ОНТОГЕНЕЗ
ТОМ 22
№ 5·1991

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

РАЗВИТИЕ ПРЕДЛИЧИНОК БОЛЬШОГО АМУДАРЬИНСКОГО ЛОПАТОНОСА

Описано строение предличинок большого амударьинского лопатоноса (красно-книжного вида из рода *Pseudoscaphirhynchus* сем. Acipenseridae) на последовательных стадиях развития. На тех же стадиях определены относительные размеры органов и частей тела у предличинок лопатоноса и некоторых видов из двух других родов семейства осетровых рыб (*Huso* и *Acipenser*), что позволило сравнить изменение пропорций тела у этих видов на протяжении предличиночного периода развития.

Ключевые слова: Acipenseridae, *Pseudoscaphirhynchus*, предличинки, стадии развития, видовые особенности.

Изучение зародышевого развития представителей двух из четырех родов семейства осетровых рыб: белуги (род *Huso*) и трех видов из рода осетров (*Acipenser*) — разных подвидов русского осетра, севрюги и стерляди (Детлаф, Гинзбург. 1954; Гинзбург, Детлаф, 1955, 1969, 1975; Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981) выявило большое сходство строения зародышей у изученных видов. Это позволило выделить в зародышевом периоде развития — от оплодотворения до вылупления единичных предличинок из оболочек — 35 общих для них основных, легко определяемых стадий, и дать описание зародышей на всех стадиях, проиллюстрировав его соответствующими фотографиями (в первой из цитированных работ) и рисунками (в остальных работах). Сходным оказалось также строение предличинок белуги (Шмальгаузен, 1968) и черноморско-азовского осетра (Шмальгаузен, 1975; Детлаф, Гинзбург, Шмальгаузен, 1981). Для удобства их описания в предличиночном периоде развития — от начала массового вылупления предличинок до перехода их на активное (экзогенное) питание — было выделено 10 общих для изученных видов стадий, нумерация которых (ст. 36—45) явилась продолжением нумерации стадий зародышевого развития. Было дано описание строения предличинок на этих стадиях, проиллюстрированное фотографиями (Шмальгаузен, 1968) и рисунками (Шмальгаузен, 1975; Детлаф и др., 1981).

Развитие зародышей и предличинок двух других родов семейства осетровых рыб — лопатоносов *Scaphirhynchus*, обитающих в реках южной части США и в Мексике, и лжелопатоносов *Pseudoscaphirhynchus*, обитающих в бассейне Аральского моря, практически не изучено. Имеются лишь единичные данные о развитии большого амударьинского лопатоноса *P. kaufmanni* (Bogdanow): описано строение нескольких мальков, пойманных в дельте Амударьи (Берг, 1929), трех ранних личинок, только что перешедших на активное питание, добытых в среднем течении Амударьи (Драгомиров, Шмальгаузен, 1952), и одной предличинки, которую удалось выловить там же (Драгомиров, 1954).

В настоящее время этот вид, эндемичный для фауны бассейна Аральского моря, находился под угрозой полного исчезновения. С целью его сохранения Б. Ф. Гончаров, О. И. Шубравый и В. К. Утешев предприняли попытку разработать методику поддержания популяции большого амударьинского лопато-

носа путем искусственного разведения. Благодаря их опытам стало возможным описать развитие этого вида на протяжении всего предличиночного периода. В настоящей статье излагаются результаты этого исследования *.

Материал и методика

От самки большого амударьинского лопатоноса, *Pseudoscaphirhynchus Kaufmanni* Bogdanow карликовой формы (см. Сагитов, 1969), привезенной в Москву вместе с другими производителями, отловленными в среднем течении Амударьи в районе Чарджоу, Гончарову, Шубравому и Утешеву (1991) удалось получить зрелые яйца, а также сперму от двух самцов обычной формы. Инкубацию оплодотворенной икры и выращивание предличинок эти авторы проводили на базе Московского зоопарка. Предличинок, развивавшихся при температуре 21—23°, фиксировали жидкостью Буэна один раз в сутки. Методика получения зрелых яиц и спермы, условия инкубации икры и выращивания предличинок подробно излагаются в цитированной выше статье Гончарова, Шубравого и Утешева, публикуемой в этом номере журнала.

Фиксированный жидкостью Буэна материал переносили для последующего хранения в 80%-ный этанол с глицерином (4%). Всего от Б. Ф. Гончарова было получено 9 проб с фиксированными предличинками большого амударьинского лопатоноса и одна проба с личинкой, перешедшей на активное питание. Поскольку Гончаров с соавторами стремились сохранить как можно больше предличинок для последующего выращивания в условиях искусственного разведения, естественно, что число предличинок в пробе не могло быть большим — оно варьировало от 1 до 4 шт. Несмотря на это, при просмотре фиксированного материала в стереоскопическом бинокулярном микроскопе (МБС—1) удалось отобрать предличинок, по строению соответствующих стадиям 35 (по Детлаф, Гинзбург, 1954), 36, 38, 39, 40, 42, 43, 44 и 45 (по Шмальгаузен, 1968).

По внешним признакам было описано и зарисовано строение предличинок лопатоноса на этих стадиях. По принятой в ихтиологии методике (см. Правдин, 1966) на фиксированных предличинках проведены измерения величины органов и частей тела, а также расстояний между ними. Однако, схема измерений, предложенная И. Ф. Правдиным для взрослых осетровых рыб, пригодна не для всех стадий предличиночного развития: на ранних стадиях зачатки некоторых органов еще отсутствуют, а такие части тела предличинки, как например, желточный мешок, свойственны только этим стадиям. Соответственно были внесены некоторые дополнения и изменения в схему измерений. Аналогичные измерения проведены также на фиксированной личинке и на одной из 15-ти особей амударьинского лопатоноса, фиксированных автором настоящей работы в 1952 г. в районе среднего течения Амударьи. По полученным данным вычислены относительные значения измеряемых величин в процентах от длины тела для одних параметров и в процентах от длины головы — для других. Для выявления видовых особенностей большого амударьинского лопатоноса такие же измерения проведены в настоящей работе также на предличинках стерляди, и по фотографиям предличинок белуги и черноморско-азовского осетра. Частично были использованы также данные по развитию предличинок севрюги (Детлаф и др., 1981).

Пользуясь количественными данными, необходимо иметь в виду, что они получены на единичных предличинках и потому их достоверность не может быть подтверждена статистически. Нельзя исключить некоторого влияния индивидуальной изменчивости предличинок (хотя они все получены от икры одной самки)

---

* Считаю своим приятным долгом поблагодарить Б. Ф. Гончарова за предоставление мне этого уникального материала, а также серии фиксаций предличинок стерляди, проведенной на Волгоградском осетровом рыбоводном заводе. Эти фиксации использованы в настоящей работе при сравнении развития предличинок лопатоноса с развитием предличинок других видов осетровых рыб.

Таблица 1

Относительные размеры некоторых органов и частей тела (в % к длине предличинки) на стадии 38 у лопатоноса, стерляди и белуги*

Измеряемые величины	Лопатонос		Стерлядь		Белуга	
	Д	Ш	Д	Ш	Д	Ш
Длина предличинки, мм	8,0	7,25	9,6	8,8	14,1	13,6
Отношение к длине предличинки в %						
длины двигательного отдела (от желточного мешка до конца хвоста)	63	61	63	61	61	60
длины плавниковой преанальной складки	23	22	27	27	26	25
расстояния от клоаки до конца хвоста	40	40	35	38	34	38
ширины зачатка хвоста	11	12	13	13	14	16
длины основания грудного плавника	8	7	7	7	6	6
продольного диаметра глаза	2	2	3	3	3	3

* По данным Драгомирова (1954) и Шмальгаузен (данные настоящей работы). В таблице фамилии авторов обозначены соответственно буквами Д и Ш.

и возможных неучтенных колебаний условий среды в течение предличиночного периода развития. Вместе с тем достаточно закономерный характер этих изменений говорит о том, что до известной степени можно опираться и на эти количественные показатели.

Результаты

Строение предличинок большого амударьинского лопатоноса на последовательных стадиях развития. Выделение 10 стадий в предличиночном периоде развития осетровых рыб на примере белуги и осетра (Шмальгаузен, 1968, 1975) проводили на большом материале, фиксированном на Рогожкинском рыбоводном осетровом заводе (на Дону). Для этого из пробы отбирали наиболее типичных по строению и продвинутых в развитии предличинок. Достаточно большой интервал времени между фиксациями позволял охарактеризовать каждую стадию суммой определенных взаимосвязанных признаков, среди которых были некоторые новые признаки, четко отличающие ее от предыдущей стадии. Такое описание дает возможность определить стадию развития предличинки того или иного вида осетровых рыб на значительно меньшем материале, полученном в другое время и другими исследователями. Так, Драгомиров (1954) описал единственную предличинку лопатоноса, которая находилась примерно на ст. 38 (по классификации, предложенной автором настоящей статьи на 14 лет позже) и сравнил ее по ряду параметров с предличинками белуги и стерляди, соответствующими ей по строению. Сопоставление с аналогичными измерениями, проведенными в настоящей работе, на предличинках этих трех видов, показало (табл. 1), что хотя предличинка лопатоноса, описанная Н. И. Драгомировым, несколько крупнее, пропорции тела у обеих предличинок на этой стадии практически одинаковы. Такое же сходство пропорций органов и частей тела обнаруживается при сравнении каждого из двух других видов. Сходство данных, полученных разными исследователями на одном и том же виде в разное время, подтверждает правомочность проводимого ниже описания последовательных стадий развития предличинок большого амударьинского лопатоноса несмотря на небольшое число предличинок в пробе. Результаты измерений ряда параметров на всех изученных стадиях даны в тексте при описании этих стадий, а также в более полном виде в табл. 2 и 3 для стадий начала массового вылупления (ст. 36), перехода на жаберное дыхание (ст. 40) и перехода на активное питание (ст. 45).

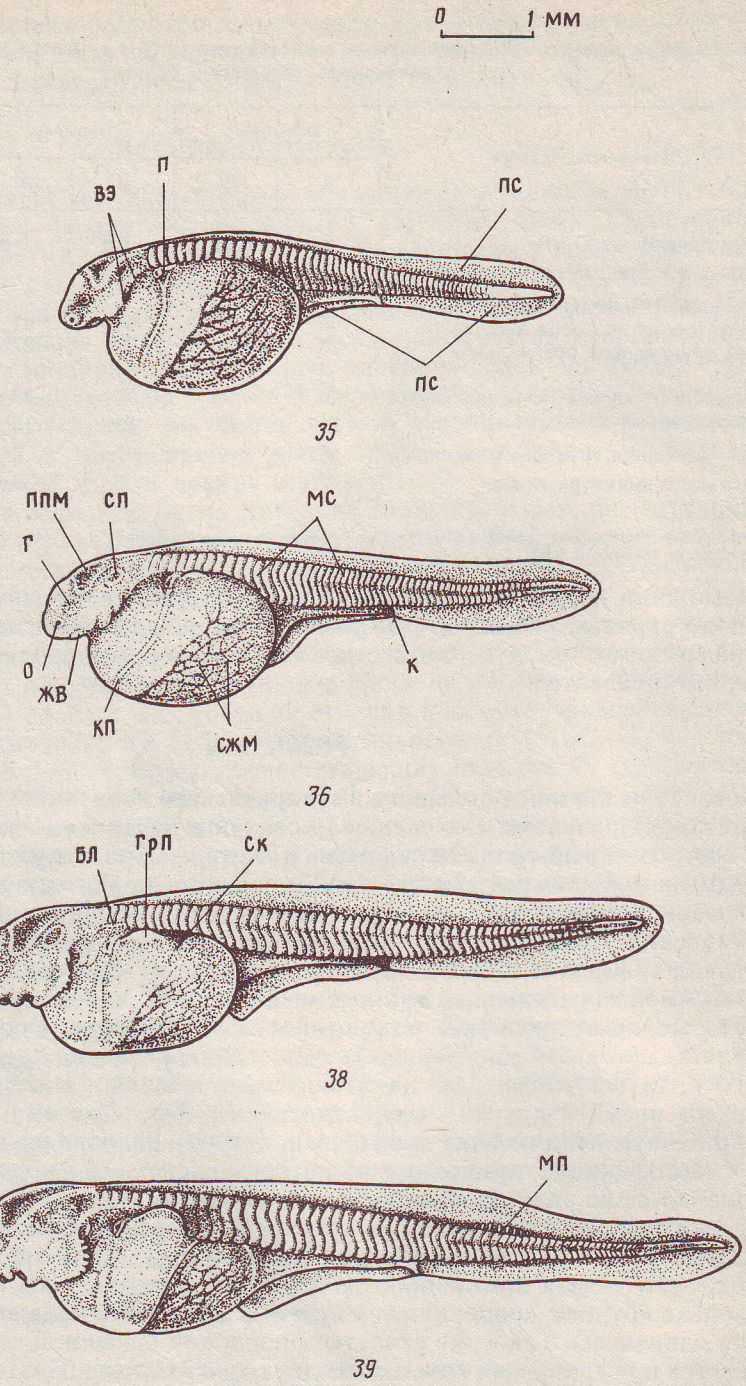
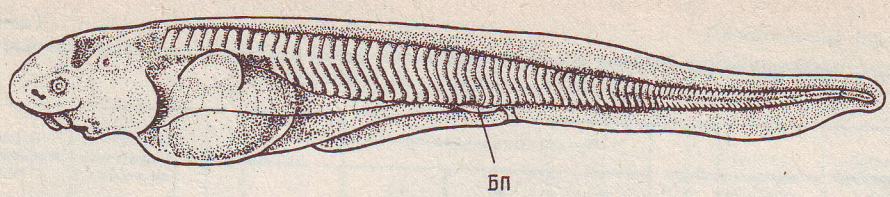


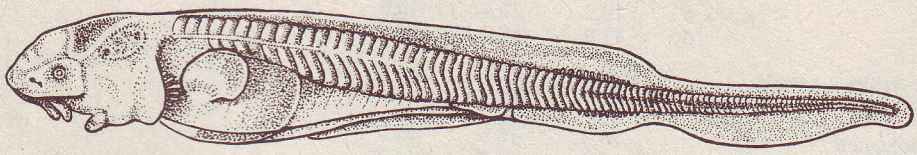
Рис. 1. Предличинки на стадиях 35, 36, 38, 39

Вид сбоку; *БЛ* — зачаток боковой линии; ВЭ — впячивания покровного эпителия на месте будущих жаберных щелей; *Г* — глаз; *ГрП* — зачаток грудного плавника; *ЖВ* — железа вылупления; *К* — клоака; *КП* — Кювьеров проток; *МП* — мускульные почки; *МС* — мышечные сегменты; *О* — отверстие обонятельного органа; *П* — петля канала предпочки; *ППМ* — полость продолговатого мозга; *ПС* — плавниковая складка; *СЖМ* — сеть кровеносных сосудов желточного мешка; *Ск* — складка, отделяющая зачаток желудка от зачатка кишечника; *СП* — слуховой пузырек; Цифры на рис. 1—4 — номера стадий

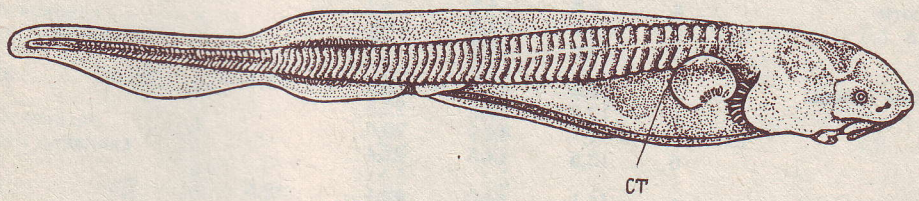


40

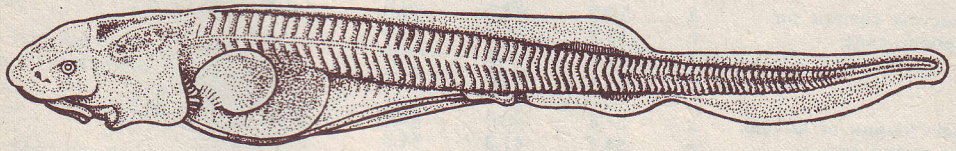
0 1 мм



42 а



42 б



43

Рис. 2. Предличинки на стадиях 40, 42, 43
а — вид с правой стороны; *б* — вид с левой стороны; *БП* — зачаток брюшного плавника; *СТ* — соединительнотканный тяж

Ст. 35, вылупление единичных предличинок (рис. 1). Длина предличинки равна 5,5 мм, а длина головы (от ее переднего конца до зачатка жаберной крышки) всего 0,7 мм, или 12,7% длины предличинки. При этом голова еще пригнута к желточному мешку. Сзади зачатка жаберной крышки (который на этой стадии представлен небольшой складочкой эпителия) образовались два впячивания покровного эпителия — жаберные бороздки, закладывающиеся на месте будущих жаберных щелей. Впереди от намечающегося ротового углубления хорошо видна железа вылупления. Число мышечных сегментов, расположенных впереди уровня клоаки, на этой и всех последующих стадиях равно примерно 30. Плавниковая складка, начинающаяся на дорсальной стороне у головы в виде прозрачной узкой оторочки, постепенно расширяется; она огибает хвостовой отдел и продолжается на брюшной стороне предличинки вперед, заканчиваясь на каудальной части желточного мешка. В этом месте преанальная часть плавниковой складки немного расширяется. Желточный мешок имеет округлую

Таблица 2

Относительные размеры органов и частей тела особи (в % к длине тела) у лопатоноса (л), стерляди (с), осетра (о) и белуги (б)

Измеряемые величины	Виды	Предличинки на стадиях			Личинка	Взрослая неполовозрелая особь	Взрослая половозрелая особь
		36	40	45			
Длина особи, мм	л	6,4	10,0	12,5	14	197	231—315
	с	8,2	11,25	14,0			
	о	10,2	13,4	18,0			
	б	11,8	16,5	21,5			
Отношение к длине особи, %							
наибольшей высоты тела	л	28,3	16,0	12,0	11,1	9,1	10,0
	с	28,0	17,8	14,3			
	о	26,5	21,6	13,3			
	б	27,5	20,0	15,3			
наименьшей высоты тела	л	3,1	3,0	2,5	3,2	2,0	2,8
	с	3,6	4,4	3,5			
	о	3,9	3,7	4,4			
	б	3,4	4,2	4,6			
длины головы	л	15,5	17,5	19,6	21,4	26,9	31,2
	с	12,2	19,8	22,5			
	о	12,7	14,9	20,0			
	б	13,5	14,5	21,4			
высоты головы у затылка	л	14,1	14,0	12,4	12,5	7,6	8,9
	с	14,0	14,9	14,3			
	о	12,7	13,4	12,2			
	б	12,7	13,3	14,4			
высоты головы на уровне глаз	л	10,9	10,0	8,8	7,8	4,1	5,2
	с	12,2	11,5	11,8			
	о	11,3	8,4	9,4			
	б	11,4	9,0	11,1			
расстояния от клоаки до конца хвоста	л	37,4	43,0	46,4	45,3	45,7	—
	с	34,7	41,3	44,3			
	о	31,4	41,0	44,4			
	б	33,5	41,2	44,2			
расстояния от жаберной щели до клоаки	л		42,0	30,8	32,1	25,9	—
	с		43,5	35,7			
	о		44,0	36,1			
	б		44,8	33,5			
антедорсального расстояния	л		60,0	56,0	50,0	59,4	70,4
	с		60,8	53,6			
	о		55,2	53,6			
	б		54,5	50,2			
антевентрального расстояния	л		50,0	48,0	42,8	51,8	60,9
	с		53,3	50,0			
	о		54,5	53,3			
	б		52,1	48,4			
антеанального расстояния	л	57,9	56,0	50,0	63,4	75,2	
	с	60,0	53,6				
	о	55,2	53,6				
	б	60,0	55,8				
пектовентрального расстояния	л	32,0	26,4	26,4	25,9	31,4	
	с	33,8	28,6				
	о	32,1	29,4				
	б	33,3	27,0				

Продолжение таблицы 2

Относительные размеры органов и частей тела особи (в % к длине тела) у лопатоноса (л), стерляди (с), осетра (о) и белуги (б)

Измеряемые величины	Виды	Предличинки на стадиях			Личинка	Взрослая неполовозрелая особь	Взрослая половозрелая особь
		36	40	45			
вентроанального расстояния	л		7,5	9,6	10,7	14,2	15,1
	с		6,1	8,2			
	о		6,0	6,7			
	б		5,4	7,9			
высоты грудного плавника	л		6,0	11,2	10,0	16,2	11,6
	с		4,4	9,6			
	о		6,0	10,5			
	б		4,8	8,4			
высоты спинного плавника	л		2,7	5,6	5,7	9,1	7,8
	с		4,2	6,4			
	о		6,0	6,7			
	б		4,8	6,5			
длины основания спинного плавника	л		13,0	12,8	11,8	8,6	8,8
	с		17,8	14,3			
	о		16,4	14,4			
	б		18,2	19,5			
длины основания брюшного плавника	л		5,7	5,6	6,1	9,1	7,9
	с		5,6	6,4			
	о		4,5	5,5			
	б		4,8	6,5			
высоты анального плавника	л		2,5	3,2	4,3	10,1	9,8
	с		3,5	3,6			
	о		4,5	3,0			
	б		3,6	3,2			
длины основания анального плавника	л		16,0	15,2	14,3	4,1	5,0
	с		14,5	13,6			
	о		14,2	13,6			
	б		13,9	13,0			
длины хвостового плавника	л		23,5	32,7	32,5	25,4	—
	с		26,1	28,6			
	о		25,4	31,1			
	б		26,1	32,5			
ширины хвостового плавника	л		7,0	6,8	7,1	—	—
	с		8,9	7,8			
	о		13,4	10,0			
	б		11,5	9,3			

Примечание. В табл. 2 и 3 у предличинок на ст. 36 отсутствуют результаты измерений ряда указанных в таблицах показателей, так как на этой стадии еще не появились органы или части тела и головы, размеры которых подлежат измерению. Для личинки и неполовозрелой особи приводятся результаты измерений перечисленных в таблицах параметров только у лопатоноса, т. к. изучение этих параметров у других трех видов не входит в задачи данной работы. Кроме собственных данных для сравнения в таблицы 2 и 3 включены аналогичные данные, полученные Тлеуовым и Сагитовым (1973) на взрослых половозрелых особях большого амударьинского лопатоноса. В табл. 2 приведена длина взрослых рыб без хвостовой нити.

форму, его длина равна 38,5%, а высота 26,4% предличинки. Двигательный отдел предличинки (от задней границы желточного мешка до конца хвоста) составляет 52,7% ее длины, причем передняя часть этого отдела (от желточного мешка до клоаки) значительно короче задней (от клоаки до конца хвоста) — 15,2% и 37,5% соответственно. Покровы тела содержат мало эмбрионального пигмента.

Как и у других осетровых рыб дыхательную функцию у ранних предличинок выполняет расположенная на желточном мешке сосудистая сеть, которая зани-

мает более половины его поверхности. На нижней поверхности желточного мешка под головой лежит S-образная трубка — зачаток сердца (см. рис. 4). Сзади к нему прилегает зачаток печени. В сердце впадают парные Кювьеровы протоки — два крупных сосуда, собирающие кровь из венозной системы головы и передней части тела. Сосуды желточного мешка на его брюшной стороне собираются в две желточные вены, которые, проходя через зачаток печени, впадают в сердце рядом с Кювьеровыми протоками. На спинной стороне желточного мешка на уровне Кювьеровых протоков видны зачатки предпочек. Их собирающие каналы в месте перехода в предпочечные протоки образуют петли, направленные вперед и книзу.

Органы чувств на этой стадии развиты еще слабо. Обонятельный орган представлен обонятельным мешком округлой формы, полость которого открывается наружу носовым отверстием. Диаметр зачатка глаза сходен с диаметром обонятельного мешка. Зачаток слухового органа в виде овального пузырька лежит вдоль стенки продолговатого мозга, просвечивающей через покровный эпителий.

Стадия 36 — массовое вылупление предличинок (рис. 1). Длина предличинки увеличилась на 0,9 мм (табл. 2), однако размеры и форма желточного мешка еще не изменились. Заметно длиннее (за счет его передней части, которая составляет теперь 20,9%) стал двигательный отдел — 58,3% длины предличинки. Сосудистая сеть покрывает около половины желточного мешка. Расстояние от края зачаточной жаберной крышки до клоаки равно 48,3%, а от конца рыла до задней границы клоаки — 61,7% длины предличинки. Плавниковая оторочка стала шире. Непосредственно позади зачатков предпочек появились маленькие горизонтальные складочки — зачатки грудных плавников. Немного увеличилась относительная (в % от длины предличинки — табл. 2) и абсолютная (в мм — табл. 3) длина головы. В донной части глаза не видно пигментного пятна, характерного для всех осетровых на этой стадии. Из табл. 3 видно, что продольный диаметр глаза равен диаметру обонятельного органа. Более четко обозначились зачатки жаберных дуг и бороздка на месте еще закрытой жаберной щели. Впереди нее видны остатки железы вылупления.

Стадия 38 (рис. 1). Длина предличинки по сравнению со ст. 36 увеличилась на 0,85 мм (см. табл. 1). Вентральная поверхность желточного мешка стала более плоской и соответственно уменьшилась высота тела — она равна теперь 22,8% длины предличинки. На дорсальной части желточного мешка, у границы между сосудистой сетью и непокрытой ею поверхностью желточного мешка, появилась маленькая складочка, направленная вперед и вниз. Это начало его разделения на передний отдел, из которого будет формироваться желудок, и на задний, который даст начало средней кишке. Отчетливо выражены зачатки грудных плавников. Брюшные отростки мышечных сегментов начинают распространяться книзу, причем отростки сегментов, лежащих впереди зачатков предпочки, заходят ниже этих зачатков. За счет материала отростков передних сегментов впоследствии развивается подъязычная мускулатура. Появились зачатки боковой линии сейсмосенсорной системы, задние концы которых достигают уровня переднего края грудных плавников.

Передний конец плавниковой преанальной складки расширяется в виде угла, острием направленного книзу; расширена и спинная часть плавниковой складки. Здесь образуются еще мало заметные мускульные почки — спинные отростки мышечных сегментов. Удлинился двигательный отдел (см. табл. 1). Соответственно уменьшились расстояния от жаберной крышки до клоаки (43,4%) и от конца рыла до клоаки (59,2%), тогда как расстояние от клоаки до конца хвоста увеличилось (40% длины предличинки, см. табл. 1). Относительно длиннее стала голова (15,1% длины предличинки). Исчез зачаток железы вылупления, открыта средняя часть ротовой щели, впереди которой появились зачатки четырех усиков (см. рис. 4); на зачаточной жаберной крышке видны первые бугорки будущей оперкулярной полужабры. Открыта первая жаберная щель.

Таблица 3

Относительные размеры органов и частей головы (в % к длине головы) у лопатоноса (л), стерляди (с), осетра (о) и белуги (б)

Измеряемые величины	Виды	Предличинки на стадиях			Личинка	Взрослая неполовозрелая особь	Взрослая половозрелая особь
		36	40	45			
Длина головы, мм	л	1,0	1,75	2,45	3,0	53,0	72,0
	с	1,0	2,23	3,15			
	о	1,3	2,0	3,6			
	б	1,6	2,4	4,6			
Отношение к длине головы в %							
высоты головы	л	95,0	80,0	63,3	58,3	28,3	28,7
	с	87,1	78,7	66,7			
	о	100,0	95,0	66,7			
	б	93,7	81,2	73,9			
длины рыла	л	40,0	32,5	32,6	41,6	53,7	57,0
	с	32,2	36,9	41,3			
	о	35,0	30,0	38,1			
	б	31,2	27,5	32,6			
длины заглазничного расстояния	л	50,0	62,5	61,2	50,0	40,7	40,9
	с	54,8	49,3	47,6			
	о	46,1	50,0	47,6			
	б	50,0	55,0	59,8			
расстояния от конца рыла до рта	л	65,0	42,8	44,8	45,0	64,8	57,2
	с	48,4	47,8	50,8			
	о	57,7	52,5	50,0			
	б	—	54,2	42,4			
расстояния от конца рыла до усиков	л		31,4	22,4	20,0	44,4	41,0
	с		34,8	19,0			
	о		40,0	22,2			
	б		41,7	18,5			
расстояния от усиков до рта	л		11,4	22,4	25,0	22,6	—
	с		13,0	31,8			
	о		12,5	27,8			
	б		12,5	23,9			
длины бокового усика	л		18,2	39,0	52,0	20,7	20,4
	с		17,4	31,7			
	о		17,5	34,7			
	б		20,8	38,0			
расстояния между средними усиками	л		5,7	14,3	16,6	16,7	12,9
	с		6,5	11,9			
	о		15,0	20,8			
	б		16,7	23,9			
ширина головы по линии переднего края рта	л	80,0	57,5	66,0	66,7	50,0	50,0
	с	64,5	65,2	63,5			
	о	59,0	65,0	76,4			
	б	—	75,0	71,7			
ширины рыла на уровне усиков	л		48,6	49,0	46,7	44,4	40,9
	с		52,1	47,6			
	о		62,5	55,5			
	б		70,8	60,9			
ширины рта	л	55,0	45,0	56,6	60,0	33,3	30,7
	с	41,9	43,5	42,8			
	о	46,0	42,5	56,9			
	б	—	62,5	71,7			

Продолжение таблицы 3

Относительные размеры органов и частей головы (в % к длине головы) у лопатоноса (л), стерляди (с), осетра (о) и белуги (б)

Измеряемые величины	Виды	Предличинки на стадиях			Личинка	Взрослая неполовозрелая особь	Взрослая половозрелая особь
		36	40	45			
расстояния между лопастями нижней губы	л		25,0	20,7	20,9	17,0	—
	с		9,8	7,9			
	о		25,0	25,0			
	б		41,7	43,5			
продольного диаметра глаза	л	15,0	8,6	6,1	5,0	2,8	2,3
	с	20,0	15,7	12,7			
	о	25,0	22,5	16,7			
	б	18,7	18,7	9,8			
продольного диаметра обонятельного органа	л	15,0	15,4	14,9	15,3	13,2	—
	с	20,0	19,6	20,6			
	о	23,1	20,0	23,6			
	б	18,7	20,8	21,7			

Стадия 39 (рис. 1). Длина предличинки 8,8 мм. Желточный мешок полностью подразделен на два отдела, причем задний, покрытый сетью сосудов, меньше переднего. У основания плавниковой складки видны мускульные почки, по одной у каждого мышечного сегмента на правой и левой стороне тела. Мускульные почки в дорсальной части плавниковой складки выражены лучше, чем в вентральной. Дорсальная и вентральная части плавниковой складки за уровнем клоаки расширены. Эти расширения представляют собой зачатки непарных плавников — спинного и анального. Находящиеся у их основания мускульные почки крупнее постепенно редуцирующихся мускульных почек, не попавших в зону плавников. Позади спинного и анального плавников плавниковая складка сначала сужается, а затем, снова расширяется, образуя зачаточный хвостовой плавник. По сравнению с предыдущей стадией хорошо выражены зачатки грудных плавников (см. рис. 1). Их высота составляет 2,3% длины предличинки. Голова уже приняла горизонтальное положение. Слегка удлинились усики. Увеличился слуховой пузырек, через прозрачную стенку которого можно видеть образующиеся в нем перегородки — зачатки полукружных каналов. Изменилась форма носовых отверстий — они немного удлинились. Рот открыт.

Стадия 40 (рис. 2). Длина предличинки увеличилась на 1,2 мм (табл. 2). Эта стадия в ряде отношений является переломной — эмбриональный способ дыхания (с помощью сети сосудов желточного мешка) заменяется дефинитивным (с помощью жабр), причем оба механизма дыхания действуют на этой стадии одновременно. Однако сосудистая сеть уже частично редуцирована, и кроме того, бока предличинки на этой стадии до половины прикрыты обросшей их мышечной тканью. Все это должно делать мало эффективным первый способ дыхания. Второй способ — жаберное дыхание — также не может работать в полную силу, поскольку зачатки жаберных лепестков еще короткие и образовались не на всех дугах; газообмен может осуществляться лишь с помощью самых длинных зачатков жаберных лепестков, находящихся на зачаточной жаберной крышке, благодаря их наружному расположению. Предличинок на этой стадии развития удалось наблюдать прижизненно и уловить самое начало движений нижней челюсти, редких и слабых, а потому еще не способных усилить газообмен в зачаточных жаберных лепестках. В силу этих обстоятельств стадия 40 в условиях искусственного разведения может стать критической при недостаточной аэрации воды и повышении температуры, выходящем за зону оптимальных для развития предличинок, или под влиянием каких-либо других неблагоприятных факторов среды.

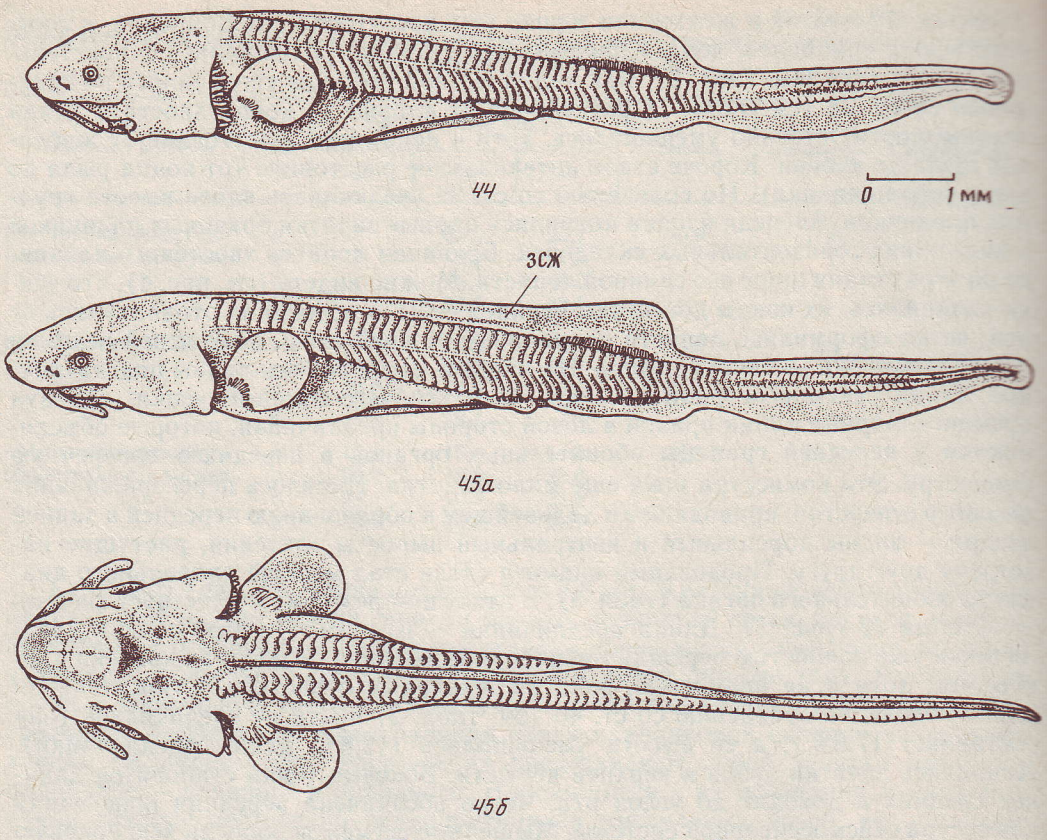


Рис. 3. Предличинки на стадиях 44, 45
а — вид сбоку; *б* — вид сверху; *ЗСЖ* — общий зачаток спинных жучек

ного тяжа, представляющего собой общий зачаток спинных жучек. В глазу впервые появились немногочисленные меланоциты по краю радужки.

Стадия 45 — переход на активное питание (рис. 3). Предличинка удлинилась на 0,5 мм (см. табл. 2). У нее прорезались зубы. Покровы тела по-прежнему остаются совершенно непигментированными. Как и на предыдущей стадии очень слабо пигментированы глаза. Они сильно редуцированы и прикрыты складками кожи. Продольный диаметр глаза значительно меньше продольного диаметра обонятельного органа (табл. 3). Из таблицы 3 следует, что высота головы и расстояние от конца рыла до усиков уменьшились; напротив, расстояния между средними усиками и от усиков до края рта, длина боковых усиков и ширина рта увеличились. Усики снабжены крупными вкусовыми почками; от оснований средних усиков к концу рыла идут небольшие валики, тоже покрытые вкусовыми почками. Длинные боковые усики (рис. 4) заходят за границу рта. Зачаток боковой линии доходит до уровня середины спинного плавника. Общая закладка спинных жучек в плавниковой складке еще не расчленена на отдельные зачатки. Наибольшая высота тела, расстояние от жаберной щели до клоаки и пектовентральное расстояние продолжают уменьшаться, а вентроанальное расстояние, высота грудных и спинного плавников и длина хвостового плавника — увеличиваться (табл. 2). Остальные параметры (см. табл. 2 и 3) изменились мало.

Личинка (рис. 5). К моменту фиксации (через трое суток после перехода на активное питание) ее длина увеличилась на 1,5 мм (табл. 2), а длина головы — на 0,55 мм (табл. 3) или на 1,8% по отношению к длине личинки (табл. 2). Расстояние от клоаки до конца хвоста и длина хвостового плавника более не

Рис. 4. Предличинки на стадиях 35, 36, 38, 40, 43, 45

Стадии 35а, 36 — вид сверху; стадия 35б и остальные — вид снизу; *В* — желточная вена; *З* — зубы; *ЛНГ* — лопасть нижней губы; *ПП* — зачаток пилорического придатка; *Пч* — печень; *С* — сердце. Остальные обозначения см. рис. 1

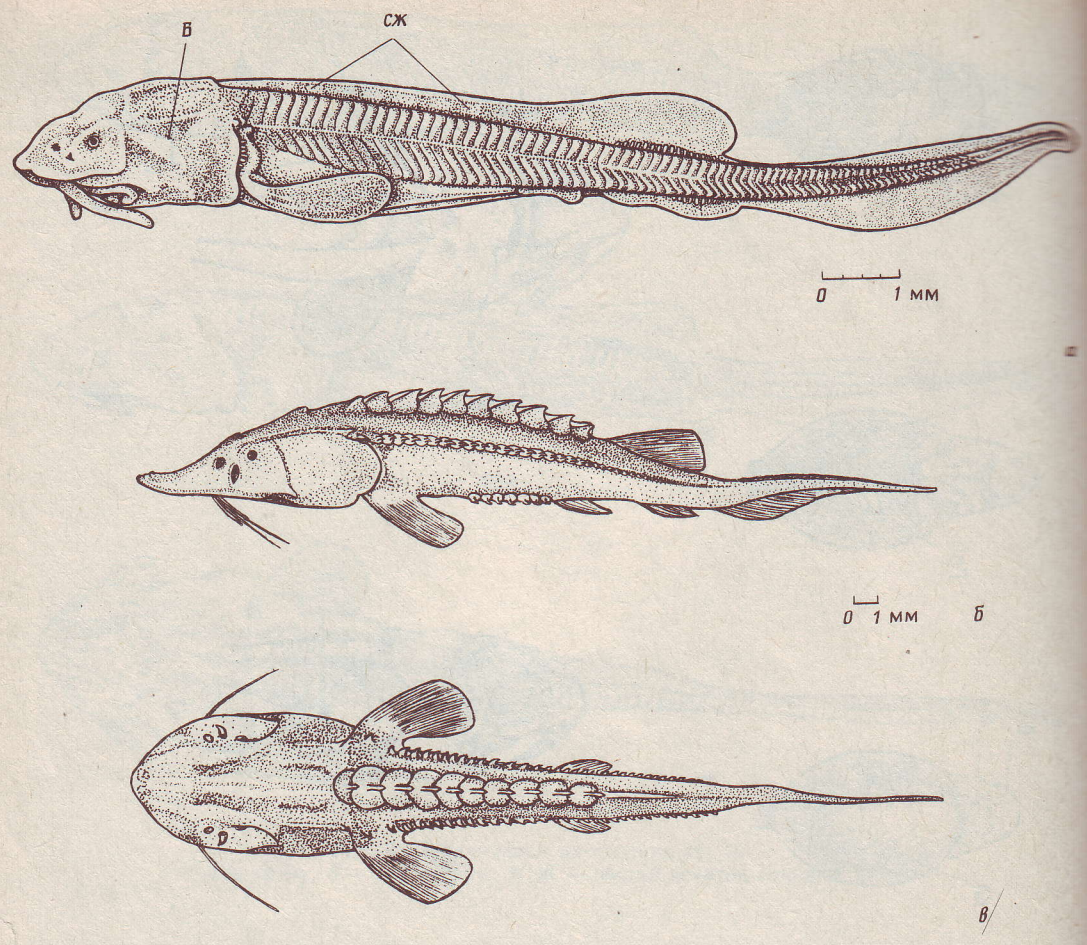


Рис. 5. Личинка (*а*) и малек (*б, в*; Берг, 1929)
а, б — вид сбоку; *в* — вид сверху; *Б* — брызгальце; *СЖ* — зачатки спинных жучек

увеличиваются. По размерам и строению эта личинка почти не отличается от личинки длиной 14,4 мм, описанной в работе Драгомирова и Шмальгаузен (1952). Наиболее характерным отличием личинки от предличинки на ст. 45 является наличие брызгальца и 12 отдельных зачатков спинных жучек. Парные обонятельные отверстия перегорожены — в каждом образовались передняя и задняя ноздри. Диаметр обонятельного органа более чем в три раза превышает диаметр глаза; сильно удлинились боковые усики (табл. 3). Другие параметры, приведенные в табл. 2 и 3, либо остаются близкими к соответствующим параметрам, измеренным у предличинки на ст. 45, либо изменяются в том же направлении.

Взрослая неполовозрелая особь (рис. 6). По сравнению с личинкой длина этой особи увеличилась почти в 14 раз (табл. 2), а длина головы (табл. 3) — почти в 18 раз. Изменились относительные размеры органов и частей тела (табл. 2): уменьшились наибольшая и наименьшая высота тела, но увеличились антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния, которые у предличинок и личинки уменьшались. Это увеличение связано как с удлинением рыла (см. табл. 3), так и с существенным изменением положения плавников: спинной и анальный плавники у взрослой особи отодвинулись от брюшных плавников, причем анальный — несколько дальше, чем спинной. В результате увеличилось

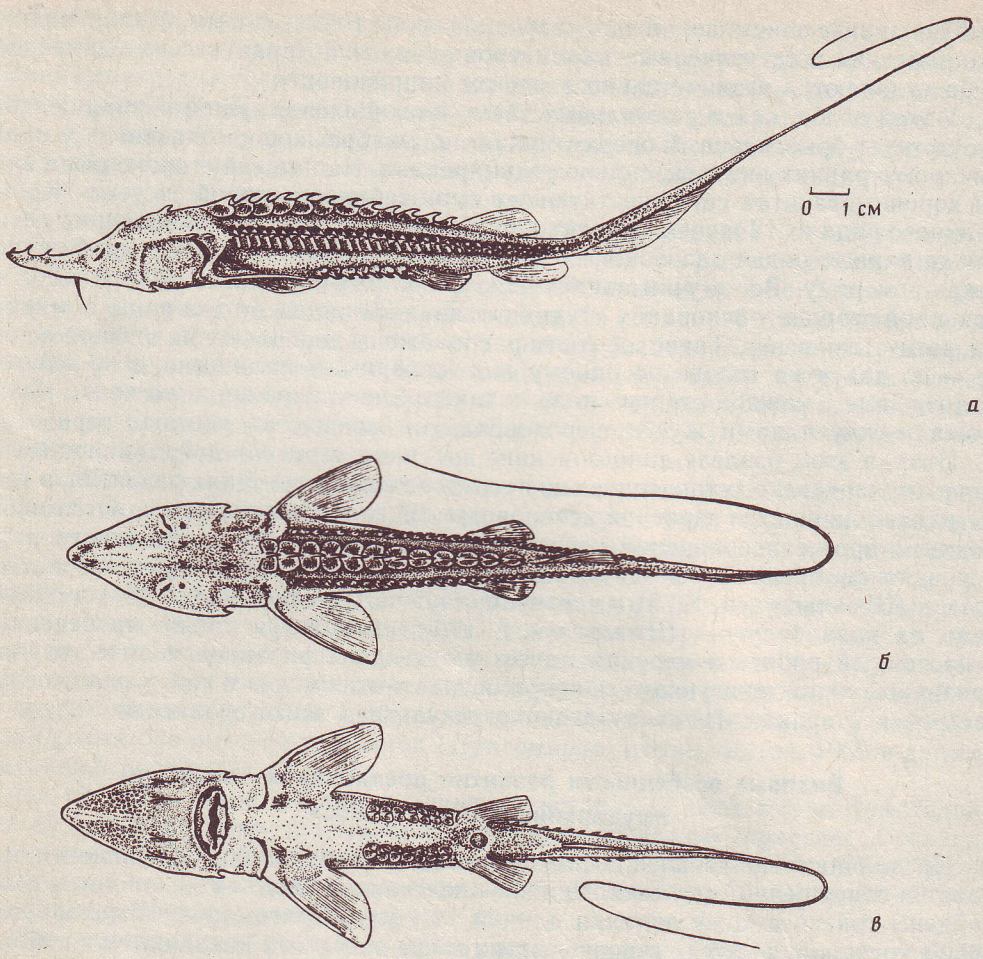


Рис. 6. Взрослая неполовозрелая особь
а — вид сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу.

также вентроанальное расстояние. Почти не изменились расстояние от клоаки до конца хвоста и пектовентральное расстояние. Стали выше грудные, спинной и анальный плавники, длиннее основания брюшных плавников, значительно короче основание анального плавника и несколько короче — хвостовой плавник, который зато заканчивается длинной хвостовой нитью (64,3% длины особи). У малька длиной 35 мм (рис. 5) ее еще нет, но у малька длиной 65 мм (Берг, 1929) имеется короткая хвостовая нить, 2 мм длиной (3,1% длины малька).

По отношению к длине головы (табл. 3) ее высота уменьшилась более чем в два раза; почти в два раза уменьшились ширина выдвижного и лишенного зубов рта, соответственно сократилось и расстояние между лопастями нижней губы. Намного короче усики, которые у взрослой особи теперь отодвинулись от краев рта. Рыло более плоское и длиннее, чем у личинки (ср. рис. 5 и 6), поэтому расстояние от усиков до края рта вдвое меньше расстояния от усиков до края рыла. По сравнению с диаметром глаза личинки диаметр глаза взрослого лопатоноса уменьшился еще почти в два раза, тогда как диаметр обонятельного органа уменьшился незначительно. Теперь он превышает диаметр глаза в четыре с лишним раза. Уменьшилось также и заглазничное расстояние. Для сравнения в табл. 2 и 3 приведены результаты аналогичных измерений у взрослых половозрелых особей карликовой формы (Тлеуов, Сагитов, 1973), которые на 15—

37,5% длиннее описываемой здесь взрослой особи той же формы. Можно видеть, что значения всех изученных параметров у них либо практически одинаковы, либо отличаются незначительно в тех же направлениях.

У этой особи, как и у остальных 14-ти, имеющихся в нашем распоряжении, отсутствует брызгальце, а оперкулярная полужабра, хорошо развитая у предличинок и ранних личинок, сильно редуцирована. На нижней стороне рыла видна хорошо развитая сеть чувствующих ямок сейсмосенсорной системы. Кроме спинного ряда из 12 жучек, зачатки которых появились уже у личинки, имеются также парные ряды: два боковых по 35 жучек и два брюшных — по 7 жучек в каждом ряду. Все жучки заканчиваются острыми шипами. Кроме того, на брюшной стороне у основания грудных плавников видны по два шипа с остриями, загнутыми назад. Такие же шипы расположены дорсально: на плечевом поясе — по два и на голове по одному над жаберными крышками и по одному над глазами с каждой стороны тела, а также еще четыре шипа на конце рыла. Кожа между рядами жучек шероховатая от множества костных зернышек.

Итак, в этом разделе дано описание внешнего строения предличинок большого амударьинского лопатоноса на последовательных стадиях развития, а также ранней личинки и взрослой неполовозрелой особи того же вида. Стало возможным провести сравнение развития предличинок этого уникального вида с развитием предличинок двух видов рода осетров: черноморско-азовского осетра (Шмальгаузен, 1975) и частично севрюги (Детлаф и др., 1981) и одного вида из рода белуг — (Шмальгаузен, 1968), используя также проведенные в настоящей работе измерения на тех же стадиях развития количественных признаков, характеризующих пропорции тела у этих видов и еще у одного вида осетров — стерляди. Ниже излагаются результаты этого сравнения.

Видовые особенности развития предличинок большого амударьинского лопатоноса

Предличинки лопатоноса после исчезновения эмбрионального пигмента становятся совершенно светлыми. Немногочисленные и бледные меланоциты были найдены только в коже личинки длиной 14,4 мм (Драгомиров, Шмальгаузен, 1952), тогда как у других перечисленных выше видов они появляются в небольшом количестве на 38-й стадии на верхней поверхности головы и тела, а на ст. 39 кожа уже достаточно пигментирована. Наиболее выражена пигментация покровов тела у предличинок осетра.

Предличинки лопатоноса мельче предличинок трех других видов осетровых (табл. 2). Соответственно у них мельче и желточный мешок, на ст. 35 и 36 имеющий более округлую форму, чем у других видов, причем самый крупный и наиболее удлиненный желточный мешок у предличинок белуги. В силу этих различий у лопатоноса задний конец желточного мешка достигает уровня 14—16-го мышечного сегмента, а у белуги — 21—24-го сегмента. У сравниваемых видов различается и число сегментов, лежащих впереди уровня клоаки: их меньше всего у лопатоноса (от 30 до 34), несколько больше у стерляди (36—38), около 40 у осетра, 44 сегмента и более — у белуги. Следовательно, с увеличением размера предличинок сравниваемых видов увеличивается число этих сегментов.

У ранних предличинок лопатоноса плавниковая складка уже, чем у других видов. На ст. 36 относительная высота тела у предличинок лопатоноса такая же, как у других видов, но по мере развития она становится меньше, чем у них (табл. 2). Поэтому тело предличинок лопатоноса сильнее вытянуто в длину. У предличинок лопатоноса относительно крупнее широкие и округлые грудные плавники. На ст. 45 они уже смещены в брюшной стороне и тем самым значительно увеличивают брюшную поверхность предличинки (см. рис. 3, 45*б*); у взрослых лопатоносов они приобретают треугольную форму (см. рис. 6). Меньше всего относительный размер грудных плавников у белуги (см. Шмальгаузен, 1968, рис. 3). Высота и длина основания спинного плавника у лопато-

носа несколько меньше, чем у других видов, а расположение на теле такое же, как у стерляди и осетра. У белуги он располагается более ростральнo — впереди уровня клоаки, и основание плавника относительно длиннее (см. рис. 3 в цитированной выше работе). На ст. 45 длина хвостового плавника лишь немного больше, а его ширина — меньше, чем у других видов. Вместе с тем у взрослого лопатоноса, как только что отмечалось, имеется длинная хвостовая нить, которой нет ни у одного из сравниваемых видов.

К концу предличиночного периода голова у лопатоноса уплощается, а ее наибольшая высота (табл. 3) оказывается меньше, чем у других видов. Кпереди от уровня глаз, т. е. в области рыла, голова становится еще более плоской. У малька (см. рис. 5) и особенно у взрослой рыбы (см. рис. 6) рыло совсем плоское. У поздних предличинок лопатоноса зачаток жаберной крышки лучше развит, чем у стерляди и осетра, и больше прикрывает зачатки жаберных лепестков. У лопатоноса, как и у этих видов жаберные перепонки приращены к межжаберному промежутку и не срастаются друг с другом, а у белуги они срастаются, образуя свободную складку.

У лопатоноса и у белуги позже, чем у стерляди и осетра, образуются вторичные жаберные лепестки — на ст. 43 они еще отсутствуют, тогда как у стерляди и осетра на этой стадии уже видна перистость на лепестках первого ряда первой жабры. Зачатки лепестков оперкулярной полужабры у лопатоноса и других сравниваемых видов появляются одновременно на ст. 38; у лопатоноса они еще хорошо выражены у личинки длиной 14 мм, но затем они утрачивают свое значение и у взрослых неполовозрелых рыб оперкулярная полужабра сильно редуцирована. Как уже отмечалось, особенностью лопатоноса, отличающей его от других видов осетровых рыб, является отсутствие брызгальца у взрослых особей, хотя оно имеется у личинок (Драгомиров, Шмальгаузен, 1952 и данные настоящей работы).

На ст. 45 у лопатоноса в отличие от остальных трех видов брызгальце еще не прорвано. Оно прорывается у личинки, а позже зарастает. Согласно Никольской (1989), брызгальце есть и у взрослых амударьинских лопатоносов, однако нам не удалось его обнаружить ни у одной из 15 взрослых особей, имеющихся в нашем распоряжении.

Рот у предличинок и личинок лопатоноса широкий, с большим расстоянием между лопастями прерванной нижней губы; его строение сходно со строением рта белуги, однако у взрослой белуги рот остается настолько широким, что занимает всю нижнюю поверхность головы (см. Берг, 1923), тогда как у взрослого лопатоноса относительная ширина рта уменьшается в два раза (ср. рис. 4 и 6), и он становится похожим в этом отношении на осетров, за исключением стерляди, рот у которой значительно меньше, чем у других видов, а расстояние между лопастями нижней губы очень мало (см. там же). Как у всех осетровых у лопатоноса на стадии перехода на активное питание прорезаются зубы, отличающиеся от зубов белуги чрезвычайно малыми размерами.

Органы чувств у только что вылупившихся предличинок лопатоноса, как и у других видов осетровых рыб, мало дифференцированы. Однако различия в их строении у сравниваемых видов обнаруживаются уже на этой стадии. Так, у лопатоноса в средней части глазного дна отсутствует пигментное пятно, имеющееся у всех изученных видов осетровых рыб (Бабурина, 1972). У лопатоноса немногочисленные меланоциты по краю радужки появляются лишь на стадии перехода на активное питание (ст. 45), тогда как у других видов пигментация глаз начинается на ст. 38, а на ст. 43 глаза у них становятся интенсивно пигментированными. Относительный продольный диаметр глаза на ст. 36 (табл. 3) у лопатоноса меньше, чем у белуги, а у белуги меньше, чем у осетров, но различия между сравниваемыми видами по этому параметру менее выражены, чем на последующих стадиях. Абсолютная длина диаметра глаза у предличинки лопатоноса на ст. 36 равна 0,15 мм и не меняется заметно на последующих стадиях даже у ранней личинки. Естественно, что если длина головы в течение

предличиночного периода (ст. 36—45) у лопатоноса увеличилась почти в три раза (см. табл. 3), а диаметр глаза при этом не изменился, то соответственно в то же число раз уменьшилась его относительная величина. У предличинок трех других видов осетровых рыб эта величина в ходе развития (см. табл. 3) тоже уменьшается — у белуги почти в два раза, у осетров — примерно на одну треть, но рост глаза у них продолжается. Так, например, у стерляди за период от 36 до 45 стадии диаметр глаза увеличился с 0,2 до 0,4 мм. Следовательно, у лопатоноса, в отличие от других видов, рост глаза подавлен. Если глаз у него и растет, то настолько медленно, что за относительно короткий период предличиночного развития это увеличение трудно уловить. О том, что рост все таки идет, свидетельствует десятикратное увеличение диаметра глаза за очень длительный срок, прошедший от вылупления предличинок (ст. 36) до достижения состояния взрослой неполовозрелой особи, диаметр глаза у которой равен 1,5 мм. Однако за тот же срок длина головы (см. табл. 3) увеличилась в 53 раза и соответственно, относительный диаметр глаза у нее еще более уменьшился. Кроме того, у некоторых предличинок начинает образовываться складка кожи, частично прикрывающая глаз (см. рис. 3 и др.), а у взрослых лопатоносов, как сообщают об этом в своей книге Тлеуов и Сагитов (1973) глаза иногда почти полностью зарастают кожей, остается лишь небольшое отверстие величиной 0,2—0,4 мм.

Подавление роста и замедление темпа пигментации глаз, их относительно малые размеры свидетельствуют о редукции органа зрения у лопатоноса. Однако, для определения того, насколько сильно он редуцирован необходимо изучить строение глаза на микроскопическом уровне. Такие исследования на взрослых особях не проводились. Представление о строении глаза у личинок лопатоноса дает приведенная в работе Никольской (1989) микрофотография среза через среднюю часть глаза личинки длиной 17 мм. Видно, что хрусталик занимает почти всю внутреннюю полость глаза, а ширина сетчатки примерно равна его диаметру. Такое строение глаза у личинки лопатоноса напоминает строение глаза у зародышей рыб, в частности у зародышей других осетровых рыб (см. например, Бабурина, 1972). На препаратах срезов через глаз другой личинки (длиной 14,7 мм, т. е. почти такой же, как описанная в настоящей работе) М. П. Никольская обнаружила в сетчатке фоторецепторы типа колбочек. Следовательно, в этом отношении лопатонос сходен с севрюгой, имеющей, по данным Бабуриной (1972), чисто колбочковую сетчатку, тогда как у всех других изученных ею осетровых рыб сетчатка содержит и палочки, и колбочки.

До известной степени о строении глаза у взрослого лопатоноса можно судить на основании результатов его препаровки. Глаз был выделен из склеральной капсулы и разрезан поперек в дорсовентральной плоскости. Оказалось, что как и у личинки, хрусталик занимает в нем почти все пространство между роговицей и сетчаткой, т. е. и у взрослой особи строение глаза остается сходным со строением глаза у зародышей. Наибольшое расстояние между роговицей и склеральным хрящем равно 1,55 мм, диаметр хрусталика — 1,0 мм или 64,5%, а ширина сетчатки — 0,5 мм, или 32,25% этого расстояния. Следовательно, по сравнению с шириной сетчатки у личинки ширина ее у взрослой особи относительно уменьшилась и составляет теперь лишь половину диаметра хрусталика. Однако если сравнить эти параметры у взрослой стерляди, измеренными по рис. 13 в только что цитированной книге Бабуриной, то окажется, что у стерляди они соответственно составляют для хрусталика — 60%, а для сетчатки только 5% указанного расстояния. Следует отметить, что в табл. 1 и 2 той же книги Е. А. Бабурина приводит размеры хрусталика у стерляди и трех других видов осетровых рыб, соотнесенные не с расстоянием от роговицы до хрящевой капсулы, а с продольным диаметром глаза (измеренным в направлении, параллельном длине тела рыбы на интактных глазах). Определенный таким же образом продольный диаметр глаза (который всегда длиннее, чем указанное выше расстояние) у подвергшегося препаровке лопатоноса равен 2,5 мм, а диаметр хрусталика соответственно составляет лишь 40% этой величины.

В отличие от глаза обонятельный орган у лопатоноса развивается так же нормально, как и у других видов осетровых. Его относительный диаметр на предличиночных стадиях несколько меньше, чем у белуги и осетров, однако у всех видов на протяжении предличиночного периода он остается постоянным, что говорит о пропорциональном росте обонятельного органа. На ст. 36 у каждого из сравниваемых видов относительный диаметр этого органа примерно равен диаметру глаза, но поскольку у лопатоноса рост глаза подавлен, то к ст. 45 диаметр обонятельного органа превышает диаметр глаза в 4,3 раза, а у личинки даже в 5 раз (см. табл. 3).

У лопатоноса хорошо развиты усики, особенно боковые, на ст. 45 они несколько длиннее, чем у белуги и значительно длиннее, чем у осетров. Наибольшей длины усики достигают уже после перехода на активное питание — у личинки (Драгомиров, Шмальгаузен, 1952, данные настоящей работы). У взрослых рыб их относительная длина уменьшается более, чем в два раза, хотя у некоторых мальков она еще значительна (ср. рис. 5 и 6). Лопатонос отличается от других видов не только относительными размерами, но и расположением усиков. Основания боковых и средних усиков у него лежат, как у севрюги и стерляди, на одном уровне, тогда как у осетра и белуги основания средних усиков находятся несколько впереди оснований боковых усиков. На ст. 45 основания усиков у лопатоноса располагаются как у белуги, примерно на середине расстояния между ртом и концом рыла (рис. 4). Боковые усики заходят за границу рта, тогда как у представителей рода осетров — стерляди, севрюги (Детлаф и др., 1981, рис. 53) и осетра (там же, рис. 49) они отодвинуты от края рта вперед — ближе к концу рыла, и их концы в это время уже не достигают рта предличинки. Усики и губы покрыты многочисленными вкусовыми почками, крупными как у белуги. У осетров они значительно мельче. Кроме того, у лопатоноса вкусовые почки имеются и на валиках, отходящих вперед от оснований средних усиков.

Чувствующие ямки сейсмосенсорной системы на нижней стороне рыла у лопатоноса развиваются позже, чем у видов рода осетров — на ст. 45 их зачатки при наружном осмотре еще не различимы, тогда как у осетров зачатки чувствующих ямок заметны уже на стадии 42, а на ст. 45 у большей части ямок уже открываются поры. У белуги чувствующие ямки меньше и не столь многочисленны, как у осетров, но дифференцируются раньше, чем у лопатоноса. Однако у взрослого лопатоноса имеется хорошо развитая сеть таких органов чувств. На теле предличинок и личинок лопатоноса отсутствует спинной ряд чувствующих ямок (см. также Никольская, 1989). Подробнее о различиях сейсмосенсорной системы у личинок лопатоноса и других видов осетровых рыб см. у Никольской (1985).

Суммируя многочисленные цифровые показатели, приведенные при описании предличинок, личинки и взрослой особи в тексте и в табл. 1—3 можно сделать вывод, что большинство их изменяется у сравниваемых видов в одном направлении. По отношению к длине предличинки уменьшаются наибольшая высота тела, антедорсальное, антевентральное, антеанальное и пектовентральное расстояния, а также длина основания анального плавника; по отношению к длине головы уменьшаются ее наибольшая высота, расстояние от конца рыла до усиков и продольный диаметр глаза (у лопатоноса его уменьшение выражено значительно резче, чем у других видов). Увеличиваются по отношению к длине предличинки длина головы, расстояние от клоаки до конца хвоста, вентроанальное расстояние, высота грудных и спинного плавников, а относительно длины головы — расстояние от усиков до края рта, длина боковых усиков, расстояние между средними усиками. У всех видов относительно стабильны наименьшая высота тела, длина оснований брюшного плавника, высота анального плавника, расстояние между лопастями нижней губы, продольный диаметр обонятельного органа. Лишь немногие параметры изменяются у сравниваемых видов по-разному (см. табл. 2 и 3).

Все выше сказанное подтверждает сходство основных черт строения и разви-

тия предличинок лопатоноса и сравниваемых видов, что и позволило применить к описанию его развития классификацию стадий, разработанную сначала при изучении предличиночного развития белуги (Шмальгаузен, 1968). Будучи во многих отношениях сходным с остальными видами семейства осетровых рыб, характеризующегося примитивной организацией (которая сближает их с хрящевыми рыбами, см., например, Суворов, 1948), большой амударьинский лопатонос вместе с тем обладает рядом специфических черт, отличающих его от других видов этого семейства. Эти видовые особенности лопатоноса несомненно связаны с его адаптацией к особым условиям среды обитания — вся его жизнь проходит в Амударье — чрезвычайно мутной реке с очень сильным течением. К таким особенностям относятся прежде всего редукция и почти полное отсутствие пигментации глаз, а также пигментации покровов тела и глаз у предличинок и личинок, плоское рыло, характерное для рыб, ведущих придонный образ жизни. Наличие зубов, которые прорезаются на стадии перехода на активное питание, позволяет личинкам лопатоноса, несмотря на малые размеры, захватывать такую крупную для них добычу, как личинки хирономид, являющиеся их основной пищей. При этом слабое зрение и задержка в развитии чувствующих ямок на нижней поверхности головы компенсируются у предличинок и ранних личинок усиленным развитием усиков и вкусовых почек. У взрослых особей лопатоноса эти органы чувств утрачивают свое значение и их функции выполняет формирующаяся позднее чрезвычайно развитая сейсмосенсорная система чувствующих ямок (см. также Никольская, 1989).

Кроме далеко зашедшей редукции глаз отличительными признаками мальков и взрослых лопатоносов является образование шипов на голове и плечевом поясе, а у взрослых рыб рудиментарное состояние оперкулярной полужабры, отсутствие брызгальца и наличие длинной хвостовой нити, и их хорошо выраженная биологическая дифференциация — существование нормальной и карликовой формы (см. Сагитов, 1969).

Конечно, видовые различия имеются и между другими видами осетровых рыб на изученных стадиях развития, но их рассмотрение не входит в задачу настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабурина Е. А. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М. Наука, 1972. 146 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод России. 2-е издание. М. Государственное Изд-во, 1923, 536 с.

Берг Л. С. Молодь рыб низовья Амударьи // Изв. отд. прикл. ихтиологии. 1929. Т. 9, вып. 2. С. 225—230.

Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие зародышей осетровых рыб. М.: Изд-во АН СССР. 1955. 88 с.

Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М. Наука. 1969. 134 с.

Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Осетр *Acipenser guldenstadti* // В кн.: Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 217—263.

Гончаров Б. Ф., Шубравый О. И., Утешев В. К. Размножение и раннее развитие большого амударьинского лопатоноса (*Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* Bogd.) в искусственных условиях // Онтогенез. 1991. т. 22. № 5. С. 485—492.

Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М.: Изд-во АН СССР. Наука, 1954. 216 с.

Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинок. М.: Наука, 1981. 224 с.

Драгомиров Н. И. Ранняя стадия личиночного развития лопатоноса (*Pseudoscaphirynchus*) // Докл. АН СССР. 1954. Т. 96. № 6. С. 1265—1268.

Драгомиров Н. И., Шмальгаузен О. И. Эколого-морфологические особенности личинок лопатоноса (*Pseudoscaphirynchus*) // Докл. АН СССР 1952. Т. 85, № 6. С. 1399—1402.

Никольская М. П. Развитие системы ампулярных рецепторов у осетрообразных рыб (Chondrostei, Acipenseriformes) и ее функциональное значение // в кн.: Сигнализация и поведение рыб. Апатиты. Мурманской морской биол. ин-т Кольского филиала АН СССР. 1985. С. 46—56.

Никольская М. П. Развитие системы ампулярных органов у большого амударьинского лопатоноса *Pseudoscaphirynchus kaufmanni* (Bogd.) // В кн.: Морфология, экология и поведение осетровых. М.: Наука. 1989. С. 71—89.