеносной системы было детально изучено С. Г. Крыжановским⁽¹⁶⁾.

Целью данной работы являлось изучение общего хода изменения дыхания личинок карповых в связи с развитием личиночной кровеносной систем и жабр.

У личинок карповых провизорными органами дыхания являются широкие протоки Кювье, симметрично опоясывающие желток, нижняя хвостовая вена в анальном плавнике, сеть сегментальных сосудов в непарном спинном плавнике, развивающаяся ко времени сужения и укорочения Кювьеровых протоков; лишь позднее, когда желток резорбирован более чем наполовину, развиваются и начинают функционировать жабры.

Материалы для предлагаемого сообщения были собраны летом 1938 г. на биостанции на Глубоком озере. Объектом служили личинки верховки *Leucaspis delineatus* Heckel.

Поглощение кислорода определялось в 2 неподвижных респирометрах Винтерштейна, модифицированных по Dixon⁽¹⁷⁾. Применялся, как правило, материал, извлеченный из оболочек. В сосудике помещалось обычно около 30 личинок в 2—3 каплях воды. В последовательных опытах с одной кладкой мы пользовались одной и той же порцией в неизменном составе. Опыты ставились при температуре 22° и 25°. Продолжительность каждого

Таблица 1

Средняя длина личинок в мм	Стадия	Потребление O ₂ 30 личинками в час при 22°		Потребление O ₂ 30 личинками в час при 25°		Средняя длина личинок в мм	Стадия	Потребление O ₂ 30 личинками в час при 22°		Потребление O ₂ 30 личинками в час при 25°	
		№ кладок	O ₂ в мм ³	№ кладок	O ₂ в мм ³			№ кладок	O ₂ в мм ³	№ кладок	O ₂ в мм ³
—	1. Незадолго до начала кровообращения	1. I	4.8	10. I	5.3	4.87	5. Сильное развитие сегментальных сосудов	7. II	11.6	—	—
—		6. I	4.7	—	—	4.91		—	—	9. I	10.6
2.54		6. I	5.1	—	—	4.91		—	—	9. I	11.3
—		3. II	6.3	—	—	5.00		6. I	10.4	10. I	11.0
—		—	—	—	—	5.03		—	—	11. II	10.3
—	2. Кровообращение в голове	1. I	5.8	8. I	6.2	5.11	—	4. I	10.6	—	—
3.12		4. I	6.0	—	—	—	—	—	—	—	—
3.17		6. I	6.7	—	—	—	—	—	—	—	—
—	3. Кровообращение туловищное	3. II	7.7	—	—	5.12	6. Закладка и развитие жабри плав. пузыря	—	—	11. II	8.2
3.45		—	—	11. II	8.3	5.16		—	—	9. II	9.8
3.64	3. Кровообращение туловищное	7. II	7.5	—	—	5.20	6. I	8.3	13. I, II	10.3	
3.73		—	—	12. II	9.1	5.25	5. II	11.4	Смеш.	15.5	
3.76		—	—	10. I	8.9	5.29	7. II	14.9	11. II	12.5	
4.09		6. I	7.8	—	—	5.50	—	—	9. I	12.9	
—		4. I	8.2	—	—	5.52	6. I	10.6*	10. I	13.7	
4.10		2. I	7.8	—	—	5.54	7. II	16.2**	13. I, II	12.4	
4.10		7. II	8.8	—	—	5.58	6. I	14.3**	—	—	
—		—	—	—	—	5.63	—	—	9. II	15.2	
—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4.27	4. Вростание сегментальных сосудов в спинной плавник	—	—	11. II	10.3	5.66	7. Начало дыхания жабрами	7. II	17.2	11. II	16.2
4.30		—	—	9. II	11.2	5.66		—	—	9. II	19.6
4.37		—	—	10. I	10.2	5.66		—	—	9. I	19.1
4.47		7. II	10.0	—	—	5.74		7. II	17.1	10. I	18.3
4.51		—	—	9. I	11.2	5.74		2. I	10.7*	—	—
4.64		—	—	12. II	12.2	5.80		—	—	9. II	19.0
4.68		6. I	9.5	—	—	5.82		—	—	11. II	19.1
4.75		2. I	9.0	—	—	5.86		6. I	16.4	9. I	21.7
4.82		—	—	Смеш. матер.	10.9	5.86		1. I	16.1	—	—
—		—	—	—	—	5.86		2. I	13.2	—	—
—		—	—	—	—	5.96		6. I	15.9	10. I	21.6
—		—	—	—	—	5.99		2. I	16.3	—	—
—		—	—	—	—	6.07		6. I	15.2	—	—
—		—	—	—	—	6.20		1. I	16.1	—	—
—	—	—	—	—	6.23	1. I	15.6	—	—		

опыта—3 часа при экспозиции в $\frac{1}{2}$ часа, результаты определений перечислены на 0° и нормальное давление.

Изучались личинки на следующих стадиях: 1) перед началом кровообращения; 2) начало кровообращения в голове, начало подвижности личинки; 3) возникновение туловищного кровообращения, пигментация глаз; 4) вростание сегментальных сосудов в спинной плавник; 5) сильное развитие сегментальных сосудов в спинном плавнике при редукции Кювьеровых протоков, вызванной уменьшением желточного

* Появление желтого пигмента. ** Начало жаберного дыхания.

мешка; 6) закладка жабер и плавательного пузыря, значительное развитие грудных плавников; одновременно замедляется рост, появляется желтый пигмент, личинка начинает свободно плавать; 7) начало жаберного дыхания; плавательный пузырь заполняется заглоченным извне воздухом, снаружи желток почти полностью исчезает, вскоре личинка начинает голодать.

Цифры потребления кислорода расположены в табл. 1 в порядке возрастания длины личинок. На фигуре эти же данные изображены графически в виде непрерывных линий*. На основании средних величин потребления O_2 , взятых в соответствующих точках кривых, вычислено дыхание на единицу сухого веса**; результаты приведены в табл. 2 и на фигуре в виде прерывистых линий. Таким же образом вычислено дыхание на единицу длины, причем предполагалось известное соответствие между длиной личинки и ее поверхностью.

Таблица 2

Длина личинок в мм	Стадия	Потребление O_2 в час 30 личинками		Сухой вес 30 личинок в мг	Потребление O_2 на мг сухого веса без желтка в час. в мм ³		Длина личинок в мм		Стадия	Потребление O_2 по расчету на длину в мм ³	
		22°	25°		22°	25°	22°	25°		22°	25°
3.35	2—3	7.3	8.3	0.85	8.6	9.7	2.54	—	1	0.067	—
4.10	3	8.3	10.0	1.20	7.0	8.4	3.12—3.17	—	2	0.07	—
4.40	4	9.0	10.5	1.43	6.3	7.3	3.45—4.10	3.45—3.73	3	0.07	0.083
4.75	4	10.0	11.5	1.55	6.4	7.4	4.47—4.75	4.27—4.75	4	0.07	0.08
4.87	5	10.5	11.5	1.60	6.6	7.2	4.87—5.0	4.87—5.11	5	0.07	0.07
5.00	5	10.5	11.0	1.70	6.2	6.5	5.20—5.25	5.12—5.20	6	0.063	0.06
5.20	6	10.5	11.0	1.70	6.2	6.5	5.29—5.74	5.29—5.63	6	0.077	0.083
5.33	6	10.5	10.5	1.95	5.4	5.4	5.66—5.99	5.66—5.99	7	0.09	0.111
5.88	7	16.0	17.0	2.65	5.3	6.4	6.07—6.23	—	7	0.083	—
5.99	7	16.0	21.0	2.79	5.7	7.5					

Таблицы и кривые показывают, что по мере удлинения личинки и развития кровеносной системы величины потребления кислорода медленно повышаются. Однако в нескольких опытах личинки обнаружили в период ранней закладки плавательного пузыря понижение интенсивности газообмена. Впрочем этот факт требует проверки. Личинки более поздние с развивающимися жабрами (стадия 7) потребляют кислород в большем количестве, чем на предшествующих стадиях. После установления жаберного дыхания потребление кислорода начинает падать очевидно под влиянием голодания. Отнесенные к длине средние величины потребления кислорода мало меняются на стадиях 1—5, уменьшаются в начале стадии 6 и заметно увеличиваются на стадии 7. Отсюда можно предположить, что в общем в течение развития личиночной кровеносной системы потребление кислорода на единицу поверхности постоянно, при развитии же жабер

* Пониженная интенсивность поглощения O_2 в кладке 2 I—кажущаяся, это объясняется относительно более крупными размерами икринок и личинок; характер возрастного изменения дыхания тот же, что у остальных.

** Сухой вес определялся на материале, фиксированном в 20% формалине.

возрастает. Иная закономерность наблюдается для дыхания, рассчитанного на сухой вес. Дыхание постепенно падает до минимума в стадии закладки жабр и плавательного пузыря, а в период развития жабр к началу жаберного дыхания возрастает приблизительно до того же уровня, что и на стадиях вставания сегментальных сосудов в плавник и небольшого развития. Между результатами для 22° и 25° наблюдаются некоторые различия: дыхание на стадиях 1—5 быстрее падает при 25°, усиление дыхания на стадиях 6—7 резко выражено при 25°.

Как указывал Babák (18), ритм сердечной деятельности у личинок *Macropodus* является фактором, регулирующим интенсивность газообмена в различных условиях среды. Вероятно, что относительное изменение ритма сердечных ударов в известной мере показывает, насколько уровень развития органов дыхания соответствует потребностям организма. Ориентировочные данные были получены путем подсчета ритма у личинок запасных порций кладок 6 и 7. Подсчеты производились каждый раз у 4 личинок от каждой кладки. У каждой личинки 4 раза отмечалось время, необходимое для совершения 100 ударов сердца. Средние результаты сведены в табл. 3.

Таблица 3

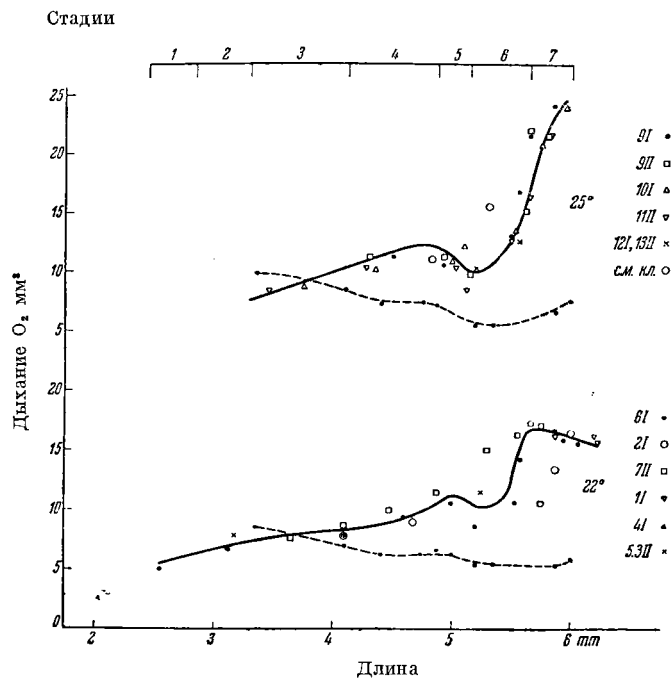
Дата	№ кладки	Средняя длина в мм ³	Стадия	Ритм пульсации (в минуту)	Температура во время наблюдения	Отношения	
						ритма пульсации к потреблению O ₂	ритма пульсации к дыханию на мг сух. веса
10 VIII	6	4.0	2—3	67	20.0	10.0	10.5
11 VIII		4.2	3	107	20.4	12.3	13.5
9 VIII	7	4.3	—	110	20.9	12.4	15.4
10—11 VIII		4.6—4.9	4—5	108—111	21.0	11.7	17.4
12—13 VIII	6	4.9—5.0	—	117—125	20.5	11.0	18.0—18.8
14 VIII		5.3	6	124	20.6	13.9	24.4
12 VIII	7	5.5	6	152	21.0	10.5	22.5
15 VIII	6	5.6	—	132	19.6	—	—
13—14 VIII	7	6.6	—	147—154	21.9	9.0	20.7
19—20 VIII	6	6.3	(голод)	156	20.0	—	—

На основании средних ритмов и дыхания были вычислены отношения ритма пульсаций к объему поглощенного кислорода и к дыханию.

Мы видим, что отношения быстро возрастают в период развития деятельности протоков Кювье, медленно возрастают в течение развития сегментальных сосудов, быстрее возрастают ко времени закладки жабр, плавательного пузыря, но падают во время развития жабр. Таким образом возможно, что недостаточное развитие органов дыхания приходится на периоды развития Кювьеровых протоков, закладки и начального развития жабр.

Сопоставляя результаты наших наблюдений, мы можем в общем применить к ним одно из следующих объяснений. Известная устойчивость дыхания и сердечного ритма в период значительной редукции Кювьеровых протоков (4.6—5 мм) поддерживается компенсирующим развитием сегментальных сосудов. После того, как протоки Кювье полностью теряют значение дыхательного органа, а непарные плавники—отчасти, начинается развитие жабр, вновь несколько усиливающих дыхание. Вместе с тем возможно, что период закладки и развития жабр у личинок верховки совпадает с наиболее сильным проявлением влияния факторов, ограничи-

вающих дыхание. Такое объяснение можно было применить к температурным различиям в наших опытах. Исследование того, в каком отношении



описанные явления стоят к росту и дифференцировке, должно явиться задачей дальнейших исследований.

Лаборатория гистогенеза
Института эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
26 II 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Bataillon, C. R. Soc. d. Biol., 48, 730 (1896); Arch. d. Zool. experim., 5, 281 (1897). ² Безлер, Тр. лимнологической станции в Косине, 15, 125 (1932). ³ Scott a. Kellicott, Anatom. Record, 11, 531 (1916). ⁴ Human, Biol. Bull., 40, 32 (1921). ⁵ Boyd, Biol. Bull., 55, 92 (1928). ⁶ Dakin a. Dakin, Journ. Exp. Biol., 2, 293 (1925). ⁷ Burfield, Journ. Exp. Biol., 5, 177 (1928). ⁸ Трифонова, Биол. ж., 6, 243 (1937). ⁹ Привольнев, ДАН, XIII, 433 (1936). ¹⁰ Gray, Journ. Exp. Biol., 4, 215 (1926). ¹¹ Wood, Journ. Exp. Biol., 9, 271 (1932). ¹² Schlenk, Bioch. ZS., 267 (1937). ¹³ Kawajiri, J. Imper. Fish. Inst., Tokyo, 21, 17 (1925). ¹⁴ Привольнев, Арх. анат., гистол., эмбр., 18, 165 (1938). ¹⁵ К. Е. Ваер, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische (1835). ¹⁶ Kryžanovskij, Zool. Jahrbücher, 58, 21 (1934). ¹⁷ Dixon, Manometric Methods, Cambridge Univ. Press. (1934). ¹⁸ Bábák, Zbl. f. Physiol., 25, 370 (1911) и Blätter f. Aquarien und Terrarienkunde, 23, 134 (1912).