



УДК 57.017.645: 597.58

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ КРИТЕРИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПРЕДШЕСТВОВАНИЯ НА ПРИМЕРЕ РАЗВИТИЯ СКЕЛЕТА НОТОТЕНИЕВИДНЫХ РЫБ (NOTOTHENIOIDEI, PERCIFORMES, TELEOSTEI)

О.С. Воскобойникова

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: vosk@zin.ru*

РЕЗЮМЕ

Изучение ранних стадий развития скелета окунеобразных рыб из подотрядов *Notothenioidei*, *Percoidei*, *Blennioidei*, *Zoarcoidei* и *Gobioidei* выявило сходную последовательность появления скелетных элементов различного происхождения, которая соответствует таковой у других костистых рыб. Первыми в онтогенезе появляются хрящевые элементы черепа, осевого скелета и скелета хвостового плавника. После их возникновения начинается закладка покровных костей. Позднее появляются замещающие кости. Во многих костях комплексного происхождения покровные элементы также появляются раньше замещающих. Изучение преобразований строения различных отделов скелета в онтогенезе нототениевидных выявило значительно лучше выраженную лабильность костной ткани по сравнению с хрящевой. Показана большая функциональная активность покровных костных элементов по сравнению с замещающими в костях комплексного происхождения. Сделано предположение, что значительная редукция покровного скелета в филогенезе позвоночных животных во многих случаях была связана с процессом слияния покровных и замещающих костей в комплексные кости, принимающие на себя функции обоих элементов. Последовательность закладки скелетных тканей в онтогенезе костистых рыб и филогенезе ранних позвоночных животных обнаруживает несомненное сходство, в очередной раз демонстрируя возможности критерия онтогенетического предшествования для реконструкции эволюционных преобразований.

Ключевые слова: критерий онтогенетического предшествования, низшие позвоночные, скелет, *Notothenioidei*

ABOUT USE OF ONTOGENETIC PRECEDING CRITERION ON THE EXAMPLE OF THE OSTEOLOGICAL DEVELOPMENT OF THE NOTOTHENIOID FISHES (NOTOTHENIOIDEI, PERCIFORMES, TELEOSTEI)

O.S. Voskoboinikova

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: vosk@zin.ru*

ABSTRACT

Studying of early stages of development of a skeleton of perciform fishes from suborders *Notothenioidei*, *Percoidei*, *Blennioidei*, *Zoarcoidei* and *Gobioidei* has revealed similar sequence of occurrence of skeletal elements of a various origin which corresponds that at other *Teleostei*. The first in ontogenesis cartilaginous elements of a skull, an axial skeleton and a skeleton of a caudal fin appear. After their occurrence the anlagen of integumentary bones begins. Later the chondral bones appear. In many bones of a complex origin integumentary elements also appear before the chondral. Studying of transformations of a structure of various parts of a skeleton in ontogenesis of the *nototheniois* has revealed much better expressed lability of a bone tissue in comparison with cartilage. More functional activity

of integumentary bone elements in comparison with chondral in bones of a complex origin is shown. The assumption is made that the considerable reduction of an integumentary skeleton in phylogeny of vertebrate animals in many cases has been connected with process of fusion of integumentary and replacing bones in the complex bones taking up functions of both elements. Comparison of sequence of appearance of skeletal elements in ontogenesis of Teleostei and in phylogeny of early vertebrate animals shows obvious similarity of these processes that once again shows criterion of ontogenetic preceding possibilities for reconstruction of evolutionary transformations.

Key words: ontogenetic preceding criterion, low Vertebrata, skeleton, Notothenioidei

ВВЕДЕНИЕ

При изучении развития скелета окунеобразных рыб подотряда нототениевидных мною было обращено внимание на определенные закономерности закладки и морфогенеза костных элементов на ранних стадиях их развития (Воскобойникова 2005, 2010). Сходные закономерности были отмечены и в развитии представителей других подотрядов окунеобразных: Percoidae, Zoarcoidei, Blennioidei и Gobioidae (Воскобойникова и Гречанов 2002; Воскобойникова и Лайус 2003; Воскобойникова и Павлов 2006; Чегодаева и Воскобойникова 2010). В рамках критерия онтогенетического предшествования было сделано предположение, что последовательность закладки хрящевых, а затем костных покровных и замещающих элементов у костистых рыб в общих чертах отражает последовательность их появления у низших позвоночных животных (Воскобойникова 2005, 2008, 2010). Данная статья посвящена сопоставлению наших данных и данных других авторов по закладке и развитию хрящевых и костных скелетных элементов на ранних стадиях развития костистых рыб со сведениями по формированию скелета у ранних представителей позвоночных и возможности применения критерия онтогенетического предшествования для реконструкции филогении ископаемых форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Строение костного скелета изучено у личинок и молоди 36 видов из 7 семейств нототениевидных рыб. Исследование в основном проводилось в 1991 и 1994 гг. в Институте полярных и морских исследований Альфреда Вегенера (Бремерхафен, ФРГ) по материалам из морей Скоттия и Уэдделла (собраны А. Келлерманном и В. Экау), а также в 1992–93 гг. на Морской биологической станции

Гданьского университета в Хеле (Польша) по материалам от Южно-Шетландских о-вов (К.Е. Скора). Кроме того, были использованы материалы коллекций ЗИН РАН из морей Уэдделла и Дейвиса и от о-вов Кергелен (А.Ф. Пушкин, Е.Н. Грузов, А.М. Шереметевский, Б.И. Сиренко, И.С. Смирнов); Архива личинок КСИРО (CLA) (Хобарт, Австралия) от южного побережья Австралии (Б. Брюс); Института рыболовства в Гдыне (Польша) из различных морей Антарктиды (В. Слюсарчик); АзЧерНИРО из моря Космонавтов (С.А. Панкратов), ВНИРО из морей Скоттия, Космонавтов и Содружества (В.Н. Ефременко и Ю.Е. Пермитин). Определение материала проводилось по атласу личинок нототениевидных рыб Ефременко (Efremenko 1983), по определителю Норта и Келлермана и атласу Келлермана (North and Kellermann 1990). Строение костного скелета изучено у личинок и молоди следующих видов нототениевидных рыб. Семейство Bovichtidae: *Bovichtus angustifrons* Regan, 1913 (8 экз.), *B. chilensis* Regan, 1913 (2 экз.), *B. variegatus* Richardson, 1846 (1 экз.); семейство Pseudaphritidae: *Pseudaphritis urvillii* Valenciennes, 1832 (4 экз.); семейство Nototheniidae: *Notothenia neglecta* Nybelin, 1951 (10 экз.), *Lindbergichthys nudifrons* (Lönnberg, 1905) (23 экз.), *L. mizops* (Günther, 1880) (25 экз.), *Gobionotothen gibberifrons* (Lönnberg, 1905) (35 экз.), *Nototheniops larseni* (Lönnberg, 1905) (28 экз.), *Lepidonotothen kempfi* (Norman, 1937) (12 экз.), *Pseudotrematomus scotti* (Boulenger, 1907) (17 экз.), *P. pennellii* (Regan, 1914) (9 экз.), *P. loennbergii* (Regan, 1913) (7 экз.), *Trematomus newnesi* (Boulenger, 1902) (19 экз.), *Pagothernia borchgrevinki* (Boulenger, 1902) (7 экз.), *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937 (5 экз.), *D. eleginoides* Smitt, 1898 (1 экз.); *Aethotaxis mitopteryx* DeWitt, 1962 (7 экз.), *Pleuragamma antarcticum* Boulenger, 1902 (40 экз.); семейство Harpagiferidae: *Harpagifer antarcticus* Nybelin, 1947 (16 экз.); семейство Artedidraconidae: *Dolloidraco longedorsalis* Roule,

1913 (2 экз.), *Pogonophryne* sp. (3 экз.); семейство Bathydraconidae: *Psilodraco breviceps* Norman, 1937 (17 экз.); *Prionodraco evansii* Regan, 1914 (8 экз.), *Parachenichthys charcoti* (Vaillant, 1906) (19 экз.), *P. georgianus* (Fischer, 1885) (18 экз.). *Gerlachea australis* Dollo, 1900 (3 экз.); семейство Channichthyidae: *Champscephalus gunnari* Lönnberg, 1905 (22 экз.), *Channichthys rhinoceratus* Richardson, 1844 (25 экз.), *Pseudochaenichthys georgianus* Norman, 1937 (17 экз.), *Pagetopsis macropterus* (Boulenger, 1907) (8 экз.), *Neopagetopsis ionah* Nybelin, 1947 (1 экз.), *Chionodraco rastrispinosus* DeWitt, Hureau, 1979 (30 экз.), *Chaenodraco wilsoni* Regan, 1914 (16 экз.), *Chaenocephalus aceratus* (Lönnberg, 1906) (15 экз.) и *Cryodraco antarcticus* Dollo, 1900 (15 экз.). В общей сложности исследовано 486 тотальных препаратов личинок и молоди нототениевидных рыб.

Материал по развитию других представителей окунеобразных был собран автором на биологической станции ИБВВ РАН на р. Сунога (апрель–май 2000 г., сачок), на ББС ЗИН РАН у м. Картеш (август 1999, май 2000–2001 г., средняя сеть Джеди, сачок) и в бухте Большая Севастопольская (июль 2003 г., большая сеть Джеди). Часть материала по развитию Zoarcoidei была любезно передана в мое распоряжение В.Г. Борхвардтом, Е.Б. Малашичевым, Г.Л. Травкиной (СПбГУ), О.Ю. Кудрявцевой (ММБИ РАН), Г.Г. Новиковым и В.В. Махотиным (МГУ), директором биологической станции Гданьского университета К.Е. Скура и В.М. Кулаковым. Изучено развитие скелета в онтогенезе *Perca fluviatilis* L., 1758 (280 экз.) из подотряда Percoidae, *Zoarces viviparus* L., 1758 (64 экз.), *Z. fedorovi* Chereshev, Nazarkin, Chegodaeva, 2007 (92 экз.), *Pholis gunnelus* L., 1758 (17 экз.), *Lumpenus fabricii* Reinhardt, 1836 (4 экз.) и *Anizarchus medius* (Reinhardt, 1838) (3 экз.) из подотряда Zoarcoidei, *Parablennius sanguinolentus* (Pallas, 1814) (7 экз.).

Для выявления костных элементов скелета проводилась окраска ализариновым красным, для выявления хрящевых элементов скелета часть препаратов была окрашена альциановым синим (Potthoff 1984). Рисунки препаратов выполнены с помощью рисовального аппарата, установленного на стереомикроскопах “Wild”, “Stemi” и “Liuca” и при помощи цифровой фотокамеры Pentax, установленной на бинокулярном микроскопе МБС-1.

Для изучения развития отдельных костных элементов были использованы личинки 5 ви-

дов рыб из семейства Nototheniidae: *L. nudifrons* (2 экз.), *L. mizops* (5), *N. larseni* (1 экз.), *T. newnesi* (1 экз.) и *P. antarcticum* (3 экз.). Личинки были зафиксированы 4% формалином. Заливка в парафин и изготовление гистологических срезов проведены по общепринятым методикам с дальнейшей окраской по Ван-Гизону или растворимым гематоксилином (Sigma) по Харрису, этилэозином и альциановым синим. Микрофотографии сделаны на установке для цифровой микрофотосъемки Иста-ВидеоТесТ (Санкт-Петербург). В общей сложности изготовлено и исследовано около 180 гистологических препаратов.

Названия хрящевых элементов скелета приведены по работе Комондорос с соавторами (Komoundouros et al. 2000), названия костей – по Хэррингтону (Harrington 1955), Моно (Monod 1968) и Жолли (Jollie 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранние стадии развития скелета у нототениевидных и других окунеобразных рыб. Исследование развития костного скелета на ранних стадиях развития нототениевидных рыб показывает, что все 36 исследованных видов нототениевидных характеризуются стабильной последовательностью закладки хрящевых и костных элементов. В качестве примера можно привести развитие хрящевых и костных элементов скелета антарктической серебрянки *P. antarcticum* из семейства нототениевых (Табл. 1, Рис. 1). На Рис. 1 хорошо видно, что к моменту вылупления у *P. antarcticum* наблюдается хорошо сформированный хрящевой скелет. В конце эмбрионального развития эмбрион *N. neglecta* обладает parasphenoideum, maxillare, dentale и cleithrum. У остальных изученных видов первые закладки костных элементов появились после вылупления. К числу первых закладок в онтогенезе нототениевидных рыб, кроме уже упомянутых у *N. neglecta*, относятся: в неврокраниуме – frontale, basioccipitale, exoccipitale; в висцеральном скелете – operculum, quadratojugale, symplecticum, praeoperculum, ceratohyale; в подглазничной дуге – lacrimale; в скелете плечевого пояса – supracleithrum, posttemporale; в осевом скелете – невральные дуги от basioccipitale и в скелете хвостового плавника – urostyle (см. Табл. 1, Рис. 1). По установившемуся мнению (Крыжановский и др. 1953; Константинов 1957;

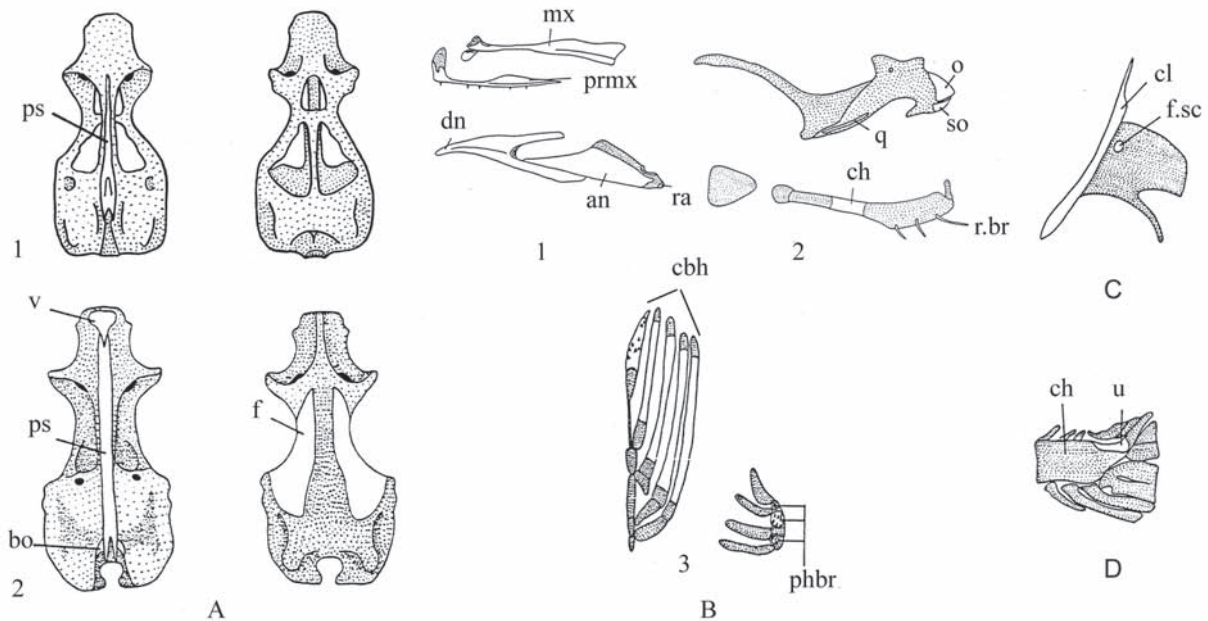


Рис. 1. Начало закладки костных элементов у *Pleuragramma antarcticum* в неврокраниуме (A: 1 – SL 18.9 мм, 2 – SL 33.0 мм), спланхнокраниуме (B: 1,2 – SL 18.9 мм, 3 – SL 30.0 мм), скелете грудного плавника (C: SL 33.0 мм) и скелете хвостового плавника (D: SL 18.9 мм). *an* – anguloarticulare, *bo* – basioccipitale, *cbr* – ceratobranchiale, *ch* – ceratohyale, *cl* – cleithrum, *dn* – dentale, *f* – frontale, *ps* – parasphenoideum, *mx* – maxillare, *o* – operculum, *q* – quadratum, *phbr* – pharyngobranchiale, *prmx* – praemaxillare, *r.br* – radii branchiostegi, *so* – suboperculum, *u* – urostyle.

Fig. 1. The beginning of bone appearance in *Pleuragramma antarcticum*. Neurocranium (A: 1 – SL 18.9 мм, 2 – SL 33.0 мм), splanchnocranium (B: 1,2 – SL 18.9 мм, 3 – SL 30.0 мм), pectoral fin skeleton (C: SL 33.0 мм) and caudal fin skeleton (D: SL 18.9 мм). *an* – anguloarticulare, *bo* – basioccipitale, *cbr* – ceratobranchiale, *ch* – ceratohyale, *cl* – cleithrum, *dn* – dentale, *f* – frontale, *ps* – parasphenoideum, *mx* – maxillare, *o* – operculum, *q* – quadratum, *phbr* – pharyngobranchiale, *prmx* – praemaxillare, *r.br* – radii branchiostegi, *so* – suboperculum, *u* – urostyle.

Weisell 1967) стабильность последовательности закладки самых ранних костных элементов определяется в первую очередь их функциональным значением. На ранних этапах развития cleithrum и parasphenoideum осуществляют опорную функцию; maxillare, dentale, anguloarticulare, зубы на ceratobranchialia и pharyngobranchialia участвуют в питании личинок; operculum – в их дыхании. Из различных отделов скелета самыми первыми закладываются элементы спланхнокраниума, непосредственно связанные с наиболее важной для личинок функцией питания, наиболее поздно появляются кости плечевого и брюшного поясов, осуществляющие тонкую корректировку движения, и окологлазничного кольца.

Как видно из приведенного списка первых костных закладок у нототениевидных, виды этого подотряда характеризуются более ранним появлением покровных костей (parasphenoideum, frontale, maxillare, praemaxillare, dentale, operculum,

praeoperculum, lacrimale, cleithrum, supracleithrum, posttemporale, urostyle), чем замещающих. Первыми замещающими элементами у нототениевидных являются ceratohyale в скелете гиоидной дуги и ceratobranchialia в скелете жаберных дуг (см. Табл. 1, Рис. 1).

Исследования развития скелета окунеобразных рыб из других подотрядов обнаружили у них сходную последовательность появления хрящевых и костных элементов скелета. В этом можно убедиться на примере одного из генерализованных представителей подотряда окунеобразных – речного окуня *Perca fluviatilis* (Рис. 2), а также продвинутых представителей окунеобразных из подотряда Gobioidei – *Percottus glenii*, из подотряда Zoarcoidei – атлантического маслюка *Pholis gunnellus*, анizarхуса среднего *Anisarchus medius* и люмпенуса Фабрициуса *Lumpenus fabricii*, европейской бельдюги *Zoarces viviparus* (Рис. 3) и бельдюги Федорова *Zoarces fedorovi* и из подотряда

Таблица 1. Закладка костных элементов в онтогенезе *Pleuragramma antarcticum*.Table 1. Appearance of bones in ontogenesis of *Pleuragramma antarcticum*.

Кости / SL, мм (mm)	17.0	18.9	30.0	33.0	40.0	43.7	46.0	51.7	58.6
Mesethmoideum	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Ethmoidale laterale	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Frontale	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Nasale	-	-	-	+	+	+	+	+	+
Parietale	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Vomer	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Parasphenoideum	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pterosphenoideum	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Prooticum	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Sphenoticum	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Pteroticum	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Epioticum	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Intercalare	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Posttemporale	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Supraoccipitale	-	-	-	-	-	+	+	+	-
Exoccipitale	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Basioccipitale	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Lacrimale	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Infraorbitale 4	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Dermosphenicum	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Maxillare	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Praemaxillare	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dentale	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Anguloarticulare	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Retroarticulare	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Palatinum	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Quadratum	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ectopterygoideum	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Mesopterygoideum	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Metapterygoideum	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Hyomandibulare	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Symplecticum	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Interhyale	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Нуроуале нижнее	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Нуроуале верхнее	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Basihyale	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Urohyale	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Radii branchiostegii	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Basibranchiale 1	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Basibranchiale 2	-	-	-	-	-	-	-	-	83.1
Basibranchiale 3	-	-	-	-	+	+	+	+	+

Таблица 1 (продолжение)
Table 1 (continued)

Кости / <i>SL</i> , мм	17.0	18.9	30.0	33.0	40.0	43.7	46.0	51.7	58.6
Нypobranchiale 1	–	–	–	–	+	+	+	+	+
Нypobranchiale 2	–	–	–	–	–	+	+	+	+
Нypobranchiale 3	–	–	–	–	–	–	–	+	+
Ceratobranchialia 1–5	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Epibranchiale 1	–	–	–	–	+	+	+	+	+
Epibranchiale 2	–	–	–	–	–	+	+	+	+
Epibranchiale 3	–	–	–	–	+	+	+	+	+
Epibranchiale 4	–	–	–	–	+	+	+	+	+
Pharyngobranchialia 2–4	–	–	+	+	+	+	+	+	+
Operculum	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Praeoperculum	–	–	+	+	+	+	+	+	+
Suboperculum	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Interoperculum	–	–	+	+	+	+	+	+	+
Cleithrum	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Supracleithrum	–	–	+	+	+	+	+	+	+
Scapula	–	–	–	–	–	+	+	+	+
Coracoideum	–	–	–	–	–	+	+	+	+
Radialia 1–4	–	–	–	–	+	+	+	+	+
Urostyle	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Нypuralia 1–4	–	–	+	+	+	+	+	+	+
Epuralia 1–3	–	–	–	–	–	–	–	–	76.7

Blennioidei – морской собачки *Blennius sanguilepis*. На рис. 2 и 3 хорошо видно, что на самых ранних стадиях развития после вылупления у обоих видов имеются в основном лишь хрящевые элементы скелета, еще не вполне развитые у видов из подряда Zoarcoidei. Первыми костными элементами у этих видов также являются покровные.

Накопленные на протяжении двух последних столетий многочисленные сведения по развитию костного скелета или его отдельных элементов у рыб из различных отрядов Teleostei свидетельствуют об одинаковой последовательности закладки хрящевых и костных элементов у костистых рыб (Дерюгин 1909; Файтельсон 1936; DeBeer 1937; Емельянов 1948; Norden 1961; Potthoff 1974, 1975, 1979; Houde and Potthoff 1976; Mook 1977; Fritzsche and Johnson 1980; Peters 1981, 1983; Balart 1984; 1985, 1995; Watson 1982, 1987; Karrer 1984; Matsuoka 1985; Lindemann 1986; Potthoff et al. 1980, 1986, 1987; 1988; Lau and Shafland 1982; Mabee and Trendler 1996; Павлов 1997; Faustino and Power

1998, 1999; Imamura and Yabe 1998; Vandewalle et al. 1999; Kovács 2000; Koumoundouros et al. 2000; Mabee et al. 2000; Воскобойникова и Гречанов 2002; Воскобойникова и Лайус 2003; Mabee 2004; Воскобойникова и Павлов 2006; и др.), а также у костных рыб (Jollie 1975, 1984a, b и др.). Первыми скелетными элементами у всех изученных ныне живущих рыб в онтогенезе появляются хрящевые элементы, в дальнейшем происходит закладка покровных костей, последними закладываются замещающие кости. Исследования изменчивости в закладке костных элементов на примере 4 видов из разных отрядов костистых рыб показали, что последовательность закладки покровных костей демонстрирует большую стабильность по сравнению с закладкой замещающих костных элементов (Mabee et al. 2000).

Особенности развития различных скелетных тканей у нототениевидных рыб. Лабильность хрящевой и костной тканей при формировании скелетных структур. Одним из примеров,

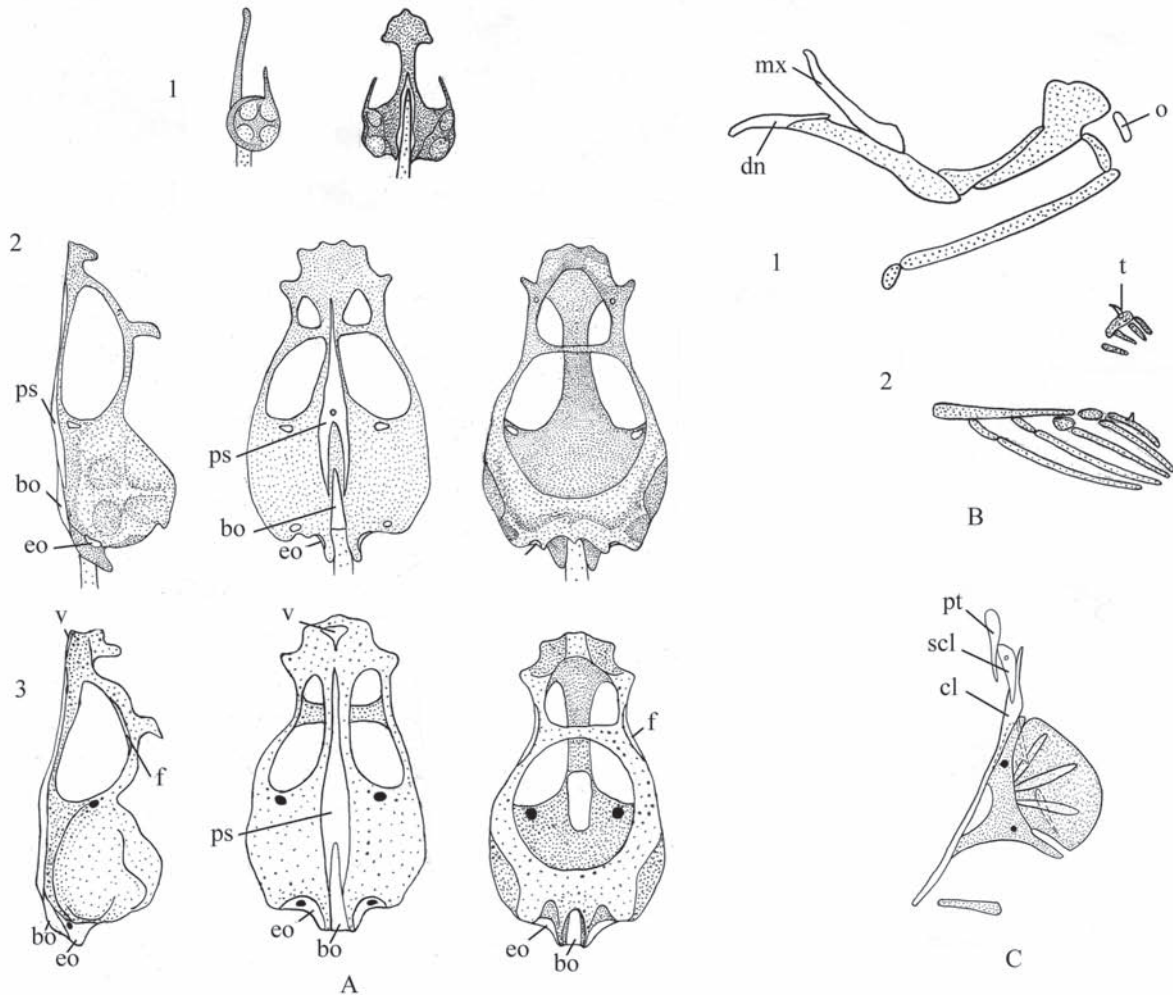


Рис. 2. Начало закладки костных элементов у *Perca fluviatilis* в неврокраниуме (А: 1 – SL 5.5 мм, 2 SL 9.5 мм, 3 SL 10.0 мм), спланхнокраниуме (В: 1 – SL 5.5 мм, 2 – SL 6.2 мм) и скелете грудного плавника (С: SL 9.5 мм). *eo* – экзооципитале, *pt* – посттемпорале, *scl* – супраклеитрум, *t* – зуб. Остальные обозначения на рис. 1.

Fig. 2. The beginning of bone appearance in *Perca fluviatilis*. Neurocranium (А: 1 – SL 5.5 мм, 2 SL 9.5 мм, 3 SL 10.0 мм), splanchnocranium (В: 1 – SL 5.5 мм, 2 – SL 6.2 мм) and pectoral fin skeleton (С: SL 9.5 мм). *eo* – exooccipitale, *pt* – posttemporale, *scl* – supracleithrum, *t* – tooth. Other abbreviations as in fig. 1.

характеризующих лабильность хрящевой и костной тканей в онтогенезе нототениевидных, может послужить формированию роstralного отдела неврокраниума у видов из двух наиболее продвинутых семейств нототениевидных рыб – Bathydraconidae и Channichthyidae. По сравнению с видами генерализованного семейства Nototheniidae у видов обоих семейств существенно удлиняется роstralный отдел неврокраниума (Рис. 4А–С). При одинаковом удлинении

хрящевого роstrума костные элементы роstrума у представителей семейств Bathydraconidae и Channichthyidae развиваются по-разному. У рыб семейства Bathydraconidae наибольшее развитие получает mesethmoideum, в конечном итоге закрывающее этмоидальный отдел сверху (Рис. 4В). У представителей Channichthyidae наиболее заметно развиваются передние концы frontalia, в то же время mesethmoideum остается небольшим окостенением переднего конца роstrума (Рис.

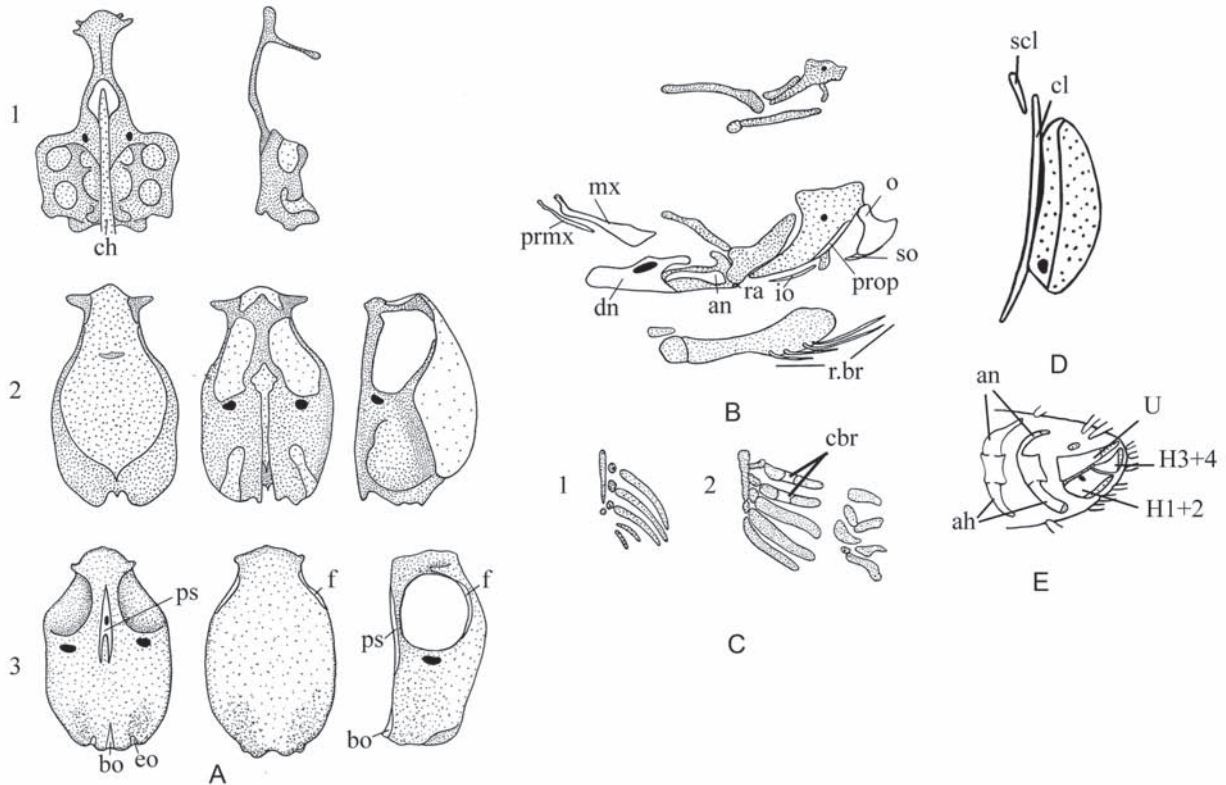


Рис. 3. Начало закладки костных элементов у *Zoarces viviparus* в неврочраниуме (A: 1 – SL 11.0 мм, 2 – SL 15.3 мм, 3 – SL 20 мм), спланхнокраниуме (B: 1 – SL 11.0 мм, 2 – SL 15.3 мм; C: 1 – SL 11.0 мм, 2 – SL 15.3 мм), скелете грудного плавника (D: SL 11.0 мм) и скелете хвостового плавника (E: SL 20.3 мм). *io* – interoperculum, *prop* – праеоперкулум. Остальные обозначения на рис. 1.

Fig. 3. The beginning of bone appearance in *Zoarces viviparus*. Neurocranium (A: 1 – SL 11.0 мм, 2 – SL 15.3 мм, 3 – SL 20 мм), splanchnocranium (B: 1 – SL 11.0 мм, 2 – SL 15.3 мм; C: 1 – SL 11.0 мм, 2 – SL 15.3 мм), pectoral fin skeleton (D: SL 11.0 мм) and caudal fin skeleton (E: SL 20.3 мм). *io* – interoperculum, *prop* – praеoperculum. Other abbreviations as in fig. 1.

4С). В качестве другого примера более высокой лабильности костных элементов по сравнению с хрящевыми при формировании скелетных структур можно привести развитие нижней челюсти у видов семейства Bathyracoonidae (Рис. 5). У рассматриваемых здесь видов из 3 родов хрящевая закладка нижней челюсти cartilago Meckelii характеризуется однообразием строения. В то же время развивающиеся на ней покровные элементы dentale и anguloarticulare существенно различаются относительной высотой, формой венечных отростков и соотношением их длины. Список примеров высокой формообразовательной способности кости можно продолжать достаточно долго. Они не вполне согласуются с представлениями Шмальгаузена (1938) о большей консервативности костной ткани по сравнению

с хрящом. Вместе с тем нельзя не согласиться, что хрящ является более гибким образованием (Шмальгаузен 1938). Слияние костей различного происхождения в онтогенезе нототениевидных также противоречит точке зрения Шмальгаузена (1938) о более редком срастании костей между собой и их расчленении по сравнению с хрящевыми структурами. Ниже рассмотрены возможности костной ткани в плане срастания костных элементов у нототениевидных рыб.

Морфогенетическая активность покровных и замещающих элементов костей комплексного происхождения. При исследовании формирования ряда костей комплексного (покровного и замещающего) происхождения мы пришли к выводу, что покровные элементы в них более активно образуют различные костные структуры,

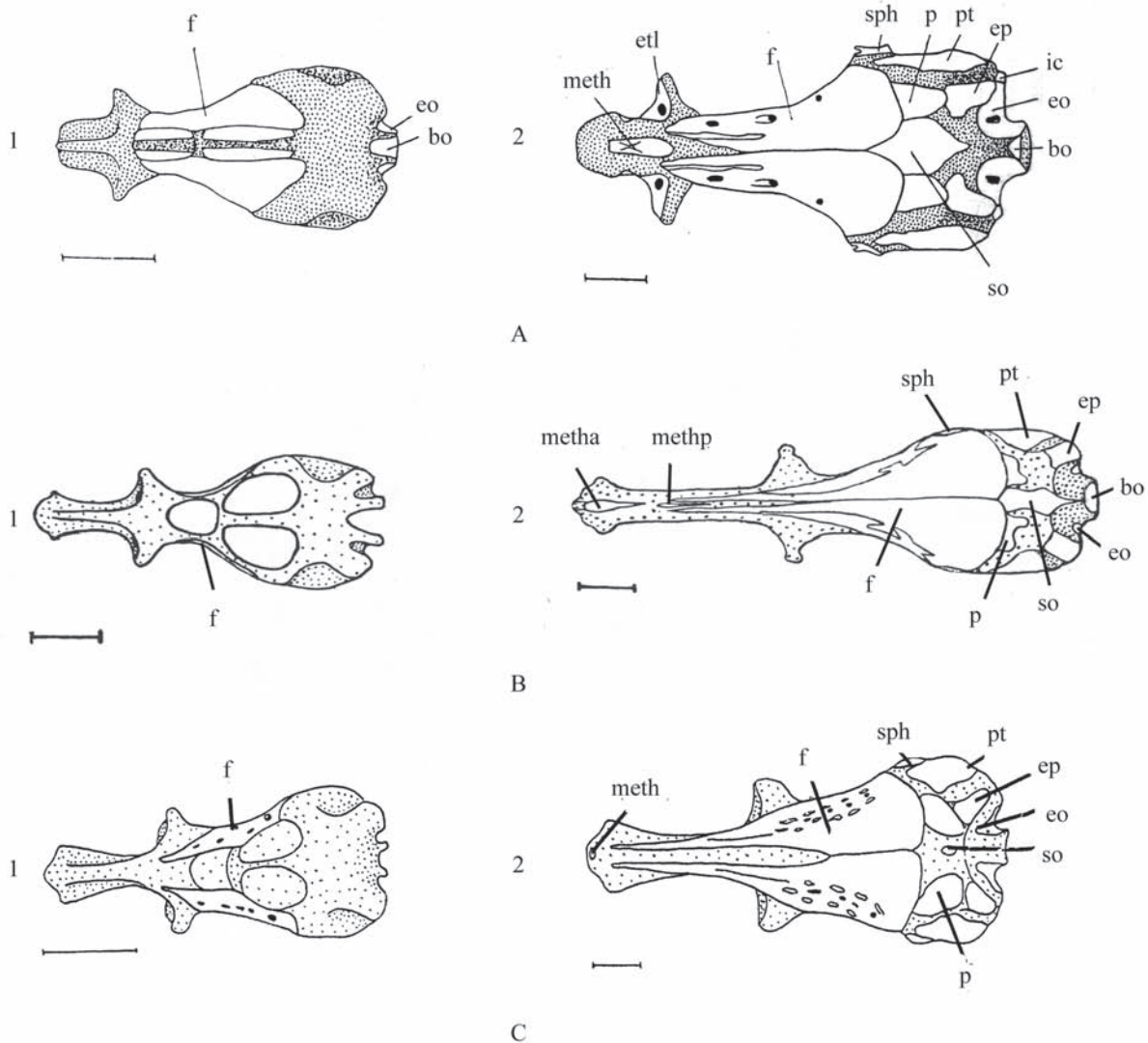


Рис. 4. Развитие этмоидального отдела невробраниума у *Pseudatrematomus scotti* (A), *Parachaenichthys georgianus* (B), *Chaenocephalus aceratus* (C). *bo* – basioccipitale, *eo* – exoccipitale, *ep* – epioticum, *etl* – ethmoidale laterale, *f* – frontale, *ic* – intercalare, *mea* – передний центр mesethmoideum, *mep* – задний центр mesethmoideum, *meth* – mesethmoideum, *p* – parietale, *pt* – pteroticum, *so* – supraoccipitale, *sph* – sphenoticum.

Fig. 4. Development of the ethmoidal region of neurocranium in *Pseudatrematomus scotti* (A), *Parachaenichthys georgianus* (B), *Chaenocephalus aceratus* (C). *bo* – basioccipitale, *eo* – exoccipitale, *ep* – epioticum, *etl* – ethmoidale laterale, *f* – frontale, *ic* – intercalare, *mea* – frontal center of mesethmoideum, *mep* – caudal center of mesethmoideum, *meth* – mesethmoideum, *p* – parietale, *pt* – pteroticum, *so* – supraoccipitale, *sph* – sphenoticum.

чем замещающие. В качестве примера можно привести формирование quadratum в онтогенезе нототениевых рыб. У нототениевидных раньше всего происходит появление покровного элемента, который первоначально располагается на латеральной поверхности нижнего отростка гиоидного хряща и не связан с квадратным хрящом (Рис. 6)

(Воскобойникова и др. 2004). Позднее начинается перихондральное окостенение нижнего конца квадратного хряща и образование собственно quadratum. В это время покровный элемент расстелется вперед и достигает нижнего края quadratum, а затем сливается с этой костью. В дальнейшем покровный компонент quadratum остается довольно

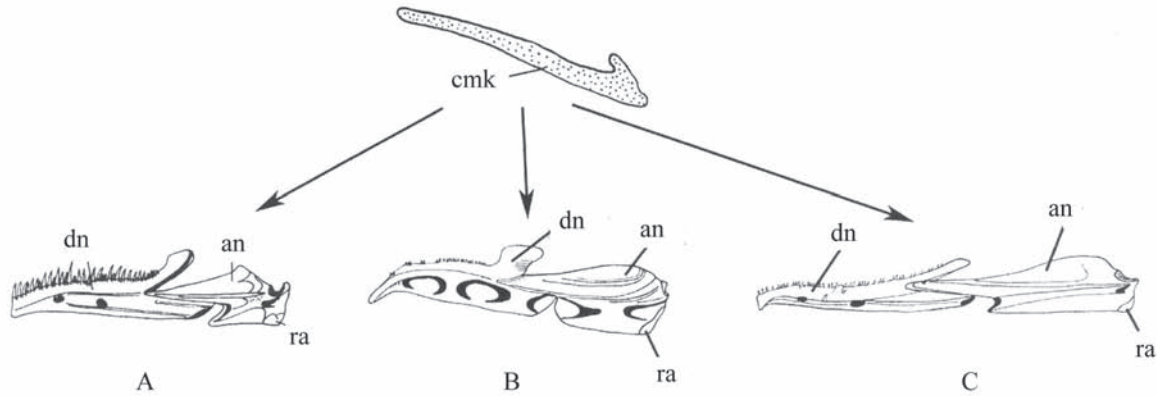


Рис. 5. Форма хрящевой закладки нижней челюсти и строение нижней челюсти у взрослых нототениевидных рыб из семейства Bathydraconidae: *Psilodraco breviceps* (A), *Akarotaxis nudiceps* (B), *Cygnodraco mawsoni* (C). *an* – anguloarticulare, *cmk* – Меккелев хрящ, *dn* – dentale, *ra* – retroarticulare.

Fig. 5. The cartilaginous anlagen of low jaw and the structure of low jaw in adult notothenioid fishes from the family Bathydraconidae: *Psilodraco breviceps* (A), *Akarotaxis nudiceps* (B), *Cygnodraco mawsoni* (C). *an* – anguloarticulare, *cmk* – cartilage meckele, *dn* – dentale, *ra* – retroarticulare.

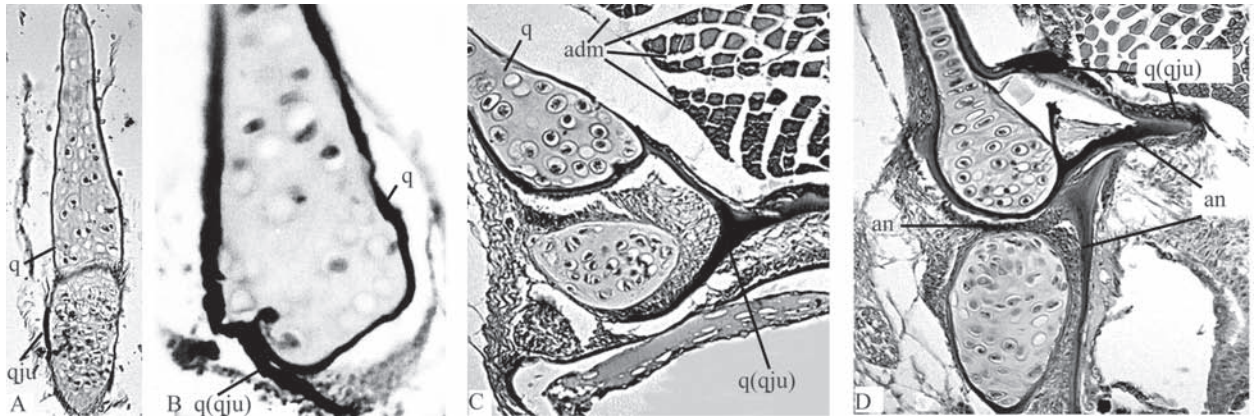


Рис. 6. Развитие quadratum у нототениевых рыб: А – *Nototheniops larseni* SL 19 мм; В – *Lindbergichthys mizops* SL 24 мм; С – *L. mizops* SL 39 мм; D – *L. mizops* SL 39 мм. Фронтальный (А) и поперечные (В, С) срезы квадратного и сочленовного хрящей с левой стороны головы. *adm* – musculus adductor mandibulae; *qju* – quadratojugale. Масштабная линейка – 50 μ m.

Fig. 6. Development of quadratum in fishes of the family Nototheniidae: *Nototheniops larseni* SL 19 мм (A); *Lindbergichthys mizops* SL 24 мм (B); *L. mizops* SL 39 мм (C); *L. mizops* SL 39 мм (D). Frontal section (A) and cross-section (B, C) of the quadrate and articular cartilages from left side. *adm* – musculus adductor mandibulae; *qju* – quadratojugale. Scale – 50 μ m.

хорошо обособленным от собственно quadratum, образуя задний отросток этой кости. Спереди он существенно разрастается и формирует большую часть сочленовной головки quadratum. Кроме того, он принимает активное участие в закреплении нижнего конца symplecticum и поддержке мышечной ткани m. adductor mandibulae, в то время как замещающий элемент quadratum выполняет лишь

функцию опоры для покровного элемента. Сходные функциональные особенности проявляет и покровный элемент angulare при формировании кости сложного происхождения anguloarticulare (Рис. 7) (Воскобойникова и др. 2004; Воскобойникова 2010).

В целом отмеченное при формировании quadratum и anguloarticulare комплексирование

(в понимании Мамкаева 1977, 1983, 1996) негомологичных (покровных и замещающих) скелетных элементов в онтогенезе довольно широко распространено среди нототениевидных рыб. К комплексным костям (во время развития которых происходит слияние покровных и замещающих элементов) у нототениевидных относятся pteroticum и parietale (*Harpagifer*) в неврокраниуме, anguloarticulare в нижней челюсти, palatinum, quadratum, hyomandibulare и metapterygoideum в подвешочном аппарате, scapula в скелете грудного плавника, pelvis, а также позвонки и уральный центр. При изучении развития скелета *Z. fedorovi* (семейство Zoarcidae) (Чегодаева и Воскобойникова 2010) нами было установлено, что развитие supraoccipitale начинается с закладки покровного заднего гребня кости. Позднее появляется закладка замещающей верхней пластинки, с которой сливается задний гребень. Таким образом, была подвергнута сомнению точка зрения Жолли (Jollie 1986) о том, что замещающая кость supraoccipitale формирует покровный задний гребень. Возможно, у рыб с более быстрым развитием оформленная закладка покровного заднего гребня до слияния еще не успевает хорошо развиваться и состоит из очень

маленького участка кости. Исследование развития неврокраниума *Percottus glenii* (семейство Odontobutidae, подотряд Gobioidi) (Воскобойникова и Павлов 2006) выявило у личинок этого вида *SL* 12.8–26.2 мм существование маленькой закладки покровного parietale, которая довольно скоро сливается с замещающим epitoticum. Как известно, отсутствие parietale является одним из диагностических признаков подотряда Gobioidi, и наличие его закладки у генерализованного вида Gobioidi указывает на существование этой кости у предков этого подотряда. Явление слияния покровных и замещающих костных элементов в развитии костистых рыб было подробно рассмотрено Паттерсоном (Patterson 1977). Очевидно, что появляющиеся лишь в онтогенезе закладки ряда покровных костных элементов, позднее сливающихся с замещающими костями, представляют собой рудименты самостоятельных костей предков костистых рыб (DeBeer 1937; Patterson 1977). В конечном итоге слияние более функционально активных покровных элементов, служащих для прикрепления различных связок и мышц, и замещающих костных элементов, выполняющих в основном опорную функцию, является про-

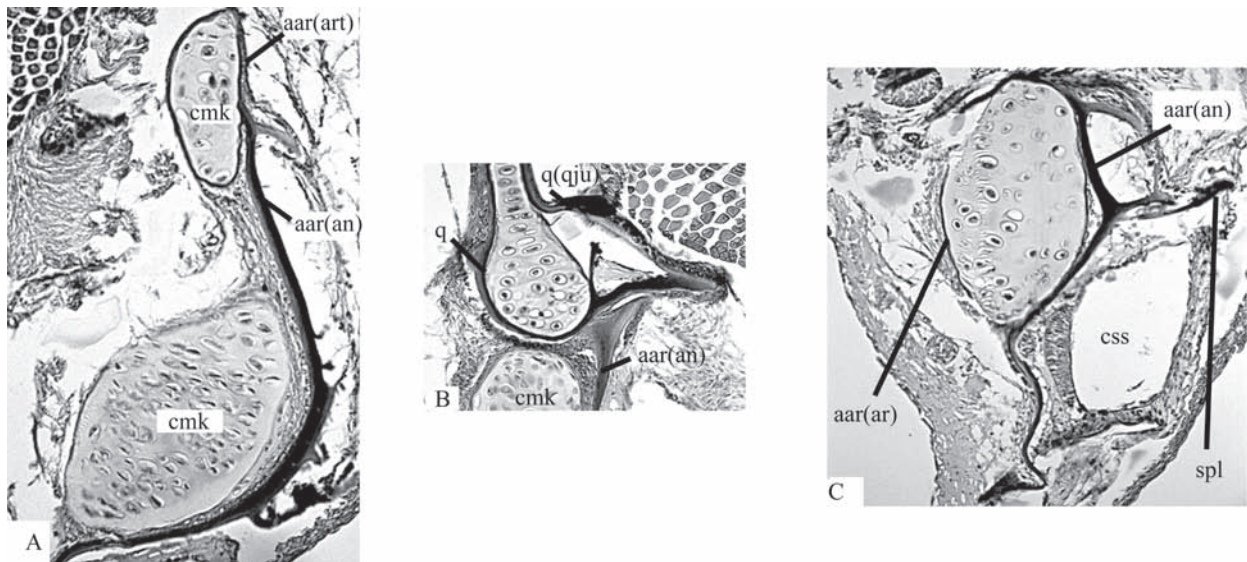


Рис. 7. Anguloarticulare и retroarticulare у *L. mizops* *SL* 39 мм (поперечный срез нижней челюсти, левая сторона на уровне: А – коронального отростка anguloarticulare, В – сочленовой фасетки, С – переднего конца anguloarticulare). *aar* – anguloarticulare; *an* – angulare; *art* – articulare; *css* – сейсмочувствительный канал; *q* (*qju*) – покровный элемент quadratum; *qju* – quadratojugale; *spl* – spleniale. Масштабная линейка – 50 мкм.

Fig. 7. Anguloarticulare and retroarticulare in *L. mizops* *SL* 39 мм (cross-section of the low jaw, left side). *aar* – anguloarticulare; *an* – angulare; *art* – articulare; *css* – seismosensorial canal; *q* (*qju*), *qju* – quadratojugale; *spl* – spleniale. Scale – 50 мкм.

явлением общего процесса интеграции множественных структур, направленного на повышение целостности организации (Шмальгаузен 1969).

Таким образом, при изучении развития скелета в онтогенезе нототениевидных рыб выявлена неизменная последовательность появления в онтогенезе сначала хрящевых, затем костных покровных и, наконец, костных замещающих элементов. Эта последовательность соответствует сведениям по развитию скелета костистых рыб в целом. С точки зрения критерия онтогенетического предшествования она позволяет предположить тот же порядок появления скелетных составляющих и в филогенезе низших позвоночных.

Последовательность возникновения покровной и замещающей костной ткани в филогенезе позвоночных. В настоящее время все авторы, занимавшиеся проблемой последовательности возникновения скелетных тканей позвоночных животных, разделяют точку зрения, что покровные элементы скелета были первыми костями в филогенезе позвоночных (Шмальгаузен 1938; Воробьева 1975, 1982; Donoghue and Sansom 2002; Sire et al. 2009 и др.). В результате анализа эволюции наружного и внутреннего скелета позвоночных от панцирных до костных рыб на палеонтологическом материале убедительно доказано (Воробьева 1975), что экзоскелетные ткани у древних форм филогенетически являлись более древними и претерпевали, особенно на начальных этапах эволюции, более ускоренные преобразования. Разнообразие и преемственность различных типов покровной костной ткани у позвоночных продемонстрировано различными авторами (Donoghue and Sansom 2002; Sire et al. 2009). Вместе с тем Воробьева (1975) подчеркивала значительную редукцию покровного скелета позвоночных по мере их эволюционного развития. Костный эндоскелет отсутствует у анаспид, телодонтов и большинства гетерострак из бесчелюстных, а также у хрящевых рыб из челюстноротых, и его присутствие рассматривается как продвинутое состояние (Schaeffer 1961; Воробьева 1975, 1981; Patterson 1973, 1977; Иванов и Черепанов 2004; Коатс 2004). Таким образом, более ранняя закладка элементов покровного скелета в онтогенезе костистых рыб соответствует его более раннему появлению в филогенезе.

Последовательность возникновения хрящевой и костной ткани в филогенезе позвоночных. Обращение к литературным источникам для про-

верки предположения о том, что последовательность возникновения хрящевой и костной ткани в онтогенезе отражает последовательность их появления в филогенезе позвоночных, неожиданно выявило существование различных точек зрения на последовательность их появления. Проблема приоритета в филогенезе хрящевой или костной тканей была поставлена еще морфологами XIX века. Начиная с Гегенбаура, исследователи классической морфологической школы считали хрящевой скелет исходным для позвоночных животных (Gegenbaur 1898; Северцов 1916, 1917; Шмальгаузен 1938; Румянцев 1958; Denison 1963). Гегенбаур (Gegenbaur 1898; цит. по Румянцев 1958) писал: «Как в онтогенезе, так и в филогенезе мы имеем последовательное замещение хряща костью. Соединительная ткань – хрящ – кость – вот этапы этого развития и одновременно замещения». В сравнительном исследовании развития хрящевого скелета миноги и низших челюстноротых Северцов (1916; цит. по Северцов 1948а) убедительно доказал, что круглоротые являются дожившими до нашего времени представителями весьма древней и примитивной группы позвоночных животных. На основании сравнительного изучения различных систем органов миноги и низших челюстноротых он создал развернутую характеристику протокраният. Северцов считал, что протокранияты имели «хрящевой и притом весьма просто построенный скелет». Сходных взглядов на последовательность появления хрящевой и костной ткани в филогенезе позвоночных придерживался Шмальгаузен (1938), который подчеркивал, что хрящевая ткань впервые появляется в эволюции уже у моллюсков.

Важную роль в решении вопросов последовательности возникновения скелетных тканей сыграли работы Стеншо (Stensio 1927; Holmgren and Stensio 1936). Основываясь на изучении ископаемой фауны щитковых рыб, он рассматривал Cephalospidomorphi как предшественников современных миног. Цефаласпиды имели кожный костный скелет, но одновременно, как показали исследования Стеншо и Хольмгрена, они обладали и внутренним эндоскелетом, образованным слизистым хрящом, который, возможно, кое-где уже был покрыт костью, причем форма головного мозга цефаласпид соответствовала форме эндоскелета миног. Последнее обстоятельство дало возможность Стеншо объединить эти группы

и считать их весьма близкими родственниками (Stensio 1927). Хольмгрен и Стеншо (Holmgren and Stensio 1936) предполагали, что у древнейших предков позвоночных соединительная ткань обладала способностью к превращению в костную ткань. По их мнению, в эндо- и экзоскелете костные дифференцировки появились одновременно, причем в эндоскелете костная ткань первоначально могла развиваться в перихондре слизистого хряща. Позднее, когда слизистый хрящ превратился в гиалиновый, способность к образованию костной ткани в перихондре осталась, и постепенно перихондральное окостенение превратилось в эндохондральное.

На основании сравнительного изучения гистогенезов хрящевой и костной тканей позвоночных от миног до млекопитающих Румянцев (1958) сделал ряд важных выводов о происхождении их скелетных тканей. По его мнению, так называемый слизистый хрящ, обнаруживаемый у силурийских бесчелюстных цефаласпид или *Osteostraci* (Stensio 1927), а также у круглоротых (Stensio 1927; Schaeffer 1961), на самом деле представляет собой предхрящевую ткань. На этом основании Румянцев высказал предположение о существовании у взрослых цефаласпид более продвинутого гиалинового хряща, на базе которого происходило появление перихондральных окостенений. Древнейшей костной тканью следует считать ткань дентиноидного строения, из которой в эволюции позвоночных (возможно в силуре) появилась грубоволокнистая, а затем тонковолокнистая костная ткань (Румянцев 1958). Представления этого автора о первичности ткани дентиноидного строения подтверждены современными морфологическими исследованиями (Donoghue et al. 2000; Sire et al. 2009). Румянцев (1958) пришел к выводу, что панцирники представляют собой боковую ветвь развития позвоночных, связанную с эласмобранхиями и примитивными костистыми рыбами общим предком, обладавшим хрящевым эндоскелетом.

В дальнейшем в литературе развивались обе противоположные точки зрения по поводу филогенетического предшествования хряща или кости. Денисон (Denison 1963) полагал, что хрящ эндоскелета имел в филогенезе более длительную историю, чем кость, которая появилась впервые в экзоскелете. Ромер (Romer 1942, 1963; Ромер и Парсонс 1992) считал, что взгляды исследова-

телей о полностью хрящевом, лишенном костей скелете примитивных позвоночных справедливы лишь в отношении еще более древних предковых хордовых и неполовозрелых щитковых. Преобладание костной ткани у щитковых и уменьшение степени окостенения на более поздних этапах эволюции у многих групп рыб позволяют считать, что предковые позвоночные были покрыты панцирем. Отсутствие костей у современных низших позвоночных рассматривалось им как вторичный, а не примитивный признак. При этом хрящ принимается за эмбриональную адаптацию и за неотеническое состояние скелетных тканей у групп, характеризующихся его сильным развитием (DeBeer 1958). К этой точке зрения присоединяются Шафер (Schaeffer 1961), Орвиг (Ørvig 1968) и Мосс (Moss 1968).

Воробьева (1975) не делает окончательного вывода по поводу первичности костной или хрящевой ткани в эволюции позвоночных, однако, с позиций палеонтологии высказывает ряд критических замечаний по поводу идеи об исходной первичности хряща современных низших позвоночных. Вслед за Ромером (Romer 1942, 1963) Воробьева (1975, 1981) рассматривает хрящ как эмбриональную адаптацию, обеспечивающую за счет пластичности наиболее благоприятные условия роста. Как Дебиир (DeBeer 1958) и Ромер (Romer 1942, 1963), она расценивает пожизненное сохранение хряща, а также вторичное его появление в истории низших первичноводных позвоночных как результат фетализации тканей эндоскелета. Такая фетализация характеризует исключительно анамний и связывается с первичноводным образом их жизни. С моей точки зрения, первое из этих положений не свободно от замечаний, во всяком случае, в отношении костистых рыб. Основной рост у костистых рыб происходит в ювенильном периоде, когда закончена закладка всех костных элементов и формирование большинства из них. К этому времени хрящевой скелет почти полностью исчезает, будучи заменен костями. Каким образом при этом пластичность хряща может обеспечить благоприятные условия роста, представляется весьма проблематичным.

Большое значение для решения проблемы развития скелетных тканей позвоночных животных имеют недавние работы Донохью с соавторами (Donoghue et al. 2000 и др.), посвященные таксо-

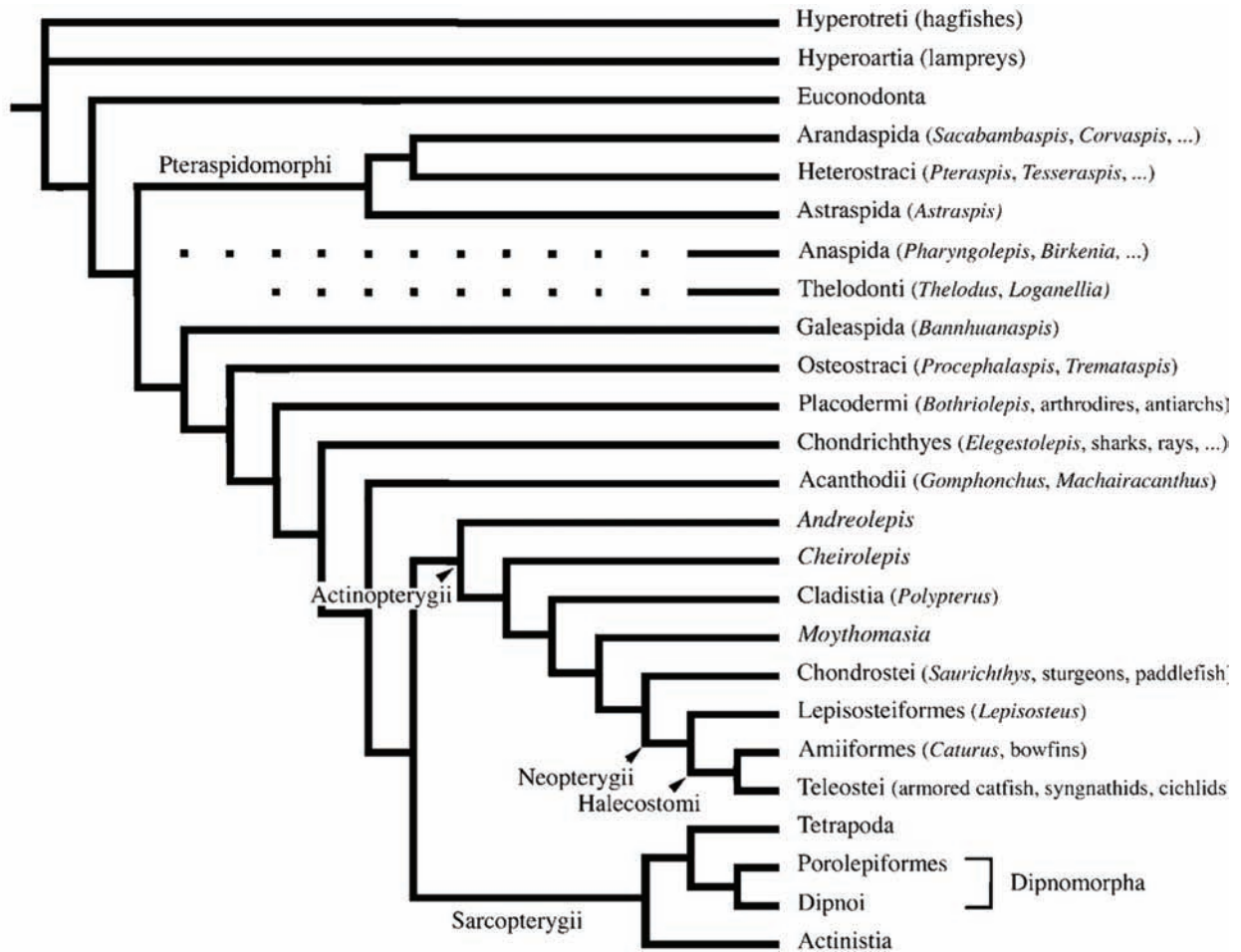


Рис. 8. Кладогрaмма родственных отношений рыбообразных и рыб по Сире с соавторами (Sire et al. 2009).

Fig. 8. The phylogenetic scheme of relationships of fishes after Sire et al. (2009).

номическому положению конодонтов – вымерших представителей низших позвоночных. На основании подробного исследования различных тканей конодонтов ими была обоснована монофилия круглоротых (миксин и миног) и их наиболее генерализованное положение в системе позвоночных животных как форм, у которых отсутствует минерализация скелета. Было сделано предположение о существовании миксин и миног уже в раннем кембрии. Конодонты, приобретшие ротовой аппарат из эмали и/или дентина, состоящего преимущественно из аспидина, занимают следующую ступень эволюционного развития и являются наиболее генерализованными челюстноротыми. Еще позднее появились различные формы щитковых и

панцирных рыб, у которых дентин уже опирается на костное основание. Донохью с соавторами отмечают, что появление кости было связано с развитием наружного дермального скелета, в котором костная ткань была бесклеточной (Donoghue et al. 2000; Donoghue and Sansom 2002).

С этими положениями хорошо согласуются последние палеонтологические находки Чу с соавторами (Chu et al. 1999) в ранних кембрийских отложениях южной части Китая из поселка Ченгьянг провинции Юннань. Их возраст – около 545–490 млн. лет, и они значительно старше известных до последнего времени ископаемых остатков рыб (Chu et al. 1999). Эти остатки представляют собой древнейших бесчелюстных позво-

ночных, лишенных наружного костного скелета. Скелет их головы сформирован хрящевой тканью. Эти остатки принадлежат двум систематически далеко отстоящим друг от друга видам и сходны с примитивными типами бесчелюстных позвоночных. Они были идентифицированы как позвоночные благодаря наличию хорды, строению жабр и W-образному изгибу миотомов, которые имеются лишь у рыб. Описание первых позвоночных животных, выполненное Чу с соавторами, во многом соответствует описанию гипотетического предка позвоночных животных, реконструированного А.Н. Северцовым почти 100 лет назад на основании данных сравнительной анатомии и эмбриологии.

В результате изучения наиболее древних предшественников позвоночных Жанвье предложены филогенетические деревья низших позвоночных, которые предполагают, что кость появилась в филогенезе позвоночных относительно поздно, после дивергенции миног и миксин (Chu et al. 1999; Janvier 1999, 2008). Можно отметить, что в целом несколько схематичные, эти деревья соответствуют более детально разработанному дереву Сире с соавторами (Sire et al. 2009) (Рис. 8).

Таким образом, выводы онтогенетического анализа о предшествовании хряща костной ткани в филогенезе позвоночных в общих чертах оказались вполне сопоставимыми с данными современной палеонтологии позвоночных. Проведенное исследование продемонстрировало ценность критерия онтогенетического предшествования для реконструкции филогенеза. Выявленное соответствие может быть описано законом зародышевого сходства Бэра: «То, что является общим для большой группы животных, образуется в зародыше раньше, чем более частное».

БЛАГОДАРНОСТИ

Пользуюсь возможностью принести сердечную благодарность моим учителям А.П. Андрияшеву и А.В. Балашкину за всестороннюю поддержку моих исследований. Благодарю В.Н. Ефременко, Т.Н. Климову, В.М. Кулакова, И.П. Кутчеву, С.А. Панкратова, Е.Н. Пахомова, Б.И. Сиренко, И.С. Смирнова, Г.Л. Травкину, Л.П. Флячинскую, А. Kellermann и К.Е. Skora за передачу или помощь в сборе научных материалов. За обсуждение результатов и основных положений работы я искренне признательна А.О. Аверьянову, В.Г. Борхардту и М.В. Назаркину.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьева Э.И. 1975.** К вопросу о соотношении хряща и кости в филогенезе древнейших позвоночных животных. *Журнал общей биологии*, **36**(3): 361–371.
- Воробьева Э.И. 1981.** Об эволюции хряща в скелете древних анамний. *Архив анатомии, гистологии, эмбриологии*, **80** (6): 83–87.
- Воскобойникова О.С. 2005.** О развитии скелета в онтогенезе атлантического маслюка *Pholis gunnellus*, анизархуса среднего *Anisarchus medius* и люмпенуса Фабрициуса *Lumpenus fabricii* (Zoarcoidei, Perciformes). *Вопросы ихтиологии*, **45**(4): 502–511.
- Воскобойникова О.С. 2007.** Ранние этапы развития скелета в онтогенезе костистых рыб и его формирование в филогенезе низших позвоночных. Симпозиум с международным участием «Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза». Москва. Программа и тезисы: 29–31.
- Воскобойникова О.С. 2008.** Ранние этапы развития скелета в онтогенезе и филогенезе низших позвоночных. Отчетная научная сессия. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. Программа и тезисы: 12–13.
- Воскобойникова О.С. 2010.** Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб. Наука, Санкт-Петербург, 320 с.
- Воскобойникова О.С. и Гречанов И.Г. 2002.** Развитие скелета в онтогенезе речного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae, Percoidae). *Вопросы ихтиологии*, **42**(3): 368–380.
- Воскобойникова О.С. и Лайус Д.Л. 2003а.** Развитие скелета в онтогенезе бельдюги европейской *Zoarces viviparus* (Zoaridae, Perciformes). *Вопросы ихтиологии*, **43**(5): 671–685.
- Воскобойникова О.С., Малашичев Е.Б. и Воронина Е.П. 2004.** О развитии некоторых костных элементов в онтогенезе пяти видов нототениевых рыб (Notothenioidae). *Вопросы ихтиологии*, **44**(2): 225–231.
- Воскобойникова О.С. и Павлов Д.А. 2006.** Личиночное развитие ротана-головешки *Percottus glenii* (Perciformes, Gobioidae, Odontobutidae) в связи с происхождением рыб подотряда Gobioidae. *Вопросы ихтиологии*, **46**(6): 826–841.
- Дерюгин К.М. 1909.** Строение и развитие плечевого пояса и грудных плавников у костистых рыб. *Труды императорского Санкт-Петербургского общества Естествоиспытателей*, **39**(4): 1–148.
- Емельянов С.В. 1948.** О филогенезе спинных и анальных плавников костистых рыб. *Известия АН СССР, Серия биологическая*, **3**: 315–321.
- Иванов А.О. и Черепанов Г.О. 2004.** Ископаемые низшие позвоночные. СПбГУ, Санкт-Петербург: 225 с.

- Коатс М.Т. 2004.** Эволюция парных плавников. В кн.: Уоссфельд У., Олссон Л., Брайдбах О., и Левит Г.С. (Ред.). Эволюционная морфология от Гегенбаура до современности. Санкт-Петербург, Fineday press: 158–183.
- Константинов К.Г. 1957.** Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака и берша на разных этапах развития. *Труды Института морфологии животных*, **16**: 181–236.
- Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н. и Смирнова Е.Н. 1953.** Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae). *Труды Института морфологии животных*, **10**: 3–138.
- Мамкаев Ю.В. 1977.** Полимеризация и олигомеризация как закономерности в эволюции организменных систем. В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. ЗИН АН СССР, Ленинград: 18–22.
- Мамкаев Ю.В. 1983.** О значении идей В.А. Догеля для эволюционной морфологии. *Труды Зоологического института АН СССР*, **109**: 12–36.
- Мамкаев Ю.В. 1996.** Морфологические механизмы систематизации биоразнообразия. *Журнал общей биологии*, **57**(2): 40–51.
- Павлов Д.А. 1997.** Развитие скелета головы и поясов парных конечностей зубатки *Anarhichas lupus* при различных температурных режимах. *Вопросы ихтиологии*, **37**(3): 366–376.
- Ромер А. и Парсонс Т. 1992.** Анатомия позвоночных. Мир, Москва: 355 с.
- Румянцев А.В. 1958.** Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. АН СССР, Москва: 375 с.
- Северцов А.Н. 1948а.** Морфология скелета и мускулатуры головы цикlostом. В кн.: Собрание сочинений. Том 4. АН СССР, Москва–Ленинград: 7–68.
- Северцов А.Н. 1948б.** Организация ближайших предков современных позвоночных. В кн.: Собрание сочинений. Том 4. АН СССР, Москва–Ленинград: 69–152.
- Файтельсон М.И. 1936.** Материалы к вопросу о строении и развитии парных плавников и их поясов у костистых рыб. *Известия Научного института им. П.Ф. Лесгафта*, **19**(2): 175–202.
- Чегодаева Е.А. и Воскобойникова О.С. 2010.** Развитие в онтогенезе бельдюги Федорова *Zoarcis fedorovi* (Zoaridae, Perciformes) из Охотского моря. *Вопросы ихтиологии*, **50**(3): 335–348.
- Шмальгаузен И.И. 1938.** Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. АН СССР, Москва – Ленинград, 44 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969.** Проблемы дарвинизма. Наука, Ленинград, 492 с.
- Balart E.F. 1984.** Osteological development of the hyobranchial apparatus in *Engraulis japonicus*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **51**(4): 515–519.
- Balart E.F. 1985.** Development of median and paired fin skeleton of *Paralichthys olivaceus* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae). *Japanese Journal of Ichthyology*, **31**(4): 398–410.
- Balart E.F. 1995.** Development of the vertebral column, fins and fin supports in the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Clupeiformes: Engraulidae). *Bulletin of Marine Science*, **56**(2): 495–522.
- Shu D-G., Luo H-L., Conway Morris S., Zhang X-L., Hu S-X., Chen L., Han J., Zhu M., Li Y. and Chen L-Z. 1999.** Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature*, **402**(4): 42–46.
- DeBeer G. R. 1937.** The development of the vertebrate skull. Clarendon, Oxford, 552 p.
- DeBeer G. R. 1958.** Embryos and ancestors. Clarendon, Oxford, 197 p.
- Denison R. 1963.** The early history of the vertebrate calcified skeleton. *Clinical Orthopaedics and Related Research*, **31**: 141–152.
- Donoghue P.C.J., Forey P.L. and Aldridge R.J. 2000.** Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews*, **75**: 191–351.
- Donoghue P.C.J. and I.J. Sansom. 2002.** Origin and early evolution of vertebrate skeletonization. *Microscopy Research and Technique*, **59**: 352–372.
- Faustino M. and Power D.M. 1998.** Development of osteological structures in the sea bream: vertebral column and caudal fin complex. *Journal of Fish Biology*, **52**(1): 11–22.
- Faustino M. and Power D.M. 1999.** Development of the pectoral, pelvis, dorsal and anal fins in cultured sea bream. *Journal of Fish Biology*, **54**(5): 1094–1110.
- Faustino M. and Power D.M. 2001.** Osteological development of the viscerocranial skeleton in sea bream: alternative ossification strategies in teleost fish. *Journal of Fish Biology*, **58**(3): 537–572.
- Fritzsche R.A. and Johnson G.D. 1980.** Early osteological development of white perch and striped bass with emphasis on identification of their larvae. *Transactions of the American Fisheries Society*, **109**: 387–406.
- Harrington R.W. 1955.** The osteocranium of the american cyprinid fish, *Notropis bifrenatus*, with an annotated synonymy of teleost skull bones. *Copeia*, **4**: 267–290.
- Holmgren H. and Stensio E. 1936.** Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. In: L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch. Handbuch vergleichenden Anat. Wirbeltiere, **4**: 247–296.
- Houde E.D. and Potthoff T. 1976.** Egg and larval development of the sea bream *Archosargus phomboidalis* (Linnaeus): Pisces, Sparidae. *Bulletin of Marine Science*, **26**(4): 505–529.
- Imamura H. and Yabe M. 1998.** Osteological development of the lumpfish, *Inimicus japonicus* (Pisces: Synanceiidae). *Ichthyological Research*, **45**(1): 53–67.
- Janvier Ph. 1999.** Catching the first fish. *Nature*, **402**(4): 21–22.

- Janvier Ph. 2008.** Early jawless vertebrates and cyclostome origins. *Zoological Science*, **28**: 1045–1056.
- Jollie M. 1975.** Development of the head skeleton and pectoral girdle of *Esox*. *Journal of Morphology*, **147**: 61–88.
- Jollie M. 1984a.** Development of the head and pectoral skeleton of *Polypterus* with a note on scales (Pisces: Actinopterygii). *Journal of Zoology*, London, **204**(4): 469–507.
- Jollie M. 1984b.** Development of the head and pectoral skeleton of *Amia* with a note on the scales. *Gegenbaur Morphologisches Jahrbuch*, **130**(2): 315–351.
- Jollie M. 1986.** A primer of bone names for the understanding of the actinopterygian head and pectoral girdle skeleton. *Canadian Journal of Zoology*, **64**(2): 365–379.
- Karrer C. 1984.** Beschreibung von Jugendstadien dreier Spariden – Arten aus dem nordwest – afrikanischen Auftriebsgebiet (Teleostei, Perciformes). Anhang: Die dorsalen Stützelemente der nordostatlantischen Sparidae. *Archiv für Fischereiwissenschaft*, **35**(1–2): 53–90.
- Koumoundouros G., Divanach P. and Kentouri M. 2000.** Development of the skull in *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae). *Marine Biology*, **136**(1): 175–184.
- Kováč V. 2000.** Early development of *Zingel steber*. *Journal Fish Biology*, **57**(6): 1381–1403.
- Lau S.R. and Shafiland P.L. 1982.** Larval development of snook, *Centropomus undecimalis* (Pisces, Centropomidae). *Copeia*, **3**: 618–627.
- Lindemann K.C. 1986.** Development of larvae of the French grunt, *Haemulon flavolineatum*, and comparative development of twenty species of western Atlantic *Haemulon* (Percoidae, Haemulidae). *Bulletin of Marine Science*, **39**(3): 673–716.
- Matsuoka M. 1985.** Osteological development in the red sea bream, *Pagrus major*. *Japanese Journal of Ichthyology*, **32**(1): 35–51.
- Mabee P.M. 2004.** Development and evolution of skeletal development in zebrafish. 9 Congress of the European Ichthyology, Tallinn. Programm and abstract: 102.
- Mabee P.M. and Trendler T.A. 1996.** Development of the cranium and paired fins in *Betta splendens* (Teleostei: Percomorpha): intraspecific variation and interspecific comparisons. *Journal of Morphology*, **227**: 249–287.
- Mabee P.M., Olmstead K.L. and Cabbage C.C. 2000.** An experimental study of intraspecific variation, developmental timing, and heterochrony in fishes. *Evolution*, **54**(6): 2091–2106.
- Monod T. 1968.** Le complexe urophore des poissons téléostéens. *Mémoires Institut fondamental d'Afrique noire*, **81**: 705 p.
- Mook D. 1977.** Larval and osteological development of the sheepshead, *Archosargus probatocephalus* (Pisces: Sparidae). *Copeia*, **1**: 126–134.
- Moss M.L. 1964.** Phylogeny of mineralized skeletal tissues. *Archives of Zoological Experimental Genetics Notes Review*, **1**: 297–331.
- Norden C.R. 1961.** The identification of larval yellow perch, *Perca flavescens*, and walleye, *Stizostedion vitreum*. *Copeia*, **3**: 282–288.
- Örving T. 1951.** Histologie studies of placoderms and fossil elasmobranchs. The endoskeleton with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. *Arkiv för zoologi*, **2**(2): 321–454.
- Patterson C. 1973.** Interrelationships of holosteans. In: P.H. Greenwood, R.S. Miles and C. Patterson (Eds.). Interrelationships of Fishes. *Journal of the Linnean Society*, London, Supplement 1, **53**: 233–305.
- Patterson C. 1977.** Cartilage bone, dermal bones and membrane bones or the exoskeleton versus the endoskeleton. In: S.M. Andrews, R.S. Miles, and A.D. Walker (Eds.). Problems in Vertebrate Evolution. *Linnean Society Symposium*, **4**: 77–121.
- Peters K.M. 1981.** Reproductive biology and developmental osteology of the florida blenny, *Chasmodes saburrae* (Perciformes: Blenniidae). *Northeastern Gulf Science*, **4**(2): 79–98.
- Peters K.M. 1983.** Larval and early juvenile development of the frillen goby, *Bathygobius soporator* (Perciformes: Gobiidae). *Northeastern Gulf Science*, **6**(2): 137–153.
- Potthoff T. 1974.** Osteological development and variation in young tunas, genus *Thunnus* (Pisces, Scombridae), from the Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin*, **72**(2): 563–588.
- Potthoff T. 1975.** Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the black fin tuna (*Tunnus atlanticus*, Pisces, Scombridae). *Bulletin of Marine Science*, **25**: 205–231.
- Potthoff T. 1979.** Development and structure of fins and fin supports in dolphin fishes *Coryphaena hippurus* and *Coryphaena equiselis* (Coryphaenidae). *Fishery Bulletin*, **78**(2): 277–312.
- Potthoff T. 1984.** Clearing and Staining Techniques. In: H.G. Moser et al. (Eds.). Ontogeny and systematics of Fishes. ASI Spec. Publ. No 1. Allen Press Inc., Lawrence, KS: 35–37.
- Potthoff T., Richards W.J., Ueyanagi Sh. 1980.** Development of *Scombrobrax heterolepis* (Pisces, Scombrobracidae) and comments on familial relationships. *Bulletin of Marine Science*, **30**(2): 329–357.
- Potthoff T., Kelley Sh. and Jarech J.C. 1986.** Cartilage and bone development in scombroid fishes. *Fishery Bulletin*, **84**(3): 647–678.
- Potthoff T., Kelley Sh., Saksena V., Moe M. and Young F. 1987.** Description of larval and juvenile yellowtail damselfish, *Microspathodon chrysurus*, Pomacentridae, and their osteological development. *Bulletin of Marine Science*, **40**(2): 330–375.
- Potthoff T., Kelley Sh. and Collins A. 1988.** Osteological development of the red snapper, *Lutjanus campechanus* (Lutjanidae). *Bulletin of Marine Science*, **43**, 1: 1–40.

- Romer A.S. 1942.** Cartilage as an embryonic adaptation. *American Naturalist*, **76**: 394–404.
- Romer A.S. 1963.** The ancient history of bone. *Annales New York Academy of Sciences*, **1963**: 168–176.
- Schaeffer B. 1961.** Differential ossification in the fishes. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, Ser. II, **23**(6): 501–505.
- Sire J.-Y., Donoghue Ph. C.J. and Vickaryous M.K. 2009.** Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. *Journal of Anatomy*, **214**: 409–440.
- Stensio E. 1927.** The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitzbergen. Pt. 1. Family Cephalaspidae. *Skifter Svalbard Nordishavet*, **12**, 391 p.
- Vandewalle P., Chikou A., Laleye P., Parmentier E., Huriaux F. and Focant B. 1999.** Early development of chondrocranium in *Chrysichthys auratus*. *Journal Fish Biology*, **55**(1): 795–808.
- Watson W. 1982.** Development of eggs and larvae of the white croaker *Genyonemus lineatus* Aures (Pisces, Sciaenidae) off the southern California coast. *Fishery Bulletin*, **80**(3): 403–419.
- Watson W. 1987.** Larval development of the endemic Hawaiian blenniid, *Enchelyurus brunneolus* (Pisces, Blenniidae: Osmobranchini). *Bulletin of Marine Sciences*, **41**(3): 856–888.
- Weisell G. 1967.** Early ossification in the skeleton of the sucher (*Catostomus macrocheilus*) and the guppy (*Poecilia reticulata*). *Journal of Anatomy*, **12**: 1–18.

Представлена 10 июня 2010; принята 3 октября 2010.