

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

РАЗВИТИЕ ЖАБР И КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА СЕВРЮГИ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 20 VI 1952)

Развитие жабр и кровеносных сосудов жаберной области у осетровых мало изучено. Знание же их развития необходимо для выяснения филогенетических взаимоотношений, а также для понимания экологических особенностей разных видов, потому что кровообращение жаберного аппарата теснейшим образом связано с одной из основных функций организма, а именно, с функцией дыхания.

А. А. Остроумов (1) изучал эмбриональное и постэмбриональное развитие сосудов у стерляди. А. Н. Северцов (2), также у стерляди, проследил развитие жабр и жаберных сосудов. С. Г. Крыжановский (3, 4), исследуя развитие сосудов жаберно-челюстного аппарата рыб, дал типы кровоснабжения по стадиям развития для различных групп рыб, в том числе и для осетровых.

Задачей этой работы было исследование развития жабр и жаберно-челюстных сосудов у севрюги. Зародыши и личинки севрюги содержались в садках в Волге при температуре от +20 до +24°. Раньше всех остальных сосудов висцерального аппарата закладываются мандибулярные дуги аорты. Они функционируют у зародыша еще до выклева. Мандибулярные дуги соединяются с корнями аорты и между собой под передним концом хорды, образуя *sinus cephalicus*. От него вперед и вентрально продолжают парные сосуды — церебральные артерии. В течение первых суток после выклева *sinus cephalicus* редуцируется и мандибулярные дуги аорты разъединяются.

Гиоидная дуга аорты закладывается не одновременно по всей длине; вначале развивается ее верхняя часть, соединяющаяся с мандибулярной дугой аорты посредством гиомандибулярной комиссуры. На брюшном конце мандибулярной дуги аорты образуется выступ, соединяющийся впоследствии с нижней половиной гиоидного сосуда. Гиомандибулярная комиссура во многих случаях обнаруживается очень рано (3, 4); но иногда ее трудно или вовсе невозможно найти и на гораздо более поздних стадиях развития, после образования полной гиоидной дуги аорты и даже после того, как образуется первая жаберная дуга аорты, которая тоже сначала развивается в верхней части, а позднее соединяется с брюшной аортой. На стадии, когда образовалась первая жаберная дуга аорты, зародыши севрюги вылупляются из оболочек.

Первые дни личинки дышат посредством сети кровеносных сосудов желточного мешка. Имеющиеся дуги аорты проводят кровь из сердца в голову и тело личинки. Вскоре после выклева у личинок прорывается рот и первая жаберная щель. На гиоидной и первой жаберной дуге

аорты образуются выросты — зачатки сосудов будущих жаберных лепестков. На гиоидной дуге развивается только один ряд жаберных лепестков и, соответственно, гиоидная дуга аорты дает только один ряд выростов. На жаберных дугах у севрюги зачатки сосудов жаберных лепестков образуются так же, как это описано А. Н. Северцовым (2) для стерляди. На наружной стороне каждой жаберной дуги аорты развиваются петли сосудов путем попарного слияния отходящих от нее выростов. В местах срастания каждой пары выростов образуются зачатки сосудов, которые затем сливаются в продольный сосуд, параллельный дуге аорты, соединяющий петли сосудов друг с другом. Этот продольный сосуд является верхней частью жаберного приносящего сосуда, нижняя часть которого образуется из брюшного отрезка жаберной дуги аорты. Из спинной части жаберной дуги аорты развивается выносящий сосуд, разветвляющийся на нижнем конце. Несколько позже оба конца выносящих сосудов соединяются между собой, образуя петлю вокруг *m. interarcualis ventralis*. Выросты гиоидной дуги аорты, срастаясь между собой, образуют спинную часть гиоидной артерии. Гиоидная дуга аорты ниже гиомандибулярной комиссуры начинает разделяться на приносящий и выносящий сосуды. При этом комиссура между мандибулярной и гиоидной дугами аорты остается соединенной с той частью гиоидной дуги, из которой развивается выносящий гиоидный сосуд, постепенно образующий вместе с выносящими сосудами жаберных лепестков сосудистую сеть в жаберной крышке. Гиомандибулярная комиссура на этой стадии хорошо развита, и при прижизненном наблюдении в ней легко проследить ток крови из гиоидного сосуда в мандибулярную дугу аорты. На предыдущих стадиях эта комиссура гораздо уже, и кровь по ней течет в обратном направлении — из мандибулярной дуги аорты в гиоидную.

Одновременно с разделением жаберных дуг аорты на приносящие и выносящие сосуды образуются зачатки жаберных лепестков, в них вдаются петли сосудов и они начинают функционировать как органы дыхания. Это происходит на вторые сутки после вылупления, когда сеть сосудов желточного мешка начинает сокращаться. В гиоидной дуге и в первой жаберной дуге разделение на приносящие и выносящие сосуды и образование жаберных лепестков происходит почти одновременно (в гиоидной несколько раньше). На остальных дугах жаберные лепестки развиваются в следующей последовательности: на второй, затем на третьей и, наконец, на четвертой дуге. На пятой жаберной дуге жаберные лепестки не развиваются вовсе.

Ко времени разделения гиоидной дуги аорты на приносящий и выносящий сосуды мандибулярная дуга аорты, которая на стадии вылупления была самым мощным сосудом, начинает утончаться в вентральной части и становится много тоньше гиоидных сосудов. На брюшной стороне личинки, где раньше мандибулярный и гиоидный сосуды были непосредственно соединены друг с другом, образуется новая комиссура по мере увеличения расстояния между ними при сужении мандибулярного сосуда. Несколько позже эта комиссура соединяет мандибулярный сосуд с выносящими артериями гиоидной дуги. Мандибулярный сосуд, который в начальных стадиях развития соединялся с корнем спинной аорты под некоторым углом, все более вытягивается в ростральном направлении, и, наконец, ложится параллельно корню аорты. Впереди, где он связан с корнем аорты, от него отходит ветвь, идущая в глаз, — *a. ophthalmica* *.

К концу третьих или началу четвертых суток после выклева можно заметить первые движения частей висцерального аппарата — редкие по-

* До этой стадии развития глаз снабжался артериальной кровью только от *a. optica*, отходящей от церебральной артерии.

дергивания нижней челюсти. Затем начинаются движения зачаточных жаберных крышек. Через несколько часов движения нижней челюсти и жаберных крышек становятся более частыми и ритмичными, совпадая по частоте с биениями сердца. Мандибулярная дуга аорты теряет связь с брюшной аортой и соединяется с выносящими сосудами первой жаберной дуги. С этого момента мандибулярная дуга аорты становится мандибулярной артерией. На этой стадии развития она дает ряд производных сосудов. От ее медио-вентральной части отходит небольшая веточка к передней парной части — *m. branchio-mandibularis*, анастомозирующая с такой же веточкой другой стороны личинки и направляющаяся затем вперед к нижней челюсти. Ниже гиомандибулярной комиссуры от мандибулярной артерии развиваются еще две веточки, одна — идущая вдоль мандибуло-гиоидной связки к меккелеву хрящу, и другая, которая сначала огибает *symplectisum* и сопровождает мандибулярную артерию в дорзальном направлении, а потом поворачивает вперед к *m. adductor mandibulae*. После этих ответвлений мандибулярная артерия, ставшая очень тонкой, соединяется с гиомандибулярной комиссурой.

От спинной части выносящего гиоидного сосуда развивается орбитальная артерия, которая затем разветвляется вдоль верхне- и нижнечелюстных нервов.

К началу активного питания происходит прорыв брызгальца и начинает развиваться спиракулярная жабра. От спинной части мандибулярной артерии отходят выросты в зачатки ее лепестков. Брюшная часть мандибулярной артерии в том месте, где она идет под *scapulohyale*, дает ответвления в *m. constrictor superficialis*. Веточка мандибулярной артерии, идущая к *m. adductor mandibulae*, распадается на мелкие сосуды, которые соединяются с выростами нижнечелюстной ветви орбитальной артерии. От спинной части гиоидного выносящего сосуда отходят веточки в *m. retractor hyomandibularis*. В том отрезке, где гиоидный выносящий сосуд идет под подвеском, и до места отхода орбитальной артерии он предельно тонок. В месте ответвления орбитальной артерии он расширяется и затем соединяется с корнем спинной аорты. На этой стадии развития на боковых поверхностях жаберных лепестков первых двух жаберных дуг уже имеются поперечные складки, увеличивающие дыхательную поверхность лепестков.

На ранних стадиях развития жаберного аппарата жаберные лепестки гиоидной и жаберных дуг совершенно открыты. В дальнейшем основания лепестков гиоидной дуги постепенно прикрываются нарастающей складкой кожи — зачатком жаберной крышки. Она развивается довольно медленно, и к началу активного питания личинки лепестки оперкулярной полужабры еще открыты до половины их длины. Еще менее прикрыты лепестки жаберных дуг. Жаберная крышка у старших личинок закрывает оперкулярную полужабру приблизительно через 2 недели после выклева. У месячного малька жаберная крышка еще не доходит до плечевого пояса в верхней части, где остается значительное отверстие, в котором видны кончики жаберных лепестков.

Лепестки первых жаберных дуг становятся складчатыми перед началом активного питания, а на жаберной крышке еще позднее. Только через три недели после выклева самые крупные лепестки гиоидной полужабры становятся складчатыми у основания.

Никакой замены наружных жабер внутренними в развитии себрюги не происходит; так же как указывал еще А. Н. Северцов для стерляди⁽⁶⁾, не происходит и резорбции жаберных лепестков. Имеет место лишь постепенное закрывание лепестков нарастающей жаберной крышкой. В связи со сказанным утверждение о замене наружных жабер внутренними^(3, 4) оказывается неверным. Совсем ошибочным оказывается утверждение о резорбции наружных жабер как провизорных личиночных.

органов; тем более, если эта резорбция рассматривается (5) как один из признаков метаморфоза, якобы имеющего место в онтогенезе северюги.

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

Поступило
27 V 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Остроумов, Zool. Anz., 32, No. 44, 404 (1907). ² А. Н. Северцов, Собр. соч., 4, 1948, стр. 226. ³ С. Г. Крыжановский, Тр. Лабор. эвол. морф., 1, в. 2, 1 (1933). ⁴ С. Г. Крыжановский, Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., 58 (1934). ⁵ В. И. Олифан, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 56 (1945). ⁶ А. Н. Северцов, Собр. соч., 4, 1948, стр. 231.