

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

РАЗВИТИЕ ЖАБЕРНОГО И РОТОВОГО АППАРАТА СЕВРЮГИ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 11 VIII 1951)

Развитие висцерального аппарата, объединяющего органы дыхания и захватывания пищи, у осетровых рыб изучено далеко не полно; между тем, оно в значительной мере характеризует взаимоотношения организма и среды на ранних стадиях онтогенеза. В. Заленский⁽¹⁾, В. Паркер,⁽²⁾ А. Остроумов^(3, 4), А. Н. Северцов⁽⁵⁾ описали развитие висцерального скелета и мускулатуры у стерляди; работы С. Г. Крыжановского^(6, 7) дают схему преобразования в системе артериальных дуг в связи с функцией дыхания, общую для трех видов рода *Acipenser*.

Приведенные в настоящем сообщении данные позволяют уяснить развитие висцерального аппарата и изменение его функции по стадиям. Они относятся к онтогенезу севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) от выклева до перехода к активному питанию. Возраст отсчитывался от выклева из оболочек. В период инкубации эмбрионы развивались при средней температуре +20°, а далее при +21,6°.

Эмбрион севрюги вылупляется прежде, чем у него образуются висцеральные дуги, жаберные щели и рот; он долго питается запасами желтка и первые дни дышит посредством кровеносных сосудов желточного мешка.

Зачатки жабр появляются на жаберной крышке и на первой жаберной дуге в течение вторых суток. К этому времени первая жаберная щель уже образовалась (немного раньше образуется рот и эпителиальная складка брызгальца достигает покровов головы).

На третьи сутки формируется вторая жаберная щель и начинается образование жаберных лепестков на второй жаберной дуге.

На четвертые сутки происходит образование третьей жаберной щели и жаберных лепестков на третьей жаберной дуге.

На шестые сутки то же самое происходит в четвертой жаберной дуге, а на жаберных лепестках первых дуг появляются вторичные выросты, и они становятся перистыми.

На этой стадии отмечены сильные движения нижней челюсти и жаберных крышек, совпадающие в ритме с биениями сердца. Над верхней губой и в дорзальной стенке полости рта образуются эпителиальные складки, но при открывании рта верхняя челюсть еще не выдвигается.

На седьмые сутки складки эти становятся глубже, развито уже сочленение между челюстями и *symplectisum* гиоидных дуг, и верхняя челюсть способна выдвигаться.

На восьмые сутки прорезываются зубы, и личинка начинает активно питаться*. Данные по развитию скелета висцеральных дуг представлены в табл. 1.

У только что вылупившихся эмбрионов зачаток аддуктора нижней челюсти продолжается в зачаток *m. constrictor superficialis ventralis*, а в дорзальной части, где он слабее дифференцирован, сливается в зачаток

* При более высокой температуре воды переход к активному питанию наступает значительно раньше.

Развитие скелета висцеральных дуг северюги

Таблица 1

Возраст в сутках	Жаберные дуги						
	Челюстная дуга	Гигандная дуга	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
Вы- кле- в							
2	Скопление мезенхимы	—	—	—	—	—	—
3	Общий прохондральный зачаток	Скопление мезенхимы	—	—	—	—	—
4	Охрящевание в двух центрах небно-квадратный и мексель хрящ. Зачаток непарного скелетного элемента между мекдильными концами мексельных хрящей. В нижней челюсти появляются зачатки зубов	Прохондральная стадия развития подвеска hyoro-pharyngeal и передней части sorula (basihyale)	Прохондральная стадия развития сегатобраншиале, hyurobranchiale и basibranchiale соответствующей части sorula	—	—	—	—
5	В верхней челюсти появляются зачатки зубов и покровных костей pharyngeal, а в нижней — dental	Зачаток подвеска начинает охрящевать и сливается с хрящем слуховой капсулы. К концу 4-х суток ventro-laterальная часть охрящевшего подвеска начинает расширяться, hyoro-pharyngeal и передняя часть sorula (basihyale) охрящевает*. Наконец, охрящевает гиоид и начинается охрящевание supracleithrum и interpharyngeal	Охрящевание в центре зачатка сегатобраншиале. На месте hyurobranchiale и части sorula, соответствующей 1-му basibranchiale, находится молодой хрящ	К концу 4-х суток начинается охрящевать сегатобраншиале и hyurobranchiale и часть sorula, соответствующая basibranchiale второй жаберной дуги	—	—	—
5	Закладываются зубы под мандибулярными концами небно-квадратных хрящей. Образуются зачатки квадратно-гиомандибулярной и мандибуло-гиоидной связок	Формируется сочленение между подвеском и слуховой капсулой	Образуются зубы над hyurobranchiale. Появляются зачатки epibranchiale и нижнего pharyngeobran-chiale, на уровне которого в верхней стенке глотки закладываются зубы	К концу 5-х суток охрящевают сегатобраншиале и hyurobranchiale, а также часть sorula, соответствующая basibranchiale 2-й жаберной дуги	—	—	—

6	У мезодорзальных концов небно-квадратных хрящей закладываются покровные кости (interpharyngei)	Охрящевевают верхние и нижние rhangobranchialia. Закладываются покровные кости в глотке над rurobranchialia и basibranchialia и под нижними rhangobranchialia.	Образуется eribranchialia. Нижнее rhangobranchiale на мезохиальной стадии развития	К концу 6-х суток начинает охрящевать сегатобранчиале. Зачаток rurobranchiale и vobranchiale находятся на прохордальной стадии развития
7	Хорошо развито сочленение между челюстями и symplectisum	Закладываются связи между 1-м rurobranchiale и 2-м rurobranchiale.	Густое скопление мезенхимы на месте верхнего rhangobranchiale. Закладываются связи между 2-м и 1-м rurobranchialia	Зачаток rurobranchiale охрящевевает. Basibranchiale находится на несколько более ранней стадии развития
8	Прорезываются зубы	—	Верхнее rhangobranchiale начинает охрящевать	Закладывается eribranchiale с зачатком нижнего rhangobranchiale

Охрящевает ператрищелная 8-я жаберная дуга. Ее боковая часть находится на мезохиальной стадии развития

ток гиомандибулярного протрактора. В течение первых суток закладывается зачаток гиомандибулярного ретрактора. На вторые сутки наступает полное разделение зачаточного аддуктора и гиомандибулярного протрактора в дорзальной части.

К концу вторых суток в первой жаберной дуге различимы m. interarcualis ventralis и менее дифференцированный m. levator arcus branchialis.

На третьи сутки m. interarcualis ventralis и m. levator arcus branchialis закладываются и во второй жаберной дуге. Последняя мышца вытягивается кзади в направлении третьей дуги.

Через несколько часов образуется зачаток m. interarcualis ventralis в третьей жаберной дуге. В заднем отделе retractor hyomandibularis различима теперь часть, дающая начало m. opercularis.

На четвертые сутки зачаток m. levator arcus branchialis второй жаберной дуги вытягивается над остальными жаберными дугами, образуя общий зачаток дорзальной их мускулатуры и m. trapezius. В поджаберную область головы врастает парная закладка так называемой подъязычной мускулатуры, происходящей из нескольких сомитов. Передняя порция этой мускулатуры, охватывая с боков сердце, соединяется затем в одну мышцу — m. branchiomandibularis, которая вострально вновь разветвляется и достигает медиальных концов меккелевых хрящей. Начинаются подергивания нижней челюсти. В конце четвертых

* Охрящевание сарка, общей для глоточной и трех передних жаберных дуг, продвигается спереди назад.

суток закладываются *m. m. interarcualis ventralis* четвертых жаберных дуг. *M. branchio-mandibularis* теряет связь с остальной закладкой подъязычной мускулатуры. От последней вырастает следующая порция, дающая *m. m. coraco-arcuales anteriores*, от которых формируются связки, идущие к *hypohyalia* и *hypobranchialia* первых двух дуг. На пятые сутки закладывается *m. transversum ventralis* пятой жаберной дуги вместе с *m. constrictor oesophagi* и *m. m. coraco-arcuales posteriores*. Последние расположены по бокам сердца; иннервируются ветвью блуждающего нерва. (Судя по происхождению и иннервации, *m. m. coraco-arcuales posteriores* не гомологичны заднему отделу *m. coraco-arcuales communis* сельахий.) Гиомандибулярный протрактор и ретрактор прикрепляются к подвеску. Несколько позднее *m. adductor mandibulae* теряет связь с вентральным констриктором. *M. branchio mandibularis* прикрепляется теперь к *hypobranchiale* третьей жаберной дуги. *M. m. interarcuales ventrales* третьей пары жаберных дуг сходятся друг с другом и образуют *m. transversum ventralis*. На шестые сутки после выклева *m. m. interarcuales ventrales* четвертой пары жаберных дуг также сходятся друг с другом медиально, образуя поперечную мышцу. На этой стадии наблюдаются уже сильные ритмичные движения нижней челюсти и жаберных крышек, соответствующие по частоте биениям сердца.

Как мы видим, мускулатура висцерального аппарата закладывается ранее скелета и развивается прежде всего в переднем отделе. Хрящи в челюстной дуге закладываются одновременно, но в гиоидной и жаберных дугах наблюдается определенная последовательность развития элементов, причем задние дуги отличаются меньшей расчлененностью (см. табл. 1). К началу жаберного дыхания происходят важные изменения в сосудистой системе. Вентральный отрезок мандибулярной дуги аорты редуцируется до исчезновения, и кровь поступает в дорзальную ее ветвь уже не непосредственно из сердца, а по гиомандибулярной комиссуре из гиоидной жабры, т. е. голова снабжается кровью, окисленной в жаберных лепестках. Подвижность челюстной дуги на этих стадиях служит исключительно для дыхания. Смена воды в ротовой и жаберной полости достигается чередующимся расширением и сжатием. Жаберная крышка очень мало прикрывает жаберные лепестки, особенно в дорзальной части, и не может действовать в качестве всасывающего насоса.

Что касается жаберных дуг, то *m. m. adductores* у севрюги вообще отсутствуют (лишь много позднее заключается *m. adductor* 4-й жаберной дуги, происходящий от ее же леватора), а *m. m. levatores* незначительны и могут играть лишь ничтожную роль в движениях жаберного аппарата на этих стадиях. Плавательные движения, бывшие вначале совершенно необходимыми для смены воды у жаберных лепестков, сохраняют, повидимому, большое значение для дыхания и при более развитом висцеральном аппарате. При остановке у дна, они заменяются боковыми движениями головы и извивами всего тела. Приспособление челюстей к захватыванию пищи наступает тогда, когда устанавливается подвижное сочленение между челюстной и гиоидной дугами и образуются глубокие складки кожи вокруг верхней челюсти.

К этому же моменту прорезываются зубы, а полость брызгальца прорывается наружу. С образованием выдвигающего рта личинка начинает активно питаться и переходит к придонному образу жизни.

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
16 IV 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. В. Заленский, Тр. Об-ва естествоисп. Казанск. ун-та, 7, в. 3, 1 (1878—1880). ² W. K. Parker, Phil. Trans. Roy. Soc. London, 173, 139 (1882). ³ А. А. Остроумов, Zool. Anz., 30, № 8/9, 275 (1906). ⁴ А. А. Остроумов, *ibid.*, 30, № 16, 495 (1906). ⁵ А. Н. Северцов, Acta Zool., 9, № 1—2, 193 (1928). ⁶ С. Г. Крыжановский, Тр. Лабор. эвол. морф., 1, в. 2, 1 (1933). ⁷ С. Г. Крыжановский, Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., 58 (1934).