

УДК 591.3+591.4+597.4/.5

**ПРОВИЗОРНЫЕ ДЕРМАЛЬНЫЕ СКЛАДКИ В РОТОВОМ АППАРАТЕ
АМЕРИКАНСКОГО ВЕСЛОНОСА *Polyodon spathula* Walbaum, 1858
(Acipenseriformes, Polyodontidae)**

А. А. Цессарский

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 31.01.2019 г.

Поступило 31.01.2019 г.

Впервые показано наличие у личинок и постличинок американского веслоноса *Polyodon spathula* Walbaum, 1858 поперечных кожных складок впереди и позади верхней челюсти, которые в ходе развития исчезают. У осетровых гомологичные складки делают возможной протракцию челюстей. Описанные складки у веслоноса, возможно, рекапитулируют предковое для полиодонтид состояние. Вместе с тем их появление можно рассматривать как функциональный компонент провизорного челюстного механизма, действующего у веслоноса на ранних этапах активного питания. Для проверки этой гипотезы необходимо проведение сравнительного анализа кинематики челюстного аппарата постличинок веслоноса и осетровых.

Ключевые слова: веслонос, челюстной аппарат, протракция челюстей.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524861131-134>

Челюстной аппарат осетровых рыб обладает способностью к протракции: при захвате пищи челюсти смещаются вперёд и вниз относительно осевого черепа [6, 14]. Способность к выдвиганию челюстей у осетров обусловлена наличием двух поперечных кожных складок, вдающихся между верхней челюстью и нейрокраниумом впереди и позади верхнечелюстного комплекса [1]. Их распрямление и позволяет челюстям смещаться относительно осевого черепа.

Американский веслонос *Polyodon spathula* Walbaum, 1858 — представитель семейства Polyodontidae, второго семейства ныне живущих осетрообразных, — является фильтратором [11, 15], и его ротовой аппарат лишён способности к протракции челюстей, свойственной осетровым [8, 15]. Соответственно и кожные складки впереди и позади верхней челюсти во взрослом состоянии у него отсутствуют [2, 8].

В настоящем сообщении впервые показано наличие у этого вида обеих названных складок на личиночных стадиях развития.

Материалом для настоящей работы послужили полные онтогенетические серии *P. spathula*, начиная с выклева и до достижения общей длины 120 мм. Личинок и молодь содержали в аквариумах в аквариальной комнате Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН при температуре 19–21 °С, кормили артемией и мелким мотылем. Развитие структур головы изучали на тотальных препаратах, а также по гистологическим срезам.

Впервые поперечное впячивание кожи впереди от ротового отверстия обнаруживается у личинок полиодона на стадии 42 [3] при длине тела 12,8–13,6 мм. Оно представляет собой неглубокую узкую непарную складку, расположенную непосредственно перед ротовым краем между левым и правым усиками, до которых её латеральные края немного не доходят.

У личинок на стадии непосредственно перед началом экзогенного питания (стадия 45, длина 14,2–15,0 мм) эта складка была выражена значительно сильнее. На поперечных срезах она имеет вид узкой щели, отделяющей верхнюю челюсть от нейрокраниума (рис. 1а, pl. pro.). Её латеральные концы соединяются с глубокими бороздами в коже (cap. io.), расположенными под обонятельными органами и представляющими собой развивающиеся инфраорбитальные каналы боковой линии. В ходе даль-

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова Российской Академии наук,
Москва
E-mail: sturiones@gmail.com

нейшего развития описанная складка постепенно становится всё менее выраженной, причём сокращаются как её относительная глубина, так и ширина. Так, у личинок длиной 18–25 мм её латеральные концы значительно не доходят до усиков, а у более старших экземпляров (38–40 мм, около 20 дней после начала экзогенного питания) она уже практически неразличима.

Наряду с описанной предротовой складкой на 43-й стадии у предличинок полиодона обнаруживаются впячивания и в слизистой оболочке крыши ротовой полости. Они парные и расположены непосредственно позади (медиально) от средних отделов верхнечелюстных ветвей (рис. 1б, pl. pp.). Каудально эти впячивания вклиниваются между нёбноквадратным хрящом и протрактором гиомандибулы (рис. 2, m. prt. hm.).

В начале экзогенного питания описанные впячивания смыкаются своими передними концами позади верхнечелюстного симфиза, образуя единую

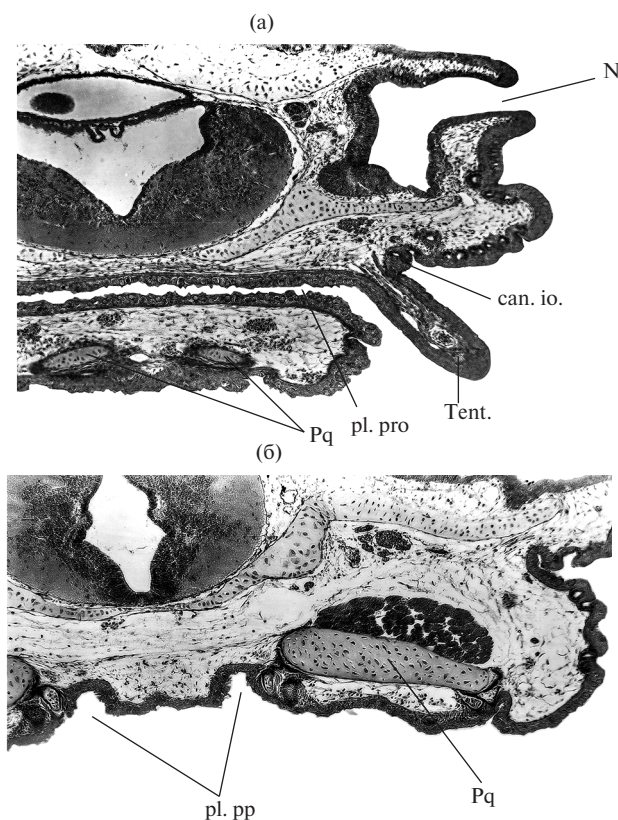


Рис. 1. *Polyodon spathula* Walbaum, 1858 (стадия 42, длина 13,1 мм). а — поперечный срез головы на уровне передних концов верхней челюсти; б — поперечный срез головы на уровне средней части palatoquadratum. N — орган обоняния, can. io. — инфраорбитальный канал, Pq — palatoquadratum, pl. pro. — предротовая складка, Tent. — усик, pl. pp. — задненёбная складка.

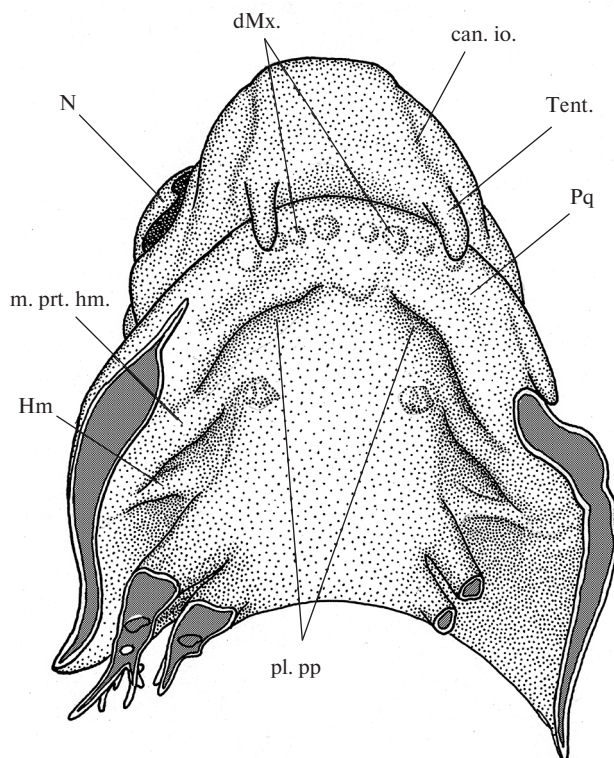


Рис. 2. *Polyodon spathula* Walbaum, 1858 (стадия 43, длина 14,3 мм). Голова, вид снизу (нижняя челюсть и дно ротожаберной полости удалены). dMx — зачатки зубов на maxillare, m. prt. hm. — musculus protractor hyomandibularis, Hm — hyomandibulare. Остальные обозначения как на рис. 1.

складку вдоль всей верхней челюсти (рис. 3, pl. pp.). Эта складка в крыше ротовой полости сохраняется у личинок в течение первой недели активного питания, при этом её относительная глубина постепенно уменьшается, и у личинок длиной 40 мм она уже практически неразличима.

У осетровых кожные складки между верхней челюстью и нейрокраниумом появляются незадолго перед переходом на активное питание, когда задненёбные хрящи в верхней челюсти ещё не развиты. В начале своего формирования обе они имеют вид неглубоких впячиваний, глубина которых по мере дальнейшего развития постепенно увеличивается. По своему положению относительно элементов верхней челюсти, гиоидной дуги и инфраорбитального канала боковой линии описанные выше кожные складки в ротовом аппарате полиодона точно соответствуют кожным складкам осетровых.

В ранних работах [5, 7] отсутствие протракции челюстей у американского веслоноса интерпретировалось в качестве примитивного состояния, исходного для отряда осетрообразных. Однако согласно современным филогенетическим схемам [4, 9, 13],

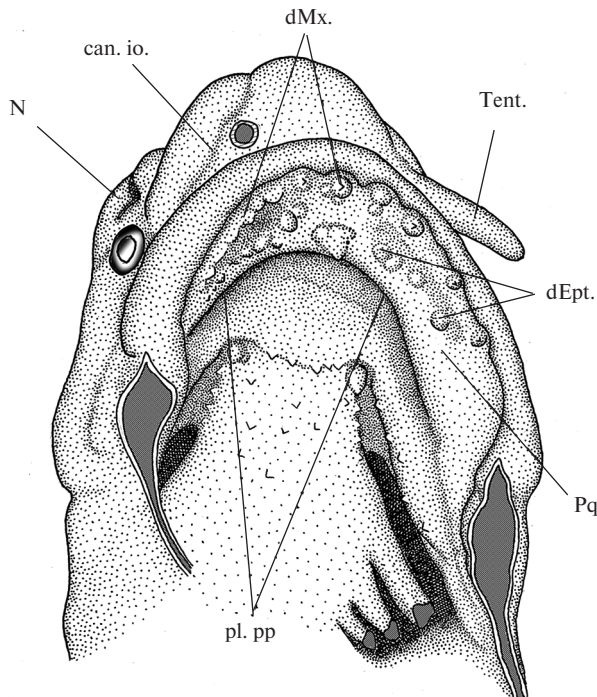


Рис. 3. *Polyodon spathula* Walbaum, 1858 (4 дня после перехода на экзогенное питание, длина 16,4 мм). Голова, вид снизу (правый усик, нижняя челюсть и дно ротожаберной полости удалены). dEpt — зачатки зубов на entopterygoideum. Остальные обозначения как на рис. 1 и 2.

осетровый тип строения челюстей и, следовательно, способность к протракции, составляет одну из ключевых синапоморфий этой группы, поэтому отсутствие этого признака у *P. spathula* приходится объяснять его вторичной утратой в результате приспособления к фильтрационному питанию [8]. С этих позиций появление в онтогенезе веслоноса провизорных кожных складок, которые у остальных осетрообразных функционально связаны с протракцией челюстей, можно расценивать как проявление предкового состояния и дополнительное свидетельство происхождения этого вида от рыб с выдвигаемым ртом.

Вместе с тем нельзя исключить и другое объяснение. В начальный период активного питания постличинки веслоноса ещё не являются фильтраторами, а питаются одиночными объектами, подобно постличинкам осетровых [12], и только позднее, при длине 100–120 мм, переходят к пассивной фильтрации планктона [10]. Наличие у веслоноса в начале активного питания транзиторных кожных складок в ротовом аппарате позволяет предположить, что в этот период онтогенеза их челюсти обладают определённой подвижностью относительно черепа и способны к протракции.

Если это так, то описанные складки, возможно, следует расценивать не только как остаток предкового механизма протракции челюстей, но и как функциональный компонент провизорного челюстного механизма, действующего у веслоноса на ранних этапах активного питания.

Для проверки этой гипотезы необходимо проведение сравнительного анализа кинематики челюстного аппарата постличиночек веслоноса и осетровых.

Источник финансирования. Работа выполнена при поддержке гранты РФФИ 17–04–01215 и 18–04–00928.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гиммельрейх Г.А. Висцеральный аппарат осетрообразных как орган приема пищи // Тр. ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. 1963. Т. 38. С. 77–109.
2. Татарко К. Щелепна і гюйдна дуги та апарат зябрового віка в Polyodontidae. // Збірник праць з морфології тварин. 1937. Т. 4. С. 47–76.
3. Bemis W.E., Grande L. Early Development of the Actinopterygian Head. I. External Development and Staging of the Paddlefish *Polyodon spathula* // J. Morphol. 1992. V. 213. № 1. P. 47–83.
4. Bemis W.E., Findeis E.K., Grande L. An Overview of Acipenseriformes // Environm. Biol. Fishes. 1997. V. 48. № 1–4. P. 25–72.
5. Bridge T.W. Osteology of *Polyodon folium*. Abstract // Proc. Roy. Soc. London. 1878. V. 27. № 3. P. 454–456.
6. Carroll A.M., Wainwright P.C. Functional Morphology of Prey Capture in the Sturgeon, *Scaphirhynchus albus* // J. Morphol. 2003. V. 256. № 3. P. 270–284.
7. Danforth C.H. The Myology of *Polyodon* // J. Morphol. 1913. V. 24. № 1. P. 107–146.
8. Grande L., Bemis W.E. Osteology and Phylogenetic Relationships of Fossil and Recent Paddlefishes (Polyodontidae) with Comments on the Interrelationships of Acipenseriformes // J. Vertebrate Paleontol. 1991. V. 11. № 1. P. 1–121.
9. Hilton E.J., Grande L., Bemis W. E. Skeletal Anatomy of the Shortnose Sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesueur, 1818, and the Systematics of Sturgeons (Acipenseriformes, Acipenseridae) // Fieldiana Life and Earth Sciences. 2011. V. 3. P. 1–168.
10. Hintz W.D., MacVey N.K., Asher A.M., Porreca A.P., Garvey J.E. Variation in Prey Selection and Foraging Success Associated with Early-Life Ontogeny and Habitat Use of American Paddlefish (*Polyodon spathula*) // Ecol. Freshwater Fish. 2017. V. 26. № 2. P. 181–189.

11. *Jennings C.A., Zigler S.J.* Biology and Life History of Paddlefish in North America: an Update / Paddlefish Management, Propagation, and Conservation in the 21st Century: Building from 20 years of Research and Management. C.P. Paukert and G.D. Scholten. Bethesda (MD): Amer. Fish. Soc. 2009. P. 1–22.
12. *Kozfkay J.R., Scarnecchia D.L.* Year-Class Strength and Feeding Ecology of Age-0 and Age-1 Paddlefish (*Polyodon spathula*) in Fort Peck Lake, Montana, USA // *J. Appl. Ichthyol.* 2002. V. 18. № 4–6. P. 601–607.
13. *Krieger J., Hett A.K., Fuerst P.A., Artyukhin E., Ludwig A.* The Molecular Phylogeny of the Order Acipenseriformes Revisited // *J. Appl. Ichthyol.* 2008. V. 24. P. 36–45.
14. *Meinel W.* Zur Morphologie und Funktion des Splanchnocranium Von Acipenser // *Zeitschr. Morphol. und Ökologie der Tiere.* 1962. Bd 51. № 1. S. 1–62.
15. *Miller M.J.* The Ecology and Functional Morphology of Feeding of North American Sturgeon and Paddlefish: Sturgeons and Paddlefish of North America. N.Y., 2004. P. 87–102.

**THE PROVISIONAL DERMAL FOLDS IN THE MOUTH APPARATUS
OF THE AMERICAN PADDLEFISH *Polyodon spathula* Walbaum, 1858
(Acipenseriformes, Polyodontidae)**

A. A. Tsessarsky

Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

Presented by Academician of the RAS D.S. Pavlov January 31, 2019

Received January 31, 2019

The transitory dermal infoldings are described for the first time in front and behind the upper jaw in the larvae and postlarvae of the American paddlefish, *Polyodonspathula* Walbaum, 1858. In sturgeons these infoldings are necessary for the jaw protraction. In the paddlefishes, they, probably recapitulate the ancestral state. At the same time, the presence of these folds at the larval stages might indicate that the paddlefish larvae possess the protractive jaws. Further developmental studies of the jaw kinematics in *Polyodonspathula* are needed to test both hypotheses.

Keywords: Polyodontidae, development, jaw apparatus, jaw protraction.