Доклады Академии наук СССР
1955. Том 100, № 3

ЭМБРИОЛОГИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

РАЗВИТИЕ ЖАБЕРНЫХ СОСУДОВ У ЛИЧИНОК ВОЛЖСКОГО ОСЕТРА

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

По мнению Гётте ([1]), образование жаберных сосудов у Teleostomi (Acipenser sturio, Salmo) и селахий происходит различным путем. У первых из первичной дуги аорты дифференцируется выносящий сосуд, а у вторых — приносящий. Кроме того, Гётте отмечал различие между ними в количестве выносящих сосудов.

Однако Остроумов ([2]), а за ним и А. Н. Северцов ([3]), на основании изучения жаберных сосудов стерляди, описали для каждой жабры, в отличие от Гётте, две выносящие артерии — переднюю и заднюю — сливающиеся в arteria efferens communis. Далее Северцов пришел к выводу, что коренное различие в способе образования жаберных сосудов у селахий и Teleostomi представляет собой лишь видоизменение одного и того же типа строения и положения сосудов. Разница, по мнению Северцова, зависит от места соединения выносящего сосуда с первичной жаберной дугой аорты. Вследствие перемещения у осетровых места разделения первичной дуги аорты книзу по сравнению с селахиями, бóльшая часть дуги аорты образует выносящий сосуд, а недостающая верхняя часть приносящего сосуда развивается путем новообразования из продольной комиссуры, соединяющей первичные петли сосудов жаберных нитей.

При изучении развития жабер у личинок осетра ([4]) выяснилось, что жаберные сосуды одной и той же личинки могут развиваться различными путями. Развитие жаберных сосудов у личинок осетра изучалось на материале, полученном на Волге ниже Саратова в 1950 и 1952 гг. Оплодотворенная икра получена от созревших в естественных условиях производителей. Личинки развивались при температуре от 15,8 до 18,9°.

Жаберные сосуды закладываются вначале в гиоидной и первой жаберной перегородке, а после и в следующих перегородках (речь идет о первичных жаберных перегородках). Развитие жаберных сосудов предшествует образованию зачатков жаберных нитей. Последние появляются в то время, когда жаберные дуги аорты уже начали разделяться на приносящие и выносящие сосуды и образуются первые петли сосудов жаберных лепестков. Способ развития кровеносных сосудов в каждой первичной жаберной перегородке имеет свои особенности. Рассмотрим развитие жаберных сосудов в той последовательности, в какой они появляются у личинок. У только что вылупившихся из икры личинок сосуды жаберного аппарата представлены тремя дугами аорты (мандибулярной, гиоидной и первой жаберной), верхними частями связанными со спинной аортой. Нижние концы мандибулярной и первой жаберной дуги аорты связаны с сердцем, гиоидная в своей нижней части недоразвита и соединяется тонким сосудом с мандибулярной дугой аорты.

Образование приносящих и выносящих сосудов начинается в первичной гиоидной перегородке раньше, чем в других перегородках, соответст-

венно более раннему развитию зачаточных нитей оперкулярных полужабер.

Через несколько часов после вылупления гиоидная дуга аорты в своей средней части начинает расщепляться вдоль (рис. 1 *А*, *щ*). Разделение затем продолжает распространяться в обе стороны, причем образуется не

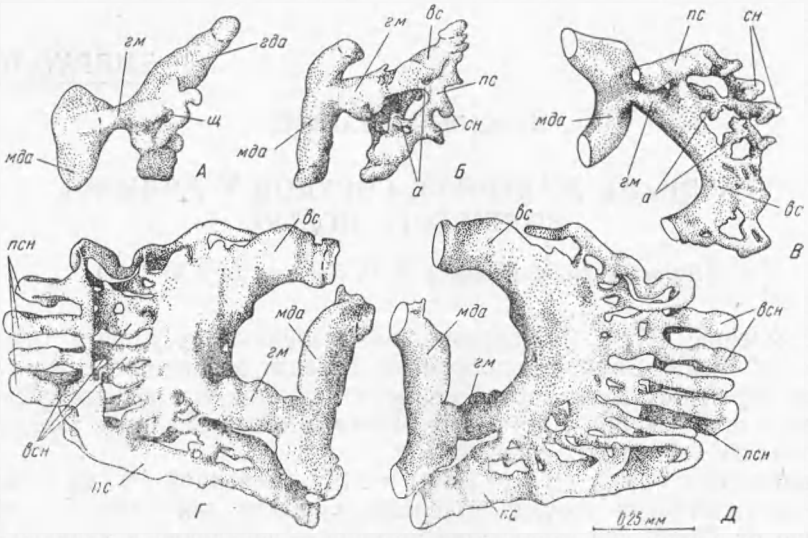


Рис. 1. Объемные реконструкции сосудов оперкулярной полужабры личинок осетра на последовательных стадиях развития. *А* — на стадии начала расщепления гиоидной дуги аорты; с наружной стороны. *Б* — на стадии образования зачатков сосудов оперкулярных нитей; с наружной стороны. *В* — на стадии более развитых зачатков сосудов оперкулярных нитей; с внутренней стороны. *Г* — на стадии образования петель сосудов зачаточных оперкулярных нитей; с наружной стороны. *Д* — то же с внутренней стороны. *а* — анастомозы между приносящим и выносящим сосудом, *вс* — выносящий сосуд, *всн* — выносящие сосуды жаберных нитей, *гда* — гиоидная дуга аорты, *гм* — гиомандибулярная комиссура, *звс* — задний выносящий сосуд, *мда* — мандибулярная дуга аорты, *пвс* — передний выносящий сосуд, *пс* — приносящий сосуд, *псн* — приносящие сосуды жаберных нитей, *сн* — зачатки сосудов жаберных нитей, *щ* — щель в месте расщепления дуги аорты

одна сплошная щель, а ряд отдельных щелей (рис. 1 *Б, В*). Поэтому после разделения дуги аорты на приносящий и выносящий сосуды между ними остаются анастомозы (рис. 1, *Б, В, а*). Эти анастомозы по аналогии с первой жаброй, где в том же положении и на соответствующей стадии развития жабры образуются петли сосудов переднего ряда жаберных нитей, можно рассматривать как остатки сосудов исчезнувшего переднего ряда лепестков оперкулярной полужабры.

Затем от приносящего сосуда латерально растут зачатки сосудов оперкулярных нитей заднего ряда (рис. 1 *Б, В, сн*), которые вскоре, загибаясь медиально, образуют петли, соединяющие приносящий сосуд с выносящим сосудом оперкулярной полужабры, после чего упомянутые выше анастомозы между выносящим и приносящим сосудами постепенно редуцируются. Петли сосудов вдаются в зачатки лепестков оперкулярной полужабры. На этой начальной стадии развития оперкулярная полужабра состоит из 4—7 зачатков жаберных нитей, расположенных в один ряд, соответствующий (гомодинамный) заднему ряду нитей прочих жабр, о чем можно судить по положению петель сосудов жаберных нитей медиально от приносящей артерии.

С образованием полных сосудистых петель (рис. 1 *Г, Д*) в ряде зачаточных лепестков оперкулярной полужабры, т. е. тогда, когда начинается

жаберное дыхание, наблюдаются изменения в токе крови и изменение диаметров челюстного и гиоидных сосудов. Ток крови направляется уже не по комиссуре из мандибулярной дуги аорты в оперкулярную полужабру, а напротив, из оперкулярной полужабры по выносящим сосудам лепестков в выносящий сосуд жабры, где ток крови разделяется, причем часть крови выносится в спинную аорту, а другая по той же гиомандибулярной комиссуре — в верхнюю часть челюстной дуги аорты. В связи с этим челюстной сосуд ниже комиссуры запустевает и все более и более утоньшается. Приносящий сосуд оперкулярной полужабры, напротив, соответственно все более расширяется. Выносящие сосуды зачатков оперкулярных нитей анастомозируют друг с другом, расширяются, а общий выносящий сосуд оперкулярной полужабры, в который они впадают, постепенно утоньшается и вместе с выносящими сосудами зачаточных оперкулярных нитей образует сеть сосудов жаберной крышки.

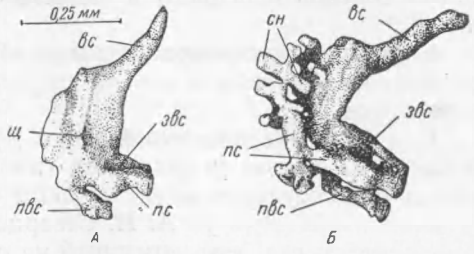


Рис. 2. Объемные реконструкции сосудов первой жабры личинок осетра на последовательных стадиях развития. *А* — на стадии начала расщепления жаберной дуги аорты; с внутренней стороны. *Б* — на стадии образования зачатков сосудов второго ряда нитей; с внутренней стороны. Обозначения те же

Образование жаберных сосудов в жабрах происходит следующим образом. В средней части первой жаберной дуги аорты, так же как и в гиоидной дуге аорты, начинается процесс разделения ее (рис. 2 *А*), в результате чего образуются приносящий сосуд и петли сосудов переднего ряда зачаточных жаберных нитей (рис. 2 *Б*). Латерально от образовавшегося приносящего сосуда отходят выросты, соединяющиеся с выносящим сосудом и образующие петли заднего ряда зачатков жаберных нитей. В результате продольного расщепления дуги аорты в ее нижней части образуется задний выносящий сосуд. Передний выносящий сосуд в виде выроста дуги аорты обнаруживается очень рано, еще до начала образования петель сосудов в жаберных дугах (рис. 2 *А*).

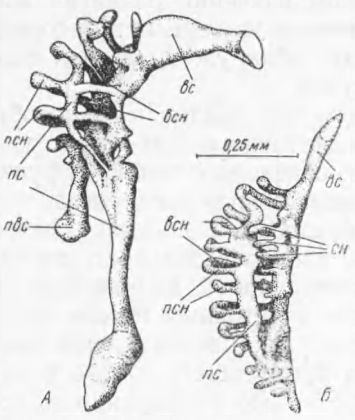


Рис. 3. *А* — сосуды второй жабры личинки осетра на стадии соединения верхней части приносящего сосуда с дугой аорты; с внутренней стороны. *Б* — сосуды четвертой жабры личинки осетра на стадии образования зачатков сосудов второго ряда жаберных нитей; с внутренней стороны. Обозначения те же

Во второй первичной жаберной перегородке, наряду с описанным способом образования приносящих и выносящих сосудов, наблюдается и несколько иной способ их образования, выраженный еще яснее в задних перегородках. А именно: от средних частей жаберных дуг аорты отходит ряд выростов (сосуды переднего ряда зачатков жаберных нитей), загибающихся обратно к дуге. Дистальные концы этих выростов соединяются между собой и образуют новый сосуд, параллельный дуге аорты. Этот сосуд, соединившись с нижней частью дуги аорты, образует приносящий сосуд жабры. Выше места их соединения происходит разделение дуги аорты, после чего вся дорсальная часть дуги аорты становится выносящим сосудом жабры (рис. 3 А). Сосуды заднего ряда зачатков жаберных нитей отходят от выносящего сосуда и срастаются с приносящим сосудом, об-

разуя ряд петель с еще бо́льшим запозданием, чем в первой жабре. Особенно ярко это выражено в задних жабрах (рис. 3 *Б*). Образовавшиеся петли сосудов переднего и заднего рядов входят в зачатки жаберных нитей.

Сосуды спиракулярной полужабры развиваются путем отщепления приносящего сосуда и петель сосудов лепестков от мандибулярной дуги аорты (рис. 4).

Как было указано выше, Гётте ([1]), на основании различий в развитии жаберных сосудов у хрящевых ганоидов и селахий, отрицал гомологию указанных сосудов в обеих группах рыб. С другой стороны, по мнению А. Н. Северцова ([2]), различия в развитии сосудов этих рыб не столь велики и носят только количественный характер.

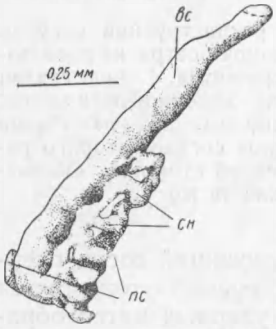


Рис. 4. Сосуды спиракулярной полужабры на стадии образования первых петель сосудов зачаточных нитей; с внутренней стороны. Обозначения те же

Изучение развития жаберных сосудов у осетра показало, что у одной и той же личинки осетра гомодинамные сосуды разных дуг развиваются по разному, причем имеют место два основных способа образования сосудов (путем преобразования первичной дуги аорты и путем новообразования), которые в разных дугах сочетаются разным образом.

Отсюда можно сделать заключение, что различия в способе развития жаберных сосудов не являются столь принципиальными и не могут служить достаточным основанием для отрицания их гомологии в различных группах рыб. Не исключено, что при детальном изучении развития жаберных сосудов в различных жаберных перегородках и у других рыб будут обнаружены разные способы образования сосудов.

Можно предполагать, что различные способы образования сосудов являются результатом адаптивного изменения развития, связанного с особенностями положения отдельных жабер и функциональным значением каждой жабры на разных этапах онтогенеза.

Наряду с изменчивостью в способах образования сосудов осетра можно наблюдать исторически обусловленную последовательность их закладки. Например, при развитии сосудов оперкулярной полужабры на определенной стадии наблюдается образование зачаточных петель сосудов исчезнувшего у осетровых переднего ряда оперкулярных лепестков. Развитие их связано со способом образования приносящего сосуда и поэтому не выпало в онтогенезе, несмотря на редукцию оперкулярных лепестков первого ряда.

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

Поступило
5 VIII 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] A. Götte, Zs. f. wiss. Zool., **69**, H. 4, 533 (1901). [2] A. Ostroumoff, Zool. Anz., **32**, № 14, 404 (1908). [3] А. Н. Северцов, Собр. соч., **4**, 1948, стр. 207 (пер. из Zs. f. wiss. Zool., **121** (1922). [4] О. И. Шмальгаузен, ДАН, **100**, № 2, (1955).