

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Научный совет по проблеме
КОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ
И УПРАВЛЕНИЕ ПРОЦЕССАМИ ОНТОГЕНЕЗА»

ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

ОБЪЕКТЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1975

Объекты биологии развития. М., «Наука», 1975.

Монография представляет собой вторую книгу из серии «Проблемы биологии развития». Это справочно-методическое пособие по биологии размножения, искусственному разведению и содержанию, а также по нормальному развитию более 20 видов животных, являющихся основным объектом биологии развития. В ней впервые в нашей литературе публикуются таблицы их нормального развития, в том числе таблицы, разработанные специально для этого издания. Книга рассчитана на биологов широкого профиля, биохимиков, медиков, специалистов сельского хозяйства, аспирантов и студентов.

Редакционная коллегия серии «Проблемы биологии развития»:

Б. Л. Астауров (главный редактор),

Т. А. Детлаф (зам. главного редактора),

А. Е. Гайсинович (ответственный секретарь),

В. Я. Бродский, А. П. Дыбан, Г. В. Лопашов,

Б. П. Токин

Ответственный редактор

Т. А. Детлаф

XI

ОСЕТР ACIPENSER GÜLDENSTÄDTI

Зародыши и личинки осетровых рыб — важный объект для сравнительно-эмбриологических исследований вследствие положения осетровых в системе рыб: эта группа является наиболее примитивной среди высших рыб (Teleostomi). Очень перспективен этот объект и для экспериментально-эмбриологических и тератологических исследований, поскольку зародыши и личинки осетровых рыб обладают большой устойчивостью к неблагоприятным воздействиям (в этом отношении особый интерес представляет осетр, который по своей жизнестойкости значительно превосходит не только костистых рыб, но и других изученных в этом отношении представителей осетровых, белугу и севрюгу). Вместе с тем в яйцах осетровых рыб желток распределен хотя и неравномерно, но не отсечен от цитоплазмы (по своему строению они сходны с яйцами амфибий), и поэтому для ряда экспериментов, например эксплантации, удаления и пересадки зачатков, осетровые более пригодны, чем костистые рыбы. Ооциты осетровых рыб — очень удобный объект для изучения закономерностей созревания, поскольку под влиянием гонадотропного гормона они могут созревать вне тела самки и после этого оплодотворяться; они, так же как зародыши, хорошо переносят различные микрохирургические операции. У осетровых рыб можно получить большое число совершенно синхронно развивающихся зародышей, что необходимо для многих как экспериментальных, так и биохимических исследований. Разные виды осетровых рыб размножаются в близкие сроки и хорошо скрещиваются между собой, что позволяет проводить исследования на гибридных формах, а также, в принципе, открывает возможность для осуществления гетеропластических пересадок.

Поскольку осетровые рыбы являются объектом искусственного разведения и работа осетровых рыбободных заводов включает получение икры у производителей, ее осеменение и инкубацию, изучение закономерностей их развития представляет практический интерес.

Первые сведения об особенностях развития осетровых рыб на примере стерляди содержатся в работе А. О. Ковалевского с соавт. (Kowalewsky et al., 1870); зародышевое и личиночное развитие стерляди было затем детально описано В. В. Заленским (1878, 1880). Интенсивное изучение закономерностей развития осетровых началось лишь после введения в рыбободство метода гипофизарных инъекций (Гербильский, 1941, 1949), позволившего организовать заводское воспроизводство основных видов осетровых рыб.

В последовавший за этим период было изучено нормальное развитие зародышей севрюги, осетра и белуги и его нарушения (Детлаф, Гинзбург, 1954; Гинзбург, Детлаф, 1955, 1969; Детлаф и др., 1963). Активно изучались закономерности созревания ооцитов: динамика мейоза (Казанский, 1953, 1954, 1957; Персов, 1954; Детлаф, 1961а; Васецкий, 1966 б.

1970), роль ядра и цитоплазмы в становлении организации и свойств яйца (Скоблина, 1968, 1970; Dettlaff, Skoblina 1969; Айзенштадт, Скоблина, 1970; Никитина, 1972, 1974), изменения тонкого строения цитоплазмы (Айзенштадт, Детлаф, 1972) и термочувствительности (Васецкий, 1966а) в процессе созревания ооцита, влияние гонадотропных гормонов гипофиза и прогестерона на ооцит и одевающие его фолликулярные клетки *in vitro* (Детлаф и др., 1968; Давыдова, 1972; Детлаф, Давыдова, 1974; Гончаров, 1971, 1972). Изучены строение и свойства гамет, закономерности их соединения, кортикальная реакция яйца при оплодотворении и активации, выяснен механизм блокирования полиспермии (Гинзбург, 1953б, 1957б, 1960а, б, 1968; Ginsburg, 1961; Детлаф, 1957, 1961б; Dettlaff, 1962; Детлаф, Гинзбург, 1963); изучены процессы формирования и соединения пронуклеусов (Персов, 1955; Гинзбург, 1957а, 1959), становления билатеральной симметрии зародыша (Гинзбург, 1953а). Исследованы изменения яйцевых оболочек в процессе развития и особенности водного обмена у зародышей (Зотин, 1953а, б, 1961). Изучены закономерности дробления: длительность фаз митоза (Детлаф, 1962а), механизм цитокинеза (Зотин, Пагнаева, 1963; Zotin, 1964; Зотин, 1971) и изменчивость расположения борозд дробления (Гинзбург, 1954), десинхронизация деления ядер и перестройка клеточного цикла, влияние цитоплазмы на деление ядер (Нейфах, Ротт, 1958; Крениг, 1960; Чулицкая, 1967, 1968). Описан спонтанный зачаточный партеногенез (Астауров, 1951). Получены данные о морфогенетических движениях клеточного материала в процессе гастрюляции (Детлаф, Гинзбург, 1954; Игнатьева, 1963, 1965), о явлении первичной индукции (Гинзбург, Детлаф, 1944) и региональности индуцирующего действия хордомезодермы (Игнатьева, 1960, 1961), о времени осуществления морфогенетической функции ядер (Арман, Нейфах, 1961), о механизме образования полости первичной кишки (Зотин, Круминь, 1959; Зотин, 1962). Изучены закономерности развития глаза (Бабурин, 1957, 1972; Дабагян, 1958, 1959), лабиринта (Чулицкая, 1961а, б, 1962), развитие железы вылупления и условия секреции фермента вылупления (Зотин, 1953в, 1954; Игнатьева, 1959, 1964). Исследованы интенсивность дыхания и аэробного гликолиза (Татарская и др., 1958; Коржуев и др., 1960), изменение теплот сгорания зародышей во время развития (Фаустов, Зотин, 1965), влияние содержания кислорода и солености на развитие (Драбкина, 1961; Юровицкий, Резниченко, 1963; Юровицкий, 1964). На примере осетровых рыб разработаны безразмерные критерии продолжительности развития (Детлаф, Детлаф, 1960; Dettlaff, Dettlaff, 1961).

СИСТЕМАТИКА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ

Русский осетр *Acipenser güldenstädti* Brandt относится к семейству осетровых *Acipenseridae* (отряд осетрообразные *Acipenseriformes*, класс рыбы *Pisces*, тип хордовые *Chordata*).

Русский осетр обитает в бассейнах Каспийского моря (северокаспийский осетр *A. güldenstädti* Brandt и курийский или персидский подвид *A. güldenstädti persicus* Borodin), Черного и Азовского морей (черноморско-азовский подвид *A. güldenstädti colchicus* V Marti).

Число хромосом в диплоидном наборе у русского осетра 130—140 (тогда как у белуги и стерляди их около 60 — Серебрякова, 1964).

Как и большинство осетровых, русский осетр относится к проходным рыбам: живет в море и заходит в реки только для нереста. У рыб, пойманных в устье реки, половые продукты еще не вполне зрелые. Окончательное дозревание яиц и спермиев происходит при подъеме рыб вверх по течению и на нерестилищах. В поисках подходящих для нереста условий (осетры мечут икру в местах с сильным течением и плотным, обычно галечным грунтом) осетровые могут подниматься по реке на многие сотни километров (Берг, 1948). Однако теперь в большинстве осетровых рек СССР путь к основным местам нереста осетровых рыб прегражден плотинами, что привело к резкому сокращению их естественного размножения.

В последнее время наблюдается некоторое усиление нереста северокаспийского осетра за счет освоения им низовых нерестилищ в районе Волгограда (Хорошко, 1968).

Во время нереста овуляция яиц у самок протекает постепенно, в направлении от каудальной части яичника к краниальной. Овулировавшие яйца выпадают в полость тела, в которой к началу овуляции накапливается значительное количество полостной жидкости. Яйца не задерживаются в полости тела самки надолго: по мере овуляции они небольшими порциями через короткие парные яйцеводы и половую пору выделяются в воду. Одновременно семя выбрасывает порции спермы, сперматозоиды рассеиваются током воды и оплодотворяют яйца. Нерест каждой самки длится несколько часов.

Волжский осетр, размножающийся весной, мечет икру при температурах от 8 до 15°, размножающийся летом — при 20—23°; донской осетр нерестится весной при температурах 12—22° (см. Гинзбург, Детлаф, 1969).

ПОЛУЧЕНИЕ ЗРЕЛЫХ ЯИЦ И СПЕРМЫ МЕТОДОМ ГИПОФИЗАРНЫХ ИНЪЕКЦИЙ

В настоящее время воспроизводство осетровых в значительной своей части осуществляется на осетровых рыбобreedных заводах, где созревание половых продуктов вызывают путем инъекции производителям суспензии гипофизов. Разведением осетра занимается 15 заводов (5 на Волге, 3 на Куре, 4 на Кубани и 3 на Дону). В соответствии с условиями естественного нереста икру осетра на этих заводах получают в конце апреля — мае при температурах воды 10—18°

Созревание и овуляцию яиц вызывают однократной инъекцией самке гипофизов любого вида осетровых рыб. Обычная дозировка — 60—80 мг ацетонированных гипофизов на самку осетра; гипофизы растирают и растворяют в 1 мл раствора Рингера для холоднокровных или дистиллированной воде. Спустя некоторое время, различное при разных температурах (см. Гинзбург, Детлаф, 1969), самку, обнаруживающую признаки созревания, забивают, делают разрез стенки тела по среднебрюшной линии и извлекают в таз всю икру, которая овулировала или легко сходит с яичника.

Важным условием для получения икры хорошего качества является выдерживание самки в течение всего времени до овуляции яиц при оптимальных температурных условиях, в проточной, хорошо аэрируемой

воде. Не меньшее значение имеет своевременное вскрытие самки, так как задержка овулировавших яиц в полости тела приводит к быстрому снижению их оплодотворяемости и ухудшению качества (повышению процента уродливо развивающихся зародышей после оплодотворения). От одной самки черноморско-азовского осетра получают от 167 до 610 тыс. яиц (по данным для 26 самок).

После взятия икры берут сперму у самца, получившего инъекцию 40—60 мг ацетонированных гипофизов. Самца оглушают, сперму сцеживают в сухой сосуд. От одного самца сперму берут 2—3 раза (с перерывом не менее чем в 1 сутки). Единновременно получают эякулят в объеме от 25 до 500 см³.

Яйца и сперму для лабораторных опытов заготавливают во время получения их для производственных целей. Яйца набирают в сухие широкие пробирки вместе с полостной жидкостью. Обычно пользуются плоскодонными пробирками шириной 30—35 мм и заполняют их до половины икрой, над которой оставляют по возможности значительный слой полостной жидкости. Пробирки закрывают корковыми пробками, помещают в прохладное место и оберегают от прямого солнечного света. Плотные закупоренные пробирки удобно держать в кристаллизаторе с водой, температуру которой можно поддерживать на нужном уровне добавлением льда. Желательно, чтобы температура хранения яиц соответствовала той температуре, при которой самки созревали в садках, или была немного ниже ее.

Яйца в полостной жидкости при нерестовых температурах сохраняют способность к оплодотворению в течение 6—8 час. и более. Выдерживание яиц при температурах 5 и 25° в течение 60—100 мин. не отражается на их способности к оплодотворению (для больших сроков данные отсутствуют), а выдерживание в течение такого же времени при температурах 0 и 30° вызывает активацию яиц и резкое снижение их оплодотворяемости, обычно до 0 (Гинзбург, 1968, стр. 93—94).

Сперму наливают в сухие лабораторные пробирки (от каждого самца в отдельную пробирку), плотно закрывают пробками и сохраняют при низкой температуре, лучше всего на льду. При хранении «сухой» спермы в условиях нерестовых температур она сохраняет оплодотворяющую способность в течение 12—36 час., а при температуре 0—4° — обычно не менее 2—3 суток (иногда до 8 суток).

При разведении спермы полостной жидкостью, в которую погружены овулировавшие яйца, сперматозоиды, так же как и в спермальной жидкости, остаются неподвижными.

СОЗРЕВАНИЕ ООЦИТОВ IN VIVO И IN VITRO

На гонадотропные гормоны гипофиза реагируют созреванием фолликулы старшей генерации — ооциты I порядка, одетые слоем фолликулярных клеток (рис. 70). Такие ооциты дефинитивного размера содержат крупное ядро (зародышевый пузырек), смещенное в анимальную область, и обладают четко выраженной полярностью: вегетативная часть ооцита заполнена крупными зернами желтка и капельками жира, тогда как в анимальной части, занимающей его верхнюю треть, собрана основная масса цитоплазмы, которая содержит мелкие желточные зерна и липидные

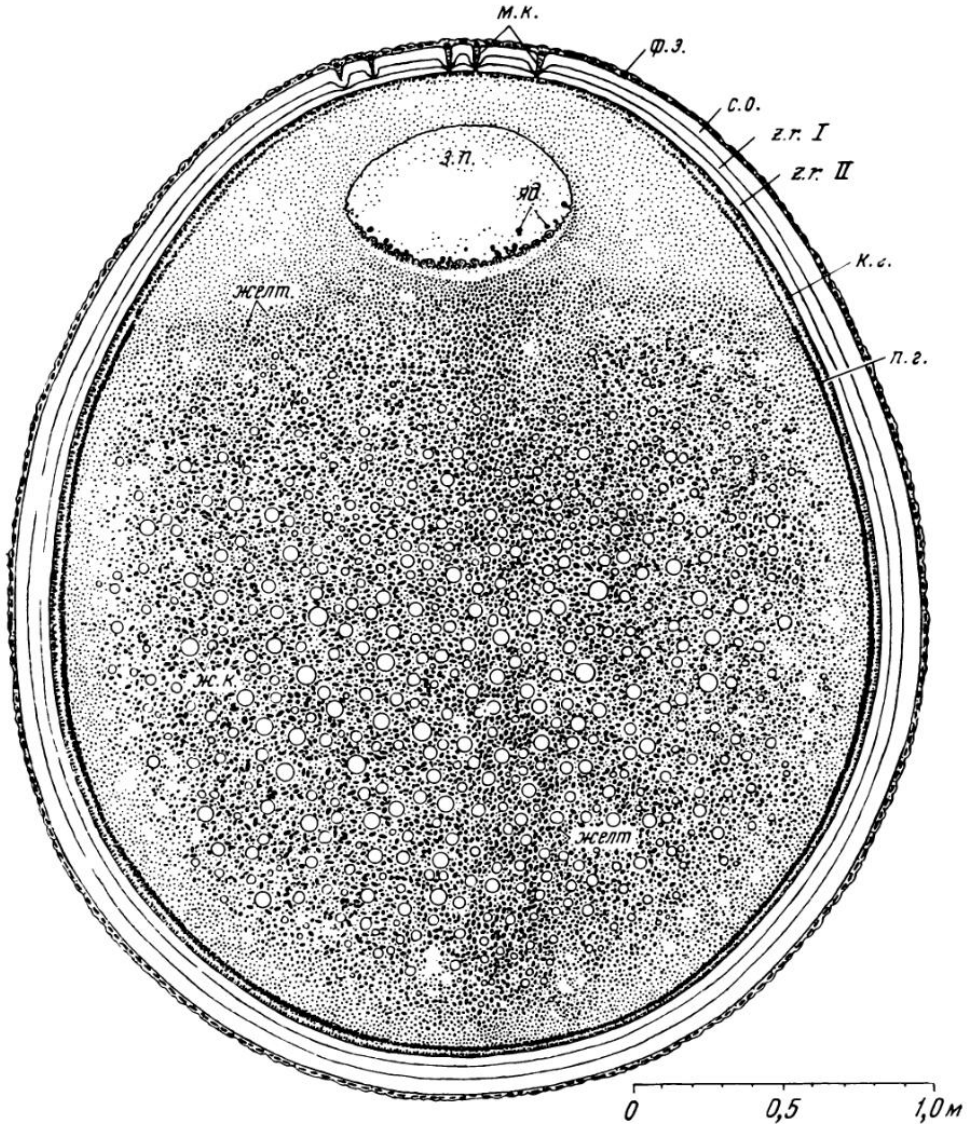


Рис. 70. Завершивший рост ооцит осетра (разрез по анимально-вегетативной оси)

желт. — желточные гранулы; ж. к. — жировые капли; з. п. — зародышевый пузырек; к. г. — кортикальные гранулы; м. к. — микроцильные каналы; п. г. — пигментные гранулы; с. о. — студенистая оболочка; ф. э. — фолликулярный эпителий; яд — ядрышки; z. r. I — zona radiata externa; z. r. II — zona radiata interna

включения небольшого размера. Таким образом, ооцит осетра имеет телолецитальное строение. Ооцит одет двуслойной желточной оболочкой (zona radiata interna и z. r. externa), наружной студенистой оболочкой и фолликулярным эпителием. Над местом расположения зародышевого пузырька в центре анимальной области ооцита в яйцевых оболочках

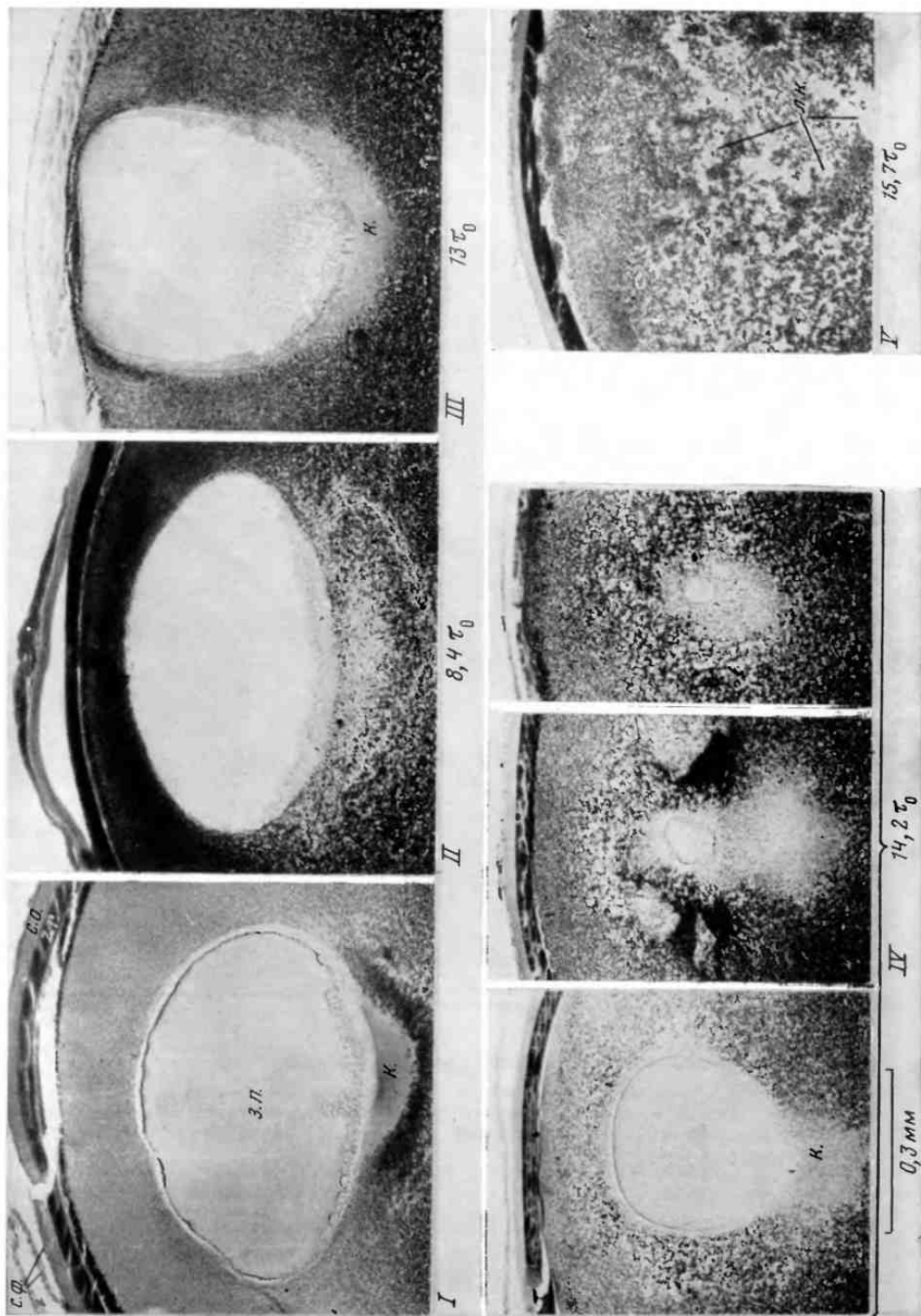
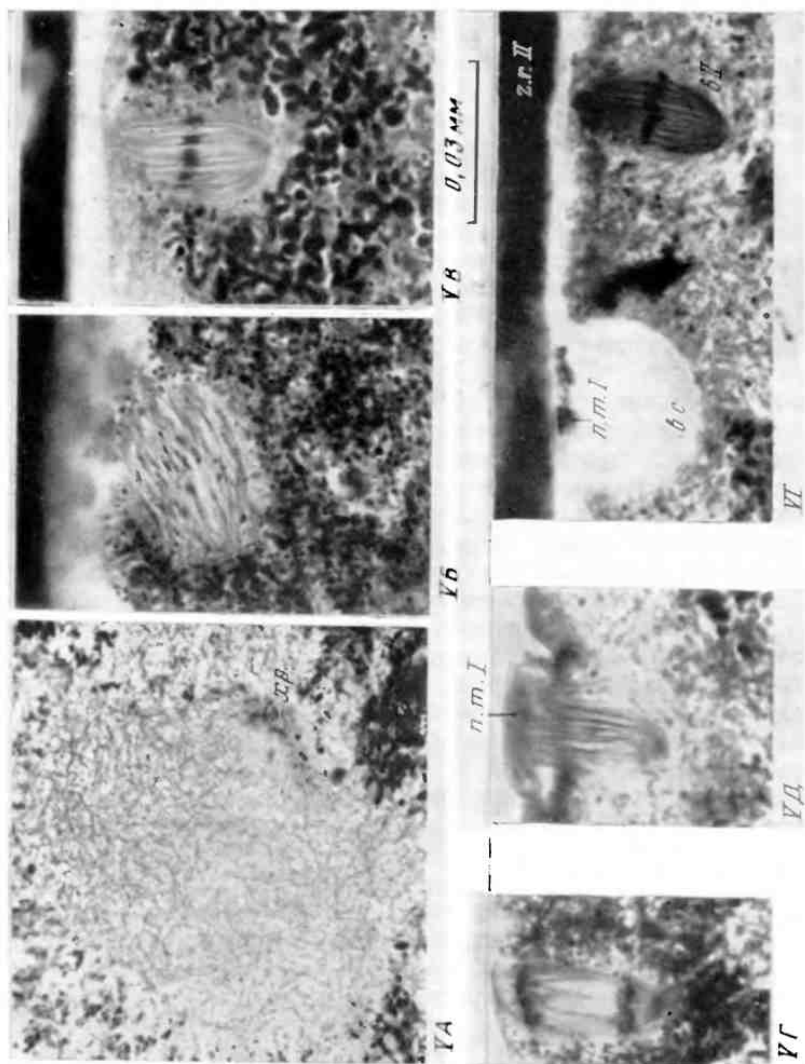


Рис. 71. Строение анимальной области ооцита осетра на последовательных стадиях процесса созревания

I — исходная стадия: ооцит дефинитивного размера в момент инъекции гипофизов, не обладает инерцией созревания; II — стадия, на которой ооцит уже приобрел инерцию созревания; III — стадия максимального приближения зародышевого пузырька к поверхности ооцита, соответствует стадии «белого пятна»; IV — стадия разрушения оболочки зародышевого пузырька; V — I деление созревания, кариплазма распределена в цитоплазме анимальной области (А и Б — ранняя и поздняя прометафаза; В — метафаза; Г — анафаза; Д — поздняя телофаза); VI — ооцит на стадии метафазы II деления созревания — зрелое яйцо. «II» — веретено второго деления созревания; в, с. — воронка созревания; к. — зародышевый пузырек; кариплазма, перешедшая в цитоплазму; л. к. — лакуны кариплазмы в цитоплазме; п. т. I — первое полириное тело; с. о. — студенистый оболочка; с. ф. — стенка фолликула; хр. — хромосомы; з. т. — двуслойная зона radiata; г. II — zona radiata interna



имеются каналцы, до овуляции занятые выростами крупных фолликулярных клеток,— будущие микропиллярные каналы.

В процессе созревания ооцитов осетра можно выделить 6 стадий, которые различаются по свойствам ооцита (отсутствию или наличию инерции созревания, сократимости кортикального слоя цитоплазмы, способности к кортикальной реакции и др.), положению зародышевого пузырька и стадиям делений созревания. Ооциты на разных стадиях созревания не различаются по своему внешнему виду; их строение на разрезах представлено на рис. 71. Для того чтобы быстро определить наступление стадии растворения оболочки зародышевого пузырька, можно фиксировать ооциты кипящей водой или смесью спирта с уксусной кислотой (9:1) и разрезать бритвой. Примерное время наступления последовательных стадий созревания ооцитов можно определить, пользуясь кривой зависимости t_0 от температуры (см. рис. 76; продолжительность интервала от момента инъекции гипофизов до каждой стадии в t_0 указана на рис. 71). В организме самки ооцит достигает стадии метафазы II деления созревания (рис. 71, VI) и на этой стадии овулирует.

У осетровых рыб (осетра и севрюги) можно получить созревание ооцитов вне организма самки по методу Скоблиной (Детлаф и др., 1968; Скоблина, 1970) — в растворе Рингера для холоднокровных с добавлением 0,1% кристаллического яичного альбумина и ацетонированных гипофизов до концентрации 4 мкг/мл. При этом необходимо, чтобы рН раствора был около 8 (можно подщелачивать раствор питьевой содой) и температура не выходила за границы нерестовых. Даже кратковременное охлаждение или перегревание одетых фолликулярной оболочкой ооцитов препятствует их созреванию *in vitro* под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза (Давыдова, 1972).

В растворе, содержащем гормоны гипофиза, ооциты должны находиться в течение некоторого времени, после чего они приобретают инерцию созревания и способны завершить созревание в растворе Рингера без гормонов. Продолжительность гормонозависимого периода зависит от концентрации гормонов в среде, температуры, а также от состояния ооцитов, которое у разных самок может значительно различаться.

Созревание ооцитов осетровых рыб *in vitro* можно получить также (и с большей легкостью) под воздействием прогестерона. Ооциты в фолликулярной оболочке помещают в раствор Рингера для холоднокровных с добавлением прогестерона в концентрации 1—5 мкг/мл. Предварительно готовят спиртовой раствор прогестерона, микропипеткой берут нужный объем жидкости, выливают его в чашку Петри, высушивают на воздухе до полного испарения спирта и прибавляют нужный объем раствора Рингера (без альбумина).

В растворе прогестерона ооциты могут созревать в более широкой зоне температур и рН, чем в растворе, содержащем гормоны гипофиза, и не только при наличии фолликулярной оболочки ооцита, но и после ее удаления (Детлаф и др., 1968; Детлаф, Скоблина, 1969; Давыдова, 1972).

Для того чтобы получить дружное созревание и овуляцию ооцитов, их лучше инкубировать в растворе, содержащем как прогестерон, так и суспензию гипофизов. Если ооциты предполагается оперировать, то раствор, в который они будут помещены для созревания, следует простерилизовать кипячением и прибавить антибиотики (пенициллин 1000 ед/л и стрептомицин 500 ед/л).

Ооциты следует брать от самок в течение первых суток после их отлова. Ооциты, взятые от резервированных самок, гораздо хуже реагируют на гонадотропные гормоны гипофиза *in vitro* или совсем не реагируют. Ооциты берут с помощью щупа — заостренного металлического стержня, имеющего сбоку углубление с режущими краями. Щупом прокалывают стенку тела в области расположения яичников, поворачивают его несколько раз, затем вынимают, погружают в пробирку с раствором Рингера с альбумином и, покачивая пробирку, вымывают застрявшие в прорези щупа ооциты.

Ооциты, созревшие и овулировавшие вне тела самки, способны оплодотворяться и нормально развиваться.

СТРОЕНИЕ ЗРЕЛОГО ЯЙЦА И СПЕРМАТОЗОИДА

Приводимые ниже сведения о строении яйца и развитии зародыша даются по материалам для черноморско-азовского осетра *Acipenser güldenstädti colchicus* V. Marti, собранным на р. Дон в хуторе Рогожкино и на Рогожкинском осетровом рыбноводном заводе, которые в основной своей части с большей полнотой были опубликованы ранее (Детлаф, Гинзбург, 1954; Гинзбург, Детлаф, 1955, 1969; Гинзбург, 1968).

Овулировавшее яйцо черноморско-азовского осетра имеет в среднем размеры $3,1 \times 3,5$ мм (они колеблются от $2,8 \times 3,2$ до $3,3 \times 3,8$ мм). Общий цвет яйца коричневато-серый. Анимальная область обладает своеобразным рисунком со светлым полярным пятном в центре, окруженным скоплением пигментных зерен в виде кольца; другое пигментное кольцо находится на границе с вегетативной областью (табл. XXI, 1 и 1а). У некоторых яиц между этими двумя кольцами имеется еще одно, промежуточное. Диаметр пятна, ширина и интенсивность пигментации концентрических темных и светлых колец варьируют в широких пределах не только в икре разных самок, но и в одной партии икры. Обычно анимальная область в целом бывает светлее равномерно окрашенной вегетативной, однако иногда она пигментируется настолько сильно, что становится темнее вегетативной, причем отдельные пигментные кольца оказываются неразличимыми и только в центре сохраняется светлое пятно. Индивидуальное выраживание яиц с разным рисунком анимальной области показывает, что яйца с одним, двумя и тремя пигментными кольцами, а также с единообразной темной окраской анимальной области способны к оплодотворению и могут давать личинок нормального строения.

Яйца черноморско-азовского осетра, как правило, более интенсивно пигментированы, чем северокаспийского и куринского. Иногда, но очень редко, встречается икра, совсем лишенная темного пигмента и имеющая бледно-желтую окраску (такую икру находили у рыб-альбиносов).

По своему внутреннему строению зрелое яйцо обнаруживает много черт сходства с ооцитом до начала созревания: в нем сохраняется такое же распределение желточных включений, у поверхности располагается слой кортикальных гранул и, глубже, слой более мелких пигментных гранул, большая или меньшая концентрация которых обуславливает характерную пигментацию яйца (рис. 70 и 72). Оболочка зародышевого пузырька растворилась, и карิโอплазма, которая была в нем заключена, теперь распределена в цитоплазме анимальной области в виде

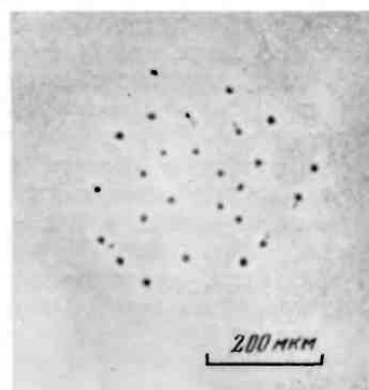
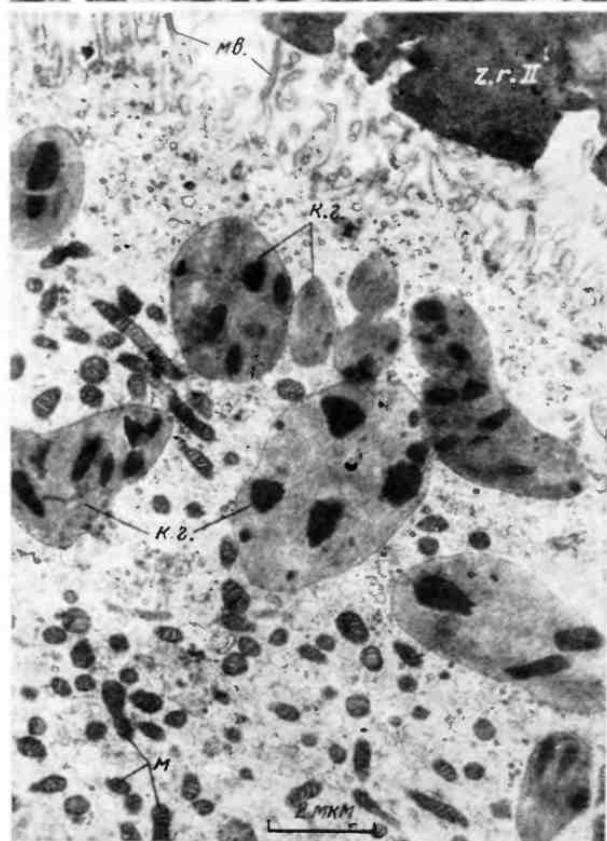
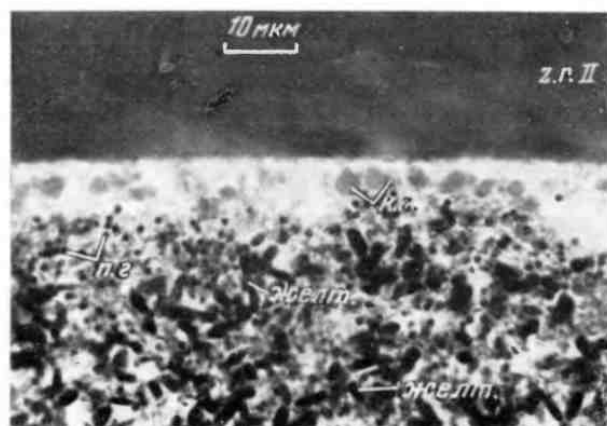


Рис. 73. Входные отверстия радиарных каналов

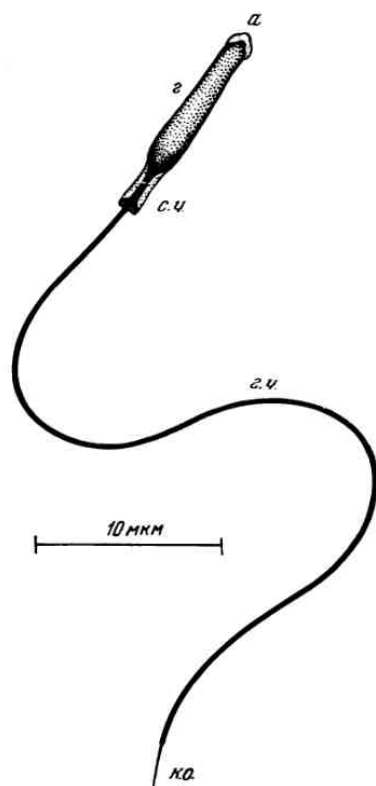


Рис. 74. Спермий осетра (схематический рисунок)

а — акросома; г — головка; ч. — главная часть хвоста; к. о. — концевой отдел хвоста; с. ч. — средняя часть спермия

Рис. 72. Строение кортикального слоя зрелого яйца

Вверху — осетр, световой микроскоп; внизу — севрюга, тронный микроскоп
желт. — желточные гранулы; к. г. — кортикальные гранулы; м — митохондрия; м.в. — микроворсинки; п. г. — пигментные гранулы; r. II — zona radiata interna

разветвленной сети лакун (рис. 71, V). Ядро в стадии метафазы второго деления созревания располагается у поверхности яйца по соседству с воронкой созревания и первым полярным тельцем (см. рис. 71, VI).

Яйцевые оболочки имеют толщину 110—150 мкм. В области анимального полюса они несколько тоньше (толщина 80—110 мкм); здесь располагается группа микроцилярных каналов. Обычно у черноморско-азовского осетра бывает около десятка микроцилярных каналов, но в некоторых яйцах их может быть только 1—2, а в других — несколько десятков (до 52). Входные отверстия микроцилярных каналов располагаются без особого порядка, на расстоянии 40—80, реже 100 мкм друг от друга (рис. 73) и все вместе занимают небольшую площадку (при наличии 5—10 микроциле диаметром 120—320 мкм). Оболочки неоплодотворенного яйца осетра не клейкие и обладают значительной прочностью — яйцо выдерживает нагрузку в 30—40 г (Зотин, 1953б).

Спермий осетра имеет общую длину около 60 мкм. Головка его палочковидная, шириной 1,5—2 и длиной около 9 мкм. На переднем несколько суженном конце головки располагается акросома, имеющая форму колпачка (рис. 74, 75). Основную массу головки составляет ядро, но всей длине пронизанное тремя спирально извитыми каналами. В этих каналах заключены нити, которые при соединении спермия с яйцом выбрасываются наружу и участвуют в образовании акросомного выроста. Средняя часть спермия содержит две центриоли и тело пластинчатого строения, сходное с придатком центриолярного комплекса в сперматиде акуловых и некоторых костистых рыб. Проксимальная центриоль прилежит к основанию ядра и располагается перпендикулярно продольной оси головки. К ней примыкает дистальная центриоль, которая расположена под прямым углом к проксимальной и является базальным телом жгутика. Центриоли окружены видоизмененными митохондриями, которые охватывают и основание жгутика. От последнего они отделены глубокой складкой плазматической мембраны, образуя вокруг него как бы муфту. Хвост спермия по длине в 6—7 раз превышает палочковидную головку. По центру его проходит осевой комплекс фибрилл обычного типа (9+2). По бокам от этого комплекса от жгутика отходят два тонких выроста; каждый из них представляет собой складку плазматической мембраны, не содержащую каких-либо опорных структур. Эти выросты, по-видимому, увеличивают эффективность плавательных движений жгутика. Они отсутствуют только в концевом отделе хвоста, имеющем длину 2,1—3,0 мкм.

ИСКУССТВЕННОЕ ОСЕМЕНЕНИЕ, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Искусственное осеменение. Для осеменения желательно использовать сперму цвета цельного молока, с желтоватым оттенком; в 1 мл такой спермы содержится более 2 млрд спермиев. При отсутствии густой спермы можно пользоваться более жидкой, цвета снятого молока (содержащей 1—2 млрд спермиев в 1 мл). Для осеменения небольших количеств икры может быть пригодной даже водянистая сперма цвета сыворотки (содержащая менее 1 млрд спермиев в 1 мл), так как сперматозонды в ней нередко хорошо активизируются.

Спермии осетра, неподвижные в спермальной жидкости («сухая» сперма), после добавления воды приобретают энергичное поступательное

движение. Спустя 1 мин. часть спермиев переходит к колебательному движению, и через 3 мин. плавает обычно уже менее 50% спермиев. Через 5—10 мин. поступательное движение обнаруживают только единичные спермии; такие «долгоживущие» спермии сохраняют способность к активному движению еще длительное время — до 60 мин. и дольше, но они составляют незначительный процент от общего числа спермиев. Соответственно ооцитотворяющая способность спермы, разведенной водой, довольно быстро снижается (обычно уже в первые 10 мин. после разведения).

Перед осеменением проверяют качество спермы. Для этого сухой стеклянной палочкой с тонким концом набирают маленькую капельку спермы из пробирки, помещают ее на предметное стекло под микроскоп, добавляют пипеткой каплю воды (по объему в несколько раз превосходящую капельку спермы) и перемешивают сперму с водой. При хорошем качестве спермы все или почти все сперматозонды приобретают в воде энергичное поступательное движение.

Для оценки качества спермы была предложена следующая пятибалльная шкала (Персов, 1941):

- Балл 5. Быстрое поступательное движение всех спермиев.
- Балл 4. Быстрое поступательное движение большинства спермиев, но в поле зрения микроскопа встречаются также спермии с замедленным, зигзагообразным и колебательным движением.
- Балл 3. Быстрое поступательное движение части спермиев, преобладает зигзагообразное и колебательное. Имеются неподвижные спермии.
- Балл 2. Поступательное движение редко, у части спермиев колебательное. Около 75% неподвижных спермиев.
- Балл 1. Все спермии неподвижны.

Эта шкала может быть полезна в исследовательской работе для сравнительной оценки спермы разных самцов.

В отличие от спермиев зрелые яйца в воде при нерестовых температурах довольно долго сохраняют способность к оплодотворению — в течение 2 час. и более. Однако часть из них может утратить эту способность и за гораздо более короткий срок.

Для искусственного осеменения небольшой порции икры ее помещают в чашку Петри и пипеткой отсасывают избыток полостной жидкости, затрудняющей оплодотворение (Гинзбург, 1968, стр. 300). Нужное количество «сухой» спермы отмеривают мерной пипеткой, сливают в небольшую сухую колбу и непосредственно перед осеменением наливают в колбу воду. Для получения максимального процента оплодотворения и нормального развития зародышей густую сперму хорошего качества следует разводить водой в соотношении 1:200 (Гинзбург, 1963; Гинзбург и др., 1963); при использовании жидкой спермы дозировка должна быть увеличена.

Вращательными движениями сперму быстро размешивают в воде и выливают на икру. Чашку Петри с осемененной икрой несколько раз покачивают, затем яйца распределяют бородкой птичьего пера таким образом, чтобы они расположились на дне равномерно. Чашку оставляют стоять до тех пор, пока оплодотворенные яйца не приклеятся к стеклу. После этого суспензию сливают и заменяют фильтрованной речной или отстоянной водопроводной водой. Слой воды в чашке должен быть невысоким (таким, чтобы вода лишь ненамного покрывала яйца), чем обеспечиваются

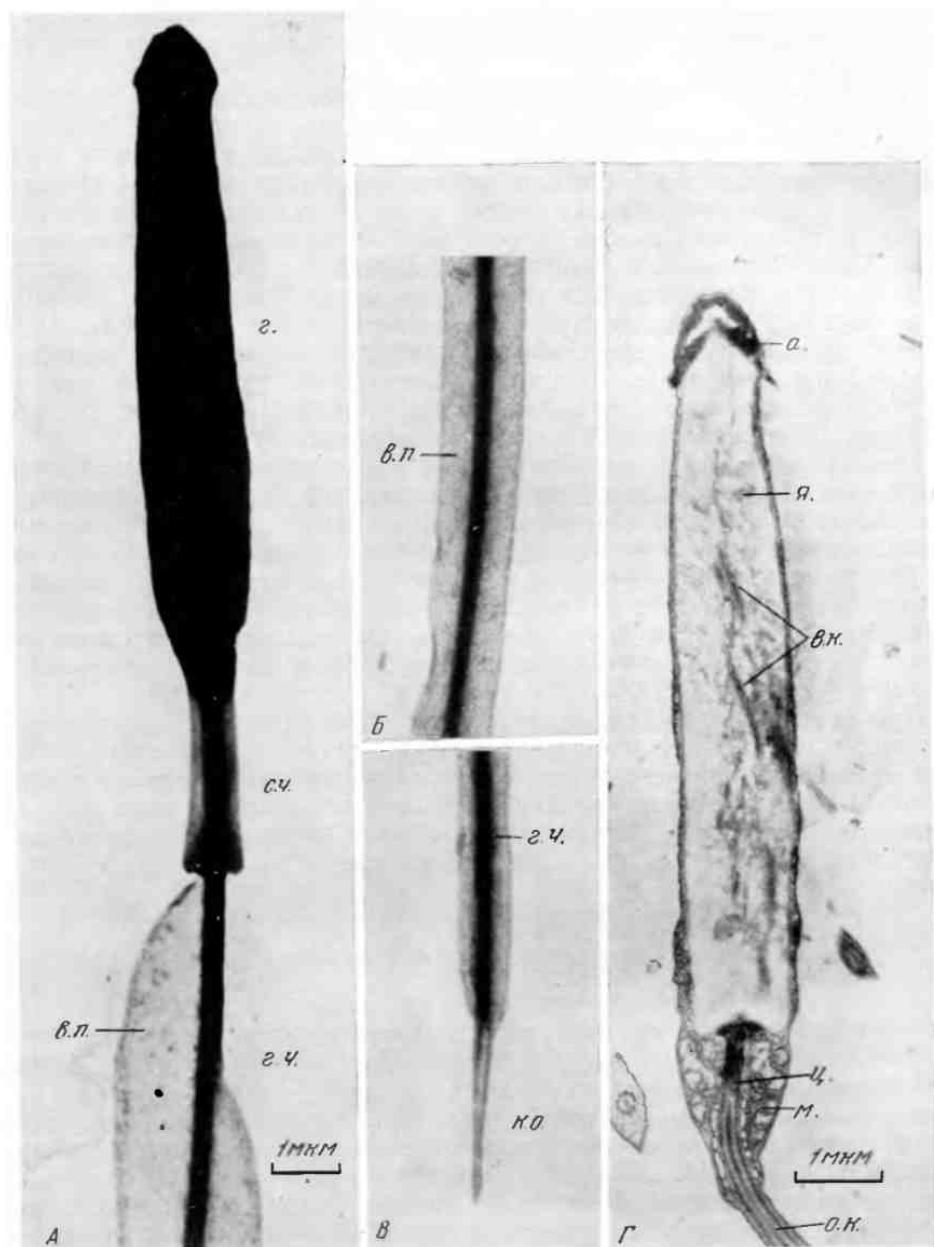


Рис. 75. Строение спермия осетра (электронограммы)

А — головка и средняя часть спермия, Б — главная часть и В — концевой отдел хвоста, Г — продольный разрез головки
 а. — акросома; в. к. — внутриядерные каналы; в. п. — вырост плазматической мембраны; г. — головка; г. ч. — главная часть и к. о. — концевой отдел хвоста; м. — видоизмененные митохондрии; о. к. — осевой комплекс фибрилл; с. ч. — средняя часть спермия; ц. — дистальная центриоль; я. — ядро

хорошие условия газообмена. Если икру инкубируют в чашках Петри в лаборатории длительное время, то воду в них необходимо менять не реже, чем два раза в сутки.

В тех случаях, когда требуется провести осеменение сразу большого количества икры, его проводят так же, как это делают на осетровых рыбободных заводах для производственных целей. Икру помещают в сухой эмалированный таз и сливают избыток полостной жидкости. Отмеряют пужное количество «сухой» спермы (если по условиям опыта это возможно, то пользуются смесью спермы нескольких самцов) и разводят ее водой. Оптимальным, как уже говорилось, является разведение эякулята в 200 раз. Для осеменения 1 кг икры осетра берут 10 мл спермы, вливают их в сосуд с 2 л воды, быстро размешивают и тут же приливают к икре. Икру тщательно перемешивают с разведенной спермой на протяжении 3—5 мин. медленными круговыми движениями руки. Затем воду со спермой сливают, икру обесклеивают суспензией пла (Гинзбург, Детлаф, 1969, стр. 47) и помещают в аппарат для инкубации.

Оплодотворение. У осетровых рыб оплодотворение в норме моноспермное, но при осеменении яиц суспензиями спермиев высокой концентрации или плохом физиологическом состоянии самих яиц через разные микропильярные каналы может проникнуть несколько (обычно не более 4) спермиев. Все эти спермии включаются в развитие, что приводит к закладке сверхчисленных борозд (см. стр. 258). Полиспермные яйца развиваются атипично и, как правило, погибают еще до стадии вылупления; лишь немногие из них превращаются в нежизнеспособных личинок уродливого строения (Гинзбург, 1953б).

При правильной дозировке спермы и хорошем качестве икры число полиспермных яиц у черноморско-азовского осетра не превышает 4-6%. При осеменении икры концентрированными суспензиями спермиев в икре хорошего качества бывает до 20% полиспермных яиц, а в икре плохого качества — значительно больше (максимальная частота полиспермии, которую мы получили у осетра в таких условиях, — 74%).

ЗАРОДЫШЕВОЕ РАЗВИТИЕ

На протяжении всего периода зародышевого развития осетровых рыб, от оплодотворения до вылупления, нами было выделено 35 стадий. В это время зародыши изученных видов осетровых рыб — осетра, севрюги и белуги — очень сходны между собой. Ранее были опубликованы фотографии зародышей севрюги на последовательных стадиях развития (Детлаф, Гинзбург, 1954) и рисунки зародышей черноморско-азовского осетра на большинстве из этих стадий (Гинзбург, Детлаф, 1955, 1969; Детлаф и др., 1963). Серия рисунков зародышей осетра в полном объеме приводится в настоящем издании впервые (табл. XXI—XXVIII; номера рисунков на таблицах соответствуют номерам стадий). Рисунки выполнены одним из авторов настоящей статьи (А. С. Гинзбург) и Е. Н. Смирновой с помощью рисовального аппарата.

Для выяснения времени наступления каждой стадии развития, в дополнение к имеющимся данным (Детлаф, Гинзбург, 1954; Детлаф, Детлаф, 1960; Dettlaff, Dettlaff, 1961), были проведены круглосуточные фиксации зародышей черноморско-азовского осетра из партии икры, инкуби-

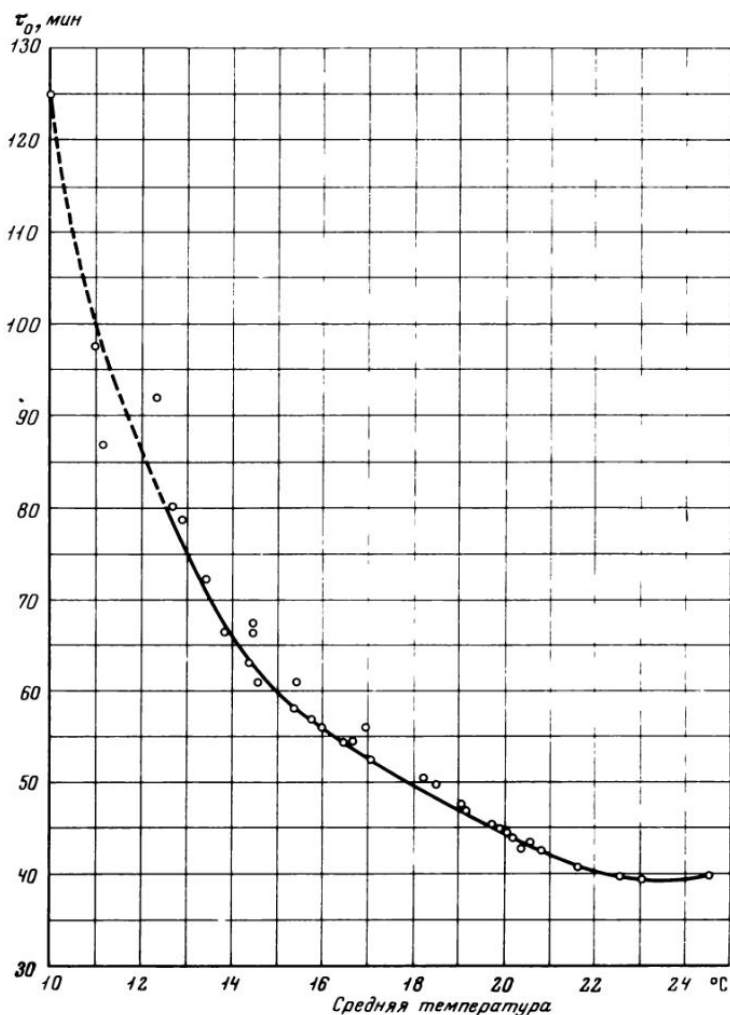


Рис. 76. Зависимость продолжительности одного митотического цикла в период синхронных делений дробления (τ_0) от температуры у осетра

При 12° и ниже кривая требует уточнения

ровавшейся в аппаратах Ющепко. Зародышей фиксировали формалином в разведении 1:9 с интервалом, равным продолжительности одного деления дробления (τ_0), а в сроки, близкие ко времени перехода зародышей с одной стадии на другую, более дробно.

За время наступления каждой стадии принимали время фиксации пробы, в которой впервые обнаруживали зародышей на данной стадии развития. Поскольку температура воды за период инкубации несколько колебалась (от 17,9 до 20,0°), для каждого периода времени между наступлением двух соседних стадий вычисляли среднюю температуру. Затем по кривой зависимости τ_0 от температуры (рис. 76) определяли

Таблица 16

Хронология развития осетра при температуре 18°

Номер стадии	Время от осеменения		Отличительные признаки стадии
	часы и минуты	τ_n/τ_0	
1	0	0	Яйцо в момент оплодотворения
2	~00.50	~1	Светлое полярное пятно исчезло; образовалось первителдиновое пространство
3	~1.40	~2	Пигментное скопление в анимальной области располагается эксцентрически; образовался светлый серп
4	2.55	3,5	Анимальная область разделена первой бороздой
5	3.45	4,5	Анимальная область разделена на 4 blastomeres
6	4.35	5,5	Анимальная область разделена на 8 blastomeres
7	5.25	6,5	В анимальной области легли борозды четвертого деления
8	6.15	7,5	В анимальной области легли борозды пятого деления
9	7.30	9,0	Седьмое деление; борозды полностью разделяют вегетативную область
10	8.20	10,0	Начинается образование полости дробления; ядерные деления в анимальной области еще синхронные
11	10.00	12,0	Ранняя бластула — blastomeres в анимальной области хорошо различимы при небольшом увеличении; десинхронизация ядерных делений в анимальной области
12	12.30	15,0	Поздняя бластула — в анимальной области отдельные клетки при небольшом увеличении неразличимы
12+	14.10	17,0	Перестройка клеточного цикла в blastomeres анимальной области; падение митотического индекса
13	16.15	19,5	Начало гаструляции — выше экватора в области будущей спинной губы blastopora образовалась сильно пигментированная полоска
14	17.05	20,5	Ранняя гаструла — спинная губа blastopora в виде щели на небольшом протяжении
15	22.55	27,5	Средняя гаструла — анимальный материал покрывает $\frac{2}{3}$ поверхности зародыша; blastopore замкнулся в кольцо
16	25.00	30,0	Желточная пробка значительного размера
17	27.50	32,5	Маленькая желточная пробка
18	31.40	38,0	Гаструляция закончена, blastopore щелевидный
19	32.30	39,0	Ранняя нейрула — начинают обозначаться нервные валки вокруг головного отдела нервной пластинки
20	33.45	40,5	Широкая нервная пластинка; нервные валки вокруг головного отдела нервной пластинки четко обозначены
21	34.45	41,7	Начало сближения нервных валков; впервые обозначаются зачатки выделительной системы
22	36.40	44,0	Поздняя нейрула — нервные валки в туловищном отделе сближены, зачатки выделительной системы удлинились

Таблица 16 (окончание)

Номер стадии	Время от осеменения		Отличительные признаки стадии
	часы и минуты	τ_n/τ_0	
23	37.30	45,0	Нервная трубка замкнулась; шов в области слияния нервных валиков хорошо различим
24	—	—	В переднем мозговом пузыре образовались глазные выросты; в передней части закладок выделительной системы возникло утолщение
25	—	—	Боковые пластинки достигли переднего конца головы, их суженные концы сближаются впереди зачатка железы выдупления; образовалось утолщение в области зачатка хвоста
26	50:00	60,0	Боковые пластинки сливаются и в месте их слияния начинается образование зачатка сердца; начинается обособление зачатка хвоста
27	53.20	64,0	Сформировался зачаток сердца, имеющий вид короткой трубочки
28	57.30	69,0	Зачаток сердца имеет строение прямой удлиненной трубочки; туловищные мышцы еще не отвечают на раздражение сокращением
29	60.00	72,0	Сердечная трубка приобрела S-образный изгиб, начинает пульсировать; туловищные мышцы на укол отвечают подергиваниями
30	62.05	74,5	У зародыша в оболочках конец хвоста приближается к голове; хвост начал распрямляться
31	—	—	У зародыша в оболочках конец хвоста приближается к сердцу; зародыш может двигать головой и хвостом
32	78 час.	93,5	У зародыша в оболочках конец хвоста касается головы
33	—	—	После удаления оболочек хвост полностью распрямляется
34	—	—	Зародыш, вынутый из оболочек, способен к медленному поступательному движению
35	96—100 час.	116,0—120,0	Выдупление единичных зародышей; после удаления оболочек зародыш способен к быстрому поступательному движению
36	—	—	Идет массовый выклев; предличинка еще не имеет жаберных щелей и ротового отверстия; сформированы зачатки грудных плавников, в глазу четкое пигментное пятно, кровь розовая

величину τ_0 для данной средней температуры, делили интервал времени между соседними стадиями на найденное значение τ_0 и таким образом определяли продолжительность этого интервала в числе τ_0 .

Выше (табл. 16) приведены полученные данные: номера стадий, их отличительные признаки и время от осеменения до наступления каждой стадии развития — τ_n , как в числе τ_0 , так и в часах и минутах при температуре 18° (абсолютное время получали путем умножения числа τ_0 на величину τ_0 при 18°).

После этого приводится более подробное описание строения зародыша осетра на последовательных стадиях развития (их внешние признаки,

а также некоторые данные об изменении внутреннего строения, заключенные в квадратные скобки).

Стадия 1 — яйцо в первые минуты после оплодотворения; не отличается от неоплодотворенного (табл. XXI).

В центре анимальной области имеется светлое полярное пятно, окруженное скоплением пигмента в виде кольца (о вариациях пигментного рисунка см. стр. 225). Оболочки плотно прилегают к яйцу, еще не начали набухать. Яйцо обычно лежит на боку (анимально-вегетативная ось направлена горизонтально).

Стадия 2 — яйцо после поворота и выделения гидрофильного коллоида (табл. XXI).

Анимальная область уплощена; между нею и оболочками возникло перивителлиновое пространство значительного объема. Пигментный рисунок анимальной области изменен: пигмент стянут к центру, светлое полярное пятно исчезло. Оболочки набухли, отдельные слои различимы уже при небольшом увеличении. Студенистая оболочка приобрела клейкость. Яйцо способно свободно поворачиваться внутри оболочек, ориентируется анимальным полюсом вверх.

Стадия 3 — стадия светлого серпа (табл. XXI).

Смещение поверхностного слоя цитоплазмы закончено; пигментное скопление, на стадии 2 находившееся в центре анимальной области, смещено. У края анимальной области нередко заметна светлая, иногда совершенно белая область полукруглой формы. Яркость светлого серпа и четкость его границ сильно варьируют, иногда он бывает неразличим. Яйцо приобрело билатерально-симметричное строение; плоскость, проходящая через середину светлого серпа, анимальный и вегетативный полюсы, является плоскостью билатеральной симметрии зародыша.

Стадия 4 — стадия первого деления (табл. XXII).

Первая борозда разделила анимальную область яйца и переходит на более темный богатый желтком вегетативный материал.

Стадия 5 — стадия второго деления (табл. XXII).

Анимальная область яйца разделена меридиональными бороздами на четыре части приблизительно равной величины. Борозда первого деления спустилась ниже экватора, а борозды второго деления перешли на темный вегетативный материал.

Стадия 6 — стадия третьего деления (табл. XXII).

Борозды третьего деления разделяют анимальную область на 8 blastomerov; первая борозда замкнулась в области вегетативного полюса, но еще мало углубилась в толщу богатой желточными включениями цитоплазмы вегетативной области. Расположение борозд на этой стадии бывает различным: в яйцах удлиненной формы борозды третьего деления закладываются почти параллельно первой борозде или под небольшим

→

Таблицы XXI—XXVIII. Стадии нормального развития зародышей осетра *Acipenser güldenstädti colchicus V. Marti* (рисунки А. С. Гинзбург и Е. Н. Смирновой)

Номера рисунков соответствуют номерам стадий. Обозначения: *ан* — вид со стороны анимального полюса; *вег* — со стороны вегетативного полюса; *сп* — со стороны спины; *бр* — с брюшной стороны; *гл* — со стороны головного отдела; *хв* — со стороны хвостового отдела; рисунки без буквенных обозначений — вид сбоку (зародыши, нарисованные сбоку, — 25 и далее — перед фиксацией вынуты из оболочек)

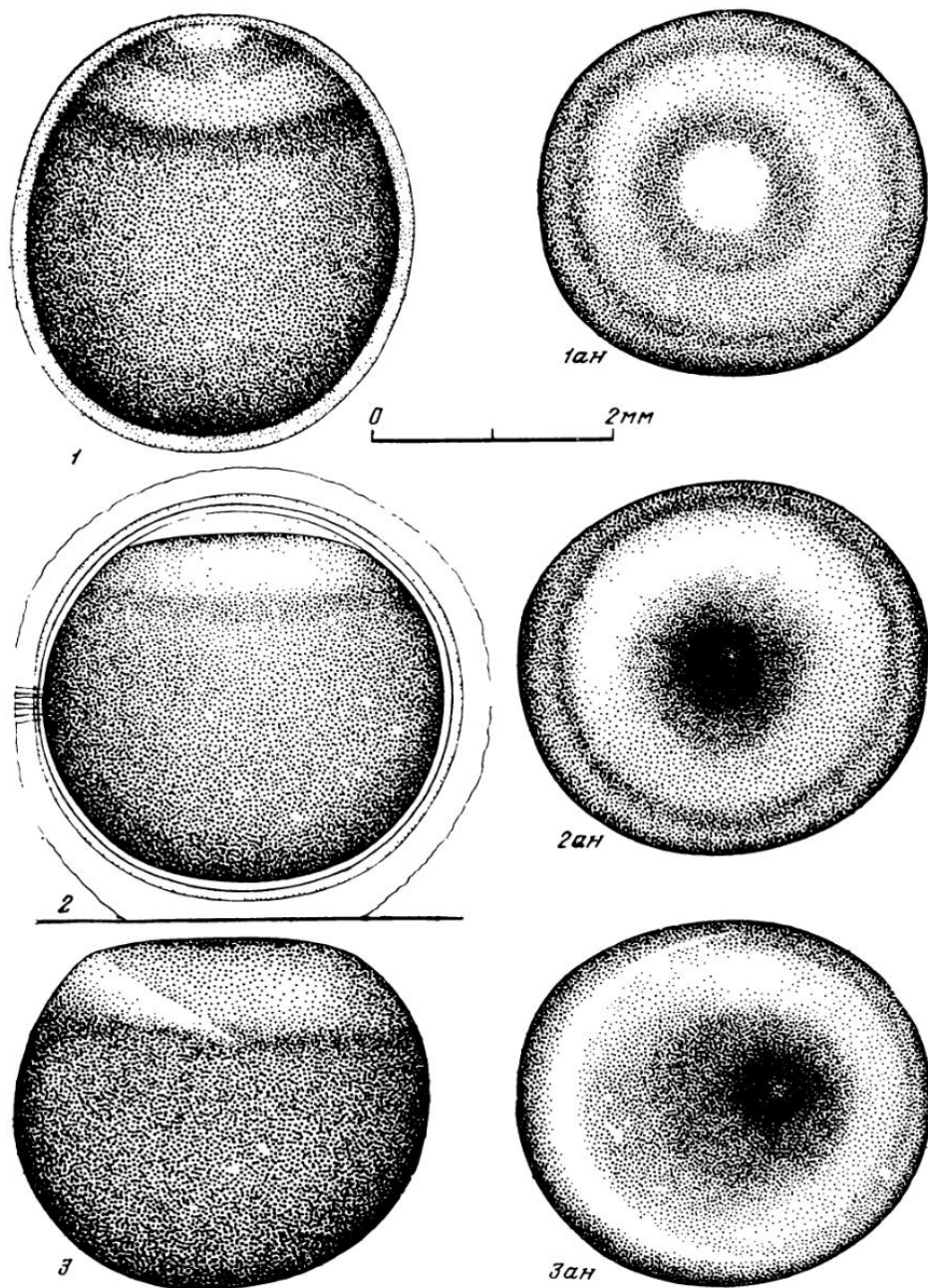
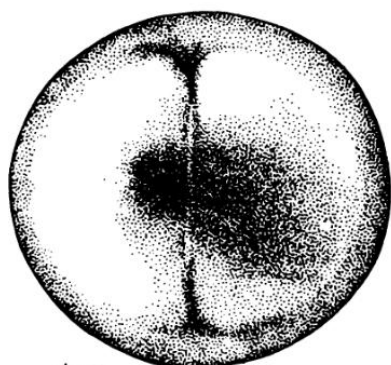
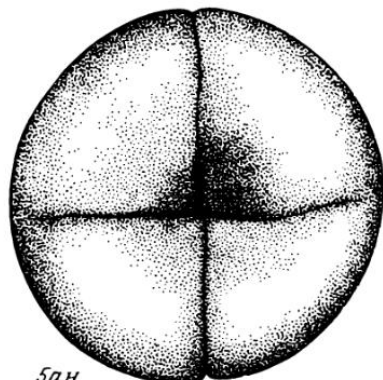


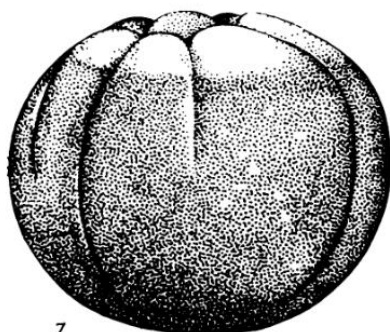
Таблица XXI



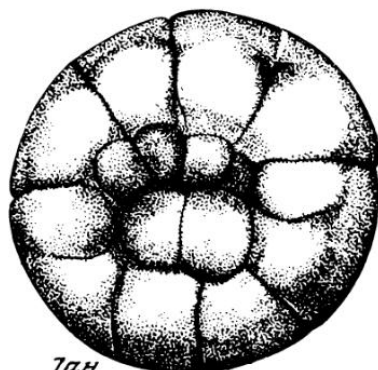
4aH



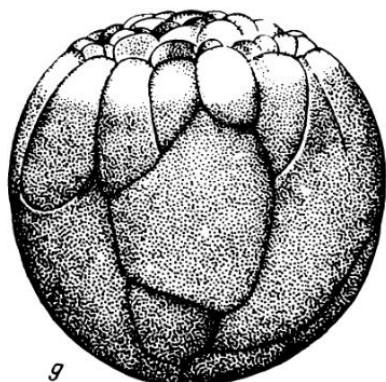
5aH



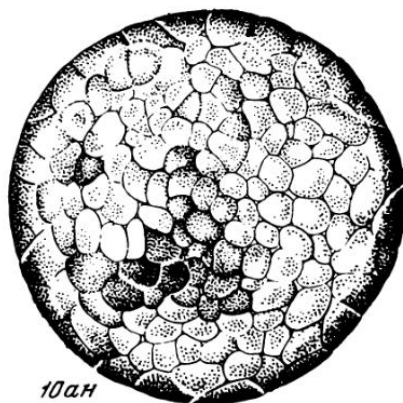
7



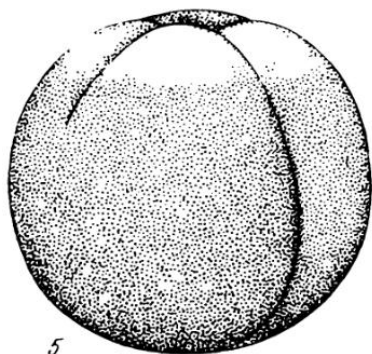
7aH



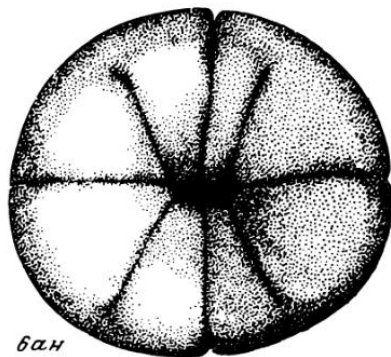
9



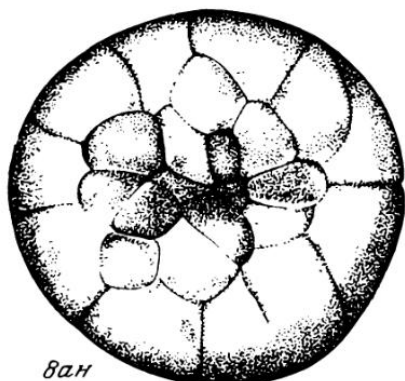
10aH



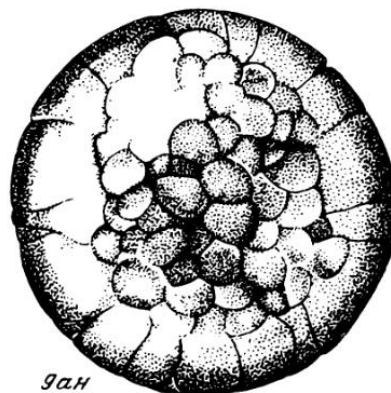
5



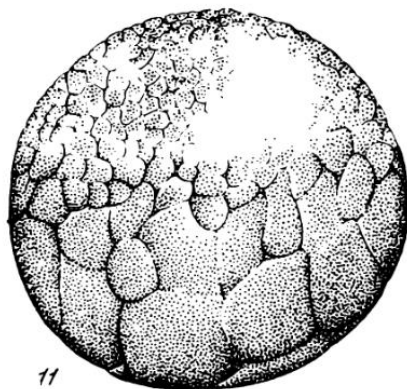
6aH



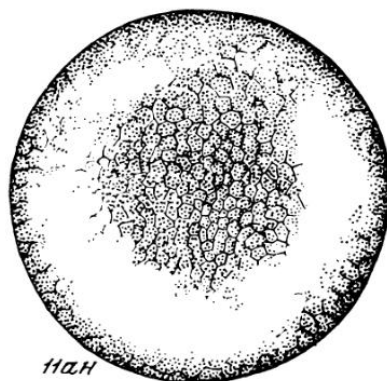
8aH



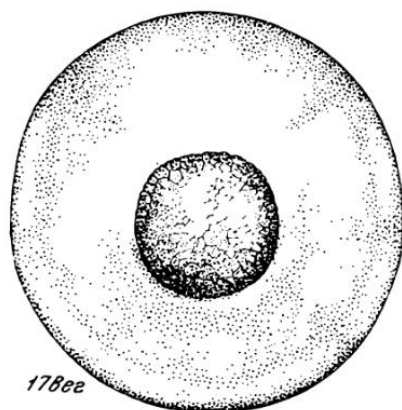
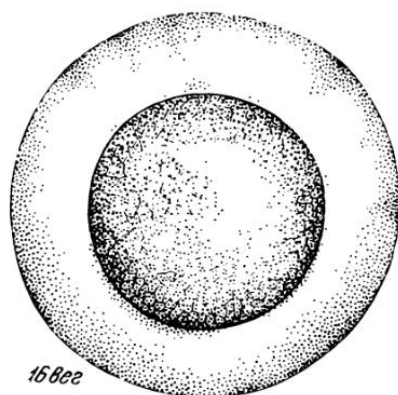
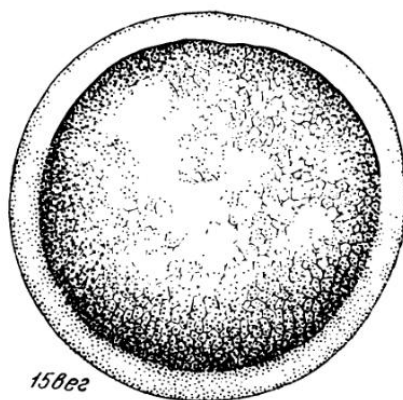
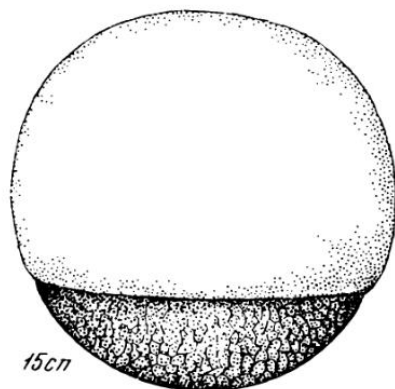
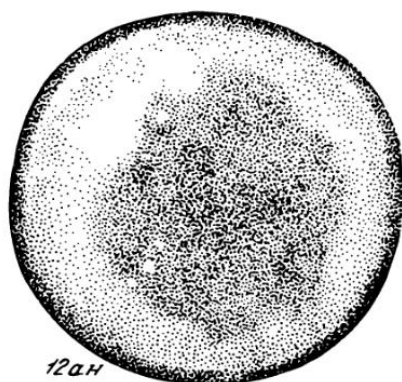
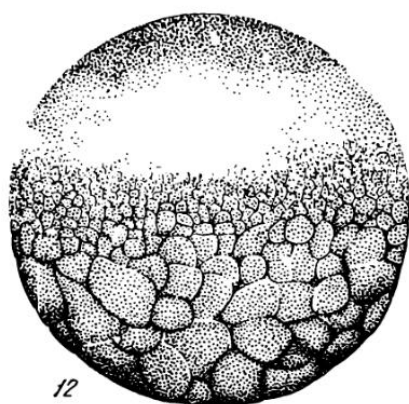
9aH

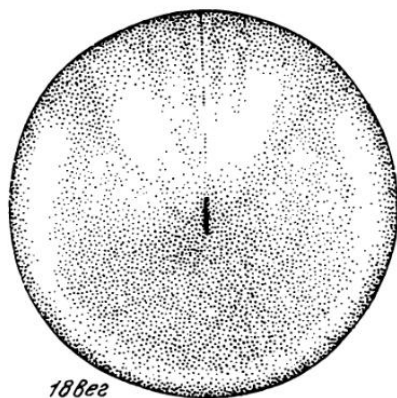
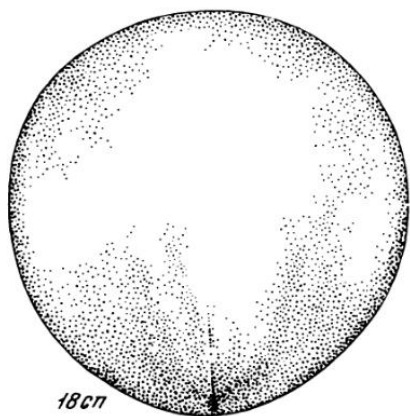
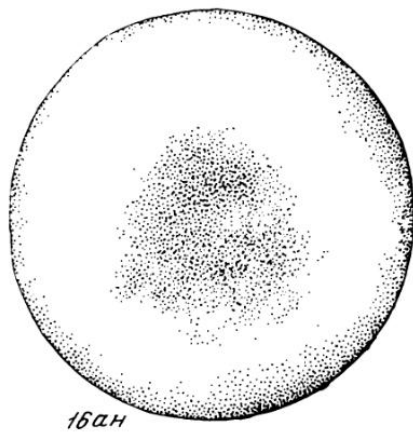
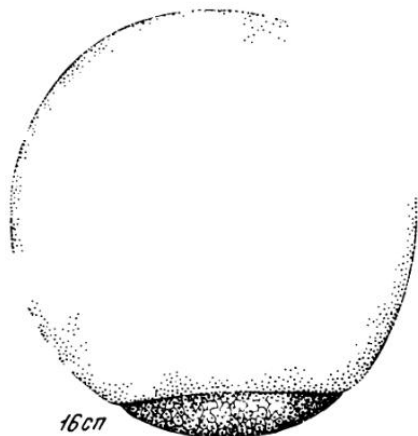
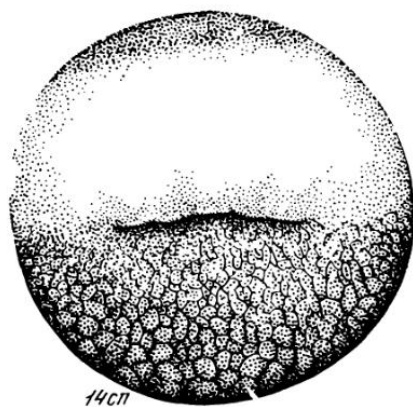
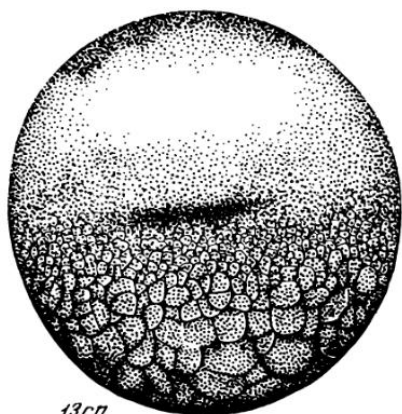


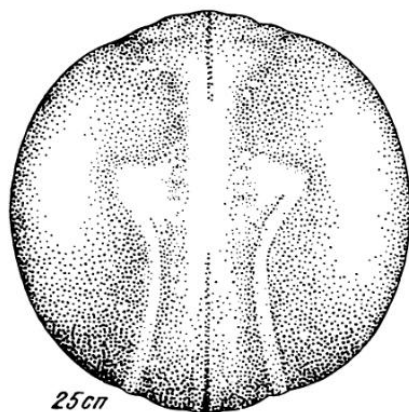
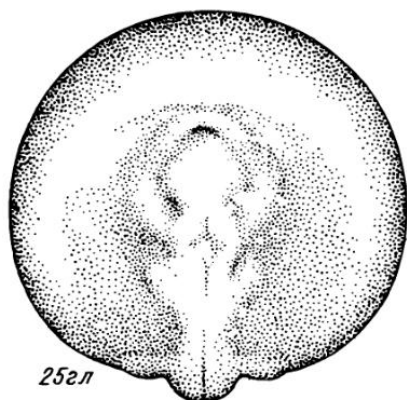
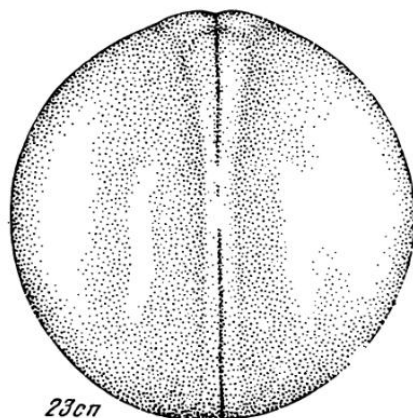
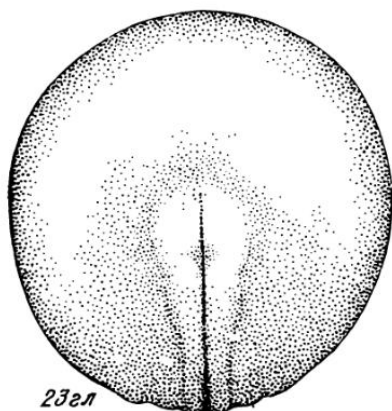
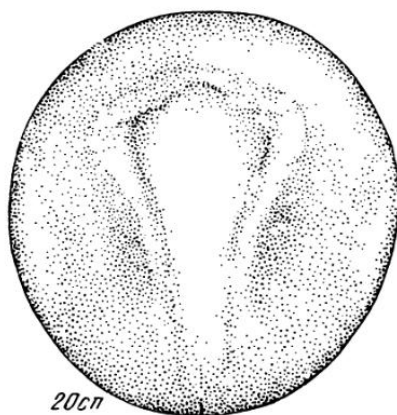
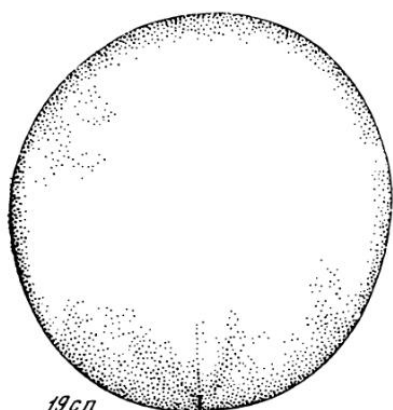
11

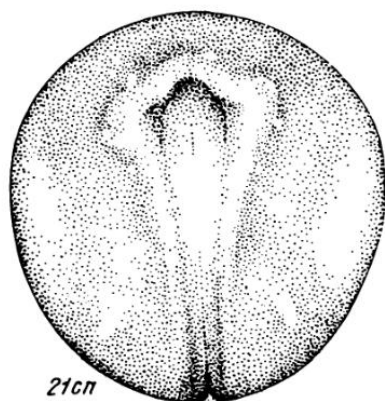


11aH

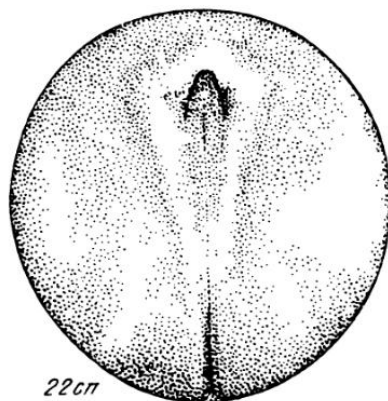




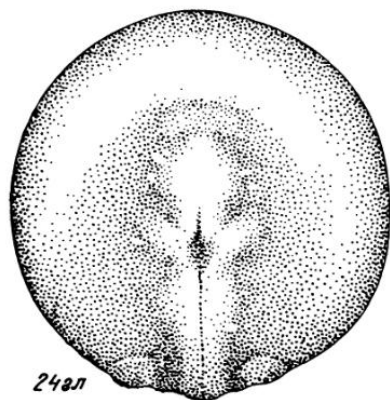




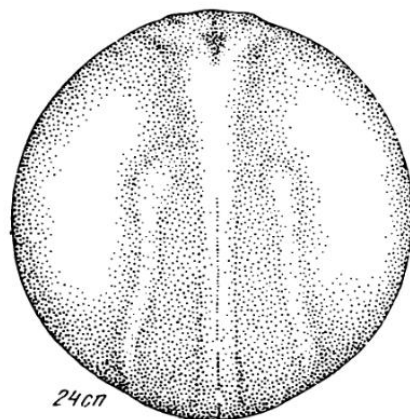
21cn



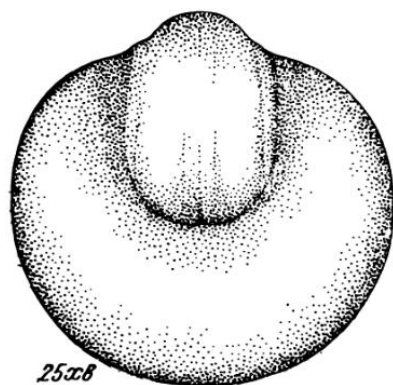
22cn



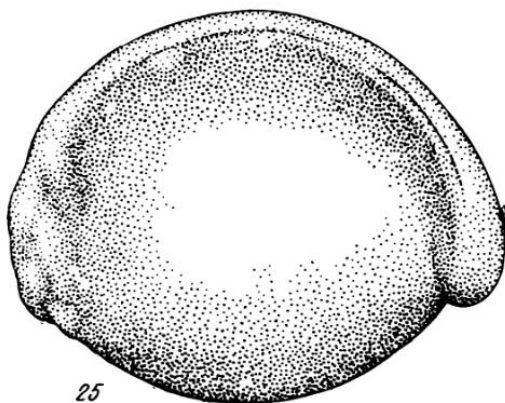
24an



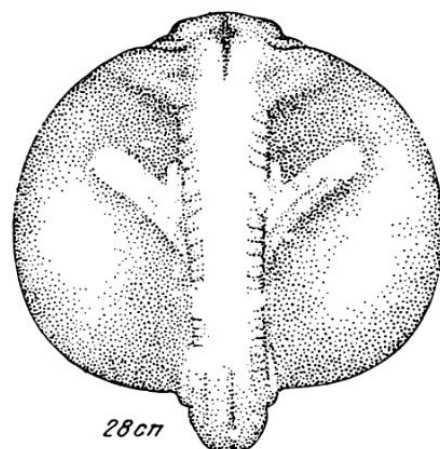
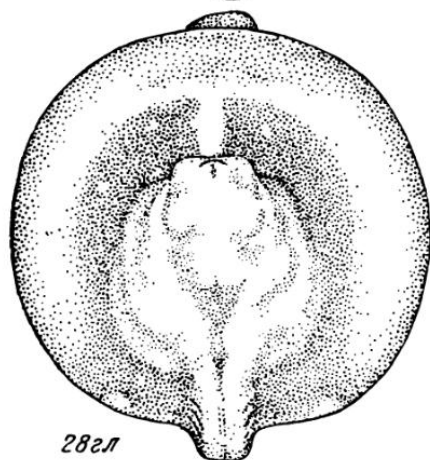
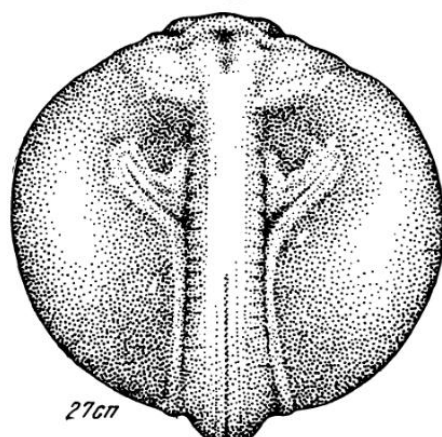
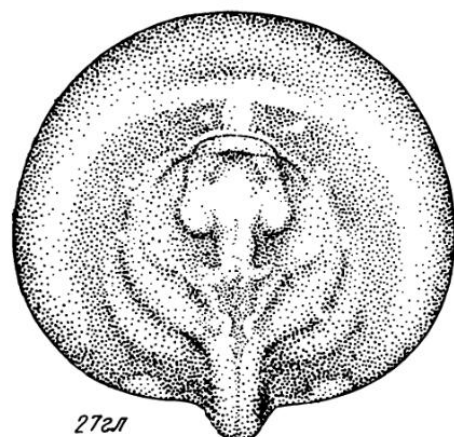
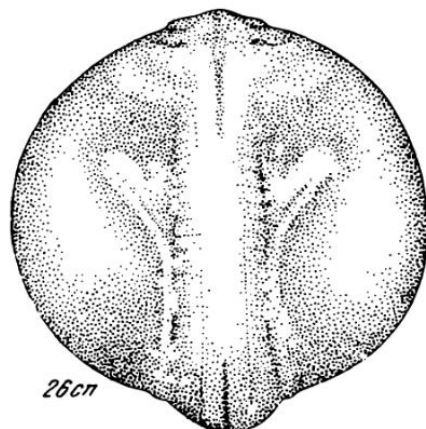
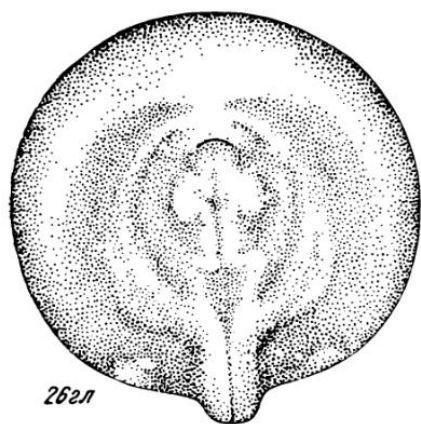
24cn

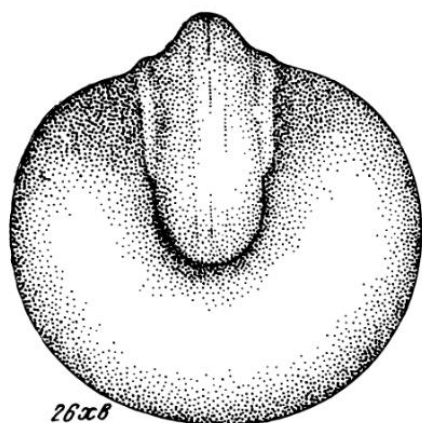


25x8

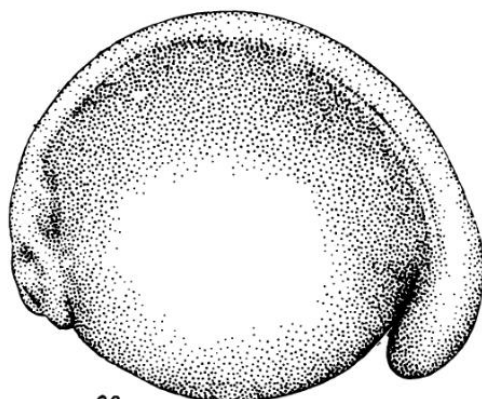


25

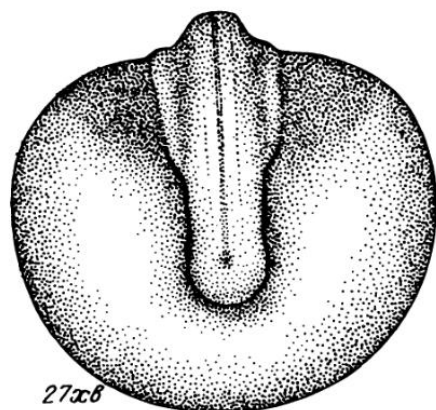




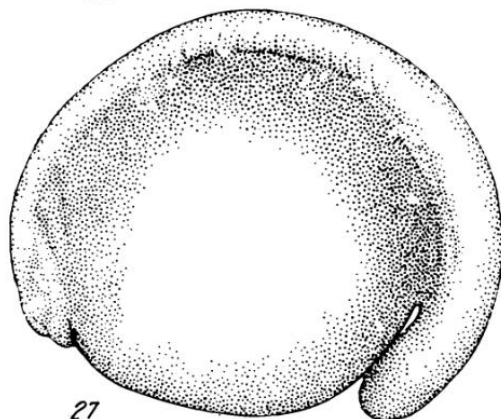
26xb



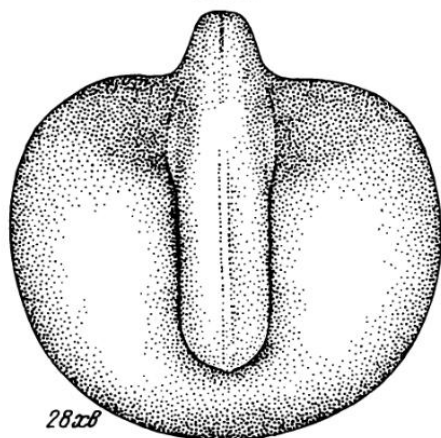
26



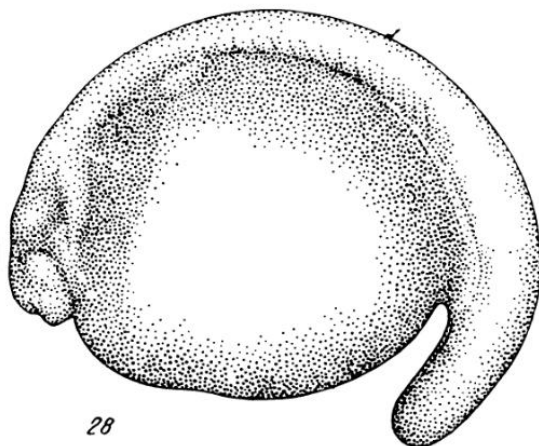
27xb



27



28xb



28

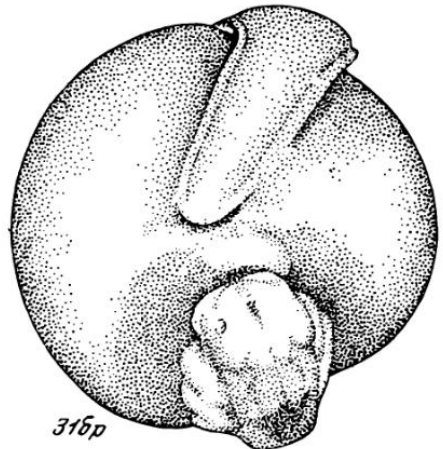
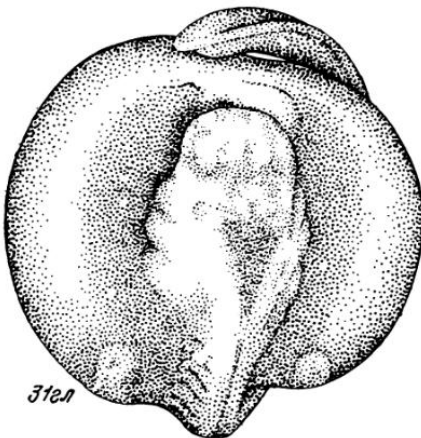
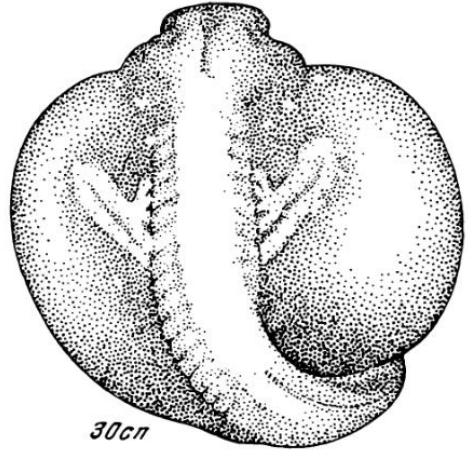
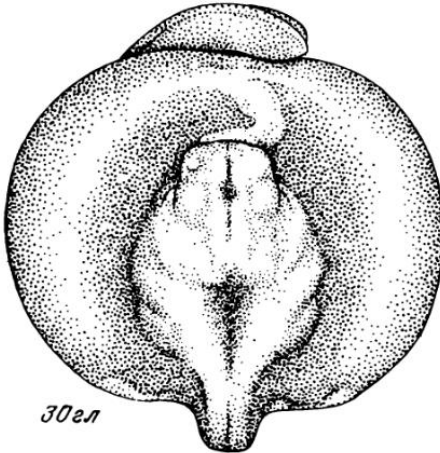
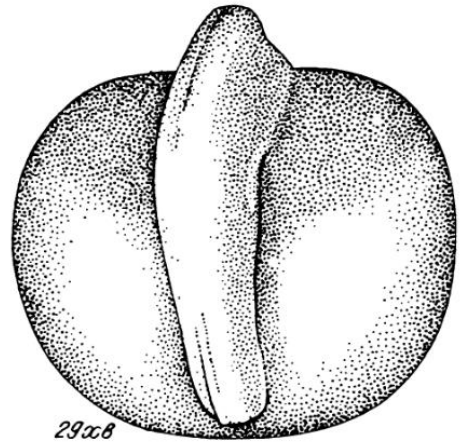
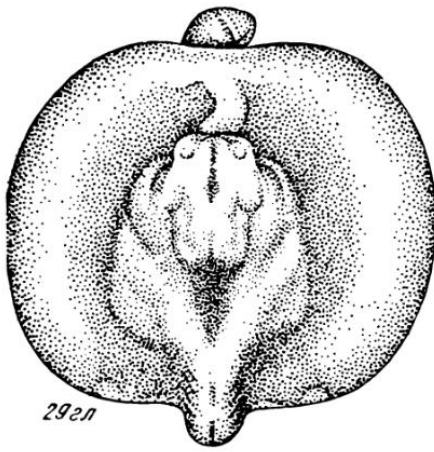
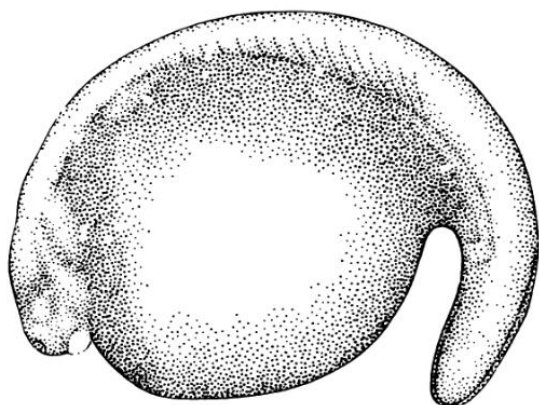
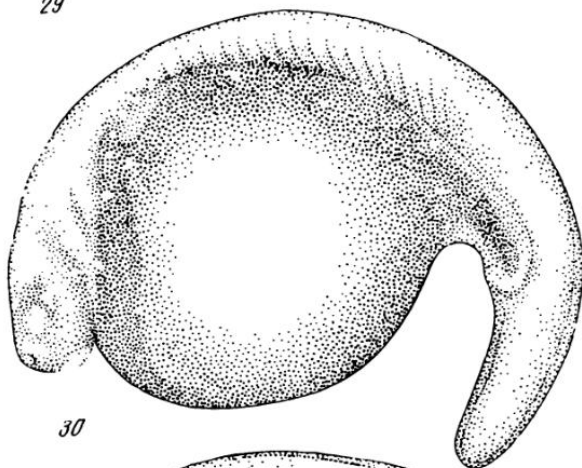


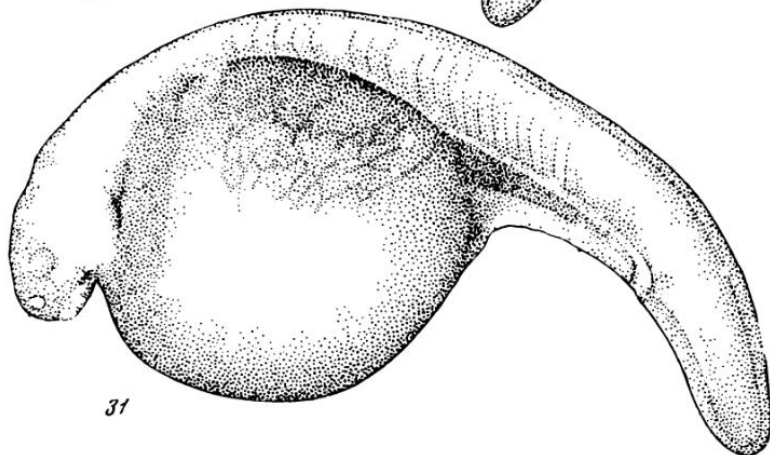
Таблица XXVI



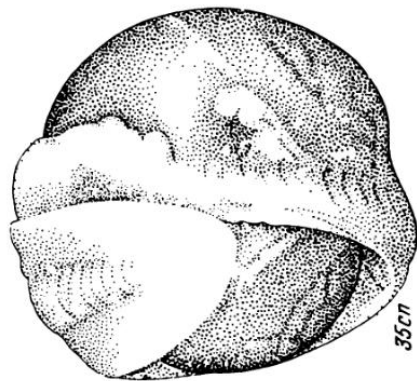
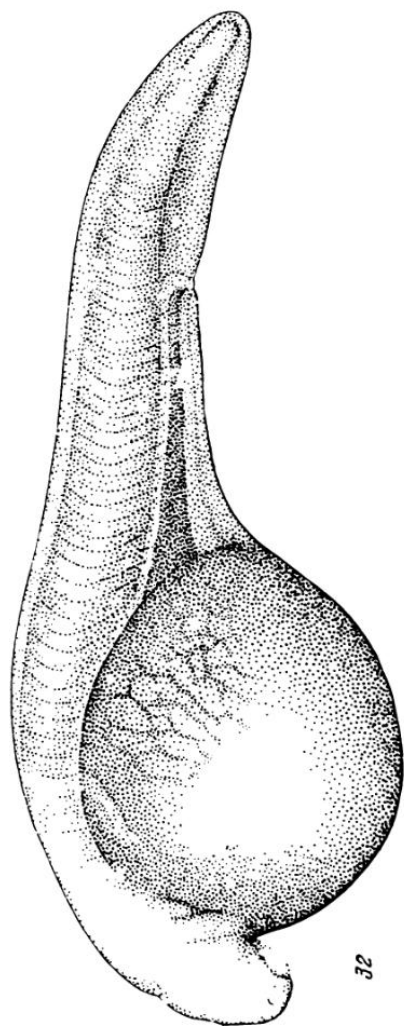
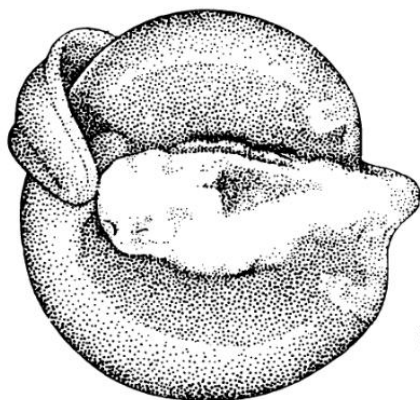
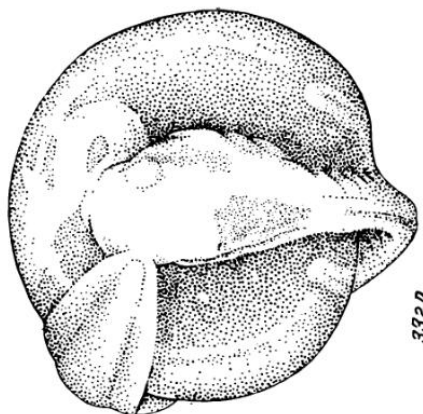
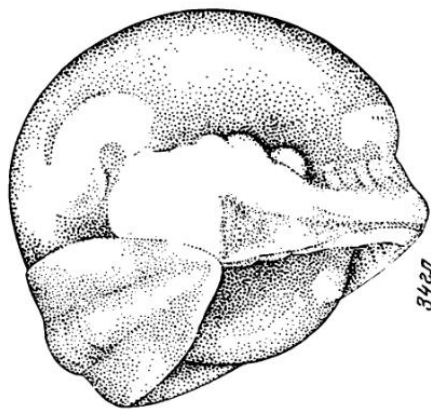
29

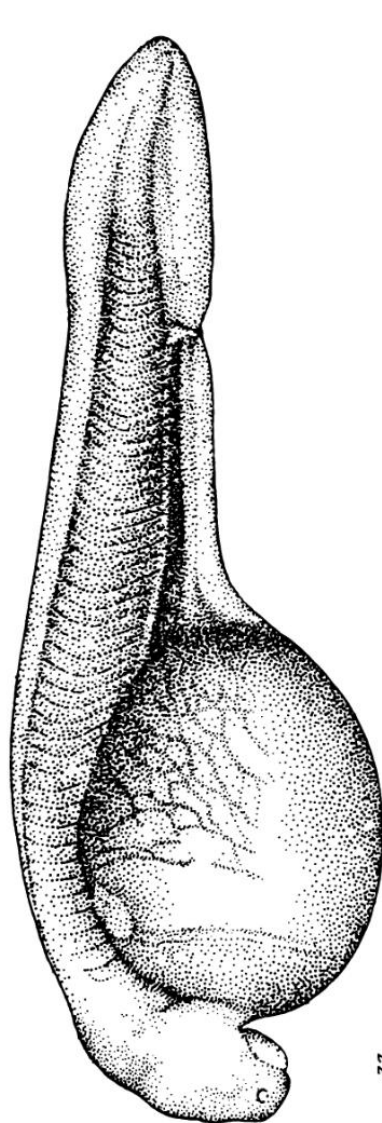


30

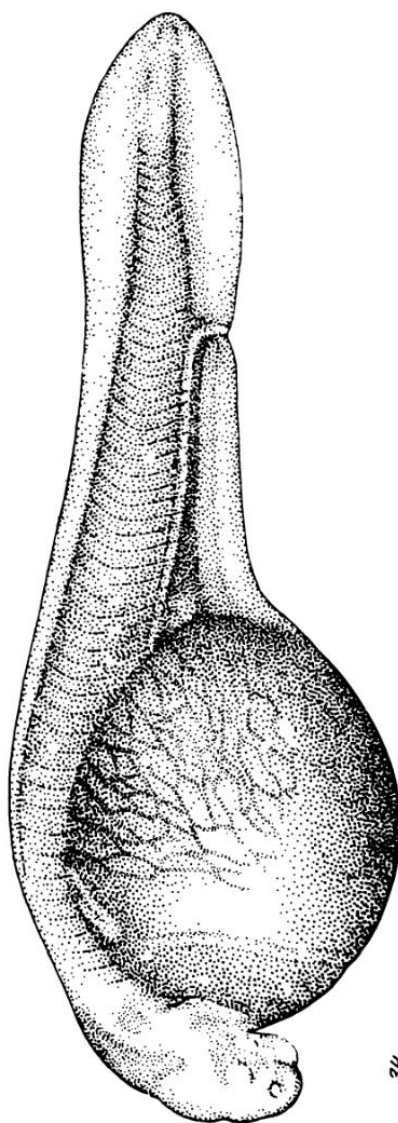


31



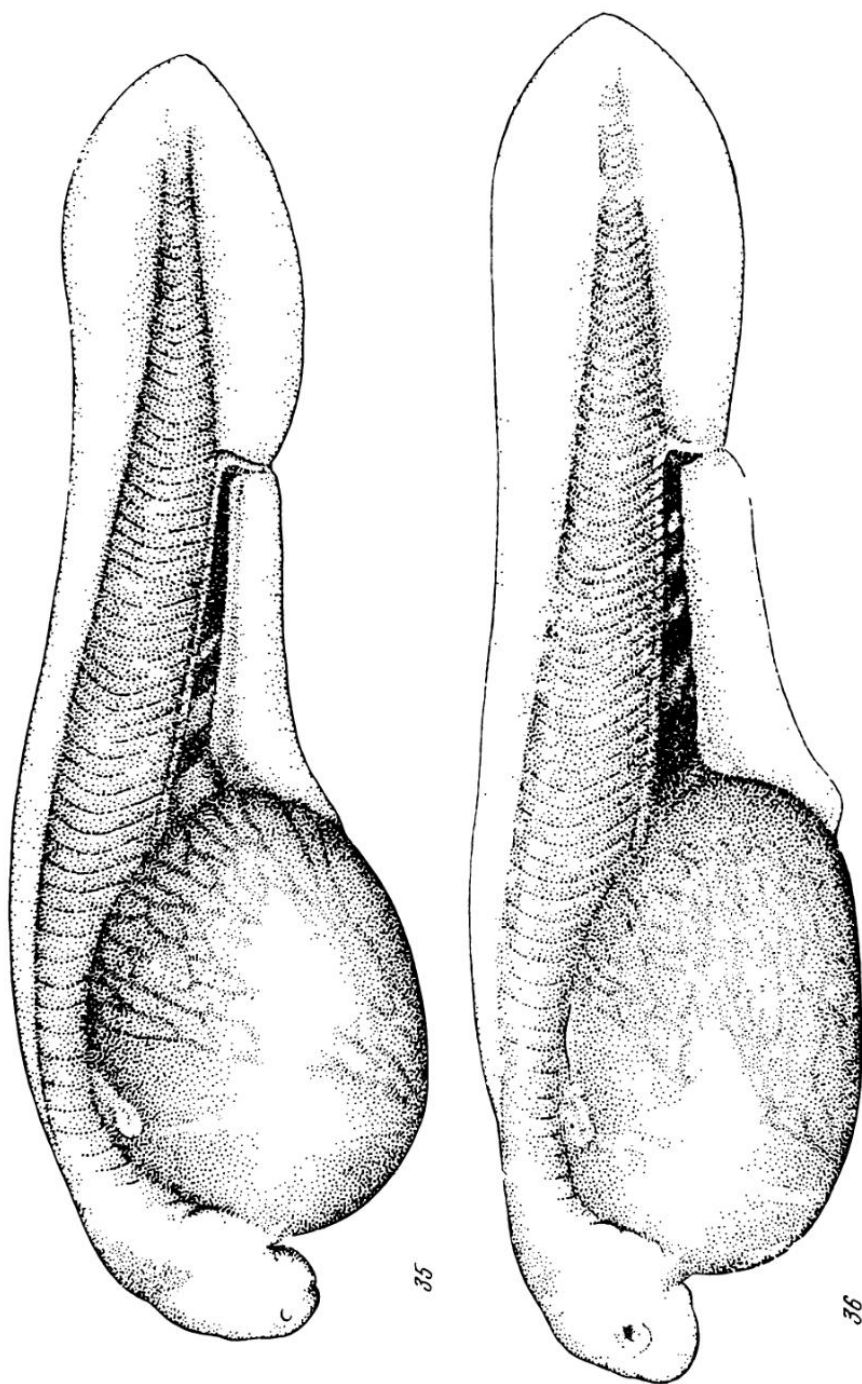


33



34

Таблица XXVII



углом к ней, образуя характерную фигуру в виде буквы Ж (как на *бан*); в яйцах округлой формы борозды обычно располагаются по радиусам. Рисунок, образуемый бороздами дробления, как правило, не бывает геометрически правильным, бластомеры имеют разную форму и величину.

Стадия 7 — стадия четвертого деления (табл. XXII).

В центре анимальной области радиальные борозды отделяют бластомеры небольшой величины; в тех бластомерах, которые на предыдущей стадии имели значительную ширину, борозды ложатся радиально.

Стадия 8 — стадия пятого деления (табл. XXII).

В центре анимальной области около полутора десятков бластомеров небольшой величины. В вегетативной области продолжается процесс обособления бластомеров друг от друга.

Стадия 9 — стадия седьмого деления (табл. XXII).

Процесс обособления бластомеров продвинулся — борозды полностью разделяют богатую желточными включениями вегетативную область; кое-где между бластомерами внутри зародыша образуются небольшие щели.

Стадия 10 — стадия позднего дробления (табл. XXII).

Последовательные деления привели к уменьшению размеров бластомеров. В промежуточной зоне (у границы между анимальной и вегетативной областями) от макромеров путем горизонтального деления отделились бластомеры относительно небольшой величины (но крупнее микромеров).

[Внутри зародыша щели между мелкими анимальными бластомерами, на границе с бластомерами, богатыми желтком, увеличиваются путем накопления жидкости — начинается образование полости дробления. С этой стадии синхронность деления ядер в анимальных бластомерах начинает нарушаться].

Стадия 11 — стадия ранней (бластомерной) бластулы (табл. XXII).

В анимальной области отдельные бластомеры хорошо различимы при небольшом увеличении. [Они округлы и неплотно прилегают друг к другу]. Образовалась полость дробления (бластоцель), просвечивающая через крышу бластулы. [На разрезе она имеет неправильную форму: отдельные бластомеры вдаются в нее]. На табл. XXII, 11 хорошо видны бластомеры промежуточной зоны.

Стадия 12 — стадия поздней (эпителиальной) бластулы (табл. XXIII).

В анимальной области отдельные клетки при небольшом увеличении неразличимы. [Они плотно прижаты друг к другу и приобретают эпителиальный характер. Полость дробления больше, чем на стадии 11, стенки ее приобрели более ровные очертания, а крыша уплотнилась и утончилась].

Стадия 13 — стадия начала гаструляции (табл. XXIII).

В области промежуточной зоны немного выше экватора образовалась узкая сильно пигментированная полоска с нечеткими очертаниями.

Карта расположения презумптивных зачатков на этой стадии для осетра отсутствует, так как интенсивная пигментация зародышей затрудняет применение метода витальной маркировки. Данные о положении материала осевых органов на стадии ранней гаструлы имеются для севрюги (Детлаф, Гинзбург, 1954, рис. 34).

Стадия 14 — стадия ранней гаструлы (табл. XXIII, рис. 77).

На месте пигментной полоски образовалась спинная губа бластопора. Она представляет собой короткую неглубокую щель [начался процесс пивагинации].

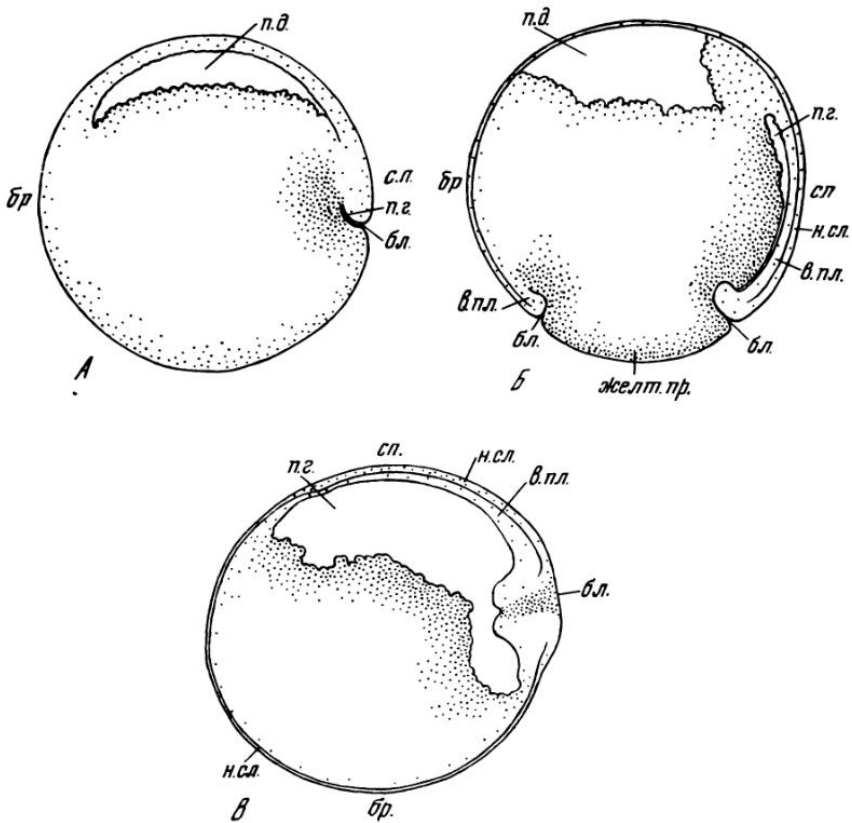


Рис. 77. Разрезы через зародышей на стадиях 14 (ранняя гастрולה — А), 16 (стадия большой желточной пробки — Б) и 18 (стадия щелевидного бластопора — В)

бл. — бластопор, бр. — брюшная сторона зародыша; в. п. л. — ввернувшийся клеточный пласт; желт. пр. — желточная пробка; н. с. л. — наружный слой гастролы; п. г. — полость гастролы; п. д. — полость дробления; сп. — спинная сторона зародыша

Стадия 15 — стадия средней гастролы (табл. XXIII).

Анимальный материал покрывает $\frac{2}{3}$ поверхности зародыша. Образовалась брюшная губа бластопора, и бластопор замкнулся в кольцо. На спинной стороне зародыша просвечивает более темный материал дна гастральной полости.

Стадия 16 — стадия большой желточной пробки (табл. XXIII, рис. 77).

Края кольцевидного бластопора сблизились, желточная пробка имеет еще значительные размеры (16ввг). Бластоцель просвечивает сверху в виде темного округлого пятна (16ан).

Стадия 17 — стадия маленькой желточной пробки (табл. XXIII).

Вся поверхность зародыша, за исключением желточной пробки небольшой величины, покрыта светлым анимальным материалом. Зародыш еще сохраняет прежнее положение в оболочках желточной пробкой вниз. Между стадиями 17 и 18 вследствие перемещения центра тяжести происходит поворот зародыша на 90° . В результате этого поворота спин-

ная сторона зародыша, на стадии 17 обращенная вбок, на стадии 18 оказывается обращенной вверх.

Стадия 18 — стадия щелевидного бластопора (табл. XXIII, рис. 77).

Процесс гаструляции закончен, края бластопора сомкнулись; между ними осталась узкая щель, через которую сохраняется сообщение полости первичной кишки с наружной средой. На спинной стороне появляется неглубокая борозда (нервная бороздка).

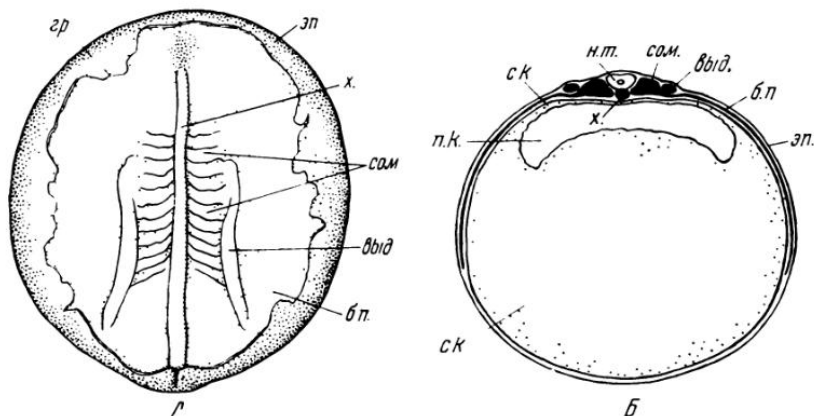


Рис. 78. Строение зародыша осетра на стадии 23 (стадия замкнувшейся нервной трубки)

А — вид со спинной стороны после удаления покровного эпителия и нервной трубки; Б — поперечный разрез (схема); б. п. — боковая пластинка; выд. — зачаток выделительной системы; гр. — граница обнаженной области (после удаления эпителия и нервной трубки); н. т. — нервная трубка; п. к. — полость кишки; с. к. — стенка кишки; сом. — сомиты; х. — хорда; эп. — покровный эпителий

Стадия 19 — стадия ранней нейрулы (табл. XXIV).

Начинают обозначаться нервные валики вокруг головного отдела нервной пластинки, они еще мало приподняты. Хорошо видна нервная бороздка.

Стадия 20 — стадия широкой нервной пластинки (табл. XXIV).

Нервные валики вокруг головного отдела нервной пластинки четко обозначены. На уровне будущего среднего мозга, там, где нервная пластинка имеет наибольшую ширину, валики сильно утолщены и подразделяются на наружную и внутреннюю части.

Стадия 21 — стадия начала сближения нервных валиков (табл. XXIV).

Впервые обозначаются зачатки выделительной системы в виде коротких светлых тяжей, просвечивающих через эпидермис; они располагаются по бокам от туловищного отдела нервной трубки.

Стадия 22 — стадия поздней нейрулы (табл. XXIV).

Началось смыкание нервной пластинки в ее передней части, в области будущего переднего мозга. Нервные валики в туловищном отделе сближены. Зачатки выделительной системы удлинились, четко видны.

Стадия 23 — стадия замкнувшейся нервной трубки (табл. XXIV, рис. 78).

Шов в области слияния нервных валиков имеет вид неглубокой бороздки и хорошо различим (23гл). В головном отделе нервной трубки, который начал удлиняться, намечается подразделение на три мозговых

пузыря. Зачатки органов выделения представляют собой значительно удлинившиеся слегка изогнутые компактные тяжи, еще без утолщения в передней части (23сп).

Стадия 24 — стадия появления глазных выростов и утолщения переднего конца зачатков выделительной системы (табл. XXIV, рис. 79).

Шов в области слияния нервных валиков менее заметен (24гл). В задней части переднего мозгового пузыря образовались глазные вы-

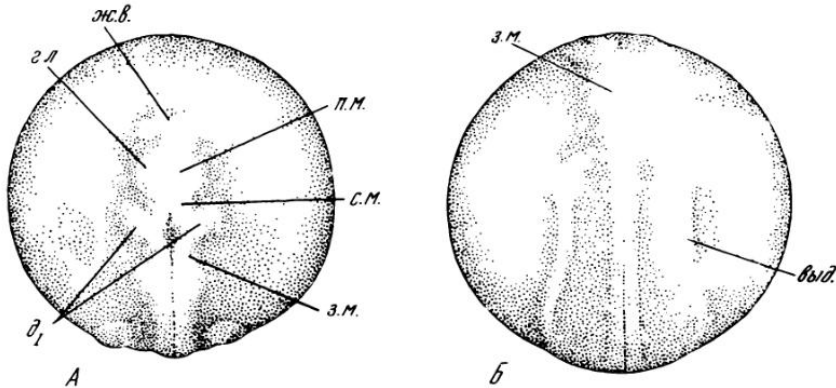


Рис. 79. Стадия 24: появление глазных выростов и утолщение переднего конца зачатков выделительной системы

А — вид со стороны головы; Б — вид со спины; выд. — зачаток выделительной системы; гл. — зачаток глаза; д₁ — зачатки первой пары висцеральных дуг; ж. в. — зачаток железы вылупления; з. м. — задний мозговой пузырь; п. м. — передний мозговой пузырь; с. м. — средний мозговой пузырь

росты. [По бокам от заднего мозгового пузыря возникли утолщения внутреннего слоя эпителия, слуховые плакоды — зачатки перепончатых лабиринтов]. Впереди головного мозга, примыкая к нему, обозначается светлая пластинка полулунной формы — зачаток железы вылупления. По бокам от среднего мозгового пузыря отходят вперед, огибая передний мозговой пузырь, два светлых крыловидных образования, представляющие собой зачатки первой пары висцеральных дуг, которые впоследствии образуют челюстную дугу. Позади них, на границе среднего и заднего мозговых пузырей, уже закладывается вторая пара дуг, зачатки которой еще не имеют крыловидной формы. В передней части закладок выделительной системы образуется утолщение, представляющее собой зачаток предпочки, собирающего канала и верхней части выводных протоков. Закладки выделительной системы несколько удлинились в каудальном направлении.

Стадия 25 — стадия сближения боковых пластинок и образования утолщения в области зачатка хвоста (табл. XXIV).

В переднем мозговом пузыре различимы два отдела — будущие передний и промежуточный мозг. Глазные выросты приближаются к эпидермису и хорошо видны снаружи. [Их основания начинают сужаться (образование глазных стебельков)]. Полость заднего мозгового пузыря начинает увеличиваться. [По бокам от переднего конца головного мозга образовались обонятельные плакоды (зачатки обонятельных мешков)]. Впереди мозга яснее виден зачаток железы вылупления. Зачатки первой пары

висцеральных дуг достигают переднего края глазных пузырей; зачатки второй пары дуг приобрели крыловидную форму. Позади них зачатки жаберных дуг. [В глоточном отделе начинается закладка энтодермальных жаберных карманов]. Боковые пластинки достигли переднего конца головы; их суженные концы сближаются впереди зачатка железы вылупления. В закладке предпочки обособляются зачатки почечных канальцев; образовался изгиб в месте перехода зачатка собирающего канала в выносящий (25 *сн*).] Выводные протоки предпочки дорастают почти до

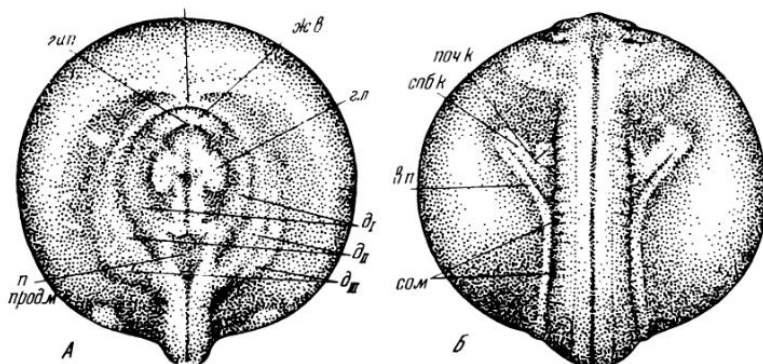


Рис. 80. Стадия 26: слияние боковых пластинок и начало обособления хвостового отдела зародыша

А — вид со стороны головы, Б — вид со спины; в. п. — выводной проток предпочки; гип — углубление в месте образования зачатка гипофиза; г. л. — зачаток глаза; д. I и д. II — первая и вторая пары висцеральных дуг; д. III — зачатки жаберных дуг; ж. в. — зачаток железы вылупления; поч. к. — почечные канальцы; п. прод. м. — полость продолговатого мозга; с. — зачаток сердца; соб. к. — собирающий канал предпочки; сом. — сомиты

уровня конца первичной трубки. [В зачатках выделительной системы появился просвет, и они из компактных тяжей превратились в трубочки]. В заднем конце зародыша образовалось возвышение — еще не обособленный зачаток хвоста (25), конец которого приближается к краю темного поля (области, где через покровы просвечивает дно кишки,— 25 *хв*).

Стадия 26 — стадия слияния боковых пластинок и начала обособления хвостового отдела зародыша (табл. XXV, рис. 80).

По бокам от переднего мозгового пузыря различимы обонятельные ямки. [Глазные пузыри подросли к эпидермису]. Полость продолговатого мозга заметно увеличилась (26 *гл*). [В результате углубления слуховых плакод и смыкания их краев образовались слуховые пузырьки, сохраняющие связь с эпидермисом]. Сблизившиеся ранее боковые пластинки сливаются, и в месте их соединения начинается образование зачатка сердца. [Первые две пары энтодермальных жаберных карманов приближаются к эпидермису]. Петля, образуемая собирающим и выводным каналами предпочки, значительно удлинилась (26 *сн*). Начинается обособление зачатка хвоста (26), имеющего в это время форму короткой и широкой лопасти (26 *хв*). Конец хвоста выходит за границу темной области. Голова еще не обособлена.

Стадия 27 — стадия короткой сердечной трубки (табл. XXV).

Начинается процесс обособления головы — распластаные на брюшном отделе тела головные закладки начинают стягиваться к среднеспинной

линии и голова приподнимается, пока еще незначительно. [Стенка глазных пузырей в месте контакта с эпидермисом утолщается (зачаток сетчатки)]. Сформировался зачаток сердца, имеющий вид короткой трубочки (27гл). Образовалась перикардиальная полость, границы которой лучше различимы при рассмотривании зародыша сбоку. Зачаток хвоста удлинился и сузился (27хв, 27).

Стадия 28 — стадия, на которой сердце имеет строение прямой удлиненной трубочки; зародыш неподвижен, туловищные мышцы еще не реагируют на раздражение сокращением (табл. XXV).

Голова уже заметно приподнята, образовалась кожная складка, углубление которой приводит к обособлению головы (28). В связи с этими изменениями зачаток железы вылупления начинает смещаться на нижнюю поверхность головы. [Стенка глазных пузырей, обращенная к эпидермису, сильно утолщена (зачаток сетчатки) и начинает впячиваться — начало преобразования глазных пузырей в глазные бокалы. Началось стягивание и утолщение внутреннего слоя эпидермиса в области контакта с зачатком сетчатки (образование зачатка линзы). На брюшной поверхности хвоста у его основания появилось углубление (зачаток клоаки), в которое открываются предпочечные протоки]. Зачаток хвоста несколько удлинился и приобрел палочковидную форму (28хв, 28). Намечается утолщение эпидермиса в месте образования плавниковой оторочки.

Стадия 29 — стадия образования S-образного изгиба сердца и начала его пульсации (табл. XXVI).

Продолжается обособление головы (29). Сердечная трубка удлинилась и S-образно изогнулась (29гл). Сердце начало пульсировать, но его сокращения происходят еще редко и нерегулярно. Мышцы туловища также приобрели способность сокращаться — если уколоть зародыша иглой, то замечаются слабые мышечные подергивания. Число кровеносных сосудов в стенке желточного мешка возросло. [Идет энергичное кроветворение. Зачаток линзы заметно увеличился]. Зачаток хвоста немного удлинился, на нем появилась закладка плавниковой оторочки (29хв, 29).

Стадия 30 — стадия, на которой конец хвоста приближается к сердцу (табл. XXVI).

У зародыша в оболочках хвост и часть спинного отдела, до предпояска, наклонены набок (30сп). Зародыш может двигать головой и хвостом. После удаления оболочек видно, что хвост начал распрямляться (30); он уплощен, окружен узкой плавниковой оторочкой. В стенке тела на спинной стороне желточного мешка имеется густая сеть кровеносных сосудов (на 30 не изображена).

Стадия 31 — стадия, на которой конец хвоста достигает сердца (табл. XXVI).

У зародыша в оболочках спинной отдел, начиная от головы, наклонен набок (31гл). Если снять оболочки, зародыш сгибает голову попеременно вправо и влево, делает маятникообразные движения хвостом, переваливаясь при этом с боку на бок; еще не способен к поступательному движению. Хвост значительно распрямился (31). Плавниковая оторочка хорошо различима.

Стадия 32 — стадия, на которой конец хвоста касается головы (табл. XXVII).

Голова начинает наклоняться набок. Зародыш может активно двигаться в оболочках; меняет положение спинного отдела из наклонного в вертикальное и снова в наклонное. Если снять оболочки, делает

плавательные движения на месте, но к поступательному движению по-прежнему неспособен. Хвост распрямлен больше, чем на стадии 31, плавниковая оторочка шире (32).

Стадия 33 — стадия, на которой конец хвоста немного заходит за голову (табл. XXVII).

Голова наклонена набок. Если снять оболочки, хвост полностью распрямляется (33); плавниковая оторочка продолжает расширяться.

Стадия 34 — стадия, на которой конец хвоста достигает промежуточного мозга (табл. XXVII).

Зародыш активно двигается в оболочках. Если оболочки снять, способен к медленному поступательному движению. Плавниковая оторочка хвоста заметно расширилась.

Стадия 35 — стадия, на которой начинается выклев; конец хвоста у зародышей осетра достигает предпочки (табл. XXVII, XXVIII).

Необходимо иметь в виду, что конец хвоста занимает такое положение, только если оболочки остались не растянутыми. Однако часто перед вылуплением оболочки сильно растягиваются, зародыш в них несколько распрямляется, после чего положение кончика хвоста уже не может служить диагностическим признаком для определения стадии развития.

Если снять оболочки, зародыш способен к быстрому поступательному движению. Желточный мешок имеет округлую форму. В глазу появляется пигментное пятно. Намечается ротовое углубление. Иногда обозначаются зачатки грудных плавников в виде едва заметных валиков. Формируется спиральный клапан. Кровь бесцветная или со слабым желтовато-розовым оттенком.

Стадия 36 — предличинка сразу после выхода из оболочек в период массового выклева (табл. XXVIII, рис. 81).

Форма желточного мешка удлинненно-яйцевидная. Плавниковая оторочка шире, чем на стадии 35; наибольшей ширины она достигает в задней трети хвоста и внизу у его основания, где она образует расширение (киль) и спускается вдоль задней стенки желточного мешка. В глазу четкое пигментное пятно [пигментированный участок дна глаза, который уже может воспринимать свет]. В жаберной области наметились две складочки на месте первых жаберных карманов, жаберные щели еще не прорвались. Позади предпочек видны валикообразные возвышения эпидермиса — зачатки грудных плавников. Сформирован спиральный клапан. Кровь розового цвета.

На нижней поверхности головы имеется небольшая ротовая ямка треугольной формы, но ротовое отверстие еще отсутствует. Самый задний отдел кишечника — клоака — сообщается с наружной средой. [В клоаку открываются выводные протоки предпочки, однако сообщения с полостью кишечника она еще не имеет, так как в задней части кишечника нет полости. Таким образом, на стадии вылупления пищеварительная система еще замкнута].

НАРУШЕНИЯ РАЗВИТИЯ

Партеногенетическое дробление. Зрелые яйца осетра после помещения в воду могут активироваться и в течение некоторого времени развиваться партеногенетически; так же ведут себя и яйца в осемененной порции

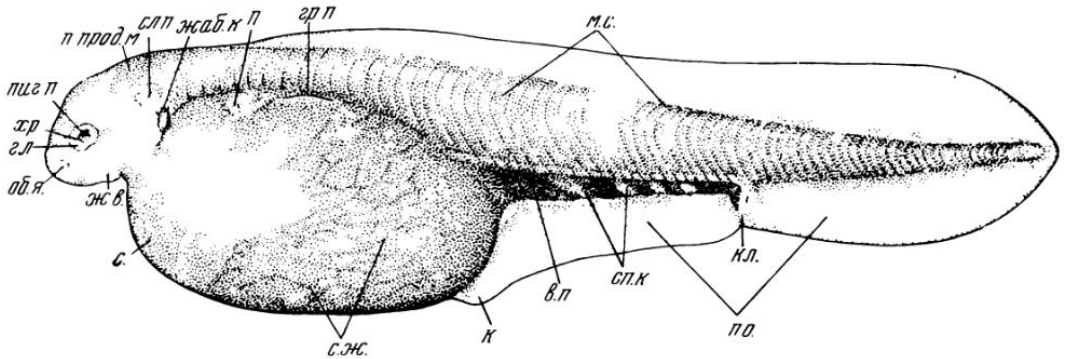


Рис. 81. Стадия 36: личинка после выхода из оболочек в период массового выклева

гр. п. — зачаток грудного плавника; ж. в. — железа выплывания; жаб. к. — жаберные карманы; к — киль плавниковой оторочки; к. л. — клоака; м. с. — мышечные сегменты; об. я. — обонятельная ямка; п — петля, образуемая собирающим и выводным каналами предпочки; пиг. п. — пигментное пятно в глазу; п. о. — плавниковая оторочка; с — сердце; с. ж. — сеть кровеносных сосудов желточного мешка; сл. п. — слуховой пузырек; сп. к. — спиральный клапан; хр. — хрусталик, остальные обозначения см. на рис. 80

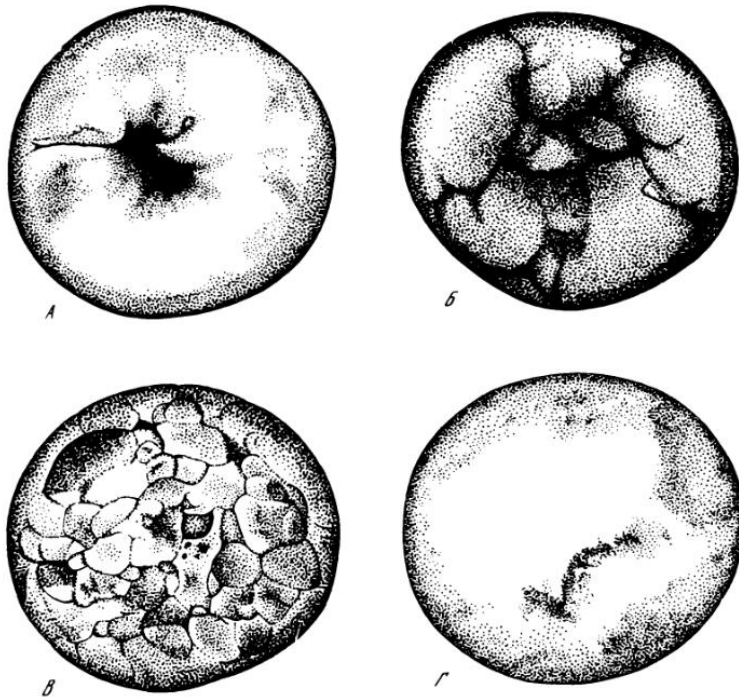


Рис. 82. Парthenогенетическое дробление неоплодотворенных яиц осетра

А — начинающееся и Б — недалеко зашедшее дробление; В — предельная стадия развития неоплодотворенных яиц; Г — отмирающее неоплодотворенное яйцо

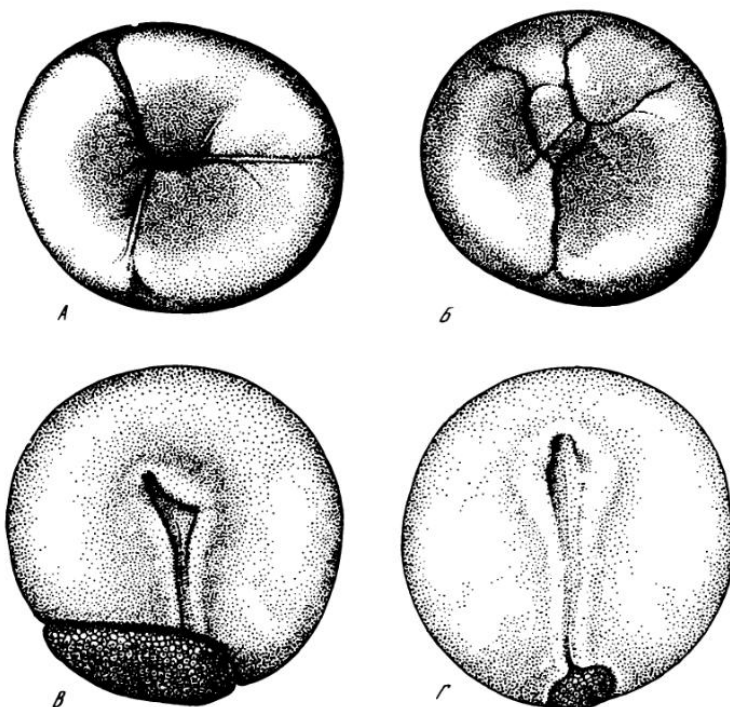


Рис. 83. Нарушения развития зародышей осетра в периоды дробления и нейруляции

А и Б — полиспермные яйца на стадии 4 (первое деление дробления); В и Г — образование нервной пластинки при наличии желточной пробки (В — большая желточная пробка, нервная пластинка укороченная и искривленная; Г — желточная пробка меньшего размера, нервная пластинка почти нормального строения)

икры, по тем или иным причинам оставшиеся неоплодотворенными (при плохом качестве или недостаточно высокой концентрации спермы и т. п.). Иногда небольшой процент яиц активизируется еще до взятия икры, в теле самки.

Яйца, активированные без оплодотворения, как правило, дробятся. Дробление обычно начинается со значительным запозданием по сравнению с дроблением оплодотворенных яиц и в дальнейшем также сильно отстает. Однако в тех случаях, когда активация произошла еще в теле самки, дробление активированных яиц может начаться раньше, чем оплодотворенных, изредка даже в яичнике или полости тела самки.

Партеногенетическое дробление протекает беспорядочно (рис. 82, А — В), нередко значительная часть яйца совсем не дробится. В одних случаях дробление рано останавливается, после закладки всего нескольких борозд, а в других продолжается до стадии многих бластомеров (рис. 82, В). Эта стадия — предельная, дальше партеногенетическое развитие не идет, зародыши никогда не переходят к гастрюляции и медленно отмирают. Границы клеток постепенно исчезают, и зародыш приобретает белесую с разводами окраску (рис. 82, Г). Отмирание этих яиц происходит в то время, когда оплодотворенные яйца из той же партии икры гастрюлируют.

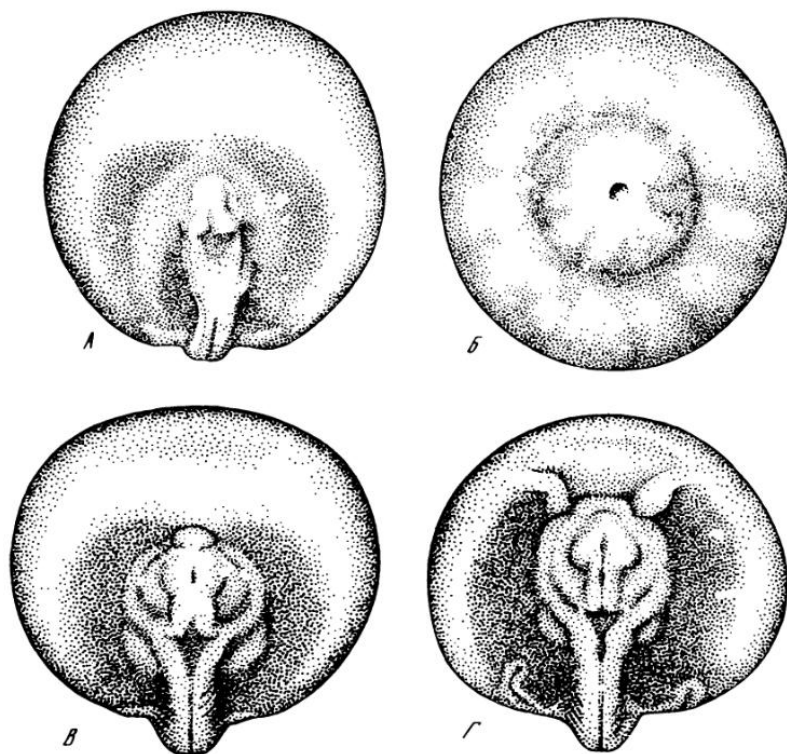


Рис. 84. Нарушения развития зародышей осетра на стадиях 26 и 28

А и Б — уроды на стадии 26 с недоразвитыми передними отделами тела (А — передний мозговой пузырь отсутствует, Б — отсутствуют головной и туловищный отделы осевых органов, развился только зачаток хвоста); В и Г — уроды на стадии 28 с нарушениями закладки сердца (В — зачаток сердца отсутствует, Г — развилось два зачатка сердца)

Нарушения дробления оплодотворенных яиц. От вариации формы и расположения борозд в дробящемся зародыше следует отличать истинные нарушения дробления, среди которых чаще всего встречаются нарушения, обусловленные полиспермным оплодотворением (их можно найти почти в любой партии икры в большем или меньшем проценте случаев).

В полиспермных яйцах сверхчисленные борозды обычно возникают уже при первом делении дробления, и анимальная область яйца сразу разделяется на три, четыре и больше blastomeres в зависимости от интенсивности полиспермии (рис. 83, А, Б). Только диспермные яйца в это время, как правило, еще ничем не отличаются от нормальных моноспермных — у них в анимальной области закладывается одна борозда; однако при втором делении в каждом из первых двух blastomeres возникает по две борозды, и анимальная область разделяется на шесть blastomeres. Начиная с этой стадии (стадия 5) все полиспермные яйца надежно отличаются от нормальных наличием сверхчисленных blastomeres.

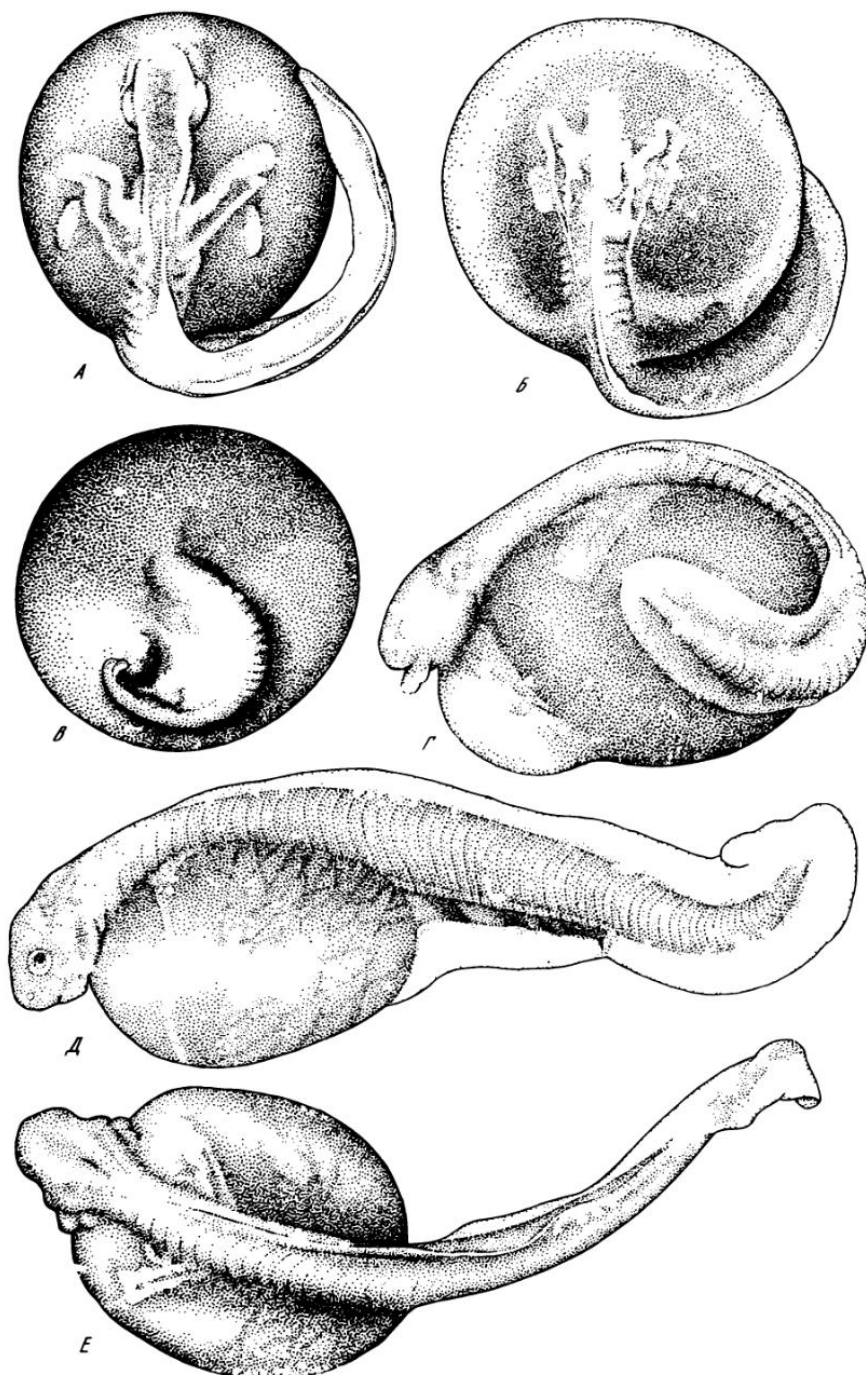


Рис. 85. Уродливые зародыши осетра на стадии 35

А — зародыш без переднего и промежуточного мозга; Б — безголовый зародыш; В — развился только дефектный хвост; Г — урод с неполностью отделившейся головой, искривленным укороченным хвостом и водянкой околосердечной полости; Д, Е — укороченные зародыши с искривленными хвостами

Глубокие нарушения дробления встречаются также при температурных повреждениях цитоплазмы ооцитов: большой разницей во времени закладки отдельных борозд, искажение рисунка дробления. Иногда большая или меньшая часть яйца остается неразделенной (мозаичное дробление). При инкубации такой икры получается высокий процент резко уродливых зародышей.

Нарушения гастрюляции. У некоторых зародышей обрастание вегетативных бластомеров задерживается, и зародыш переходит к нейруляции, сохраняя желточную пробку большего или меньшего размера (рис. 83, В, Г). Если нарушение процесса гастрюляции затрагивает не только обрастание вегетативных бластомеров, но и вворачивание клеточного материала, то возникают уроды с различными степенями недоразвития передних отделов тела: с уменьшенными передними отделами мозга; без переднего и промежуточного мозга (рис. 84, А; Рис. 85, А); зародыши, у которых голова начинается непосредственно с продолговатого мозга, и такие, у которых голова отсутствует полностью (рис. 85, В); наконец, зародыши не только без головы, но и без туловищного отдела спины: у них на желточном мешке возникает только почка хвоста (рис. 84, В), которая затем дифференцируется в более или менее развитый хвост (рис. 85, В).

Нарушения гастрюляции могут быть следствием полиспермного оплодотворения, мозаичного дробления яиц, а также неблагоприятных условий развития — слишком высокой или низкой температуры, недостатка кислорода (Гинзбург, Детлаф, 1969).

Нарушения развития на последующих стадиях. Нарушения процесса закладки сердца могут приводить к возникновению зародышей, полностью лишенных сердечной трубки (см. рис. 84, В), а также, если боковые пластинки не срастаются впереди головы, зародышей с двумя сердечными трубками (см. рис. 84, Г).

На поздних стадиях зародышевого развития, помимо уродов с разными степенями недоразвития передних отделов тела, возникающих в результате нарушений процесса гастрюляции (см. выше), встречаются зародыши с укорочением и искривлением осевых структур, водянкой перикарда (см. рис. 85, Г—Е) и другими менее значительными нарушениями.

Часть зародышей уродливого строения погибает во второй половине инкубации, но многие к моменту, когда нормальные зародыши достигают стадии вылупления, остаются живыми. Подавляющее большинство уродов неспособно самостоятельно освободиться от оболочек, но если оболочки с них снять, то они могут жить еще долго — пока в кишечнике сохраняются запасы желтка.

Литература

- Айзенштадт Т. Б., Детлаф Т. А. 1972. Ультраструктура ооцита сеuryги в период созревания. Сообщение 1. Пористые пластинки и комплекс Гольджи.— Онтогенез. 3, 280—288.
- Айзенштадт Т. Б., Скоблина М. Н. 1970. Тонкое строение ооцитов лягушки, созревающих *in vitro* под действием гормонов гипофиза после удаления у них зародышевого пузырька.— Цитология, 12, 713—717.
- Арман И. П., Нейфах А. А. 1961. Радиационное исследование морфогенетической функции ядер в раннем развитии осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 137, 745—748.
- Астауров Б. Л. 1951. Зачаточный партеногенез у осетровых рыб (*Acipenser stellatus*, *Ac. güldenstädti*, *Huso huso*).— Докл. АН СССР, 78, 173—176.
- Бабурина Е. А. 1957. Развитие глаз и их функций у осетра и сеuryги.— Труды

- Ип-та морф. животн. (ИМЖ) АН СССР, вып. 20, 148—186.
- Бабурина Е. А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М., «Наука», 146 стр.
- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Ч. 1. Изд. 4-е. М.—Л., Изд-во АН СССР, 466 стр.
- Васецкий С. Г. 1966а. Изменение термочувствительности яиц осетровых рыб в ходе созревания и раннего дробления.— Журн. общ. биол., 27, 583—595.
- Васецкий С. Г. 1966б. Изучение закономерностей созревания и раннего зародышевого развития осетровых рыб в связи с возможностью применения метода термической регуляции пола у рыб. Канд. дисс. М., 139 стр.
- Васецкий С. Г. 1970. Динамика первого деления созревания в ооцитах на примере осетровых рыб.— Журн. общ. биол., 31, 84—93.
- Гербицкий Н. Л. 1941. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве.— В сб.: «Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов». Л., Изд. ЛГУ, 5—35.
- Гербицкий Н. Л. 1949. Экспериментальные и методические основы развития осетроводства в низовьях Куры.— Труды Лабор. основ рыбоводства, 2, 5—28.
- Гинзбург А. С. 1953а. Возникновение билатеральной симметрии в яйцах осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 90, 477—480.
- Гинзбург А. С. 1953б. Нарушения развития осетровых рыб, связанные с условиями осеменения.— Докл. АН СССР, 92, 1097—1100.
- Гинзбург А. С. 1954. Изменчивость расположения борозд дробления у осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 95, 1117—1120.
- Гинзбург А. С. 1957а. Моноспермия у осетровых рыб при нормальном оплодотворении и последствия проникновения в яйцо сверхчисленных спермиев.— Докл. АН СССР, 114, 445—447.
- Гинзбург А. С. 1957б. Время установления контакта спермия с яйцом при оплодотворении у осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 115, 845—848.
- Гинзбург А. С. 1959. Оплодотворение у осетровых рыб. 1. Соединение гамет.— Цитология, 1, 510—526.
- Гинзбург А. С. 1960а. О механизме блокирования полиспермии у осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 130, 473—476.
- Гинзбург А. С. 1960б. Блокирование полиспермии при оплодотворении яиц осетровых и лососевых рыб и роль кортикальных гранул (альбесол) в этом процессе.— Журн. общ. биол., 21, 419—429.
- Гинзбург А. С. 1963. Инструкция по искусственному осеменению икры осетровых рыб. М., Главлит Гос. комитета по рыбному хозяйству при СНХ СССР, 12 стр.
- Гинзбург А. С. 1968. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М., «Наука», 358 стр.
- Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. 1944. Опыт пересадки и удаления зачатков органов на ранних стадиях развития у зародышей севрюги.— Докл. АН СССР, 44, 228—231.
- Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. 1955. Развитие зародышей осетровых рыб. М., Изд-во АН СССР, 88 стр.
- Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. 1969. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М., «Наука», 134 стр.
- Гинзбург А. С., Зубова С. Э., Филатова Л. А. 1963. Рациональный способ осеменения икры осетровых рыб. В сб. «Осетровое хозяйство в водоемах СССР». М., Изд-во АН СССР, 47—55.
- Гончаров Б. Ф. 1971. Изучение закономерностей перехода ооцитов амфибий и осетровых рыб от роста к созреванию.— Автореф. канд. дисс. М., 27 стр.
- Гончаров Б. Ф. 1972. Опыт определения гонадотропной активности гипофиза осетровых рыб по реакции созревания ооцитов *in vitro*. В кн. «Осетровые и проблемы осетрового хозяйства». М., «Пищевая промышленность», 257—262.
- Дабагян Н. В. 1958. Роль мезенхимы в развитии пигментного эпителия глаз осетра.— Докл. АН СССР, 119, 391—394.
- Дабагян Н. В. 1959. Регуляционные свойства глаз зародышей осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 125, 938—940.
- Давыдова С. И. 1972. Влияние температуры и времени выдерживания самок на процесс созревания ооцитов осетровых рыб под влиянием гормонов *in vitro*. Онтогенез, 4, 415—420.
- Детлаф Т. А. 1957. Кортикальные гранулы и вещества, выделяющиеся из анимальной части яйца в период активации у осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 116, 341—344.
- Детлаф Т. А. 1961а. Скорость распространения импульса оплодотворения и динамика завершения второго деления созревания в яйцах осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 140, 967—970.
- Детлаф Т. А. 1961б. Динамика кортикальных изменений и происхождение колонида первичтеллинового пространства в яйцах осетровых рыб при оплодотворении и искусственной активации.— Журн. общ. биол., 22, 411—424.
- Детлаф Т. А. 1962. Динамика митоза первых делений дробления в яйцах осетра и форели.— Журн. общ. биол., 23, 401—409.

- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. 1954. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения.— М., Изд-во АН СССР, 216 стр.
- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. 1963. Акрсомная реакция у осетровых рыб и роль ионов кальция в соединении гамет.— Докл. АН СССР, 153, 1461—1464.
- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Смирнова Е. Н. 1963. Зародышевое развитие черноморско-азовского осетра (*Acipenser guldenstädti colchicus* V. Marti). Таблицы и пояснения к ним. М., Главрыбвод.
- Детлаф Т. А., Давыдова С. И. 1974. Влияние трипторина на созревание ооцитов севрюги после холодого воздействия и резервации самок.— Онтогенез, 5, 454—462.
- Детлаф Т. А., Детлаф А. А. 1960. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии.— Докл. АН СССР, 134, 199—202.
- Детлаф Т. А., Скоблина М. Н., Давыдова С. И. 1968. Межклеточные влияния в процессе созревания ооцитов осетровых рыб.— Симпозиум «Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте». Тезисы докл., 5—6.
- Драбкина Б. М. 1961. Влияние воды различной солености на выживаемость спермы, икры и личинок осетра.— Докл. АН СССР, 138, 492—495.
- Залеский В. В. 1878. История развития стерляди (*Acipenser ruthenus*). Часть I. Эмбриональное развитие.— Труды Об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, 7, 1—226.
- Залеский В. В. 1880. История развития стерляди (*Acipenser ruthenus*). Часть II. Постэмбриональное развитие и развитие органов.— Труды Об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, 10, 227—545.
- Зотин А. И. 1953а. Потребление воды из внешней среды развивающимися яйцами осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 89, 377—380.
- Зотин А. И. 1953б. Изменения прочности яйцевых оболочек зародышей осетровых рыб во время развития.— Докл. АН СССР, 92, 443—446.
- Зотин А. И. 1953в. Фермент вылупления у зародышей осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 92, 685—687.
- Зотин А. И. 1954. Особенности секреции фермента вылупления у зародышей осетровых и лососевых рыб.— Докл. АН СССР, 95, 1121—1124.
- Зотин А. И. 1961. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М., Изд-во АН СССР, 318 стр.
- Зотин А. И. 1962. Механизм перехода жидкости бластоцеля в полость первичной кишки у зародышей осетра.— Докл. АН СССР, 142, 968—971.
- Зотин А. И. 1971. Механизм цитокинеза.— Усп. совр. биол., 71, 66—84.
- Зотин А. И., Круминь А. Я. 1959. Образование полости первичной кишки у зародышей осетровых рыб.— Журн. общ. биол., 20, 313—321.
- Зотин А. И., Пагнаева Р. В. 1963. Время детерминации положения борозд дробления у яиц осетра и аксолотля.— Докл. АН СССР, 152, 765—768.
- Игнатьева Г. М. 1959. Секреция фермента вылупления в эксплантатах железы вылупления зародышей осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 128, 212—215.
- Игнатьева Г. М. 1960. Региональность индуцирующего действия хордомезодермы у зародышей осетровых рыб.— Докл. АН СССР, 134, 233—236.
- Игнатьева Г. М. 1961. Индуцирующие свойства хордомезодермального зачатка до начала инвагинации и регуляция его дефектов у зародышей осетра.— Докл. АН СССР, 139, 503—505.
- Игнатьева Г. М. 1963. Сравнение динамики процесса инвагинации материала хордомезодермы у зародышей севрюги, осетра и аксолотля.— Докл. АН СССР, 151, 1466—1469.
- Игнатьева Г. М. 1964. Морфофизиологическое исследование железы вылупления у зародышей осетровых рыб при разных условиях развития.— В кн. «Проблемы современной эмбриологии». М., Изд. МГУ, 274—279.
- Игнатьева Г. М. 1965. Соотношение процессов эпиболлии и инвагинации в период гастрულიации у зародышей севрюги.— Докл. АН СССР, 165, 970—973.
- Казанский Б. Н. 1953. О созревании и оплодотворении яйца осетра.— Докл. АН СССР, 89, 757—760.
- Казанский Б. Н. 1954. Ядерные изменения в овоцитах осетра при переходе организма в нерестное состояние после гипофизарной инъекции.— Докл. АН СССР, 98, 1045—1048.
- Казанский Б. Н. 1957. Анализ явлений, происходящих в яйцеклетках осетровых при применении гипофизарных инъекций.— Труды Совет. по рыбоводству, 1954. М., Изд-во АН СССР, 130—138.
- Коржуев П. А., Никольская П. С., Радзинская Л. И. 1960. Дыхание икры осетровых рыб в период инкубации.— Вопр. ихтиол., № 14, 113—118.
- Крениг (Чулицкая) Е. В. 1960. О соотношении процессов дробления и гастрულიации у осетра и севрюги.— Докл. АН СССР, 134, 984—986.
- Нейфах А. А., Ротт Н. Н. 1958. Исследование путей реализации радиационных повреждений в раннем развитии рыб.— Докл. АН СССР, 119, 261—264.
- Никитина Л. А. 1972. Пересадка материя-

- ла зародышевого пузырька в энуклеированные ооциты севрюги.— Докл. АН СССР, 205, 1487—1489.
- Никигина Л. А.* 1974. Пересадка ядер растущих ооцитов в энуклеированные закончившие рост ооциты севрюги.— Оптогенез, 5, 289—293.
- Персов Г. М.* 1941. Учет осетроводных работ в связи с применением гипофизарных инъекций.— В сб. «Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов». Л., Изд-во ЛГУ, 42—50.
- Персов Г. М.* 1954. О делениях созревания яйцеклеток и о начальных этапах формирования мужского проуклеуса у осетровых (стерлядь и осетр).— Докл. АН СССР, 98, 681—683.
- Персов Г. М.* 1955. Формирование проуклеусов, их сближение и слияние у стерляди (*Acipenser ruthenus L.*).— Докл. АН СССР, 103, 737—740.
- Серебрякова Е. В.* 1964. Изучение хромосомных комплексов и цитология сперматогенеза гибридов осетровых рыб.— Изв. ВНИОРХ, 57, 279—285.
- Скоблина М. Н.* 1968. Созревание кортекса безъядерных ооцитов лягушки и севрюги под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза.— Докл. АН СССР, 183, 982—984.
- Скоблина М. Н.* 1970. Экспериментальное изучение роли ядра в процессе созревания ооцитов амфибий и осетровых рыб.— Автореф. канд. дисс. М., 22 стр.
- Татарская Р. И., Кафиани К. А., Каюк-Кайте С. И.* 1958. Некоторые ферменты фосфорного обмена и интенсивность дыхания и аэробного гликолиза в эмбриональном развитии осетровых рыб.— Биохимия, 23, 527—539.
- Фаустов В. С., Зотин А. И.* 1965. Изменение теплот сгорания яиц рыб и амфибий во время развития.— Докл. АН СССР, 162, 965—968.
- Хорошко П. Н.* 1968. Экология и эффективность размножения осетровых рыб Нижней Волги.— Автореф. канд. дисс. Астрахань, 23 стр.
- Чулицкая Е. В.* 1961а. Латентная дифференцировка материала слухового пузырька у осетра и севрюги.— Докл. АН СССР, 138, 718—721.
- Чулицкая Е. В.* 1961б. Корреляция между латентной дифференцировкой материала слухового пузырька и клеточными поколениями на одинаковых стадиях развития у зародышей осетровых рыб (белуги, осетра и севрюги).— Докл. АН СССР, 139, 506—509.
- Чулицкая Е. В.* 1962. Изучение пидуцирующего действия мезодермы на материал слухового пузырька у осетровых рыб и амфибий.— Докл. АН СССР, 144, 245—247.
- Чулицкая Е. В.* 1967. Характер перехода от синхронного дробления к асинхронному у зародышей осетра и лягушки при разных температурах.— Журн. общ. биол., 28, 449—460.
- Чулицкая Е. В.* 1968. Влияние цитоплазмы на синхронизацию и десинхронизацию деления ядер в период дробления у зародышей осетра.— Докл. АН СССР, 178, 496—499.
- Юровицкий Ю. Г., Резниченко П. Н.* 1963. Морфо-физиологические особенности зародышей осетра при инкубации в условиях различного кислородного режима.— В сб. «Осетровое хозяйство в водоемах СССР». М., Изд-во АН СССР, 77—82.
- Юровицкий Ю. Г.* 1964. Морфологические особенности зародыша осетра (*Acipenser güldenstädti Brandt*) в условиях различного кислородного режима.— Вопр. ихтиол., № 2, 315—329.
- Dettlaff T. A.* [*Детлаф Т. А.*]. 1962. Cortical changes in Acipenserid eggs during fertilization and artificial activation.— J. Embryol. exp. Morphol., 10, 1—26.
- Dettlaff T. A., Dettlaff A. A.* [*Детлаф Т. А., Детлаф А. А.*]. 1961. On relative dimensionless characteristics of the development duration in embryology.— Arch. Biol., 72, 1—16.
- Dettlaff T. A., Skoblina M. N.* [*Детлаф Т. А., Скоблина М. Н.*]. 1969. The role of germinal vesicle in the process of oocyte maturation in Anura and Acipenseridae.— Ann. Embryol. Morph., suppl. 1, 133—151.
- Ginsburg A. S.* [*Гинзбург А. С.*]. 1961. The block to polyspermy in sturgeon and trout with special reference to the role of cortical granules (alveoli).— J. Embryol. exp. Morphol., 9, 173—190.
- Kowalewsky A., Owsjannikow Ph., Wagner N.* [*Ковалевский А. О., Овсянников Ф. В., Вагнер Н. П.*]. 1870. Die Entwicklungsgeschichte der Störe. Vorläufige Mitteilung.— Bull. Acad. Sci. St. Petersburg, 14, 317—325.
- Zotin A. I.* [*Зотин А. И.*]. 1964. The mechanism of cleavage in amphibian and sturgeon eggs.— J. Embryol. exp. Morphol., 12, 247—262.

XIa

ОСЕТР

ACIPENSER GÜLDENSTÄDTI

РАЗВИТИЕ ПРЕДЛИЧИНОК

В развитии осетровых рыб, так же как и многих костистых, выделяют предличиночный период развития (Расс, 1941, 1946; Алявдина, 1951; Зарянова 1951, 1954; Матвеев, 1953; Шмальгаузен, 1968, и др.). Он начинается с освобождения зародыша из оболочек и кончается переходом последнего к активному питанию. В этот период зародыш называют предличинкой. Предличинка продолжает развиваться за счет запасов желтка, но вступает в иные, чем зародыш, отношения с окружающей средой.

Общая морфо-экологическая характеристика предличиночного периода развития осетровых рыб дана в работах Заленского (1880), Стрелковского (1940), Драгомирова (1961) и др.

Ряд авторов выделяет в предличиночном периоде некоторое число отдельных этапов, используя для этого морфологические, физиологические и экологические критерии (Коржуев, 1941; Садов, 1941; Олифан, 1945; Дислер, 1949; Вернидуб, 1951; Яковлева, 1952; Гордиенко, 1953; Матвеев, 1953; Шмальгаузен, 1955в; Гербильский, 1956—1957; Краюшкина, 1957; Бабурина, 1956, 1957, 1972; Калояну-Иордэжел, 1959; Сытина, 1970, 1972, и др.).

Описание последовательных стадий развития осетра и севрюги можно найти в статьях Драгомирова (1953а, 1957) и Заряновой (1954), белуги — в работах Гордиенко (1953) и Шмальгаузен (1968).

Данные, полученные разными исследователями, в большинстве случаев несопоставимы между собой вследствие различного выбора стадий, а также признаков, взятых для их характеристики. Обычно не все описанные стадии иллюстрированы.

Между тем в предличиночном периоде развития осетровых можно выделить ряд достаточно определенных стадий, характерных не только для конкретных видов, но и общих для ряда видов (родов), по крайней мере для изученных — осетра, севрюги и белуги, поскольку различия между предличинками этих видов сводятся в основном к различиям в пигментации покровов, абсолютных размерах, пропорциях некоторых частей тела и в поведении (см. также Драгомиров, 1961). Эти различия наиболее полно выражены в конце предличиночного периода, хотя некоторые из них можно обнаружить уже на стадии вылупления (Алявдина, 1951; Драгомиров, 1953б).

Описание последовательных стадий развития предличинки осетровых рыб было сделано нами ранее для белуги (Шмальгаузен, 1968). В настоящей статье приводятся описание и рисунки предличинки черноморско-азовского осетра (*Acipenser güldenstädti colchicus* V Marti) на тех же стадиях развития, выполненные специально для данной монографии.

Материал был собран на Рогожинском осетровом рыболовном заводе (Ростовская область). Предличинки получены из икры, инкубировавшейся в аппаратах Ющенко в производственных условиях. Наблюдения про-

водились над предличинками, развивавшимися как в сетчатых аппаратах в реке, так и в стеклянных сосудах в лаборатории. Строение предличинки изучалось на живом и фиксированном материале (фиксация жидкостью Буэпа) под бинокулярной лупой. В некоторых случаях производилась несложная препаровка фиксированных объектов (удаление покровов, выделение отдельных жаберных дужек и т. п.). Описание строения предличинки на последовательных стадиях развития дается по наружным признакам, что облегчает идентификацию стадий.

Описание внутреннего строения предличинки, а также развития некоторых систем органов и отдельных органов можно найти в вышеупомянутых статьях и в работах Остроумова (1907), Крыжановского (1925, 1933), Рындзюнского (1939), Северцова (1948), Титовой (1956), Винникова и Титовой (1957), Шмальгаузен (1951, 1952, 1955а, б, 1962) и др.

ОПИСАНИЕ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ

Принятая нами нумерация стадий (см. также Шмальгаузен, 1968) является продолжением нумерации стадий зародышевого развития осетровых рыб, предложенной Детлаф и Гинзбург (1954). В табл. XXIX, XXX даны рисунки предличинки осетра на последовательных стадиях развития. Номера рисунков соответствуют номерам стадий. Рисунки сделаны с предличинки, развивавшихся в стеклянных кристаллизаторах при средней температуре $18,6^{\circ}$ то при этой температуре равно 48 мин. (см. рис. 76). Продолжительность предличиночного периода при этой температуре составила девять суток.

В случаях, когда имеются признаки, отличающие предличинку осетра от предличинки белуги на данной стадии, они приводятся в квадратных скобках.

В конце раздела приведена таблица (№ 17), в которой кратко даны основные диагностические признаки предличинки на каждой стадии развития.

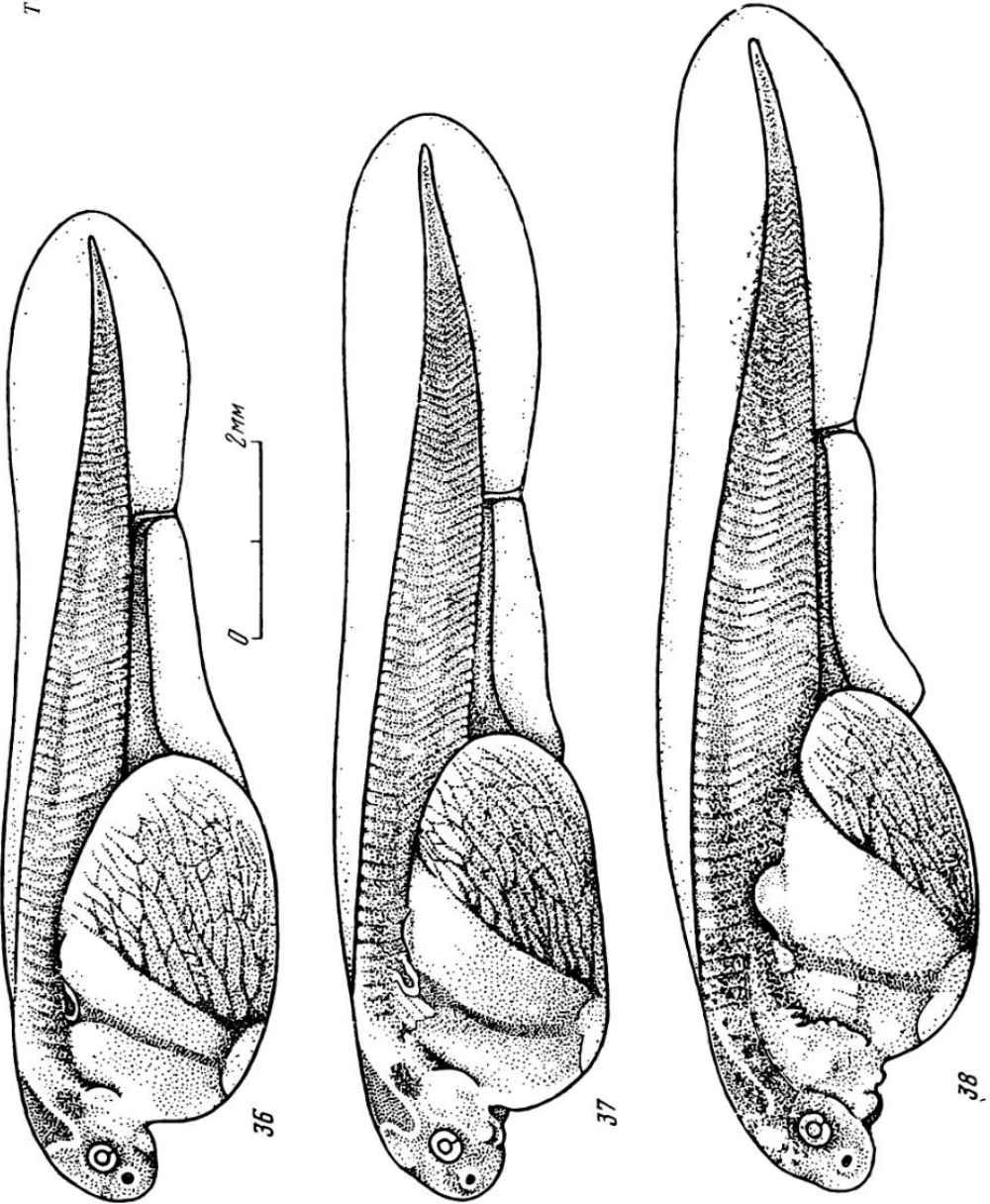
Стадия 36 по Детлаф и Гинзбург (стадия массового вылупления).

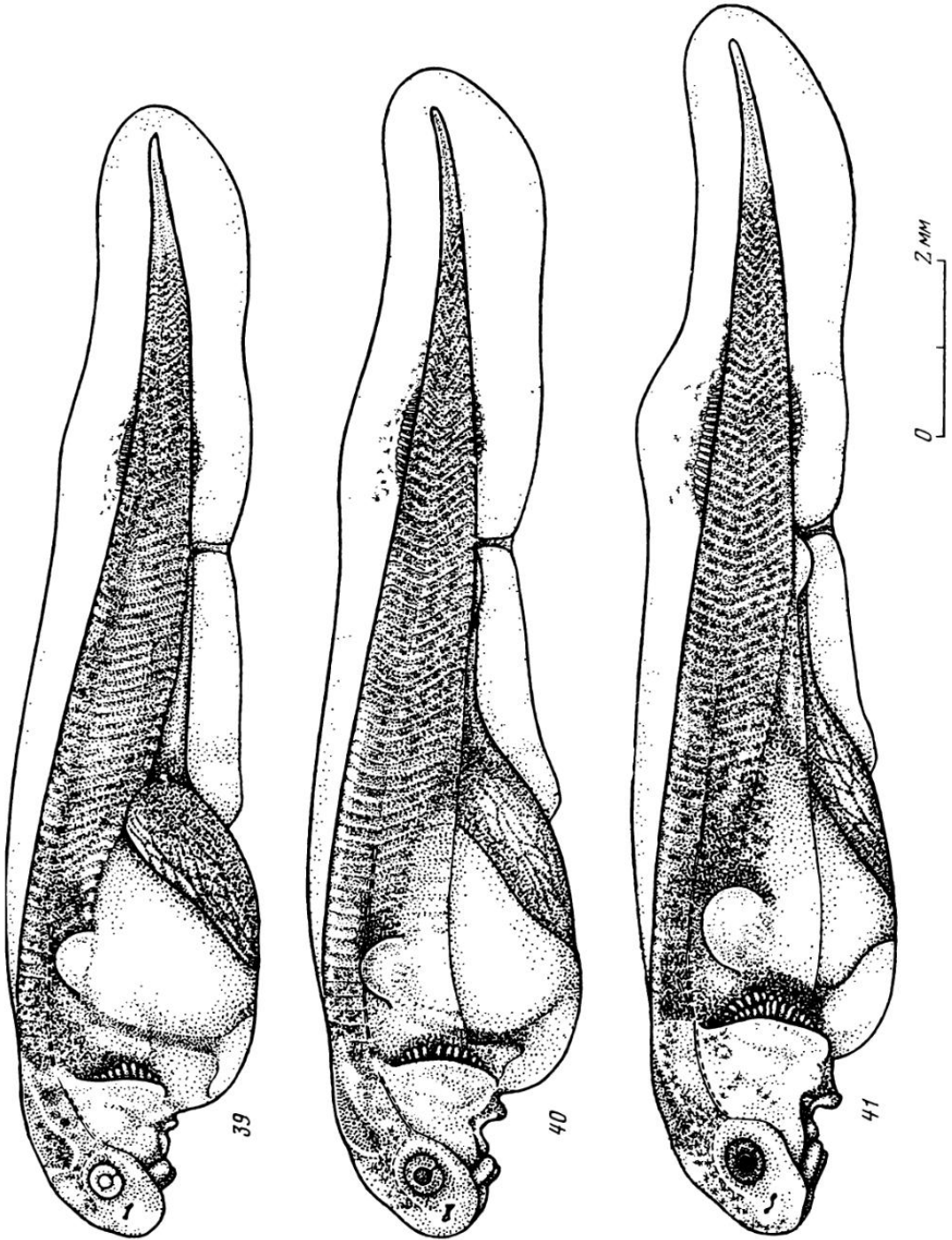
Предличинки имеют длину 9—10,5 мм. Они довольно темные, так как в клетках эпидермиса находится большое количество меланина. Голова предличинки мала относительно тела и пригнута к брюшному отделу, заполненному желтком. Ротовое отверстие отсутствует. На нижней поверхности головы впереди ротового углубления еще видна железа вылупления. Зачатки усиков не выражены. Туловище и хвост предличинки окаймлены плавниковой складкой. Верхняя и нижняя лопасти хвостовой складки равной ширины, т. е. хвост предличинки на этой стадии еще протоцеркальный. Между преанальной и постанальной частями плавниковой складки, которые отделены небольшой выемкой, находится зачаток клоаки, в которую впадают протоки предпочек. Кишечник на этой стадии еще замкнут. Преанальная складка заканчивается на задней поверхности

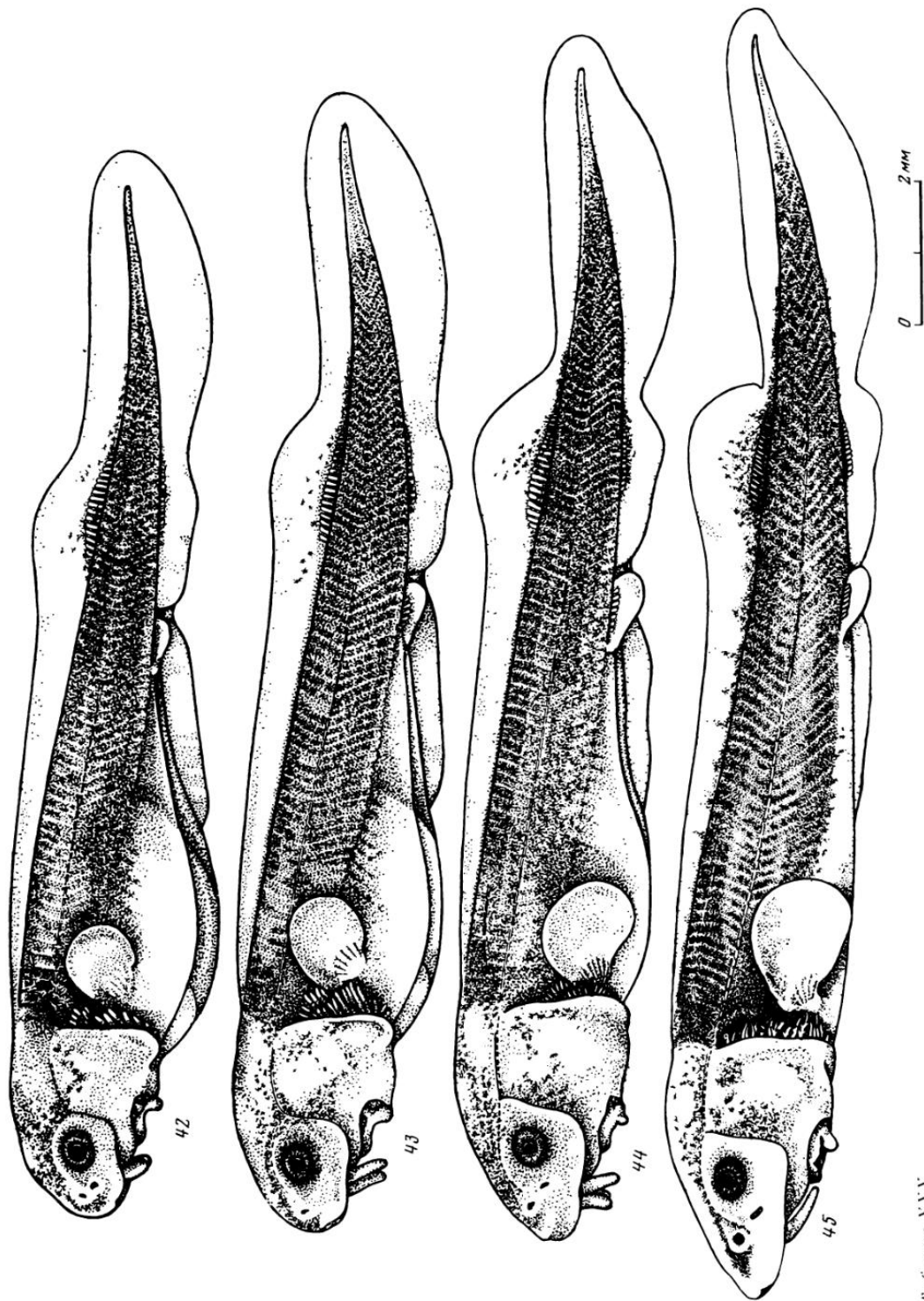
→

Таблицы XXIX—XXX. Стадии нормального развития предличинки осетра от 36-й (стадия вылупления) до 45-й (стадия перехода к активному питанию) (ориг., рисунки О. И. Шмальгаузен)

Таблица XXI X







брюшка. Этот передний участок преанальной складки значительно расширен. Спина плавниковая складка по направлению к голове сужается и сходит на нет на уровне передних миотомов. Грудные плавники имеют вид едва заметных утолщений кожи, расположенных непосредственно сзади предпочек и верхней части кювьеровых протоков. Зачатков брюшных плавников еще нет. Миотомы туловища образуют брюшные отростки. Тем самым первично-симметричная форма миотомов (Рындзюнский, 1939) начинает нарушаться уже на стадии вылупления. Сегментация мускулатуры неполная (задняя часть хвостовой мезодермы еще не сегментирована). Конец хорды слегка загибается кверху. Имеются зачатки челюстной, гиоидной и первой жаберной дуг. На месте первых двух будущих жаберных щелей видны бороздки. Дыхание осуществляется поверхностью тела и посредством сети сосудов, расположенных в задней части брюшка. Эти сосуды получают кровь из хвостовой и подкишечной вен и из сегментальных сосудов туловища. Впереди они сливаются в парные желточные вены, впадающие в сердце рядом с кювьеровыми протоками. Кровь желтоватая.

Органы чувств мало развиты. Зачатки обонятельных органов округлые с одним наружным отверстием, глаза не пигментированы, за исключением небольших пигментных пятен в их донной части (областей высокой светочувствительности, по Бабуриной). По данным Бабуриной (1972), только, что вышедшие из оболочек предличинки черноморско-азовского осетра относятся к свету безразлично. Эту реакцию они сохраняют в течение всего предличиночного периода. По бокам продолговатого мозга, хорошо различного благодаря прозрачности покровов, лежат слуховые пузырьки, без каких-либо признаков деления на отделы. Сейсмочувствительная система головы представлена надглазничными и подглазничными зачатками (Дислер, 1949). Подглазничный зачаток начинается под слуховым пузырьком, огибает глаз сзади и оканчивается на уровне его нижнего края. Более короткий надглазничный зачаток расположен над глазом.

[На стадии вылупления предличинка осетра мельче и темнее предличинки белуги. Голова у нее относительно меньше, а хвост короче, чем у белуги. На всех стадиях предличиночного развития глаза осетра крупнее глаз белуги].

Стадия 37 (1 сутки после вылупления).

Предличинки достигают 10,5—11,5 мм в длину. Покровы предличинки местами еще сохраняют эмбриональный пигмент. Голова начинает выпрямляться. Рот в средней части прорывается. На нижней стороне головы впереди рта намечаются четыре округлых бугорка — зачатки усиков. Они касаются передней границы рта. Форма брюшка изменяется: оно удлиняется, и его брюшная поверхность становится менее выпуклой. С обеих сторон брюшка просвечивают короткие еще складки энтодермы, подразделяющие широкую часть зачатка пищеварительного тракта («желточный мешок») на два отдела. Эти складки направлены косо (сверху вниз и вперед) и совпадают с передней границей сосудистой сети, расположенной на брюшке. Увеличилось расстояние между этой сетью и кювьеровыми протоками. Это расстояние продолжает увеличиваться и далее в течение всего времени существования желточного дыхания. Зачатки грудных плавников имеют вид отчетливо выраженных складочек. Хвост по сравнению с задней частью туловища растет быстрее, и на этой и последующих стадиях развития становится относительно все длиннее. Передний конец преанальной складки начинает образовывать киль. В задней

части тела миотомы слегка разрастаются вперед и книзу. В передних миотомах это разрастание хорошо выражено. Открыта первая жаберная щель. В слуховом пузырьке намечается деление на отделы. Становится различимым короткий зачаток боковой линии сейсмосенсорной системы туловища.

Стадия 38 (2 суток после вылупления).

Предличинки имеют длину 11,5—12 мм. На верхней поверхности головы можно увидеть просвечивающие сквозь покровный эпителий единичные мелкие, но еще довольно бледные меланоциты. Такие же меланоциты обнаруживаются на спинной стороне первых туловищных миотомов, на миотомах и на плавниковой складке в области будущего спинного плавника. Начинается пигментация радужины. Брюшко уплощено с боков и снизу. Энтодермальная складка, отделяющая желудок от кишечника, достигает середины боковой поверхности предличинки. Хвост слегка изогнут вверх. Увеличилась высота миотомов. Их спинные отростки в области спинного плавника образуют хорошо заметные зачатки мускульных почек. Брюшные отростки передних туловищных миотомов еще не достигают пилеального края зачаточной жаберной крышки. В области грудного плавника они распространяются до его основания. На уровне будущего анального плавника от брюшных отростков миотомов отходят едва заметные зачатки мускульных почек. На второй и первой жаберной дугах расположены по ряду еще коротких зачатков жаберных лепестков. На этой стадии начинается жаберное дыхание предличинки. Обонятельные ямки слегка удлиняются. Надглазничная линия сейсмосенсорной системы головы увеличивается в длину и заканчивается над обонятельной ямкой. Подглазничная проходит снаружи от бокового усика и заканчивается у его передней границы. Боковая линия туловища достигает 4—6-го миотомов.

[Со стадии 38, когда появляются первые меланоциты, можно наблюдать все увеличивающееся различие в пигментации между предличинками осетра и белуги. У первых она значительно более развита, хотя начинается одновременно].

Стадия 39 (3 суток после вылупления).

Предличинки имеют длину 12,0—13,2 мм. Пигментация их значительно усилилась. Меланоциты более темные и распространены по всей поверхности туловищных и хвостовых миотомов. Пигментация радужины становится более заметной. В углах рта образуются еще мало выраженные валики — начало дифференцировки губ. Верхняя губа двураздельна. Появляются зачатки зубов. Расширенная часть зачатка пищеварительной системы имеет два отдела — желудочный и кишечный. С правой стороны предличинки становится видимым еще короткий соединительнотканый тяж, направленный вверх от переднего конца поджелудочной железы к кишечнику. Он пересекает самую каудальную часть поверхности желудка и уходит под брюшными отростками миотомов к спинному мезентерию. Передние отростки брюшных миотомов почти достигают пилеального края жаберной крышки. Грудные плавники увеличиваются и несколько смещаются вентрально. Плавниковая складка уже расширена в месте, где формируется спинной плавник, и начинает расширяться в области анального плавника и пилеальной лопасти хвостового плавника. При этом хвостовой плавник отделяется от анального и спинного плавников неглубокими выемками. В местах, соответствующих будущим брюшным плавникам, появились утолщения кожи.

Вторая жаберная щель открыта. Зачатки жаберных лепестков гиподной дуги и первого ряда первой жабры слегка удлинены. Зачатки второго ряда первой жабры короткие. Закладываются зачатки первого ряда лепестков второй жабры. Обонятельные ямки трапециевидны. Зачатки подглазничных линий сейсмической системы продвигаются вперед до уровня обонятельных органов. Зачаток боковой линии туловища достигает уровня заднего края грудных плавников. Появляется зачаток добавочного ряда боковой линии.

[Зачатки зубов у осетра на этой стадии менее выражены, чем у белуги].

Стадия 40 (4 суток после вылупления).

Предличинки имеют длину около 13,0 мм. Пигментация их усиливается. Меланоциты образуют рыхлые скопления по бокам от среднего и передней части продолговатого мозга, на спинной стороне передних миотомов, на границе между осевой и брюшной мускулатурой (около грудного плавника), на спинном плавнике и по всей боковой стороне каудальной части туловища и хвоста. Радужина глаз хорошо выделяется своей светло-коричневой окраской. Зачатки усиков удлинены. Начинает заглаживаться срединная щель верхней губы. Соединительнотканый тяж, поддерживающий кишечник, перемещается вперед, но лежит еще на каудальной части желудка. До этого уровня вытягивается и спинной зачаток поджелудочной железы, лежащий параллельно кишечнику.

Основания грудных плавников еще не достигают середины боковой поверхности желудка. В них дифференцируются мускульные почки. Появляются первые признаки редукции переднего килевидного выступа преанальной плавниковой складки, однако он еще хорошо выражен. Зачатки брюшных плавников имеют вид узких продольных складочек. Нижняя лопасть хвостового плавника продолжает расширяться. Брюшные отростки миотомов обрастают боковую поверхность желудка до половины и спускаются ниже оснований грудных плавников.

Третья жаберная щель еще неполная. Жаберные лепестки гиподной жабры и первого ряда первой жабры дорастают до уровня кюльерова протока. Зачатки жаберных лепестков второго ряда первой жабры удлинены. Хорошо различимы зачатки жаберных лепестков первого ряда второй жабры. На этой стадии появляются первые движения нижней челюсти.

Обонятельные ямки еще более удлиняются. От их краев начинают расти две лопасти, перегородившие наружное отверстие. Верхняя лопасть развита сильнее. Через прозрачные покровы просвечивают еще неполностью обособленные полукружные каналы слуховых пузырьков. Передние концы зачатков правой и левой подглазничных линий сейсмической системы на нижней поверхности головы изогнулись навстречу друг другу. Они расположены на уровне обонятельных зачатков. Боковая линия сейсмической системы туловища немного не достигает задней границы желудка, зачаток добавочного ряда заканчивается над грудным плавником.

Стадия 41 (5 суток после вылупления).

Предличинки имеют длину 13—14 мм. На концах усиков выступают первые вкусовые почки. Верхняя губа в средней части сужена. Короткие боковые лопасти нижней губы хорошо выражены. Край печени, прилегающий к кишечнику, подразделен на две части. В правой из них просвечивает зачаток желчного пузыря.

Соединительнотканый тяж, идущий от кишечника к спинному мезентерию, переместился кпереди и лежит теперь поперек желудка, на середине расстояния между его концом и задним краем грудного плавника. Основания этих плавников располагаются косо по отношению к продольной оси тела и начинают сужаться. Килевидный выступ преанальной плавниковой складки заметно редуцирован. Задняя часть брюшного плавника расширяется. Хвост плавно изогнут кверху. Брюшные отростки миотомов обросли более половины боковой поверхности тела. Жаберная щель между второй и третьей жабрами прорвана. Образовался второй ряд зачатков жаберных лепестков на второй жабре и начинается их образование в первом ряду третьей жабры. Движения висцерального аппарата становятся более сильными и ритмичными. Лопасты, перегораживающие наружное обонятельное отверстие, соприкасаются, но еще не сращены. Радужина глаз стала темнее. На верхнюю обонятельную лопасть заходит передний кончик надглазничного зачатка сейсмочувствительной системы головы. Четко выражено соединение подглазничных каналов на нижней стороне рострума. Вместе с выпрямлением последнего эта часть канала перемещается кпереди и почти достигает уровня переднего края обонятельных органов.

На жаберной крышке видны дифференцирующиеся нейроэпителиальные фолликулы оперкулярной группы. Боковая линия доходит до уровня спиральной кишки. Добавочный ряд латеральной системы заходит за вертикаль задней границы грудных плавников. Появляется зачаток спинного ряда сейсмочувствительной системы.

[Усики осетра относительно и абсолютно короче, чем у белуги].

Стадия 42 (6 суток после вылупления).

Предличинки имеют длину 14—15 мм. Появляются меланоциты на нижних поверхностях жаберных крышек и передней части брюшка. Рострум продолжает выпрямляться. На губах появляются вкусовые почки. Печень разделена на две доли. От переднего конца средней кишки с левой ее стороны отчленяется небольшой бугорок — зачаток пилорического придатка, хорошо различимый сквозь еще прозрачные покровы брюшка. Соединительнотканый тяж, лежащий поверх желудка с правой стороны, достигает границы заднего края грудного плавника. Здесь же расположен передний кончик спинного зачатка поджелудочной железы. Грудной плавник спустился до середины боковой поверхности предличинки и переместился кпереди. Его передний край касается жаберных лепестков гиподной и первой жаберной дуг. Килевидный выступ преанальной складки сглажен. Брюшные плавники меняют свою форму, в их задней части образуется лопасть. Однако брюшной плавник еще не достигает края преанальной плавниковой складки. У основания брюшных плавников дифференцируются мускульные почки. В анальном плавнике расширяется его каудальная часть.

Брюшные отростки миотомов обрастают всю боковую поверхность тела. Кювьеровы протоки, расположенные впереди грудных плавников, становятся неразличимыми снаружи (они прикрыты сверху слоем мышц и жаберными лепестками). На третьей жаберной дуге хорошо выражены зачатки жаберных нитей первого ряда. Движения висцерального аппарата ритмичны.

Лопасты, перегораживающие наружные обонятельные отверстия, срастаются. Канал, соединяющий обе подглазничные линии сейсмочувствительной системы, лежит впереди обонятельных органов. На нижней стороне рост-

рума начинают просвечивать зачатки нейроэпителиальных фолликулов. Боковая линия туловища доходит до уровня передней границы брюшных плавников. Добавочный ряд органов боковой линии простирается до конца желудка. Зачаток спинного ряда органов боковой линии пересекает передние миотомы наискось — спереди назад и начинает загигаться кзади. На этой стадии предличинки оседают на дно.

[У осетра рото-жаберный аппарат менее расширен, чем у белуги, меньше и размер рта, имеющего к тому же иное строение].

Стадия 43 (7 суток после вылупления).

Предличинки достигают 15—16 мм. Рострум принимает горизонтальное положение. Пилорический зачаток подразделен на доли. Открывается анальное отверстие. Соединительнотканый тяж, прикрепляющий среднюю кишку к спинному мезентерию, снаружи уже не виден, так как прикрыт слоем мышц и смещен под грудной плавник. Лопасты грудных плавников расширяются.

Брюшные плавники достигают края преанальной плавниковой складки. Киль этой складки полностью редуцирован. В третьей жабре появляются зачатки второго ряда жаберных лепестков, а в первой жабре — зачатки вторичных жаберных лепестков; во втором ряду они менее выражены, чем в первом. Прорывается четвертая жаберная щель. Жаберные лепестки прикрывают передний край грудного плавника.

Радужина глаз темная. Канал, соединяющий правую и левую подглазничные линии сейсмической системы, переместился на передний конец рострума, но еще виден с вентральной стороны. Боковая линия сейсмической системы туловища достигает уровня заднего края брюшных плавников, добавочный ряд заканчивается над спиральной кишкой; спинной ряд на этой стадии уже изогнут и его задний отрезок параллелен боковой линии. Конец этого ряда находится над грудным плавником.

Стадия 44 (8 суток после вылупления).

Предличинки имеют длину 16,2—17,0 мм. Значительно усилилась пигментация. Меланоциты распространяются книзу и покрывают почти весь бок предличинки. В области спины над грудными плавниками меланоциты расположены пятнами. На верхней поверхности головы появляются зачатки костных чешуй. Относительный размер головы увеличивается вследствие значительного удлинения рострума. При этом основания усиков выносятся вперед, а концы усиков не достигают передней границы рта; более короткие средние усики заканчиваются на большем расстоянии от рта чем более длинные боковые.

Пилорический придаток продолжает подразделяться на доли; чаще всего в нем различимы три доли. Происходит массовый выброс пигментных пробок. В спинной плавниковой складке появляется узкий мезенхимный тяж, просвечивающий сквозь покровный эпителий — общий зачаток спинных жучек. Значительно увеличивается высота спинного плавника. Передний край преанальной плавниковой складки резко сужен. Лопасты брюшных плавников спускаются ниже края преанальной плавниковой складки. Конец хвоста утончается и начинает изгибаться книзу. Сегментальная мускулатура туловища обрастает часть брюшной поверхности предличинки.

В обоих рядах жаберных лепестков второй жабы появляются зачатки вторичных лепестков. Канал, соединяющий подглазничные линии сейсмической системы обеих сторон, переместился дорсально и не виден с брюшной стороны. Боковая линия сейсмической системы туловища

Таблица 17

Таблица диагностических признаков предличинок осетра

Номер стадии	Возраст *		Отличительные признаки
	часы, сутки	τ_n/τ_0	
36	0	0	Стадия вылупления. Ротовое отверстие отсутствует. Еще видна железа вылупления
37	22 часа	28	Появление зачатков усиков. Прорывается ротовое отверстие. Начинается разделение «желточного мешка» на желудочный и кишечный отделы. Четко выражены зачатки грудных плавников в виде небольших складочек кожи. Зачатки жаберных лепестков отсутствуют. Появление зачатка боковой линии сейсмочувствительной системы
38	2 сут. 2 часа	63	Появление первых меланоцитов. Эндотермальная складка, отделяющая желудок от кишечника, неполная. Появление первых мускульных почек в области спинного и анального плавников. Появление зачатков жаберных лепестков на жаберной крышке и 1-й жаберной дуге. Боковая линия сейсмочувствительной системы достигает уровня кювьерова протока
39	3 сут. 2 часа	93	Желудок отделен от кишечника. Образовались спинной и анальный плавники. Боковая линия сейсмочувствительной системы достигает уровня заднего края грудного плавника. Появляется добавочный ряд сейсмочувствительной системы.
40	4 сут. 3 часа	123	Появление зачатка брюшного плавника в виде узенькой складочки кожи. Брюшные отростки мнотомов в области грудного плавника спускаются ниже его основания. Первые нерегулярные движения нижней челюсти. Боковая линия сейсмочувствительной системы не достигает уровня конца желудка. Добавочный ряд заканчивается над грудным плавником
41	5 сут. 2 часа	153	Края обонятельных лопастей смыкаются, но еще не сращены. Движения нижней челюсти частые. Боковая линия сейсмочувствительной системы заканчивается над спиральной кишкой, а добавочный ряд заходит за заднюю границу грудного плавника. Появляется короткий зачаток спинного ряда
42	6 сут. 1 час.	181	Появление зачатка пилорического придатка. Лопастни обонятельного органа сращены. Боковая линия сейсмочувствительной системы достигает уровня переднего края брюшного плавника. Спинной ряд начинает изгибаться
43	6 сут. 23 часа	213	Рострум принимает горизонтальное положение. Брюшной плавник достигает края преанальной складки. Появление зачатков вторичных лепестков в 1-й жабре. Боковая линия сейсмочувствительной системы достигает уровня заднего края брюшного плавника. Добавочный ряд заканчивается над спиральной кишкой. Спинной ряд изогнут и начинает расти параллельно боковой линии

Таблица 17 (окончание)

Номер стадии	Возраст *		Отличительные признаки
	часы, сутки	τ_n/τ_0	
44	7 сут. 22 часа	238	Основания усиков выносятся вперед, и концы их не достигают передней границы рта. Массовый выброс пигментных пробок. Лопастя брюшных плавников опускаются ниже края преанальной складки. В спинной плавниковой складке появляется мезенхимная полоска (общий зачаток спинных жучек). Канал, соединяющий подглазничные линии сейсмоденситивной системы, переместился дорсально и не виден с брюшной стороны. Боковая линия сейсмоденситивной системы заходит за уровень заднего края брюшного плавника Дополнительный ряд не доходит до передней границы брюшного плавника
45	8 сут. 21 час	266	Стадия перехода на активное питание. Раздельные зачатки жучек в спинной плавниковой складке. Боковая линия сейсмоденситивной системы заходит за уровень средней части спинного плавника. Добавочный ряд почти достигает уровня переднего края брюшного плавника. Спинной ряд заходит за уровень заднего края грудного плавника

* Фиксации для определения стадий производили примерно раз в сутки при несколько варьирующих температурах (от 16,8 до 19,9°). Средняя температура за весь период предличиночного развития, который в этих условиях длился 9 суток, была равна 18,6°. Для того, чтобы дать безразмерную характеристику продолжительности выделенных стадий развития, вычисляли среднюю температуру для каждого интервала между фиксациями, определяли величину τ_0 для этой температуры по кривой, выражающей зависимость величины τ_n от температуры у осетра (см. рис. 76), и вычисляли, какой была бы продолжительность каждого интервала между фиксациями, если бы температура была постоянной и равной 18,6°.

заходит за уровень заднего края брюшных плавников, а дополнительный ряд не доходит до уровня их передней границы. Конец зачатка спинного ряда достигает вертикали заднего края грудного плавника.

Стадия 45 (9 суток после вылупления).

Предличинки имеют длину 17—18 мм. Это стадия перехода предличинки на активное питание. После этой стадии предличинки следует называть личинками. Предличинки темно пигментированы. Рострум еще более удлиняется и теперь средние усики отодвинуты ото рта на значительное расстояние. Боковые усики немного не доходят до переднего края рта. Начинают прорезаться челюстные и нижнеглоточные зубы. Зачаток пило-рического придатка большой, гроздевидный. Грудные плавники смещены на брюшную сторону, преанальная плавниковая складка еще имеется, но теперь ее ширина меньше ширины анального плавника и спинной части плавниковой складки. В последней уже различимы мезенхимные зачатки отдельных спинных жучек. Спинной и анальный плавники не полностью отделены от хвостового. Конец хвоста утончен и загнут книзу. Брюшная лопасть хвостового плавника, начавшая расширяться еще на 39-й стадии, теперь уже много шире спинной его лопасти. Завершается выброс пиг-

ментных пробок. Сегментальная мускулатура правой и левой сторон предличников еще не сомкнулась на брюшной поверхности туловища.

Брызгальце у некоторых предличников прорвано. Начинается образование спиракулярной жабры. Первые две жабры гребенчатые. Появляются зачатки вторичных жаберных лепестков в первом ряду третьей жабры. На четвертой жабре образовались зачатки жаберных бугорков первого ряда. Радужина глаз полностью пигментирована. На этой стадии, по Бабуриной (1972), появляется предметное зрение и начинают функционировать глазодвигательные мышцы. Большинство нейроэпителиальных фолликулов головы предличников открыто. Конец боковой линии заходит за уровень средней части спинного плавника. Добавочный ряд сейсмочувствительной системы почти достигает уровня переднего края брюшного плавника, а спиной ряд заходит за уровень заднего края грудного плавника.

[На этой стадии грудные плавники осетра значительно превосходят по размеру величину грудных плавников белуги. Рострум у осетра относительно и абсолютно длиннее, а усики много короче, чем у белуги. Число нейроэпителиальных фолликулов на нижней стороне рострума осетра и степень их развития намного превосходят их число и степень развития у белуги (Драгомиров, Шмальгаузен, 1952).]

Дополнительные подробности о видовых особенностях *Acipenseridae* можно узнать из работ Драгомирова (1953б, 1961).

Литература

- Алявдина Л. А. 1951. К биологии и систематике осетровых рыб на ранних стадиях развития.— Труды Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО, 1, 33—73.
- Бабурина Е. А. 1956. Развитие глаз и их функции у осетра и севрюги.— Докл. АН СССР, 106, 359—361.
- Бабурина Е. А. 1957. Развитие глаз и их функции у осетра и севрюги.— Труды Ин-та морф. животн. (ИМЖ) АН СССР, вып. 20, 148—185.
- Бабурина Е. А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М., «Наука», 146.
- Вернидуб М. Ф. 1951. Морфофизиологические этапы в развитии яиц и личинок осетровых рыб и их значение для рыбоводства.— Уч. зап. ЛГУ, № 142, серия биол. наук, вып. 29, 75—106.
- Винников Я. А., Титова Л. К. 1957. Морфология органа обоняния. М., Медгиз, 296.
- Гербильский Н. Л. 1956. Гистологический анализ переходов между этапами личиночного периода развития рыб. В кн. «Проблемы современной эмбриологии». (Труды Совещ. эмбриол. в Ленинграде, 25—31 января 1955 г.). Л., Изд. ЛГУ, 122—129.
- Гербильский Н. Л. 1957. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых рыб на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве.— В кн. «Труды Совещания по рыбоводству». М., Изд-во АН СССР, 89—94.
- Гордиенко О. Л. 1953. Выращивание белуги. М., Легпищепромиздат, 83 стр.
- Детлаф Т. А. и Гинзбург А. С. 1954. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М., Изд-во АН СССР, 216 стр.
- Дислер Н. Н. 1949. Развитие кожных органов чувств латеральной системы севрюги *Acipenser stellatus*.— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 1, 333—362.
- Драгомиров Н. И. 1953а. Развитие личинок севрюги в период желточного питания.— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 10, 244—263.
- Драгомиров Н. И. 1953б. Видовые особенности личинок осетровых рыб на стадии вылупления.— Докл. АН СССР, 93, № 3, 551—554.
- Драгомиров Н. И. 1957. Личиночное развитие волго-каспийского осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt.— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 20, 187—231.
- Драгомиров Н. И. 1961. Эколого-морфологические особенности личиночного развития белуги *Huso huso* (L.).— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 33, 72—93.
- Драгомиров Н. И., Шмальгаузен О. И. 1952. Эколого-морфологические особенности личинок лопатоноса (*Pseudoscaphirhynchus*).— Докл. АН СССР, 85, № 6, 1399—1402.

- Заленский В. В.* 1880. История развития стерляди (*Acipenser ruthenus*), ч. 2. Постэмбриональное развитие и развитие органов.— Труды об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, 10, вып. 2, 227—545.
- Зарянова Е. Б.* 1951. Морфо-биологическая характеристика осетра на ранних стадиях развития в связи с различными способами инкубации икры.— Труды Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО, 1, 113—131.
- Зарянова Е. Б.* 1954. Морфо-биологическая характеристика осетра (*Acipenser güldenstädti* Brandt) и севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) на ранних стадиях развития.— Труды Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО, 3, 294—355.
- Калояну-Иордэкед М.* 1959. Гистофизиологическая характеристика пищеварительной системы осетра, севрюги, шипа и белуги в связи с их экологическими особенностями на ранних этапах онтогенеза. Канд. дисс. Л.
- Коржуев П. А.* 1941. Потребление кислорода икрой и мальками осетра (*Acipenser güldenstädti*) и севрюги (*Acipenser stellatus*).— Изв. АН СССР, серия биол., № 2, 291—302.
- Краюшкина Л. С.* 1957. Гистофизиологическая характеристика органов пищеварительной системы личинок севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) на различных этапах развития.— Докл. АН СССР, 117, № 3, 542—544.
- Крыжановский С. Г.* 1925. Развитие парных плавников *Acipenser*, *Amia* и *Lepidosteus* и вопросы теории конечностей.— Труды Н.-и. ин-та зоол. 1-го МГУ, 1, вып. 1, 1—63.
- Крыжановский С. Г.* 1933. Органы дыхания личинок рыб (*Teleostomi*).— Труды Лабор. эвол. морф., 1, вып. 2, 1—104.
- Матвеев Б. С.* 1953. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб.— Зоол. журн., 32, вып. 2, 249—255.
- Олифан В. И.* 1945. Периодичность развития и критические стадии в раннем постэмбриональном онтогенезе севрюги (*Acipenser stellatus*).— Изв. АН СССР, серия биол., № 1, 56—78.
- Остроумов А. А.* [*Ostroumoff A. A.*]. 1907. Zur Entwicklungsgeschichte des Sterlets (*Acipenser ruthenus*). IV. Das Gefäßsystem des Kopfes.— Zool. Anz., 32, N 11, S. 404—407.
- Расс Т. С.* 1941. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М., Изд-во МГУ.
- Расс Т. С.* 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб.— Зоол. журн., 25, вып. 2, 137—146.
- Рындзюнский А. Г.* 1939. Развитие формы миотома рыб.— Труды Ин-та эволюц. морф. АН СССР, 2, вып. 4, 11—111.
- Садов И. А.* 1941. Морфо-биологическая характеристика этапов развития осетровых.— Рыбн. хоз-во, № 5, 23—25.
- Северцов А. Н.* 1948. Происхождение и эволюция низших позвоночных. Собр. соч., т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Стрелковский В. И.* 1940. Развитие русского осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt. Канд. дисс., МГУ.
- Сыгина Л. А.* 1970. Продолжительность отдельных этапов развития в раннем постэмбриональном онтогенезе осетровых.— Вопр. ихтиол., 10, вып. 5, 848—860.
- Сыгина Л. А.* 1971. Сравнительное исследование развития органов чувств и особенностей темпов их формирования у личинок осетровых (*Acipenseridae*). Автореф. канд. дисс. М.
- Сыгина Л. А.* 1972. Периодизация развития осетровых, определение стадий и проблема изменчивости организмов.— В кн. «Тезисы отчетн. сессии ЦНИОРХ». Астрахань, 163—165.
- Титова Л. К.* 1956. Развитие органа обоняния рыб и земноводных.— Докл. АН СССР, 107, № 5, 749—751.
- Шмальгаузен О. И.* 1951. Развитие жаберного и ротового аппарата севрюги.— Докл. АН СССР, 80, № 4, 681—684.
- Шмальгаузен О. И.* 1952. Развитие жабр и кровеносных сосудов висцерального аппарата севрюги.— Докл. АН СССР, 86, № 1, 193—196.
- Шмальгаузен О. И.* 1955а. Развитие жабр у личинок волжского осетра.— Докл. АН СССР, 100, № 2, 397—400.
- Шмальгаузен О. И.* 1955б. Развитие жаберных сосудов у личинок волжского осетра.— Докл. АН СССР, 100, № 3, 605—608.
- Шмальгаузен О. И.* 1955в. Эколого-морфологические особенности в развитии жаберного аппарата личинок волжского осетра.— Докл. АН СССР, 100, № 4, 837—839.
- Шмальгаузен О. И.* 1962. Морфологическое исследование обонятельных органов рыб.— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 40, 157—187.
- Шмальгаузен О. И.* 1968. Развитие пищеварительной системы осетровых.— В кн. «Морфо-экологические исследования развития рыб». М., «Наука», 40—70.
- Яковлева И. В.* 1952. Гистогенез щитовидной железы и гипофиза осетра в связи с этапами личиночного периода развития. Автореф. канд. дисс. Л.