Доклады Академии наук СССР
1955. Том 100, № 2

ЭМБРИОЛОГИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

РАЗВИТИЕ ЖАБЕР У ЛИЧИНОК ВОЛЖСКОГО ОСЕТРА

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 5 XI 1954)

Изучение личиночного развития осетровых рыб в настоящее время имеет большое значение в связи с необходимостью разработки наиболее благоприятных условий их выращивания. С этой точки зрения представляет особый интерес развитие дыхательной системы. Однако изучена она далеко недостаточно. Данная работа касается развития жабер волжского осетра.

Развитие жабер изучалось у личинок волжского осетра, полученных из икры от текучих самок, выловленных на нерестилище ниже Саратова в 1950 и 1952 гг. Икра инкубировалась в аппаратах Чаликова, в них же проводилось выращивание личинок. Инкубация продолжалась 6 суток при средней температуре 15,3°. От вылупления до активного питания личинки выращивались при температуре от 15,8 до 18,9°.

Личинки осетра вылупляются из оболочек на стадии, когда жаберный аппарат еще зачаточен. У выклюнувшихся личинок не только нет жаберных нитей хотя бы в зачатке, но нет и жаберных щелей. Дыхание личинок на ранних стадиях осуществляется посредством кровеносных сосудов, густо покрывающих поверхность желточного мешка ([1]). Эта сеть сосудов развивается и начинает функционировать у эмбрионов до вылупления их из оболочек. После вылупления периодические плавательные движения облегчают газообмен. Образование висцеральных щелей и ротового отверстия началось на вторые сутки после вылупления. Сначала открывается рот, вслед за этим образуется первая жаберная щель (между первичными гиоидной и первой жаберной перегородками). Затем последовательно прорываются следующие три жаберные щели. Полость брызгальца (спиракулярная щель) прорывается к началу активного питания личинок. Позже всех висцеральных щелей уже у активно питающихся личинок прорывается пятая щель.

Перегородки между жаберными щелями (первичные жаберные перегородки) имеют неодинаковую величину; перегородка, на которой развивается первая жабра,— самая крупная, следующие меньше и последняя, самая малая, причем задние смещены в дорсальном направлении. Последняя щель по положению соответствует дорсальному отделу предыдущих. Спиракулярная щель редуцирована еще сильнее, чем пятая, и расположена также в дорсальной части жаберного аппарата. Зачатки жаберных нитей появляются на передних жаберных перегородках несколько позже прорыва соответствующих висцеральных щелей, а на задних — раньше. Так, к концу вторых суток по вылуплении вслед за образованием первой жаберной щели появляются зачатки нитей оперкулярной полужабры, а в начале третьих суток — первого ряда нитей первой жабры (при средней температуре 17,1°).

В оперкулярной полужабре передний ряд лепестков редуцирован, и на ней образуются только зачатки нитей заднего ряда (почему ее и принято называть полужаброй). В первой жабре сначала появляются, как

уже сказано, зачатки нитей переднего ряда, а зачатки жаберных нитей заднего ряда (на задней боковой поверхности первичной жаберной перегородки) образуются значительно позже, после прорыва висцеральной щели между первой и второй первичной жаберной перегородкой. Это относится и к другим жабрам; в задних жабрах разница во времени между появлением зачатков переднего и заднего рядов еще больше, чем в передних.

Впереди оснований зачаточных оперкулярных нитей (к концу 3 суток) образуется кожная складка, которая медленно разрастается кзади, образуя край жаберной крышки. К концу 5 суток после вылупления, когда жаберные нити обоих рядов образовались уже на первых двух жаберных перегородках, а на третьей появляются зачатки нитей переднего ряда, край жаберной крышки начинает прикрывать основания оперкулярных лепестков, уже уплощенных к этому времени. С этого возраста первые жабры обгоняют в развитии оперкулярную полужабру. Величина и количество жаберных лепестков первых жабер увеличивается. Зачаточная жаберная крышка с оперкулярными лепестками, первая и вторая жабры до этой стадии развития совершенно неподвижны. Однако ток воды непрерывно поступает через рот и выходит из-под жаберной крышки. Этот ток воды обусловлен действием ресничек, имеющихся в эпителии рта и на жаберных дугах *.

В возрасте 6 суток после вылупления (при средней температуре 17,1°), когда личинки уже довольно хорошо плавают в толще воды, хотя периодически ложатся на дно, начинаются первые движения висцерального аппарата. Эти движения начинаются редкими подергиваниями нижней челюсти. Затем движения рта становятся все более частыми, хотя продолжают некоторое время оставаться аритмичными и имеют разную интенсивность. В это время уже можно наблюдать и движения жаберных крышек. Они совершаются с той же частотой, что и движения нижней челюсти. Движения рта и жаберных крышек, вначале более редкие, чем биение сердца, делаются все более частыми, пока, наконец, не достигнут совпадения в ритме с пульсацией сердца.

Личинки с установившимися движениями висцерального аппарата в возрасте 7 суток после вылупления (при средней температуре 17,1°) оседают на дно и почти не всплывают. С этого времени личинки постоянно держатся на дне. В первой жабре в это время начинается морфологическая и гистологическая перестройка жаберных лепестков. На жаберных лепестках первого ряда, начиная от основний, появляются бугорки. Эти бугорки впоследствии уплощаются и превращаются в поперечные складочки — вторичные лепесточки, увеличивающие дыхательную поверхность жабры. Этот процесс образования складчатости лепестков вскоре начинается и в лепестках заднего ряда первой жабры, а затем и в остальных жабрах. Ко времени перехода личинок на активное питание (с конца 10 суток при средней температуре 17,5°) зачатки вторичных лепесточков есть на лепестках обоих рядов первой и второй жабер и на лепестках первого ряда третьей жабры.

Между обоими рядами лепестков первой жабры начинает расти эпителиальная перепонка, соединяющая их между собой, и жаберные лепестки из свободных постепенно превращаются в прикрепленные; только дистальная треть лепестков остается свободной. Позже то же самое происходит и в остальных жабрах. Лепестки оперкулярной полужабры теперь значительно менее развиты, чем лепестки первых жабер. Количество лепестков оперкулярной полужабры меньше, чем в позадилежащих жабрах.

Через 6 дней после начала активного питания (на 16 сутки после вылупления) у личинок в оперкулярной полужабре наблюдается свое-

* Впервые этот факт был отмечен В. И. Стрелковским в его диссертации (2).

образный способ увеличения числа лепестков, который до сих пор для рыб не был отмечен. Между довольно широко расставленными и немногочисленными лепестками оперкулярной полужабры появляются зачаточные жаберные бугорки, из которых развивается вторая генерация нитей, и вскоре число лепестков оперкулярной полужабры удваивается. Затем их число продолжает увеличиваться благодаря образованию новых зачатков на дорсальном конце ряда (см. рис. 1). Образование складчатости на лепестках оперкулярной полужабры наблюдается сначала в лепестках первой генерации, а затем и в лепестках второй генерации. В возрасте $1^1/_2$ мес. после вылупления в оперкулярной полужабре насчитывается не менее 60 лепестков. Среди них почти все лепестки первой генерации, кроме самых молодых дорсальных, и лепестки второй генерации в средней части ряда уже складчаты. При этом лепестки второй генерации еще несколько короче лепестков первой генерации.

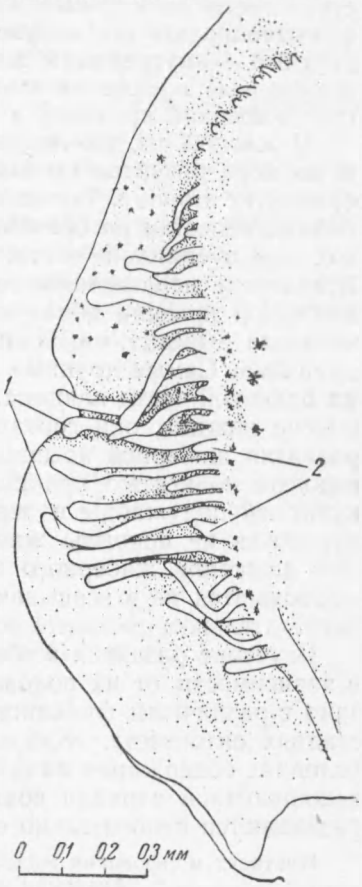


Рис. 1. Первая (*1*) и вторая (*2*) генерации лепестков оперкулярной полужабры личинки осетра

У мальков осетра в оперкулярной полужабре можно заметить образование такой же эпителиальной складки, как и в жабрах. Но эта складка вскоре прирастает к жаберной крышке и становится неразличимой. Наличие этой складки под жаберной крышкой у мальков осетра противоречит установившемуся мнению о происхождении жаберной крышки из наружной перегородки оперкулярной полужабры.

Развитие спиракулярной полужабры протекает еще более замедленно, чем оперкулярной. В противоположность костистым рыбам, у которых спиракулярная полужабра развивается рано ([3]), у осетровых последняя закладывается поздно. Она снабжается артериальной кровью из выносящей системы оперкулярной полужабры и не функционирует, как истинная жабра. Спиракулярная полужабра начинает развиваться одновременно с прорывом брызгальца — только к началу активного питания личинок. Как и оперкулярная полужабра, спиракулярная полужабра состоит из одного ряда лепестков. Этот ряд расположен на передней стенке спиракулярной щели и представляет собой ряд, гомодинамный заднему ряду лепестков полной жабры (это видно и по расположению сосудов в этой полужабре). У мальков в возрасте 1 мес. после вылупления спиракулярная полужабра состоит из немногих (около 10) уплощенных, но еще простых лепестков. Однако вскоре на этих лепестках появляются первые бугорки, из которых постепенно развиваются складочки, и лепестки спиракулярной полужабры становятся перистыми *.

Как и у личинок севрюги ([5]), край жаберной крышки у личинок осетра развивается очень медленно и прикрывает жаберные лепестки

* Строение спиракулярной полужабры малька напоминает описанное в работе М. А. Бойно-Родзевич ([4]) строение краевых частей жабер взрослых осетровых. А именно, приносящий сосуд полужабры лежит не у оснований лепестков, а значительно латеральнее.

поздно. В своей дорсальной части жаберная крышка укорочена и не закрывает околожаберную полость даже у больших мальков осетра. У севрюги жаберная крышка еще более укорочена, чем у осетра. Вследствие этого личиночные жабры осетра, как и севрюги, долгое время функционируют как наружные жабры. Никакой резорбции и замены их другими — внутренними жабрами — в процессе развития не происходит; личиночные жабры постепенно дифференцируются, прикрываются растущей жаберной крышкой и становятся дефинитивными жабрами.

У осевших на дно личинок край жаберной крышки интенсивно растет и по мере развития смещается вместе с оперкулярной полужаброй на брюшную сторону. Вследствие этого жаберная крышка прикрывает жаберные лепестки на брюшной стороне головы личинки значительно раньше, чем в спинной части, где край жаберной крышки развит слабее. Вследствие неравномерного роста между спинной и брюшной частью жаберной крышки образуется сначала неглубокая, а затем и более отчетливая вырезка, находящаяся как раз против переднего луча грудного плавника. Самые крупные лепестки оперкулярной полужабры находятся на брюшной части клапана. Несмотря на то, что верхние лепестки жабер короче нижних, они гораздо дольше остаются незакрытыми из-за недоразвития жаберной крышки в ее верхней части. В возрасте 1 мес. после выклева полностью прикрыты жаберной крышкой лишь лепестки оперкулярной полужабры и первой жабры, а верхние лепестки остальных дуг почти не покрыты жаберной крышкой. Вследствие этого дыхательные движения жаберного аппарата на этих (и на следующих) стадиях заключаются не в всасывающем действии жаберной крышки, а только в нагнетательном действии ротовой полости.

Изучение развития жабер показывает, что они развиваются различно, в зависимости от их положения на жаберных дугах, что, очевидно, связано с различным функциональным значением каждой жабры на разных стадиях онтогенеза. Жабры развиваются различно также при разных условиях содержания личинок. Так, при содержании личинок в условиях недостаточной аэрации воды (без протока) дорсальные лепестки жабер развиваются относительно сильнее, чем в норме.

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

Поступило
5 VIII 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] С. Г. Крыжановский, Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont., 58, H. 2, 21 (1934). [2] В. И. Стрелковский, Развитие русского осетра Acipenser güldenstädti Brandt, Диссертация, МГУ, 1940. [3] С. Г. Крыжановский, Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont., 58, H. 2, 171 (1934). [4] М. А. Бойно-Родзевич, Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 19, в. 2, 149 (1936). [5] О. И. Шмальгаузен, ДАН, 86, № 1, 193 (1952).