Доклады Академии наук СССР
1973. Том 208, № 6

УДК 591.471.431+597.8

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Е. Д. РЕГЕЛЬ

ПРЕСПИРАКУЛЯРНЫЕ ЩЕЛИ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

(Представлено академиком Б. Е. Быховским 27 VI 1972)

Общепринято, что у всех вторичноротых животных рост развивается из слияния эктодермального впячивания с передним концом кишки. Однако в ряде работ было показано, что у костистых рыб ([1]) и эластобранхий ([2]) в формировании рта участвуют, кроме того, и рудименты преспиракулярных (предчелюстных) висцеральных щелей. Некоторыми авторами ([3, 4]) высказывалось мнение, что рот позвоночных образуется только из слившихся вентрально преспиракулярных щелей.

Позднее было установлено ([5–7]), что у бесхвостых амфибий рот развивается из типичного эктодермального впячивания, слившегося после прорыва рото-глоточной мембраны с полостью переднего отдела кишки, а у хвостатых амфибий впячивание эктодермального материала ограничивается врастанием слоев эктодермы и обрастанием ею поверхности переднего энтодермального отдела кишки, подходящего здесь вплотную к покровам. Рото-глоточная мембрана у хвостатых амфибий не образуется, и процесс формирования рта считается у них вторично измененным ([7]).

Изучение развития головы у личинок хвостатых амфибий позволило доказать, что, помимо медианного врастания эктодермы и соединения ее

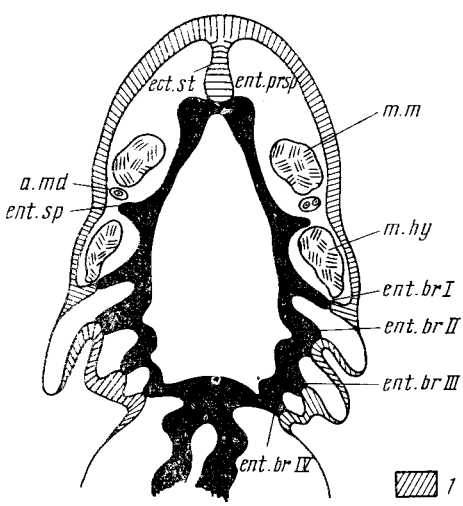

Рис. 1

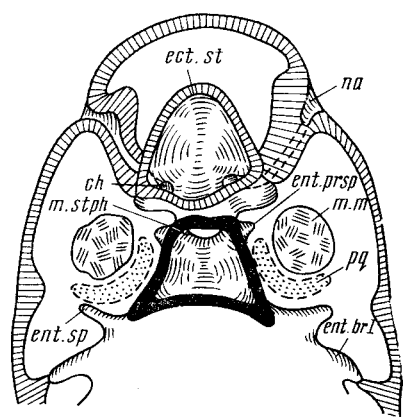

Рис. 2

Рис. 1. Фронтальный срез головы личинки Bombina bombina 6 мм длиной. *1* — эктодерма, *2* — энтодерма; *a. md* — челюстная артерия, *ect. st* — эктодермальное ротовое впячивание, *ent. br I—IV* — энтодермальные жаберные карманы, ent. prsp — преспиракулярные энтодермальные карманы, *ent. sp* — спиракулярные энтодермальные карманы, *m. m* — закладка челюстной мускулатуры, *m. hy* — закладка гиоидной мускулатуры

Рис. 2. Графическая реконструкция по фронтальным срезам головы личинки Pelobates fuscus 8 мм длиной. Вид снизу. *m. stph* — рото-глоточная мембрана, *ch* — хоана, *na* — наружная ноздря, *pq* — нёбно-квадратный хрящ. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

с передним отделом кишки, в образовании рта принимают участие преспиракулярные щели, за счет которых, как и у костистых рыб ([1]), возникают боковые бухты ротовой полости и углы рта ([8, 9]).

Участвуют ли преспиракулярные щели в формировании рта у бесхвостых амфибий, неизвестно. Исследование у Anura закладки и преобразования в онтогенезе преспиракулярных щелей несомненно поможет выяснить, закономерно ли их участие в образовании рта у амфибий вообще или же Urodela представляют собой в этом отношении исключение.

Материалом исследования послужили личинки трех видов бесхвостых амфибий: жерлянок — Bombina bombina (21 экземпляр), чесночниц — Pelobates fuscus (36 экземпляров) и травяной лягушки — Rana temporaria (54 экземпляра), начиная с момента вылупления и до конца метаморфоза.

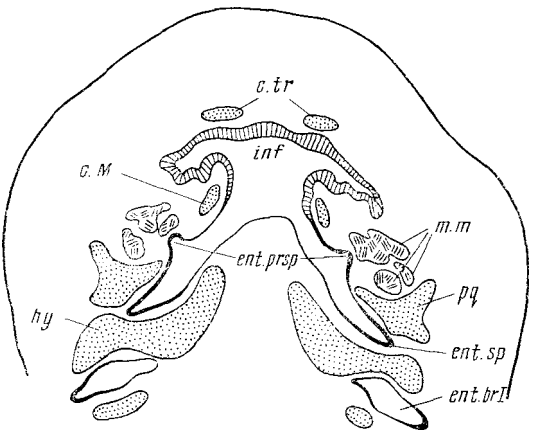

Рис. 3. Фронтальный срез головы личинки Bombina bombina 10 мм длиной. *inf* — ротовая воронка, *c. M* — меккелев хрящ, *c. tr* — рог трабекулы, *hy* — гиоид. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2

Определение места и количества эктодермальных углублений висцеральных карманов, которые хорошо видны при внешнем осмотре у личинок хвостатых амфибий ([8]), у головастиков затруднено, из-за того что наружная жаберная полость у них прикрыта оперкулярной складкой, скрывающей жаберные щели. Поэтому исследование проводилось только на микроскопических срезах голов личинок, сделанных в поперечном, фронтальном и сагиттальном направлениях. Главное внимание уделялось закладке преспиракулярных щелей и их дальнейшей судьбе (в метаморфозе) в процессе превращения головастика в сеголетку.

У личинки жерлянки, еще не имеющей оперкулярной складки (рис. 1), в энтодермальной стенке рото-глоточной полости хорошо видны высоты, направленные в сторону эктодермы покровов головы (здесь еще можно заметить неглубокие впячивания эктодермы по направлению к энтодермальным карманам). Самые передние энтодермальные выросты расположены каудально от эктодермального ротового впячивания и ростральнее закладок мускулатуры челюстной дуги. За ними находятся энтодермальные спиракулярные карманы, идентификация которых не вызывает сомнений, так как они всегда лежат позади челюстной дуги и ее мускулатуры (на этой стадии скелетные элементы еще не формируются). Следовательно, по своему положению (спереди от мышечных элементов челюстной дуги и спиракулярных карманов) передняя пара энтодермальных выростов представляет собой преспиракулярные висцеральные карманы. Далее назад за спиракулярными карманами расположены четыре пары собственно жаберных карманов.

Прослеживая у всех изученных нами Anura судьбу преспиракулярных выростов энтодермы переднего отдела кишки по стадиям развития, можно видеть, что они всегда располагаются позади рото-глоточной мембраны, отделяющей эктодермальное ротовое впячивание от полости глотки. Это отчетливо иллюстрируется графической реконструкцией головы личинки чесночницы (рис. 2), у которой рото-глоточная мембрана начала резорбироваться. В энтодермальной части стенки рото-глоточной полости, позади

остатка рото-глоточной мембраны, на уровне переднего края закладки челюстной мускулатуры, по-прежнему заметны преспиракулярные выросты, направленные теперь более латерально. На этой же реконструкции видны преспиракулярные и первые жаберные энтодермальные карманы.

На более поздней стадии развития головастиков, когда уже нет рото-глоточной мембраны и имеется хрящевой скелет висцеральных дуг (рис. 3), ростральнее челюстной мускулатуры и нёбно-квадратного хряща (челюстной дуги), в латеральной стенке рото-глоточной полости хорошо прослеживаются небольшие углубления преспиракулярных карманов. Спиракулярные карманы, как всегда, находятся позади нёбно-квадратного хряща.

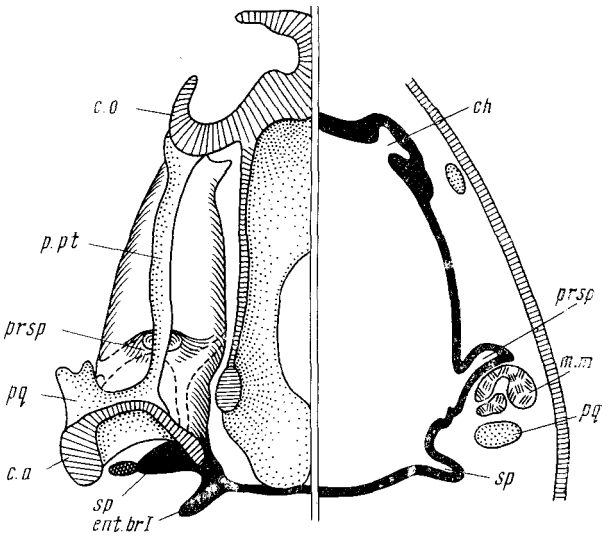

Рис. 4. Комбинированное изображение графической реконструкции (слева), сделанной по 20 фронтальным срезам головы Rana temporaria 12—13 мм длиной (конец метаморфоза), и одного из срезов — десятого (справа). *c.a* — ушная капсула, *c.o* — обонятельная капсула, *p. pt* — птеригоидный отросток, *prsp* — преспиракулярный карман, *sp* — спиракулярный карман. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2

У головастиков предметаморфозного периода не происходит латерального разрастания преспиракулярных карманов (спереди от челюстной дуги и ее мускулатуры) по направлению к наружным покровам головы, как это имеет место на ранних стадиях развития у личинок хвостатых амфибий ([8]). Такому разрастанию мешают нёбно-квадратный хрящ с его квадратно-черепной комиссурой и лежащая на нем челюстная мускулатура, расположенные горизонтально. На переднем конце нёбно-квадратного хряща укреплена нижняя челюсть, ограничивающая снизу ротовую воронку. Преспиракулярные энтодермальные карманы — неглубокие желобки, идущие по боковым стенкам рото-глоточной полости вперед,— сливаются вентролатерально с углами ротовой воронки.

В период метаморфоза нёбно-квадратный хрящ, нижняя челюсть и челюстная мускулатура изменяют свое положение из горизонтального на почти вертикальное ([11–13]). Ротовая воронка преобразуется в дефинитивный рот. На рис. 4 видно, что бывшие ранее недоразвитыми закладки преспиракулярных энтодермальных карманов теперь сильно разрослись латерально и соединились с задними углами губ, образовав боковые бухты ротовой полости.

Сохранение в отногенезе Anura преспиракулярных щелей, находящихся приблизительно под средней частью птеригоидного отростка нёбно-квадратного хряща, свидетельствует о том, что не только у хвостатых амфибий сем. Hynobiidae ([8, 9, 14]), но и у бесхвостых этот элемент висцерального скелета имеет двойственное происхождение. Как и у Hynobiidae, у бесхвостых амфибий птеригоидный отросток формируется из двух отделов: заднего, собственно processus pteryqoideus нёбно-квадратного хряща (относящегося к челюстной дуге), и переднего — proc. maxillaris posterior обонятельной капсулы (рудимента предчелюстной дуги, вошедшей в состав обонятельной капсулы ([15])). Преспиракулярные щели, некогда расположенные

между предчелюстной и челюстной висцеральными дугами ([1], [2]), ныне маркируют границу между обоими отделами птеригоидного отростка ([8]).

Все вышеизложенное позволяет прийти к заключению, что преспиракулярные висцеральные щели закладываются на ранних стадиях онтогенеза совершенно одинаково как у хвостатых, так и у бесхвостых амфибий. Но способ и скорость преобразования преспиракулярных энтодермальных карманов у представителей этих отрядов различны. Разница, видимо, вызвана возникновением у головастиков (в связи с иным, чем у личинок Urodela, способом питания) уникального для тетрапод аппарата захватывания пищи ([10]), в частности ротовой воронки, представляющей собой провизорное приспособление. При перестройке в процессе метаморфоза Anura ротовой воронки в дефинитивный рот преспиракулярные карманы входят в его состав, образуя боковые ротовые бухты, как и у личинок хвостатых амфибий на более ранних стадиях развития ([8]).

Таким образом, принципиальных различий в формировании рта у хвостатых и бесхвостых амфибий нет, причем в обоих случаях в этом процессе принимают участие преспиракулярные висцеральные щели.

Именно вхождением в состав рта и объясняется рекапитуляция «рыбьего» признака — преспиракулярной висцеральной щели — у низших наземных позвоночных.

Зоологический институт
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
16 VI 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] М. М. Воскобойников, Зап. Киевск. общ. естеств., **21** (1909). [2] А. Н. Северцов, Anat. Anz., **56**, 17 (1923). [3] A. Dohrn, Mittel. Zool. Stat. Neapel., 111 (1882). [4] Ю. А. Белоголовый, Биол. журн., **1**, 1 (1910). [5] E. A. Adams, J. Exp. Zool., **40** (1924). [6] И. М. Медведева, Зоол. журн., **39**, 4 (1960). [7] И. М. Медведева, Тр. Зоол. инст. АН СССР, **33** (1964). [8] Е. Д. Регель, Зоол. журн., **45**, 2 (1966). [9] Е. Д. Регель, Тр. Зоол. инст. АН СССР, **46**, (1968). [10] А. С. Северцов, *Эволюция гиобранхиального аппарата личинок амфибий*, Кандидатская диссертация, 1968. [11] E. Gaupp, Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., 14 (1904). [12] H. Pusey, Quart. J. Microscop. Sci., **80**, 4 (1938). [13] H. J. de Jough, Netherl. J. Zool., **18** (1) (1968). [14] И. И. Шмальгаузен, Происхождение наземных позвоночных, 1964. [15] E. Jarvik, Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl. Ser. B, 5 (1954).