

Н. И. ДРАГОМИРОВ

**РАЗВИТИЕ КОЖНЫХ РЕЦЕПТОРОВ НА НИЖНЕЙ СТОРОНЕ
ГОЛОВЫ У ЛИЧИНОК ОСЕТРА, ПЕРЕХОДЯЩИХ К ПРИДОННОМУ
ОБРАЗУ ЖИЗНИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 21 IV 1954)

В конце периода желточного питания личинки осетровых рыб оседают на дно, у них появляется положительное отношение к субстрату и развиваются рефлексy, приводящие к поискам корма на дне (¹, ²). В это время на нижней стороне головы образуется комплекс рецепторных органов. Связывая новое отношение к окружающей среде с развитием организма, естественно прежде всего обратить внимание на возрастные изменения этих органов. В настоящем сообщении приведены данные о ходе их развития у личинок осетра *Acipenser güldenstädti* Br.

У личинок, развивавшихся после вылупления из икры при 15,8—18,9°, перелом поведения наступил на 7-й день. Они стали реже всплывать, начали лнуть к поверхности субстрата и передвигаться, медленно скользя брюшком по дну.

Ростральная часть головы еще коротка. Усики толстые, почти цилиндрической формы, сидят на середине расстояния между передним краем головы и ртом, направлены назад и концами налегают на переднюю губу. На нижней (передней) стороне и по бокам на них много крупных, во всю толщину эпидермиса, тесно расположенных вкусовых почек, наиболее развитых на нижней стороне, в особенности на выступающих вперед усиках средней пары, а также латерально на боковых усиках. Своим основанием почка вдается в подкожную соединительную ткань и связана с пучком нервных волокон, а верхушкой приходится вровень с наружной поверхностью эпидермиса; апикальный отдел только намечается, безъядерные концы клеток еще коротки (рис. 1 а на вклейке). В иннервации усиков участвуют г. maxillaris п. V со многими разветвлениями и г. palatinus п. VII, толстые стволы которого проникают в усик у основания сзади и тянутся в верхней половине, между стержнем усика и кожей.

На передней губе рта вкусовые почки зачаточны, а на лопастях задней губы развиты в такой же степени, как на усиках, или даже более дифференцированы. Губные почки иннервируются ветвями п. VII, отходящими сзади от той же части ганглия, что и ветвь, идущая к усикам.

При рассматривании поверхности кожи снизу на роструме заметны два ряда мелких, но отчетливых продольных углублений в эпидермисе в виде коротких черточек с правильными интервалами; они идут от переднего края головы к усикам средней пары, огибают основания боковых усиков и переходят впереди от рта на бока головы, т. е. расположены на месте будущих инфраорбитальных каналов. На срезах видно, что углубления ограничены наружным слоем эпидермиса, который прерывается в тех местах, где базальный слой принял характер нейроэпителия с рецепторными и опорными клетками (рис. 2 а, б). Эти нейроэпителиальные образования, дающие начало сенсорным холмикам будущих каналов,

имеют форму пластинок, высота которых равна толщине базального слоя эпидермиса; на продольном срезе насчитывается 5—7 рецепторных клеток, а на поперечном только две. Каждая пластинка связана нервным стволиком с г. *buccalis* п. VII (рис. 2 а). Открытая снаружи поверхность нейроэпителия, находящаяся на дне неглубокой узкой впадины в наружном слое эпидермиса, несет короткие штифтики или щетинки. Только спереди на голове эти рецепторы зачаточны и покрыты наружным слоем эпидермиса; закладка нейроэпителия, принимающая здесь поперечное направление, образуется в контакте с нервом г. *buccalis* п. VII, который на своем конце прилегает к эпидермису и до половины погружен в базальный слой.

Из базального слоя эпидермиса образуются также нейроэпителиальные фолликулы (рис. 3) — зачатки органов, характерных для осетровых рыб, но не имеющих определенного названия (их называют слизевыми сумками, нервными и кожными мешками, чувствительными ямками). На нижней стороне головы они расположены в числе нескольких десятков, усеивая большую часть поверхности от переднего края рострума до углов рта за исключением продольной срединной полосы, суживающейся в области усиков и расширяющейся у самого рта. На рассматриваемой стадии у осетра наиболее развитые фолликулы рострума имеют вид толстостенных замкнутых пузырьков с расположенной у дистального полюса полостью (рис. 3 а). На внутренней поверхности бывают различимы многочисленные тонкие реснички; рецепторные клетки еще мало отличаются от опорных; будущая рецепторная поверхность обращена к полости, отделенной от наружной среды и собственной стенкой фолликула, и наружным слоем эпидермиса. Встречаются и компактные еще зачатки фолликулов в виде вогнутых утолщений базального слоя эпидермиса. Фолликулы тоже связаны нервными стволиками с г. *buccalis* п. VII.

Позади рта справа и слева находится нижняя часть гиомандибулярного ряда сенсорных пластинок, сходных по структуре и по степени дифференцировки с ростральными, расположенных, как и те, с правильными интервалами и тоже открытых снаружи, так как наружный слой эпидермиса, примыкая к нейроэпителию, образует узкую впадину. Непосредственно перед ними различим параллельный, более короткий, не идущий вперед по нижней челюсти ряд слабо развитых нейроэпителиальных фолликулов. Эти пластинки и фолликулы иннервированы веточками г. *mandibularis externus* п. VII.

Вдоль жаберной крышки спускается переходящий и на ее нижнюю сторону ряд фолликулов, местами двойной, так как они чередуются в шахматном порядке. Эти оперкулярные фолликулы иннервируются от г. *opercularis* п. VII. Они несколько опережают в развитии фолликулы предротовой, ростральной области; у некоторых дистальная стенка еще сплошная, у других уже образовалось устье, но края его еще сомкнуты или только начинают раздвигаться.

Наконец, у межжаберного промежутка на нижней стороне головы развиваются рецепторы, относящиеся к метамеру первой жаберной дуги, так как их иннервирует г. *posttrematicus* п. IX, проходящий по этой дуге. Эпидермис образует здесь неглубокие круглые ямки с валиком, примыкающие одна к другой и расположенные справа и слева в короткий ряд по прямой под углом около 45° к плоскости симметрии личинки. В ряду бывает 3—4, до 5 ямок, причем задние (медиальные) наиболее развиты. Иногда закладка представлена всего двумя ямками, причем передняя меньше задней, или даже одной, задней (медиальной) по положению. На срезах видно, что вся толща эпителия на месте ямки, за исключением валика, в образовании которого принимает участие наружный слой эпидермиса, состоит из нейроэпителия, приближающегося по степени дифференцировки к нейроэпителиальным пластинкам рострума и нижней челюсти (рис. 4 а).

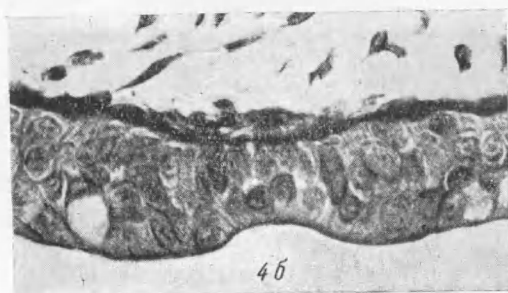
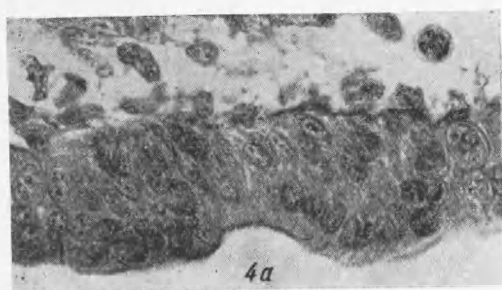
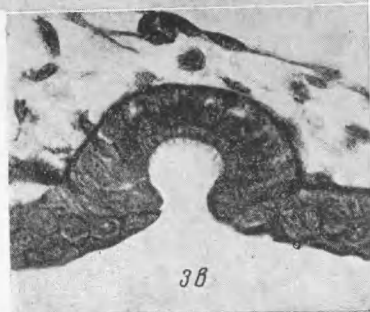
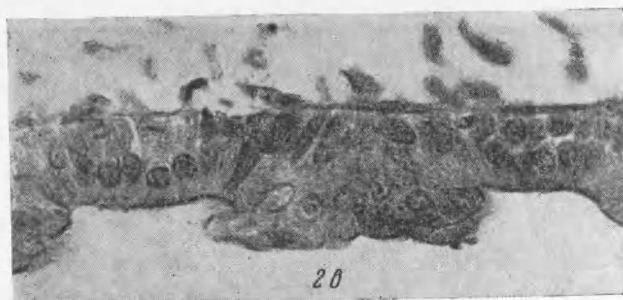
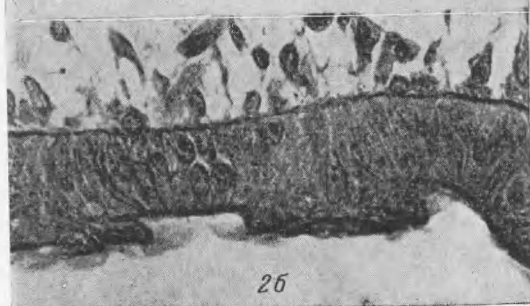
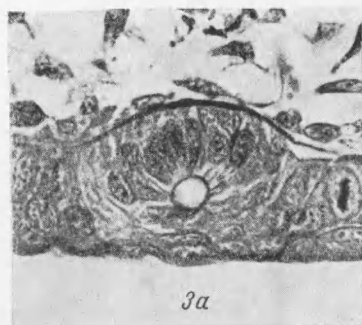
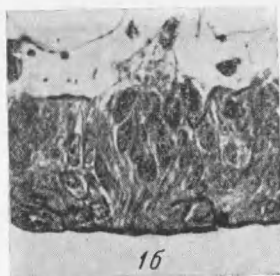


Рис. 1—4

У личинок 8-дневного возраста на нижней стороне рострума уже встречаются фолликулы, открывающиеся наружу узкой порой.

На 10-е сутки личинки начали схватывать и заглатывать живой корм. Рострум заметно вырос; расстояние от основания усиков до рта вдвое больше, чем до переднего края головы, и усики теперь не достигают до передней губы, хотя стали длиннее. На передней губе образовались вкусовые почки. Форма усиков изменилась, они постепенно суживаются к концу. Вкусовые почки уже хорошо развиты, грушевидной формы, суженные в дистальной трети, где нет клеточных ядер и длинные концы клеток сомкнуты в пучок (рис. 1 б — почка усика, в — почка задней губы). Фолликулы в большинстве открыты, с широкой порой или устьицем; в эпителиальной стенке отчетливо дифференцированы многочисленные рецепторные клетки, расположенные в один слой, и вклинивающиеся между ними базальные клетки; на внутренней поверхности, в полости, торчат длинные прямые реснички (рис. 3 б, в). Сенсорные пластинки (рис. 2 в) почти не изменились; пластинки рострума находятся теперь на дне неглубокой бороздки — щелевидного впячивания кожи. Ямки поджаберной области (рис. 4 б) тоже мало подвинулись в развитии. И в дальнейшем, в течение многих дней сенсорные пластинки и ямки остаются в том же состоянии.

Пластинки гиомандибулярного ряда, в том числе и самые нижние, по-видимому, начинают функционировать в качестве поверхностных рецепторов кожи, воспринимающих движение и отраженные колебания воды, очень рано. У 5-дневных личинок, когда перед усиками и по бокам от них сенсорные пластинки только формируются в продольном утолщении базального слоя эпидермиса и у каждого зачатка образуется полость, не сообщающаяся еще с наружной средой, а дифференцировка нейроэпителиальных ямок поджаберной области только начинается, — на нижней челюсти пластинки развиты в такой же степени, как у 7-дневных и старших личинок. У личинок 6-дневного возраста, за сутки до перелома в образе жизни, и пластинки, расположенные снизу на роструме, уже открыты и дифференцированы; они короче, чем у личинок, осевших на дно, с меньшим числом рецепторных клеток, но уже образуют щетинки на наружной поверхности.

Прямых доказательств участия пластинок и ямок в рецепции в это время нет. Но Н. Н. Дислер⁽³⁾, изучавший развитие органов латеральной системы у севрюги с применением прижизненного окрашивания метиленовой синью, отмечает окрашивание нервов и рецепторов на голове, а также реакцию личинок на слабые токи воды, на довольно ранних стадиях (раньше рассматриваемого здесь оседания на дно).

Нейроэпителиальные фолликулы, по своему положению и иннервации дополняющие сенсорные пластинки системы каналов, будучи качественно иными рецепторами, со временем развиваются далее, углубляясь и усложняясь образованием дивертикулов; на роструме старших личинок, мальков и взрослых рыб они занимают большую площадь. У личинок, начинающих искать корм, фолликулы явно готовы к рецепторной функции, а у младших, переходящих к придонному образу жизни, не только замкнуты и изолированы от внешней среды, но и недостаточно дифференцированы. Такие же отношения найдены у личинок осетра, выведенных из икры от других производителей, развивавшихся при более низкой температуре и осевших на дно на 11-й день. У личинок севрюги *A. stellatus* Pall., когда наступает переход к придонному образу жизни, фолликулы рострума начинают открываться, но еще слабо дифференцированы (просмотрены личинки из двух серий). У личинок шипа *A. nudiventris* Lov. эти органы особенно сильно развиты и с медиальной стороны от каналов более многочисленны, чем у осетра, в частности и спереди от усиков. У личинок лопатоноса *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* (Bogd.), добывающих корм, лежа на дне и передвигаясь по дну, фолликулы, на-

против, рудиментарны и среди рецепторов преобладают вкусовые почки, развитые и впереди от усиков ⁽⁴⁾.

Отсюда ясно, что значение фолликулов в личиночной жизни у осетровых непостоянно и что у осетра, как и у других видов, переход к придонному образу жизни не определяется их развитием.

Наружные вкусовые почки у осетра во множестве образуются к тому времени, когда наступает оседание личинок на дно. У 6-дневных личинок на усиках уже есть почки с слабо дифференцированным апикальным концом, который, прободая эпидермис, достигает наружной поверхности; но их еще мало, потому что зачатки усиков еще коротки, развиты лишь в дистальной части. Такие же почки есть и на задней губе рта. У осевших, 7-дневных личинок обе пары толстых усиков, прикрывающих значительную часть предротовой области головы, густо усеяны снизу молодыми почками, которые, вероятно, доставляют личинке сильные, хотя и мало еще дифференцированные ощущения. В это время личинки еще не проявляют вкусовых реакций, не трогают или избегают кормовых объектов, но их привлекает твердый субстрат, даже чистая поверхность стекла, металла и т. д.

А. С. Догель ⁽⁵⁾ нашел во вкусовых почках на усиках и губах у осетровых рыб нервные окончания, такие же как в эпидермисе (кроме связи почек с вкусовым нервом). Повидимому, эти почки не только приспособлены к восприятию химических раздражений, но являются одновременно и тактильными органами ⁽³⁾.

Развитие усиков можно рассматривать как образование органов, в которых усиливается, локализуется и дифференцируется чувствительность кожи к механическим и химическим раздражениям. Иннервирующие их ветви тройничного (V) и лицевого (VII) нервов значительно развиты уже у только что вылупившихся личинок. Концевые веточки г. palatinus п. VII проникают в эпителий предротового железистого утолщения, где впоследствии образуются усики, что, вероятно, связано с нервной регуляцией экскреторной деятельности железы вылупления, а г. maxillaris п. V иннервирует покровы в обширной предротовой области головы.

Данные морфологии развития недостаточны, чтобы учесть возрастные изменения чувствительности эпидермиса, которая может иметь большое значение, в особенности у личинок переходного возраста, когда личинки прижимаются брюшком к субстрату.

Вопрос об изменениях в центральной нервной системе и о дифференровке проводящих путей тоже требует специального исследования.

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

Поступило
20 IV 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. И. Драгомиров, Тр. Инст. морфол. животн. АН СССР, 10, (1953).
² Н. И. Драгомиров, ДАН, 93, № 4 (1953). ³ Н. Н. Дислер, Тр. Инст. морфол. животн. АН СССР, 1 (1949). ⁴ Н. И. Драгомиров, О. И. Шмальгаузен, ДАН, 85, № 6 (1952). ⁵ A. S. Dogiel, Arch. mikrosk. Anat., 49, 769 (1897).