

Н. И. ДРАГОМИРОВ

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ В ПОВЕДЕНИИ ЛИЧИНОК ОСЕТРОВЫХ РЫБ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 1 X 1953)

Личинки белуги, осетра, севрюги и стерляди вылупляются из икры на одной и той же стадии развития и очень сходны, но все же с самого начала обнаруживают видовые (и родовые) особенности, существенные в экологическом отношении (1).

Результаты дальнейших наблюдений над личинками, жившими в пловучих сетчатых садках у берега в Волге, отсаженными в аквариумы и выпускаемыми в реку, позволяют характеризовать возрастные изменения способности к плаванию и рефлексов, определяющих образ жизни. Сведения об этом в работах ряда авторов (2-7) лишь частично совпадают с тем, что сказано ниже.

Личинки развиваются очень быстро. Уже в день вылупления они становятся заметно подвижнее. Тело растет, главным образом, в длину, осевая мускулатура становится более мощной, выпуклость брюшка уменьшается по мере резорбции желтка. Эффективность плавательных движений возрастает, а периоды покоя наступают все реже. Личинки, у которых уже значительно уменьшилось количество желтка и удлинился хвост, плавая в горизонтальном направлении, обычно держат тело под углом к горизонтали, приподнимая передний конец и видимо затрачивая значительные усилия, чтобы удержаться от опускания. Прекращая изредка плавательные движения, т. е. волнообразные боковые изгибы тела, они остаются пассивными в струях течения, в спокойной же воде опускаются в наклонном положении (а не прямо вниз головой, как недавно вылупившиеся). На дне они, как правило, ложатся на бок (даже личинки белуги, которые на самых ранних стадиях постоянно держатся спиной кверху). У опускающихся личинок бывает заметно слабое трепетание тела — как бы угасающие сокращения мышц, а лежащие на дне иногда совершают боковые колебательные движения, которые содействуют омыванию кожи и смене воды у жабер. У всех видов, кроме осетра, периоды соприкосновения с дном становятся настолько редкими и короткими, что в реке, где личинки могут подниматься на большую высоту от дна, чем в плоских садках, и где течение поддерживает их в толще воды, образ жизни их, вероятно, приближается к пелагическому*. У личинок осетра, довольно хорошо, хотя и мало, плавающих на ранних стадиях, в дальнейшем способность оставаться в толще воды возрастает не так значительно.

Плавая в самом верхнем слое воды, личинки нередко поворачиваются боком или брюшком кверху, иногда даже прижимаются нижней стороной желточного мешка, где больше всего кровеносных сосудов, к поверхности воды. В таком положении они, очевидно, извлекают кислород, диффун-

* Впрочем, личинки белуги, выловленные из садка в плоский сосуд, где нет течения и слой воды тоньше, оседают на дно и мало плавают.

дирующий в пленку поверхностного натяжения непосредственно из атмосферы. В аквариумах это бывает в случае острого недостатка кислорода, в садках же — и при самых лучших условиях, когда повышается жизнедеятельность. Способность в такой мере управлять положением тела в движении обнаруживается довольно рано, у белуги — уже в конце первых суток личиночной жизни.

Постепенно развитие приводит к стадии, на которой личинки начинают плавать, удерживая тело преимущественно в горизонтальном, точнее, почти горизонтальном положении. Это происходит до образования плавательного пузыря. Хвостовой отдел с непарными плавниками еще слабо дифференцирован, зачатки грудных плавников начинают выполнять функцию плоскостей, поддерживающих переднюю часть тела во время движения, что имеет большое значение в связи с быстро идущим увеличением головы. Жабры уже значительно развиты; начались ритмичные движения висцерального аппарата; кровеносные сосуды желточного мешка стали сосудами кишечника, но еще могут служить для газообмена с водной средой⁽⁸⁾. Дыхательные повороты брюшком к поверхности воды продолжают^{*}. К этому времени личинки белуги и стерляди уже вовсе не опускаются на дно, личинки севрюги, по крайней мере в теплой воде, тоже непрерывно плавают, а у осетра соприкосновение с дном сводится к минимуму. Как только достигнута эта стадия, наступает перелом поведения и начинается переход к движению преимущественно у дна.

Личинки все чаще опускаются ко дну, замедлив плавательные движения, и все дольше обходятся без всплытия. Они уже не ложатся на бок (хотя грудные плавники еще не могут служить опорой, а уплощение брюшка снизу только начинается). Продолжая двигаться, личинка медленно скользит брюшком по дну, а остановившись, выгибает тело так, что головной и хвостовой отделы приподняты, и, продолжая боковые извивы, медленно, ритмично размахивает в стороны головой, т. е. совершает дыхательные движения, освежающие воду на поверхности тела и у жабер, еще не покрытых жаберными крышками (таким образом, с возрастом состояние отдыха на дне все более приближается к активному состоянию плывущей личинки). Очевидно, когда жабры достаточно развиты, а брюшные кровеносные сосуды утрачивают функцию органа дыхания, ослабевает главный стимул всплытия, действовавший с момента вылупления из икры⁽¹⁾. Личинки белуги, стерляди и севрюги первое время еще много плавают, все чаще опускаясь и задерживаясь на дне. Личинки осетра, которые на всех стадиях более других привязаны ко дну, теперь сразу оседают и все же всплывают. В это время осетры подолгу остаются на месте, придвинувшись головой к нижней раме садка, колеблемые движением хвоста, собираются «пачками» по углам, рядами у рамы, образуют вытянутые полосы на дне и т. д. Вспугнутые личинки всех видов теперь не всплывают, а прижимаются ко дну, работая хвостом.

Оседание на дно наступает в онтогенезе не просто в силу большого удельного веса тела, когда личинки могут обходиться без всплытия, — они обнаруживают положительное влечение к субстрату. В это время у них начинается ускоренное развитие усиков и дифференцировка кожных рецепторов на нижней стороне головы, и в поведении выступают рефлексы, которые в дальнейшем развитии приводят к поискам корма на дне. Положительное отношение к субстрату яснее всего проявляется у личинок севрюги, потому что они в поступательном движении нередко переходят со дна на стенки садка или аквариума, причем плавают, повернувшись брюшком к стенке и прикасаясь к ней усиками. Заслуживает

^{*} При аквариальном содержании подобные же повороты, только мимолетные, наблюдаются иногда и в более позднем возрасте, даже у крупных мальков и у старших рыб; они содействуют тому, что через рот к жабрам поступает наиболее аэрированная вода.

внимания, что фаза скольжения или, точнее, ползания по дну выражена в онтогенезе белуги не менее отчетливо, чем у видов *Acipenser*, хотя личинки белуги на всех стадиях плавают гораздо лучше.

Переход к придонному образу жизни осуществляется в конце периода желточного питания, но раньше, чем начнется добывание корма. Личинки опускаются на дно не потому, что их привлекает речной грунт или живущие на дне организмы. Это происходит на соответствующей стадии у всех видов и при полном отсутствии грунта и корма в садках или аквариумах (дно бывало сетчатым и сплошным, прозрачным и непрозрачным, стеклянным, из плексигласа или металлическим). Когда переход к придонному образу жизни начинается, личинки еще не достаточно развиты, чтобы есть или искать корм, и даже после того, как переход этот уже совершился, они еще некоторое время не трогают кормовых животных; пищевод еще сомкнут первичной спайкой стенок. Активное питание начинается прежде, чем будут исчерпаны остатки желтка в желудке.

Следующие примеры дают представление о сроках развития. У личинок белуги, развивавшихся при 13,4—18°, переход к придонному образу жизни начался на 10 сутки после вылупления из икры, а заглатывание добычи впервые отмечено на 12 сутки; у осетра при 15,8—18,9°, соответственно, на 7 и 10 сутки (при 12,7—16° на 11 и 13 сутки); у личинок стерляди, которым свойственно особенно быстрое развитие,— на 5 и 6 сутки при 17,7—19,6°; у севрюги — на 6 и 7 сутки при 20,5—22,3° и на 5 и 7 сутки при 22—23,5°.

Начавшие отыскивать корм осетры держатся на дне, медленно передвигаясь и часто останавливаясь; видимо, они наиболее приспособлены к питанию бентосом. Личинки севрюги все время находятся в стремительном движении, большей частью у дна и по стенкам садка; временами плавают, удаляясь от субстрата*. Личинки стерляди еще больше плавают в толще воды, поэтому им чаще, чем другим, попадают планктонные организмы. На дне они не так беспокойны, как севрюжки, нередко задерживаются на месте, роясь в перифитоне. Личинки белуги быстро плавают в придонном слое воды, не касаясь дна, и ведут хищный образ жизни (соответственно усики у них «насторожены»: обычно усики средней пары направлены вперед, а боковые в стороны, тогда как у личинок *Acipenser* усики свисают вниз или отогнуты назад ко рту). Личинки белуги охотнее всего едят молодь рыб и без труда справляются с меньшими по величине личинками других осетровых. Отмечены случаи, когда они рывком выхватывали куски перифитона и заглатывали вместе с его мелким животным населением. В качестве подвижных хищников они отличаются от личинок *Acipenser* (которые, кроме стерляди, иногда тоже заглатывают относительно крупную добычу) широкой головой, большим, направленным вперед ртом, крупными зубами.

Повадки отыскивающих корм личинок в основном уже те же, что и на последующих стадиях онтогенеза — у мальков и даже у взрослых рыб. Это относится также к личинкам лопатоноса (*Pseudoscaphirhynchus*)⁽¹⁰⁾, следовательно, характерно вообще для осетровых. Главное отличие в том, что старшие особи лучше плавают. У личинок органы движения еще слабо дифференцированы, а голова относительно велика; усики и другие органы чувств относительно крупнее, чем у мальков и взрослых; образование кожного скелета только начинается. Дальнейшее развитие происходит постепенно, ничего напоминающего метаморфоз у осетровых нет.

Личинки осетровых рыб на всех стадиях не избегают прямых солнечных лучей (пока нет перегрева воды); если свет падает сквозь листву, охотно держатся в солнечных пятнах; ночью их привлекает лунный свет. В поведении их заметен определенный суточный ритм. В сумерки, ночью

* Есть указания, что днем севрюжки питаются на дне, а с наступлением темноты держатся в толще воды и едят зоопланктон⁽⁹⁾.

и рано утром в садках личинки средних возрастов особенно быстро сплывают в верхнем слое воды, часто поворачиваясь брюшком кверху. Такой подъем жизнедеятельности нельзя отнести всецело на счет изменения температуры или содержания свободного кислорода в воде: к заходу солнца вода в реке бывала немного теплее, чем в полдень, а к утру температура снижалась до суточного минимума; ночное оживление наблюдалось в прозрачной воде с ничтожным количеством фитопланктона. Старшие личинки, переходящие к придонному образу жизни, с наступлением дня реже встречаются у поверхности воды и плавают преимущественно в нижней трети садка, а начавшие активно питаться ночью несколько чаще уходят от дна.

Сравнивая условия жизни личинок в садках и на воле в реке, необходимо отметить, что в садках расстояние от дна до поверхности воды не превышало 20 см, а течение было замедлено сетчатыми стенками. Следовательно, личинки находились в условиях мелководья и слабого течения. Выпущенные в реку личинки не остаются у поверхности, они постепенно опускаются вглубь, хотя еще энергичнее плавают, повернувшись против течения (только перешедшие на активное питание личинки белуги уплывают, повернувшись головой вниз по течению). Отсюда можно заключить, что личинкам осетровых рыб вообще не свойственно держаться в верхнем горизонте реки. На это есть указания также в экологической литературе⁽¹¹⁾. Впрочем, в темное время суток они, вероятно, как и в садках, чаще поднимаются в верхние слои и к поверхности воды.

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

Поступило
10 IX 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. И. Драгомиров, ДАН, 93, № 3 (1953). ² И. А. Садов, Рыбн. хоз-во, № 5 (1941). ³ Н. Н. Дислер, Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР, 1 (1949). ⁴ С. Г. Соин, Тр. Амурск. ихт. эксп. 1945—1949 гг., 2 (1951). ⁵ О. Л. Гордиенко, ДАН, 77, № 2 (1951). ⁶ Е. Б. Зарянова, Тр. Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО, 1 (1951). ⁷ Б. С. Матвеев, Зоол. журн., 32, в. 2 (1953). ⁸ Н. И. Драгомиров, Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР, 10 (1953). ⁹ П. Г. Безденежных, П. М. Коновалов, Рыбн. хоз-во, № 5 (1953). ¹⁰ Н. И. Драгомиров, С. И. Шмальгаузен, ДАН, 85, № 6 (1952). ¹¹ Л. А. Алявдина, Тр. Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО, 1, 33 (1951).