

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. БЕЛОГУРОВ

СМЕНА ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ У САЗАНА—*CYPRINUS CARPIO L*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 16 VI 1940)

Исследовались личинки и мальки\* сазана, собранные в мае—июне 1939 г. в нижней части дельты р. Волги (Обжоровский и Дамчикский участки Астраханского гос. заповедника). Личинки и мальки имели размеры тела (абсолютные) от 5 до 60 мм. От 5 до 20 мм личинки и мальки брались через 1 мм, выше 20 мм через 2 мм. По каждому размеру исследовалось не менее 2 экземпляров, в отдельных случаях исследовалось до 4 экземпляров. Всего было исследовано около 100 экземпляров. Из-за отсутствия материала более поздние стадии (выше 60 мм) исследованы не были.

Личинки и мальки предварительно помещались в раствор алиizarина на сутки. За этот срок костные элементы скелета хорошо прокрашивались. Окраска костных элементов облегчала (особенно на ранних стадиях) препарирование жаберных дужек (с глоточными зубами) и коронок замещающих зубов. Препарирование производилось под биноклем, исследованные зубы зарисовывались. Смена зубов различных генераций устанавливалась по следующим признакам: а) по присутствию на жаберной дужке как старого зуба (обычно с различной степенью резорбции шейки зубов), так и зуба новой генерации, б) по относительной величине и различной форме зубов у мальков различных размеров, в) по относительной величине и различной форме коронок замещающих зубов и коронок зубов, сидящих на дужках.

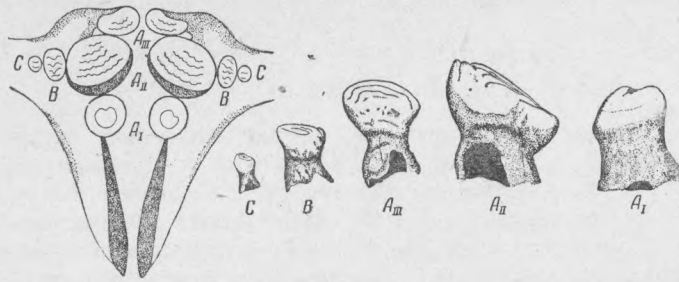
У взрослого сазана (и карпа) имеется 3 ряда глоточных зубов: ряд «А» (внутренний), состоящий из 3 зубов, ряд «В»—из 1, реже из 2 зубов, и ряд «С», состоящий из 1 зуба. Зубы ряда «А» отличаются друг от друга. Порядок зубов я условно обозначаю, считая от рта к пищеводу:  $A_I$ ,  $A_{II}$  и  $A_{III}$ . Зуб  $A_I$  имеет почти цилиндрическую шейку и шлемообразную коронку; зубы  $A_{II}$  и  $A_{III}$  имеют цилиндрические шейки и коронки с жевательной площадкой. Коронка зуба  $A_{II}$  имеет 3—5 бороздок, коронка  $A_{III}$ —2—3 бороздки. Из ряда А наиболее крупный зуб  $A_{II}$ . В ряду «В» зуб имеет цилиндрическую шейку и коронку, похожую на коронку зуба  $A_{II}$  (значительно меньшую по величине) с 3—4 бороздками. Зуб ряда «С» имеет цилиндрическую шейку и коронку с жевательной площадкой с 2—3 бороздками (фиг. 1).

Форма зубов сазана не остается постоянной в течение его жизни. Смена формы зубов ряда А (собственно  $A_{II}$  и  $A_{III}$ ) прослежена В. В. Васнецовым<sup>(2)</sup> и в основном его описание соответствует этапам изменения формы, которые мне удалось проследить, но смена одной формы другой проходит не так, как описано В. В. Васнецовым. Одна форма, как это будет

\* Личинками мы условно называем рыбок до 12 мм, выше—мальками.

видно из дальнейшего, сменяется другой не в процессе изменения того же зуба, а путем смены нескольких генераций зубов. В настоящем сообщении я остановлюсь подробно только на смене зубов ряда «А».

Подобно тому, как это описано Грибом<sup>(1)</sup> для карпа, у личинок сазана от 5 до 9 мм на жаберной дужке имеется три первичных зуба, расположенных в 2 ряда. Они конические, слегка изогнутые, вершиной направлены назад. Повидимому, они не функционируют, так как в полость глотки вершины их или не выходят совсем, или едва видны в поверхностном слое мускулатуры глотки. Детально мною не прослежена смена первичных зубов, но то, что удалось проследить, дает основание для следующих положений: 1) первичные зубы и зубы ряда «А» генетически не связаны,



Фиг. 1.

последние возникают самостоятельно и независимо от первичных зубов, 2) первичные зубы сменяются последующими генерациями зубов ряда «В» и «С». Из 3 первичных зубов ранее всего теряется первый зуб (считая от рта к пищеводу), а остальные 2 заменяются последующими генерациями зубов («В» и «С»).

У личинки сазана 9 мм, при наличии зубов  $A_I$  и  $A_{III}$ , имеются все 3 первичных зуба, но уже у личинок, начиная с 9,5 мм, первый первичный зуб теряется и в дальнейшем вместо него не появляется других зубов. По моим наблюдениям зубы рядов «В» и «С» в течение первого года проходят несколько генераций, но точно количество их мною пока не установлено.

Закладка коронки и рост глоточного зуба происходят следующим образом: конутри от каждого зуба ряда «А» (или для первой генерации и конутри от первичных зубов) появляется в ткани, окружающей зубы, «зубной сосочек», в котором возникает коронка замещающего зуба или коронка зуба первой генерации. Коронка некоторое время растет, постепенно обизвестьляется (о чем можно судить по окрашиванию ализарином), и затем от коронки начинает расти шейка зуба. Шейка зуба прирастает к жаберной дужке, обизвестьляется, и тем самым зуб окончательно закрепляется на жаберной дужке. К моменту обизвестьления шейки глоточного зуба зуб предшествующей генерации или теряется, или иногда сохраняется с различной степенью резорбции его шейки.

Началом генерации я считал момент появления зуба (не коронки) соответствующей генерации; конец генерации устанавливался по моменту появления зубов следующих генераций на обеих жаберных дужках.

Зубы первой генерации ряда «А» появляются в таком порядке: первым  $A_{III}$ , затем  $A_I$  и последним  $A_{II}$ . Кроме этих трех зубов в ряде «А» в онтогенезе сазана имеется еще зуб  $A_{IV}$ ; появляется он позже всех зубов и затем, пройдя две генерации, теряется совсем. Рудимент этого зуба иногда встречается у взрослого сазана.

Коронка зуба  $A_I$  первой генерации появляется обычно после того, как зуб  $A_{III}$  уже прирос к жаберной дужке. Сам зуб этой генерации имеется у личинок 9,5 мм. В отдельных случаях он встречается и раньше (мне пришлось видеть его у личинки в 7,5 мм), но всегда вместе с зубом  $A_{III}$ . Зуб первой генерации по форме похож на первичный зуб: он конически, слегка изогнут и вершиной обращен назад. Первая генерация зубов сохраняется до 17 мм, после чего они замещаются зубами второй генерации. Коронка

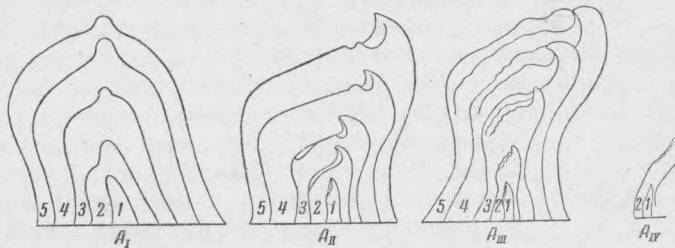
второй генерации появляется у мальков 12 мм длины и впервые зуб второй генерации встречается у мальков 16 мм. Зубы второй генерации встречаются у мальков, имеющих размеры тела от 17 до 26 мм. По форме зубы второй генерации напоминают дефинитивные зубы, но отличаются от последних относительно более широким основанием и более вытянутым шлемом. По величине, как это видно на фиг. 2 ( $A_I$ ), зуб последующей генерации всегда превышает зуб предшествующей генерации. Коронка третьей генерации появляется у мальков 18 мм, а зуб третьей генерации у мальков 26 мм. По своей форме этот зуб уже совершенно похож на дефинитивный зуб сазана. Третья генерация сохраняется у мальков до 32 мм. Коронка зуба четвертой генерации появляется у мальков 26 мм, самый зуб—у мальков 32 мм, к 47 мм четвертая генерация заканчивается. Коронка пятой генерации появляется у мальков 30 мм, зуб—у 42 мм, и к 60 мм, повидимому, эта генерация заканчивается. Коронка шестой генерации появляется у мальков 50 мм. Дальнейшее развитие зуба мною не прослежено. Следует отметить, что встречаются отклонения в смене генераций. Так, у малька в 27,5 мм зуб второй генерации сохранился дольше, чем обычно наблюдается (вторая генерация заканчивается у мальков в 26 мм), коронка

зуба, его замещающего, была не третьей генерации, а четвертой; у малька в 56,4 мм сохранился зуб четвертой генерации (четвертая генерация заканчивается у мальков в 47 мм), коронка

зуба, его замещающего, была не пятой генерации, а шестой. Это обстоятельство заслуживает внимания, поскольку здесь наблюдается выпадение определенной генерации. Вопрос о природе этого явления в данном конкретном случае остается пока открытым.

Коронка зуба  $A_{II}$  первой генерации и сам зуб этой генерации появляется позже зубов  $A_I$  и  $A_{III}$  (фиг. 2— $A_{II}$ ). У личинок до 9,5 мм мне не пришлось видеть ни коронок, ни самих зубов. Форму зубов различных генераций я в дальнейшем описывать не буду, поскольку она была уже описана В. В. Васнецовым в его работе и его описание полностью соответствует тому, что мною было прослежено. Первая генерация зуба  $A_{II}$  наблюдается у личинок от 9,5—10 мм и у мальков до 17 мм. Коронка второй генерации появляется у мальков 12 мм, зуб—у мальков 17 мм, заканчивается генерация у мальков 30 мм. Коронка третьей генерации появляется у мальков 22 мм, зуб—у мальков 26 мм, заканчивается генерация к 40 мм. Коронка четвертой генерации появляется у мальков 30 мм, зуб—у мальков 32 мм, заканчивается генерация к 50 мм. Коронка пятой генерации появляется у мальков 32 мм, зуб—у мальков 47 мм, заканчивается генерация, повидимому, к 60 мм. Коронка шестой генерации появляется у мальков 50 мм, зуб—у мальков 56 мм, окончание генерации мною не прослежено. При смене генераций зуба  $A_{II}$ , так же как и при смене генераций зубов  $A_I$ , наблюдаются случаи выпадения генераций. Наблюдалось это мною у малька в 42 мм; на одной дужке у него сохранился зуб третьей генерации (заканчивается генерация у мальков 40 мм), коронка замещающего зуба была пятой генерации; у малька в 47 мм сохранился зуб третьей генерации, коронка замещающего зуба была пятой генерации.

Зуб  $A_{III}$  появляется ранее других зубов в ряду «А». Момент появления



Фиг. 2.

коронки первой генерации мною не прослежен, сам же зуб встречается у личинок 9 мм. Как исключение, зуб первой генерации был встречен у личинки 7,5 мм (фиг. 2—A<sub>III</sub>).

Смена формы зуба A<sub>III</sub> также описана в работе В. В. Васнецова, и я остановлюсь только на смене генераций этого зуба. Первая генерация наблюдается у личинок от 9 до 15 мм. Коронка зуба второй генерации появляется у личинок 12 мм, зубы второй генерации—у мальков 15 мм, заканчивается генерация к 26 мм. Коронка третьей генерации появляется у мальков 18 мм, зуб—у мальков 22 мм и заканчивается генерация к 37 мм. Коронка четвертой генерации появляется у мальков 26 мм, зуб—у мальков 32 мм, заканчивается генерация к 50 мм. Коронка пятой генерации появляется у мальков 48 мм, зуб—у мальков 50 мм, конец генерации не прослежен. Коронка шестой генерации появляется у мальков 56 мм.

Выпадение генераций имеет место и при смене зубов A<sub>III</sub>; так, например, у мальков 48 мм сохранился зуб третьей генерации (заканчивается генерация к 47 мм), коронка зуба, его замещающего, была пятой генерации; у малька 32 мм сохранился зуб третьей генерации (заканчивается вторая генерация к 26 мм), коронка его замещающего зуба была сильно развита и четвертой генерации.

Зубы первой генерации зуба A<sub>IV</sub> мною наблюдались у личинок 12 мм, когда были уже налицо все три зуба в ряду «А» (фиг. 2—A<sub>IV</sub>). Коронки появляются несколько раньше, наблюдались, однако, случаи, когда у личинок 12 мм были только коронки. Первая генерация длится до 16 мм и затем сменяется второй генерацией. Коронки второй генерации появляются у мальков 15 мм, зубы—у мальков 16 мм и заканчивается генерация к 26 мм. У всех последующих возрастных групп я ни разу не обнаружил зуба A<sub>IV</sub>. Судя, однако, по тому, что рудимент зуба A<sub>IV</sub> иногда встречается у взрослого сазана, зуб A<sub>IV</sub> сохраняется дольше того срока, который мною отмечен.

По форме зуб A<sub>IV</sub> первой генерации не отличается от зуба A<sub>III</sub> и только несколько меньше его размерами. Зуб второй генерации по форме похож на зуб первой генерации, но отличается большими размерами и длинной изогнутой шейкой зуба.

Обычно на обеих дужках встречаются зубы двух генераций, в отдельных случаях, когда имеет место выпадение какой-нибудь генерации, одновременно встречаются зубы трех генераций. При присутствии зубов двух генераций могут быть следующие положения: а) все три зуба на одной дужке одной генерации, на дужке другой стороны—другой генерации; например, у малька 51 мм на правой дужке были все зубы четвертой генерации, на левой—все зубы пятой генерации; б) на правой и левой дужке находятся зубы одной и той же генерации; например, у малька в 30 мм зуб A<sub>I</sub> на обеих дужках был третьей генерации, A<sub>II</sub>—второй генерации и A<sub>III</sub>—третьей генерации; в) на обеих дужках имеются зубы разных генераций для каждого зуба; например, у малька в 50 мм на правой дужке были зубы: A<sub>I</sub>—пятой генерации, A<sub>II</sub>—четвертой, A<sub>III</sub>—четвертой; на левой: зуб A<sub>I</sub>—четвертой генерации, A<sub>II</sub>—пятой и A<sub>III</sub>—пятой.

Все эти положения имеют место вследствие того, что каждый из зубов ряда «А» имеет свои сроки смены генераций.

Институт эволюционной морфологии  
им. акад. А. Н. Северцова  
Академии Наук СССР

Поступило  
16 VI 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. В. Гриб, Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., X, вып. 2 (1930). <sup>2</sup> В. В. Васнецов, Сб. пам. акад. А. Н. Северцова, I (1939).