



УДК 591.3 : 591.473 : 597

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ РАННИХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ В РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКЕ (НА ПРИМЕРЕ КОСТИСТЫХ РЫБ)

**О.С. Воскобойникова**

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

### РЕЗЮМЕ

Рассмотрена история и современное состояние проблемы использования признаков ранних стадий развития в реконструкции филогении и систематике. Принимается точка зрения современных филогенетиков об отсутствии в настоящее время определенных критериев для поляризации признаков методом онтогенетического предшествования и о возможности использования онтогенетических трансформационных серий в качестве обычных признаков для реконструкции филогении. Дана характеристика современных представлений о событиях морфогенеза. Подчеркивается, что разработка упорядоченной классификации событий морфогенеза в рамках морфологических терминов остается незавершенной до настоящего времени. Приведены примеры применения признаков ранних стадий развития для построения системы костистых рыб.

**Ключевые слова:** морфологические признаки, онтогенез, систематика, филогенез

## USE OF CHARACTERS OF THE EARLY STAGES OF DEVELOPMENT IN RECONSTRUCTION OF PHYLOGENY AND SYSTEMATICS (ON THE EXAMPLE OF TELEOST FISHES)

**O.S. Voskoboinikova**

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

### ABSTRACT

The history and current state of a problem of use of characters of early stages of development in reconstruction of phylogeny and systematics is considered. The point of view of modern phylogenetics on absence certain criteria for polarization of characters by ontogenetic method and on use possibility ontogenetic transformation series as usual characters for reconstruction of phylogeny is accepted now. The characteristic of modern representations about events of morphogenesis is given. It is underlined that working out of the ordered classification of events of morphogenesis within the limits of morphological terms remains not finished till now. Examples of application of characters of early stages of development for construction of system of bony fishes are resulted.

**Key words:** morphological characters, ontogeny, phylogeny, systematics

### Краткая история проблемы соотношения онто- и филогенеза

Данная статья посвящена рассмотрению вопроса использования морфологических признаков ранних стадий онтогенеза в филогенетиче-

ской систематике, методы которой в применении к морфологическим признакам на текущий момент представляются наиболее обоснованными и разработанными. К настоящему времени опубликован целый ряд исторических обзоров, посвященных исследованиям проблемы соотношения

онто- и филогенетических аспектов в эволюции (Мирзоян 1963; Gould 1977; Мартынов 2011 и др.), поэтому я намету лишь основные вехи их развития, опираясь на приведенные работы. Рекапитуляции или повторения в индивидуальном развитии признаков, свойственных предковым формам, были отмечены уже самыми ранними биологами, в том числе выдающимися зоологами XVIII и начала XIX века, среди которых можно назвать Жоффруа Сент-Илера и Николоса Меккеля-младшего. Карл Бэр (Baer 1828) первым описал явление рекапитуляции и сформулировал закон зародышевого сходства, включающий 4 самостоятельных положения. Согласно второму закону зародышевого сходства Бэра, индивидуальное развитие протекает от общего к частному. В онтогенезе происходит повторение признаков зародышей предковых групп у потомков в пределах одного морфологического типа. После публикации теории эволюции Дарвина Эрнст Геккель (Haeckel 1874) создал первое в истории биологии филогенетическое древо известных тогда живых организмов, по существу, явившись основателем филогенетики. При построении филогенетического древа Геккель опирался на разработанный им метод тройного параллелизма (Haeckel 1866), ныне известный как триада Геккеля: исследования морфологии, онтогенеза и палеонтологии. В этой же работе Геккель ввел ныне общепринятые термины «онтогенез», «филогенез», «гетерохрония» и сформулировал основной биогенетический закон, согласно которому онтогенез есть краткое и сжатое повторение (рекапитуляция) филогенеза. Основные положения биогенетического закона сводятся к приобретению потомками новых признаков путем надставок конечных стадий развития предков и конденсации или акселерации в развитии признаков взрослых предков, в результате чего появление этих признаков в онтогенезе потомков переносится на все более ранние стадии развития. Однако полное повторение взрослых стадий предков в развитии потомков нарушается ценогенезами (эмбриональными или личиночными адаптациями) с неравномерным темпом акселерации органов или гетерохрониями.

Уже Гегенбаур (Gegenbaur 1889) выступил с критикой биогенетического закона, отмечая, что онтогенез не является строгой рекапитуляцией филогенеза. Он разделял точку зрения Геккеля, что онтогенез представляет собой важный ис-

точник информации для филогении, однако, из-за осложнений, привносимых в развитие ценогенетическими модификациями, любая последовательность развития должна критически оцениваться по сравнению с другим таким рядом и анатомией взрослых организмов прежде, чем стать доказательством для филогенетических построений. Несколько позднее исследования ранних генетиков (Morgan, 1934; Golgshmidt, 1938; Ford and Huxley 1927) выявили искусственность биогенетического закона и несостоятельность взглядов о развитии новых признаков лишь способом надставок онтогенеза предков.

### Онтогенетический метод

В связи с появлением новой методологии филогенетического анализа (кладизма) в научной литературе 70–80-х годов прошлого века вновь возникла дискуссия о значении признаков развития морфологических структур в онтогенезе для поляризации преобразований признаков взрослых организмов в филогенезе (онтогенетический метод). Основатель кладизма Хенниг (Hennig 1966) выступал против использования признаков развивающегося организма в филогенетической систематике. Сравнительный анализ видов в его работе ограничен только признаками их взрослого состояния. При этом в дальнейшем Хенниг все же пытался определить различные степени доступа развития в онтогенезе для систематики (Hennig 1982).

Большинство последующих исследователей по-прежнему признают исключительную важность исследования ранних стадий онтогенеза для реконструкции филогении (Nelson 1973, 1978; Lundberg 1973; De Queiroz 1985; Kluge and Strauss 1985; Williams et al. 1990). Нельсон (Nelson 1973, 1978) предпринял попытку представить биогенетический закон в виде теоремы об эволюционной полярности признаков. Он высказал мнение, что использование онтогенеза для поляризации признаков основано на сохранении у потомков предковых онтогенезов, поэтому терминальная надставка является основным способом эволюции онтогенеза. Нельсоном был выдвинут ряд положений, связанных с фальсификацией биогенетического закона. Биогенетический закон признается фальсифицируемым. Более широко распространенный признак рассматривается как

примитивный, менее широко распространенный – продвинутый. Нельсон формулирует три способа определения полярности признаков (Nelson 1978), основанных на методе тройного параллелизма Геккеля. Метод внешней группы: признак, обнаруженный за пределами таксономической группы и внутри нее, признается плезиоморфным, признак внутри таксономической группы – апоморфным. Палеонтологический метод: признак, найденный у более древнего ископаемого, признается плезиоморфным. Онтогенетический метод: предковым признается наиболее широко распространенный признак; использование этого метода ограничено случаями, при которых временная последовательность онтогенетических трансформаций происходит от более общей или широко распространенной к менее общей. Нельсон (Nelson 1978) рассматривает две версии онтогенетического метода. Первая из них представляет собой второй закон Бэра. С точки зрения Нельсона, она имеет сомнительную ценность, так как основана на универсальной встречаемости филогенетического изменения посредством модификации терминальной онтогенетической стадии. По второй версии (самого Нельсона), онтогенетический метод может быть выведен из аксиомы филогении. Он основан на генерализации и ограничен случаями, в которых онтогенетические преобразования происходят от более широко распространенного признака к менее распространенному. Таким образом, с точки зрения Нельсона, онтогенетический метод дает прямую валидную оценку филогенетического признака; метод внешней группы дает косвенную оценку; палеонтологический метод – неопределенную оценку филогенетического признака. Филогенетическая реконструкция полностью соответствует исторической последовательности развития.

Программная статья Де Квереса (De Queiroz 1985) посвящена оценке метода тройного параллелизма, и в частности онтогенетического метода, с позиций филогенетической систематики. Понятие филогении принято здесь в качестве аксиомы, из которой выведены методы систематики. Критически оценивая второй закон Бэра и биогенетический закон в формулировке Нельсона с позиций фальсификации (тестирования) их основных положений, Де Кверес делает ряд основных выводов о возможности применения онтогенетических признаков в филогенетической систематике:

1) Второй закон Бэра об онтогенетическом предшествовании более генерализованных признаков, не является универсальным, поддерживается и является фальсифицируемым лишь в случае генерализованного онтогенетического предшественника. В то же время онтогенетический предшественник может быть более генерализованным, менее генерализованным или равно генерализованным.

2) Биогенетический закон в формулировке Нельсона не является прямым отражением второго закона Бэра, и его валидность не зависит от валидности закона Бэра.

3) Как теория об отношениях между онтогенезом и филогенезом, биогенетический закон Нельсона может только быть тестирован только уже известным филогенезом. Методы внешней группы, а также палеонтологический и онтогенетический имеют определенные ограничения в использовании для определения полярности признаков.

4) полноценность онтогенетического метода опирается на предположение о сохранении предковых признаков. Если предковые признаки будут сохранены в онтогенезе потомков, то предковые признаки будут более генерализованными, чем их филогенетические производные. Общность (частота встречаемости) не является критерием генерализованности.

5) последовательность онтогенетического преобразования не важна для полноценности онтогенетического метода; генерализация – решающий фактор для поляризации признаков.

6) Онтогенетический метод, основанный на общности, может быть полезным для определения эволюционной полярности, если признак относится к конкретному моменту развития (одномоментный). Однако при филогенетическом анализе более уместно принимать за признаки онтогенетические последовательности. Когда они рассматриваются как признаки, для того, чтобы определить эволюционную полярность признака, онтогенетический метод становится ненужным.

7) Онтогенетические полярности отличаются от филогенетических полярностей; они соотносятся как часть к целому.

8) Рассмотрение в роли признаков онтогенетических последовательностей, а не одномоментных признаков имеет определенные последствия для филогенетической систематики. Для установления гомологии в связи с этой концепцией призна-

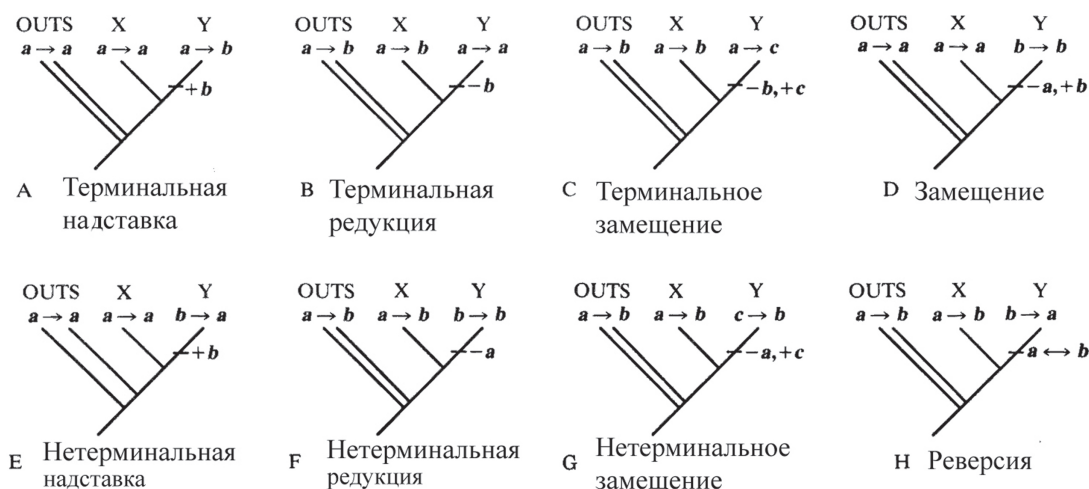
ков все еще применим метод внешней группы. Палеонтологический метод с наибольшей пользой рассматривается как особый случай метода внешней группы, того, в котором признаки (преобразования) обычно малоизвестны. Онтогенетические преобразования не теряют своей важности, так как они теперь формируют основные признаки.

9) В филогенетической систематике нет никакого тройного параллелизма. Сравнительная анатомия, палеонтология, и эмбриология не три отдельных дисциплины в пределах систематики; скорее они формируют единственный сравнительный метод, объединенный в организме концепцией эволюции.

Достаточно убедительные аргументы против универсальности принципа онтогенетического предшествования были разработаны Мэйби (Mabee 1993). Ее исследование посвящено филогенетическому содержанию онтогенеза у рыб семейства Centrarchidae (Percoidae). Мэйби, как и другие современные филогенетики, считает, что исследование эволюции любого набора признаков, включая онтогенетические, необходимо основывать на уже имеющейся филогенетической гипотезе и сравнительных данных. Ею было предложено восемь типов онтогенетических изменений (Рис. 1). Мэйби были построены три кладограммы родственных отношений рыб семейства Centrarchidae с учетом двух первых типов онтогенетических

преобразований. В качестве исходной для сравнения она приняла кладограмму, при построении которой онтогенетические признаки были поляризованы с помощью критерия внешней группы. Вторая кладограмма была укоренена и построена с использованием критерия онтогенетического предшествования (терминальные надставки). Третья кладограмма была построена с использованием обратной поляризации, сравнение онтогенетических и филогенетических изменений в этой обратной гипотезе представили минимальную оценку существования терминальной надставки. В итоге Мэйби было показано, что лишь от 20 до 50% признаков демонстрируют прямое развитие способом терминальных надставок последних этапов личиночного развития (Рис. 2). В связи с этим она делает вывод о невозможности использования онтогенетического метода для поляризации признаков в филогенетическом анализе.

Тем не менее, из таблицы, приведенной Мэйби (Рис. 2) очевидно, что в целом терминальные преобразования составляют до 75% всех событий онтогенеза. Встречаются примеры развития признаков в онтогенезе, состоящего полностью из терминальных надставок и соответствующего таковому в филогенезе. К ним относится соответствие последовательности закладки в онтогенезе и появления в филогенезе позвоночных хрящевой, покровной и замещающей костной тканей (Вос-



**Рис. 1.** Типы онтогенетических преобразований по Мэйби (Mabee, 1993) с изменениями: a, b, c – признаки; outs – внешние группы; x, y – сестринские таксоны.

**Fig. 1.** The types of ontogenetic patterns according to Mabee (1993) with changes: a, b, c – characters; outs – outgroups; x, y – sister groups.

	TA	TD	TS	NTA	NTD	NTS	S	> 1	Total
<i>(A) Outgroup phylogeny</i>									
Frequency of ontogenetic change (%)	32.1	40.5	4.7	3.6	0.6	1.2	15.5	1.8	100.0
Number of character state changes	(55)	(67)	(8)	(6)	(1)	(2)	(26)	(3)	(168)
<i>(B) Ontogenetic phylogeny</i>									
Frequency of ontogenetic change (%)	51.9	24.0	1.6	4.3	0.5	1.1	15.0	1.6	100.0
Number of character state changes	(97)	(45)	(3)	(8)	(1)	(2)	(28)	(3)	(187)
<i>(C) 'Reverse' ontogenetic phylogeny</i>									
Frequency of ontogenetic change (%)	20.8	53.4	1.7	0.5	4.5	1.1	16.3	1.7	100.0
Number of character state changes	(37)	(95)	(3)	(1)	(8)	(2)	(29)	(3)	(178)

TA, Terminal addition; TD, terminal deletion; TS, terminal substitution; NTA, non-terminal addition; NTD, non-terminal deletion; NTS, non-terminal substitution; S, substitution.

**Рис. 2.** Частота встречаемости различных типов онтогенетических преобразований в развитии признаков according to Мэйби (Mabee, 1993).

**Fig. 2.** Frequency of different types of ontogenetic patterns in character development according to Mabee (1993).

кобойникова 2010 а). При этом, по-видимому, терминальная надставка характерна не только для морфологических, но и для молекулярных признаков развития. Так при изучении экспрессии гомеобоксных генов *HoxD* 9-13 в передней конечности позвоночных обнаружено, что у костистой рыбы *Danio rerio* (Hamilton 1822) экспрессия происходит в два этапа, а у тетрапод – в три этапа. Поскольку последний этап экспрессии был обнаружен в той области зачатка передней конечности, где происходит образование пальцев, было высказано предположение, что третий этап экспрессии *HoxD* 9-13 формируется в связи с появлением этих костных структур у тетрапод (Sordino and Duboul 1996; Shubin et al. 1997). Очевидно, что здесь мы встречаемся с терминальной надставкой развития в онто- и филогенезе. Учитывая ведущую роль терминальных преобразований в онтогенезе, можно предположить, что в перспективе будут найдены и разработаны условия их использования для поляризации филогенетических признаков.

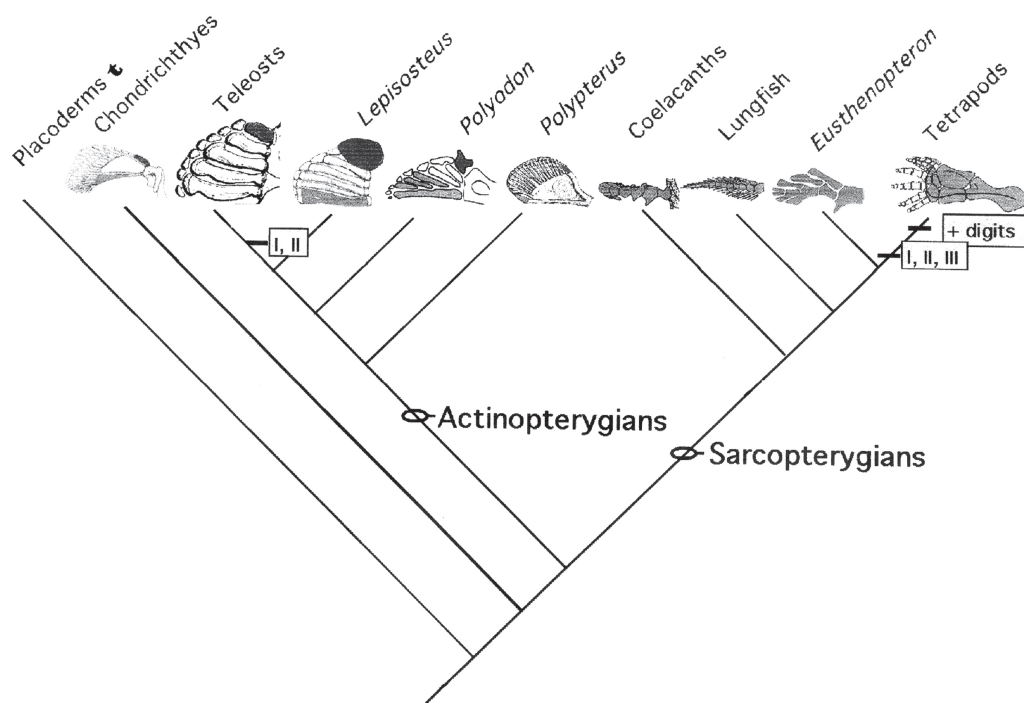
### Онтогенетические события

Здесь представляется важным установить, какие же процессы определяются термином онтогенетическое событие или преобразование. Геккель различал среди событий онтогенеза палингенезы, или развитие признаков взрослых организмов, и ценогенезы – развитие личиночных адаптаций. Северцов был первым, кто предложил классификацию, связавшую онтогенетические и

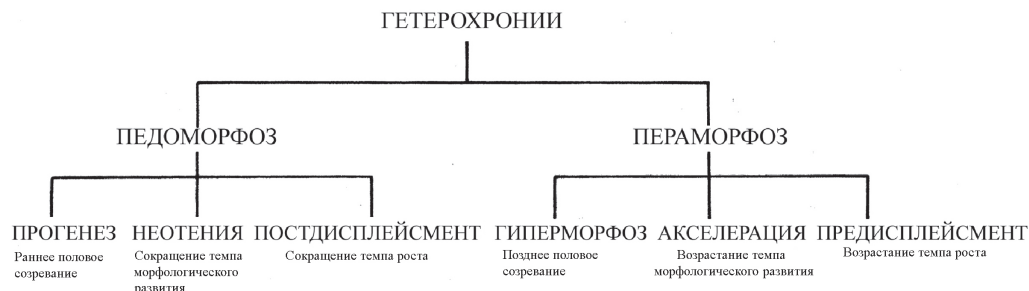
филогенетические процессы (1939). Его теория филэмбриогенеза описывает появление новых признаков путем трех возможных модусов филэмбриогенеза: архаллаксиса, девиации и анаболии, различающихся по времени их появления в морфогенезе и роли в эволюционном процессе. Это события, привязанные к началу, середине или концу эмбрионального и личиночного периодов развития и вызывающие более или менее существенные перестройки взрослых организмов.

Направление классификации событий онтогенеза, начатое Северцовым, по существу продолжает Мэйби (Mabee 1993), не знакомая с его работами. Из упомянутых выше восьми типов выделяемых ею онтогенетических изменений, три первые можно интерпретировать как анаболию, четвертый тип – как архаллаксис, следующие два, по существу, являются ценогенезами. С точки зрения Мэйби, два последних типа ранее не выделялись и обусловлены выбранной ею методикой исследования. При этом реверсия не была выявлена и самой Мэйби в ее материале. И Северцов, и Мэйби не признают значительной роли гетерохроний в эволюции живых организмов.

В отличие от теории Северцова классификация модусов возникновения новых признаков в онтогенезе Дебира (De Beer 1930, 1958) основана на изменениях темпа их развития. Дебир внес значительный вклад в развитие эволюционной теории, разработав понятие единого феномена временного сдвига или гетерохронии. Под гетерохронией им понимается изменение в относи-



**Рис. 3.** Экспрессия *HoxD* 9-13 генов в передней конечности позвоночных (Sordino & Duboul, 1996; Shubin et al. 1997).  
**Fig. 3.** *HoxD* 9-13 gene expression in arm of vertebrates (Sordino & Duboul, 1996; Shubin et al. 1997).

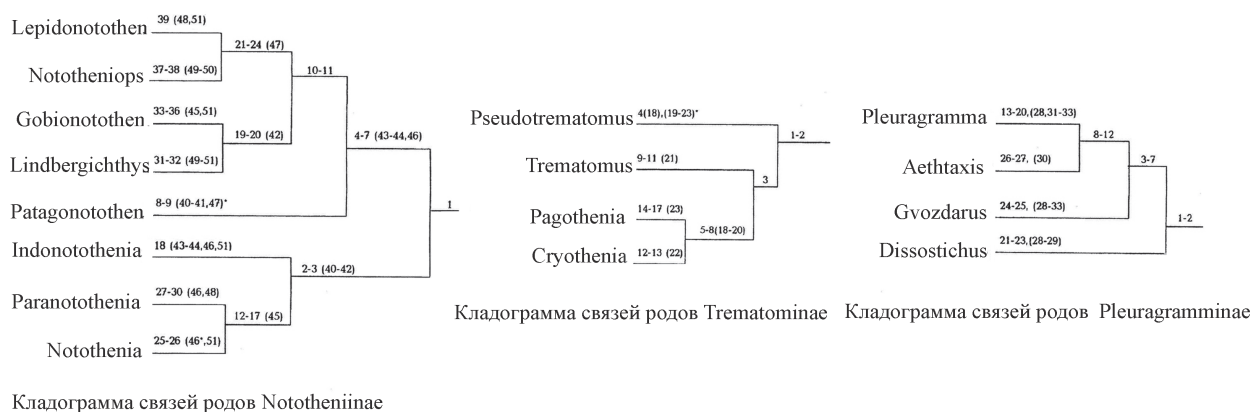


**Рис. 4.** Номенклатура гетерохроний по Макнамара (MacNamara, 1986) с изменениями.  
**Fig. 4.** The nomenclature of heterochronies according to MacNamara (1986) with changes.

тельном времени появления и темпе развития признаков потомка по отношению к признакам предка. Это определение, первоначально данное Дебиром (DeBeer 1930), позднее без изменений принято в работах Гоулда (Gould 1977) и Макнамара (MacNamara 1986). В настоящее время большинство исследователей считает гетерохронии важнейшим механизмом преобразований организации в филогенезе. Многочисленные синонимы гетерохроний разного типа, предложенные раз-

личными авторами, требовали упорядочения. С этой целью Макнамара (MacNamara 1986) предложил удобную и четкую номенклатуру, учитывающую соотношение сроков закладки, темпов развития и роста как соматических, так и половых органов (Рис. 4).

Дондуа (2005) представляет классификацию изменения эмбрионального и личиночного развития, истолковываемую им на основе генетических процессов, лежащих в основе морфогенеза. Им



**Рис. 5.** Родственные отношения трех подсемейств Nototheniidae (Balushkin 2000).

**Fig. 5.** The relationships of three subfamilies of Nototheniidae (Balushkin 2000).

**Таблица 1.** Выявление родственных отношений костистых рыб кладистическими методами с использованием признаков ранних стадий развития.

**Table 1.** Use of early ontogenetic characters for the cladistic analysis of phylogenetic relationships within the teleost fishes

Таксоны / Taxa	Авторы / Authors	Год / Year
Gempylidae	Russo J.L.	1983
Argentinoidei	Ahlstrom E.N. et al.	1984
Mictophidae	Paxton J.R. et al.	1984
Scopelarchidae	Johnson R.K.	1984
Evermannellidae	Johnson R.K.	1984
Lophiiformes	Pietsch T.V.	1984
Beloniformes	Collette B.B. et al.a	1984
Scomberomorini	Collette B.B. et al.b	1984
Stromateoidei	Horn M.H.	1984
Scombroidei	Johnson G. D.	1986
Serranidae	Baldwin C.C.	1990
Congrogadinae	Mooi R.D. et al.	1990
Scorpaeniformes	Imamura H.M. and Jabe M.	2002
Brotulotaenia and Lamprogrammus	Fahay M.P. and Nielsen J.G.	2003
Pleuronectidae	Roje D.M.	2010

выделены три основных эволюционных способа: разобщение (диссоциация) процессов развития во времени и в пространстве, умножение (дубликация) частей с последующей их дивергенцией и замещение функции той или иной структуры. К первому способу относятся гетерохронии, гетеротопии, аллометрическое изменение скорости роста частей тела. Ко второму способу онтогенетических преобразований – полимеризация и олигомеризация. По-видимому, сюда же можно

добавить комплексацию по Мамкаеву (1996). К третьему типу относятся коаптации. В настоящее время, как подчеркивает Дондуа (2005), проблема взаимоотношений индивидуального развития и филогенеза далеко вышла за пределы морфологических исследований и решается с учетом современного понимания закономерностей эволюции генетических систем, управляющих развитием. Возможно, именно в связи со сменой приоритетов эмбриологических исследований

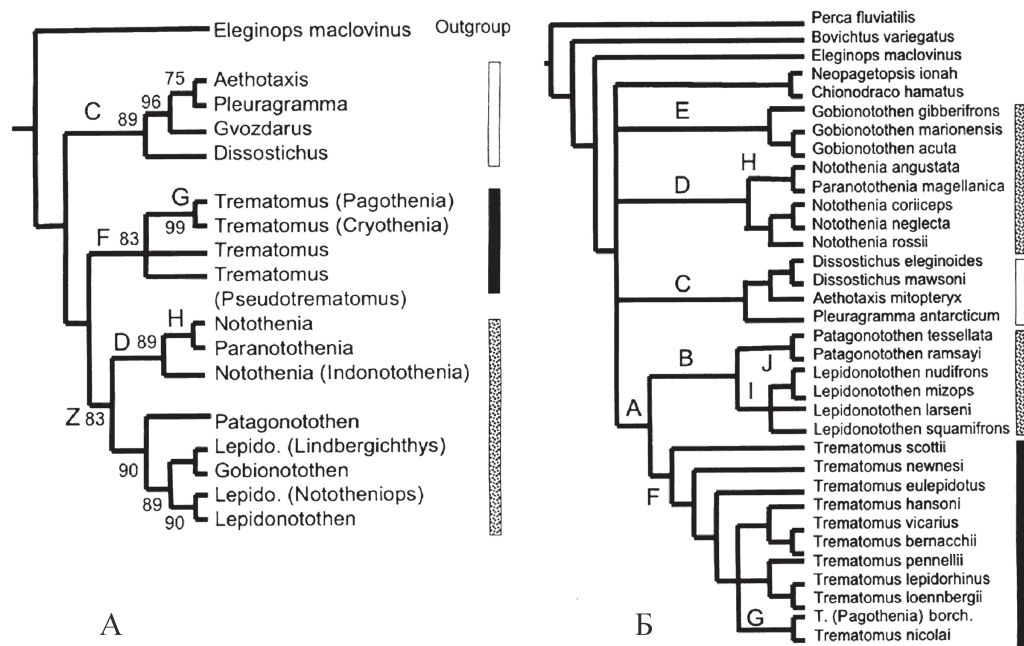


Рис. 6. Родственные отношения семейства Nototheniidae (Sanches et al. 2007). А – объединенное консенсусное дерево по Балущкину (Balushkin 2000): 106 признаков, 2 дерева, L 125, Ci 85, Ri 86; Б – консенсусное дерево по Санчес с соавторами.

Fig. 6. The relationships of the family Nototheniidae (Sanches et al. 2007). А – consensus tree on Balushkin (2000): 106 characters, 2 trees, L 125, Ci 85, Ri 86; Б – consensus tree on Sanches and others (2007).

к настоящему времени не осуществлена упорядоченная классификация событий морфогенеза в рамках морфологических терминов, как было справедливо отмечено Мэйби (Mabee 1993). В немалой степени этому способствовало и происходящее в последнее два десятилетие вытеснение морфологических данных молекулярными при реконструкции родственных отношений.

### Использование признаков развития в реконструкции филогении и систематике костистых рыб

Сборник «Онтогенез и систематика» («Ontogeny and Systematics» 1984), объединивший исследования онтогенеза и систематики костистых рыб, отразил дискуссию 70–80-х годов прошлого века о значении онтогенетических признаков для реконструкции филогении. Редакторы издания подчеркивали, что, несмотря на теоретическую важность объекта, онтогенетические исследования костистых рыб редки. Несмотря на частое использование для реконструкции филогении и

построения системы признаков строения икринок, связанных с их размерами, формой и структурой яичевой оболочки, большинство полезной информации включает личиночное развитие и сроки появления покровных и замещающих костей (Arratia 2004). Монофилия Teleostei и их основные клады поддержаны в основном остеологическими признаками (Wiley and Johnson 2009). Следует отметить, что в работах, реконструирующих филогению крупных таксономических групп рыб, до сих пор не так часто применяются методы кладистического анализа. Данные по развитию на ранних этапах онтогенеза еще реже используются при реконструкции филогении кладистическими методами (Табл. 1).

В качестве примера возможностей использования в реконструкции филогении и систематике рыб признаков ранних стадий развития можно привести исследование, выполненное на нототениевых рыбах из сложного в таксономическом отношении семейства Nototheniidae (Воскобойникова 2010б). Балущкиным (Balushkin 2000) были предложены кладограммы, демонстриру-



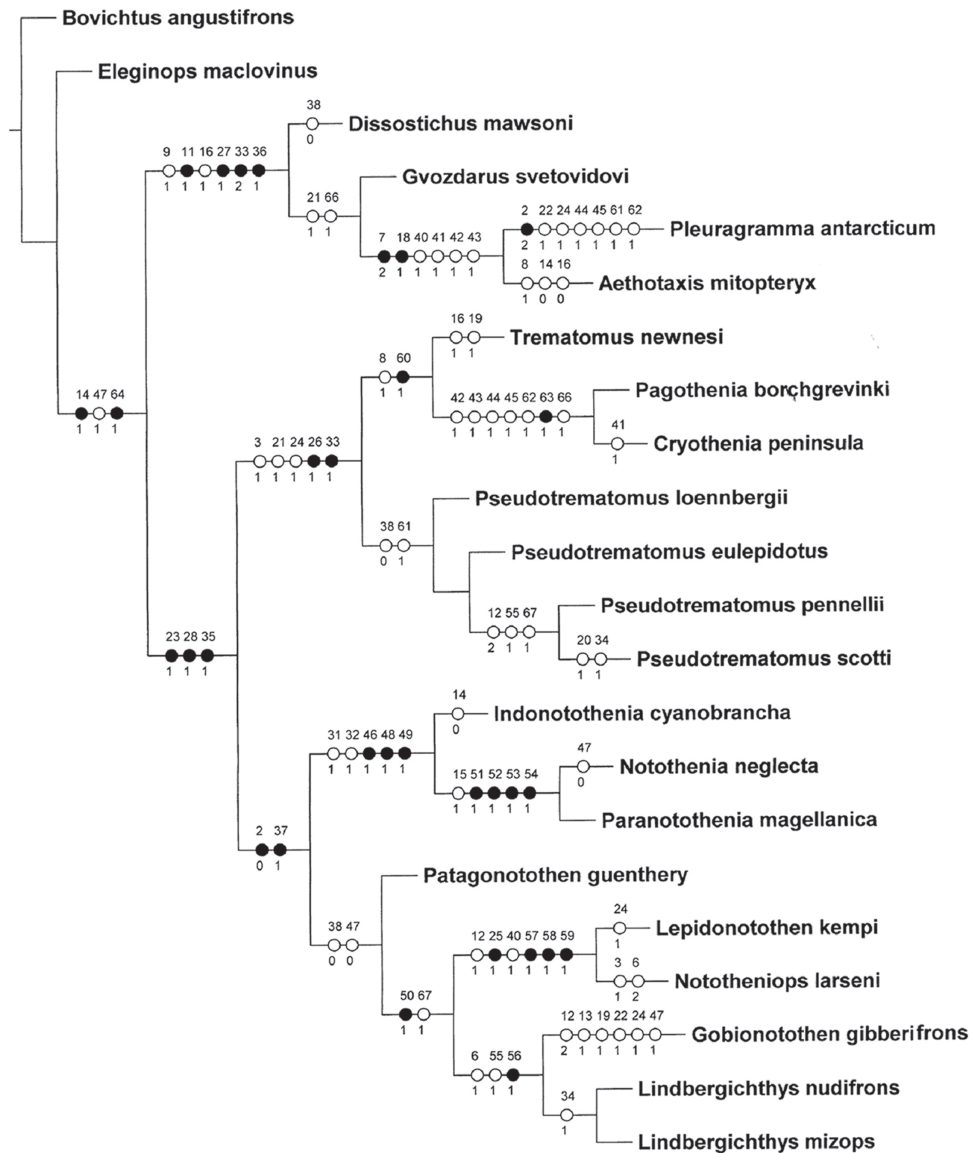


Рис. 7. Кладограмма родственных отношений Nototheniidae (Воскобойникова 2010 б).

Fig. 7. The cladogram of relationships of Nototheniidae (Voskoboinikova, 2010).

ющие родственные отношения трех подсемейств нототениевых, выделенных в разные годы различными авторами (Andersen and Nureau 1979; Балужкин 1982) (Рис. 5).

В работе, посвященной филогении нототениевых рыб, Санчес с соавторами (Sanches et al. 2007) в таксон-признаковой матрице объединили

106 морфологических признаков представителей трех подсемейств Nototheniidae, использованные Балужкиным. В результате кладистического анализа было получено консенсусное дерево, содержащее политимию родов подсемейства Trematominae (Рис. 6А). Самими авторами были секвенированы четыре независимых набора мо-

лекулярных данных и получено консенсусное дерево (Рис. 6Б), в котором не удалось выявить клады, соответствующие ранее предложенным подсемействам нототениевых.

Для уточнения родственных отношений мною были использованы данные онтогенетического анализа нототениевых рыб (Воскобойникова 2010б). В результате объединения данных по развитию костного скелета *Nototheniidae* и по строению скелета у взрослых рыб (Балушкин 1976, 1982, 1984; Andersen and Hureau 1979; Балушкин и Воскобойникова 1979; Воскобойникова 1980, 1986; Andersen 1984) была получена таксон-признаковая матрица, включающая 21 вид из 16 родов нототениевых рыб и 67 признаков, включая 22 – признака, основанных на онтогенетических последовательностях. Множественные признаки были кодированы как аддитивные. Матрица была анализируема при помощи компьютерных программ Nona и Winclada. В результате получено 1 дерево длиной 135 шагов с индексами Ci 57, Ri 74 (Рис. 7). В этой кладограмме синапоморфии признаков развития скелета поддерживают наличие трех подсемейств *Nototheniinae*, *Trematominae* и *Pleuragramminae*. Использование признаков развития скелета при реконструкции филогении *Nototheniidae* позволило получить одно дерево и сократить число используемых признаков.

Можно отметить, что использование онтогенетических последовательностей в качестве самостоятельных признаков при реконструкции филогении еще двух семейств нототениевидных рыб – *Bathydraconidae* и *Channichthyidae*, а также группы подотрядов *Blennioidei* s.l. способствовали не только возрастанию стабильности представлений о родственных отношениях *Bathydraconidae* и *Channichthyidae*, но и подтвердили необходимость повышения таксономического статуса *Parachaenichthyinae* в *Bathydraconidae* до уровня подсемейства (Воскобойникова 2010б). В подотряде *Notothenioidei* было предложено повысить таксономический ранг семейства *Bovichtidae* до надсемейственного (*Bovichtioidea*), при этом остальные семейства подотряда объединить в надсемейство *Notothenioidea*. Последняя таксономическая процедура в настоящее время признана и другими авторами (Eastman 2006; Federico et al. 2006; Eastman and Lannoo 2007).

В заключении можно отметить, что признаки развития могут быть с успехом применены и при

картировании морфологическими признаками филогенетических реконструкций, полученных с использованием молекулярных признаков. К данному выводу пришел Рож (Roje 2010), объединивший в исследовании родственных отношений рыб семейства *Pleuronectidae* данные личиночной морфологии и генных последовательностей. Он указывает, что среди ограниченного числа личиночных признаков, положенных на кладограмму, почти все они представили дополнительную поддержку полученной филогении. Таким образом, исследования преобразований морфологических структур на ранних стадиях онтогенеза до настоящего времени представляют собой важный инструмент систематики.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Моя искренняя благодарность сотрудникам ЗИН РАН А.О. Аверьянову, А.В. Бочкову, А.В. Балушкину и Е.П. Ворониной за обсуждение и ценные замечания во время подготовки рукописи, позволившие сделать изложение более логичным и содержательным. Работа поддержана Подпрограммой ФЦНТП «Изучение и исследование Антарктики» (проект «Проведение комплексного исследования антарктической биоты»).

## ЛИТЕРАТУРА

- Балушкин А.В. 1976.** Краткая ревизия нототений (*Notothenia* Richardson и близкие роды) из сем. *Nototheniidae*. В кн. В.М. Коровина (ред.). Зоогеография и систематика рыб. Зоологический институт АН СССР, Ленинград: 113–117.
- Балушкин А.В. 1982.** Классификация трематомовых рыб Антарктики // Тезисы докладов конференции. «Биология шельфовых зон Мирового океана». Дальневосточный научный центр АН СССР, Владивосток. 2: 9–10.
- Балушкин А.В. 1984.** Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 141 с.
- Балушкин А.В. и Воскобойникова О.С. 1979.** Об особенностях висцерального скелета нототениевых рыб. *Биология Моря*, 5: 70–77.
- Воскобойникова О.С. 1980.** Висцеральный скелет представителей рода *Trematomus* Boulenger (*Nototheniidae*). *Вопросы ихтиологии*, 20(5): 859–865.
- Воскобойникова О.С. 1986** Эволюционные преобразования висцерального скелета и вопрос филогении нототениевых рыб (*Nototheniidae*). *Труды Зоологического института АН СССР*, 153: С. 46–66.

- Воскобойникова О.С. 2010 а.** Об использовании критерия онтогенетического предшествования на примере развития скелета нототениевидных рыб. *Труды Зоологического института*, **314(4)**: 387–404.
- Воскобойникова О.С. 2010б.** Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб. Наука, Санкт-Петербург, 318 с.
- Дондуа А.К. 2005.** Биология развития. Т. 1. Санкт-Петербургский университет, Санкт-Петербург: 295 с.
- Мамкаев Ю.В. 1996.** Морфологические механизмы систематизации биоразнообразия. Журнал общей биологии, **57(2)**: 40–51.
- Мартынов А.В. 2011.** Онтогенетическая систематика и новая модель эволюции Bilateria. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 286 с.
- Мирзоян Э.Н. 1963.** Индивидуальное развитие и эволюция. Издательство АН СССР, Москва, 275 с.
- Северцов А.Н. 1939.** Морфологические закономерности эволюции. Академия Наук СССР, Москва – Ленинград, 610 с.
- Ahlstrom E.H., Amaoka K., Hensley D.A., Moser H.G. and Sumida B.Y. 1984.** Pleuronectiformes: development. In: Moser H. G., Richards W. J., Cohen D. M. et al., eds. *Ontogeny and Systematics of Fish. American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence: 640–670.
- Andersen N.C. 1984.** Genera and subfamilies of the family Nototheniidae (Pisces, Perciformes) from the Antarctic and Subantarctic. *Steenstrupia*, **10(1)**: 1–34.
- Andersen N.C., Hureau J.-C. 1979.** Proposition pour une nouvelle classification des Nototheniinae (Pisces, Perciformes, Nototheniidae). *Cybiurn*, **3(6)**: 47–53.
- Arratia G. 2004.** Ontogeny and phylogeny of teleosts with special reference to cypriniforms. *Estonian Marine Institute Report Series*, **12**: 99.
- Baer K.E. 1828.** Über Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion. 1, xxii + 271; 2, 315. Bornträger, Königsberg.
- Baldwin C.C. 1990** Morphology of the larvae of American Anthiinae (Teleostei: Serranidae), with comments on relationships within the subfamily. *Copeia*, **4**: 913–955.
- Balushkin A.V. 2000.** Morphology, classification, and evolution of notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes). *Journal of Ichthyology*, **40(S1)**: S74–S109.
- Collette B.B., McGowen G.E., Parin N.V., and Mito S. 1984.** Beloniformes: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, , 335–354.
- Collette B. B., Ollette B. B., Potthoff T., Richards W.J., Ueyanagi S., Russo J. L. and Nishikawa Y. 1984.** Scombroidei: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 591–620.
- De Beer G.R. 1930.** Embryology and evolution. Clarendon, Oxford, 116 p.
- De Beer G.R. 1958.** Embryos and ancestors. Clarendon, Oxford, 197 p.
- De Queiroz K. 1985.** The Ontogenetic Method for Determining Character Polarity and its Relevance to Phylogenetic Systematics. *Systematic Zoology*, **34(3)**: 280–299.
- Eastman J.T. 2006.** Aspects of the morphology of phylogenetically basal bovichtid fishes of the Antarctic suborder Notothenioidei (Perciformes). *Polar Biology*, **29**: 754–763.
- Eastman J.T. and M.J. Lannoo. 2007.** Brain and sense organ anatomy and histology of two species of phylogenetically basal non-Antarctic thornfishes of the Antarctic suborder Notothenioidei (Perciformes: Bovichtidae). *Journal of Morphology*, **268**: 485–503.
- Mazzei F., Ghigliotti L., Lecointre G., Ozouf-Costaz C, Coutanceau J-C., Detrich HW III, Pisano E Ozouf-Costaz C, Coutanceau J-C., Detrich HW III, Pisano E. 2006.** Karyotypes of basal lineages in notothenioid fishes: the genus *Bovichtus*. *Polar Biology*, **29(12)**: 1071–1076.
- Fahay M.P. and Nielsen J.G. 2003.** Ontogenetic evidence supporting a relationship between *Brotulotaenia* and *Lamprogrammus* (Ophidiiformes: Ophidiidae) based on the morphology of exterilium and rubaniform larvae. *Ichthyological Research*, **50**: 209–220.
- Ford E.B. and Huxley J.S. 1927.** Mendelian genes and rates of development in *Gammarus chevreuxi*. *British Journal of Experimental Biology*, **5**: 112–134.
- Gegenbaur C. 1898.** Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1. Engelmann, Leipzig, 978.
- Goldschmidt R. 1938.** Physiological genetics. McGraw-Hill, New York, 375.
- Gould S.J. 1977.** Ontogeny and phylogeny. Belknap. Cambridge. P. 1–501.
- Haeckel E. 1866.** Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. 1, xxxii + 574; 2, cxi + 462. Verlag von Georg Reimer, Berlin.
- Haeckel E. 1874.** Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. Bd. 2, 473. Engelmann, Leipzig.
- Hennig W. 1966.** Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, 263.
- Hennig W. 1982.** Phylogenetische systematik. Paul Parey Verlag, Berlin & Hamburg, 246.
- Horn M.H. 1984.** Stromateoidei: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen

- D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 620–628.
- Imamura, I. and Yabe, M. 2002.** Demise of the Scorpaeniformes (Actinopterygii: Percomorpha): an alternative phylogenetic hypothesis. *Bulletin of Fishery Society of Hokkaido University*, **53**: 107–128.
- Johnson R.K. 1984a.** Scopelarchidae: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 245–250.
- Johnson R.K. 1984b.** Evermannellidae: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 250–254.
- Johnson G.D. 1986.** Scombroid phylogeny: an alternative hypothesis. *Bulletin of marine science*, **39**(1): 1–41.
- Kluge A.G. and Strauss R.E. 1985.** Ontogeny and systematics. *Annual Reviews of Ecological Systematics*, **16**: 247–268.
- Lundberg J.G. 1973.** More on primitiveness, higher level phylogenies and ontogenetic transformations. *Systematic Zoology*, **22**(3):327–329.
- Mabee P.M. 1993.** Phylogenetic interpretation of ontogenetic change: sorting out the actual and artefactual in an empirical case study of centrarchid fishes. *Zoological Journal of Linnean Society*, **107**: 175–291.
- McNamara K.J. 1986.** A guide to the nomenclature of heterochrony. *Journal of Paleontology*, **60**(1): 4–13.
- Mooi R.D., Winterbottom R. and Burrige M. 1990.** Egg surface morphology, development and evolution in the Congrogadinae (Pisces, Perciformes, Pseudochromidae). *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 923–934.
- Morgan T.H. 1934.** Embryology and genetics. Columbia University Press, New York. 258.
- Nelson G. 1973.** Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Systematic Zoology*, **22**: 344–359.
- Nelson G. 1978.** Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology*, **27**(3): 324–345.
- Ontogeny and Systematics. 1984.** Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 1–760.
- Paxton J.R., Ahlstrom E.H. and Moser H.G. 1984.** Myctophidae: Relationships. In “Ontogeny and Systematics of Fishes”. H.G. Moser, Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 239–244.
- Pietsch T.W. 1984.** Lophiiformes: Development and relationships. In “Ontogeny and Systematics of Fishes”. H.G. Moser, Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 320–325.
- Roje D.M. 2010.** Incorporating molecular phylogenetics with larval morphology while mitigating the effects of substitution saturation on phylogeny estimation: A new hypothesis of relationships for the flatfish family Pleuronectidae (Percomorpha: Pleuronectiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**: 586–600.
- Russo J.L. 1983.** Interrelationships of the gempylid fishes (Teleostei, Scombroidei). Unpubl. Ph.D. Dissertation, George Washington University, Washington, 248 pp.
- Sanchez S., Dettai A., Bonillo C., Ozouf-Costaz C., Detrich H.W. and Lecointre G. 2007.** Molecular and morphological phylogenies of the Antarctic teleostean family Nototheniidae, with emphasis on the Trematominae. *Polar Biology*, **30**(3): 155–166.
- Shubin, N., C. Tabin, and S. Carroll. 1997.** Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature*, **388**: 639–648.
- Sordino P. and Duboul D. 1996.** A molecular approach to the evolution of vertebrate paired appendages. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 114–119.
- Wiley E.O. and Johnson G.D. 2009.** A teleost classification based on monophyletic groups. In: J.S. Nelson, H.-P. Schultze and M.V.H. Wilson (eds.). Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 123–182.
- Williams D.M., R.W. Scotland, and S. Blackmore. 1990.** Is There a Direct Ontogenetic Criterion in Systematics? *Biological Journal of the Linnean Society*, **39**: 99–108.