II-58

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

МОРФОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том XLVI

МОРФОЛОГИЯ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД · 1968

Главный редактор
Директор Зоологического института АН СССР
академик *Б. Е. Быховский*

Редакционная коллегия:
М. Н. Дубинина, А. И. Иванов, И. М. Лихарев,
Г. С. Медведев, А. Н. Световидов

Редактор тома *В. М. Коровина*

2-10-6
278-68 (II)

П 60448
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

В этом сборнике помещены статьи сотрудников двух лабораторий Зоологического института АН СССР: лаборатории эмбриологии и лаборатории ихтиологии.

В статьях сотрудников лаборатории эмбриологии — Н. С. Лебедкиной, Е. Д. Регель и А. С. Северцова — публикуются данные по развитию, строению и функциональным особенностям черепа амфибий, которые анализируются в связи с вопросом происхождения наземных позвоночных.

В статьях, представленных лабораторией ихтиологии, излагаются материалы по строению скелета, наджаберного органа и кишечника костистых рыб.

В работе Е. Д. Регель дано описание развития осевого хрящевого черепа и верхнего отдела челюстной дуги у одного из самых примитивных видов хвостатых амфибий — лягушкозуба (*Ranodon sibiricus*), — ранее совершенно не изученного. Проведено сравнение развития хрящевого черепа лягушкозуба с развитием хондрокраниума у исследованного ранее другого представителя того же семейства — углозуба (*Hynobius keyserlingii*). В развитии хрящевого черепа лягушкозуба установлен ряд древних черт строения, унаследованных от кистеперых рыб. Прослежены пути преобразования в укреплении первичной челюсти на осевом черепе. Обнаружены следы метамерии в межушной области черепа и следы бранхиомерии в предчелюстном сегменте.

В статье Н. С. Лебедкиной приведены материалы по развитию челюстных костей и костей крыши черепа у личинок хвостатых амфибий. Работа была выполнена с использованием методики щелевых линий и прижизненной окраски растущих костей ализарином. Автор рассматривает вопрос о преобразовании строения крыши черепа наземных позвоночных по сравнению с кистеперыми рыбами в связи с возникновением у *Tetrapoda* своеобразной системы укрепления челюстных костей и передачи давления от них на кости крыши черепа. Н. С. Лебедкиной удалось обнаружить добавочные центры окостенения, свидетельствующие о сложной природе костей переднего отдела крыши черепа, и установить причины редукции этих костей в процессе эволюции амфибий.

В статье А. С. Северцова разбирается строение, развитие и функция гиобранхиального аппарата — его мускулатуры и скелета — у 9 видов хвостатых амфибий. Прослеживается эволюция механизма захватывания пищи на основании сравнения гиобранхиального аппарата личинок хвостатых амфибий и гулярного аппарата кистеперых рыб.

Выяснено, что эволюция гиобранхиального аппарата шла путем редукции его элементов, что связано с утратой жаберными дугами функции дыхания. Установлено наличие эмбриоадаптаций, эволюция которых происходила по способу филэмбриогенезов.

Г. Х. Шапошникова провела детальное остеологическое исследование сигов из различных водоемов СССР. На основании полученного материала ею составлена новая схема *р. Coregonus*. В работе даются остеологические характеристики 11 видов сигов, подавляющее большинство которых имеет серьезное промысловое значение. Кроме того, Г. Х. Шапошниковой составлена определительная таблица видов *р. Coregonus*, и это ценно не только для науки, но и для практики.

А. Н. Световидовым и Т. А. Скворцовой изучено строение наджаберного органа у родов и видов, а также некоторых подвидов сельдевых рыб СССР. Выяснена зависимость степени развития его от числа жаберных тычинок и состава пищи. Установлено также, что степень сложности строения наджаберного органа изменяется параллельно изменению комплекса морфологических особенностей, положенных в основу систематизации семейства сельдевых.

В статье Н. Е. Васильевой[1] и В. М. Коровиной выясняется обусловленность тонкой структуры средней кишки костистых рыб филогенетическими и экологическими факторами. В результате исследования показано, что у безжелудочных рыб (карп, карась) наблюдаются бо́льшие различия в гистологическом строении средней кишки в зависимости от характера пищи, чем у рыб, обладающих желудком (корюшковые, лососевые). Функциональная изменчивость кишечного эпителия у рыб с примитивным строением кишечной стенки (карповые, корюшковые) значительно шире, чем у рыб, стенка кишки которых более сложно дифференцирована (лососевые).

---

[1] Кафедра гистологии I Медицинского института им. И. П. Павлова в Ленинграде.

Е. Д. Регель

РАЗВИТИЕ ОСЕВОГО ХРЯЩЕВОГО ЧЕРЕПА И ЕГО СВЯЗЕЙ С ВЕРХНИМ ОТДЕЛОМ ЧЕЛЮСТНОЙ ДУГИ У RANODON SIBIRICUS (HYNOBIIDAE, AMPHIBIA)

E. D. Regel

THE DEVELOPMENT OF THE CARTILAGINOUS NEUROCRANIUM AND ITS CONNECTION WITH THE UPPER PART OF MANDIBULAR ARCH IN SIBIRIAN SALAMANDER RANODON SIBIRICUS (HYNOBIIDAE, AMPHIBIA)

ВВЕДЕНИЕ

Для выяснения начальных этапов ранней эволюции наземных позвоночных животных особенно интересны низшие представители современных хвостатых амфибий из сем. *Hynobiidae*, сохранившие ряд примитивных признаков (Dunn, 1923; Шмальгаузен, 1956а, 1956б, 1958, 1964а, 1964б). К этому семейству относится пять родов: *Pachypalaminus*, *Hynobius*, *Onychodactylus*, *Ranodon* и *Batrachuperus*. Центральный и, очевидно, исходный для всего семейства род — *Hynobius* — объединяет 18 видов; остальные роды включают от одного до шести видов (Dunn, 1923; Терентьев, 1961). Наиболее изученным в эмбриональном отношении можно считать род *Hynobius*, но и о нем в литературе имеются лишь неполные данные о развитии нескольких видов. Основными объектами исследований были три вида: *H. nebulosus*, *H. retardatus* и *H. keyserlingii*. Однако, как правило, исследования проводились на разрозненном случайном материале. Так, Фокс (Fox, 1957, 1959) описал развитие хрящевого черепа, нервов и сосудов головы у пяти личинок *H. nebulosus* и двух личинок *H. retardatus*. Он нашел примитивные признаки: затылочный гребень, затылочный нерв [n. hypoglossus] и отверстие для брюшного корешка этого нерва, определяющего границу между предзатылочной и затылочной дугами. Развитие ушной капсулы у *H. nebulosus* изучено Окайима (Okajima, 1911а, 1911б). Хрящевой череп и мускулатуру у *H. nebulosus* и других хвостатых амфибий в связи с вопросами возникновения аутостилии изучал Эджворт (Edgeworth, 1923, 1925, 1935).

Развитие хрящевого черепа *Onychodactylus japonicus* (наиболее изученного из двух видов рода *Onychodactylus*) и, в частности, обонятельной и слуховой капсул, а также связей нёбно-квадратного хряща с осевым черепом описано в работах Чанга (Chung, 1931), Окайима (Okajima, 1908), Окутоми (Okutomi, 1936), Райке (Ryke, 1950) и др.

В литературе имеются сведения о строении черепа взрослых *R. sibiricus* (Wiedersheim, 1877; Stadtmüller, 1936). Н. С. Лебедкина (1964) кратко описала образование некоторых элементов хрящевого черепа у этого вида

в связи с изучением развития покровных костей основания черепа у *Hynobiidae*.

В исследованиях И. И. Шмальгаузена (1953а, 1953б, 1956а, 1956б, 1957а, 1957б, 1958 и др.), проведенных на представителях семейства *Hynobiidae*, были описаны примитивные особенности, сближающие их с кистеперыми рыбами и присущие современным рыбам: 1) у личинок *R. sibiricus* имеется рудимент четвертой жабры; 2) у *R. sibiricus* и *Hynobius keyserlingii* сохраняется почти полная гиоидная дуга с характерными для рыб соединениями ее с осевым черепом; 3) в артериальной системе головы у этих видов развивается a. hyoidea, снабжающая m. depressor mandibulae, и сохранилась полная челюстная дуга аорты и самостоятельная орбитальная артерия, отходящая от a. carotis interna.

Настоящее исследование развития хрящевого черепа *R. sibiricus* представляет собой продолжение работ по развитию хрящевого черепа у представителей сем. *Hynobiidae*, предпринятых автором для выяснения родственных связей хвостатых амфибий с низшими позвоночными (Регель, 1961, 1962, 1964а, 1964б, 1966). В этих исследованиях было установлено, что в эмбриональном развитии *H. keyserlingii* выражены: 1) следы сегментации в хордальном отделе черепа в виде утолщений парахордалий, соответствующих основаниям трех дуг позвонков; 2) рудименты первого миотома в виде пучка мышечных волокон; 3) отверстия для нерва, соответствующего первому межушному сомиту; 4) хорошо развитый затылочный гребень с отверстием для затылочного нерва; 5) затылочный нерв. Столь ясно выраженные следы сегментации черепа отсутствуют даже в эмбриогенезе современных рыб (Bertmar, 1959; Fox, 1961, 1965).

У *H. keyserlingii* на ранних стадиях онтогенеза развивается proc. antoticus для причленения proc. ascendens нёбно-квадратного хряща, образуется канал под этим сочленением для прохождения ramus ophthalmicus profundus V, как у многих кистеперых рыб (Holmgren, Stensiö, 1936; Jarvik, 1954; Millot, Anthony, 1958, 1965), и возникают характерные для амфистилических черепов кистеперых рыб соединения переднего отдела нёбно-квадратного хряща с этмоидной областью.

Все эти факты свидетельствуют о большой примитивности *H. keyserlingii*. В его онтогенезе сохранились анцестральные черты, позволяющие выводить аутостилию хвостатых амфибий из амфистилии кистеперых рыб.

У *R. sibiricus* в онтогенезе проявляются более примитивные черты, чем у *H. keyserlingii*, так как он обладает более крупными, богатыми желтком яйцами и развитие его протекает медленнее. При этом у *R. sibiricus* лучше сохраняются закладки рудиментарных органов, которые при быстром течении онтогенеза либо совсем не успевают образоваться, либо так быстро резорбируются, что их не удается заметить. Так, например, у личинок *R. sibiricus* сохраняется рудимент 4-й наружной жабры, а кроме того, у них развивается рудиментарный m. stapedius и рудименты барабанной полости, характерные для стегоцефалов (Шмальгаузен, 1958).

Развитие хрящевого черепа *R. sibiricus* не изучено; между тем, есть основание полагать, что и в этой области у *R. sibiricus* могут быть найдены палингенетические признаки, не менее примитивные, чем у *H. keyserlingii*. Отсутствие работ по развитию хрящевого черепа *R. sibiricus* объясняется тем, что сбор материала по его развитию представляет значительные трудности, так как этот вид — эндемик Джунгарского Алатау.

Зоологический институт АН СССР предоставил возможность автору собрать большой материал по развитию *R. sibiricus*. Изучение развития хрящевого черепа показало, что и у этого вида в онтогенезе проявляются некоторые, гораздо более явственные примитивные признаки, чем у *H. keyserlingii*, что делает выводы наших предыдущих исследований

достовернее и дает возможность привести ряд доказательств в пользу происхождения низших наземных позвоночных от кистеперых рыб. Отдельные факты свидетельствуют о справедливости гипотезы монофилитического происхождения амфибий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Икра, личинки и взрослые *R. sibiricus* (рис. 1, *А*, *Б*, *В*) были собраны автором в 1957—1958 гг. в притоках речки Текели в горах Джунгарского Алатау на высоте 2.5—3 тысяч метров над ур. м. Часть материала была зафиксирована на месте, а другая доставлена в живом состоянии в Лабораторию эмбриологии Зоологического института, где продолжалась инкубация икры и выращивание личинок.

Последовательные стадии развития икры и личинок фиксировались жидкостями Буэна или Ценкера, окрашивались гемакальцием по Майеру или борным кармином с докрашиванием по Маллори. Материал проводился через спирты возрастающей крепости до бензола и заключался в парафин. Срезы изготавливались в поперечном, фронтальном и сагиттальном направлениях толщиной 10—15 мк. При исследовании микроскопических препаратов последовательных стадий развития личинок *R. sibiricus* применялся метод графических и пластических реконструкций.

В связи с отсутствием таблиц нормального развития для представителей сем. *Hynobiidae* при настоящем исследовании потребовалось установить стадии развития. В основу последних были положены черты формирования хрящевого черепа от конца эмбрионального развития до его дефинитивного состояния. Таких стадий было установлено 12. Всего было исследовано 124 серии микроскопических препаратов нормального развития *R. sibiricus*, распределение которых по стадиям развития дано в таблице.

Путем вскрытия взрослых животных исследованы представители трех видов сем. *Hynobiidae*: *Hynobius keyserlingii* (восемь экземпляров от 70 до 98 мм длиной), *R. sibiricus* (шесть экземпляров от 98 до 220 мм длиной) и *Onychodactylus fischeri* (два экземпляра длиной 180 и 210 мм). Кроме того, для решения отдельных вопросов изучались микроскопические препараты, изготовленные из голов взрослых *Hynobius keyserlingii* (четыре серии), *Onychodactylus fischeri* (три серии), а также препараты нормального развития трех видов сем. *Salamandridae*: *Triturus vulgaris* (15 серий), *T. cristatus Karelini* (12 серий), *Pleurodeles waltlii* (18 серий). В целях сравнения развития черепа хвостатых и бесхвостых амфибий были исследованы микроскопические препараты по нормальному развитию *Rana esculenta* (40 серий), *R. temporaria* (18 серий) и *Xenopus laevis* (14 серий).

Все препараты изготовлены в Лаборатории эмбриологии Зоологического института АН СССР лаборантами Т. П. Антипенковой и С. М. Эпштейн, которым, пользуясь случаем, я выражаю глубокую благодарность.

В тексте и на рисунках приняты следующие условные обозначения:

a	— жировая ткань	*ch*	— хорда
ab 1—4	— промежуточные корешки отводящего нерва	*cho*	— хоана
		cin	— межносовая полость
ac	— a. cerebralis	*cM*	— cartilago Meckeli
aci	— a. carotis interna	*cn*	— обонятельная капсула
acr	— a. centralis retina	*cond*	— condylus occipitalis
ad	— aorta dorsalis	*cpf*	— com. praefacialis
amd	— a. quadrato-mandibularis	*cpp*	— com. postpalatina
		crocc	— затылочный гребень
ao	— a. ophthalmica	*crs*	— crista sellaris
aocc	— arcus occipitalis	*crt*	— crista trabecularis
aor	— a. orbitalis	*ctr*	— cornu trabeculae
apocc	— arcus praeoccipitalis	*dl*	— слезно-носовой проток
artptl	— сочленовная поверхность	*dmx*	— закладка челюстного зуба
		dpl	— dermopalatinum
av	— a. vertebralis	*dpc*	— devisio praenasalis communis
bp	— базальная пластинка		
Brc I	— первая жаберная дуга	*ds*	— dorsum sellae
bs	— базисфеноид	*endm*	— эндомезенхимная закладка
cau	— ушная капсула		
cbcan	— com. basicapsularis anterior	*ent Br* I	— энтодермальный карман первой жаберной щели
cbcp	— com. basicapsularis posterior	*ent prsp*	— энтодермальный карман преспиракулярной щели
cbtr	— com. basitrabecularis		
ccup	— cartilago cupularis	*ent sp*	— энтодермальный карман спиракулярной щели
cet	— columna ethmoidalis		

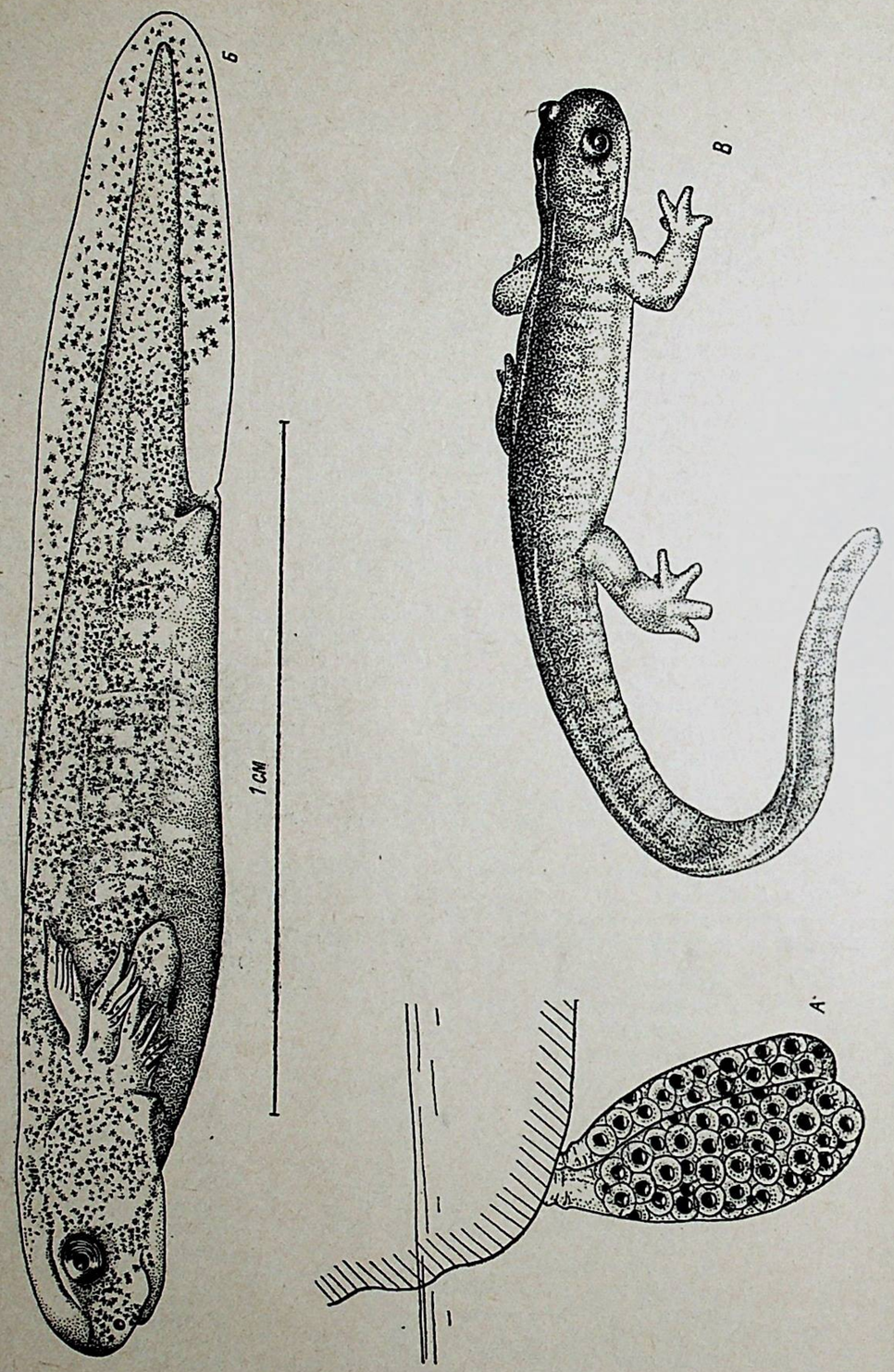


Рис. 1. Семиреченский тритон — *R. sibiricus* (*Hynobiidae, Urodela, Amphibia*).

А — мешки с икрой, недавно приклеенные самкой к камню в ручье, ($^2/_3$ н. в.) Б — личинка длиной 20.5 мм; *В* — взрослый — длиной 235 мм.

ep — эпителиальная крыша ротовой полости
Etsph — этмосфеноид
exo — exoccipitale
fa — fossa apicalis
faci — for. a. carotis interna
facr — for. a. centralis retina
famd — for. a. quadrato-mandibularis
fao — for. a. ophthalmica
fap — for. apicale
fbc — fissura basicapsularis
fch — fen. choanalis
fd — fen. dorsalis
fde — for. ductus endolymphaticus
fdp — for. ductus perilymphaticus
fenbc — fen. basicapsularis
f II, III, VI, VII, VIII — отверстия для зрительного, глазодвигательного, отводящего, лицевого и слухового нервов
fj — for. jugulare
fl — fen. lateralis
folf — for. olfactorium
fon — for. orbitonasale
fonl — for. orbitonasale laterale
fonm — for. orbitonasale mediale
fov — fen. ovalis
fp — for. prooticum
fr — frontale
frl — отверстие для веточки r. ophthalmicus profundus V
frop V — отверстие в pila antotica для r. ophthalmicus profundus V
frpal VII — отверстие для r. palatinus VII
fvp — for. v. pituitaria
f «Z» — отверстие для затылочного нерва
g V, VII, VIII, IX, X — ганглии тройничного, лицевого, слухового, языкоглоточного и блуждающего нервов
gimx — межчелюстная железа
grpt — углубление медиальной поверхности proc. paratemporalis
hchc — com. hypochordalis
hy — гиоид
hyp — гипофиз
i V — вырезка для выхода нервов: r. maxillaris, r. mandibularis V
inf — infundibulum
J — Якобсонов орган
l — латеральная связь птеригоидного отростка нёбно-квадратного хряща
la — lacrimale
lqhy — lig. quadrato-hyoideum
lqmx — lig. quadrato-maxillare
M — мезенхимный тяж — закладка птеригоидного отростка
mam — m. adductor mandibulae
mdm — m. depressor mandibulae
mes — мезенхима
mo — закладка глазных мышц
mp — мезенхимный пласт
mst — m. stapedius
mx — maxillare
my I, II, III — заушные миотомы
n — обонятельная плакода
n II, III, IV, VI — зрительный, глазодвигательный, блоковый и отводящий нервы
nar — наружная ноздря
nas — nasale
ns — обонятельный мешок
o — глаз
occ (*3*) — третье утолщение парахордалий — основание затылочной дуги
Ooc — отикоокципитальный отдел черепа
osph — orbitosphenoid
p — отросток на заднем крае предглазничного отростка
pa — proc. ascendens palatoquadrati
pal — закладка нёбной кости
pant — pila antotica
pao — proc. antorbitalis
par — parietale
pb — proc. balancer
pcha — передние парахордалии
pchpt — перихондрий птеригоидного отростка
pcht — перихондрий трабекулы
pin — planum internasale
plao — planum antorbitale
plcon — planum conchale
plpc — planum praecerebrale
plt — planum tectale
pmx — praemaxillare
pmxp — proc. maxillaris posterior
po — proc. oticus palatoquadrati
pocc — arcus praeoccipitalis
pocc (*2*) — второе утолщение парахордалий — основание предзатылочной дуги
poo — выступ ушной капсулы
ppocc (1) — первое утолщение парахордалий
ppt — proc. pterygoideus palatoquadrati
ppta — передний отдел птеригоидного отростка
pptp — задний отдел птеригоидного отростка
pq — нёбно-квадратный хрящ
pqaup — autopalatinum palatoquadrati
prant — proc. antoticus
prb — proc. basalis palatoquadrati
prbt — proc. basitrabecularis
prc — proc. cephalicus
prd — proc. dorsalis stapedis

prf — praefrontale
prhy — proc. hyoideus
pro — prooticum
prmp — медиальный отросток нёбной пластинки
prpn — proc. praenasalis
prpt — proc. paratemporalis
prv — proc. ventralis columellae
pt — pterygoideum
ptp — pterygopalatinum
ps — нёбный отросток Сейделя
psph — parasphenoideum
q — quadratum
qj — quadrato-jugale
rd «Z» — дорсальный корешок затылочного нерва
resh — recessus spiraculo-hyomandibularis
rhym VII — r. hyomandibularis VII
rmd V — r. mandibularis V
rmx V — r. maxillaris V
rop V — r. ophthalmicus profundus V
rpal VII — r. palatinus VII
rv «Z» — вентральный корешок затылочного нерва
s — stomodeum
sp — spiraculum
sq — squamosum
smx — septomaxillare
sn — solum nasi
st — stapes
tcin — tectum cavum internasale
tin — tectum internasale
tmp — taenia marginalis posterior
tr — trabecula
tra — передний отдел трабекулы
trp — задний отдел трабекулы
ts — tectum synoticum
v — vomer
v I — первый позвонок
vcl — vena capitis lateralis
vp — v. pituitaria
«Z» — затылочный нерв (n. hypoglossus)
1 — переднее утолщение парахордалий

РАЗВИТИЕ ХРЯЩЕВОГО ЧЕРЕПА R. SIBIRICUS

При описании стадий развития черепа для удобства изложения материала прехордальный и хордальный отделы рассматриваются отдельно, причем к прехордальному отделу относятся элементы, расположенные перед хордой, а к хордальному — части черепа, окружающие передний конец хорды и лежащие по бокам от нее.

Приводимые ниже стадии, в которых анализируется развитие хрящевого черепа *R. sibiricus*, можно разбить на три основные группы (табл. 1): к первой группе относятся стадии развития эмбриона до вылупления — особи от 13.5 до 15 мм длиной (стадии 1 и 2); ко второй группе относятся

Таблица 1

Распределение исследованного материала по стадиям развития

Периоды развития	Стадии развития хрящевого черепа	Общая длина тела (в мм) (от конца морды до конца хвоста)	Количество серий
Эмбрион	1	13.5—13.8	11
Личинка	2	14—15	14
	3	15—17	15
	4	18—20	11
	5	20—22	12
	6	22—25	10
	7	26—29	11
	8	29—36	10
	9	37—50	9
	10	45—59	6
Метаморфоз	11	60—75	8
Конец метаморфоза и взрослые животные	12	91—220	8

стадии развития личинок до метаморфоза — особи от 15 до 60 мм длиной (стадии от 3 до 10); и, наконец, третья группа включает стадии метаморфоза и взрослых животных — особи от 60 до 220 мм длиной (стадии 11 и 12). Такое неравномерное распределение стадий объясняется тем, что у эмбрионов длиной до 13.5 мм еще нет никаких следов скопления мезенхимы в местах закладок хрящевого черепа, а во время метаморфоза и у взрослых животных в основном идет редукция хрящевого черепа, замещающегося костной тканью.

Стадия 1 (длина эмбрионов от 13.5 до 13.8 мм)

Появляются первые закладки хрящевого черепа в виде скопления мезенхимных клеток.

Прехордальный отдел черепа. В связи с сильным изгибом переднего и промежуточного мозга мезенхимные закладки трабекул, лежащие вентро-латерально от переднего мозгового пузыря, располагаются под углом около 70° к продольной оси тела (за ось тела принимается хорда) (рис. 2, *A*, *ch*). Эктомезенхимная закладка переднего отдела трабекул, совершенно лишенная желточных зерен, располагается под зрительным нервом над эпителием ротового впячивания. Граница между передним отделом трабекулы и эндомезенхимной закладкой заднего отдела трабекулы pila antotica и глазных мышц видна совершенно отчетливо (рис. 3). В самой эндомезенхимной закладке разграничить элементы мышц и скелета трудно (рис. 2, *A*, *endm*). Каудальный конец этой закладки переходит в мезенхиму, окружающую передний конец хорды, т. е. в передние парахордалии.

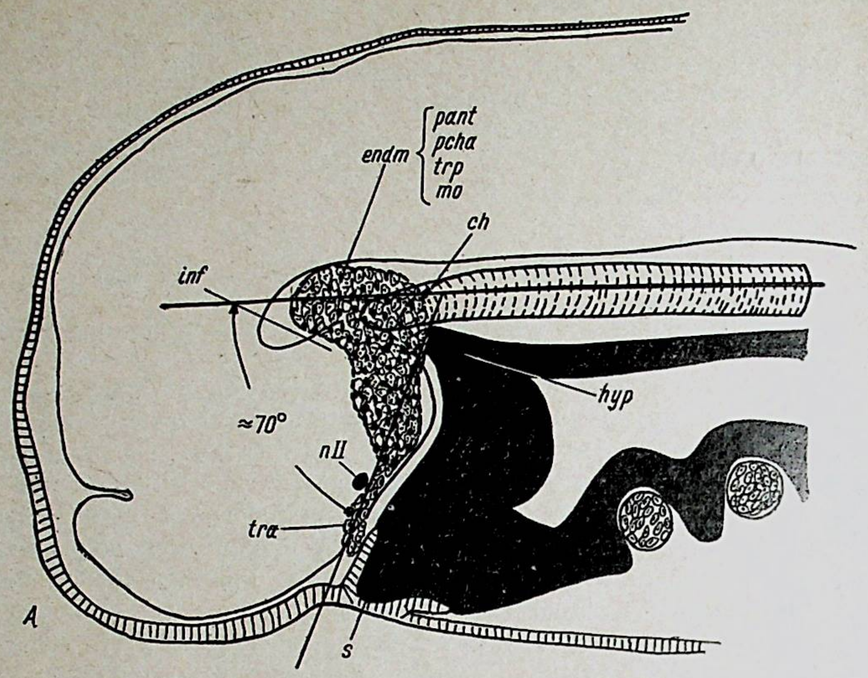
Хордальный отдел черепа. Передний конец хорды, забитый желтком, заходит далеко вперед в связи с изгибом мозга (рис. 2, *A* и 4, *ch*) и лежит над воронкой мозга и закладкой гипофиза (карманом Ратке). Эндомезенхимные клетки закладки передних парахордалий спереди лежат на воронке, подстилая передний конец хорды, а латерально спереди переходят в закладку pila antotica. Сверху хорда остается свободной, а по бокам, в каудальном направлении, хорда покрыта эндомезенхимной закладкой передних парахордалий. Между хордой и слуховыми пузырьками в межушной области расположен мезенхимный синцитий — закладка средней части парахордалий и базикапсулярных комиссур. Под слуховыми пузырьками наблюдается более плотное скопление мезенхимы — будущее дно ушной капсулы.

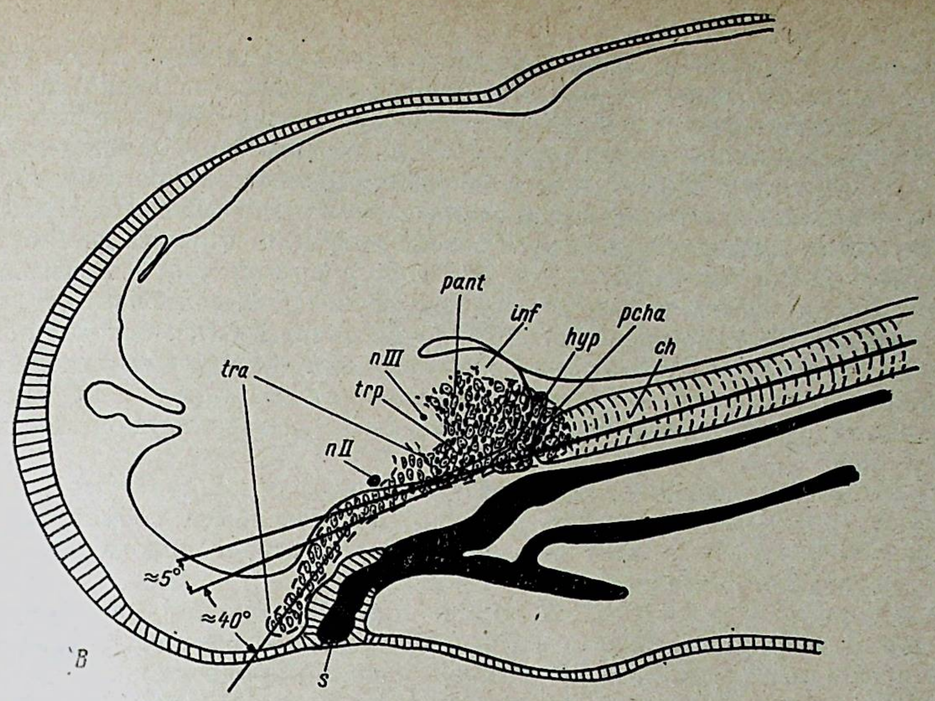
Вблизи заушных миотомов количество скелетогенной мезенхимы совершенно ничтожно. Второй и третий заушные миотомы развиты еще слабо, передняя их граница лежит за пределами межушной области. Миотомы у *R. sibiricus* отделены от хорды слоем мезенхимных клеток. Слуховые пузырьки окружены тонким слоем мезенхимы, а в затылочной области определенных скоплений мезенхимы еще нет.

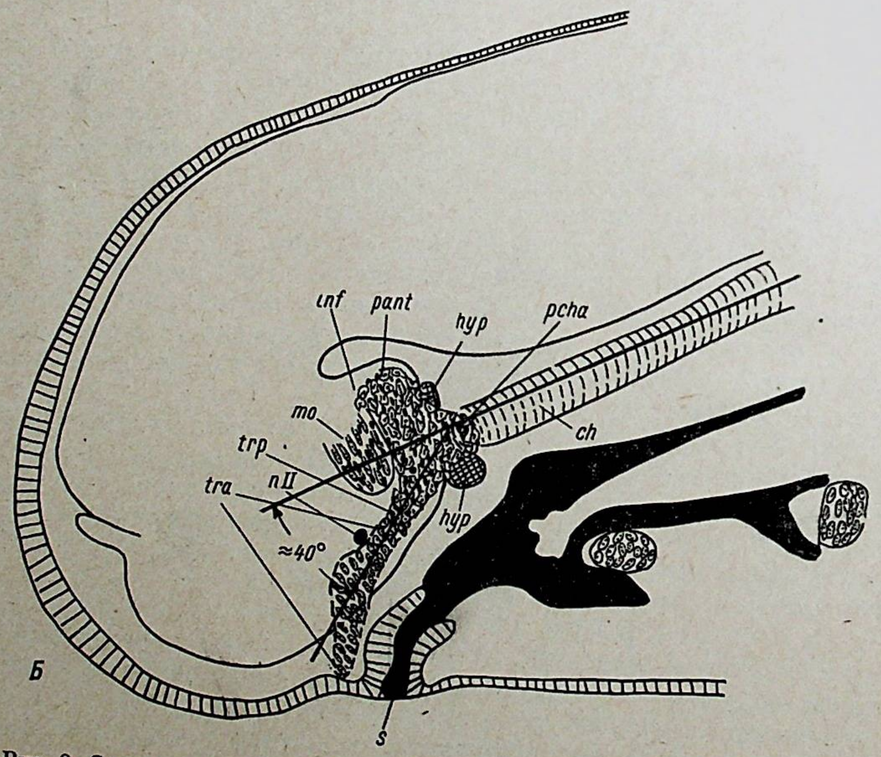
Нёбно-квадратный хрящ. На этой стадии в единой закладке челюстной дуги еще нет разделения на нёбно-квадратный хрящ и нижнюю челюсть — меккелев хрящ. Мезенхимная закладка челюстной дуги ограничена зачатками жевательной мускулатуры (спереди) и спиракулярного кармана (сзади). Никакого соединения закладки нёбно-квадратного хряща с осевым черепом нет.

Стадия 2 (длина эмбрионов от 14 до 15 мм)

Прехордальный отдел черепа. Закладки трабекул стали более компактными, в средней части трабекулы под зрительным нервом началась дифференцировка мезенхимы в прохондральную ткань.







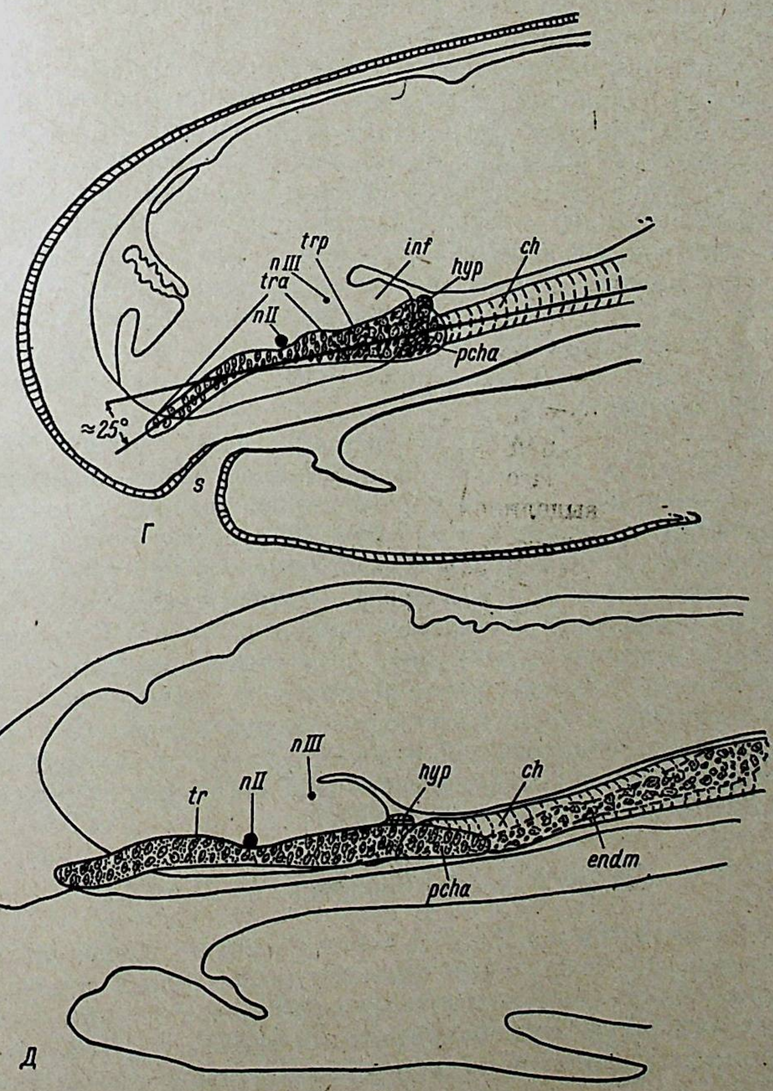


Рис. 2. Схемы постепенного выпрямления головы личинки *R. sibiricus* по сагиттальным срезам.

А — стадия 1 (длина эмбриона 13.5 мм); *Б* — стадия 2 (длина личинки 14 мм); *В* — стадия 3 (длина эмбриона 3.15 мм); *Г* — стадия 4 (длина личинки 19 мм); *Д* — стадия 5 (длина личинки 21 мм).

Рис. 2 (*продолжение*).

Граница между экто- и эндомезенхимой в трабекуле по-прежнему хорошо видна. Из массы эндомезенхимных клеток выделилась закладка глазных мышц, и теперь хорошо видно, что передний (эктомезенхимный) и задний (эндомезенхимный) отделы трабекулы представляют собой единое целое (рис. 5, *tra*, *trp*). Между глазом и боковой поверхностью промежуточного мозга появилась эктомезенхимная закладка crista trabeculae в виде пласта мезенхимных клеток над передним эктомезенхимным отделом трабекулы. Передние концы трабекул, связанные друг с другом слоем мезенхимы, разрастаются вперед и латерально под обонятельные мешки. К ним по передней поверхности мозговой оболочки направляются потоки мезенхимных клеток, представляющие собой закладки этмоидальных стержней (columnae ethmoidales). В связи с распрямлением мозга происходит уменьшение угла отклонения трабекулы от продольной оси тела приблизительно до 40° (рис. 2, *Б*).

Наблюдается возникновение предглазничных отростков (proc. antorbitales) (рис. 6, *А*, *Б*, *pao*) из мезенхимы, лежащей позади обонятельного мешка и хоаны и связанной с передним отделом птеригоидного отростка нёбно-квадратного хряща.

Хордальный отдел черепа. Происходит перемещение переднего конца хорды вниз и назад, обусловленное разрастанием и выпрямлением мозга (рис. 2, *Б*, *ch*). Теперь верхушка хорды упирается сзади в гипофиз, который на этой стадии уже не связан с глоткой, а воронка мозга отодвинулась вперед и вверх.

Парахордалии, являющиеся продолжением трабекул, позади гипофиза объединяются под хордой, а по бокам от нее суживаются в каудальном направлении и имеют вполне определенные очертания. Характерным для них на этой стадии является обилие желточных зерен в хрящевой ткани (рис. 2, *Б*, *pcha*). В межушной области по бокам от хорды лежит тонкий слой мезенхимных клеток и все пространство между хордой и слуховыми пузырьками заполнено редкой сетью мезенхимы. В затылочной области имеется мезенхимная закладка затылочных дуг по бокам от мозга. Заушные миотомы лежат свободно, не прилегая к хорде под мезенхимой будущей базальной пластинки. Сбоку и снизу от слуховых пузырьков мезенхимная закладка ушных капсул начала преобразовываться в прохондральную ткань.

Нёбно-квадратный хрящ. Из единого мезенхимного зачатка челюстной дуги еще не выделился нёбно-квадратный хрящ, однако началось образование его отростков, которые сближаются с осевым черепом. Так, будущий птеригоидный отросток в виде мезенхимного тяжа, идущего от передне-медиального края нёбно-квадратного хряща вперед, в этмоидную область черепа, прилегает к боковой поверхности трабекулы и связан с закладкой предглазничного отростка. Ушной отросток представлен мезенхимой, распространяющейся от дорсо-каудального конца зачатка нёбно-квадратного хряща по направлению к передне-боковой стороне слухового пузырька, и связан с мезенхимной закладкой stapes. Восходящий отросток заканчивается свободно между зачатками жевательной мускулатуры, pila antotica и ганглием тройничного нерва. Базальный отросток отсутствует.

Стадия 3 (длина личинок от 15 до 17 мм)

Прехордальный отдел черепа. Передние отделы трабекул, связанные между собой пластом мезенхимных клеток (зачатком межносовой пластинки), продолжают охрящевевать. Рога трабекул разрастаются латерально под обонятельными мешками и связаны потоками мезенхимных клеток как со стенкой устья наружной ноздри, так и со стенкой хоаны. Мезенхимная закладка этмоидальных стержней начала дифференцироваться в прохондральную ткань, но у некоторых исследованных личинок в ней имеются независимые центры охрящевения (рис. 7, *cet*). Спереди от рогов трабекул появились центры окостенения предчелюстных костей. (Стадия III развития костного черепа: Лебедкина, 1964).

Мезенхимная закладка предглазничного отростка начала дифференцироваться в прохондральную, причем этот процесс идет от медиального края, прилегающего к трабекуле. Этот край представляет собой передний отдел птеригоидного отростка, начавшего охрящевевать с переднего конца. Так же обстоит дело и у *Hynobius keyserlingii* (Регель, 1964б). Дальше в каудальном направлении закладка птеригоидного отростка остается еще мезенхимной.

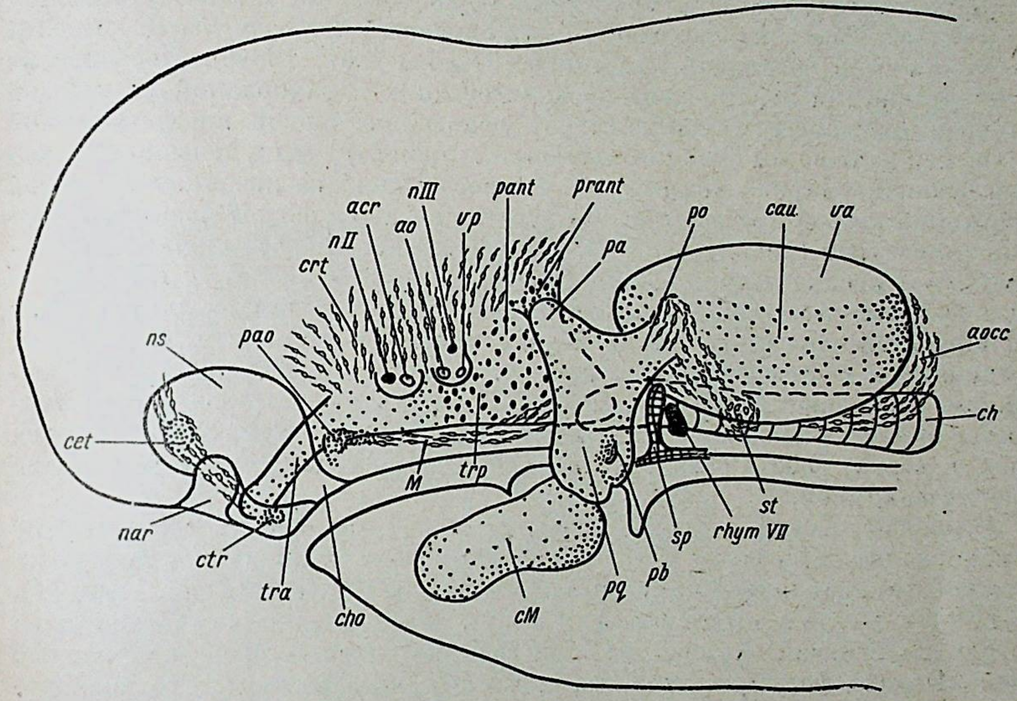


Рис. 7. Графическая реконструкция по сагиттальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 17 мм (стадия 3).

Формирование боковой стенки черепа происходит постепенно. Сначала охрящевевает вентральный ее край — сама трабекула, потом начинает постепенно охрящевевать и закладка трабекулярного гребня. На этой стадии в боковой стенке черепа начинают оформляться два отверстия для нервов и сосудов: переднее для зрительного нерва и art. centralis retinae и заднее для глазодвигательного нерва, art. ophthalmica и vena pituitaria. Первое отверстие расположено в эктомезенхимной области трабекулы, а второе в задней (эндомезенхимной) части боковой стенки черепа, которая на этой стадии превращается в прохондральную (рис. 7, *n II*, *n III*). Граница между указанными отделами трабекулы по-прежнему хорошо видна вследствие наличия большого количества желтка в задней части трабекулы (рис. 7, *trp*). Положение заднего отдела трабекулы по отношению к продольной оси тела изменилось и угол между ними составляет теперь около 5° (рис. 2, *В*, *trp*). Передняя часть трабекулы распрямляется медленно, и поэтому теперь сама трабекула оказывается изогнутой вентрально под обонятельные мешки с углом приблизительно 40° (рис. 2, *В*, *tra*). Изгиб находится спереди от границы эктои эндомезенхимных отделов трабекулы.

Хордальный отдел черепа. Передний отдел хорды опустился еще ниже, в то время как воронка мозга поднялась и стала теперь прилегать ко дну продолговатого мозга (рис. 2, *B*, *inf*). Конец хорды упирается в нижнюю часть гипофиза; передние парахордалии, лежащие по бокам от хорды и объединившиеся сначала на брюшной стороне, теперь соединяются дорсально тонким слоем прохондральной ткани. Располагаясь по бокам от переднего конца хорды, передние парахордалии суживаются в каудальном направлении и переходят в тонкий слой мезенхимной закладки среднего отдела парахордалий.

Впервые можно распознать мезенхимные закладки пары префациальных и двух пар базикапсулярных комиссур, сгустившихся из редкой сети мезенхимных клеток в межушной области. В местах связи базикапсулярных комиссур с парахордалиями образуются небольшие утолщения мезенхимы. Такие же утолщения были описаны у *H. keyserlingii*, как след сегментации в базальной пластинке (Регель, 1961, 1964б). Переднее из этих утолщений лежит сразу позади передних парахордалий на каждой стороне от хорды и соответствует основанию первой предзатылочной (или, как дальше мы будем ее именовать, «ушной») дуги и связано с передней базикапсулярной комиссурой. Второе утолщение представляет собой основание второй предзатылочной дуги и связано с задней базикапсулярной комиссурой (рис. 8, *ppocc* (*1*), *pocc* (*2*)). Основание затылочной дуги — третье утолщение парахордалий (рис. 8, *occ* (*3*)) — лежит у *R. sibiricus* за пределами межушной области. Мезенхимные зачатки затылочных дуг поднимаются дорсально и, изгибаясь вперед к слуховым пузырькам, соединяются с крышей ушных капсул. Началось преобразование мезенхимной закладки ушных капсул в прохондральную, которое распространяется от латеральной поверхности горизонтального полукружного канала вперед, вверх, вниз и назад. Медиальная стенка ушной капсулы остается еще мезенхимной.

Второй и третий заушные миотомы лежат по бокам от утолщений парахордалий. Передний край второго миотома заходит под закладку задней базикапсулярной комиссуры и к хорде не прилегает (рис. 8, *my II*).

Нёбно-квадратный хрящ. Из закладки челюстной дуги выделился и начал охрящевевать ее верхний отдел — нёбно-квадратный хрящ. Начала формироваться его связь с осевым черепом. Его восходящий отросток уже соприкасается с pila antotica. Происхождение и характер ткани этих двух образований очень различен (восходящий отросток эктомезенхимный, а pila antotica — эндомезенхимная), между ними имеется два слоя перихондрия, и поэтому их пока нельзя считать сросшимися. Передний конец птеригоидного отростка срастается с латеральной поверхностью трабекулы в этмоидной области и служит основанием закладке предглазничного отростка. Процесс охрящевения птеригоидного отростка начинается с его переднего отдела, а его остальная часть, вплоть до переднего края прохондрального нёбно-квадратного хряща, остается еще мезенхимной.

Ушной отросток связан с передней стенкой ушной капсулы потоком мезенхимных клеток, распространяющимся сбоку от ушной капсулы к закладке stapes. Позади нёбно-квадратного хряща *R. sibiricus* хорошо прослеживается образование спиракулярного выроста дорсальной поверхности энтодермальной стенки глотки (рис. 7, *sp*). Такой способ образования дорсального выроста стенки глотки весьма сходен с образованием барабанной полости у лягушек (Goette, 1875; Barry, 1956). Вентральный энтодермальный карман спиракулярной жаберной щели у хвостатых амфибий разрастается по направлению к эктодерме головы, где образуются небольшие утолщения. Однако встречи эктодермы и энтодермы не происходит, и щель не прорывается. Образование позади лежащих

К стр. 11



Рис. 3. Сагиттальный срез головы эмбриона *R. sibiricus* длиной 13.5 мм (стадия 1) в области закладки трабекулы. ×110.

К стр. 11

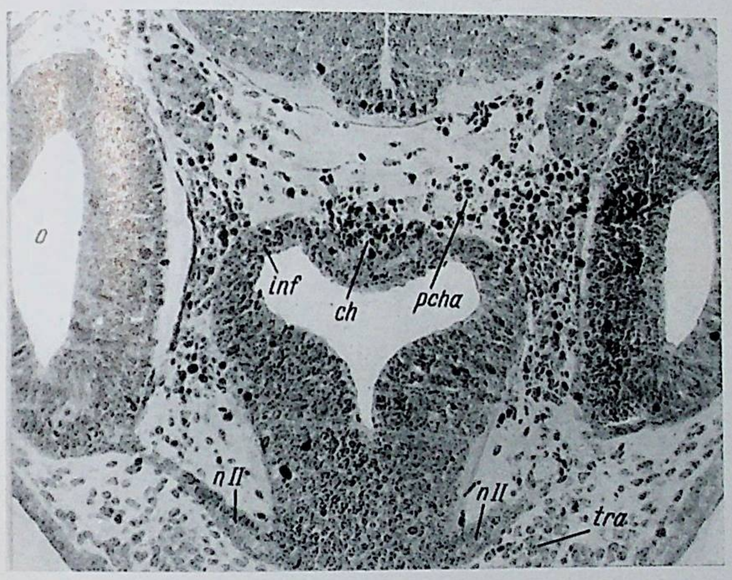


Рис. 4. Поперечный срез головы эмбриона *R. sibiricus* длиной 13.5 мм (стадия 1) в области воронки мозга и переднего конца хорды. ×110.

К стр. 14

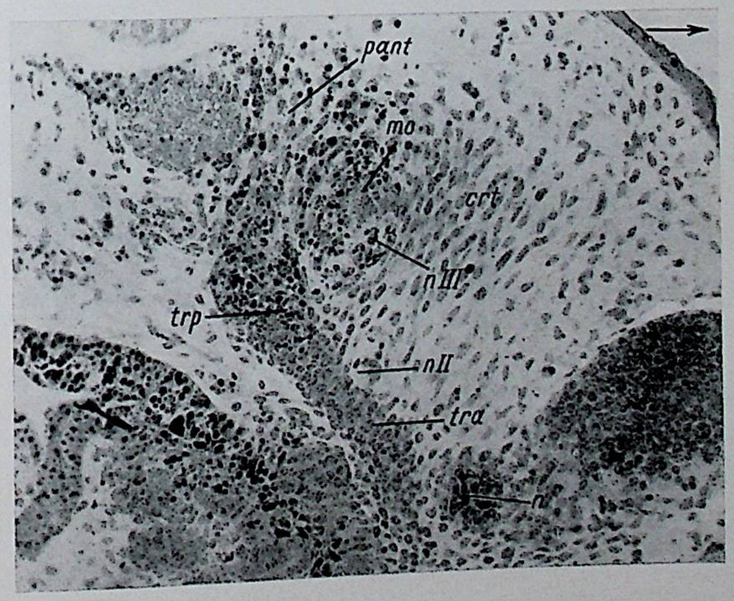


Рис. 5. Сагиттальный срез головы эмбриона *R. sibiricus* длиной 14 мм (стадия 2) в области закладки трабекулы. ×110.

К стр. 14



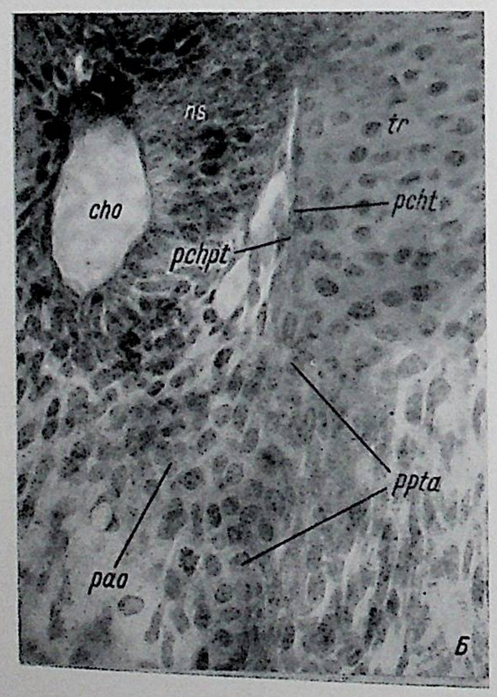


Рис. 6. Фронтальный разрез через голову эмбриона *R. sibiricus* длиной 15 мм (стадия 2).

А — ×110; *Б* — ×220 (увеличение участка, очерченного рамкой на *А*).

К стр. 17

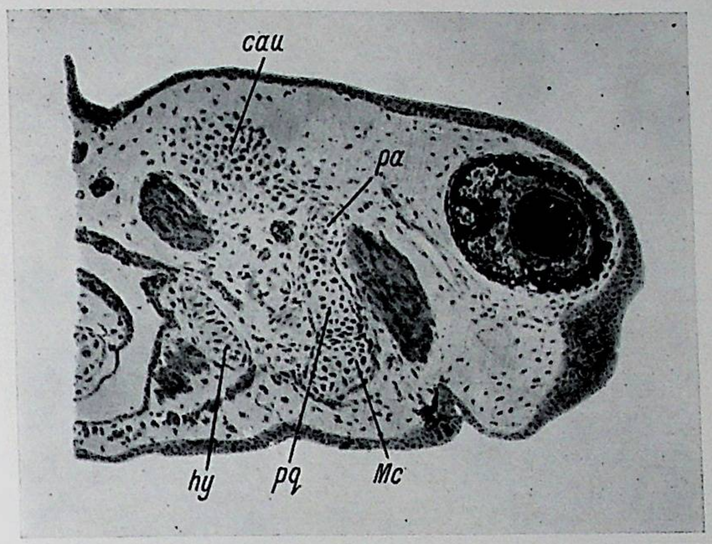


Рис. 9. Сагиттальный разрез головы личинки *R. sibiricus* длиной 17 мм (стадия 3) в области закладки челюстной дуги. ×50.

К стр. 19

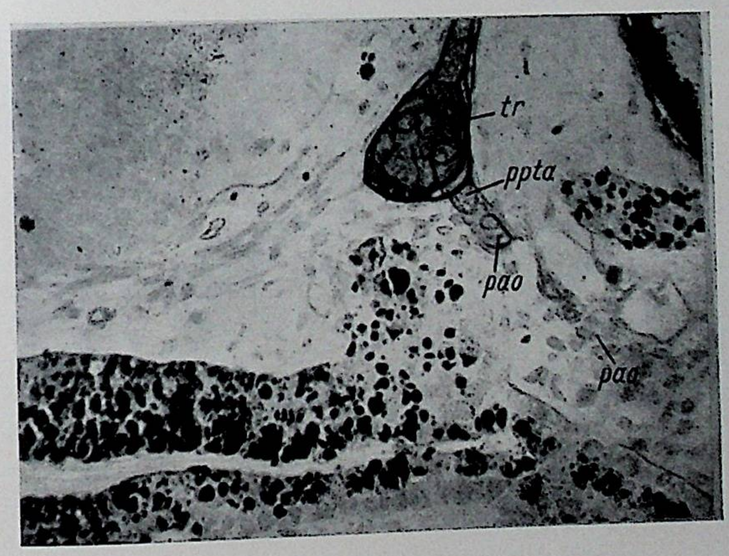
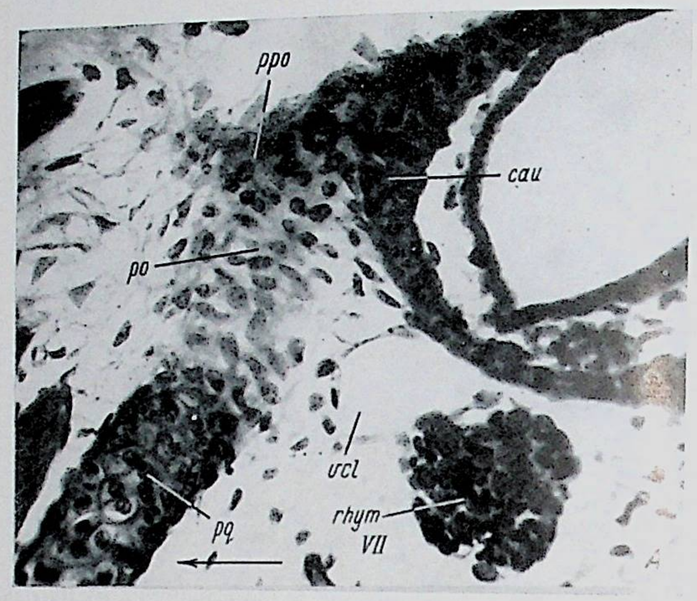


Рис. 13. Поперечный разрез головы личинки *R. sibiricus* длиной 19 мм (стадия 4) в области предглазничного отростка. ×110.

К стр. 19



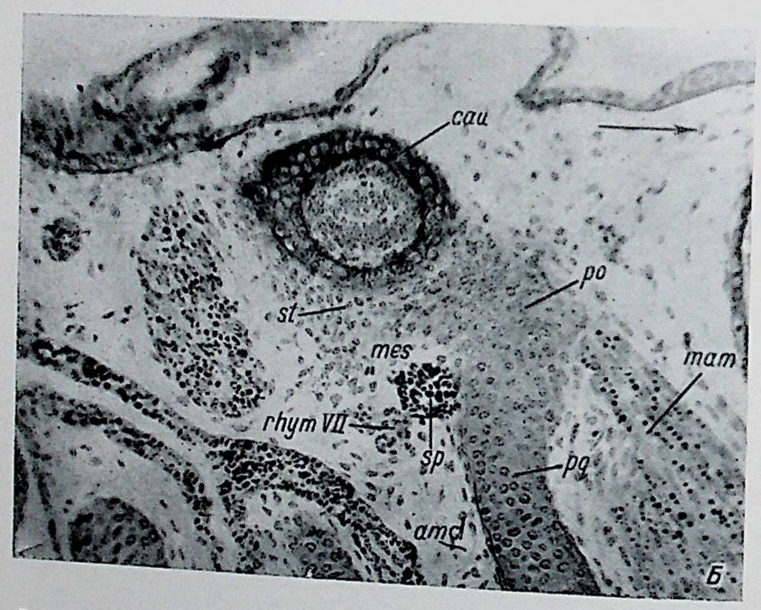


Рис. 12. Сагиттальные срезы головы личинки *R. sibiricus* длиной 19 мм (стадия 4).

А — образование выступа на ушной капсуле из дорсальной части закладки ушного отростка, ×220; *Б* — связь ушного отростка нёбно-квадратного хряща со stapes посредством мезенхимных клеток, ×110.

жаберных щелей происходит сходным образом, с той лишь разницей, что щели прорываются в углублениях между выростами наружных жабер (Регель, 1966).

Охрящевение нёбно-квадратного хряща, как правило, идет равномерно по всей закладке, но в некоторых случаях в закладке нёбно-квадратного

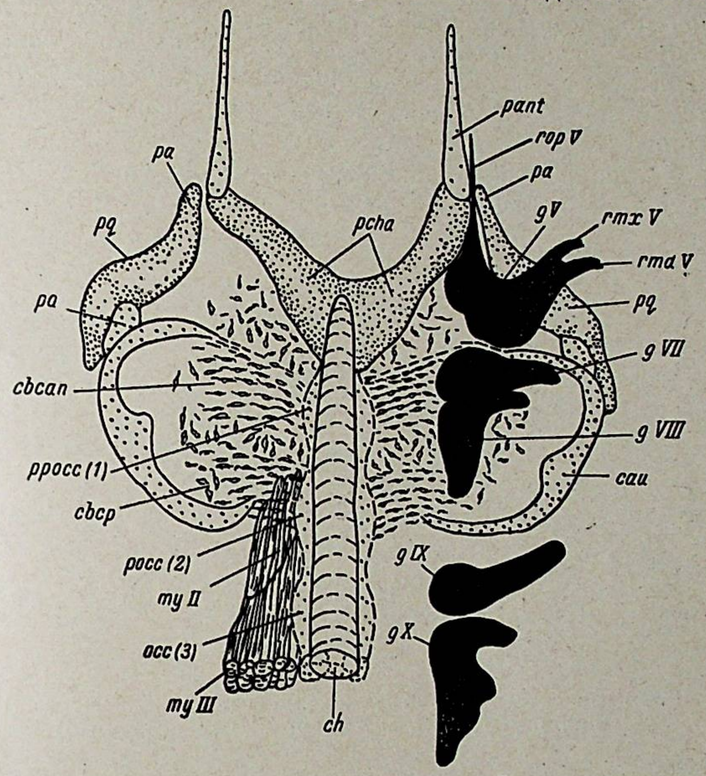


Рис. 8. Графическая реконструкция по фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 17 мм (стадия 3). Слева ганглии не изображены.

хряща наблюдается два центра охрящевения, подобно тому, как это имеет место у рыб при образовании глоточных элементов жаберных дуг (Северцов, 1928). Верхний центр охрящевения расположен в восходящем отростке нёбно-квадратного хряща (рис. 9, *pa*).

Базального соединения еще нет. На латеральной поверхности дистального конца нёбно-квадратного хряща развивается вырост, являющийся рудиментом proc. balancer (Рускониева крючка).

Стадия 4 (длина личинок от 18 до 20 мм)

Прехордальный отдел черепа. На медиальной поверхности трабекул началось охрящевение межносовой пластинки. Прохондральные этмоидальные стержни связаны с передними краями рогов трабекул; перед ними располагается мезенхима — закладка восходящих отростков предчелюстных костей, в которой появляются первые следы костной ткани. (Стадия III развития костного черепа: Лебедкина, 1964). Рога трабекул продолжают разрастаться латерально. Они в основном прохондральные, но их дистальные концы еще мезенхимные. Передние отделы трабекул образованы молодым хрящом (протохондральные).[1] Под ними в мезенхимной закладке сошника появляется кость.

[1] Этот термин используется (Schaffer, 1930) для обозначения промежуточной стадии развития хрящевой ткани между прохондральной стадией и дефинитивным хря-

п 60448
Центральная научная БИБЛИОТЕКА

Закладка предглазничного отростка преобразуется в прохондральную ткань. Передний конец птеригоидного отростка нёбно-квадратного хряща служит основанием предглазничному отростку, срастаясь с боковой поверхностью трабекулы.

Продолжается выпрямление переднего отдела черепа, вследствие чего задний отдел трабекулы приближается к продольной оси тела. Передний отдел трабекулы еще изогнут и образует небольшой угол около 25° (рис. 2, *Г*, *tra*). Место изгиба расположено впереди от зрительного нерва. Боковые стенки черепа преобразуются в хрящ, но в их эндомезенхимной части еще много желточных зерен.

В боковой стенке черепа полностью обособились два отверстия для нервов и сосудов. На дорсо-латеральной поверхности pila antotica образо-

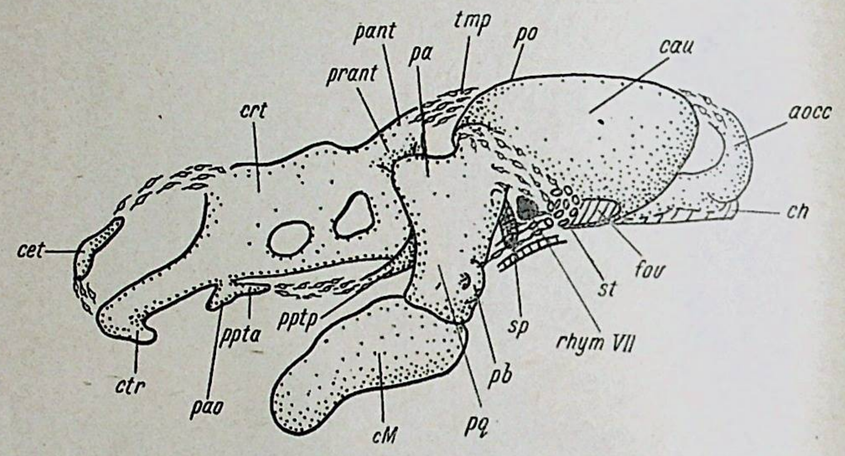


Рис. 10. Графическая реконструкция по сагиттальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 20 мм (стадия 4).

вался небольшой выступ, к которому подходит восходящий отросток нёбно-квадратного хряща (рис. 10, *prant*, *pa*). Мезенхима, связывающая pila antotica с крышей ушной капсулы, так называемая taenia marginalis posterior, еще не дифференцировалась в хрящ.

Хордальный отдел черепа. Образовалась crista sellaris (акрохордальный хрящ), связавшая передние парахордалии ростарально от хорды. Хрящ передних парахордалий отличается более высоким уровнем дифференциации от позади лежащих частей базальной пластинки, тогда как последние образованы еще прохондральной тканью с небольшим количеством основного вещества. Поэтому граница между ними четко обозначена. Мезенхимные закладки префациальных и базикапсулярных комиссур стали более компактными. Появилось скопление мезенхимы в местах будущих базитрабекулярных комиссур. Эта мезенхима расположена между наружным углом, образованным задним концом трабекул и передними парахордалиями, и передне-медиальным краем префациальной комиссуры над art. carotis interna, проходящей в черепную полость.

Все три утолщения парахордалий на этой стадии уже прохондральные; основания предзатылочной и затылочной дуг образуют базальную часть затылочного гребня, который начал разрастаться дорсально. Затылочный столбик (задний край затылочного гребня) связан с крышей ушной капсулы мезенхимным тяжем. Заушные миотомы разрослись и расположены теперь в межушной области. Мезенхима базикапсулярных комиссур покрывает

щом. Протохондральная стадия характеризуется относительно еще небольшим количеством основного вещества при наличии коллагена.

их не только сверху, но и подстилает их снизу. У одной личинки *R. sibiricus* были обнаружены рудименты первого заушного миотома в виде одиночных миобластических волокон, погруженных в мезенхиму передних базикапсулярных комиссур (рис. 11, *my* I).

Передняя базикапсулярная комиссура связана с дном ушной капсулы позади выхода r. palatinus VII под ампулами переднего и наружного полукружного каналов. Задняя базикапсулярная комиссура соединена с вентро-медиальным выростом заднего края хряща ушной капсулы. Между ними остается заполненное редкой сетью мезенхимных клеток пространство в средней части дна ушной капсулы, так называемое базикапсулярное окно (fen. basicapsularis). Это базикапсулярное окно переходит латерально в овальное, которое начинает вырисовываться на вентро-латеральной поверхности ушной капсулы, в связи с охрящевением ее стенки (рис. 10, *fov*).

Нёбно-квадратный хрящ. Верхний отдел челюстной дуги вступает в тесную связь с черепной коробкой. Восходящий отросток причленяется к proc. antoticus боковой стенки черепа над проходящим в глазницу r. ophthalmicus profundus V. Прохондральный ушной отросток срастается с передним углом боковой стенки ушной капсулы, причем в месте их соединения стенка ушной капсулы охрящевевает и образуется выступ за счет материала ушного отростка нёбно-квадратного хряща (рис. 12, *А*, *ppo*, *po*). Ушной отросток по-прежнему связан мезенхимой с закладкой stapes, которая охватывает боковую вену головы латерально (рис. 12, *Б*, *mst*), а вентро-медиально подходит к стенке ушной капсулы спереди от переднего края овального окна.

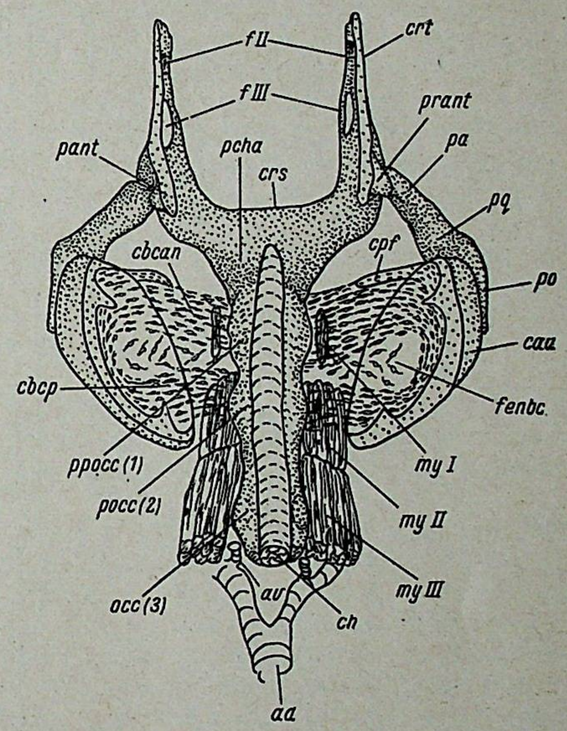


Рис. 11. Графическая реконструкция по фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 20 мм (стадия 4).

Передний конец птеригоидного отростка хотя и сросся с трабекулой, но граница между ними еще хорошо заметна, так как хрящ основания прохондрального предглазничного отростка более молодой и имеет меньше основного вещества между капсулами, чем хрящ трабекулы (рис. 13, *ppta*, *tr*). Мезенхимная закладка переднего отдела птеригоидного отростка приблизительно до уровня выхода зрительного нерва превратилась в прохондральную. Задний отдел птеригоидного отростка начал охрящевевать, разрастаясь вперед по мезенхимному тяжу от передне-медиального края нёбно-квадратного хряща. У личинки *R. sibiricus* на этой стадии было прослежено образование рудиментарного энтодермального кармана переднего отдела глотки — рудимента преспиракулярной висцеральной щели (Регель, 1966). Этот карман расположен впереди от закладки жевательной мускулатуры на уровне приблизительно середины закладки птеригоидного отростка. На рис. 14 слева изображена графическая реконструкция по 10 фронтальным срезам, а справа — последний

из использованных в реконструкции (нижний) срез головы личинки *R. sibiricus* 19 мм длиной. Энтодермальный преспиракулярный вырост глотки сериально гомологичен позади лежащим энтодермальным выростам спиракулярного и первого жаберного карманов. На реконструкции, чтобы не загромождать рисунок, не изображены жевательные мышцы, расположенные между нёбно-квадратным хрящом и энтодермальным выростом.

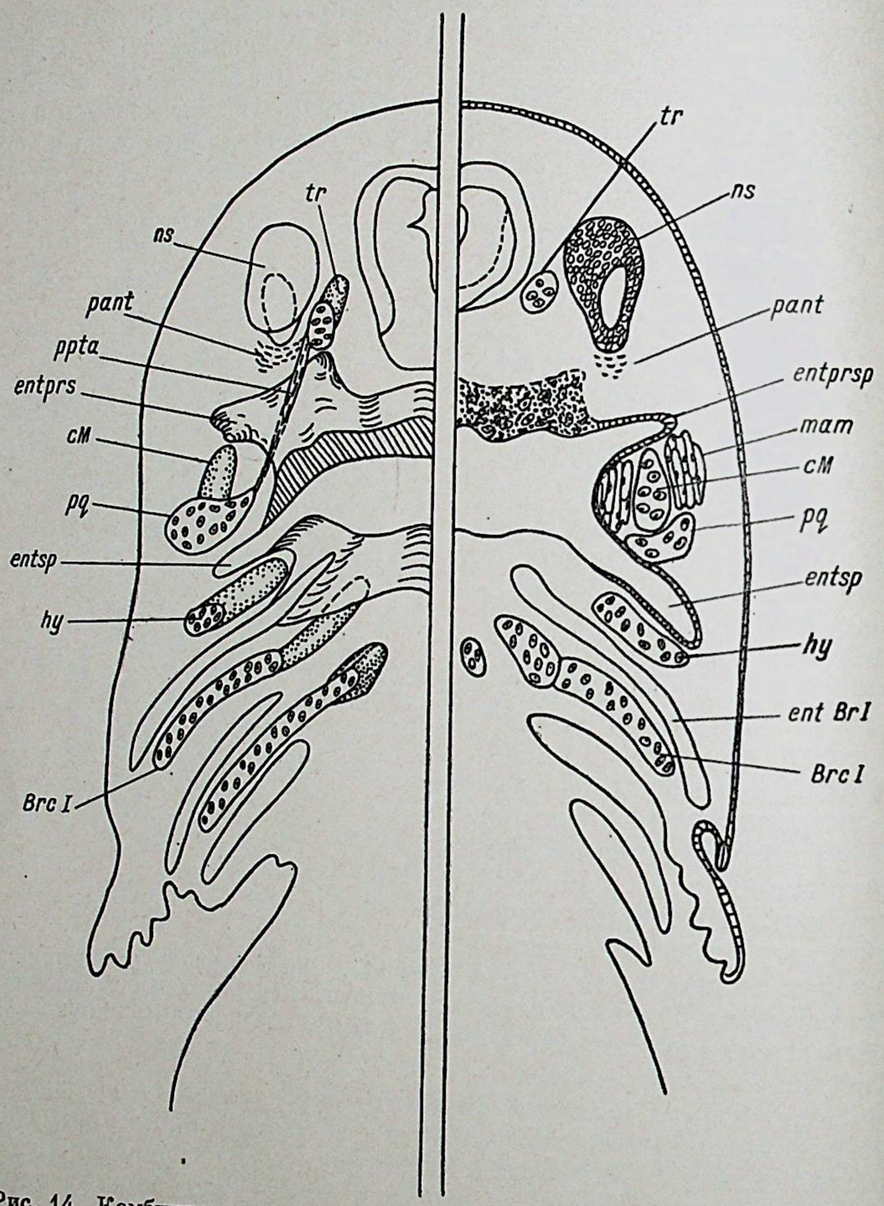


Рис. 14. Комбинированное изображение из среза (справа) и графической реконструкции (слева), сделанной по десяти фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 19 мм (стадия 4).

Закладка птеригоидного отростка по всей длине связана мезенхимными клетками с эпителием крыши ротовой полости. Предглазничный отросток соединен мезенхимными клетками с задней стенкой хоаны. Рог трабекулы разрастается за счет мезенхимы, выселяющейся из стенки ноздревого канала обонятельного мешка, как это было обнаружено у *Ambystoma* (Шмальгаузен О. И., 1939) и *Hynobius keyserlingii* (Регель, 1964б). Задний край рога трабекулы связан мезенхимными клетками с передней и боковой стенками хоаны (рис. 15, *crt*, *cho*). Связь нёбно-квадратного

хряща с этмоидной областью осуществляется на этой стадии частично охрящевевшим птеригоидным отростком. На месте базального отростка нёбно-квадратного хряща появилось скопление мезенхимы — закладка proc. basalis и proc. basitrabecularis.

Стадия 5 (длина личинок от 20 до 22 мм)

Прехордальный отдел черепа. Продолжается процесс охрящевения всех частей прехордального отдела: этмоидальные стержни охрящевели и, соединившись дорсально с crista trabeculae, ограничивают спереди и сверху for. olfactorium для обонятельного нерва (рис. 16, *А*, *cet*, *folf*). Охрящевение межносовой пластинки идет с двух сторон от медиальных краев трабекул; рога трабекул охрящевели; их прохондральные дистальные концы связаны потоками мезенхимных клеток со стенкой наружной ноздри, а каудальный край по-прежнему связан мезенхимой со стенкой хоаны (рис. 16 *Б*, *ch*). Передняя поверхность обонятельных долей покрыта мезенхимной закладкой прецеребральной пластинки (planum praecerebrale), которая соединена по бокам с медиальной поверхностью этмоидальных стержней, а вентрально — с межносовой пластинкой.

Боковая стенка прехордального отдела черепа продолжает дифференцироваться в хрящ, и передний край crista trabeculae соединился с этмоидальным стержнем, замкнув окно для обонятельного нерва. Трабекулы распрямились и на этой стадии лежат практически по продольной оси тела (рис. 2, *Д*, *tr*).

Предглазничны тростки разрастаются латерально позади хоаны, с которой связаны мезенхимой. Их медиальный край — передний отдел птеригоидного отростка — охрящевел и сросся с латеральной поверхностью трабекулы.

Хордальный отдел черепа. На графической реконструкции головы личинки *R. sibiricus* 21 мм длиной (рис. 16, *А*, *Б*) видна crista sellaris (акрохордальный хрящ), в которую погружен передний конец хорды; она стала массивнее. У этой личинки на обеих сторонах черепа art. carotis interna проходит в канал в передних парахордалиях. Парахордалии, сужаясь в каудальном направлении, приобретают форму треугольника, основанием которому служит crista sellaris и вершина которого обращена назад и продолжается в виде лежащих по бокам хорды тонких полосок молодого хряща с тремя утолщениями (рис. 16, *ppocc* (*1*), *pocc* (*2*), *occ* (*3*)), описанными на предыдущих стадиях. Только на этой стадии можно считать, что передние парахордалии слились со средними, образовав хрящевую основу будущей базальной пластинки. В закладке базальной пластинки базитрабекулярная комиссура остается мезенхимной, тогда как в обеих базикапсулярных комиссурах мезенхима превращается в прохондральную ткань. Появилась мезенхимная закладка задне-нёбной комиссуры в виде продолжения закладки базального соединения нёбно-квадратного хряща с дном ушной капсулы (рис. 16, *Б*, *cpp*).

У двух личинок из 12 исследованных на этой стадии рудимент I заушного миотома был погружен в ткань передней базикапсулярной комиссуры (рис. 16, *Б*, *my I*), а II заушный миотом, лежащий сбоку от основания предзатылочной дуги, спереди погружался в прохондральную ткань задней базикапсулярной комиссуры, III заушный миотом лежит вне базальной пластинки, сбоку от основания затылочного столбика (рис. 16, *Б*, *my III*). Тонкий слой прохондральной ткани комиссур сверху и снизу от миотомов связывает парахордалии с дном ушной капсулы, причем базикапсулярное окно стало неразличимо, а его латеральная часть — овальное окно — хорошо заметна в вентро-латеральной стенке ушной

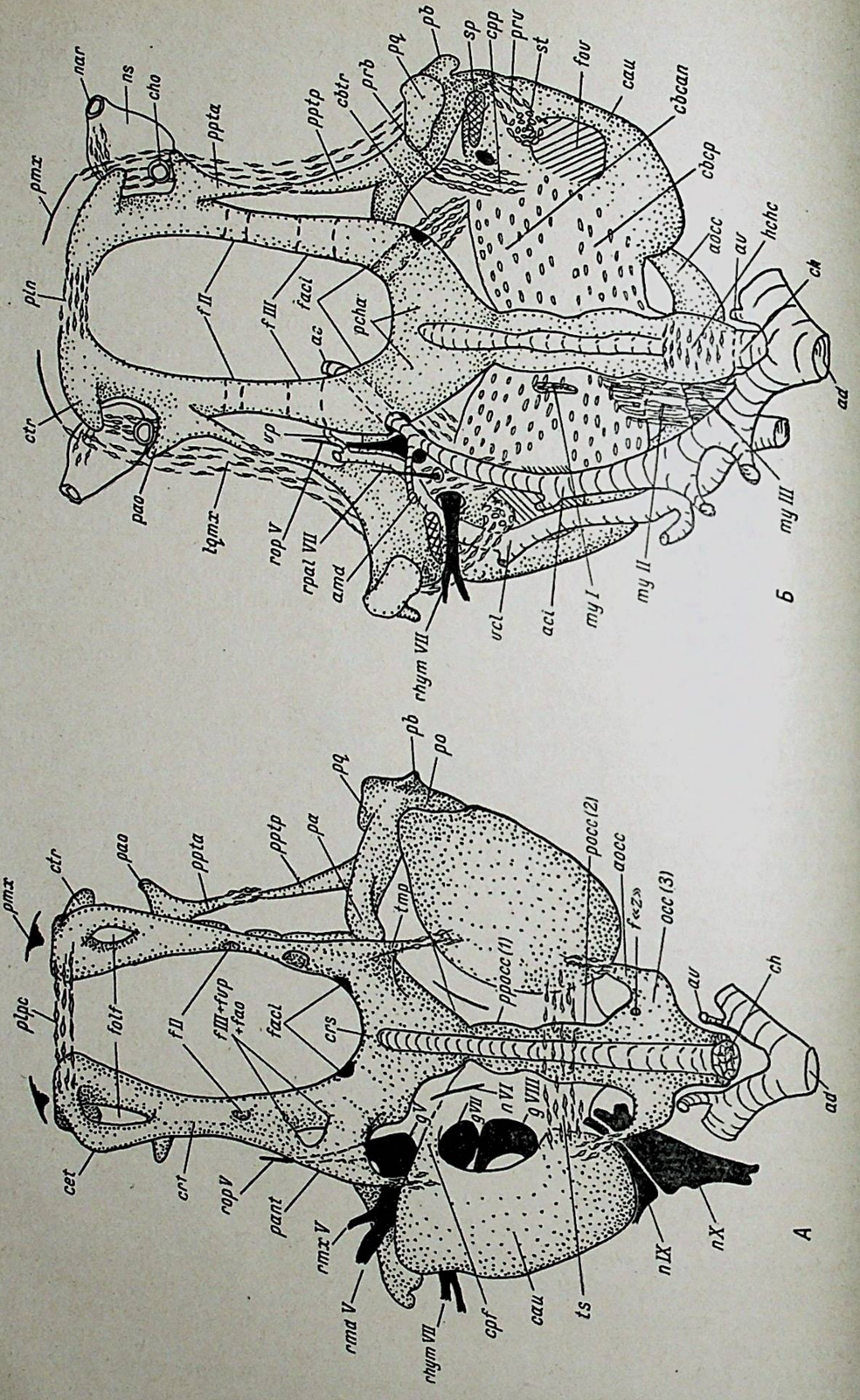


Рис. 16. Графические реконструкции по фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 21 мм (стадия 5).

А — вид с дорсальной стороны (ганглии изображены только слева); *Б* — вид с вентральной стороны (на правой стороне реконструкции ганглии, сосуды и миотомы не изображены).

капсулы (рис. 16, *Б*, *fov*). Основания затылочных дуг связаны друг с другом под хордой слоем мезенхимы — закладкой гипохордальной комиссуры (рис. 16, *Б*, *hchc*). Затылочные дуги охрящевели, но с крышей ушной капсулы они связаны мезенхимными тяжами (рис. 16, *А*, *occ*). В хрящевой ушной капсуле остались прохондральными вентральная часть префациальной комиссуры и передняя часть крыши; медиальная стенка капсулы еще мезенхимная. Снаружи от овального окна, в мезенхимной закладке, связанной с ушным отростком нёбно-квадратного хряща, началось формирование stapes (рис. 16, *Б*, *st*). Обе ушные капсулы связаны друг с другом дорсально тонким слоем мезенхимы, закладкой tectum synoticum.

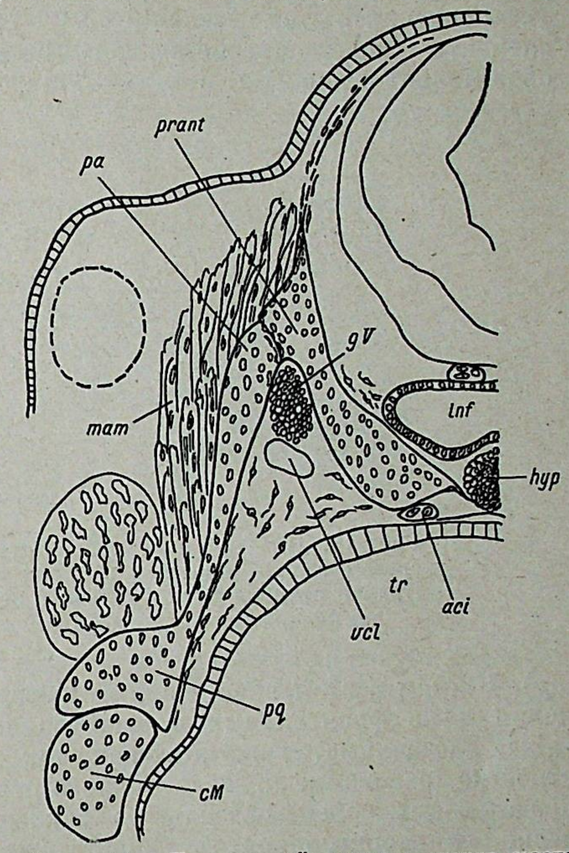


Рис. 17. Поперечный разрез через место соединения восходящего отростка нёбно-квадратного хряща с prоc. antoticus у личинки *R. sibiricus* длиной 21 мм (стадия 5).

Нёбно-квадратный хрящ. Хрящевой восходящий отросток плотно соединяется с выемкой, расположенной между pila antotica и proc. antoticus. У некоторых личинок этой стадии очень хорошо видна граница между восходящим отростком и боковой стенкой черепа, несмотря на то что характер хряща в них стал совершенно одинаковым (полностью исчезли желточные зерна в эндомезенхимной части боковой стенки черепа) (рис. 17, *pa*, *pant*). Происходит это благодаря различному расположению клеток и тонкому слою перихондрия между ними. Дорсальная часть ушного отростка охрящевела вместе с передне-боковой поверхностью стенки ушной капсулы, образовав выступ, а остальная его часть между выступом и собственно нёбно-квадратным хрящом — прохондральная.

Базальный отросток представлен скоплением мезенхимы, расположенной между задним краем нёбно-квадратного хряща и передне-вентральной поверхностью префациальной комиссуры. Каудально эта мезенхима (закладка задне-нёбной комиссуры) распространяется под r. hyomandibularis VII на дно ушной капсулы к месту слияния передней базикапсулярной комиссуры с дном капсулы (рис. 16, *Б*, *cpp*). Сквозь мезенхиму базального соединения иногда проходит art. quadrato-mandibularis, идущая затем вентрально вдоль нёбно-квадратного хряща к нижней челюсти.

Передний отдел птеригоидного отростка (основание предглазничного отростка) охрящевел и не отличается от трабекулы, его средняя часть еще прохондральная, а хрящевой задний отдел продолжает разрастаться вперед от нёбно-квадратного хряща. На фронтальной серии срезов головы личинки *R. sibiricus* длиной 21 мм на двух срезах виден описанный Н. С. Лебедкиной (1963, 1964) тяж мезенхимных клеток, направляющийся от середины закладки птеригоидного отростка вперед, к рогу трабекулы,

сбоку от хоаны. Этот тяж Н. С. Лебедкина обозначила как зачаток «lig. rostro-pterygoideum». Однако при попытке проследить этот тяж на поперечных и сагиттальных срезах оказалось, что он представляет собой переднюю часть мезенхимного пласта, расположенного между элементами черепа и выстилкой ротовой полости. Методом изготовления пластической реконструкции из разноцветного воска (для обозначения различных тканей) по фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* этой стадии удалось установить, что этот мезенхимный пласт (рис. 18, *mp*) как бы объединяет элементы скелета (нёбно-квадратный хрящ, птеригоидный отросток и обонятельную капсулу) и слизистую оболочку ротовой полости (рис. 18,

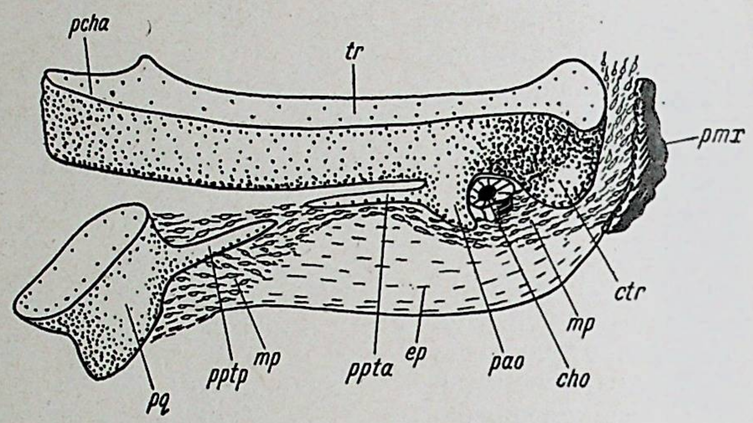


Рис. 18. Пластическая реконструкция по 20 фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 21 мм (стадия 5). Правая сторона прехордального отдела черепа с частью нёбно-квадратного хряща. Вид сверху и немного сбоку.

mp). Клетки в этом пласте ориентированы в ростро-каудальном направлении и на фронтальных и сагиттальных срезах создают впечатление тяжа. Мезенхима, подстилающая как передний конец птеригоидного отростка (основание предглазничного отростка), так и его задний отдел, представляет собой раздельную закладку двух покровных костей — нёбной и птеригоидной, что подтверждает данные Н. С. Лебедкиной (1963, 1964). На сагиттальных срезах легко проследить, что мезенхима, идущая от рога трабекулы в каудальном направлении, связана со стенкой хоаны (рис. 19, *mes*) и распространяется сбоку от нее. Из мезенхимы, расположенной в этмоидной области и связанной с птеригоидным отростком нёбно-квадратного хряща, образуется (как будет показано на следующих стадиях развития) соединительно-тканная пленка, lig quadrato-maxillaris, покровные кости и частично обонятельная капсула.

Рускониев крючок на дистальном конце нёбно-квадратного хряща развит хорошо (рис. 20, *pb*).

Стадия 6 (длина личинок от 22 до 25 мм)

Прехордальный отдел черепа. На переднем крае рогов трабекул появились направленные вперед выросты — proc. praenasalis (рис. 21, *prpn*), на которые опираются предчелюстные кости. (Стадия IV—VI развития костного черепа: Лебедкина, 1964). Рога трабекул под обонятельными мешками образуют спереди от хоаны пластинки хрящевого дна обонятельных капсул (solum nasi). Уже полностью охрящевела межносовая пластинка. Ткань прецеребральной пластинки преобразуется в прохондральную, причем этот процесс идет здесь от периферии к центру закладки, которая остается еще мезенхимной. Началось образование

передней стенки обонятельной капсулы из разрастающихся латерально этмоидальных стержней. В ней оформилось отверстие for. apicale для выхода концевой ветви r. ophthalmicus profundus V. Этмоидальные стержни начинают разрастаться над обонятельными мешками латерально, образуя крышу обонятельной капсулы — planum tectale или tectum nasale (рис. 21, *plt*). Задняя стенка обонятельной капсулы представлена хрящевым предглазничным отростком, который на этой стадии начал разрастаться вперед, сбоку от хоаны. Подобно рогу трабекулы, предглазничный отросток связан мезенхимой со стенкой хоаны.

В хрящевой боковой стенке черепа имеются отдельные отверстия для n. oculomotorius, art. ophthalmica и v. pituitaria и одно общее отверстие для зрительного нерва и art. centralis retinae (рис. 21, *n II*, *ao*, *vp*, *n III*,

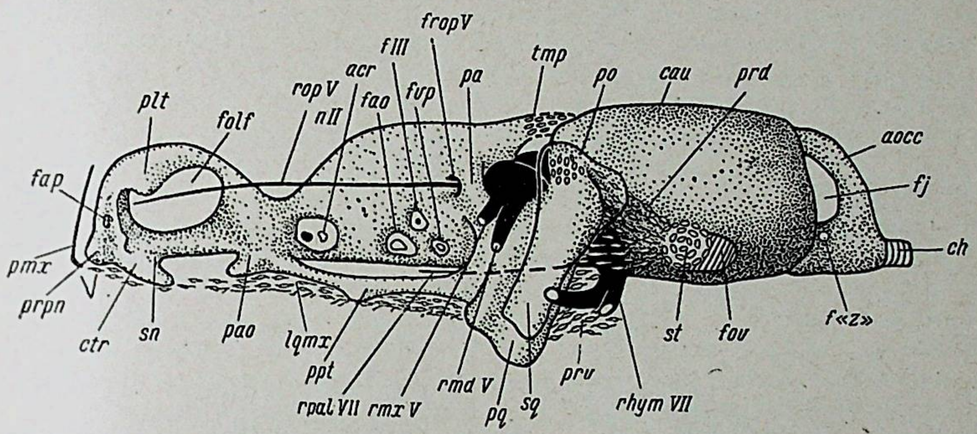


Рис. 21. Графическая реконструкция по сагиттальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 25 мм (стадия 6). Вид сбоку.

acr). Taenia marginalis posterior прохондральная, связана с уже охрящевевшей крышей ушной капсулы.

Хордальный отдел черепа. Продолжается формирование базальной пластинки. Стали прохондральными базитрабекулярная и задне-нёбная комиссуры. В связи с тем, что развитие личинок *R. sibiricus* проходит более замедленным темпом, чем у других хвостатых амфибий, удается проследить постепенное и последовательное охрящевение отдельных компонентов хордального отдела черепа. На этой стадии прохондральная базитрабекулярная комиссура, расположенная под ганглием тройничного нерва, объединяет наружный угол, образованный задним концом трабекул и парахордалиями, с префациальной комиссурой, отделяющей ганглии тройничного нерва от ганглия лицевого нерва. Отводящий нерв пронизывает прохондральную закладку базитрабекулярной комиссуры, выходя за пределы черепной коробки (рис. 22 *n VI*, *cbtr*).

Базальный отросток нёбно-квадратного хряща, ставший на этой стадии прохондральным, также сливается с префациальной комиссурой в месте слияния с нею базитрабекулярной комиссуры. Задне-нёбная комиссура распространяется каудально под r. hyomandibularis VII, сливаясь с дном ушной капсулы на латеральном крае передней базикапсулярной комиссуры (рис. 22, *cpp*). Нёбная ветвь лицевого нерва — r. palatinus VII — отходит от ганглия спереди и медиально от места слияния задне-нёбной комиссуры с дном ушной капсулы. Хрящевое дно ушной капсулы сливается в единое целое с базальной пластинкой, образовавшейся из охрящевевших базикапсулярных комиссур. На этой стадии никаких границ между ними уже не существует. У одной личинки в хряще базальной пластинки

(на одной стороне), на уровне заднего края ганглия лицевого нерва, в области передней базикапсулярной комиссуры был обнаружен рудимент I заушного миотома (рис. 22, *my I*).

В затылочном гребне имеется отверстие для затылочного нерва («Z» s. n. hypoglossus), которое обозначает границу между предзатылочной и затылочной дугами (рис. 21, 22, *f «Z»*) (Goodrich, 1911). Затылочный столбик, разрастаясь дорсально, загибается вперед для соединения с крышей ушной капсулы и ограничивает сзади большое югулярное отверстие

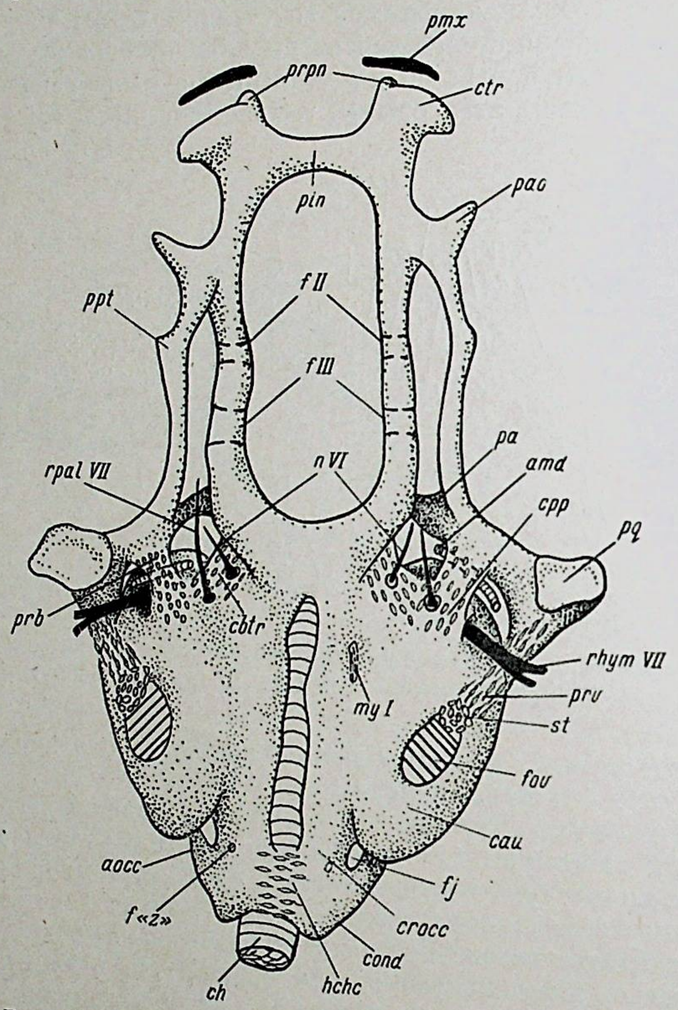


Рис. 22. Графическая реконструкция по фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 25 мм (стадия 6). Вид с вентральной стороны.

(рис. 21, *fj*). Основания затылочных дуг связаны под хордой слоем мезенхимных клеток — закладкой гипохордальной комиссуры (рис. 22, *hchc*). В мезенхимной пленке, покрывающей продолговатый мозг и соединяющей ушные капсулы, появились прохондральные утолщения — закладки крыши черепа — tectum synoticum. Начинает формироваться затылочный сустав между затылочными буграми и суставными поверхностями первого позвонка (рис. 22, *cond*, первый позвонок не изображен).

Нёбно-квадратный хрящ. Продолжается формирование связей нёбно-квадратного хряща с осевым черепом. Птеригоидный отросток охрящевел полностью, осуществляя непрерывную связь нёбно-квадратного хряща с этмоидной областью черепа (рис. 22, *ppt*). Нёбная кость появляется под основанием предглазничного отростка в месте слия-

ния его с трабекулой и разрастается каудально под птеригоидным отростком. Под задним отделом птеригоидного отростка, в подстилающей его мезенхиме, появляется птеригоидная кость.

В мезенхимном пласте, описанном на предыдущей стадии, появляются коллагеновые и миобластические волокна. Наиболее ясные пучки коллагеновых волокон располагаются вдоль птеригоидного отростка, укрепляя закладки его покровных костей, а миобластические волокна представляют собой закладку m. levator bulbi. В мезенхимном пласте, сбоку от хоаны, появляются коллагеновые волокна, идущие к предчелюстной кости. Связи этих волокон с рогом трабекулы (lig. rostro-pterygoideum: Лебедкина, 1964) проследить не удалось, так как они лежат вентролатеральнее от края рога трабекулы. Каудальный край рога трабекулы связан мезенхимой со стенкой хоаны.

Восходящий отросток, как правило, срастается с proc. antoticus над местом прохождения в глазницу r. ophthalmicus profundus V. В двух случаях этот нерв проходит через канал, образованный между pila antotica и proc. ascendens. Последний срастается с pila antotica в двух местах: сверху с proc. antoticus и снизу — под r. ophthalmicus profundus V — с боковой поверхностью pila antotica (рис. 21, *frop V*).

Ушной отросток нёбно-квадратного хряща срастается своей дорсальной частью с ушной капсулой, образуя хрящевой выступ на капсуле, а вся остальная его часть, вплоть до собственно нёбно-квадратного хряща, прикрытая сверху покровной костью squamosum, резко отличается по степени дифференциации ткани как от выступа на капсуле, так и от тела нёбно-квадратного хряща (рис. 23, *po*). Медиально от мезенхимного тяжа, связывающего место срастания ушного отростка с капсулой и stapes, проходит боковая вена головы — v. capitis lateralis. Прохондральный stapes со стенкой ушной капсулы еще не сросся. Через закладку stapes иногда проходит art. orbitalis.

Прохондральная закладка базального отростка отличается от нёбно-квадратного хряща. Отношение базального отростка к челюстной ветви сонной артерии (art-quadrato-mandibularis) и к нёбной ветви лицевого нерва (r.-palatinus VII) может быть весьма различным. Челюстная артерия обычно проходит под базальным соединением, но у *R. sibiricus* она иногда идет сквозь его закладку (рис. 22, *amd*). Нёбная ветвь лицевого нерва обычно выходит через отверстие в базальной пластинке, расположенное медиально от задне-нёбной и позади базитрабекулярной комиссуры, и идет под ней вперед. Иногда этот нерв проходит через закладку базитрабекулярной комиссуры.

Стадия 7 (длина личинок от 26 до 29 мм)

Прехордальный отдел черепа. Основные изменения хрящевого черепа происходят в этмоидной области. Рога трабекул образуют передне-вентральную часть дна обонятельной капсулы, подстилающего обонятельные мешки спереди от хоаны. Каудальный край хрящевого дна капсулы связан коллагеновыми волокнами с передней стенкой хоаны. Очевидно, такая связь служит для растягивания стенок хоанального отверстия. Спереди от рогов трабекул и предносовых отростков располагаются предчелюстные кости, укрепленные на хряще коллагеновыми волокнами. Сбоку и снизу от латеральных краев рогов трабекул располагается скелетогенная мезенхима (передний отдел мезенхимного пласта), за счет которой разрастаются предчелюстные кости и образуются их зубы. Эта мезенхима каудально, сбоку от хоаны, переходит в соединительнотканный тяж, связанный с задним отделом птеригоидного отростка. Этот участок бывшего мезенхимного пласта, расположенный вен-

трально от предглазничного отростка у личинок *R. sibiricus* стадии 5, представляет собой уже соединительнотканный тяж.

Прецеребральная пластинка прохондральная, а ее края хрящевые. Дорсально прецеребральная пластинка разрастается в каудальном направлении по поверхности обонятельных долей над оболочкой мозга. Крыша обонятельной капсулы разрастается латерально по дорсальной поверхности обонятельного мешка. Задняя стенка обонятельной капсулы представлена предглазничным отростком, который разрастается вперед сбоку от хоаны. Со стенкой хоаны спереди связан рог трабекулы, а позади предглазничный отросток, что, очевидно, в обоих случаях служит укреплению стенок хоаны и хоанального клапана на скелете капсулы.

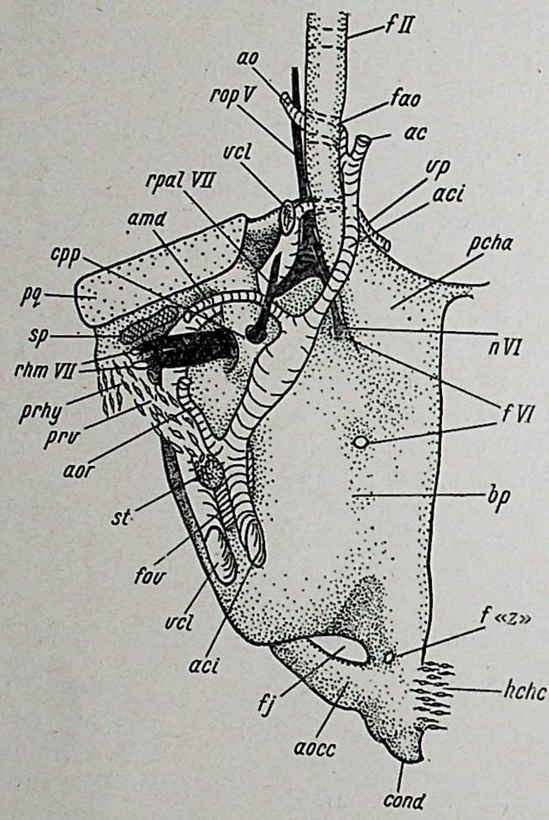


Рис. 24. Графическая реконструкция правой половины хордального отдела черепа личинки *R. sibiricus* длиной 29 мм (стадия 7). Вид с вентральной стороны.

Количество отверстий для нервов и сосудов в боковой стенке черепа у разных экземпляров личинок бывает разным — три, четыре или пять. Все еще прохондральная taenia marginalis posterior связывает боковую стенку черепа с крышей ушной капсулы, ограничивая сверху for. prooticum, через которое в глазницу выходят ветви тройничного и лицевого ганглиев. Прикрепление глазных мышц в глазнице такое же, как у всех хвостатых амфибий (Luther, 1914; Francis, 1934; Eaton, 1936; Matthews, 1950, и др.).

Хордальный отдел черепа. Crista sellaris передних парахордалий стала толще и подстилает задний отдел гипофиза. Передний конец хорды, погруженный в хрящ, начал резорбироваться. Хрящевая базальная пластинка переходит в дно ушных капсул без границ. Для выхода отводящих нервов с каждой стороны, как обычно, имеются отверстия в области базитрабекулярных комиссур. У двух личинок были обнаружены отверстия в базальной пластинке в области передних базикапсулярных комиссур (рис. 24, *f VI*), сходные с отверстиями для второй ветви n. abducens, которые ранее были обнаружены у *Hynobius keyserlingii* (Регель, 1961, 1964б). Однако проследить дополнительные ветви нерва у *R. sibiricus* не удалось. Возможно, они рано редуцировались либо их было трудно обнаружить на препаратах, окрашенных по Малори.

Дорсальные выросты базальной пластинки в области оснований ушной капсулы, причем вырост предзатылочной дуги срастается с вентро-медиальным краем задней стенки ушной капсулы, представляя собой передний участок затылочного гребня (рис. 25, *pocc*). Задний край гребня — затылочный столбик — срастается с крышей ушной капсулы, ограничивая позади югулярное отверстие для выхода IX и X нервов. На вентро-каудальной поверхности оснований затылочных дуг образовались сочленовные поверхности затылочного сустава. Гипохордальная комиссура еще не охрящевела и представлена слоем мезенхимных клеток (рис. 24, *hchc*). У одной из 11 исследованных на этой стадии личинок на обеих сторонах был обнаружен затылочный нерв и отверстие для него в затылочном гребне.

Ушная капсула охрящевела вся, за исключением медиальной и небольшого участка передней стенок и дна капсулы, в области ганглия лицевого нерва. Благодаря этому ганглий лицевого нерва оказывается как бы в полости ушной капсулы и r. hyomandibularis VII выходит наружу через канал лицевого нерва, сформированный на этой стадии следующими компонентами: задняя стенка и крыша канала образованы передне-латеральным участком дна ушной капсулы, переходящим спереди над r. hyomandibularis VII в переднюю стенку ушной капсулы; передняя стенка канала — префациальной и базитрабекулярной комиссурами, слитыми в единое хрящевое образование; дно канала представлено заднеёбной комиссурой (рис. 26, *cpp*), связывающей вентрально под r. hyomandibularis VII префациальную комиссуру с дном ушной капсулы в области латерального края передней базикапсулярной комиссуры. Овальное окно затянуто мембраной и закрыто спереди закладкой stapes (рис. 24, *st*), которая на этой стадии срастается со стенкой ушной капсулы. Вперед и дорсально от закладки stapes распространяется мезенхима, связывающая ее с ушным отростком нёбно-квадратного хряща и с чешуйчатой костью. Внутри капсулы образовались все три хрящевые септы полукружных каналов. Ушные капсулы связаны с боковыми стенками хрящевыми taenia marginalis posterior и друг с другом хрящевой крышей tectum synoticum.

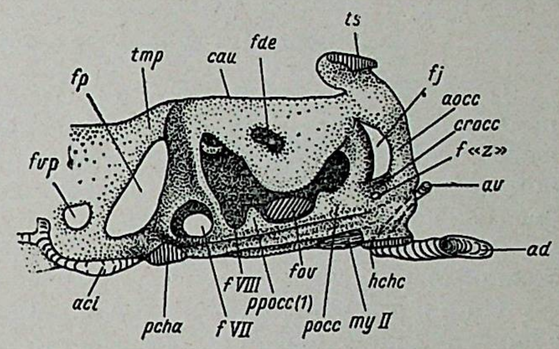


Рис. 25. Графическая реконструкция ушной капсулы личинки *R. sibiricus* длиной 31 мм (стадия 7). Вид с медиальной стороны.

Нёбно-квадратный хрящ. Небольшая часть ушного отростка, расположенная под покровной чешуйчатой костью, остается все еще прохондральной, в то время как все остальные отростки нёбно-квадратного хряща полностью охрящевели и слились с осевым черепом. Хрящевой птеригоидный отросток на этой стадии подстилается спереди нёбной костью, разрастающейся каудально, а позади — разрастающейся вперед птеригоидной костью. Передний отдел этого отростка утончается, тогда как задний его отдел расширяется в месте их слияния (рис. 22, *ppt*). Иногда слияния двух отделов птеригоидного отростка у личинок этой стадии не происходит, несмотря на то что они достигли одного уровня, разрастаясь друг другу навстречу. Объясняется это тем, что их концы расходятся: передний конец заднего отдела отклоняется вбок и лежит латерально от заднего конца переднего отдела; между ними имеются мезенхимны еклетки, за счет которых и произойдет потом их срастание. Этим и объясняется образование утолщения в средней части птеригоидного отростка, наблюдаемое у личинок *R. sibiricus*. (Стадия VIII и X: Лебедкина, 1964, рис. 12).

В мезенхимной закладке соединительнотканной пленки, укрепляющей птеригоидный отросток и его покровные кости, образовались более плотные тяжи коллагеновых волокон, идущие по латеральному краю пленки от передней поверхности нёбно-квадратного хряща к утолщению птеригоидного отростка в месте слияния двух его отделов и далее вперед к предчелюстной кости, сбоку и вентрально от предглазничного отростка.

Базальное соединение охрящевело и полностью слилось с дном ушной капсулы, но по характеру хрящевой ткани отличается от нёбно-квадратного хряща и от хряща ушной капсулы. Положение r. palatinus VII подвержено индивидуальным вариациям. Этот нерв может выходить наружу через обычное для него отверстие в базальной пластинке, или через отверстие в базальном соединении, или через длинный канал в дне ушной капсулы, в области базитрабекулярной комиссуры.

Стадия 8 (длина личинок от 29 до 36 мм)

Прехордальный отдел черепа. Происходят небольшие изменения в этмоидной области, главным образом за счет продолжающегося охрящевения и разрастания уже имеющихся элементов обонятельной капсулы и межносовой пластинки. В хрящевой боковой стенке черепа число отверстий для нервов и сосудов непостоянно: от трех до пяти. Блоковый нерв (n. trochlearis, IV) проходит в глазницу над боковой стенкой черепа.

Хордальный отдел черепа. Началась резорбция хряща в передних парахордалиях. Передний конец хорды подстилается хрящом только снизу (crista sellaris резорбировалась). В средней и задней частях базальной пластинки парахордалии прилегают по бокам вплотную к хорде. В базальной пластинке по обе стороны от хорды в области базитрабекулярных комиссур имеются отверстия для отводящих нервов. Дорсальный вырост парахордалий в области основания ушной дуги (переднего утолщения парахордалий) образует задний край отверстия для слухового нерва в медиальной стенке ушной капсулы (рис. 25, *ppocc* (*I*), *f VIII*). Предзатылочная часть затылочного гребня, срастаясь с медиальной стенкой ушной капсулы, дорсально образует задний край отверстия для перилимфатического протока (рис. 25, *pocc*). Вентральный отдел предзатылочной части резорбируется и заменяется рыхлой соединительной тканью, в которой иногда лежат единичные мышечные волокна редуцирующегося второго заушного миотома (рис. 25, *my II*). Затылочный столбик полностью охрящевел, и в основании затылочного гребня заметны отверстия для затылочных нервов. У двух личинок *R. sibiricus* 32 и 34 мм длиной обнаружено развитие не только брюшных корешков затылочного нерва, но и дорсальных корешков типичного спинномозгового нерва (рис. 27, *rd* «*Z*»). Кроме того, у них же брюшные корешки затылочного нерва имеют две ветви — спинную и брюшную, — проходящие в специальных каналах затылочного гребня, совершенно идентично типичным спинномозговым нервам (рис. 27, *rv* «*Z*»). Началось замещение хряща боковыми затылочными костями (exoccipitalia) в затылочных столбиках.

В некоторых случаях было обнаружено необычное отношение челюстной артерии (art. quadrato-mandibularis) и нёбного нерва (r. palatinus VII) к элементам базального соединения. Так, у трех личинок из 10 исследованных на этой стадии челюстная артерия после отхождения от art. carotis interna проходила через отверстие в хрящевом базальном соединении (рис. 26, *amd*), а не под ним, как это имеет место обычно. Как правило, нёбная ветвь лицевого нерва выходит в специальное отверстие в базальной пластинке и направляется вперед под базитрабекулярной

комиссурой, но у двух личинок она проходила через канал в базитрабекулярной комиссуре.

И. И. Шмальгаузен (1956б) описал у личинок *R. sibiricus* рудиментарную мышцу m. stapedius. Нами эта мышца была обнаружена у четырех личинок из 10 исследованных на этой стадии. При этом у двух из четырех личинок m. stapedius была хорошо развита, но проксимальные места ее прикрепления были разные. Так, у одной личинки она прикреплялась к задне-нёбной комиссуре снизу от r. hyomandibularis VII (рис. 28, *mst*), а у другой была разделена этим нервом на две части: передняя часть прикреплялась спереди от нерва к базальному соединению, а задняя часть — к задне-нёбной комиссуре. Эта мышца представляет собой часть m. depressor mandibulae и вместе с основной мышцей дистально прикрепляется к заднему концу меккелева хряща.

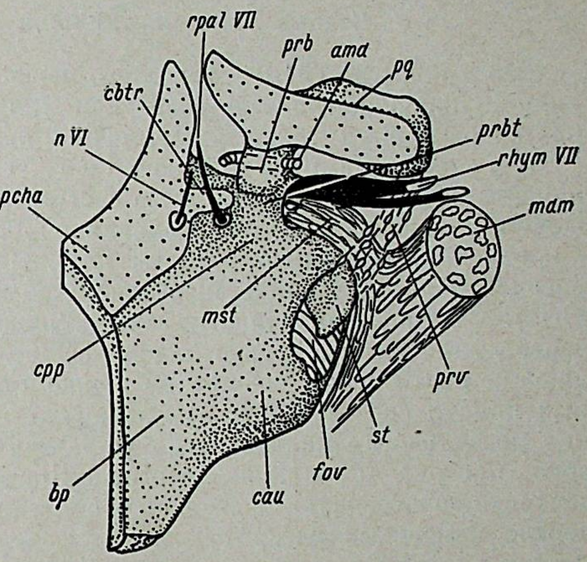


Рис. 28. Графическая реконструкция правой половины хордального отдела черепа по фронтальным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 34 мм (стадия 8).

Хрящевой stapes разрастается каудально до середины овального окна. Соединительнотканный тяж связывает stapes дорсально с задним краем чешуйчатой кости, ушным отростком и выступом на ушной капсуле. Вентрально от stapes к заднему краю нёбно-квадратного хряща распространяется тяж скелетогенной мезенхимы, идущий к области гиоидного отростка нёбно-квадратного хряща, который начинает разрастаться по направлению к гиоиду.

Нёбно-квадратный хрящ. Выступ на капсуле, образованный дорсальным концом ушного отростка, все еще несколько отличается от стенки капсулы по интенсивности окраски основного вещества, которая у него слабее.

Чешуйчатая кость покрывает боковую поверхность нёбно-квадратного хряща и укрепляет его на ушной капсуле. Под чешуйчатой костью на дистальном конце нёбно-квадратного хряща появляется покровная кость quadrato-jugale. Восходящий отросток, как правило, полностью срастается с боковой стенкой черепа, но у некоторых личинок (у двух из 10 исследованных) сохранилось сочленение его с proc. antoticus, как и на более ранних стадиях (рис. 17, *pa*). Базальное соединение, охрящевевшее на предыдущей стадии, все еще отличается по характеру хряща как от самого нёбно-квадратного хряща, так и от стенки ушной капсулы. Птеригоидный отросток в месте срастания переднего и заднего отделов на этой стадии начал резорбироваться. Происходит это после слияния двух покровных костей, нёбной и птеригоидной, и образования единой кости — pterygopalatinum. Эта кость дублирует теперь хрящевую медиальную связь нёбно-квадратного хряща с этмоидной областью черепа предыдущих стадий (Лебедкина, 1964). Передний, утолщенный конец заднего отдела птеригоидного отростка разрастается вперед и слегка отклоняется вбок от подстилающей его кости. Уплотненный коллагеновыми волокнами латеральный край пленки, поддерживающей весь птеригоидный от-

росток с подстилающей его костью, служит опорой, по которой разрастается вперед передний конец заднего отдела птеригоидного отростка. Обычно считается, что соединительнотканный тяж, идущий по краю этой пленки вперед к предчелюстной кости, укрепляет птеригоидный отросток на эпителиальной крыше ротовой полости. Но правильнее сказать, что он укрепляет эпителиальную выстилку ротовой полости на рудиментарном первичном твердом небе (рис. 29, *mes*). Мезенхимные клетки, лежащие над этим тяжем, объединяют предглазничный и птеригоидный отростки, и эту связь можно считать началом образования латеральной связи нёбно-квадратного хряща с этмоидной областью черепа, в то время как медиальное соединение его резорбируется.

Стадия 9 (длина личинок от 37 до 50 мм)

Все хрящевые элементы осевого черепа слились в единое целое. Наряду с продолжающимся развитием хряща в этмоидной области ускоряется резорбция хряща в затылочной области и замещение его костью.

Прехордальный отдел черепа. Продолжается увеличение обонятельных капсул за счет разрастания всех их частей и утолщения межносовой и прецеребральной пластинок. В выемке переднего края межносовой пластинки из двух эпителиальных выростов крыши ротовой полости начинается разрастание межчелюстной железы (рис. 30, *gimx*). В этмоидной области между хрящевыми и костными элементами черепа уплотнились и сгустились соединительнотканные волокна, укрепляющие кости между собой и на хряще и связывающие скелет обонятельных капсул со стенками хоан и наружных ноздрей. Появилось сгущение мезенхимных клеток с вентро-латеральной стороны от слезно-носового протока — закладка septomaxillare (s. nariale). Эта закладка совершенно не связана со стенкой обонятельной капсулы. В боковой стенке черепа изменений нет.

Хордальный отдел черепа. Дно хрящевой коробки хордального отдела черепа образовано хрящевыми базальными пластинками, связанными друг с другом спереди под хордой остатком передних парахордалий, сзади — гипохордальной комиссурой, а латерально — с ушными капсулами. Обе капсулы соединены дорсально хрящевой крышей черепа, на которую опирается задний край теменных костей. Латерально эти кости опираются на крыши ушных капсул, а в прехордальном отделе черепа на боковые стенки.

У двух личинок, как и на предыдущих стадиях, наблюдался типичный спинномозговой затылочный нерв с дорсальным и вентральным корешками и типичным ветвлением вентрального корешка (рис. 31, *rv «Z»*), а также отверстие для него в хрящевой части затылочного гребня. Дорсальный корешок удалось проследить только до заднего корня блуждающего нерва, где он затерялся в окружающей ткани. Образование замещающего окостенения распространяется от средней части затылочного столбика вверх и вниз. У поздних личинок этой стадии начинается резорбция хряща и замещение его костью в передней стенке ушной капсулы (prooticum). Заушные миотомы резорбируются: следов первого миотома не обнаружено, остатки второго сливаются с третьим и лежат по бокам от затылочных бугров в fissura basicapsularis (рис. 31, *fbc*).

Хрящевой stapes разросся каудально и прикрывает бо́льшую часть овального окна. В мезенхимном тяже, связывающем stapes с краем нёбно-квадратного хряща, началось охрящевение вентрального отростка stapes (proc. ventralis columellae).

Нёбно-квадратный хрящ. Ушной отросток все еще не охрящевел полностью; это связано, вероятно, с тем, что основную роль

укрепления нёбно-квадратного хряща на ушной капсуле взяла на себя чешуйчатая кость. Восходящий отросток стал тоньше и полностью сросся с боковой стенкой черепа. Следов его сочленения не обнаружено. Базальное соединение осуществляется сплошным хрящевым мостиком, связывающим заднюю поверхность нёбно-квадратного хряща с вентральной поверхностью префациальной комиссуры.

В каудальном направлении от префациальной комиссуры под r. hyomandibularis VII располагается задне-нёбная комиссура, слившаяся с дном ушной капсулы. У некоторых личинок на этой стадии в сплошном хряще базального соединения по расположению ядер можно распознать будущие его составные части (proc. basalis palatoquadrati и proc. basi-

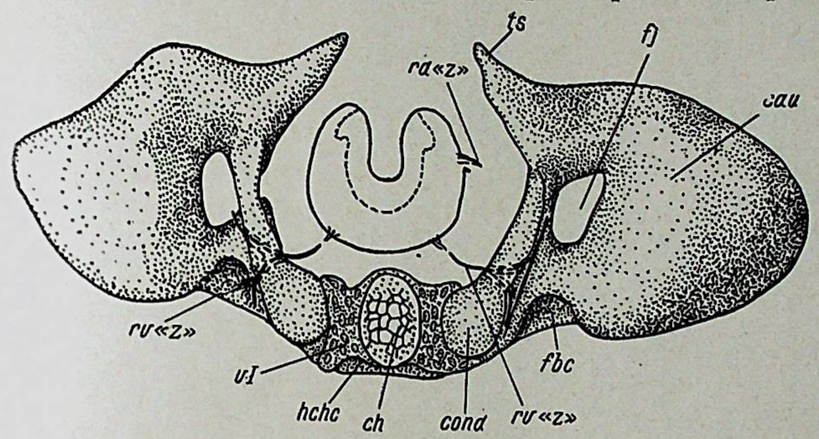


Рис. 31. Пластическая реконструкция затылочной области черепа по поперечным срезам головы личинки *R. sibiricus* длиной 49 мм (стадия 9).

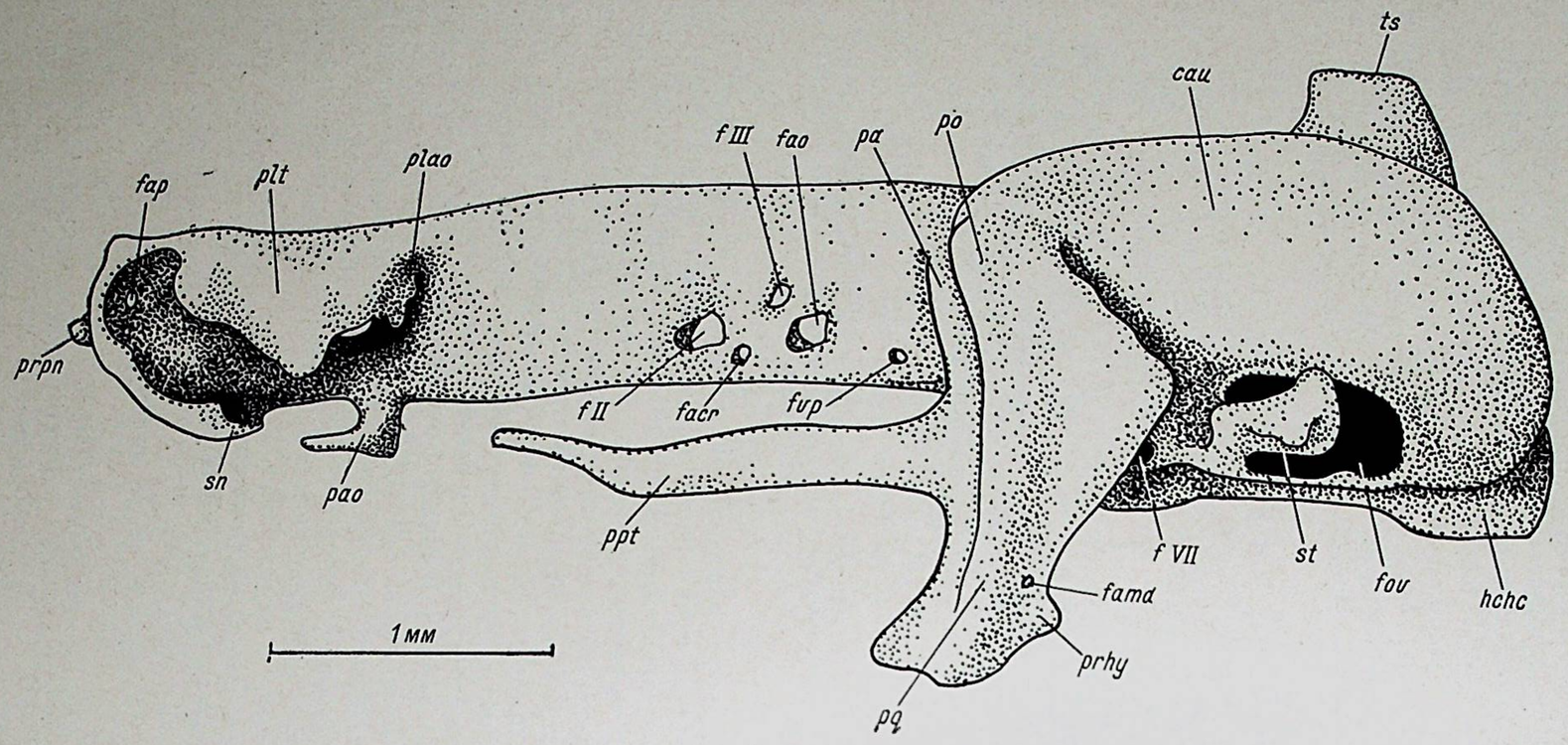
trabecularis). У двух экземпляров из девяти исследованных началось образование сустава путем рассасывания хряща в средней части мостика и концентрации мезенхимных клеток между будущими суставными поверхностями. У двух личинок челюстная артерия проходит в мезенхиме между этими двумя соединениями. Передний отдел птеригоидного отростка, вошедший в состав предглазничного отростка, сохранился, и на нем укреплен нёбный отдел pterygopalatinum, несущий зубы. Задний отдел птеригоидного отростка разрастается вбок и вперед от подстилающей его покровной кости (pterygopalatinum), которая на этой стадии осуществляет медиальное укрепление верхнего отдела челюстной дуги в этмоидной области. Передний конец заднего отдела птеригоидного отростка связан мезенхимой с задним краем латеральной части предглазничного отростка. Эта мезенхима расположена над соединительнотканным тяжем, укрепляющим эпителиальную крышу ротовой полости на птеригоидном отростке и pterygopalatinum.

Гиоидный отросток увеличился в размере и служит для укрепления на нем гио-квадратной связки, идущей к гиоиду.

Стадия 10 (длина личинок от 45 до 59 мм)

Начиная с этой стадии, исследование проводилось не только на микроскопических препаратах, как раньше, но и путем препаровки голов личинок. На этой стадии было исследовано шесть серий микроскопических препаратов и отпрепарированы четыре личинки.

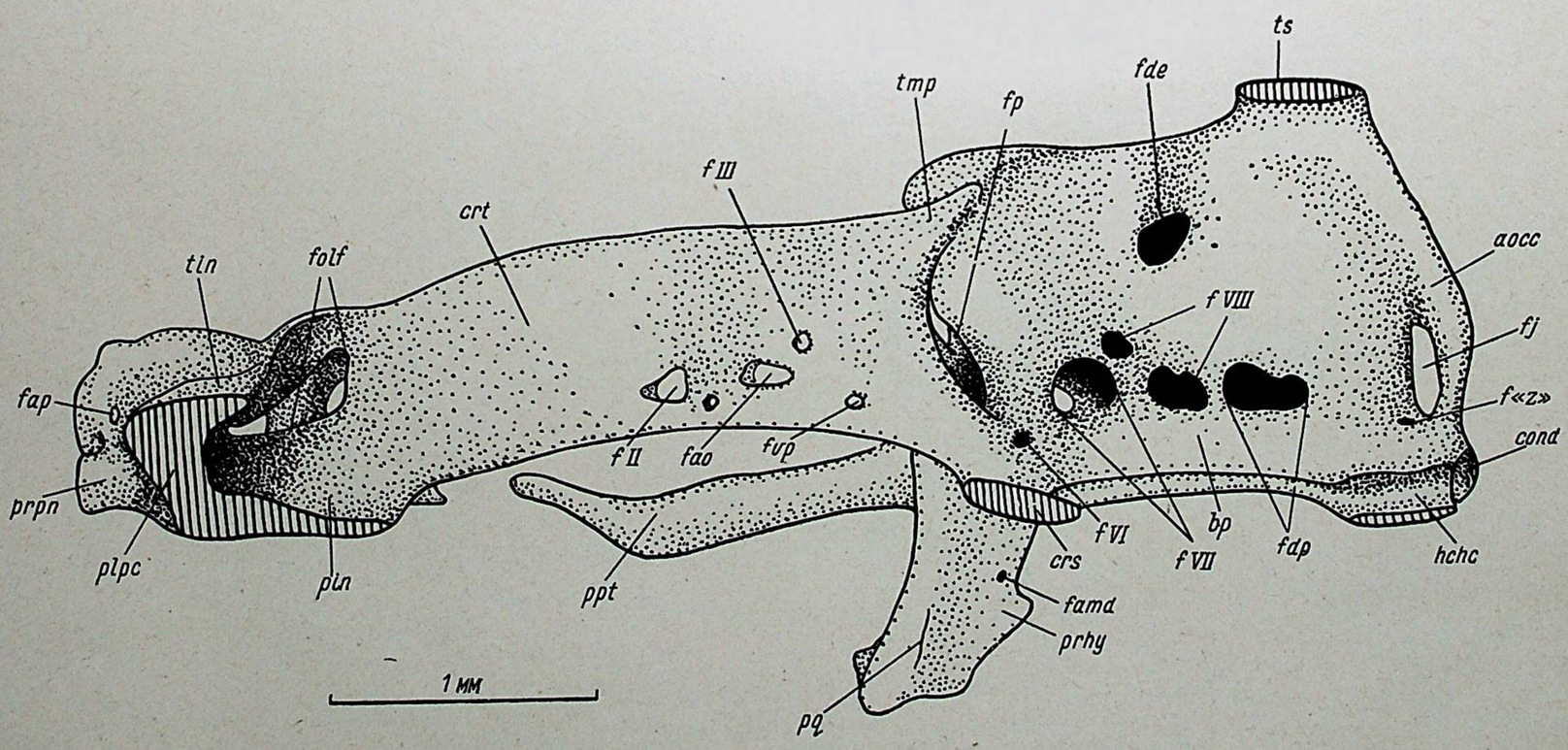
Прехордальный отдел черепа. Межносовая пластинка разрастается в каудальном направлении, прецеребральная пластинка стала толще, разрослась вверх и назад и образовала крышу (tectum in-



А

Рис. 32. Пластические реконструкции хрящевого черепа личинки *R. sibiricus* длиной 49 мм (стадия 10), изготовленные по поперечным срезам. ×50.

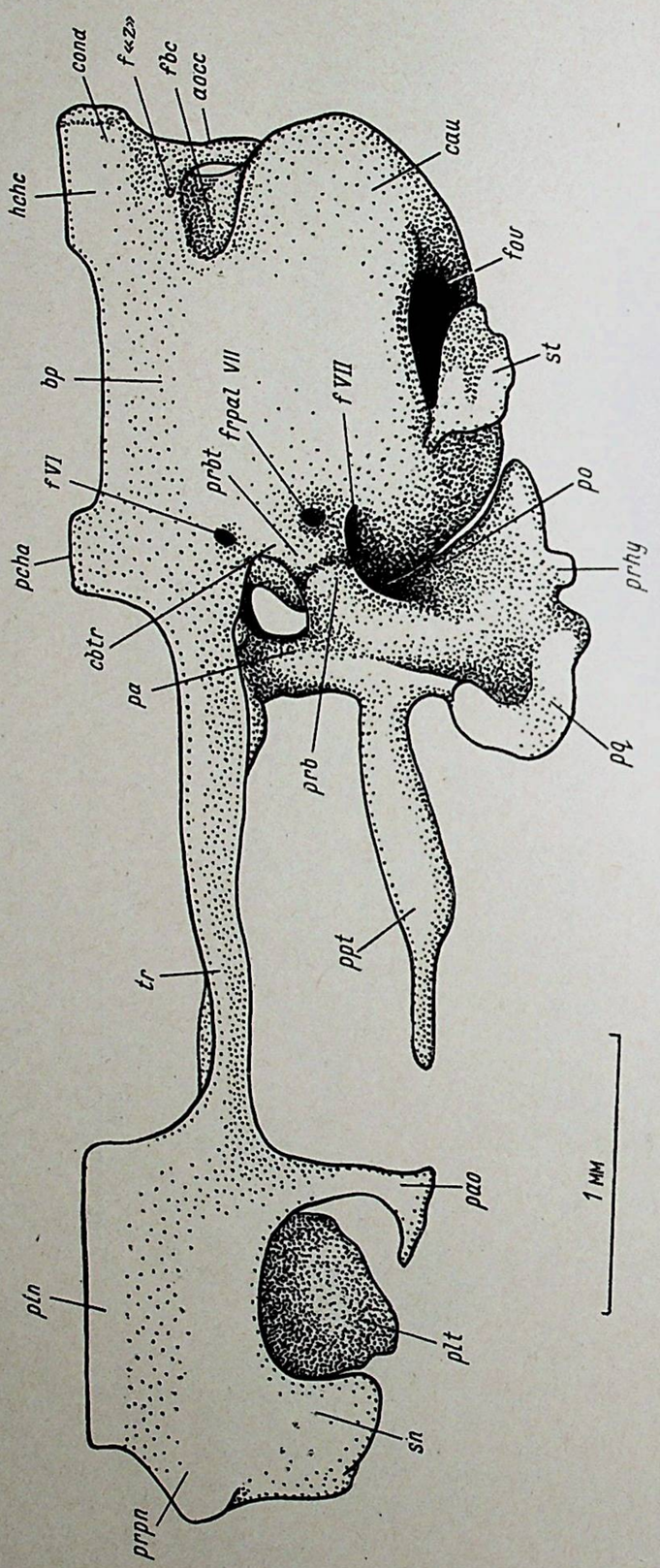
А — вид сбоку на левую половину черепа;



Б

Рис. 32 *(продолжение)*.

Б — вид с медиальной стороны на правую половину черепа:



B

Рис. 32 (*продолжение*).

B — вид с вентральной стороны на правую половину черепа.

ternasale) переднего отдела черепной коробки над обонятельными долями мозга (рис. 32, *Б*, *tin*). В межносовую полость врастает межчелюстная железа. У двух личинок, из шести исследованных, она была развита хорошо, но еще было заметно ее парное происхождение. У трех личинок железа была хорошо развита лишь на одной стороне; у одной личинки имелись только парные выросты эпителия крыши ротовой полости. Мезенхимное сгущение под слезно-носовым протоком начало преобразовываться в типичную мембранную кость (рис. 33, *А*, *smx*). Продолжает разрастаться крыша обонятельной капсулы (рис. 32, *Б*, *plt*). Передний конец предглазничного отростка спереди достиг латерального выроста обонятельного мешка (Якобсонова органа), но с крышей обонятельной капсулы связан только скелетогенной мезенхимой. От заднего края крыши капсулы начала разрастаться задняя стенка капсулы — planum antorbitale (рис. 32, *А*, *plao*) — вниз по направлению к предглазничному отростку, с которым она еще не срастается. Сбоку от Якобсонова органа концентрируется и сгущается скелетогенная мезенхима — закладка челюстной кости и ее зубов (рис. 33, *Б*, *mx*, *dmx*). В боковой стенке черепа изменений нет, если не считать разрастания ее отдела, расположенного впереди отверстия для зрительного нерва. На более ранних стадиях это отверстие находится ближе к предглазничному отростку (ср. рис. 21 и 32, *А*, *f II*).

Хордальный отдел черепа. Продолжается резорбция хряща передних парахордалий над парасфеноидом и замещение хряща костью как в передней стенке ушной капсулы, так и в затылочном столбике. Медиальная стенка ушной капсулы охрящевела, и в ней обособились два отверстия для слуховых нервов, одно общее отверстие для перилимфатических протоков и одно отверстие для эндолимфатического протока (рис. 32, *Б*, *f VII*, *fdp*, *fde*). От stapes по мезенхимному тяжу, идущему к гиоидному отростку нёбно-квадратного хряща, началось разрастание вентрального отростка, тогда как сам stapes по-прежнему прикрывает большую часть овального окна.

Нёбно-квадратный хрящ. Его соединения с осевым черепом остались прежними, за исключением базального соединения, где у всех личинок происходит формирование сустава (рис. 32, *B*, *prb*).

Стадия 11 (длина личинок от 60 до 75 мм)

Кроме микроскопического исследования препаратов (восемь серий), было проведено макроскопическое исследование путем препаровки голов личинок (шесть экземпляров). Личинки этой стадии метаморфизируют: редуцируются спинной и хвостовой плавники, наружные жабры, в коже развиваются многоклеточные железы. Личинки покидают воду и переходят к жизни в воздушной среде на суше. Во время метаморфоза заметно изменяется расположение органов в голове личинки: глазное яблоко, вытесняемое сильно разросшимися жевательными мышцами (m. adductor mandibulae), перемещается в переднюю часть глазницы и своей передней частью налегает на заднюю стенку обонятельной капсулы. Зрительный нерв в связи с этим удлиняется и, выходя из отверстия в боковой стенке, расположенного на этой стадии уже в задней части глазницы, направляется вперед совместно с мощной глазной мышцей (m. retractor bulbi), которая образует желоб для нерва. Все глазные мышцы прикрепляются в глазнице и на глазном яблоке обычным для позвоночных способом. Под ними, в соединительнотканной пленке, выстилающей глазницу, расположены волокна m. levator bulbi, поднимающие глазное яблоко (Luther, 1914; Francis, 1934; Nishi, 1938; Matthews, 1950).

Прехордальный отдел черепа. Сформировалась обонятельная капсула; в ее крыше под покровной носовой костью началась резорбция хряща и образование fen. dorsalis (рис. 34, *fd*). Передний дорсальный край прецеребральной пластинки начал разрастаться вперед по средней линии (рис. 34, prc), образуя proc. cephalicus (Higgins, 1920) — s. proc. praenasalis supperior medius (Francis, 1934), прикрывающий сверху межчелюстную железу. Обонятельные капсулы разрастаются вперед, увеличивая межносовую полость. Все части обонятельной капсулы срослись, в результате чего образовались следующие отверстия: в передне-боковой стенке — отверстие для наружной ноздри (рис. 34, *nar*); позади него, в боковой стенке, — незамкнутое боковое отверстие fen. lateralis (рис. 34, *fl*), медиально от которого расположен боковой вырост обонятельного мешка — Якобсонов орган. Латерально от него

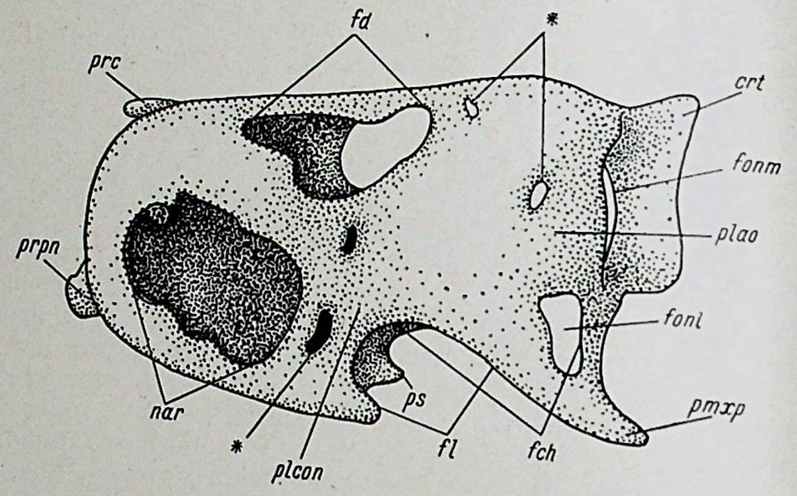


Рис. 34. Пластическая реконструкция обонятельной капсулы хрящевого черепа молодого *R. sibiricus* длиной 75 мм (стадия 11). Вид сбоку.

лежит закладка maxillare. Мембранная кость septomaxillare, поддерживающая с вентральной стороны проксимальный конец слезно-носового протока, лежит сбоку от стенки капсулы, позади отверстия для наружной ноздри (рис. 35, *smx*). С вентральной стороны обонятельной капсулы расположено большое хоанальное окно — fen. choanalis s. fen. basalis nasi (рис. 34, *fch*). От переднего края дна обонятельной капсулы, ограничивающего хоанальное отверстие спереди, разрастается так называемый нёбный отросток Сейделя (рис. 34, *ps*), который поддерживает Якобсонов орган снизу, располагаясь сбоку от хоанального канала обонятельного мешка. На этой стадии развития хрящевого черепа боковое окно в капсуле слито с хоанальным. В задней стенке обонятельной капсулы, благодаря образованию хрящевой перемычки — planum antorbitale (рис. 34, *plao*), связавшей у самых больших личинок на этой стадии задний край крыши обонятельной капсулы с предглазничным отростком (рис. 34, *plt*, *pao*), образовались два отверстия для нервов (r. ophthalmicus profundus V lateralis et medialis) и сосудов (art. orbito-nasalis et v. nasalis); for. orbitonasale mediale et laterale (рис. 34, *fonm*, *fonl*). В крыше и боковой стенке капсулы имеются небольшие отверстия для веточек r. ophthalmicus profundus V.

В передней части боковой стенки черепа, лишенной каких-либо отверстий, началась резорбция хряща и замещение его костью orbitosphenoideum. Этот процесс захватывает частично и заднюю стенку обонятельной капсулы (задне-медиальный отдел крыши капсулы) и дорсальную по-

верхность предглазничного отростка. Остальная часть боковой стенки черепа с отверстиями остается хрящевой и сохраняет свои связи с восходящим отростком нёбно-квадратного хряща и, посредством taenia marginalis posterior, с крышей ушной капсулы.

Хордальный отдел черепа. Продолжается резорбция хряща и замещение его костями prooticum спереди и exoccipitalia позади. В затылочном сочленении хрящ сохраняется на сочленовных поверхностях затылочных бугров, а замещающее затылочное окостенение (exoccipitale) захватывает и заднюю стенку ушной капсулы. Prooticum распространяется назад до переднего края овального окна. Началось окостенение stapes, в конце этой стадии почти полностью закрывшего отверстие овального окна.

Базальная пластинка подстилает передний конец редуцирующейся хорды, которая доходит до уровня ганглия лицевого нерва. В ушной капсуле хрящ сохраняется в медиальной стенке, в крыше капсулы, связанной спереди с taenia marginalis posterior, а позади с tectum synoticum, в боковой стенке вокруг овального окна и на выступе, образованном ушным отростком нёбно-квадратного хряща.

Костный stapes связан вентральным отростком — proc. ventralis columellae — с задним краем нёбно-квадратного хряща над гиоидным отростком. Охрящевение вентрального отростка распространяется по мезенхимному тяжу в направлении от stapes к гиоидному отростку. В некоторых случаях в охрящевевшем вентральном отростке видны два центра охрящевения — один ближе к stapes, другой у края нёбно-квадратного хряща. Между ними сохраняется прохондральная ткань.

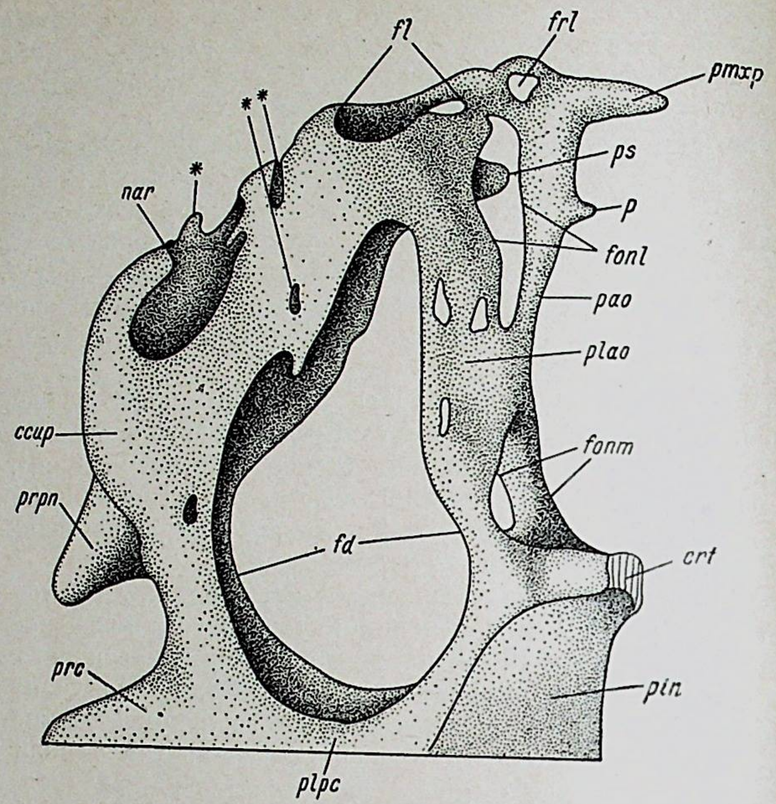
Нёбно-квадратный хрящ. Началась резорбция нёбно-квадратного хряща и замещение его квадратной костью. Отростки его остаются хрящевыми. Восходящий отросток стал очень тонким; прото-хондральная перемычка в ушном отростке, связывающая выступ на ушной капсуле с телом нёбно-квадратного хряща, преобразовалась в молодой хрящ; базальный отросток сочленяется с базитрабекулярным отростком. Птеригоидный отросток и подстилающая его крыловидная кость (нёбный отдел pterygopalatinum редуцировался) укреплены спереди на челюстной кости при помощи lig. quadrato-maxillaris.

Стадия 12 (дефинитивные особи длиной от 91 до 220 мм)

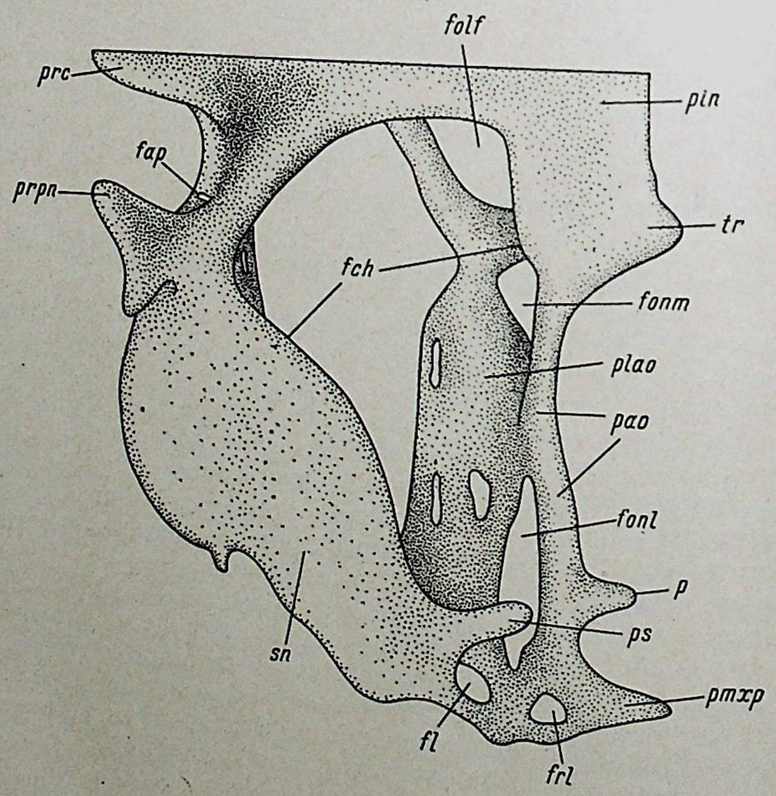
Исследование проводилось как на микроскопических препаратах (особи 91, 92, 100, 105 мм длиной), так и путем препаровки фиксированных животных (длиной в 92, 103, 110, 180, 195, 220 мм).

При исследовании личинок на стадии конца метаморфоза и взрослых животных обращает на себя внимание тот факт, что наряду с резорбцией хряща и замещением его костной тканью в черепе идет дальнейшее разрастание обонятельных капсул. Наибольшие изменения происходят в этмоидной области и связях нёбно-квадратного хряща с осевым черепом. Поэтому именно этим отделам уделено особое внимание.

Обонятельная капсула взрослого *R. sibiricus* (91 мм) исследована методом изготовления пластической реконструкции по поперечным срезам (рис. 36, *А*, *Б*, *В*, *Г*). Она представляет собой полностью сформированный хрящевой каркас, на котором укреплены покровные кости переднего конца морды животного. Одновременно с образованием хрящевых мостиков, разделяющих отверстия капсулы, идет резорбция хряща в крыше обонятельной капсулы под покровными костями. В капсуле имеется два больших окна: одно в крыше — fen. dorsalis (рис. 36, *А*, *fd*), другое в дне обонятельной капсулы — хоанальное окно (рис. 36, *Б*, *fch*). В хоанальное окно вдается нёбный отросток, разрастающийся от заднего края дна



А

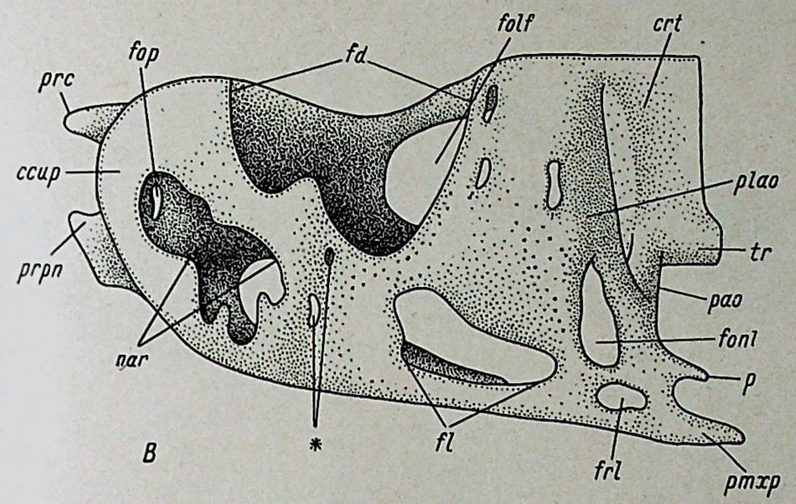


Б

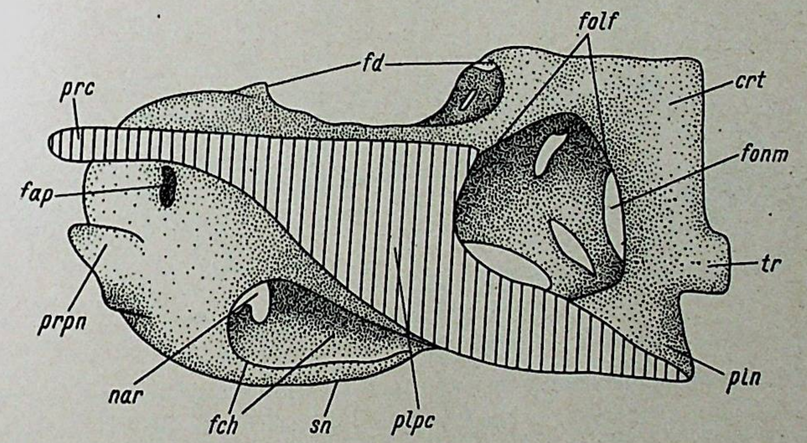
Рис. 36. Пластические реконструкции хрящевой обонятельной капсулы, изготовленной по поперечным срезам головы взрослого *R. sibiricus* длиной 91 мм (стадия 12).

А — вид сверху; *Б* — вид снизу;

капсулы в каудальном направлении (рис. 36, *А*, *Б*, *sn*, *ps*). Впервые он появляется на стадиях метаморфоза и разрастается сбоку от хоаны, поддерживая снизу Якобсонов орган. В боковой стенке образовалось замкнутое боковое окно — fen. lateralis, — отделенное от хоанального окна хрящевым мостиком, связавшим задне-латеральный край дна капсулы с передним краем предглазничного отростка (рис. 36, *В*, *fl*). Через него из капсулы выходит нерв r. nasalis externus profundus V. Медиально от бокового окна располагается Якобсонов орган. Спереди от бокового



В



Г

Рис. 36 *(продолжение)*.

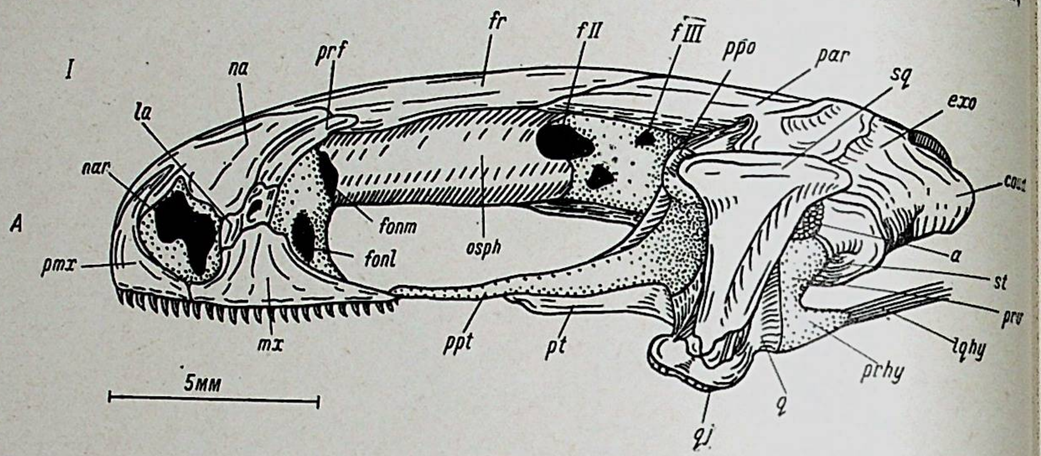
В — вид сбоку; *Г* — вид с медиальной стороны.

окна находится отверстие для наружной ноздри (рис. 36, *В*, *nar*). К вентро-каудальному краю этого отверстия прирастает кость septomaxillaris, поддерживающая слезно-носовой проток. К этой кости прирастают m. dilatator naris и частично m. constrictor naris.

Вторичное срастание мембранной кости septomaxillaris со стенкой капсулы И. И. Шмальгаузен (1958, 1964б) объясняет функциональными требованиями. Для работы мышц, сжимающих ноздрю, срастающихся с мембранной костью, нужна фиксация этой кости на хрящевом внутреннем скелете.

В передней стенке обонятельной капсулы над предносовым отростком расположено маленькое отверстие для конечной веточки r. ophthalmicus profundus V (рис. 36, *В*, *Г*, *fap*). Кроме этого постоянного отверстия,

имеющегося у всех амфибий, в стенке капсулы образуется несколько небольших отверстий, число и положение которых у хвостатых амфибий может варьировать даже у представителей одного и того же вида (Chung, 1931). Два больших отверстия расположены в задней стенке обонятельной капсулы: for. orbitonasale mediale et laterale (рис. 36, *A*, *B*, *fonm*, *fonl*). Их разделяет planum antorbitale, связывающая крышу капсулы с предглазничным отростком (рис. 36, *A*, *B*, *plao*). Сквозь верхнюю часть медиального отверстия (*fonm*) проходит медиальная ветвь r. ophthalmicus profundus V, а в его нижней части расположены косые мышцы глаза,



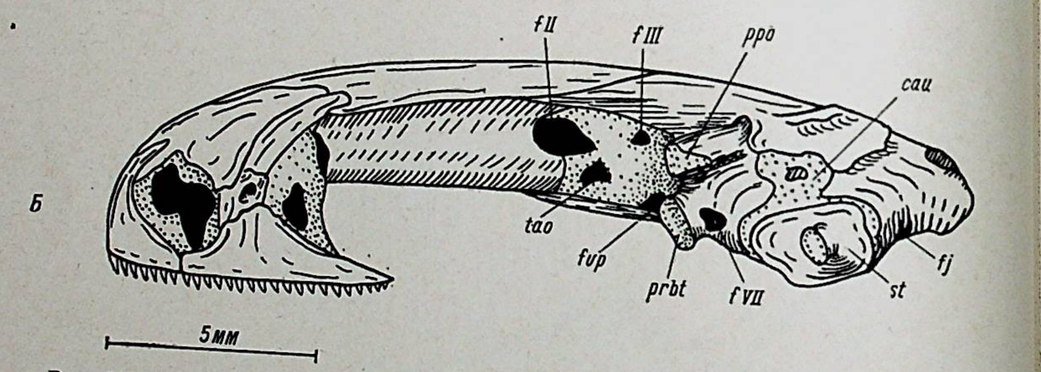


Рис. 37. Отпрепарированные черепа взрослых представителей сем. *Hynobiidae*.

I — *R. sibiricus* длиной 210 мм; *II* — *Hynobius keyserlingii* длиной 110 мм; *III* — *Onychodactylus fischeri* длиной 132 мм. *А* — вид сбоку; *Б* — то же без нёбно-квадратного хряща;

прикрепляющиеся в углу, образованном предглазничным отростком и боковой стенкой черепа. Через латеральное отверстие (*fonl*) проникают кровеносные сосуды (задняя ветвь орбито-носовой артерии) и одна из ветвей r. ophthalmicus profundus V (r. externus), выходящая из капсулы через боковое отверстие, тогда как ее веточки выходят через несколько маленьких отверстий (рис. 36, *A*, *B*, обозначены звездочкой). Между двумя большими отверстиями в задней стене капсулы имеется три маленьких отверстия для веточек медиальной и латеральной ветвей r. ophthalmicus profundus V. У саламандры (Francis, 1934) и у *Onychodactylus japonicus* (Ryke, 1950) таких отверстий два. В боковой стенке капсулы позади от бокового окна у *R. sibiricus* имеется еще одно небольшое отверстие для прохода маленькой ветви этого нерва (рис. 36, *A*, *B*, *frl*). Позади от этого отверстия на латеральном конце предглазничного отростка расположен proc. maxillaris posterior, направленный назад. Несколько медиальнее от него, на заднем крае предглазничного отростка имеется еще один неболь-

шой хрящевой отросток, роль которого не совсем ясна (рис. 36, *A*, *B*, *p*). Наконец, в медиальной стенке обонятельной капсулы расположено большое отверстие for. olfactorium (рис. 36, *B*, *Г*, *folf*) для прохода в обонятельную капсулу truncus olfactorius.

Межносовая пластинка (рис. 36, *A*, *Б*, *pin*), суживаясь спереди, переходит в узкую прецеребральную перегородку (рис. 36, *A*, *Б*, *plpc*), по ширине своей напоминающую межносовую септу бесхвостых амфибий. В меж-

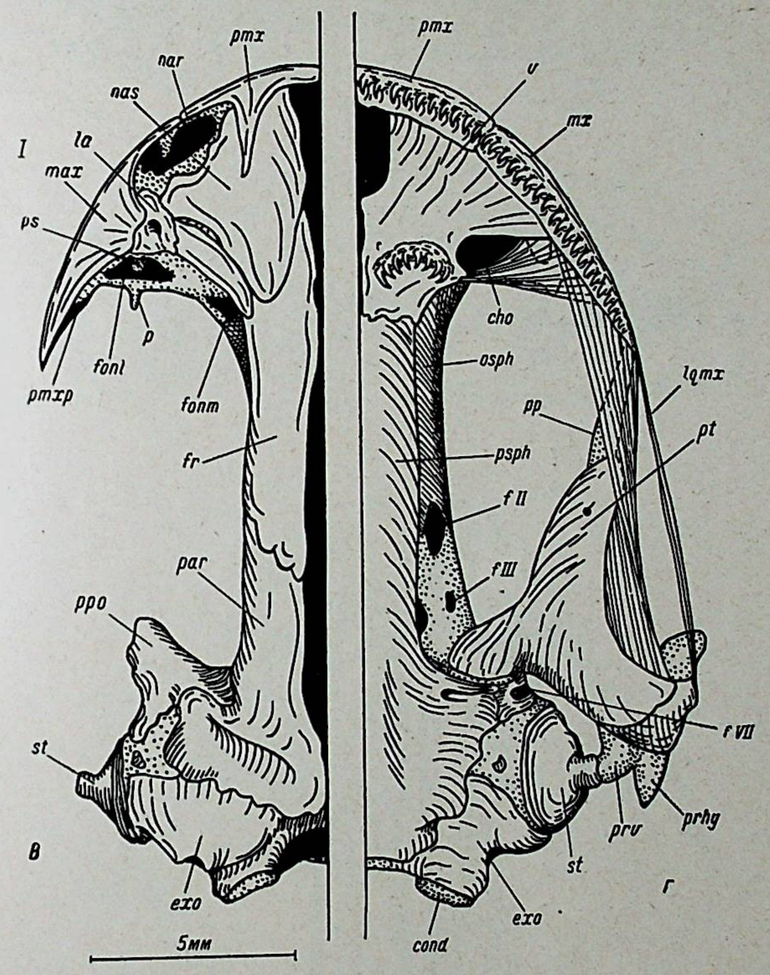


Рис. 37 *(продолжение)*.

В — вид сверху на левую половину черепа; *Г* — вид снизу на левую половину черепа.

носовую полость вдается довольно широкий вырост прецеребральной пластинки — proc. cephalicus (рис. 36, *A*, *Б*, *B*, *Г*, *prc*), прикрывающий сверху межчелюстную железу.

В боковой стенке черепа процесс замещения хряща костью orbitosphenoideum дошел до области отверстий: передняя часть стенки отверстия для зрительного нерва теперь костная. Остальные отверстия расположены в хрящевой части стенки (рис. 37, *I*, *A*, *Б*, *f II*, *f III*, *fao*). Связь боковой стенки с ушной капсулой посредством taenia marginalis posterior остается хрящевой.

Ушная капсула уже почти полностью замещена костями prooticum и exoccipitalia. Однако хрящ остался еще в дорсальной части медиальной стенки, в боковой стенке вокруг овального окна, в дне ушной капсулы между костями и над парасфеноидом, в префациальной комиссуре,

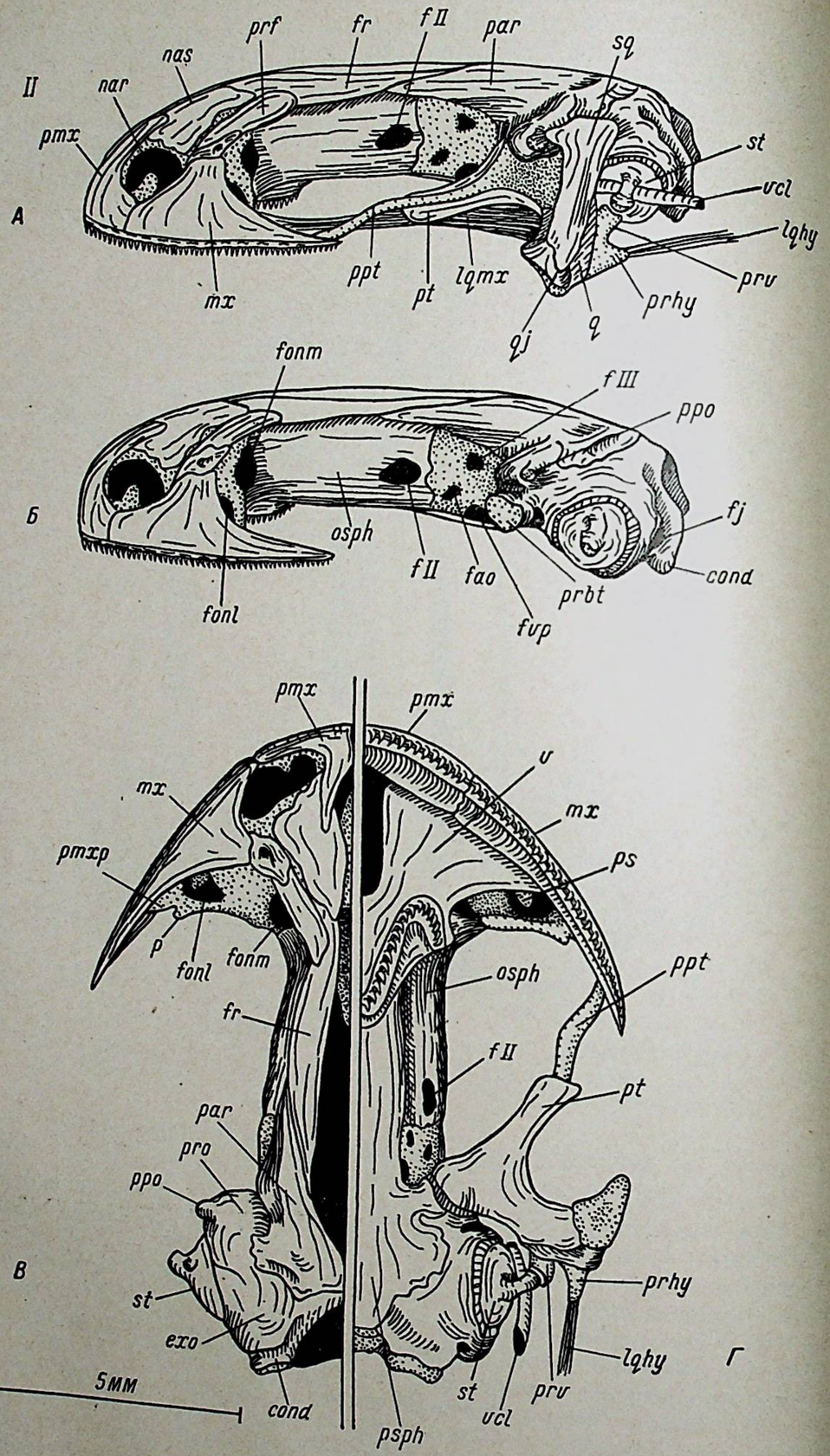


Рис. 37 *(продолжение)*.

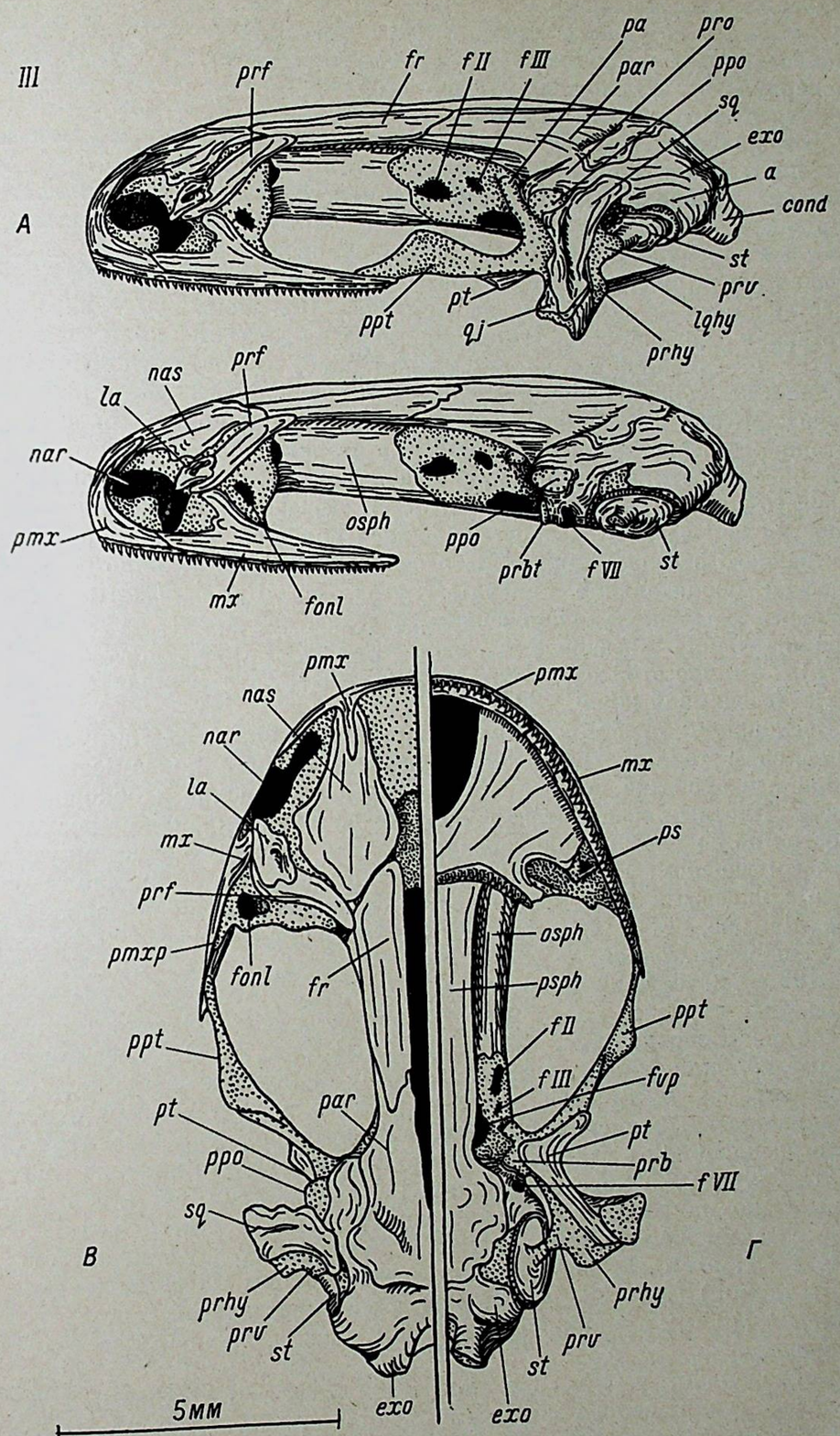


Рис. 37 *(продолжение)*.

в базальном сочленении и на ушном выступе, с которым срастается узкая полоска хряща ушного отростка нёбно-квадратного хряща. В затылочной области хрящ сохраняется в гипохордальной комиссуре и на суставных поверхностях затылочных бугров. Костный stapes срастается или сочленяется с вентральным отростком (рис. 37, *I*, *A*, *B*, *st*, *prv*).

Завершается резорбция хряща и замещение его квадратной костью на дистальном конце нёбно-квадратного хряща (рис. 37, *I*, *A*, *q*), причем суставная поверхность покрыта слоем хряща. Боковая поверхность нёбно-квадратного хряща покрыта двумя пластинчатыми костями — чешуйчатой и квадратно-скуловой (рис. 37, *I*, *A*, *sq*, *qj*). Ушной отросток представляет собой узкий и тонкий хрящевой мостик, срастающийся с выступом на капсуле. По этому выступу, как по суставной поверхности, скользит передне-верхний край чешуйчатой кости, укрепленной на костях крыши капсулы соединительнотканными волокнами, допускающими некоторую подвижность нёбно-квадратного хряща вместе с чешуйчатой костью. Передний конец хрящевого птеригоидного отростка укреплен вместе с птеригоидной костью на медиальной поверхности заднего конца челюстной кости крепкой связкой lig. quadrato-maxillaris (рис. 37, *I*, *Г*, *lqmx*), одевающей передний конец этого отростка как чехлом из пересекающихся волокон. Между передним концом заднего отдела птеригоидного отростка и задним концом хрящевого отростка обонятельной капсулы — proc. maxillaris posterior, — также лежащим на медиальной поверхности челюстной кости, имеются тонкие соединительнотканные волокна, связывающие их (рис. 37, *I*, *A*, *B*, *l*, *ppt*, *pmxp*). Слияние этих отростков не обнаружено, что совпадает с данными Н. С. Лебедкиной (1963, 1964).

Восходящий отросток нёбно-квадратного хряща редуцируется, превращаясь в тонкий хрящевой стерженек, идущий дорсо-медиально от базального отростка под ушным выступом на капсуле к боковой стенке черепа. Плотные соединительнотканные волокна укрепляют восходящий отросток на боковой стенке черепа, создавая надежную эластичную связь с осевым черепом. На заднем крае квадратной кости укреплены остающиеся хрящевыми гиоидный отросток, связанный мощной связкой с ceratohyale (рис. 37, *I*, *A*, *prhy*, *lqhy*), и вентральный отросток, связанный со слуховой косточкой — stapes (рис. 37, *I*, *A*, *Г*, *prv*, *st*). У *R. sibiricus* 195 и 220 мм длиной и у *O. fischeri* 180 и 210 мм длиной (на отпрепарированных черепах) между stapes и вентральным отростком было обнаружено расчленение (рис. 37, *I*, *III*, *A*, *Г*, *st*, *prv*). Соединительнотканные волокна образуют манжет, который подобно суставной сумке объединяет сочленяющиеся элементы (stapes и вентральный отросток). У большинства отпрепарированных экземпляров *Hynobius keyserlingii* вместо расчленения в этом месте имеется лишь светлая полоска молодого хряща. Только у одного экземпляра (110 мм длиной) на одной стороне головы было найдено расчленение между stapes и proc. ventralis columellae с таким же манжетом, как и у предыдущих двух видов (рис. 37, *II*, *A*, *Г*, *st*, *prv*). На фронтальных срезах головы *Onychdactylus fischeri* (85 мм длиной) (рис. 38, *A*, *st*, *prv*) и на сагиттальных срезах головы *R. sibiricus* (105 мм длиной) (рис. 38, *Б*, *st*, *prv*) видно образование этого расчленения.

Следовательно, у взрослых представителей сем. *Hynobiidae* нёбно-квадратный хрящ связан с осевым черепом относительно подвижно.

Между медиальной поверхностью нёбно-квадратного хряща, сосудами и нервами, проходящими вдоль боковой стенки ушной капсулы в черепно-квадратный проход, у взрослых *R. sibiricus* и *O. fischeri* расположена жировая ткань (рис. 37, *I*, *III*, *A*, *a*). Значение этой ткани, по-видимому, заключается в предохранении сосудов и нервов от зажима

при движении нёбно-квадратного хряща. Такое сжатие сосудов, судя по связям верхнего отдела челюстной дуги с осевым черепом, может иметь место при захватывании пищи животным.

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Хрящевой череп Ranodon sibiricus и Hynobius keyserlingii

При анализе развития хрящевого черепа *R. sibiricus* обнаруживается большое сходство с формированием черепа у *H. keyserlingii*.

Сем. *Hynobiidae* — наиболее примитивное семейство среди хвостатых амфибий. Сходство в развитии хрящевого черепа у представителей двух исследованных родов этого семейства проявляется в сохранении большого числа анцестральных признаков. Однако наряду с этим имеются некоторые отличия, которые носят адаптивный характер и связаны с жизнью этих представителей сем. *Hynobiidae* в различных биотопах. В частности, у *R. sibiricus*, обладающего более крупными и богатыми желтком яйцами, развивающимися к тому же в холодной воде горных ручьев, развитие личинок замедленное и формирование черепа более растянутое. Благодаря этому в развитии хрящевого черепа *R. sibiricus* сохраняется больше примитивных признаков, чем у *H. keyserlingii*. Кроме того, с развитием личинок *R. sibiricus* в горных ручьях связана еще одна особенность формирования его хрящевого черепа — это иной, чем у *H. keyserlingii*, способ охрящевения нёбно-квадратного хряща и иное развитие ушного отростка и его связи с ушной капсулой.

Как было показано в работе по развитию хрящевого черепа *H. keyserlingii* (Регель, 1964б), у личинок этих тритонов развивается специальное личиночное приспособление — балансер. Этот провизорный орган необходим личинкам для подвешивания в воде к водорослям и для приподнимания головы над илистым дном стоячих водоемов, где, как правило, проходит их развитие. Питание личинок начинается задолго до развития у них передних конечностей, и балансеры частично выполняют их функцию, приподнимая голову и тем самым позволяя личинке легко открывать рот при захвате пищи. Для укрепления балансеров на дистальных концах нёбно-квадратных хрящей развиваются специальные хрящевые выросты — Рускониевы крючки (proc. balancer). У *H. keyserlingii* охрящевение нёбно-квадратного хряща начинается с этого отростка и с дистального конца верхнего отдела челюстной дуги, который охрящевевает раньше всей остальной его части. Связано это несомненно с наличием функционирующих балансеров, требующих ранней опоры на челюстной дуге. Ушной отросток нёбно-квадратного хряща у *H. keyserlingii* развивается поздно, и кратковременное его срастание с ушной капсулой возникает лишь на предметаморфозной стадии. По всей вероятности, это также связано с тем, что при наличии функционирующих балансеров личинкам нужна большая свобода верхнего отдела нёбно-квадратного хряща.

Личинкам *R. sibiricus*, которые развиваются в быстротекущих горных ручьях с каменистым дном, балансер не нужен. Он заменен у них другим провизорным органом — когтями на пальцах ног. Несмотря на отсутствие балансеров, рудиментарные Рускониевы крючки у них образуются. В связи с тем, что при отсутствии балансеров исчезает необходимость в раннем охрящевении дистального конца нёбно-квадратного хряща, процесс дифференциации его мезенхимной закладки проходит равномерно. Ушной отросток нёбно-квадратного хряща на самых ранних стадиях формирования черепа уже связан с закладкой ушной капсулы. Наличие рудиментарных отростков для укрепления балансеров свидетельствует о том,

что предки *R. sibiricus* ранее жили в более равнинных биотопах со стоячими водоемами, где балансеры им были необходимы как провизорные органы.

Подавляющее большинство сходных признаков в развитии и строении хрящевого черепа у *Hynobiidae* свидетельствует о необычайной их примитивности. Часть этих признаков, проявляющихся в онтогенезе, указывают на метамерное происхождение межушной области черепа низших позвоночных животных и свидетельствуют о том, что в состав этой области, как было установлено ранее Гудричем (Goodrich, 1930), у примитивных хвостатых амфибий вошло три сегмента.

К примитивным признакам относятся обнаруженные на ранних стадиях развития личинок обоих представителей сем. *Hynobiidae* три утолщения парахордалий в межушной области. Первое из них, расположенное сразу же позади передних парахордалий и названное в настоящем исследовании «основанием ушной дуги», не только впервые обнаружено у примитивных хвостатых амфибий, но не было описано даже у примитивных рыб. У *R. sibiricus* хорошо заметно, что разрастание основания ушной дуги на дорсальной поверхности участвует в формировании медиальной стенки ушной капсулы. Второе и третье утолщения парахордалий — основания предзатылочной и затылочной дуг — у обоих видов разрастаются дорсально и образуют затылочный гребень, связанный с ушной капсулой в двух местах (рис. 25, *crocc*). Отверстие для выхода затылочного нерва в этом гребне указывает границу между предзатылочной и затылочной дугами. Затылочный нерв («Z» s. n. hypoglossus) обнаружен как у *H. keyserlingii* (Регель, 1964б), так и у *R. sibiricus*, причем у последних он развит значительно полнее и обладает хотя и рудиментарными, но характерными для типичных спинномозговых нервов дорсальными (смешанными) и вентральными (соматически-двигательными) корешками. Затылочный нерв иннервирует третий заушный миотом, который сохраняется у взрослых животных. У личинок обычно хорошо развит и второй заушный миотом, но он очень скоро редуцируется и частично сливается с третьим. Как у *H. keyserlingii*, так и у *R. sibiricus* были обнаружены — в виде индивидуальных вариаций — рудиментарные мышечные волокна первого заушного миотома (рис. 11, 16, *Б*, *my I*) в области переднего утолщения парахордалий (основания ушной дуги). У *H. keyserlingii* был обнаружен рудимент сегментального нерва, относящегося, по-видимому, к первому заушному миотому в виде дополнительной ветви отводящего нерва. Кроме того, у обоих представителей сем. *Hynobiidae* в базальной пластинке были обнаружены дополнительные отверстия для этого нерва.

Таким образом, в межушной области осевого хрящевого черепа у двух представителей сем. *Hynobiidae* сохранились явственные следы ее метамерного происхождения и, более того, вхождения в ее состав трех дуг позвонков.

Предушная область хрящевого черепа у *R. sibiricus* и *H. keyserlingii* развивается сходно. Первоначальная закладка трабекул и передних парахордалий у них едина, хотя и образована из мезенхимы разного происхождения (передний отдел трабекул эктомезенхимный, а ее задний отдел и передние парахордалии — эндомезенхимные). Охрящевение трабекул и передних парахордалий происходит раньше всей остальной части осевого черепа. Граница между передними парахордалиями и появляющимися позднее передними утолщениями средней части парахордалий (основаниями ушных дуг) хорошо видна на протяжении четырех стадий развития хрящевого черепа.

Боковая стенка предушной области черепа также образуется из мезенхимы разного происхождения. Передняя часть боковой стенки (до

К стр. 20

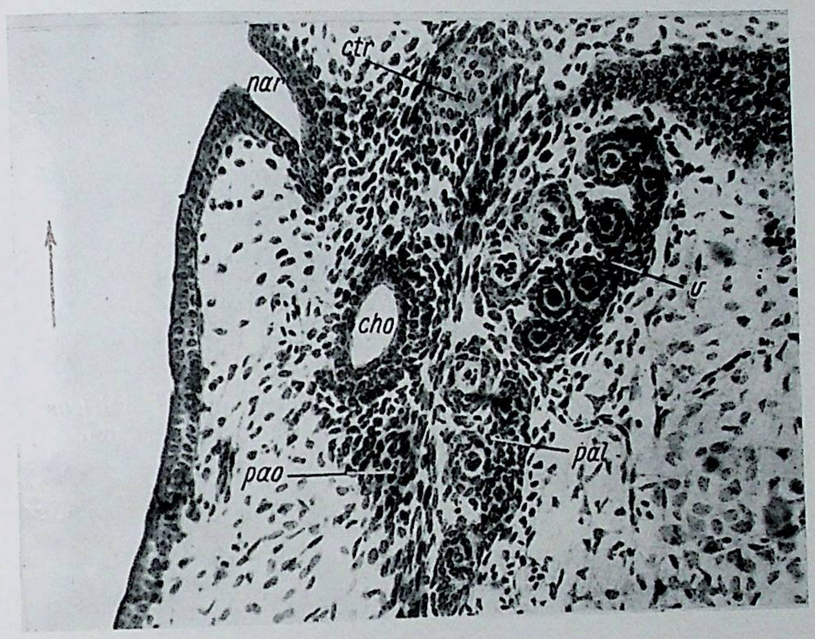


Рис. 15. Фронтальный разрез головы личинки *R. sibiricus* длиной 21 мм (стадия 5). Обонятельная область левой стороны. ×110.

К стр. 24

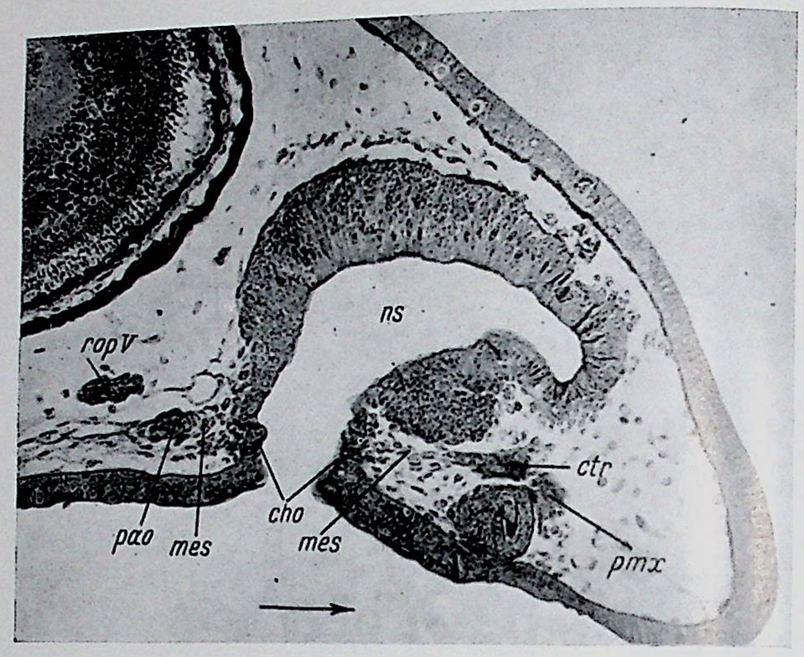


Рис. 19. Сагиттальный разрез головы личинки *R. sibiricus* длиной 20 мм (стадия 5) в области обонятельного мешка.

К стр. 24

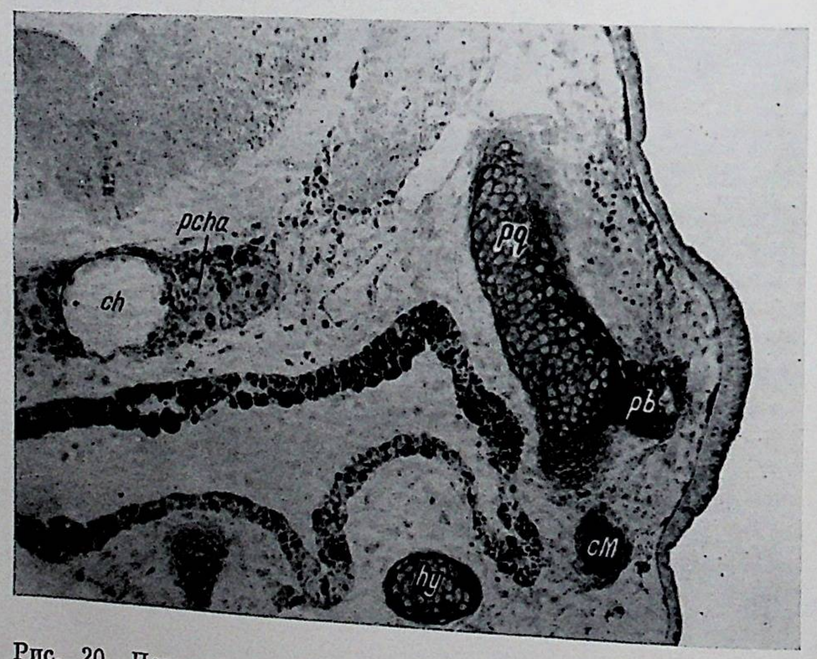


Рис. 20. Поперечный разрез головы личинки *R. sibiricus* длиной 21 мм (стадия 5). ×110.

К стр. 27

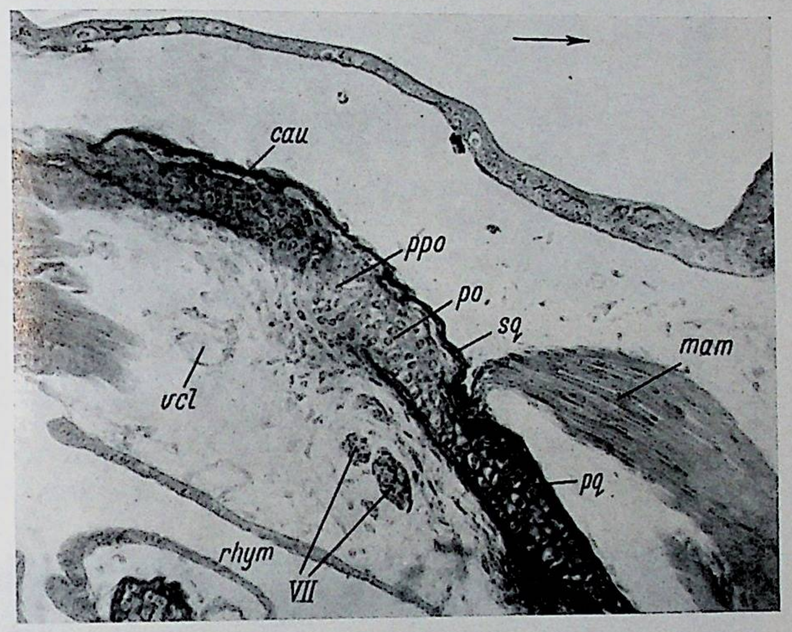


Рис. 23. Сагиттальный разрез через место соединения ушного отростка нёбно-квадратного хряща с ушной капсулой у личинки *R. sibiricus* длиной 25 мм (стадия 6). ×110.

К стр. 30

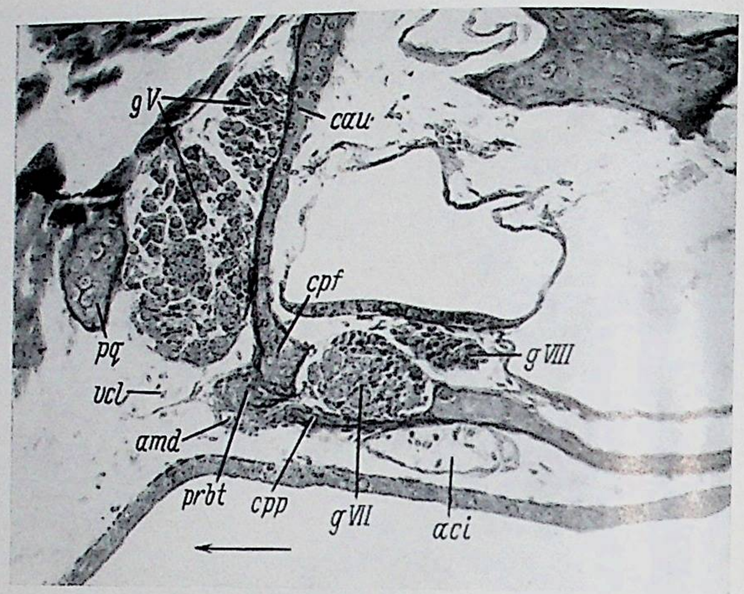


Рис. 26. Сагиттальный разрез ушной капсулы в области канала лицевого нерва у личинки *R. sibiricus* длиной 27 мм (стадия 7). ×110.

К стр. 30

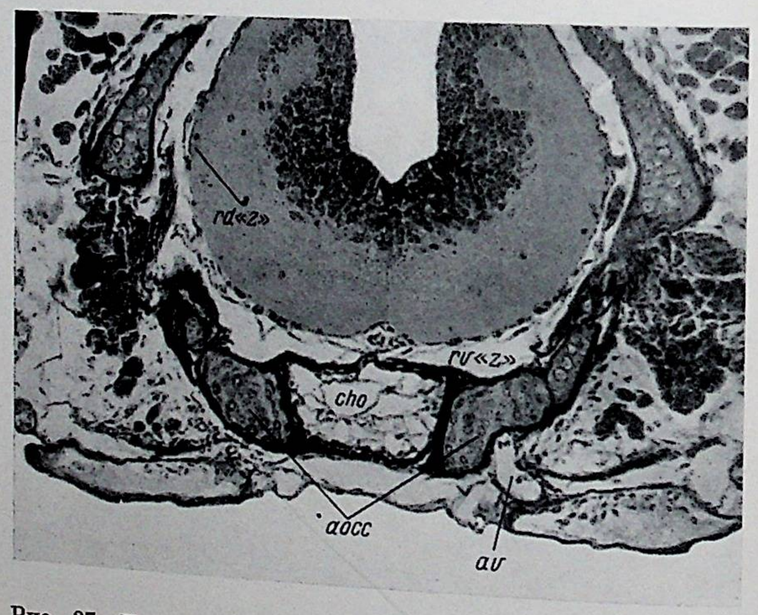


Рис. 27. Поперечный разрез в затылочной области черепа личинки *R. sibiricus* длиной 34 мм (стадия 8). ×110.

К стр. 32

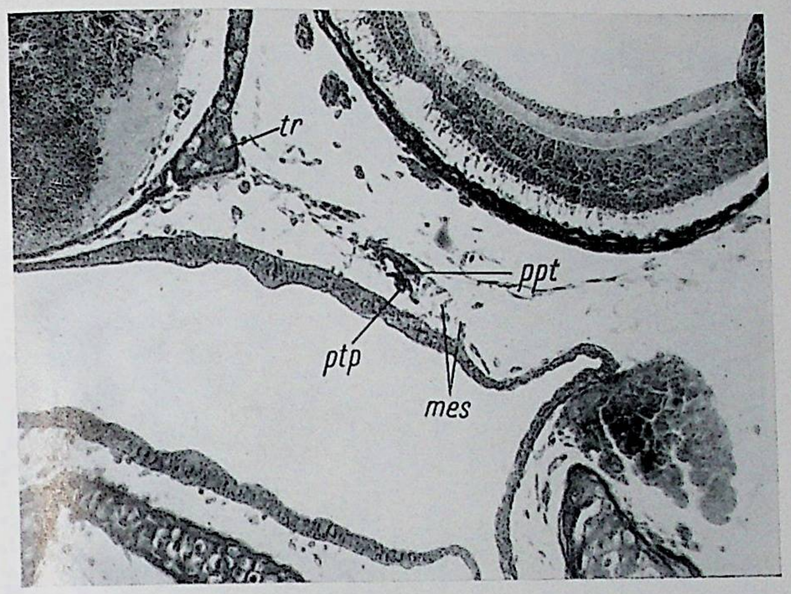


Рис. 29. Поперечный разрез головы личинки *R. sibiricus* длиной 30 мм (стадия 8) на уровне срастания двух отделов птеригоидного отростка. ×110.

К стр. 32

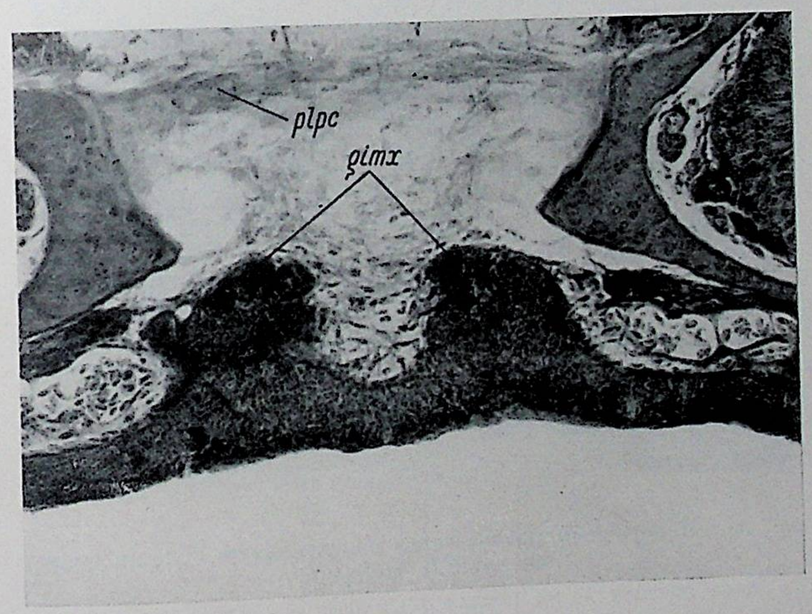
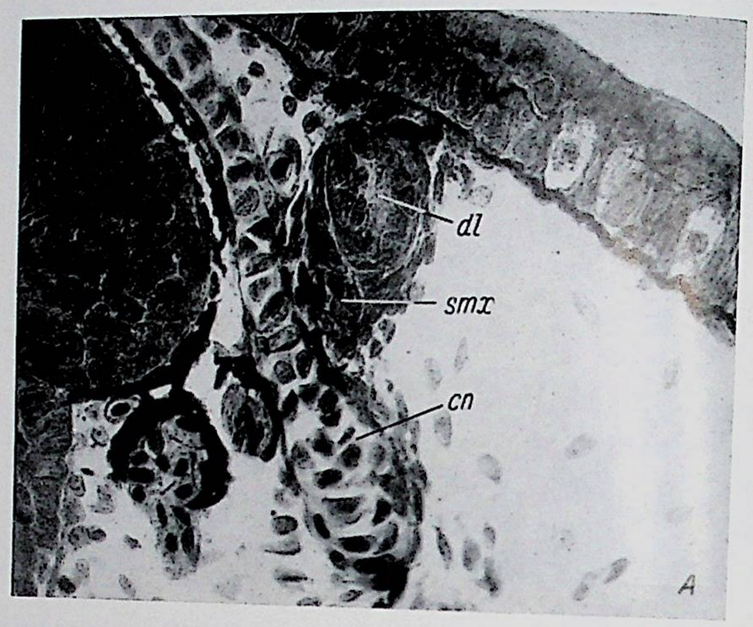


Рис. 30. Поперечный разрез в обонятельной области головы личинки *R. sibiricus* длиной 43 мм (стадия 9). ×110.



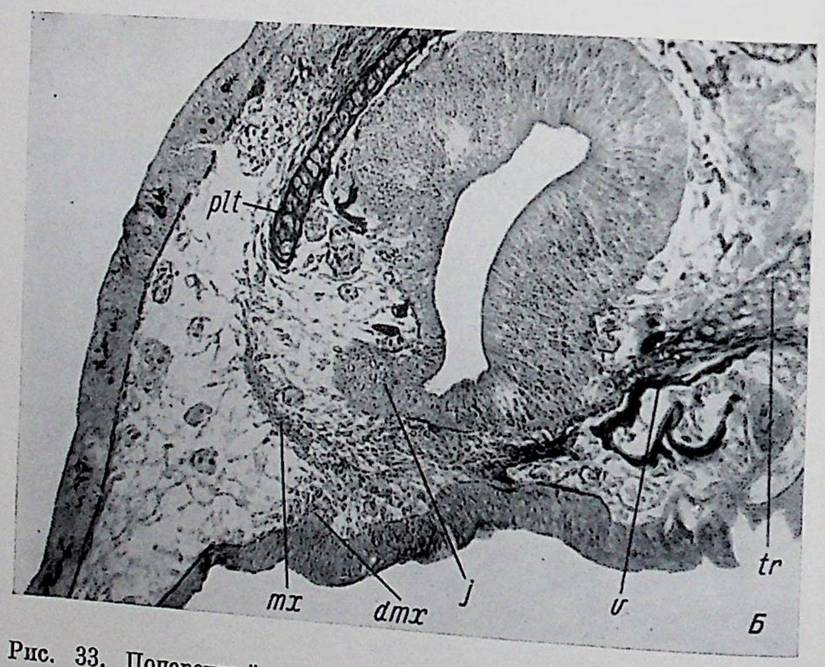


Рис. 33. Поперечный разрез через обонятельную область головы личинок *R. sibiricus*.

А — длина личинки 46 мм (стадия 10), × 280; *Б* — длина личинки 49 мм (стадия 10), ×110.

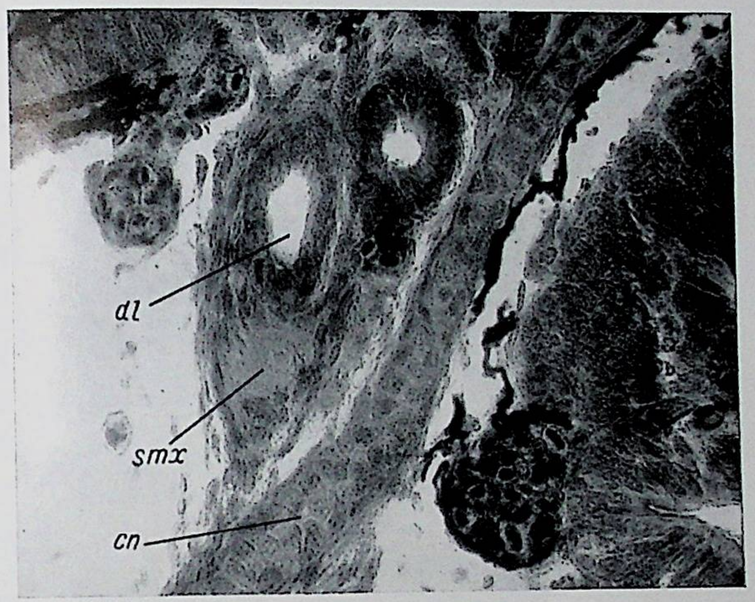


Рис. 35. Поперечный разрез через обонятельную область головы личинки *R. sibiricus* длиной 67 мм (стадия 11). ×280.

К стр. 46



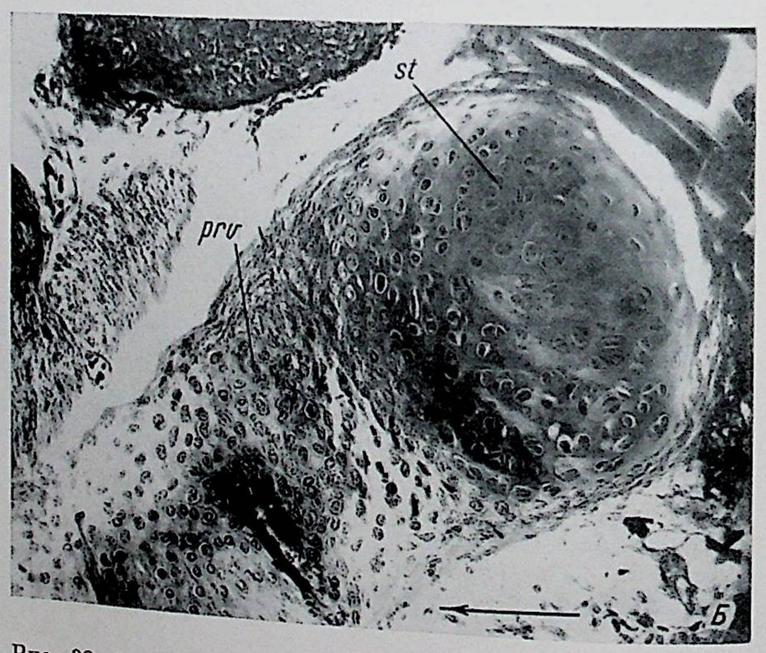


Рис. 38. Разрез в области расчленения между stapes и proc. ventralis columellae.

А — фронтальный разрез у взрослого *Onychodactylus fischeri* длиной 85 мм, ×110; *Б* — сагиттальный разрез у взрослого *R. sibiricus* длиной 105 мм, ×140.

отверстия для зрительного нерва) — эктомезенхимная, а ее задняя часть — эндомезенхимная. Срастание боковой стенки черепа с ушной капсулой при помощи taenia marginalis posterior происходит на стадии 7 развития хрящевого черепа. В боковой стенке черепа личинок *R. sibiricus* и *H. keyserlingii* образуются отверстия для выхода нервов и сосудов, причем количество их может быть разным (их может быть три, четыре и пять). В случае трех отверстий зрительный нерв и a. centralis retinae проходят в общее отверстие, глазодвигательный нерв имеет обычно свое

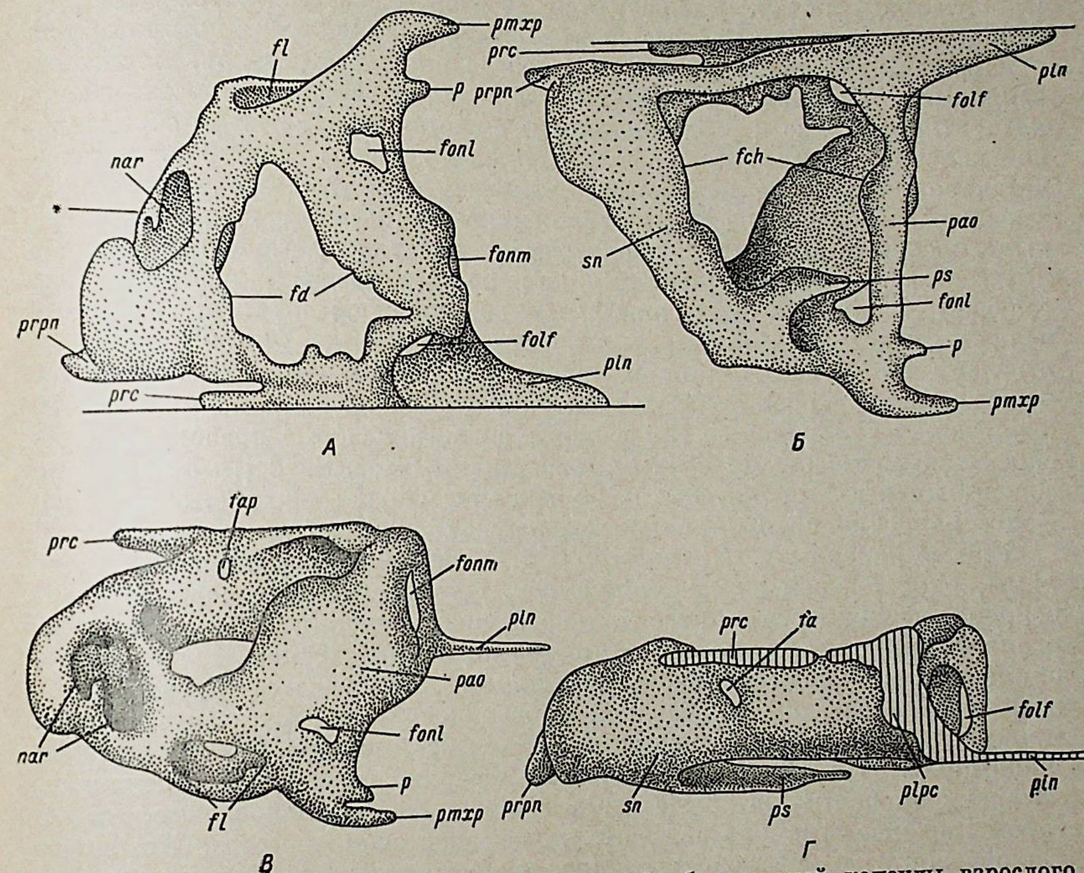


Рис. 39. Пластические реконструкции хрящевой обонятельной капсулы взрослого *Hynobius keyserlingii* длиной 85 мм.

А — вид сверху; *Б* — вид снизу на правую капсулу; *В* — вид сбоку на левую обонятельную капсулу; *Г* — вид с медиальной стороны на правую обонятельную капсулу.

собственное отверстие, а a. ophthalmica и v. pituitaria — тоже общее. При четырех отверстиях a. ophthalmica и v. pituitaria проходят через отдельные отверстия, а при пяти каждый нерв и сосуд отделен друг от друга хрящевой перемычкой боковой стенки. В виде индивидуальных вариаций у *H. keyserlingii* и *R. sibiricus* были обнаружены необычные для хвостатых амфибий отверстия в боковой стенке черепа для выхода r. ophthalmicus profundus V из черепной коробки в глазницу. Обычно этот нерв проходит в глазницу под местом срастания восходящего отростка с боковой стенкой черепа через for. prooticum.

На боковой стенке черепа в области pila antotica образуется у обоих видов небольшой вырост — proc. antoticus, с которым сочленяется, а затем срастается восходящий отросток нёбно-квадратного хряща.

После замещения переднего отдела боковой стенки черепа орбитосфеноидной костью (orbitosphenoideum) все отверстия остаются в задней,

хрящевой части боковой стенки. Задний край орбитосфеноида обычно образует переднюю часть стенки отверстия для зрительного нерва, но у взрослых *H. keyserlingii* было обнаружено, что зрительный нерв выходит в отверстие, со всех сторон окруженное костной тканью (рис. 37, *II*, *А*, *Б*, *f II*). Передний край орбитосфеноида у обоих видов заходит на заднюю стенку обонятельной капсулы.

Хрящевые капсулы органов чувств у наших двух видов развиваются и построены очень сходно (рис. 36, *А*, *Б*, *В*, *Г*; ср. рис. 39, *А*, *Б*, *В*, *Г*). Обонятельные капсулы образуются из разрастающихся рогов трабекул, этмоидальных стержней (независимые центры охрящевения которых были обнаружены у обоих видов) и предглазничных отростков. Последние закладываются в связи с передним отделом птеригоидного отростка нёбно-квадратного хряща и вторично входят в состав задней стенки обонятельной капсулы (Регель, 1964а). Обонятельные капсулы формируются окончательно уже после метаморфоза, причем наряду с разрастанием их стенок одновременно идет и резорбция хряща в крыше капсул под покровными носовыми костями. В обонятельных капсулах у взрослых тритонов имеются все основные отверстия (для наружных ноздрей, хоан, нервов и сосудов) и боковые окна, прикрытые снаружи дорсальными выростами челюстных костей. Как у *H. keyserlingii*, так и у *R. sibiricus* эти окна отделены от хоанальных окон хрящевыми перемычками. Медиально от боковых окон в обонятельных капсулах расположены боковые выросты обонятельных мешков — Якобсоновы органы, которые поддерживаются снизу так называемыми нёбными отростками (proc. Seydel) — выростами заднего края дна обонятельных капсул (рис. 36, *Б*; ср. рис. 39, *Б*, *ps*). Более подробно об обонятельных капсулах будет сказано ниже.

Ушные капсулы у *H. keyserlingii* и *R. sibiricus* образуются из мезенхимы, окружающей слуховой пузырек. Охрящевение их начинается на боковой поверхности горизонтального полукружного канала и затем распространяется по поверхности слухового пузырька. Более раннее охрящевение капсул с боков, по-видимому, объясняется функциональной особенностью: к боковой поверхности капсулы у личинок прикрепляются мышцы, поднимающие жаберные дуги и m. depressor mandibulae. На вентро-латеральной поверхности стенки капсулы из латеральной части fen. basicapsularis образуется овальное окно, в котором позднее располагается слуховая косточка — stapes. Позади от ушной капсулы остается югулярное окно для выхода блуждающего и языкоглоточного нервов, ограниченное каудально затылочной дугой, сросшейся дорсально с крышей ушной капсулы. Обе капсулы связаны друг с другом над продолговатым мозгом хрящевой крышей — tectum synoticum. Медиальная стенка формируется в основном за счет разрастания крыши капсулы (вентрально) и дорсальных выростов оснований дуг позвонков, вошедших в состав межушной области. В медиальной стенке ушной капсулы имеется два отверстия для слуховых нервов, два отверстия для перилимфатических протоков и одно отверстие для эндолимфатического протока. Внутри капсул образуется три хрящевых кольца — септы полукружных каналов. Дно ушных капсул связано с парахордалиями посредством охрящевевших базикапсулярных комиссур, вместе образующих базальную пластинку. Между парахордалиями в базальной пластинке располагается хорда, которую в затылочной области подстилает хрящ гипохордальной комиссуры. Спереди хорда заходит у личинок в углубление передних парахордалий.

Передняя стенка ушных капсул в своей вентральной части не охрящевевает, и ее имитирует хрящевая префациальная комиссура. Эта комиссура разделяет ганглии тройничного и лицевого нервов. Первый остается спереди от префациальной комиссуры, а второй — позади от

нее. Префациальная комиссура связана с передними парахордалиями хрящевой базитрабекулярной комиссурой, на латеральном краю которой образуется базитрабекулярный отросток (рис. 32, *В*, *cbr*, *prbt*). Гиомандибулярная ветвь лицевого нерва проходит в лицевой канал позади префациальной комиссуры и выходит из отверстия лицевого канала в черепно-квадратный проход позади от базитрабекулярного отростка (рис. 37, *I*, *II*, *f VII*). Нёбная ветвь лицевого нерва обычно выходит через отверстие в дне ушной капсулы между базитрабекулярной и базикапсулярной комиссурами. Задне-нёбная комиссура, служащая дном лицевому каналу, расположена сбоку от места выхода нёбной ветви лицевого нерва.

У *R. sibiricus* отверстие для выхода r. palatinus VII расположено либо, как обычно, — в дне капсулы, — либо в задне-нёбной комиссуре, или даже в базитрабекулярной комиссуре (рис. 22, 24, 28, 32, *frpal VII*).

На дорсо-латеральной поверхности передней стенки ушной капсулы у *R. sibiricus* и *H. keyserlingii* имеется хрящевой выступ — proc. paroticus. У первого этот выступ очень незначителен по размеру, а у второго он большой и далеко выступает вперед над базитрабекулярным отростком (рис. 37, *I*, *Б*, *В*, *II*, *Б*, *В*, *ppo*). На этот выступ опирается передний край чешуйчатой кости, который укрепляется на нем с помощью соединительнотканных волокон.

У взрослых тритонов в ушной капсуле развивается по два замещающих окостенения — спереди prooticum и сзади exoccipitalia. Хрящ сохраняется на ушных выступах, суставных поверхностях базитрабекулярных отростков, вокруг овального окна, частично в медиальной стенке и дне ушных капсул. Хрящевыми остаются taenia marginalis posterior и tectum synoticum.

Верхний отдел челюстной дуги — нёбно-квадратный хрящ — связан с осевым черепом у примитивных хвостатых амфибий сем. *Hynobiidae* с помощью четырех отростков. В основном развитие и строение этих отростков и их связи с осевым черепом очень сходны у *R. sibiricus* и *H. keyserlingii*. Небольшие отличия, обнаруженные при исследовании развития хрящевого черепа у этих видов, будут разобраны в каждом отдельном случае.

Птеригоидный отросток нёбно-квадратного хряща развивается из мезенхимного тяжа, объединяющего передне-медиальный край палато-квадратума с боковой поверхностью трабекулы в этмоидной области. Охрящевение этого тяжа происходит с двух концов. У *R. sibiricus* оба хрящевых отдела птеригоидного отростка сливаются, образуя полностью хрящевой птеригоидный отросток, связывающий нёбно-квадратный хрящ с этмоидной областью (медиальная связь) и существующий на протяжении с 5 по 8 стадию. Позднее (на стадии 8) передний отдел его начинает резорбироваться. У *H. keyserlingii*, в связи с более ускоренным темпом формирования черепа, два отдела птеригоидного отростка не успевают слиться, как уже начинается резорбция его переднего отдела. Резорбция переднего отдела птеригоидного отростка у обоих видов обусловлена образованием двух покровных костей нёбной дуги, сливающихся у них в единую кость pterygopalatinum, которая дублирует медиальную связь птеригоидного отростка с этмоидной областью черепа. На предметаморфозных стадиях задний отдел птеригоидного отростка, остающийся хрящевым, разрастается вперед и вбок и вступает в связи с proc. maxillaris posterior задней стенки обонятельной капсулы (латеральная связь). Эта связь соединительнотканная и укреплена дополнительно покровной челюстной костью, на которую налегает передний конец заднего отдела птеригоидного отростка (рис. 37, *I*, *II*, *А*, *В*, *Г*, *ppt*). В таком виде эта связь существует и у взрослых животных.

Восходящий отросток, разрастаясь дорсально от закладки нёбно-квадратного хряща, осуществляет его связь с боковой стенкой черепа в предушной области. У *R. sibiricus* на ранних стадиях развития (рис. 9, *pa*) в восходящем отростке наблюдается самостоятельный центр его охрящевения. У обоих видов восходящий отросток вначале причленяется к proc. antoticus, потом срастается с ним. У взрослых животных восходящий отросток частично редуцируется и заменяется соединительнотканными волокнами, укрепляющими верхний отдел челюстной дуги на боковой стенке черепа.

Ушной отросток развивается у *R. sibiricus* и *H. keyserlingii* на разных стадиях развития хрящевого черепа. У *R. sibiricus*, как уже упоминалось выше, ушной отросток еще на мезенхимной стадии развития связан с ушной капсулой. За счет его дорсальной части на ушной капсуле развивается большой ушной выступ. У личинок ушной отросток кратковременно срастается с капсулой, а после метаморфоза вновь только прилегает к ней под чешуйчатой костью, укрепляющей нёбно-квадратный хрящ на капсуле. У *H. keyserlingii* ушной отросток постепенно разрастается от нёбно-квадратного хряща и вступает в связь с ушной капсулой сначала при помощи мезенхимы (возможно, также участвующей в образовании выступа на капсуле), а на стадиях метаморфоза между ними образуется узкий хрящевой мостик (Регель, 1964б, рис. 21, *А*). Вскоре этот мостик резорбируется и ушной отросток, так же как и у *R. sibiricus*, только прилегает к стенке капсулы под чешуйчатой костью.

В вырезку между восходящим и ушным отростками из черепно-квадратного прохода выходят наружу челюстные ветви тройничного нерва (рис. 21, *rmx V*, *rmd V*).

Под восходящим отростком на нёбно-квадратном хряще образуется направленный назад и медиально базальный отросток, который сочленяется с базитрабекулярным отростком на ушной капсуле. Образуется он у обоих исследованных нами видов *Hynobiidae* из единой мезенхимной закладки с базитрабекулярным отростком. Эта закладка объединяет нёбно-квадратный хрящ с передней поверхностью дна ушной капсулы и распространяется каудально под гиомандибулярным нервом на дно капсулы, представляя собой в этом месте закладку задне-нёбной комиссуры. В процессе формирования хряща эта единая закладка расчленяется на два отростка. Один из них — базальный отросток — остается на нёбно-квадратном хряще, а другой — базитрабекулярный отросток — на передней поверхности дна ушной капсулы. Каудальная часть мезенхимной закладки превращается в хрящевое дно лицевого канала (задне-нёбную комиссуру). Над базальным сочленением в черепно-квадратном проходе располагается боковая вена головы и орбитальная артерия, проходящая в орбиту через вырезку между отростками нёбно-квадратного хряща вместе с челюстными ветвями тройничного нерва. Под базальным сочленением проходит квадратно-челюстная артерия (a. quadrato-mandibularis), отходящая от внутренней сонной артерии и идущая вдоль заднего края нёбно-квадратного хряща к нижней челюсти. У *R. sibiricus* эта последняя артерия проходит иногда сквозь закладку базального сочленения или даже в отверстие в базальном отростке (рис. 26, *amd*).

Наиболее характерной особенностью черепа у *Hynobiidae* является необычайно примитивно устроенный звукопроводящий аппарат, подробно изученный и описанный в ряде работ И. И. Шмальгаузена (1956а, 1956б, 1957а). Здесь я только кратко остановлюсь на способе формирования этого аппарата. Слуховая косточка — stapes — закладывается независимо от стенки ушной капсулы вблизи от овального окна. Вначале она связана потоком мезенхимных клеток с задним краем нёбно-квадратного хряща и закладкой чешуйчатой кости. Позднее образуется полно-

стью хрящевая связь слуховой косточки, сросшейся со стенкой капсулы на краю овального окна, с задним краем нёбно-квадратного хряща над его гиоидным хрящевым отростком. После метаморфоза stapes превращается в костную пластинку с небольшим выростом, связанным с остающимся хрящевым вентральным отростком stapes. Вентральный отросток расположен на заднем крае квадратной кости, заместившей дистальный конец нёбно-квадратного хряща (остальная его часть и его отростки остаются хрящевыми). У взрослых *R. sibiricus* между костным выростом stapes и хрящевым вентральным отростком происходит расчленение. У *H. keyserlingii* эти элементы звукопроводящего аппарата остаются плотно укрепленными соединительнотканными волокнами, но иногда и у них можно заметить расчленение (рис. 37, *I*, *II*, *А*, *Б*, *Г*, *st*, *prv*).

Все перечисленные выше признаки в формировании и строении хрящевого черепа *R. sibiricus* и *H. keyserlingii*, как уже указывалось выше, в той или иной степени свидетельствуют о необычайной их примитивности и могут служить исходными данными для проведения сравнения с черепом других низших позвоночных животных, которое будет сделано ниже.

Сравнение хрящевого черепа Hynobiidae с черепом других низших позвоночных

Осевой хрящевой череп. У двух представителей сем. *Hynobiidae*, сравнение которых проведено выше, в развитии осевого хрящевого черепа наблюдаются характерные для всех хвостатых амфибий особенности. Формирование боковых стенок черепа, как во всех платибазальных черепах, происходит из парных закладок трабекул, объединяющихся спереди межносовой пластинкой, а позади непосредственно переходящих в передние парахордалии, объединенные спереди от хорды так называемым акрохордальным хрящом (Stöhr, 1879; Parker, 1882; Северцов, 1899; Gaupp, 1906; Goodrich, 1911, 1930; Stadtmüller, 1936; de Beer, 1937). Положение закладок трабекул зависит от изгиба мозга, как и у акул (Северцов, 1897).

У некоторых рыб — таких, как *Acipenser* (Матвеев, 1925; Северцов, 1928; Holmgren, 1940), у некоторых акул (Wijhe, 1922; Holmgren, 1940, 1943), у *Amia* (Holmgren, 1943), *Neoceratodus* (Bertmar, 1966) — между задними концами трабекул и передними парахордалиями в виде независимых образований обнаружены полярные хрящи, которые в дальнейшем сливаются с названными отделами основания черепа в единое образование. В хрящевом черепе личинок *Hynobiidae* независимые полярные хрящи не распознаются, но их область определяется по положению относительно a. carotis interna и базального соединения (Шмальгаузен, 1953а). У *R. sibiricus* и *Hynobius keyserlingii* трабекулы, область полярных хрящей и передние парахордалии образуются в единой мезенхимной закладке, охрящевение которой происходит постепенно, распространяясь от середины каждой трабекулы вперед к рогам трабекул и назад к передним парахордалиям. Однако материал, идущий на построение этой единой закладки у *H. keyserlingii* (Регель, 1964б) и у *R. sibiricus*, разный: передний отдел трабекул образован из эктомезенхимы, лишенной желточных зерен, а их задний отдел, область полярных хрящей и передние парахордалии — из эндомезенхимы, клетки которой буквально забиты желтком. Граница между этими разными по своему характеру тканями у *H. keyserlingii* и *R. sibiricus* лежит каудально от зрительного нерва (рис. 5, *n II*).

Образование трабекул из мезенхимы разного происхождения впервые описано Кащенко (1888) у акул, а затем многими исследователями у разных позвоночных животных: у *Necturus* (Platt, 1897), акул и осетровых

(Матвеев, 1925), у акул и *Ambystoma* (de Beer, 1931, 1947) и др. Экспериментальные исследования (Hörstadius, Sellman, 1946; Hörstadius, 1950, и др.) показали, что передние части трабекул и висцеральные дуги развиваются из эктомезенхимы, мигрирующей из нервного гребня, и что такой способ образования переднего отдела трабекул свойствен вообще позвоночным животным. В связи с этим теория висцерального происхождения трабекул (Huxley, 1874; Platt, 1897; Allis, 1923, 1925; de Beer, 1931; Holmgren, 1943; Jarvik, 1954, и др.) получила экспериментальное подтверждение и была принята большинством морфологов. Эта теория заключается в том, что передняя часть трабекул соответствует части висцерального скелета.

Относительно происхождения у челюстноротых заднего отдела трабекул, полярных хрящей и передних парахордалий нет единого мнения. Большинство исследователей считает, что эндомезенхима, идущая на образование элементов черепа, является производной склеротомов головных сомитов. Однако сколько и каких именно сомитов участвует в образовании заднего отдела трабекул, полярных хрящей и передних парахордалий, до сих пор окончательно не решено. Обзор литературы по этому вопросу дан в работе Бертмара (Bertmar, 1959).

Граница между отделами разного происхождения в трабекулах у хвостатых амфибий может располагаться на различном расстоянии от отверстия для зрительного нерва.[2] Это зависит, по всей вероятности, не столько от количества эндомезенхимы, принявшей участие в построении заднего отдела трабекул, области полярных хрящей и передних парахордалий, сколько от количества желтка в энтодерме головных сомитов. Установить, какие сомиты участвуют в производстве эндомезенхимы для формирования заднего отдела трабекул, области полярных хрящей и передних парахордалий, на нашем материале не представляется возможным. Для окончательного решения этого вопроса необходимы экспериментальные исследования (см. дополнения в конце статьи).

Боковая стенка черепа у представителей *Hynobiidae* образуется из двух источников: передняя часть трабекулярного гребня образуется из потоков эктомезенхимных клеток, проникающих сверху из предушной области в промежуток между глазом и передним мозгом (рис. 5, *crt*), а задняя его часть — из пласта эндомезенхимных клеток, происхождение которых остается неясным. Так же как и у других хвостатых амфибий (Gaupp, 1906; Stadtmüller, 1924; Aoyama, 1930; de Beer, 1937, и др.), никаких следов независимости охрящевения боковой стенки черепа, описанного у *Acanthias* А. Н. Северцовым (1897), у двух представителей *Hynobiidae* не обнаружено. В процессе охрящевения боковой стенки черепа исчезает граница между передним и задним ее отделами. Количество отверстий в боковой стенке черепа может быть различным — от двух до пяти (рис. 16, *А*, 21, 32, *А*, *Б*, *f II*, *f III*, *fao*, *facr*, *fvp*), и у взрослых животных они располагаются в задней части боковой стенки черепа. Происходит это в связи с разрастанием передней части боковой стенки черепа, в которой нет никаких отверстий для нервов и сосудов.

Задняя часть боковой стенки — pila antotica — срастается с ушной капсулой посредством хрящевой taenia marginalis posterior не сразу, и довольно долго (до стадии 6) эта связь остается мезенхимной. Боковая стенка черепа одновременно служит медиальной стенкой глазницы, к которой прикрепляются все глазные мышцы, за исключением m. rectus externus, укрепляющейся на дне черепа на парасфеноиде. На дорсальные края боковых стенок черепа у *R. sibiricus* и *H. keyserlingii* опираются

[2] У *H. keyserlingii* и *R. sibiricus* граница между экто- и эндомезенхимой лежит между *f II* и *f III*, а у *Ambystoma* (Beer, 1947) позади *f III*.

покровные кости черепа — frontale и parietale, — как и у всех хвостатых амфибий. Во время метаморфоза у названных видов в передней части боковой стенки начинается замещение хряща костью orbitosphenoideum, причем у них, в отличие от высших хвостатых амфибий (Stöhr, 1879; Gaupp, 1906; Stadtmüller, 1924, и др.), это окостенение охватывает и заднюю стенку обонятельной капсулы (дорсальную поверхность предглазничного отростка, planum antorbitale и заднюю часть крыши обонятельной капсулы). Позади это окостенение обычно образует переднюю часть стенки отверстия для зрительного нерва (рис. 37, *I*, *А*, *Б*, *II*). Однако у взрослых *H. keyserlingii* было обнаружено, что отверстие для зрительного нерва расположено полностью в орбитосфеноиде (рис. 37, *II*, *А*, *Б*, *f II*). Оба эти факта — окостенение задней стенки обонятельной капсулы и распространение окостенения в каудальном направлении за отверстие для зрительного нерва — свидетельствуют о том, что процесс редукции окостенений нейрокраниума, имеющий место в эволюции черепа амфибий, у *Hynobiidae* зашел не так далеко, как у высших хвостатых и бесхвостых амфибий (Шмальгаузен, 1947; Татаринов, 1964). У взрослых животных задняя часть боковой стенки хрящевая и в ней расположены все остальные отверстия для нервов и сосудов — отверстие для глазодвигательного нерва, для a. ophthalmica и v. pituitaria (рис. 37, *I*, *Б*, *f III*, *fao*, *fvp*).

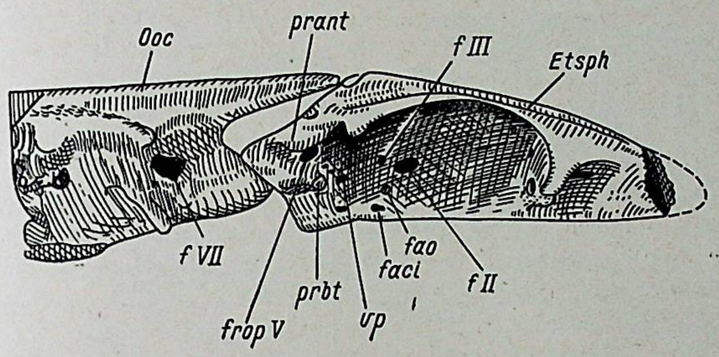


Рис. 40. Черепная коробка девонской кистеперой рыбы *Nesides* (*Diplocercides*) (по Хольмгрену и Стеншьо, 1936). Вид сбоку.

Развитие и строение прехордального отдела черепа личинок *Hynobiidae* сходно с таковым у примитивных рыб с костным черепом и особенно напоминает развитие хрящевого черепа у *Polypterus* (Шмальгаузен, 1964а). Кроме того, имеется несомненное сходство с этмосфеноидным блоком черепа кистеперых рыб. Помимо уже описанного ранее (Регель, 1962, 1964б) proc. antoticus на дорсо-латеральной поверхности pila antotica, имевшегося только у кистеперых рыб (рис. 40, *prant*), обращает на себя внимание и сходное расположение основных отверстий для нервов и сосудов в боковой стенке черепа у *Hynobiidae* и в этмосфеноиде кистеперых рыб (рис. 21 и 32; ср. рис. 40 и 41), причем, в отличие от других хвостатых амфибий, у двух исследованных представителей *Hynobiidae* в виде вариации наблюдается образование отверстия для прохода в глазницу r. ophthalmicus profundus V (рис. 21, *frop V*), которое имелось также только у кистеперых рыб (рис. 40, 41, *frop V*).

Сходство в строении прехордального отдела черепа *Hynobiidae* с этмосфеноидным отделом черепа кистеперых рыб усугубляется еще и тем фактом, что срастание боковой стенки черепа с ушной капсулой, отсутствующее у кистеперых рыб (рис. 40), у хвостатых амфибий происходит при помощи

taenia marginalis posterior, довольно поздно — на стадии 7 (рис. 24), — которая у личинок долгое время остается мезенхимной.

По общепринятым представлениям (Татаринов, 1964; Шмальгаузен, 1964б) у кистеперых рыб трабекулы входят в основание переднего отдела черепа (этмосфеноида), а передние парахордалии — в задний отдел черепа (Oticooccipitale). Граница между двумя блоками черепа у кистеперых рыб проходит, как принято считать, между трабекулами и передними парахордалиями. Эти представления не согласуются с высказанным выше мнением о большом сходстве между нейрокраниумом кистеперых рыб и хвостатых амфибий в связи с тем, что, как уже было показано, у хвостатых амфибий трабекулы и передние парахордалии с самого начала формирования закладываются в единое основание переднего отдела черепа, позднее сливающееся с основанием межушной области.

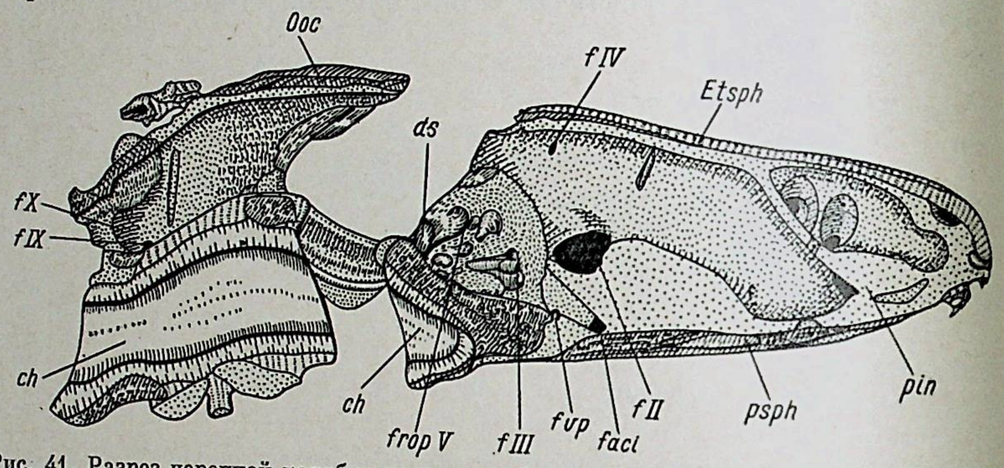


Рис. 41. Разрез черепной коробки современной кистеперой рыбы *Latimeria chalumnae* (блоки черепа немного раздвинуты) (по Милло и Антони, 1958). Вид с медиальной стороны.

Однако у кистеперых рыб (рис. 41, *Etsph*) передний конец хорды заходит в углубление основания этмосфеноидного блока (базисфеноид), а сочленение между ним и отикоокципитальным отделом расположено позади dorsum sellae[3] (рис. 41, *ds*), т. е. позади передних парахордалий хвостатых амфибий. Представляется возможным предположить, что у кистеперых рыб в этмосфеноидный блок входят и передние парахордалии. Они могли закладываться у них, так же как у хвостатых амфибий, совместно с трабекулами, а расчленение между этмосфеноидным и отикоокципитальным отделами черепа образовалось на границе между передними парахордалиями и первым сегментом межушной области — передним утолщением парахордалий у *Hynobiidae* (рис. 8, *ppocc* (*1*); ср.: Регель, 1964б, рис. 9 и 10). Это предположение можно подтвердить еще и тем фактом, что у *R. sibiricus* в некоторых случаях a. carotis interna проходит в мозговую полость через отверстия на каждой стороне передних парахордалий (рис. 16, *Б*, *aci*), в то время как у кистеперых рыб эта артерия проходит через отверстия в базисфеноиде (задний отдел этмосфеноида). Кроме того, у всех хвостатых амфибий передние парахордалии охрящевают несколько раньше средней части парахордалий, что создает впечатление вторичности объединения двух отделов черепа (Регель, 1964б, рис. 7 и 9). Ярвик (Jarvik, 1954) показал, что черепная коробка кистеперых рыб несет следы метамерности, гомологичной метамерности позвоночника. Образование целостного основания черепа, по Ярвику, является более поздним приобретением, которое развивалось у кистеперых иначе,

[3] Dorsum sellae s. s. crista sellaris — акрохордальный хрящ.

чем у других рыб,[4] и привело к образованию двух отделов черепа, соединенных суставом.

Вторичное слияние базисфеноида с основанием затылочно-ушного отдела (oticooccipitale) происходило в филогенезе у примитивных земноводных. У ихтеостегид отделы мозговой коробки еще были разделены швом, а у всех остальных земноводных базисфеноид отделяется от главной части этмосфеноида и полностью сливается с отикоокципитальным отделом черепа (Татаринов, 1964).

В онтогенезе хвостатых амфибий передние парахордалии (подобно базисфеноиду у кистеперых рыб) сначала входят в состав основания предушной области черепа, но позднее (подобно базисфеноиду у стегоцефалов сливаются с основанием межушной области.

Если обратиться к сегментам головы позвоночного животного, то по общепринятой схеме сегментации (Wijhe, 1882; Северцов, 1895; Goodrich, 1911, 1930; de Beer, 1937; Bertmar, 1959; Starck, 1963, и др.) к предушной области черепа у всех позвоночных животных относится три сегмента (I, II, III — предчелюстной, челюстной и гиоидный), последний из которых, по данным Матвеева (1925), Хольмгрена (Holmgren, 1940, 1943) и Бертмара (Bertmar, 1959), дает материал на образование передних парахордалий (табл. 2). Таким образом, предушная область черепа позвоночных животных, по-видимому, соответствует этмосфеноидному отделу черепа кистеперых рыб.

К сожалению, наше предположение о включении передних парахордалий в этмосфеноидный блок у кистеперых рыб может быть проверено только на эмбриональном материале по развитию латимерии, который, надо надеяться, когда-нибудь будет доступен исследователям.

Как уже упоминалось выше, в развитии хрящевого черепа у двух представителей сем. *Hynobiidae* на ранних стадиях эмбриогенеза прослеживаются следы метамерного происхождения черепа позвоночных животных.

В табл. 2 приведены сводные данные по метамерии головы низших позвоночных животных, взятые из литературных источников в сравнении с полученными нами данными по метамерии черепа *Hynobiidae*.

Основные признаки метамерии, описанные у акул (Wijhe, 1882; Матвеев, 1925; Holmgren, 1940, и др.), осетровых (Северцов, 1925, 1928; Holmgren, 1943, и др.), костистых рыб (Воскобойников, 1909; Holmgren, 1940; Bertmar, 1959, и др.), кистеперых рыб (Jarvik, 1954) и амфибий (Северцов, 1895; Белоголовый, 1911; Goodrich, 1911, 1930; Матвеев, 1915, 1922; Beer, 1937; Fox, 1961; Starck, 1963, и др.), размещены в соответствующих графах левой половины табл. 2, что создает общую картину метамерии черепа гипотетического «примитивного позвоночного животного».

В правой половине таблицы объединены основные признаки сегментации, обнаруженные нами при изучении черепа у *Hynobiidae*.

Обращает на себя внимание тот факт, что в правой половине таблицы все графы заполнены, тогда как в левой в первой вертикальной графе не указан скелетный элемент из склеротома I сомита межушной области (IV сегмента головы). Гудрич, Бэр и Штарк (Goodrich, 1911, 1930; de Beer, 1937; Starck, 1963) считают, что первый межушный сомит, распадаясь на ранних стадиях в мезенхиму, не образует скелетный элемент. Однако образование переднего утолщения парахордалий позади передних парахордалий и впереди основания предзатылочной дуги, описанное нами *H. keyserlingii* (Регель, 1964б) и у *R. sibiricus* (рис. 8, *ppocc* (*1*)),

[4] В литературе есть указание на возможное подразделение черепа у ископаемых двоякодышащих *Dipterus* и *Dipnorhynchus* (Основы палеонтологии, 1964 : 269).

позвоночных животных

Отделы черепа	Сегменты головы	Межушные сомиты	Признаки, обнаруженные различными исследователями с 1882 по 1963 г. (акулы, осетровые, костистые рыбы и амфибии)					
			скелетные элементы из склеротомов сомитов головы	мускулатура из миотомов сомитов головы	дорсальные нервные корешки	вентральные нервные корешки	висцеральные дуги	висц. щели
Прехордальный	Предушные	I	—	Задний отдел трабекул.	M. m. recti sup. ant., int.; m. obliq. inf.	V(1) (r. ophthalmicus profundus).	III (n. oculomotorius).	Рудименты предчелюстной дуги (губные хрящи, птеригоидные отростки).	Рудимент преспиракулярной щели.
		II	—	Полярный хрящ + акрохордальный хрящ.	M. obliq. superior.	V(2, 3) (r. maxillaris, r. mandibularis).	IV (n. trochlearis) (ab 1).*	Челюстная дуга.	Спиракулярная щель.
Хордальный	Межушные	III	—	Передние парахордалии.	M. rectus externus.	VII, VIII (n. facialis, n. acusticus).	VI (n. abducens) (ab 2).*	Гиоидная дуга.	I жаберная щель.
		IV	1	—	—	IX (n. glossopharyngeus).	VI (n. abducens) (ab 3).*	I жаберная дуга.	II жаберная щель.
		V	2	Предзатылочная дуга.	Рудимент II заушного миотома.	X(1) (n. vagus).	VI (n. abducens) (ab 4).*	II жаберная дуга.	III жаберная щель.
		VI	3	Затылочная дуга.	III заушный миотом.	X(2) (n. vagus).	N. hypoglossus.	III жаберная дуга.	IV жаберная щель.

Признаки, обнаруженные автором у хвостатых амфибий сем. *Hynobiidae*					
скелетные элементы из склеротомов сомитов головы	мускулатура из миотомов сомитов головы	дорсальные нервные корешки	вентральные нервные корешки	висцеральные дуги	висцеральные щели
Задний отдел трабекул.	M. m. recti sup. ant., int., m. obliq. inf.	V(1) (r. ophthalmicus profundus).	III (n. oculomotorius).	Рудимент предчелюстной дуги (передний отдел птеригоидного отростка).	Рудимент преспиракулярной щели.
Область полярного хряща + Crista sellaris.	M. obliq. superior.	V(2, 3) (r. maxillaris, r. mandibularis).	IV (n. trochlearis).	Челюстная дуга.	Спиракулум.
Передние парахордалии.	M. rectus externus.	VII, VIII (n. facialis, n. acusticus).	VI (n. abducens).	Гиоидная дуга.	I жаберная щель.
Основание «ушной» дуги.	Иногда рудимент I заушного миотома.	IX (n. glossopharyngeus).	Рудимент дополнительной ветви отводящего нерва. **	I жаберная дуга.	II жаберная щель.
Предзатылочная дуга.	Рудимент II заушного миотома.	X(1) (n. vagus).	Корешки VI отходят под n. vagus. **	II жаберная дуга.	III жаберная щель.
Затылочная дуга.	III заушный миотом.	X(2) (n. vagus).	«Z» (n. hypoglossus).	III жаберная дуга.	IV жаберная щель.

можно рассматривать как формирование скелетного элемента из склеротома I межушного сомита головы, тем более что в некоторых случаях образуется рудимент первого заушного миотома (рис. 11, *my I*; см. также табл. 2), относящегося к этому сомиту.

Как известно, у позвоночных животных не обнаружено брюшных соматически-двигательных корешков, соответствующих двум передним межушным сегментам. Однако Ю. А. Белоголовый (1911) проследил развитие сегментальных брюшных корешков, относящихся и к двум передним заушным сомитам, у рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий, рептилий и птиц. Развитие этих корешков у хвостатых амфибий, по данным Белоголового, происходит последовательно спереди назад: сначала развиваются группы корешков под ганглиями V и VII, обозначенные им ab 1 и ab 2; затем под областью IX и X ганглиев развиваются группы корешков, расположенные в четвертом и пятом сегментах головы, — ab 3 и ab 4 (табл. 2; данные Белоголового обозначены одной звездочкой). Ю. А. Белоголовый считает, что группы корешков ab 3 и ab 4 представляют собой брюшные двигательные корешки сегментальных нервов (четвертого и пятого сегментов головы). Нервы от всех четырех групп корешков сое-

диняются последовательно в единый нерв — коллектор (отводящий нерв — n. abducens. VI), иннервирующий прямую, наружную мышцу глаза (m. rectus externus), производную третьего сегмента головы. Одновременно идет редукция первых трех групп корешков (ab 1, ab 2 и ab 3), а четвертая группа корешков (ab 4) остается функционирующей у взрослого животного. Место отхождения этой функционирующей группы корешков отводящего нерва расположено в пятом сегменте головы, под областью отхождения переднего корня X нерва. Этим объясняется то, что двигательный брюшной корешок, иннервирующий мышцу, относящуюся по своему происхождению к третьему сегменту, отходит от дна продолговатого мозга в области пятого сегмента (табл. 2; рис. 42).

До сих пор считалось общепринятым (Wijhe, 1882; Goodrich, 1911; de Beer, 1937; Шмальгаузен, 1947; Bertmar, 1959; Fox, 1961; Starck, 1963, и др.), что отводящий нерв представляет собой брюшной двигательный корешок третьего сегмента головы, обнаруживающий следы связи с лицевым нервом и иннервирующий наружную прямую мышцу глаза. Мнение Ю. А. Белоголового о полимерности отводящего нерва до сих пор оставалось непризнанным.

На основании настоящего исследования представляется возможным подтвердить часть данных Ю. А. Белоголового о полимерности отводящего нерва. В табл. 2 двумя звездочками обозначены признаки, обнаруженные у *Hynobiidae* и подтверждающие данные Ю. А. Белоголового.

Наличие двух ветвей отводящего нерва у *H. keyserlingii* (Регель, 1964б, рис. 18), несмотря на отхождение их от одной группы корешков в пятом сегменте головы (группа ab 4 по Белоголовому), можно рассматривать как сохранение двух сегментальных нервов, относящихся к четвертому и пятому сегментам головы. Группа корешков ab 3, относящаяся к четвертому сегменту, по-видимому, к этому времени уже редуцировалась

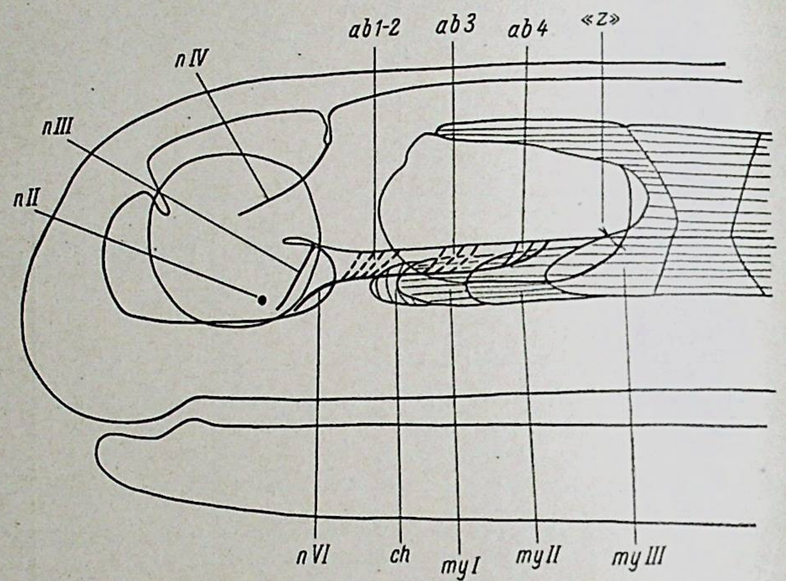


Рис. 42. Схема образования сегментальных промежуточных брюшных корешков отводящего нерва у хвостатых амфибий (по данным Белоголового, 1911).

после того, как в отногенезе к ее нерву присоединился нерв, идущий от группы корешков ab 4 из пятого сегмента головы. Сохранение же двух отдельных сегментальных нервов, не слившихся в некоторых случаях в единый нерв-коллектор (n. abducens), можно объяснить, по-видимому, образованием (в виде исключения) первого заушного миотома (Регель, 1964б), к которому, очевидно, подходил нерв от группы корешков ab 3. Последующее разделение двух ветвей отводящего нерва охрящевевшей базальной пластинкой (Регель, 1964б, рис. 18) произошло после редукции I заушного миотома.

В отличие от *H. keyserlingii*, у *R. sibiricus* были обнаружены только дополнительные отверстия в базальной пластинке в области четвертого сегмента головы (рис. 24, *f VI*), однако наличие этих отверстий свидетельствует о том, что дополнительные веточки (сегментальный нерв IV сегмента) у них также развивались, но проследить их не удалось. Так же, как и Ю. А. Белоголовому, нам не удалось проследить иннервацию рудиментарных первого и второго заушных миотомов сегментальными двигательными корешками (третий миотом иннервируется затылочным нервом — *g. hypoglossus*). Однако образование дополнительной ветви отводящего нерва и специальных дополнительных отверстий в области первого миотома может косвенно свидетельствовать об имевшем место на ранних стадиях прохождении нерва к миотому, тем более что, как известно, без связи с нервом развитие мышцы происходить не может.

Таким образом, наличие в некоторых случаях рудимента первого заушного миотома у двух видов *Hynobiidae* объясняется развитием дополнительной ветви отводящего нерва, относящегося, по всей вероятности, к первому межушному сомиту (ab 3). Развитие нерва обусловливает также образование отверстия в базальной пластинке вокруг этого нерва до его редукции.

Непостоянство и вариабильность в образовании первого миотома и дополнительной ветви отводящего нерва свидетельствуют о том, что они находятся в стадии редукции. Естественно, напрашивается вывод, что у предков современных хвостатых амфибий эти элементы были более развиты. И действительно, у ископаемых кистеперых рыб (Romer, 1937; Jarvik, 1954) и у современной кистеперой рыбы — латимерии (Millot, Anthony, 1958, 1965) — имеется так называемая подчерепная мышца (m. subcephalicus). Происхождение этой мышцы неизвестно, но по предположению Милло и Антони m. subcephalicus развивается из миотома пятого сегмента головы, т. е. второго заушного миотома. Такое предположение они высказали несмотря на то, что не обнаружили относящегося к этому сегменту брюшного двигательного корешка. Ими описана иннервация этой мышцы от ветви X нерва, но они считают, что в составе вагуса могут находиться соматически-двигательные компоненты сегментального нерва. Окончательное решение этого вопроса — дело будущих исследователей эмбрионального развития латимерии.

Возможно, что более полное сохранение рудиментов передних заушных миотомов у хвостатых амфибий, по сравнению даже с личинками низших рыб, описанных разными авторами (Северцов, 1925, 1928; Holmgren, 1940, 1943; Bertmar, 1959, и др.), объясняется наличием у кистеперых рыб (предков хвостатых амфибий) хорошо развитой подчерепной мышцы. В свою очередь, образование рудиментов первого и хорошо развитого второго заушных миотомов позволяет сделать предположение, что в образовании подчерепной мышцы кистеперых рыб принимают участие не один (второй) заушный миотом, а два миотома, относящиеся к первому и второму межушным сомитам (см. дополнение в конце статьи).

В затылочной области у двух представителей *Hynobiidae*, так же как и у других низших представителей современных хвостатых амфибий,[5] развивается затылочный гребень с отверстием для затылочного нерва. Предзатылочная часть затылочного гребня срастается с задним краем медиальной стенки, а затылочный столбик — с крышей ушной капсулы, образуя югулярное отверстие для выхода IX и X нервов. Затылочный нерв у *R. sibiricus* развит полнее, чем у *H. keyserlingii*. В нескольких случаях у них были обнаружены рудиментарные дорсальные корешки, типичные для спинномозговых нервов, такие же, какие были описаны у *H. nebulosus* Фоксом (Fox, 1957).[6] Однако проследить прохождение дорсального корешка к спинномозговому ганглию, который должен был бы располагаться снаружи от дуги, не удается, так как ганглий либо отсутствует, либо сливается с ганглием блуждающего нерва, в то время как сам дорсальный корешок настолько незначителен, что теряется в окружающей его ткани.

Вентральные корешки затылочного нерва у личинок *R. sibiricus* (см. стадии 8 и 9) имеют две ветви — спинную и брюшную, — проходящие в специальных каналах затылочного столбика, совершенно идентично брюшным корешкам задних типичных спинномозговых нервов (рис. 27, 31, *rd* «Z», *rv* «Z»). Такое полное развитие затылочного нерва представляет

---

[5] *Cryptobranchus*, *H. nebulosus* (Fürbringer, 1897; Aoyama, 1930; Fox, 1954, 1957, 1959).

[6] Описанный Фоксом ганглий затылочного нерва (g. hypoglossus) расположен у *H. nebulosus* медиально от затылочной дуги, в то время как ганглии типичных спинномозговых нервов расположены с латеральной стороны дуг позвонков.

собой несомненно очень примитивный признак, не обнаруженный у современных челюстноротых и указывающий на сравнительно недавнее вхождение затылочного позвонка в состав черепа.

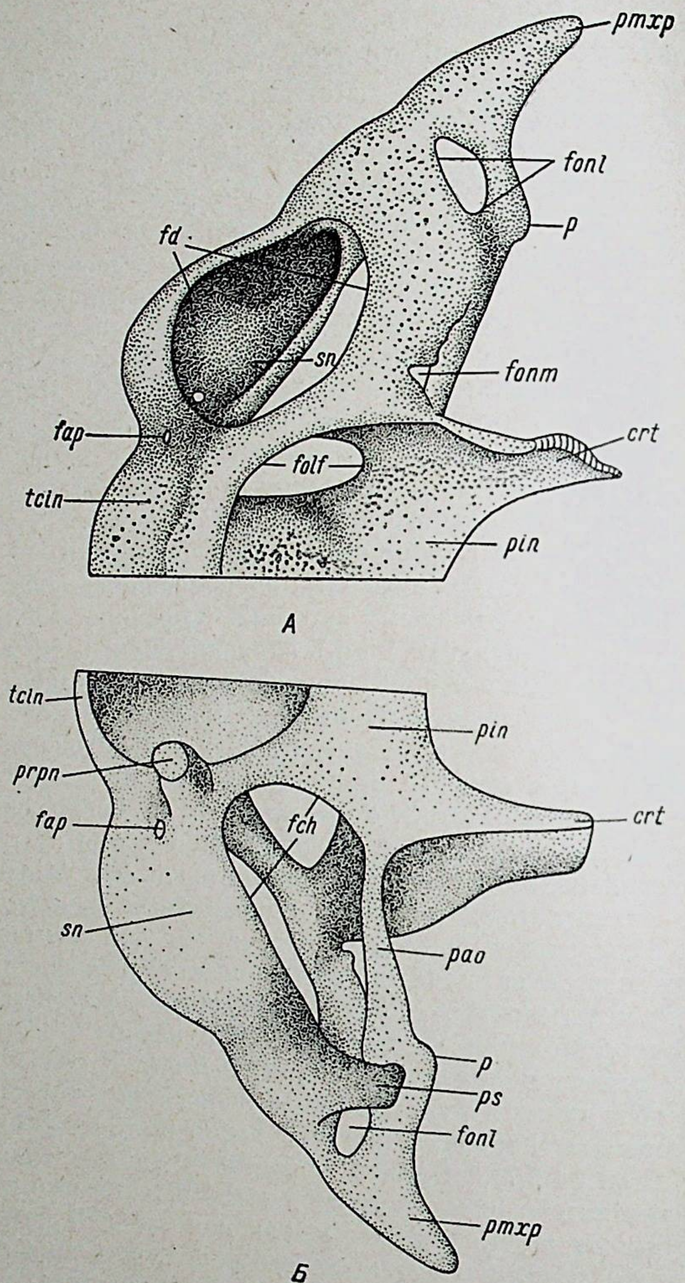


Рис. 43. Пластические реконструкции хрящевой обонятельной капсулы взрослого *Onychodactylus fiscer* длиной 85 мм.

А — вид сверху; *Б* — вид снизу на правую обонятельную капсулу;

Следовательно, как это видно из сводной таблицы признаков сегментации черепа (табл. 2), у примитивных хвостатых амфибий сем. *Hynobiidae* наиболее полно сохранились следы метамерии в осевом черепе.

Хрящевые капсулы органов чувств. Хрящевые обонятельные капсулы у *Hynobiidae* разделены между собой хрящевой перегородкой, состоящей снизу из широкой межносовой пластинки, переходящей спереди в вертикальную planum praecerebrale (рис. 36, 39, 43),

широкую у личинок и узкую у взрослых животных. На ранних стадиях развития между обонятельными капсулами располагаются обонятельные доли мозга, которые позднее отступают назад из-за разрастания боковой стенки черепа с одновременным выдвиганием вперед обонятельных капсул. Спереди между обонятельными капсулами остается межносовая полость, в которой у взрослых животных располагается межчелюстная железа.

В индивидуальном развитии образованию хрящевой обонятельной капсулы у позвоночных животных предшествует образование самого

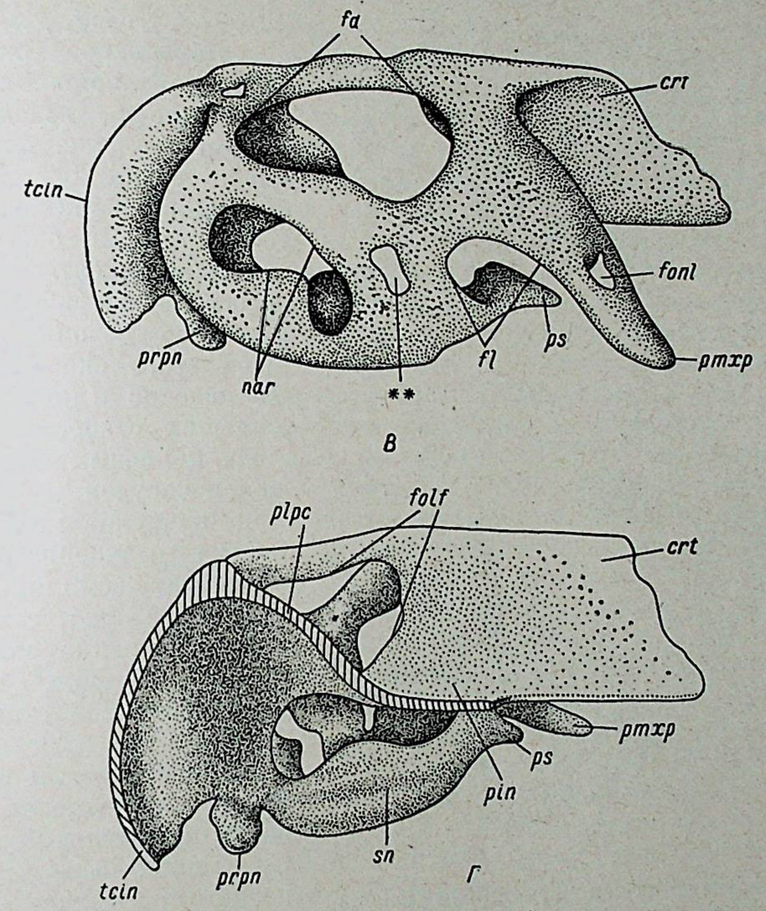
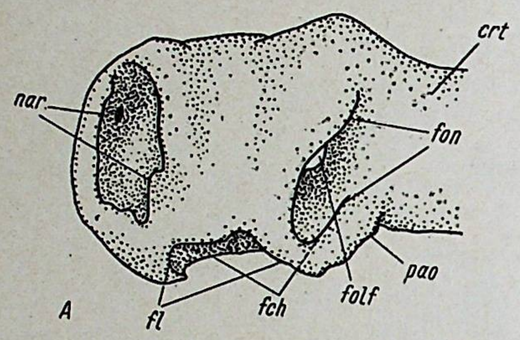


Рис. 43 *(продолжение)*.

В — вид сбоку на левую обонятельную капсулу; *Г* — вид с медиальной стороны на правую обонятельную капсулу.

органа обоняния — обонятельного мешка с его отверстиями, выростами, нервами и сосудами. При удаленной обонятельной плакоде нормальная обонятельная капсула у хвостатых амфибий не развивается (Burr, 1916; Шмальгаузен О. И., 1939; Регель, 1964а), что свидетельствует об установившейся коррелятивной связи между органом обоняния и его хрящевой капсулой. В последовательности развития хрящевой обонятельной капсулы у хвостатых амфибий выражена зависимость ее разрастания от положения обонятельного мешка и его отверстий в эмбриогенезе. Элементы хрящевой обонятельной капсулы — рога трабекул, этмоидальные стержни и предглазничные отростки — разрастаются только в тех направлениях, в которых они не мешают разрастанию обонятельного мешка и перемещению его наружной и внутренней ноздрей, которое, как показано в работе И. М. Медведевой (1961, рис. 4), имеет место в онтогенезе хвостатых амфибий.

Таким образом, форма и положение отверстий в капсуле обусловлен формой самого органа обоняния, его отверстиями, выростами, подходя щими к нему нервами и сосудами. Основные отверстия обонятельно капсулы (отверстие для передней наружной ноздри, боковое и хоанально окно, отверстие для обонятельного нерва, глазнично-носовые отверстия образуются после срастания этмоидального стержня с трабекулярны гребнем и дистальных концов рога трабекулы, крыши капсулы (боковог выроста дорсальной части этмоидального стержня) и предглазничного отростка (рис. 44; рис. 5 *Б*, *nar*, *fl*, *fch*, *fon*).



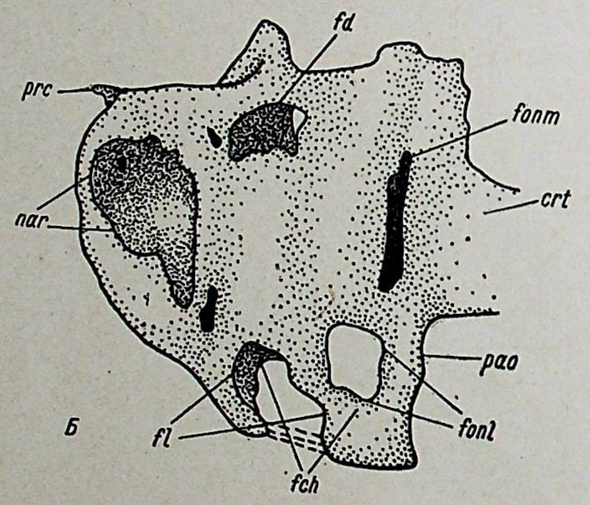


Рис. 44. Пластические реконструкции левой обонятельной капсулы *Hynobius keyserlingii*.

А — стадия 11; *Б* — метаморфоз (см.: Регель, 1964б, рис. 19, 5, *Б* и 6, *Б*).

Дорсальное окно — fen. dorsalis — появляется в крыше капсулы вследствие резорбции хряща под покровной носовой костью (nasale). Если большинство основных отверстий в обонятельных капсулах идентичны у всех хвостатых амфибий, то относительно небольших отверстий этого сказать нельзя. Положение и количество небольших отверстий для выхода концевых веточек нервов и сосудов в обонятельной капсуле может быть весьма разнообразным как у разных экземпляров одного и того же вида, так и у одного и того же экземпляра в обонятельных капсулах правой и левой стороны.

Отверстие для передней наружной ноздри расположено в переднелатеральной части обонятельной капсулы. Оно может быть не только разного размера у Hynobiidae, исследованных нами, но и располагаться оно может по-разному (рис. 36, 39, 43, *А*, *Б*, *В*). К задне-вентральному краю отверстия для наружной ноздри прирастает покровная кость septomaxillare, которая либо поддерживает слезно-носовой проток (*R. sibiricus*), либо охватывает его полным костным кольцом (у *Onychodactylus fischeri* и *Hynobius keyserlingii*). Относительно происхождения этой кости в литературе ведется оживленная дискуссия.

Ярвик (Jarvik, 1942, 1966) утверждает, что septomaxillare у хвостатых амфибий отсутствует (так же как и у *Porolepiformes*), а кость, связанная у них со слезно-носовым протоком, представляет собой энхондральное образование (nariodale), тогда как у бесхвостых амфибий имеется septomaxillare, гомологичная покровной кости rostrale laterale (proc dermintermedius) *Osteolepiformes*. На основании изучения эмбрионального развития (Шмальгаузен, 1958) и экспериментальных исследований (Медведева, 1960) было показано, что septomaxillare у Hynobiidae развивается как покровная кость в связи со слезно-носовым протоком, а не как замещающее окостенение в стенке обонятельной капсулы. Она несомненно гомологична одноименной кости у бесхвостых амфибий. Такого же мнения придерживается и Панчен (Panchen, 1967). Наши исследования подтверждают данные о развитии septomaxillare как покровной кости в связи со слезно-носовым протоком.

По поводу происхождения и гомологии бокового окна в обонятельной капсуле хвостатых амфибий в литературе также ведется дискуссия (Chung, 1931; Jarvik, 1942; Eyal-Giladi, Hefzibah a. Nira Zinberg, 1964). Термин fen. lateralis принят большинством исследователей для обозначения отверстия в боковой стенке обонятельной капсулы у высших хвостатых амфибий. Оно расположено позади отверстия для наружной ноздри. Медиально от него в полости обонятельной капсулы лежит Якобсонов орган — боковой вырост обонятельного мешка. У некоторых *Hynobiidae* Чангом (Chung, 1931) также описано боковое окно, но названо оно fen. retronarina, в отличие от fen. lateralis у высших хвостатых амфибий, хотя эти отверстия он считает гомологичными.

По описанию Чанга, у *Hynobius leechii* и *H. tsuschimensis* боковое окно не замкнуто с вентральной стороны и слито с хоанальным окном, у *H. retardatus*, *H. naevis* и *Onychodactylus japonicus* оно отделено от хоанального окна хрящевой перемычкой, а у *Hynobius nebulosus* и *Onychodactylus fischeri* (*Geomolge*) вообще отсутствует. На основании этих данных Ярвик (Jarvik, 1942) высказал гипотезу о происхождении бокового окна у *Hynobiidae* из задней части отверстия для задней ноздри кистеперых рыб (*Porolepiformes*), у которых, по данным Ярвика, задняя наружная ноздря и задняя внутренняя ноздря — хоана — открывались в одно общее отверстие в капсуле. Наиболее примитивным состоянием бокового окна у *Hynobiidae* Ярвик считает незамкнутое боковое окно у *Hynobius leechii* и *H. tsuschimensis*, сходное с отверстием у *Holopthychius* (Jarvik, 1942, стр. 411). Следующей стадией филогенеза он считает замкнутое с вентральной стороны отверстие в боковой стенке у *Hynobius retardatus*, *H. naevis* и *Onychodactylus japonicus*; и, наконец, за конечную стадию эволюции бокового окна у *Hynobiidae* он принимает полную облитерацию окна у *Hynobius nebulosus* и *Onychodactylus fischeri* (*Geomolge*).

Отверстие в боковой стенке высших хвостатых амфибий (fen. lateralis) Ярвик считает новоприобретением для Якобсонова органа, не гомологичным боковому окну — fen. retronarina — у *Hynobiidae*, у которых в это отверстие проходят веточки нервов. Однако у личинки *Hynobius nebulosus* 32 мм длиной Фокс (Fox, 1959) описал не замкнутое с вентральной стороны отверстие в боковой стенке обонятельной капсулы, назвав его fen. lateralis, но не указав его отношения к Якобсонову органу (рис. 45, *fl*).

У двух представителей сем. *Hynobiidae* нами было прослежено формирование обонятельных капсул и установлено, что на предметаморфозной стадии боковое окно представляет собой дорсо-латеральную часть хоанального окна, что сходно с данными Фокса (рис. 45; ср. рис. 34, 44; ср. также рис. 5, *Б*, *fl*).[7]

У взрослых животных трех видов *Hynobiidae*, имевшихся в нашем распоряжении, методом пластических реконструкций были исследованы

[7] В одной из прежних работ автора (Регель, 1964б) на рис. 19 (здесь рис. 44) не было обозначено еще не замкнутое боковое окно. Это привело к досадному недоразумению: Бертмар (Bertmar, 1966), цитируя данный рисунок из работы автора (1964б), модифицировал его (Bertmar, 1966, рис. 36) и дал свои обозначения отверстиям и выростам. Так, for. orbitonasale laterale в задней стенке обонятельной капсулы он назвал боковым окном, а латеральный край предглазничного отростка, на котором на этой стадии еще не образовался proc. maxillaris posterior, он назвал нёбным отростком Сейделя. Однако подлинный нёбный отросток развивается у *Hynobius keyserlingii*, *R. sibiricus*, *Onychodactylus fischeri* на задне-латеральном крае дна обонятельной капсулы (рис. 35, *Б*; см. также рис. 41, *Б* и 42, *Б*, *ps*).

хрящевые обонятельные капсулы, и было установлено, что боковое окно, отделенное от хоанального окна хрящевой перемычкой, развивается у *R. sibiricus* (рис. 36, *B*, *fl*) и *Hynobius keyserlingii* (рис. 39, *B*, *fl*), в то время как у *Onychodactylus fischeri* (рис. 43, *B*, *fl*) большое боковое окно остается слитым вентрально с хоанальным окном. Следовательно, у двух видов *Hynobiidae* — *Hynobius nebulosus* (Fox, 1959) и *Onychodactylus fischeri*, — у которых, по данным Чанга (Chung, 1931), нет бокового окна, эти окна имеются; к тому же, по представлению Ярвика (Jarvik, 1942), они находятся на наиболее примитивной стадии филогенеза бокового окна.

На основании сходства в развитии обонятельных капсул и положения относительно нёбного отростка (proc. Seydel) у высших хвостатых амфибий — саламандры (Stadtmüller, 1924; Francis, 1934), обыкновенного тритона (Gaupp, 1906), *Pleurodeles waltlii* (Eyal-Giladi, Hefzibah a. Nira Zinberg, 1964) — и у *Hynobiidae* отверстие в боковой стенке обонятельной капсулы у трех представителей этого семейства в настоящей работе названо fen. lateralis, как у всех высших хвостатых амфибий.

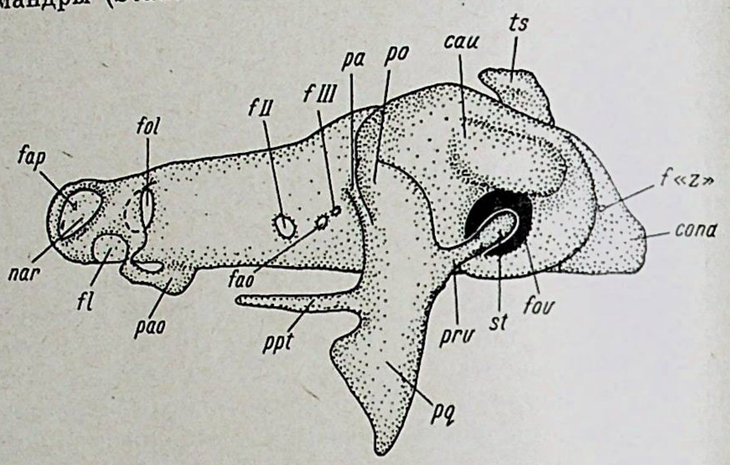


Рис. 45. Графическая реконструкция осевого хрящевого черепа и нёбно-квадратного хряща *Hynobius nebulosus* длиной 32 мм (остальной висцеральный скелет не изображен) (по реконструкции Фокса, 1959).

Представляется обоснованным считать отверстие в боковой стенке обонятельной капсулы, несмотря на его замкнутость или незамкнутость, т. е. отделенность его от хоанального окна или слитность с ним, гомологичным у всех хвостатых амфибий, а термины «fen. lateralis» и «fen. retronarina» — синонимами. Возвращаясь еще раз к вопросу о гомологии бокового окна у *Hynobiidae* с отверстием для задней наружной ноздри у кистеперых рыб (Jarvik, 1942), следует заметить, что гипотеза Ярвика о происхождении бокового окна у примитивных хвостатых амфибий из части отверстия для задней ноздри кистеперых рыб с той же степенью вероятности применима и для бокового окна высших хвостатых амфибий.

Можно также согласиться с мнением Ярвика о наиболее примитивном состоянии незамкнутого с вентральной стороны и слитого с хоанальным окном бокового окна у хвостатых амфибий на предметаморфозной стадии развития. Это согласуется с представлением о происхождении хоаны из задней ноздри или ее части у кистеперых рыб (Северцов, 1926; Шмальгаузен, 1958, 1964б; Медведева, 1964). По мнению И. И. Шмальгаузена (1964б, стр. 155, 164), у кистеперых рыб ноздри перемещались вниз, к краю рта, что обеспечивало им лучший обмен воды в органе обоняния. Задняя ноздря разделилась у них на две — наружную и внутреннюю (хоану). Эти две задние ноздри у некоторых кистеперых рыб выходили

в одно общее отверстие в капсуле — у *Porolepis* (Jarvik, 1942) и *Panderichthys* (Воробьева, 1962);[8] у других — *Eusthenopteron* (Jarvik, 1942) — между ними имелся мостик, разделивший одно общее отверстие для задней ноздри на два отверстия: для задней наружной ноздри и для хоаны.

Незамкнутое снизу боковое окно в стенке капсулы у таких *Hynobiidae*, как *Hynobius leechii*, *H. tsuschimensis*, *H. nebulosus*, *Onychodactylus fischeri*, представляет собой рекапитуляцию примитивного состояния отверстия для задней ноздри у тех кистеперых рыб, сходных с *Holoptychius*, у которых отверстие было общим для наружной и внутренней задних ноздрей. Замкнутое снизу боковое окно, отделенное от хоанального окна хрящевой перемычкой, у других *Hynobiidae* (*Hynobius retardatus*, *H. naevis*, *H. keyserlingii*, *Onychodactylus japonicus*, *R. sibiricus*) и у высших хвостатых амфибий, таких, как например саламандры, тритоны, амбистомы и др., представляет собой рекапитуляцию следующей стадии формообразования в филогенезе обонятельной капсулы кистеперых рыб, таких, как *Eusthenopteron*, у которых отверстие для задней наружной ноздри — fen. endonarina posterior — отделено мостиком от хоанального окна — fen. endochoanalis (Jarvik, 1942). Разделение отверстий произошло вторично после окончательного перемещения медиальной части задней внутренней ноздри — хоаны — внутри ротовой полости. Задняя наружная ноздря, по-видимому, дала начало слезно-носовому протоку наземных позвоночных (Шмальгаузен, 1964б), но отверстие для нее в стенке капсулы сохранилось, возможно, вследствие того, что разрастающаяся дорсально челюстная кость дублирует в этом месте стенку капсулы и исключает необходимость зарастания хрящом бокового окна. В процессе развития обонятельной капсулы у хвостатых амфибий боковое окно образуется раньше, чем появляется челюстная кость, поэтому предположить вторичное образование окна вследствие резорбции хряща под покровной костью не представляется возможным. Кроме того, в боковое окно у хвостатых амфибий проходит одна из ветвей r. lateralis ophthalmicus profundus V (r. nasalis externus profundus V). Что касается гипотезы Ярвика (Jarvik, 1942) о вторичности образования бокового окна в стенке обонятельной капсулы у высших хвостатых амфибий для Якобсонова органа, то эта гипотеза не убедительна, так как Якобсонов орган развивается в онтогенезе позже, чем начинает формироваться боковое окно. Кроме того, Якобсонов орган представляет собой слепой вырост обонятельного мешка, не сообщающийся с наружной средой и поэтому не нуждающийся в собственном отверстии в боковой стенке обонятельной капсулы.

Следовательно, с одной стороны, у разных представителей отряда хвостатых амфибий образование бокового окна в онтогенезе повторяет путь преобразования отверстия для задней ноздри примитивных кистеперых рыб в два отверстия: одно для задней наружной ноздри, по-видимому частично преобразовавшейся у наземных позвоночных в часть слезно-носового протока, другое для задней внутренней ноздри — хоаны, сохранившейся и функционирующей у наземных позвоночных; с другой стороны, разная степень развития бокового окна в одном семействе примитивных хвостатых амфибий — *Hynobiidae* — сходно с тем, что имеется в обеих группах *Rhipidistia*, т. е. и у *Porolepiformes*, и у *Osteolepiformes*. Это свидетельствует в пользу мнения И. И. Шмальгаузена (1964б) и Э. И. Воробьевой (1966), что некоторые признаки, взятые Ярвиком для выделения *Porolepiformes* и *Osteolepiformes* в исходные группы для двух

[8] В работе Воробьевой (1966) высказывается сомнение в подлинности отверстия для задней наружной ноздри как у *Panderichthys*, так и у *Porolepis* и предполагается, что они представляют собой участок подглазничного сенсорного канала.

параллельных ветвей наземных позвоночных (*Porolepiformes — Urodele*
Osteolepiformes — стегоцефалы, *Anura*, рептилии, птицы и млекопита
щие), не дают основания для такого разделения и что исходными для все
наземных позвоночных могли быть какие-то представители отряда реп
дистий, но более примитивные, чем известные формы ископаемых кисте
перых рыб.

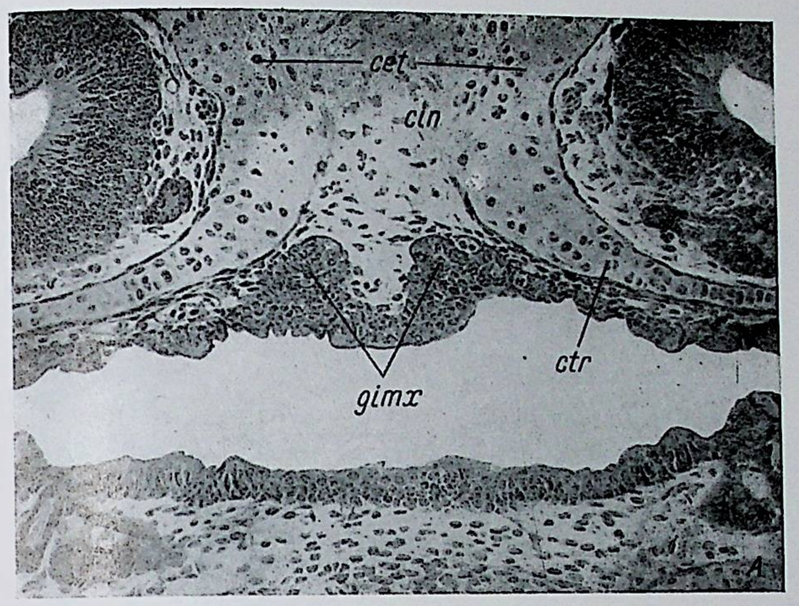
Как уже упоминалось выше, между обонятельными капсулами в меж
носовой полости у хвостатых амфибий располагается хорошо развита
межчелюстная железа,[9] которая развивается, как полагали ране
(Stadtmüller, 1924), из непарной закладки. Но наличие нескольких вы
водных протоков, по мнению Фаренгольца (Fahrenholz, 1937), может сви
детельствовать о ее множественном происхождении. Есть данные, что
у бесхвостых амфибий межчелюстная железа закладывается у жаб
(Bufo) как парное образование (Oeder, 1906) и существует у взрослой
африканской лягушки (*Xenopus*) в виде парной железы (Paterson, 1939).

У имевшихся в нашем распоряжении личинок хвостатых амфибий
(*Hynobius keyserlingii*, *R. sibiricus*, *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* и *Pleuro-
deles waltlii*) межчелюстная железа образуется на предметаморфозных
стадиях из парных выростов эпителия крыши ротовой полости, располо-
женных сразу позади предчелюстных костей и разрастающихся дорсо-кау-
дально в межносовую полость (рис. 30, 46, *А*, *Б*, *gimx*). Позднее, к концу
метаморфоза, в разросшейся межчелюстной железе трудно распознать
парность ее образования. У личинок *Xenopus laevis* также была обнаруже
парная межчелюстная железа, но расположена она несколько дальше
в каудальном направлении, под межносовой пластинкой (рис. 46, *В*, *gimx*),
что связано, очевидно с большим видоизменением личинки бесхвостых
амфибий (головастика).

Межчелюстная железа, по всей вероятности, имелась у всех рипидис-
тий (Jarvik, 1942, 1966) и, как полагал И. И. Шмальгаузен (1960), имела
большое биологическое значение в жизни кистеперых рыб, у которых
она, по-видимому, была ядовитой железой, играющей большую роль при
захватывании крупной добычи. Можно предположить, что межчелюстная
железа развивалась у предков наземных позвоночных также из парных
закладок, так как нахождение таких закладок на ранних стадиях раз-
вития у амфибий следует считать более достоверным филогенетическим
признаком, чем дефинитивное ее состояние у взрослых животных.

Казалось бы, парное происхождение межчелюстных желез у амфибий
служит доказательством в пользу представления Ярвика (Jarvik, 1942,
1964, 1966) о происхождении хвостатых амфибий от *Porolepiformes*, так
как у этих кистеперых рыб межчелюстные железы, по мнению Ярвика,
располагались в парных межносовых полостях. Однако предположение
Ярвика, что вместе с железами в этих полостях помещались верхушки
больших зубов нижней челюсти, кажется сомнительным по несовмести-
мости двух таких разных образований в одной ямке. Скорее всего, эти
полости служили только для помещения зубов, имевшихся у *Porolepi-
formes* (Thomson, 1964). У *Osteolepiformes*, по данным Ярвика (Jarvik, 1942,
1966), межчелюстные железы располагались, в отличие от *Porolepiformes*,
в fossa apicalis. Это пространство ограничено спереди предчелюстными
костями; сзади — вертикальной, несущей зубы частью сошника; сверху —
костной крышей ротовой полости (нёбными пластинками покровных кос-
тей), между которыми имеется нёбное окно, прикрытое дорсально передней
частью эндокраниума — divisio praenasalis communis (рис. 47, *А*, *Б*, *fa*.

[9] В одной из последних работ Ярвик (Jarvik, 1966) оказывает предпочтение
названию «межносовая железа» вместо «межчелюстная железа» для хвостатых амфи-
бий, по месту ее положения в межносовой полости.



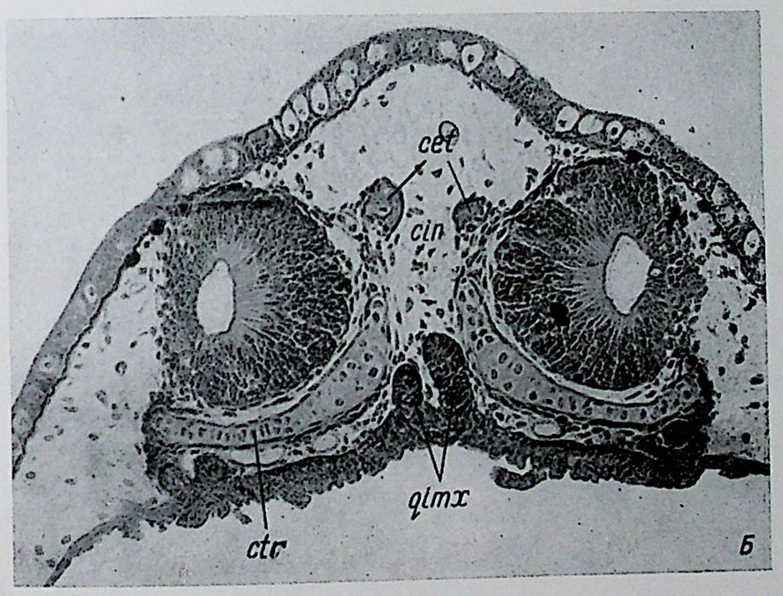


Рис. 46. Поперечные разрезы обонятельной области с закладкой межчелюстной железы. ×110.

А — *Hynobius keyserlingii* (длина личинки 21—24 мм); *Б* — *Triturus vulgaris* (длина личинки 20 мм).

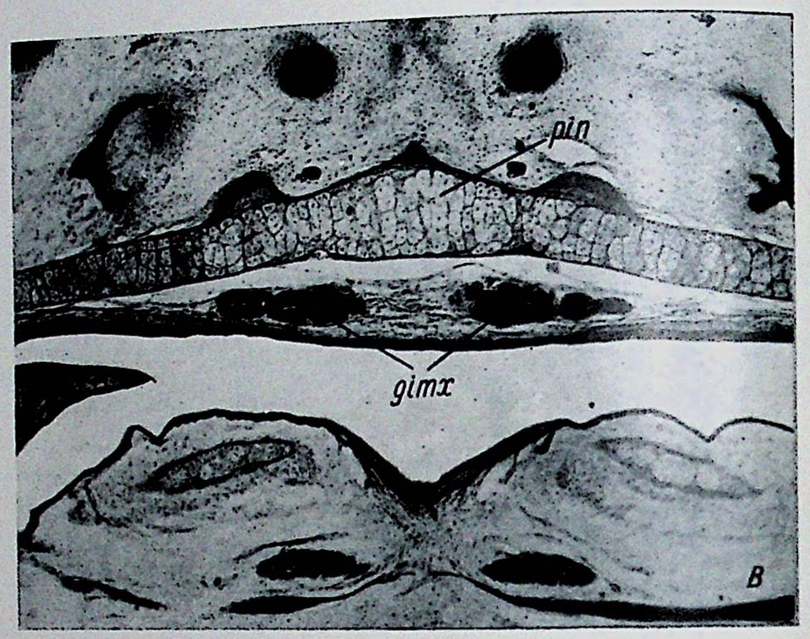


Рис. 46 (*продолжение*).

B — Xenopus laevis (длина личинки 35 мм).

dpc). По мнению Ярвика (Jarvik, 1966), положение межчелюстной железы у бесхвостых амфибий в предносовых полостях связано не с появлением углублений для помещения зубов нижней челюсти, которых у *Osteolepiformes* не было, а с увеличением желез в размерах, постепенной редукцией переднего края эндокраниума и проникновением желез в предносовую полость через нёбное окно. Дискуссию Ярвика с Томсоном относительно гомологии полостей в этмоидной области см. в работе Ярвика 1966 г.

Кажется вполне вероятным, что и у хвостатых амфибий в филогенезе межчелюстные железы могли проникнуть в межносовую полость таким же образом. Утверждение Ярвика, что у хвостатых амфибий межносовые полости были первоначально парными, основано на нахождении у *Amphiuma*, *Cryptobranchus*, *Menopoma* и *Megalobatrachus* (Wiedersheim,

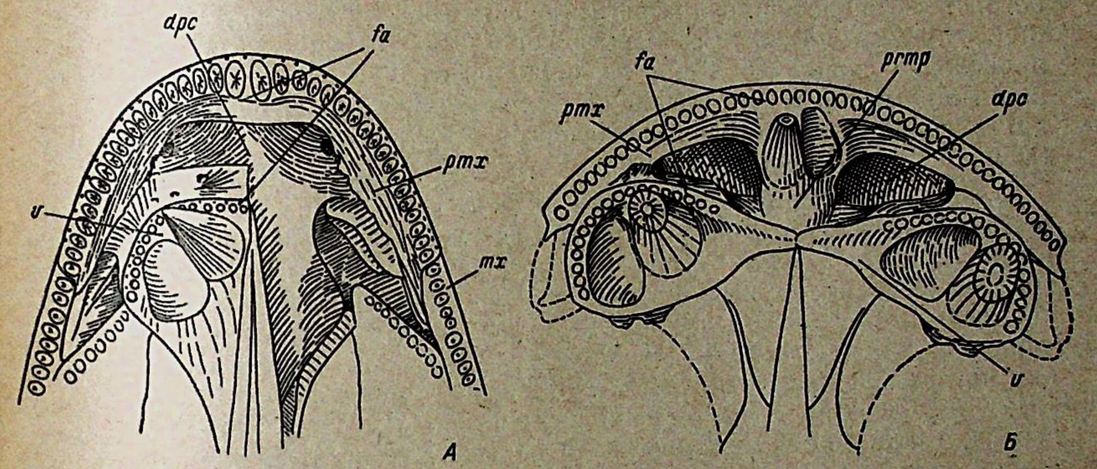


Рис. 47. Схематизированное изображение переднего отдела этмоидной области черепа у двух представителей *Osteolepiformes*, сделанное по рисункам Ярвика.

A — Eusthenopteron foorderi (Jarvik, 1942, рис. 56); *Б — Megalichthys hibberti* (Jarvik, 1966, рис. 17, *A*).

1877; Aoyama, 1930) непарного, назависимого хряща — cartilago infranasalis, расположенного в межносовой полости и рассматриваемого как рудимент межносовой стенки. У *Hynobius keyserlingii* при исследовании развития его хрящевых обонятельных капсул на многочисленных и последовательных стадиях был обнаружен непарный независимый центр охрящевения в прецеребральной пластинке (Регель, 1964б), который может также, по-видимому, рассматриваться как доказательство существования у предков современных хвостатых амфибий межносовой перегородки.

Эти факты нисколько не противоречат предположению И. И. Шмальгаузена (1964б), Шарского (Szarski, 1962) и Э. И. Воробьевой (1962, 1966), что хвостатые амфибии, так же как и бесхвостые, берут свое начало от каких-то примитивных кистеперых рыб, сходных с остеолепидами. В работе Ярвика (Jarvik, 1966) подробно разбирается этмоидная область *Megalichtys* и *Eusthenopteron* (из *Osteolepiformes*) и показано, что fossa apicalis, в которой, по мнению Ярвика, у них располагалась межчелюстная железа, была разделена у *Megalichthys* на две части медиальным отростком нёбной пластинки (рис. 47, *Б*, *prmp*). В эндокраниуме у *Eusthenopteron* с вентральной стороны показаны парные предносовые ямки, в которых располагались парные межчелюстные железы.

Легко можно себе представить, что разрастание первоначально парных межчелюстных желез вызывало образование парных углублений в эндокраниуме этмоидной области, разделенных вначале межносовой септой.

По мере развития и увеличения желез в филогенезе септа редуцировалась и железы стали располагаться в непарной межносовой полости, ограниченной сверху tectum internasale.

У взрослых *Onychodactylus fischeri* эта крыша полностью закрывает межносовую полость (рис. 43, *А*, *Б*, *В*, *Г tcin*), а у *R. sibiricus* и *Hynobius keyserlingii* от этой крыши остались лишь небольшие рудименты в виде прецеребральных отростков (по Ярвику «proc. praenasalis superior medius» Jarvik, 1942).

Охрящевение ушных капсул у *Hynobiidae*, так же как у всех хвостатых амфибий, происходит независимо от боковых стенок черепа и от базальной пластинки, начинаясь на латеральной поверхности горизонтального полукружного канала. Связано это, по всей вероятности, с опорной функцией, которую несет эта часть стенки ушной капсулы (для ушного отростка нёбно-квадратного хряща, мышц висцерального аппарата и чешуйчатой кости). Соединение ушных капсул с основанием черепа происходит сходно со всеми низшими позвоночными посредством базикапсулярных комиссур. Между собой ушные капсулы связаны дорсально хрящевой tectum synoticum, а с боковыми стенками черепа — посредством taenia marginalis posterior.

Медиальная стенка ушной капсулы образуется за счет разрастания ее передней и задней стенки, а также за счет разрастания (вентро-медиально) крыши капсулы. Кроме того, как это хорошо видно у *R. sibiricus*, в образовании медиальной стенки ушной капсулы принимает участие дорсальное разрастание базальной пластинки в области переднего утолщения парахордалий — основания «ушной дуги» (рис. 25, *ppocc* (*1*)) и основания предзатылочной дуги. Это подтверждает гипотезу Гудрича (Goodrich, 1911), что верхние дуги позвонков, вошедших в состав ушной области черепа, стали принимать участие в образовании хрящевой медиальной стенки ушной капсулы. В медиальной стенке имеются отверстия: одно для эндолимфатического протока, два для перилимфатических протоков, одно для входа лицевого нерва в канал и два для входа в полость капсулы слуховых нервов. У *Hynobiidae*, так же как и у некоторых высших хвостатых амфибий (Gaupp, 1906; Stadtmüller, 1924), лицевой нерв выходит из черепной коробки в черепно-квадратный проход через лицевой канал. А так как передняя стенка ушной капсулы, расположенная позади пре-фациальной комиссуры и ганглия лицевого нерва, не охрящевевает, то создается впечатление, что лицевой нерв проходит через полость ушной капсулы.

На стадиях метаморфоза хрящ в ушной капсуле редуцируется под покровными костями черепа и замещается костями prooticum и exoccipitale. У *R. sibiricus* в некоторых местах ушной капсулы сохраняется хрящевая ткань: вокруг овального окна, на ушном выступе капсулы, частично в ее дне остаются хрящевыми taenia marginalis posterior, tectum synoticum. Выступ на передней поверхности ушной капсулы у *R. sibiricus* по своему положению и связи с ушным отростком нёбно-квадратного хряща несомненно гомологичен ушному выступу — crista parotica — у рахитомных стегоцефалов. (Основы палеонтологии, 1964).

На вентро-латеральной поверхности ушной капсулы из латеральной части первичного базикапсулярного окна образуется овальное окно, в котором располагается «слуховая косточка» — stapes. Развитие аппарата звукопередачи у *Hynobiidae* и его филогенетическое значение для доказательства происхождения хвостатых амфибий от примитивных стегоцефалов, уже обладавших примитивным аппаратом звукопередачи, преобразовавшимся из hyomandibulare кистеперых рыб, исследовано И. И. Шмальгаузеном (1923а, 1923б, 1956а, 1964б).

Исследования показали наличие у двух видов *Hynobiidae* непрерывной гиоидной дуги, состоящей почти сплошь из хрящевых элементов звукопроводящего аппарата, и образование рудиментов барабанной полости (spiraculum) и стапедиальной мышцы. Эти данные доказывают, что у предков современных хвостатых амфибий — примитивных стегоцефалов — должна была существовать передача звуковых колебаний из воздушной среды через барабанную полость. В подтверждение данных И. И. Шмальгаузена нами также были обнаружены у исследованных представителей сем. *Hynobiidae* рудименты барабанной полости (рис. 7; рис. 16, *Б*; рис. 24, *sp*) и стапедиальной мышцы (рис. 28, *mst*).

Нёбно-квадратный хрящ и его связь с осевым черепом. Одним из основных различий в строении черепа между наземными позвоночными и рыбами считается способ прикрепления челюстной дуги к осевому черепу. Для наземных позвоночных характерна аутостилия, т. е. непосредственная связь между челюстной дугой и черепной коробкой. У рыб имеется три типа подвешивания челюстной дуги к черепу: 1) гиостилия — связь верхнего отдела челюстной дуги впереди непосредственно с осевым черепом и позади с помощью верхнего отдела гиоидной дуги — подвеска (hyomandibulare). Этот способ осуществляется у большинства рыб; 2) аутостилия — у цельноголовых и двоякодышащих; 3) амфистилия, т. е. двойная связь челюстной дуги с осевым черепом, — у некоторых селяхий, костных ганоидов и кистеперых рыб. При амфистилии нижняя челюсть подвешивается к осевому черепу двумя отростками нёбно-квадратного хряща (в этмоидной и заглазничной областях); кроме того, задний отдел челюсти укреплен при помощи подвеска.

Как показал в своих исследованиях И. И. Шмальгаузен (1923а), все эти способы подвешивания челюстной дуги к осевому черепу нельзя считать определенными и четко разграниченными, так как сходства и различия между ними могут быть обусловлены не только генетически, но и конвергенцией и параллелизмом в развитии. Так, аутостилия наземных позвоночных по своему развитию и особенностям стоит гораздо ближе к амфистилии кистеперых рыб, чем к аутостилии двоякодышащих. У *Tetrapoda* и *Dipnoi* в результате иммобилизации верхнего отдела челюстной дуги редуцируется hyomandibulare и сохраняются только его рудименты. Однако у *Dipnoi* положение закладок отдельных элементов hyomandibulare весьма изменчиво и они не связаны между собой. Это свидетельствует об утрате им функций подвеска (Северцов, 1902; Шмальгаузен, 1923а, 1951а, 1951б). У *Tetrapoda* hyomandibulare не только сохранило все свои характерные связи с осевым черепом, но и несет другую функцию (приобретенную еще примитивными стегоцефалами при переходе к жизни на суше), превратившись в звукопроводящий аппарат. Трудно представить, чтобы редуцированное hyomandibulare двоякодышащих рыб могло преобразоваться в сложный звукопроводящий аппарат наземных позвоночных. Этот факт послужил одним из оснований считать предками наземных позвоночных кистеперых рыб, у которых благодаря развитию гулярного дыхания началось освобождение hyomandibulare (носителя жаберной крышки) от дыхательной функции (Шмальгаузен, 1953а). В то же время при амфистилии хотя и используется hyomandibulare для подвешивания нижней челюсти, но на него не возлагается значительной нагрузки. Этим была подготовлена почва для использования его в звукопроводящем аппарате (Шмальгаузен, 1953а).

И. И. Шмальгаузен (1923а, 1923б, 1956а, 1956б) доказал гомологию отростков stapes, обнаруженных им у *Hynobiidae*, с элементами гиоидной дуги, рассматривая дорсальный отросток как верхний глоточный элемент (suprapharyngohyale), «слуховую косточку» (stapes) — как нижний глоточный элемент (infrapharyngohyale), а вентральный отросток stapes

(proc. ventralis columellae) — как epihyale. Тем самым он установил образование у *Hynobiidae* полной гиоидной дуги. Наличие соединения вентрального отростка stapes с нёбно-квадратным хрящом указывает на то, что аутостильный череп *Tetrapoda* произошел от амфистильного черепа кистеперых рыб. Сходство же аутостилии двоякодышащих рыб и хвостатых амфибий обусловлено независимым и параллельным развитием от общих предков — примитивных кистеперых рыб (Шмальгаузен, 1923а, 1923б, 1951а, 1951б, 1953а).

В результате исследования эмбриогенеза хрящевого черепа *Hynobius keyserlingii* и *R. sibiricus* было установлено, что верхний отдел челюстной дуги — нёбно-квадратный хрящ — закладывается независимо от осевого черепа и в процессе развития вступает в связь с черепной коробкой. Он начинает охрящевевать либо равномерно по всей закладке (*R. sibiricus*), либо с дистального конца (*H. keyserlingii*), что связано с образованием личиночного приспособления — балансера (Регель, 1962, 1964б), находящего опору на нёбно-квадратном хряще.

Соединение нёбно-квадратного хряща с осевым черепом осуществляется с помощью специальных отростков: птеригоидного, восходящего, базального и ушного.

Охрящевение птеригоидного отростка происходит с двух концов. Его передний и задний отделы охрящевевают независимо друг от друга (рис. 10, *ppta*, *pptp*), причем у *R. sibiricus* наблюдается полное его охрящевение (рис. 22, *ppt*), а у *H. keyserlingii* развитие хряща в разных отделах птеригоидного отростка происходит поочередно, перемежаясь с резорбцией его. Птеригоидный отросток у этого вида никогда не становится хрящевым на всем своем протяжении (Регель, 1962, 1964б; Лебедкина, 1964).

Птеригоидный отросток срастается с осевым черепом в этмоидной области своим передним отделом, осуществляя тем самым медиальную связь нёбно-квадратного хряща, описанную впервые Эджвортом (Edgeworth, 1923) у *Cryptobranchus*. Ярвик (Jarvik, 1942, 1954) установил гомологию медиальной связи птеригоидного отростка нёбно-квадратного хряща хвостатых амфибий с медиальной связью autopalatinum у кистеперых рыб.

Раздельное охрящевение переднего и заднего отделов птеригоидного отростка у *Hynobiidae*, наблюдаемое также у рыб (Николюкин, 1926), указывает на составную природу этого отростка и исходную независимость его отделов. Ярвик (Jarvik, 1954) высказал предположение, что передний отдел птеригоидного отростка по своему происхождению и положению не относится к челюстной дуге, а гомологичен одному из элементов предчелюстной дуги. Основанием для такого предположения Ярвику послужили обнаруженные им у некоторых кистеперых рыб желобки впереди от челюстной дуги, которые он считает отпечатками преспиракулярных висцеральных щелей (табл. 2).

Возникает вопрос о том, относится ли задний отдел птеригоидного отростка к нёбно-квадратному хрящу, т. е. к челюстной дуге, или он также первоначально был одним из элементов предчелюстной дуги. В связи с этим данные о закладке у *Hynobiidae* рудиментов преспиракулярных висцеральных щелей (Регель, 1966), обнаруженных ранее только у рыб (Воскобойников, 1909, 1914; Северцов, 1923, 1925) и амфибий (Белоголовый, 1910),[10] приобретает особый интерес. Рудимент преспиракулярной щели, а именно — дорсальный ее отдел, обозначающий границу между предчелюстной и челюстной дугами, находится у *Hynobiidae* под средней частью мезенхимной закладки птеригоидного отростка, между его передним и задним хрящевыми отделами (рис. 14, *A*, *endprsp*). Положение преспиракулярной щели, таким образом, служит доказательством принадлежности переднего отдела птеригоидного отростка к предчелюстной дуге, а его заднего отдела — к челюстной дуге. Соединение элементов предчелюстной и челюстной дуги в единое целое стало возможным в филогенезе в результате редукции дорсального отдела преспиракулярной щели. О вторичности этого соединения свидетельствуют раздельное охрящевение переднего и заднего отделов птеригоидного отростка. У высших хвостатых амфибий дефинитивный птеригоидный отросток развивается только за счет разрастания своего заднего отдела, генетически относящегося к нёбно-квадратному хрящу (челюстной дуге). От его переднего отдела, принадлежащего к предчелюстной дуге, остается рудимент, вошедший в состав задней стенки обонятельной капсулы, — предглазничный отросток (Регель, 1964а).

У низших хвостатых амфибий дефинитивный птеригоидный отросток также развивается только из заднего отдела, разрастающегося от нёбно-квадратного хряща, тогда как передний его отдел, относящийся к предчелюстной дуге, резорбируется и от него остается только самая передняя часть, сросшаяся с трабекулой как основание предглазничного отростка. Параллельно с резорбцией переднего отдела птеригоидного отростка изменяется и место связи нёбно-квадратного хряща с этмоидной областью черепа. Разрастающийся вперед и вбок задний отдел птеригоидного отростка соединяется соединительнотканными волокнами с выростом задней стенки обонятельной капсулы — proc. maxillaris posterior. На срастание птеригоидного отростка с proc. maxillaris posterior у взрослого *R. sibiricus* есть указание в литературе (Wiedersheim, 1877; Stadtmüller, 1936), не подтвержденное, однако, последующими исследователями (Edgeworth, 1925; Лебедкина, 1963, 1964). Эта связь у *Hynobiidae* представляет собой латеральное соединение нёбно-квадратного хряща с этмоидной областью черепа (Edgeworth, 1923, 1925). Ярвик (Jarvik, 1942) считает латеральную связь птеригоидного отростка нёбно-квадратного хряща с осевым черепом у *Urodela* гомологичной латеральному соединению autopalatinum у кистеперых рыб. Представляется неубедительным утверждение Пусея (Pusey, 1938), что медиальная и латеральная связи нёбно-квадратного хряща — это одно и то же соединение, только передвинувшееся в процессе развития с медиальной стороны обонятельной капсулы на ее латеральную сторону. Выше было показано, что медиальная связь нёбно-квадратного хряща с этмоидной областью черепа представлена в своей передней части передним концом птеригоидного отростка (элементом предчелюстной дуги), связанным с трабекулой (рис. 22, *ppt*), а передняя часть латерального соединения образована совершенно другим элементом, а именно — отростком задней стенки обонятельной капсулы (proc. maxillaris posterior) (рис. 36, *A*, *pmxp*). Следовательно, две эти связи не идентичны.

Таким образом, у *Hynobiidae* нёбно-квадратный хрящ имеет те же соединения с этмоидной областью черепа, которые имелись и у кистеперых рыб. У двоякодышащих рыб, по новейшим данным Бертмара (Bertmar, 1966), птеригоидный отросток закладывается в связи с предглазничным отростком (proc. ectethmoideus s. proc. antorbitalis), входящим затем

[10] Эта работа Ю. А. Белоголового ранее была мне не известна, поэтому в работе о преспиракулярных щелях у хвостатых амфибий (Регель, 1966) я на нее не ссылалась. В этой работе Белоголовый показал развитие рудиментов преспиракулярной жабры у амфибий. Факт нахождения преспиракулярных щелей у *Triturus vulgaris* и *Rana temporaria* кажется мне очень важным, так как это означает, что развитие таких рудиментов у *Hynobiidae* — не исключение среди амфибий. Что же касается мнения Белоголового о способе образования рта у позвоночных только из преспиракулярных щелей, то в настоящее время эта точка зрения не может быть принята (Регель, 1966). То же самое относится и к интерпретации Белоголовым двух частей челюстной дуги (меккелева и нёбно-квадратного хряща) как двух последовательных дуг. Единая мезенхимная закладка нёбно-квадратного хряща и меккелева хряща полностью исключает возможность отнесения их к разным жаберным дугам.

в состав задней стенки обонятельной капсулы. Сам же птеригоидный отросток не охрящевевает (в связи с развитием аутостилии) и превращается в связку lig. pterygoideum.

Второй отросток нёбно-квадратного хряща — proc. ascendens — вступает в связь с осевым черепом в предушной области. У личинок *R. sibiricus* на ранних стадиях развития в нескольких случаях удалось проследить два центра охрящевения в мезенхимной закладке нёбно-квадратного хряща, причем один из этих центров расположен в месте отхождения восходящего отростка (рис. 9, *pa*). Это указывает на первоначальное состояние восходящего отростка как элемента, отчленяющегося от дуги. Первоначально челюстная дуга имела двойное причленение к черепу, как и остальные висцеральные дуги (Воскобойников, 1914; Wijhe, 1922; Шмальгаузен, 1950, и др.). Ярвик (Jarvik, 1954, 1965) на основании расположения у хвостатых амфибий восходящего отростка нёбно-квадратного хряща латерально от боковой вены головы гомологизирует его с suprapharyngomandibulare.

Действительно, найденные у *Hynobiidae* следы отчленения от нёбно-квадратного хряща (epimandibulare, по Ярвику) восходящего отростка (рис. 9, *pa*) подтверждают гомологию этого отростка с верхне-глоточным элементом челюстной дуги.

Соединение восходящего отростка с предушной областью черепа осуществляется путем срастания его с выростом на боковой стенке черепа — proc. antoticus, который, как показано в работах автора (Регель, 1962, 1964б), гомологичен proc. antoticus кистеперых рыб. Обычно восходящий отросток сразу же срастается с proc. antoticus. В некоторых случаях (на ранних стадиях развития у *Hynobius keyserlingii*) на короткое время возникает сочленение восходящего отростка с proc. antoticus, тогда как в других (у *R. sibiricus*), в виде индивидуальной вариации, это сочленение сохраняется вплоть до предметаморфозных стадий.

У взрослых *H. keyserlingii* и *R. sibiricus* восходящий отросток становится очень тонким и связь его с боковой стенкой дополняется эластичными соединительнотканными волокнами, укрепляющими верхний отдел нёбно-квадратного хряща на черепной коробке. У *Onychodactylus fischeri* восходящий отросток только подвешен к боковой стенке соединительнотканными волокнами. Приведенные данные показывают, что хвостатые амфибии имеют ту же самую связь нёбно-квадратного хряща с предушной областью осевого черепа, которая была у кистеперых рыб, причем наиболее примитивные *Urodela* сохранили и следы первоначальной подвижности этого сочленения.

Третий отросток нёбно-квадратного хряща — proc. basalis — осуществляет у хвостатых амфибий его связь с осевым черепом в области передней поверхности дна ушной капсулы, причленяясь или же срастаясь с базитрабекулярным отростком.

У *Hynobius keyserlingii* (Регель, 1961, 1964б), — а еще яснее это видно у *R. sibiricus* (рис. 17, *Б*; рис. 22; рис. 28; рис. 32, *B*, *prb*, *prbtr*), — базальное соединение формируется из скелетогенной мезенхимы, связывающей под восходящим отростком задний край нёбно-квадратного хряща с передне-латеральным краем дна ушной капсулы. В процессе охрящевения здесь образуется сначала непрерывная связь, а в период метаморфоза возникает настоящий сустав, функционирующий у взрослых животных. Граница между суставными поверхностями проходит посредине бывшего хрящевого мостика, между нёбно-квадратным хрящом и дном ушной капсулы. Передняя часть становится базальным отростком нёбно-квадратного хряща, а задняя, связанная с ушной капсулой, превращается в базитрабекулярный отросток. Образование подвижного базального соединения характерно для низших хвостатых амфибий (Шмальгаузен, 1959, 1964а,

1964б) и имело место у кистеперых рыб (Holmgren, Stensiö, 1936; Romer, 1937; Jarvik, 1954) и примитивных стегоцефалов (Сушкин, 1927; Быстров и Ефремов, 1940). У высших хвостатых амфибий базальное сочленение часто заменяется полным срастанием (Stadtmüller, 1936; de Beer, 1937).

Как было показано при описании стадий развития *R. sibiricus* (стадия 6 и следующие), нёбная ветвь лицевого нерва и челюстная артерия могут иметь различное топографическое отношение к базальному соединению. Нёбная ветвь выходит либо в обычное для нее отверстие в базальной пластинке позади базитрабекулярной комиссуры, медиально от заднего нёбной комиссуры, либо через канал в базитрабекулярной комиссуре, либо, наконец, через канал в базальном соединении (рис. 24; рис. 28, *rpal VII*). Челюстная артерия обычно проходит вентрально от базального соединения (рис. 24, *amd*), но у *R. sibiricus* она иногда проникает сквозь закладку этого соединения или же через отверстие в хрящевом базальном отростке нёбно-квадратного хряща (рис. 28, *prb*, *amd*). Такое непостоянство прохождения нерва и сосуда по отношению к элементам хрящевого черепа свидетельствует о недавнем установлении этих взаимоотношений и подтверждает гипотезу И. И. Шмальгаузена о перемещении в филогенезе заднеглазничного базиптеригоидного сочленения с боковой стенки черепа у кистеперых на основание ушной капсулы у *Tetrapoda* (Шмальгаузен, 1951а). Ватсон (Watson, 1940) считает, что непрерывное прогрессивное задне-боковое смещение палато-базального сочленения характерно для преобразующегося в эволюции черепа примитивных амфибий и его последовательные стадии отмечены у *Eugyrinus*, *Miobatrachus* и *Protobatrachus*.

Перемещение базального отростка на самом нёбно-квадратном хряще, связанное с изменением места базитрабекулярного (базиптеригоидного) отростка на основании черепа в ряду кистеперые рыбы—амфибии, хорошо видно на рис. 48, *А*, *Б*, *В*, *Г*. У кистеперой рыбы *Eusthenopteron* (*А*) небольшой базальный отросток на палатоквадратуме (*prb*) направлен вперед и медиально, к базиптеригоидному отростку на боковой стенке черепа (рис. 40, *prbt*), а у трех видов *Hynobiidae* этот отросток повернут своей сочленовной головкой либо медиально, как у *Hynobius keyserlingii* (*Б*), либо даже назад, как у *R. sibiricus* (*В*) и *Onychodactylus fischeri* (*Г*), по направлению к базитрабекулярному (базиптеригоидному) отростку на ушной капсуле (рис. 37, *I*, *II*, *III*, *Б*, *prbt*).

Еще одна связь нёбно-квадратного хряща с осевым черепом возникает путем соединения его ушного отростка — proc. oticus — с передне-латеральной стенкой ушной капсулы. Соотношение ушного отростка с ушной капсулой очень вариабильно как у хвостатых, так и у бесхвостых амфибий (Eaton, 1933; Eeden, 1951; Westhuizen, 1961, и др.). Наблюдается изменение этого соотношения при переходе от личинки к взрослому состоянию у одного и того же вида. Различна и степень связи ушного отростка с ушной капсулой. Даже у близких родов *Hynobiidae* в онтогенезе замечаются большие различия в развитии ушного отростка нёбно-квадратного хряща и в степени его связи с ушной капсулой (см. выше, стр. 52). Напомним здесь лишь о том, что у *R. sibiricus*, в отличие от *Hynobius keyserlingii*, на ушной капсуле развивается большой выступ за счет материала дорсальной части ушного отростка нёбно-квадратного хряща (рис. 12, *А*; рис. 37, *I*, *II*, *III*, *Б*, *B*, *ppo*), на который опирается передне-верхний край чешуйчатой кости. Такой же способ образования выступа ушной капсулы crista parotica за счет материала нёбно-квадратного хряща описан у примитивной лягушки *Ascaphus* из сем. *Leiopelmidae* (Eeden, 1951) и у *Heleophrine* из сем. *Bufonidae* (Westhuizen, 1961).[11]

[11] В литературе до сих пор обсуждается вопрос о гомологии ушных отростков нёбно-квадратного хряща у хвостатых и бесхвостых амфибий и природе ушных

У кистеперых рыб не найдено ушного отростка и связи его с ушной капсулой. П. П. Сушкин (1927) и И. И. Шмальгаузен (1951а, 1959, 1964б)

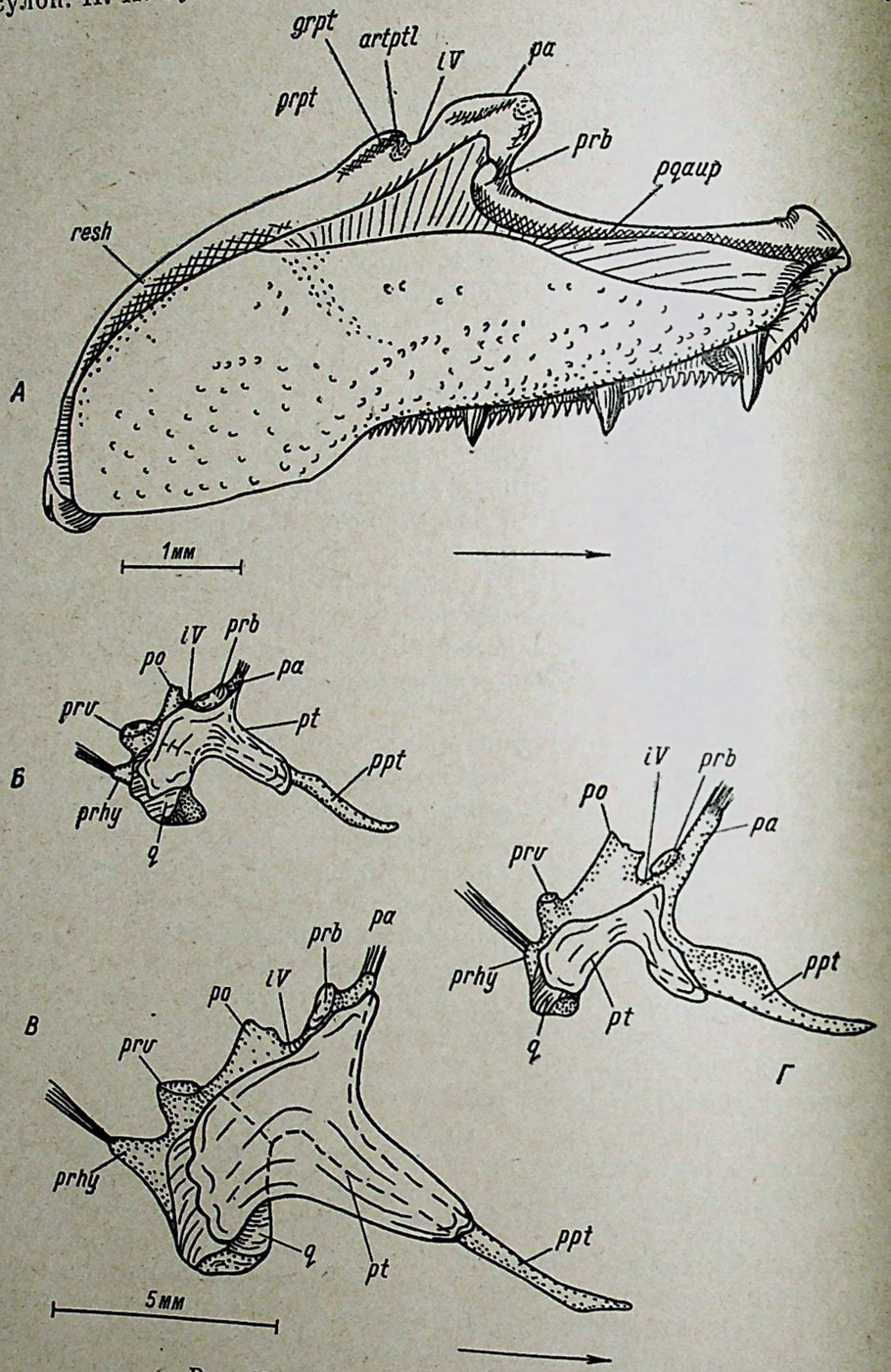


Рис. 48. Верхний отдел челюстной дуги.

А — палатоквадратум у *Eusthenopteron* (на основе рисунка: Jarvik, 1954, рис. 16, *C*), вид с медиальной стороны; *Б*—нёбно-квадратный хрящ у *Hynobius keyserlingii* длиной 95 мм; *В* — нёбно-квадратный хрящ у *R. sibiricus* длиной 180 мм; *Г* — нёбно-квадратный хрящ у *Onychodactylus fischeri* длиной 180 мм, вид с медиальной стороны на левый нёбно-квадратный хрящ.

считают эту связь новоприобретением наземных позвоночных в результате утери первоначального соединения посредством hyomandibulare, превратившегося в слуховую косточку — stapes. Однако И. И. Шмальгаузен (1951а) считает, что в палатоквадратуме *Osteolepidae* уже можно было различить два верхних отростка нёбно-квадратного хряща — *Dipnoi* и *Tetrapoda*. Верхняя вырезка palatoquadratum *Osteolepidae*, через которую выходили на его поверхность челюстные ветви тройничного нерва, обозначает границу между областью proc. ascendens и proc. oticus (рис. 48, *i V*). В то же время связь этих двух отростков с черепом у *Tetrapoda* И. И. Шмальгаузен считал вторичной. Он рассматривал ее как специализацию к захватыванию пищи при освобождении челюстной дуги от дыхательной функции.

Позднее при описании палатоквадратного комплекса у *Eusthenopteron* Ярвик (Jarvik, 1954) установил, что дорсальный отросток, расположенный позади вырезки для выхода челюстных ветвей тройничного нерва, имеет сочленовную поверхность (рис. 48, *А*, *artptl*), которая причленялась к выступу эндокрания — proc. oticalis (Воробьева, 1962; «otical shelf», по Ярвику). Ярвик назвал отросток палатоквадратума паратемпоральным (proc. paratemporalis), а не ушным, и считает, что его сочленение с proc. oticalis гомологично базиптеригоидному сочленению бесхвостых амфибий (Jarvik, 1954, стр. 30). Таким образом, Ярвик установил, что палатоквадратум у *Eusthenopteron* связан с осевым черепом в заглазничной области тремя отростками: 1) восходящим — с боковой стенкой этмосфеноида (вернее, со специальным выростом на нем — proc. antoticus), 2) базальным отростком — с базиптеригоидным отростком на базисфеноиде, расположенным ниже, и 3) паратемпоральным отростком — с выростом отикоокципитального отдела черепа. Ярвик, по-видимому, не знаком с работой И. И. Шмальгаузена (1951а) и поэтому не принимает во внимание его мнение, что как базальное сочленение нёбно-квадратного хряща, так и его два дорсальных отростка (восходящий и ушной) у *Tetrapoda* представляют собой прямое наследие от исходных форм кистеперых рыб.

При сравнении палатоквадратума *Eusthenopteron* с нёбно-квадратным хрящом у примитивных хвостатых амфибий (трех видов *Hynobiidae*) обращает на себя внимание большое сходство в положении их отростков. Восходящий и ушной отростки у *Hynobiidae* расположены относительно вырезки для выхода челюстных ветвей тройничного нерва сходно с восходящим и паратемпоральным отростками у *Eusthenopteron* (рис. 48, *А*, *Б*, *В*, *Г*, *i V*, *pa*, *po*, *prpt*). Сходство усиливается еще и тем, что у взрослых *Hynobiidae* передний отдел нёбно-квадратного хряща — птеригоидный отросток (гомолог autopalatinum кистеперых рыб: Jarvik, 1942) — достигает этмоидной области, соединяясь соединительнотканными волокнами с proc. maxillaris posterior обонятельной капсулы. Ушной отросток у *Hynobiidae* соединяется с ушным выступом на передней поверхности ушной капсулы (т. е. с отикоокципитальным отделом черепа). Сходство между палатоквадратумом у кистеперых рыб и нёбно-квадратным хрящом у *Hynobiidae* усиливается тем, что hyomandibulare, прилегавшее к заднему краю палатоквадратума у кистеперых (на рис. 48, *А* видно только место его прилегания), у *Hynobiidae* частично срослось с нёбно-квадратным хрящом (proc. ventralis columella и proc. hyoideus — элементы гиоидной дуги, Шмальгаузен, 1956а). Это сходство позволяет, как нам кажется, считать паратемпоральный отросток *Eusthenopteron* гомологичным ушному отростку хвостатых амфибий. Следовательно, все связи нёбно-квадратного хряща низших *Tetrapoda* с осевым черепом уже имелись в зачаточном состоянии у *Osteolepidae*.

Для окончательного решения вопроса о гомологии отростков нёбно-квадратного хряща низших *Tetrapoda* с отростками палатоквадратума у кистеперых рыб необходимы исследования соответствующего материала по развитию примитивных бесхвостых амфибий.

выступов. Этот вопрос требует специальных исследований на материале по развитию бесхвостых амфибий и здесь разбираться не будет.

Из описания стадий развития хрящевого черепа двух видов *Hynobiidae* ясно, что связи нёбно-квадратного хряща с осевым черепом претерпевают изменения. У молодых личинок *Hynobiidae* происходит постепенное срастание первоначально независимой закладки нёбно-квадратного хряща с черепной коробкой. Срастание хрящевых отростков с осевым черепом дополняется еще и покровной костью, pterygopalatinum. Эта кость некоторое время фиксирует передний конец заднего отдела птеригоидного отростка на основании предглазничного отростка. Эти особенности черепа следует рассматривать как личиночное приспособление, в связи с тем что укрепление нёбно-квадратного хряща, на котором подвешен подъязычный аппарат (при помощи связки lig. quadrato-hyoideum, играющей роль амортизатора), необходимо для дыхания и питания личинок в воде посредством опускания дна ротовой полости (см. работу А. С. Северцова в этом сборнике).

На стадиях метаморфоза начинается резорбция срастания отростков нёбно-квадратного хряща с осевым черепом и возникновение на месте срастания либо суставов, либо соединительнотканных связок. В результате этого у взрослых животных нёбно-квадратный хрящ оказывается подвешенным к черепной коробке до некоторой степени подвижно. Укрепление его на ушной капсуле при помощи чешуйчатой кости также подвижно.

Небольшая подвижность нёбно-квадратного хряща носит характер адаптивной специализации, связанной с изменением способа питания животных после метаморфоза. При захвате добычи на суше, без помощи втягивания корма с водой (добыча стала более крупной, жесткой и подвижной), усиливается работа челюстного аппарата. Подвижное соединение нёбно-квадратного хряща с осевым черепом, по-видимому, служит ему амортизатором.

У четырех представителей *Ambystomidae* (*Ryacotriton olympicus*, *Ambystoma gracile*, *A. macrodactylum*, *Dicamptodon ensatus*) Итоном (Eaton, 1933) описана некоторая подвижность нёбно-квадратного хряща вместе с чешуйчатой костью. Итон считает, что эта подвижность выработалась как специализация в помощь захватыванию добычи. Амплитуда движения нёбно-квадратного хряща определяется у этих форм длиной связки, идущей от stapes (columella) к чешуйчатой кости — lig. squamoso-stapediale. У *Hynobiidae* вместо связки развивается хрящевой вентральный отросток, соединяющий stapes с задним краем квадратной кости (рис. 37, *I*, *II*, *III*, *А*, *Г*, *prv*). Несмотря на хрящевую связь между нёбно-квадратным хрящом и stapes (укрепленной в соединительнотканной мембране овального окна), подвижность нёбно-квадратного хряща этих форм оказывается возможной. После метаморфоза происходит вторичное расчленение хрящевого вентрального отростка stapes, сросшегося с задним краем квадратной кости (рис. 37, *I*, *II*, *III*, *А*, *Б*, *В*, *Г*, *st*, *prv*). У двух видов (*R. sibiricus* и *Onychodactylus fischeri*) такое расчленение было обнаружено как на микроскопических сериях препаратов, изготовленных из голов взрослых *R. sibiricus* (190 и 220 мм длиной) и *O. fischeri* (85 мм длиной) (рис. 38, *А*, *Б*, *st*, *prv*), так и у отпрепарированных экземпляров взрослых животных. Что касается третьего вида — *Hynobius keyserlingii*, — то из восьми отпрепарированных лишь у одного экземпляра (95 мм длиной) только на одной стороне головы было обнаружено расчленение между stapes и вентральным отростком. При этом на дистальном конце вентрального отростка хорошо было видно углубление, в которое упиралась выпуклая поверхность выроста stapes. На другой стороне головы у этого экземпляра расчленения не обнаружено, а вместо него хорошо видна светлая полоска хряща. На границу между двумя элементами звукопроводящего аппарата в виде полоски молодого хряща у *Hynobiidae* обратил внимание

И. И. Шмальгаузен (1956б, 1964б), указав, что она внешне напоминает расчленение extracolumella, имеющееся у ящериц (Versluys, 1904).

Расчленение между stapes и вентральным отростком представляется необходимым для предохранения звукопроводящего аппарата при захватывании пищи, когда происходит раскачивание нёбно-квадратного хряща. При движении нёбно-квадратного хряща вперед вентральный отросток stapes, сросшийся с квадратной костью, в тех случаях, когда между ним и stapes нет расчленения, должен выдергивать последнюю из овального окна. И действительно, у *H. keyserlingii* при раскачивании нёбно-квадратного хряща во время открывания рта в таких случаях ясно видно движение stapes в овальном окне по пульсации жидкости в полости уха. Следовательно, животное во время питания «слышит» только движение своей челюстной дуги.

Движение нёбно-квадратного хряща назад ограничено связкой lig. quadrato-maxillaris и базальным сочленением, расположенным так, что базальный отросток нёбно-квадратного хряща упирается в базитрабекулярный отросток, не допуская вдавливания stapes в овальное окно.

Таким образом, небольшая подвижность нёбно-квадратного хряща, вызванная функциональными особенностями — приспособлением к новому способу захватывания добычи на суше, у двух видов *Hynobiidae* обеспечена расчленением между stapes и вентральным отростком, которое играет роль амортизатора в звукопроводящем аппарате. Что касается третьего вида — *H. keyserlingii*, то у него положение остается еще недостаточно ясным и требуются дополнительные исследования и наблюдения.

Относительно филогенетического значения расчленения между элементами звукопроводящего аппарата следует заметить, что у промежуточных форм, очень близких к кистеперым рыбам, — *Hesperoherpeton* (Eaton a. Stewart, 1960) — существовало еще единое hyomandibulare. Оно сочленялось с капсулой двумя головками и причленялось дистальным концом к quadratum. У стегоцефалов, у которых были найдены следы существования stapes и его вентрального отростка, как например у *Megalocephalus* (Watson, 1926), несмотря на неполную сохранность элементов звукопроводящего аппарата (вентральный отросток, очевидно, был хрящевым), были найдены следы сочленения этих элементов с капсулой и с quadratum. Следовательно, подвижное соединение звукопроводящего аппарата с челюстной дугой было свойственно и стегоцефалам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как в осевом, так и в висцеральном черепе у *Hynobiidae* явственно сохранились следы его первоначальной сегментации, причем более полные, чем это до сих пор было найдено у позвоночных животных (табл. 2). В осевом черепе наблюдаются следы сегментации межушной области. Об этом свидетельствуют как рудименты I заушного миотома и относящегося к нему нерва, так и наличие предзатылочной дуги, имеющей, кроме основания, еще и верхний отдел, входящий в затылочный гребень, а также ветвление затылочных нервов по типу спинномозговых.

Более того, наличие следов сегментации в парахордалиях спереди от предзатылочной дуги в виде закладки основания еще одной дуги (ушной), относящейся к первому заушному сомиту, свидетельствует о вхождении в состав хордального отдела черепа трех дуг позвонков. Это указывает на большую примитивность хрящевого черепа хвостатых амфибий вообще, так как в этой области базальной пластинки такие следы сегментации не были обнаружены даже у рыб. Следовательно, у хвостатых амфибий все три сомита межушной области дают материал для формирования

скелетных элементов и миотомов, которые сохраняют следы метамерного строения межушной области осевого черепа на ранних стадиях эмбриогенеза.

Сохранение у *Hynobiidae* (и у *Triton taeniatus*: Белоголовый, 1911) рудиментов передних заушных миотомов (первого, в виде исключения, и второго, хорошо развитого у личинок) подтверждает близкое родство *Urodela* с кистеперыми рыбами. У последних развивается мощная подчерепная мышца, представляющая собой соматическую мускулатуру, производную миотомов межушной области черепа. Эта мышца развивалась у кистеперых рыб в связи с расчленением черепной коробки на два блока. При вторичном срастании черепа, следы которого наблюдаются у стегоцефалов, подчерепная мышца редуцировалась. У других примитивных рыб расчленения черепа не было (см. выше, стр. 57, примеч. 4) и миотомы редуцировались раньше и полнее. Этим, очевидно, можно объяснить тот факт, что у современных примитивных рыб *Protopterus*, *Neoceratodus*, *Acipenser*, *Amia* (Bermar, 1959) заушные миотомы развиты слабее, чем у хвостатых амфибий — потомков кистеперых рыб.

В висцеральном черепе следы бранхиомерии выражаются в образовании рудиментов преспиракулярной висцеральной щели, которая документирует принадлежность переднего отдела птеригоидного отростка к предчелюстной дуге. Два центра охрящевения в закладке нёбно-квадратного хряща служат одним из доказательств происхождения челюстной дуги из типичной жаберной дуги.

В развитии обонятельных капсул у *Hynobiidae* прослеживается путь преобразования отверстия для задней наружной ноздри кистеперых рыб в боковое окно хвостатых амфибий. В пределах одного семейства *Hynobiidae*, у разных его представителей, боковое окно может быть соединенным с хоанальным окном (как у *Holoptychius* и *Porolepis* из *Porolepiformes*) или отделенным от него перемычкой (как у *Eusthenopteron* из *Osteolepiformes*). Следовательно, этот признак нельзя использовать для обоснования дифилетической теории происхождения наземных позвоночных, как это делает Ярвик.

Образование межчелюстных желез у хвостатых и бесхвостых амфибий из парных закладок служит одним из доказательств общности их происхождения от кистеперых рыб, обладавших парными межчелюстными железами.

Развитие связей нёбно-квадратного хряща с осевым черепом у *Hynobiidae* также указывает на родство с кистеперыми рыбами. У них имеются именно те связи нёбно-квадратного хряща с осевым черепом, которые были и у кистеперых рыб. Это — медиальное и латеральное соединение птеригоидного отростка с этмоидной областью, а также сочленение восходящего отростка с proc. antoticus и базального отростка с базитрабекулярным на основании осевого черепа; при этом две последние связи сохранили в развитии даже характерную для них подвижность. Связь нёбно-квадратного хряща посредством ушного отростка с ушной капсулой у *Hynobiidae*, по-видимому, гомологична соединению палатоквадратума при помощи паратемпорального отростка с proc. oticalis у *Eusthenopteron*. Эта связь у *Hynobiidae* значительно варьирует.

Утраченная наземными позвоночными связь челюстной дуги с осевым черепом посредством hyomandibulare оставила у *Hynobiidae* свои неоспоримые следы в виде соединения stapes с ушной капсулой и нёбно-квадратным хрящом. Можно сказать, что череп *Hynobiidae* еще не приобрел всех признаков аутостилии наземных позвоночных и сильно отличается от черепа двоякодышащих рыб. У последних аутостилия ярко выражена: нёбно-квадратный хрящ полностью слит с осевым черепом, птеригоидный отросток, закладывающийся в связи с предглазничным

отростком и нёбно-квадратным хрящом, не охрящевевает и не играет никакой роли в подвешивании челюсти, а hyomandibulare, утеряв свою функцию и не приобретя новой, сильно редуцировано. Крайняя специализация черепа *Dipnoi* связана с переходом к питанию растительной пищей (Шмальгаузен, 1964б).

Все эти факты показывают, что в черепе примитивных наземных позвоночных сем. *Hynobiidae* сохранились многие черты кистеперых рыб и примитивных стегоцефалов. На этом основании можно утверждать, что обнаруженные в онтогенезе *Hynobiidae* следы метамерного происхождения межушной области черепа несомненно должны были иметься у личинок кистеперых рыб и стегоцефалов. Другими словами, развитие личинок *Hynobiidae* дает возможность судить о том, каким было развитие личинок у их предков.

Как видно из приведенных выше результатов исследования, в развитии хрящевого черепа *R. sibiricus* и *Hynobius keyserlingii* обнаружены новые доказательства близкого родства этих примитивных *Tetrapoda* с кистеперыми рыбами из отряда *Rhypidistia*, близких к *Osteolepiformes*.

ЛИТЕРАТУРА

Белоголовый Ю. А. 1910. Преспиракулярная жабра тритона. К вопросу о происхождении рта позвоночных. Биол. журн., I, 1 : 1—25.

Белоголовый Ю. А. 1911. Сегментальное положение границы черепа у *Sauropsidae*. Уч. зап. Моск. унив., отд. естеств. ист., 28 : 1—239.

Быстров А. П. и И. А. Ефремов. 1940. *Bentosuchus Sushkini Efr.* Лабиринтодонт из эотриаса р. Щарженки. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 10 : 1—154.

Воробьева Э. И. 1962. Ризодонтные кистеперые рыбы Главного девонского поля СССР. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 94 : 1—109.

Воробьева Э. И. 1966. О моно- или полифилетическом происхождении тетрапод. Зоол. журн., XLV, 9 : 1355—1368.

Воскобойников М. М. 1909. Развитие висцерального скелета костистых рыб. Зап. Киевск. общ. естеств., 21 : 1—452.

Воскобойников М. М. 1914. Очерки по бранхиомерии позвоночных, I, II, III. Зап. Киевск. общ. естеств., 24 : 1—254.

(Кащенко Н.) Kastschenko N. 1888. Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz., 3 : 445.

Лебедкина Н. С. 1963. Развитие предглазничных связей нёбно-квадратного хряща у *Ranodon sibiricus*. ДАН СССР, 150, 1 : 199—202.

Лебедкина Н. С. 1964. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. *Hynobiidae*. Тр. ЗИН АН СССР, XXXIII : 75—172.

Матвеев Б. С. 1915. К вопросу о мезомерии головы селяхий. Дневн. Зоол. отд. общ. любит. естествозн., антропол. и этногр., нов. сер., II, 5 : 203.

Матвеев Б. С. 1922. О сегментации головной мезодермы амфибий. Русск. зоол. журн., 3, 1—2 : 34—56.

Матвеев Б. С. 1925. Строение эмбрионального осевого черепа низших рыб. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., нов. сер., 34 : 416—467.

Медведева И. М. 1960. О связи развивающегося слезно-носового протока с покровными костями lacrymale и septomaxillare Hynobius keyserlingii. ДАН СССР, 131, 5 : 1209—1212.

Медведева И. М. 1961. К вопросу о происхождении хоан амфибий. ДАН СССР, 137, 2 : 468—471.

Медведева И. М. 1964. Развитие, происхождение и гомология хоан и хоанального канала амфибий. Тр. ЗИН АН СССР, XXXIII : 173—211.

Николюкин Н. И. 1926. К истории развития черепа у костистых рыб. Бюлл. Ворон. общ. естествоисп., 1 : 97—107.

Основы палеонтологии. 1964. Справочник. Бесчелюстные, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся и птицы. Изд. «Наука», М.

Регель Е. Д. 1961. Следы сегментации в хордальном отделе хрящевого черепа *Hynobius keyserlingii*. ДАН СССР, 140, 1 : 253—255.

Регель Е. Д. 1962. Нёбно-квадратный хрящ и его связи с осевым черепом у *Hynobius keyserlingii*. ДАН СССР, 142, 1 : 237—240.

Регель Е. Д. 1964а. К вопросу о гомологии предглазничных отростков амфибий. ДАН СССР, 154, 3 : 728—730.

Регель Е. Д. 1964б. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с нёбно-квадратным хрящом у *Hynobius keyserlingii*. Тр. ЗИН АН СССР, XXXIII : 34—74.

Регель Е. Д. 1966. Преспиракулярные щели и их роль в образовании рта у хвостатых амфибий. Зоол. журн., XXXXV, 2 : 237—244.
Северцов А. Н. 1895. Развитие затылочной области низших позвоночных. Уч. зап. Моск. унив., отд. естеств. ист., 11. (Цит. по: А. Н. Северцов, Собр. соч., 1949, 1 : 33—84).
(Северцов А. Н.). Sewertzoff A. N. 1897. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz., XIII. (Цит. по: А. Н. Северцов, Собр. соч., т. I, 1949 : 87—98).
(Северцов А. Н.) Sewertzoff A. 1899. Die Entwicklung des Selachierschädels. Festschrift für C. v. Kupffer, Jena. (Цит. по: А. Н. Северцов, Собр. соч., т. I, 1949 : 174—218).
(Северцов А. Н.) Sewertzoff A. 1902. Zur Entwicklung des *Ceratodus Forsteri*. Anat. Anz., XXI. (Цит. по: А. Н. Северцов, Собр. соч., т. I, 1949 : 225—235).
Северцов А. Н. 1923. Морфология висцерального аппарата эласмобранхий. Anat. Anz., LVI. (Цит. по: А. Н. Северцов, Собр. соч., т. IV, 1948 : 251—263).
Северцов А. Н. 1925. Первичное строение висцерального аппарата эласмобранхий. Русск. архив анат., гистол. и эмбриол., III, 2. (Цит. по: А. Н. Северцов, Собр. соч., т. IV, 1948 : 153—198).
(Северцов А. Н.) Sewertzoff A. N. 1926. Der Ursprung der Quadrupeda. Palaeontol. Z., 8, 1 : 75—95.
Северцов А. Н. 1928. Скелет и мускулатура головы *Acipenser ruthenus*. Acta Zool., 9. (Цит. по: А. Н. Северцов, Собр. соч., т. IV, 1948 : 292—397).
(Сушкин П. П.) Suschkin P. P. 1927. Mandibular and hyoid arches in early Tetrapoda. Paläontol. Z., 8 : 263.
Татаринов А. П. 1964. Класс Amphibia. Земноводные. Общая часть. В кн.: Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. Изд. «Наука», М. : 25—60.
Терентьев П. В. 1961. Герпетология. Изд. «Высшая школа», М. : 335.
Шмальгаузен И. И. 1923а. К вопросу о происхождении аутостилии двудышащих и наземных позвоночных. Русск. зоол. журн., 3, 3—4 : 239—262.
(Шмальгаузен И. И.) Schmalhausen I. I. 1923b. Der Suspensorial Apparat der Fische und das Problem der Gehörknochelchen. Anat. Anz., 56 : 534—543.
Шмальгаузен И. И. 1947. Основы сравнительной анатомии. Изд. «Советская наука», М. : 539.
Шмальгаузен И. И. 1950. О прикреплении висцеральных дуг к осевому черепу у рыб. Зоол. журн., XXIX, 5 : 435—448.
Шмальгаузен И. И. 1951а. Функциональное значение первичных форм прикрепления челюстной дуги к черепной коробке у рыб. Зоол. журн., XXX, 2 : 149—163.
Шмальгаузен И. И. 1951б. Значение функции в преобразовании дорсальных отделов висцерального аппарата при переходе от рыб к наземным позвоночным. Зоол. журн., XXX, 5 : 411 —420.
Шмальгаузен И. И. 1953а. Аутостилия и преобразование верхних отделов первых висцеральных дуг у низших наземных позвоночных. Зоол. журн., XXXII, 1 : 30—42.
Шмальгаузен И. И. 1953б. Развитие артериальной системы головы у хвостатых амфибий. Зоол. журн., XXXII, 4 : 642—661.
Шмальгаузен И. И. 1956а. Развитие аппарата звукопередачи у хвостатых амфибий сем. *Hynobiidae*. Зоол. журн., XXXV, 3 : 419—433.
Шмальгаузен И. И. 1956б. Морфология аппарата звукопередачи хвостатых амфибий. Зоол. журн., XXXV, 7 : 1023—1041.
Шмальгаузен И. И. 1957а. Механизм звукопередачи у амфибий. Зоол. журн., XXXIV, 7 : 1044—1063.
Шмальгаузен И. И. 1957б. Биологические основы возникновения наземных позвоночных. Изв. АН СССР, сер. биол., I : 3—30.
Шмальгаузен И. И. 1958. История происхождения амфибий. Изв. АН СССР, сер. биол., I : 39—58.
Шмальгаузен И. И. 1959. Вопрос о монофилии в проблеме происхождения наземных позвоночных. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., LXIV, 4 : 15—33.
Шмальгаузен И. И. 1960. Биологические основы организации кистеперых рыб. Палеонт. журн., I : 3—15.
Шмальгаузен И. И. 1964а. Положение хвостатых амфибий среди низших наземных позвоночных. Тр. ЗИН АН СССР, XXXIII : 5—33.
Шмальгаузен И. И. 1964б. Происхождение наземных позвоночных. Изд. «Наука», М. : 271.

Шмальгаузен О. И. 1939. Роль обонятельного мешка в развитии хрящевой капсулы обонятельного органа у *Urodela*. ДАН СССР, 23, 4 : 395—397.
Allis E. P. 1923. Are the polar and trabecular cartilages of vertebrate embryos the pharyngeal elements of the mandibular and premandibular arches? J. Anat., 58 : 37—51.
Allis E. P. 1925. Is the ramus ophthalmicus profundus the ventral nerve of the praemandibular segment? J. Anat., 59 : 217—223.
Aoyama F. 1930. Die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes des Cryptobranchus japonicus. Z. Anat. und Entwicklungsgesch., 93 : 107—181.
Barry T. H. 1956. The ontogenesis of the soundconducting apparatus of *Bufo angusticeps* Smith. Morph. Jb., 97, 4 : 478—541.
Beer G. R. de. 1931. On the nature of the trabecula cranii. Quart. J. Mikroscop. Sci., 74 : 701—731.
Beer G. R. de. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford.
Beer G. R. de. 1947. The differentiation of neural crest cells into visceral cartilages and odontoblasts in *Amblystoma*, and a re-examination of the germlayer theory. Proc. Zool. Soc., London, 134, 876 : 377—398.
Bertmar G. 1959. On the ontogeny of the chondral skull in *Characidae* with a discussion of the chondrocranial base and the visceral chondrocranium in fishes. Acta Zool., XV : 204—364.
Bertmar G. 1966. The development of skeleton, blood-vessels and nerves in the Dipnoan snout, with a discussion on the homology of the Dipnoan posterior nostrils. Acta Zool., XLVII : 82—150.
Burr N. S. 1916. The effects of the removal of the nasal pits in *Amblystoma* embryos. Exp. Zool., 20 : 27—57.
Chung I. 1931. Morphologische studien über die Nasenregion der Urodelen. IV, über das knorpeliege Nasenskelett der japonischen Urodelen. Keijo J. Med., 2 : 368—381.
Dunn E. R. 1923. The Salamanders of the family *Hynobiidae*. Proc. Amer. Acad. Arts. Sci., 58 : 445—523.
Eaton T. H. 1933. The occurence of streptostyly in the *Ambystomidae*. Univer. of California public. in Zool., XXXVII : 522—526.
Eaton T. H. 1936. The myology of the Salamanders with particular reference to *Dicamptodon ensatus* (Eschscholtz). I. Muscles of the head. J. Morphol., Philadelphia, 60 : 31—72.
Eaton T. H. and P. L. Stewart. 1960. A new order of fishlike amphibia from the Pennsylvanian of Kansas. Univ. Kansas Publ. Museum Nat. Hist., 12, 4 : 217—240.
Edgeworth F. H. 1923. On the quadrate in *Cryptobranchus*, *Menopoma* and *Hynobius*. J. Anat., 57 : 238—244.
Edgeworth F. H. 1925. On the autostylism of *Dipnoi* and *Amphibia*. J. Anat., 59 : 225—264.
Edgeworth F. H. 1935. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge : 293—300.
Eeden J. A. van. 1951. The development of the chondrocranium of *Ascaphus truei* Steiniger with special reference to the relations of the palatoquadrate to the neurocranium. Acta Zool., XXXII, 1—2 : 41—176.
Eyal-Giladi, Hefzibah and Nira Zinberg. 1964. The development of the chondrocranium of *Pleurodeles Waltlii*. J. Morphol., 114, 3 : 527—548.
Fahrenholz C. 1937. Drüsen der Mundhöhle. In: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch. Berlin, 3 : 115—210 (Amphibia; 133—140).
Fox H. 1954. Development of the scull and associated structures in amphibia with special reference to the urodeles. Trans. Zool. Soc., London, 28 : 241—304.
Fox H. 1957. The occipital crest and anterior spinal nerves in the larval urodele *Hynobius nebulosus*. Proc. Zool. Soc., London, 138, 3 : 365—368.
Fox H. 1959. A study of the development of the head and pharynx of the larval urodele *Hynobius* and its bearing on the evolution of the vertebrate head. Philos. Trans. Roy. Soc., London, 690, 242 : 154—205.
Fox H. 1961. The occipital crest and anterior spinal nerves in larval urodele *Salamandra maculosa*. Brit. J. Herpetol., 2, 12 : 211—213.
Fox H. 1965. Early development of the head and pharynx of *Neoceratodus* with a consideration of its phylogeny. J. Zool., 146 : 470—552.
Francis E. 1934. The Anatomy of the *Salamander*. Oxford : 305—343.
Fürbringer M. 1897. Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichen Morphologie. Festschr. Gegenbaur, Leipzig, 3 : 351—788.
Gaupp E. 1906. Die Entwicklung des Kopfskelettes. Handb. vergl. und experim. Entwicklungslehre d. Wierbeltiere. O. Hertwig. Jena, 3, 2 : 573—743.
Goette Al. 1875. Die Entwicklungsgeschichte der *Unke* (*Bombinator igneus*). Leipzig. (Nasenknorpel : 635—662).

Goodrich E. S. 1911. On the segmentation of the occipital region of the head in the Batrachia, *Urodela*. Proc. Zool. Soc., London, 1 : 101—120.
Goodrich E. S. 1930. Studies on the structure and development of vertebrates. London. (Chondrocranium : 230—283).
Higgins G. W. 1920. The nasal organs in Amphibia. Illinois, Biol. Monogr., 6, 1 : 7—90.
Holmgren N. 1940. Studies on the head of fishes. Part 1. Development of the skull in sharks and rays. Acta Zool., 21 : 51.
Holmgren N. 1943. Studies on the head of fishes. Part IV. General morphology of the head in fish. Acta Zool., 24 : 1—188.
Holmgren N. und E. Stensiö. 1936. Kranium und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische. In: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch. Berlin, 4 : 344—348.
Hörstadius S. 1950. The neural crest. Oxford (Contribution from the neural crest to the cranium : 34—70).
Hörstadius S., S. Sellman. 1946. Experimentalle Untersuchungen über die Determination des knorpeliegen Kopfskelettes bei Urodelen. Nova Acta Reg. Soc. Sci., Uppsala, 4, 13 : 1—170.
Huxley T. H. 1874. On the structure of the skull and of the head of *Menobranchus lateralis*. Proc. Zool. Soc., London : 186—204.
Jarvik E. 1942. On the structure of the snout Crossopterygians and lower Gnathostomes in general. Uppsala Zool. Bidrag, 21 : 235—675.
Jarvik E. 1954. On the visceral skeleton in *Eustenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 5 : 1—104.
Jarvik E. 1965. Raspelzunge der Cyclostomen und die pentadactyle Extremität der Tetrapoden als Beweise für monophyletische Herkunft. Zool. Anz., 175, 2-3 : 101—143.
Jarvik E. 1966. Remarks on the structure of the snout in Megalichthys and certain other rhipidistid crossopterygians. Arkiv för Zool., Kungl. Svenska Vetenskapsakad., 19, 2 : 41—98.
Luther A. 1914. Uber die vom N. trigeminus versorgte Musculatur der Amphibien. Acta Soc. Sci. fenn., 44 : 1—151.
Matthews J. P. 1950. The cranial musculature of the asiatic Urodele *Onychodactylus japonicus* (Houttuijn). Univ. Stellenbosch, Ann., 26, A : 23—41.
Millot J. et J. Anthony. 1958. Anatomic de *Latimeria chalumnae*. T. I. Squelett, Muscele et Formations de soutien. Centre Nat. rech. scient : 119.
Millot J. et J. Anthony. 1965. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. T. II. Système nerveux et organs des sens. Centre Nat. rech. scient : 127.
Nishi S. 1938. Muskeln des Kopfes: Parietale Muskulatur. In: Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere, L. Bolk., E. Göppert., E. Kallius, W. Lubosch., Berlin, 5 : 447—463.
Oeder R. 1906. Die Entstehung der Munddrüsen und der Zahnleiste der Anuren. Jen. Zeitschr. f. Naturw., 41, 4 : 505—548.
Okajima K. 1908. Die Osteologie des *Onychodactylus japonicus*. Z. wiss. Zool., 91, 3 : 351—381.
Okajima K. 1911a. Die Entwicklung des Gehororgans von *Hynobius*. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., 45 : 1—80.
Okajima K. 1911b. Uber das Vorcommen von zwei Foramina perilymphatica beim Urodelenohr. Anat. Anz., 38 : 25—28.
Okutomi K. 1936. Die Entwicklung des Kopfskelettes beim japanischen Krallensalamander. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 61, 1 : 1—44.
Panchen A. L. 1967. The nostrils of choanate fishes and early tetrapods. Biol. Rev., 42 : 374—420.
Parker W. K. 1882. On the structure and development of the skull in *Urodeles*. Trans. Zool. Soc., London, 11 : 171—214.
Paterson N. F. 1939. The head of *Xenopus laevis*. Quart. J. Micr. Sci., 81, 2 : 161—234.
Platt J. 1897. The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morphol. Jahrb., 25, 3 : 377—464.
Pusey H. K. 1938. Structural changes in the Anuren mandibular arch during metamorphosis, with reference to *Rana temporaria*. Quart. J. Micr. Sci., 80, 4 : 479—552.
Romer A. S. 1937. The braincase of the Carboniferous Crossopterygian *Megalichtys. nitidus*. Buil. Mus. Comp. Zool. Harvard. Coll., 82, 1 : 1—73.
Ryke P. A. J. 1950. Contributions to the cranial morphology of the asiatic Urodele *Onychodactylus japonicus* (Houttujn). Ann. Univ. Stellenbosch, 262 : 3—21.
Schaffer J. 1930. Die Stuzzgewebe. Möllendorf's Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen. Berlin, II, 2. (Цит. по: Bertmar, 1959).

Stadtmüller F. 1924. Studien am Urodelen Schädel. I. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Salamandra maculosa. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch., 75 : 149—225.
Stadtmüller F. 1936. Kranium und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. In: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch. Berlin, 4 : 501—592.
Starck D. 1963. Die Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere. Zool. Anz., 170, 11—12 : 393—425.
Stöhr P. 1879. Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Z. wiss. Zool., 33 : 477.
Szarski H. 1962. The origin of the amphibia. Quart. Rev. Biol., 37 : 189—241.
Thomson K. S. 1964. The comparative anatomy of the snout in Rhipidistian fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Univ., 131, 10 : 313—357.
Versluys J. 1904. Entwicklung der Columella auris bei den Lacertillen. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 19 : 107—188.
Watson D. M. S. 1926. The evolution and origin of the Amphibia. Phil. Trans. Roy. Soc., London, 214 : 189—257.
Watson D. M. S. 1940. The origin of frogs. Trans. Roy. Soc., Edinburg, 60 : 195.
Westhuizen C. M. v. d. 1961. The development of the chondrocranium of *Heleophryne Purcelli* Sclater with special reference to the palatoquadrate and the soundconditing apparatus. Acta Zool., 42, 1 : 1—72.
Wiedersheim R. 1877. Das Kopfskelett der *Urodele*. Morph. Jahrb., 3 : 352—448, 459—548.
Wijhe J. W., van. 1882. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. köninkl. Akad. Vetensc., Deel., 22. Amsterdam.
Wijhe J. W., van. 1922. Frühe Entwicklungsstadien des Kopfskeletts von *Acanthias vulgaris*. Bijdr. Dierk., 22 : 271—198.

ДОПОЛНЕНИЕ

Когда настоящая статья была уже в печати я получила работу: Bjerring H. C. 1967. «Does a homology exist between the basicranial muscle and the polar cartilage?», Problémes Actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés), № 163, Paris.

В этой работе дана таблица сегментации головы *Squalus acanthias*. В таблице показано развитие медиальной стенки ушной капсулы из дорсальных частей склеротомов III, IV и V сегментов головы, а парахордалий из вентральных частей соответствующих склеротомов. Бьерринг считает, и показывает в таблице, что полярные хрящи образуются из материала задней части миотома второго головного сомита (только передняя его часть идет, по мнению Бьерринга, на образование верхней косой мышцы глаза).

На основании предположения о происхождении полярных хрящей из миотома II сомита головы и взаимоотношения полярных хрящей с нервами, сосудами и элементами черепа у акул, с одной стороны, и положения подчерепной мышцы у кистеперых рыб, с другой стороны, Бьерринг высказывает гипотезу о гомологичности полярных хрящей у акул с подчерепной мышцей у кистеперых рыб.

Мне представляются не убедительными, как предположение о происхождении хряща из миотома, основанное на исследовании серии микроскопических препаратов нормального развития *Squalus acanthias*, так и гомологизация полярных хрящей с подчерепной мышцей. Для окончательного установления источника исходного материала необходимы экспериментальные исследования, без которых нельзя доказать единство происхождения подчерепной мышцы и полярного хряща, и, следовательно их гомологию.

Кроме того, на основании прохождения art. carotis interna в базисфеноиде кистеперых рыб и положения на нем базиптеригоидного отростка есть все основания полагать, что полярные хрящи вошли в состав основания черепа кистеперых рыб, т. е. что в черепе кистеперых рыб есть такой участок, который гомологичен полярным хрящам в черепе акул.

Н. С. Лебедкина

РАЗВИТИЕ КОСТЕЙ КРЫШИ ЧЕРЕПА ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

N. S. Lebedkina

THE DEVELOPMENT OF THE SKULL ROOF'S BONES IN URODELA

ВВЕДЕНИЕ

Одним из основных эволюционных преобразований черепа при переходе от рыб к наземным позвоночным является резкое сокращение и стабилизация количества покровных костей в переднем отделе крыши черепа. У кистеперых рыб, в частности у тех верхнедевонских *Osteolepiformes*, которых считают стоящими наиболее близко к наземным позвоночным (Шмальгаузен, 1957, 1964; Воробьева, 1962), наблюдалось большое разнообразие в количестве и в форме костей этой части крыши черепа. Между предчелюстными и лобными костями располагались серии носовых костей, следующих одна за другой. Число их сильно варьировало и доходило до семи с каждой стороны. Носовые кости являлись каналовыми костями, и надглазничный канал боковой линии проходил вдоль центральной части каждой кости. Следуя за изгибом надглазничного канала, и носовые кости располагались, образуя более или менее выраженную дугу (рис. 1, *А*, Na_{2-7}). Участок крыши черепа между сериями носовых костей был занят постростральными костями (рис. 1, *А*, *Ptr*), форма и количество которых также сильно варьировали, — даже у отдельных экземпляров одного вида число костей могло быть различным (Jarvik, 1944, 1948). Кнаружи от ряда носовых костей располагались тектальные и ростральные кости. Верхний край предчелюстных костей обычно срастался у *Osteolepiformes* с передними элементами носовой и ростральной серий, и предчелюстная кость являлась костью сложной — naso-rostro-praemaxillare (Jarvik, 1942, 1948). Лобные кости, так же как и носовые кости, являлись каналовыми костями надглазничного канала, который проходил по их длине, пересекая центр радиации кости (рис. 1, *А*). У древнейших кистеперых рыб (*Osteolepis*, *Porolepis*) все эти кости могли срастаться между собой, образуя сплошной этмоидный щит, но у большинства более поздних кистеперых покровные кости имели расположение, описанное выше. Различия в количестве костей передней части фронто-этмоидного щита наблюдаются не только в различных отрядах и семействах, но и у разных видов одного рода (Воробьева, 1962) и даже у разных представителей одного вида (Jarvik, 1944).

У наземных позвоночных число костей крыши черепа в ее переднем отделе резко сократилось. Уже у древнейших форм — ихтиостегид — между предчелюстными и лобными костями имелась только одна пара носовых костей (рис. 1, *Б*). Что касается остальных окостенений, имевшихся у кистеперых рыб, то у ихтиостегид и иногда у стегоцефалов встречались одиночные (1—2) постростральные элементы (рис. 1, *Б*, *In*).

Факт резкого сокращения числа костей крыши черепа, наступившего у наземных позвоночных, привлекал внимание исследователей. Грегори (Gregory, 1935), говоря об общей тенденции к сокращению количества костей в черепе позвоночных животных в направлении от низших форм к высшим, упоминает и об одной из ступеней, на которой произошло очередное сокращение, — переход от рыб к наземным позвоночным. Парсонс и Вильямс (Parsons, Williams, 1963) также пишут об этом «феномене утраты», как они его называют, характерном для наземных позвоночных в сравнении с кистеперыми рыбами. Грегори, Вильямс и Парсонс имеют при этом в виду уменьшение коли-

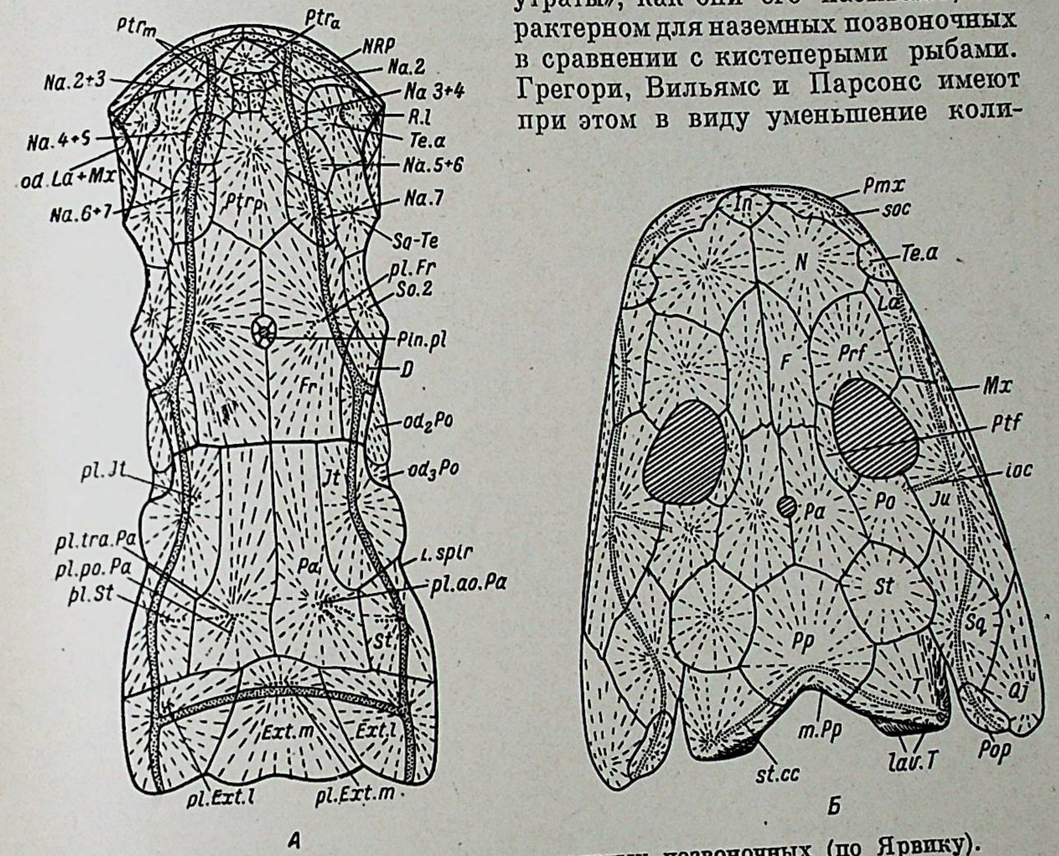


Рис. 1. Кости крыши черепа примитивных позвоночных (по Ярвику).
А — Eusthenodon; Б — Ichtyostega.

чества костей во всем черепе, не отмечая специально передний отдел его крыши.

Каковы же причины такой резкой стабилизации количества костей в переднем отделе крыши черепа, происшедшей у древнейших *Tetrapoda* и стойко удерживающейся во всех классах наземных позвоночных? Для того чтобы подойти к разрешению этого вопроса, мы предприняли исследование развития черепа хвостатых амфибий — примитивной группы современных наземных позвоночных — в сравнении с развитием черепа рыб. При подборе рыб в качестве сравнительного материала, который мог бы помочь разобраться в ходе развития у них интересующего нас отдела черепа, мы исключили *Dipnoi*, у которых редуцированы челюстные кости и весьма своеобразно изменены кости крыши черепа, и остановились на представителях *Holostei* и *Brachiopterygii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Развитие черепа изучалось на 87 личинках *Ranodon sibiricus* (сем. *Hynobiidae*), 103 личинках *Ambystoma tigrinum* (сем. *Ambystomidae*), 112 личинках *Pleurodeles waltlii* и 94 личинках *Triturus cristatus karelini* (сем. *Salamandridae*). Материалы по

Urodela исследовался от стадии, предшествующей вылуплению, и до конца метаморфоза. Материалом служили серии микроскопических препаратов, а также тотальные препараты черепов животных, кости у которых были при жизни окрашены ализарином красным «С»; для исследования динамики роста костей использовался метод повторных инъекций ализарина (Лебедкина, 1964а). Серии микроскопических препаратов по развитию *Holostei* были любезно предоставлены нам проф. С. В. Емельяновым. Исследовалось строение черепа личинок *Amia calva* длиной 8, 9, 10, 11, 12, 12.5, 13, 16, 22 и 26 мм, личинок *Lepidosteus osseus* длиной 14, 20 и 24 мм, а также личинки *Polypterus* sp. длиной 45 мм. Кроме того использовался материал по развитию щуки (*Esox lucius*): личинки длиной 9, 10, 10.5, 12, 14, 16 мм. По сериям микроскопических препаратов изготовлялись графические и пластические реконструкции.

В тексте и на рисунках приняты следующие условные обозначения:

caud	— ушная капсула	*npr*	— naso-postrostrale
cet	— columna ethmoidalis	$NRP_{1,\ 2,\ 3}$	— naso-rostro-praemaxillare
cet^1, cet^2	— части columnae ethmoidales	*oc*	— глаз
cf	— коллагеновые волокна	*p*, *Pa*	— parietale
col	— обонятельная капсула	*pa*	— processus ascendens palatoquadrati
crt	— crista trabeculae		
cso	— cartilago supraorbitalis	*pant*	— processus antorbitalis
csp	— comissura sphenoseptalis	*pasp*	— processus ascendens oss. praemaxillare
ctr	— cornu trabeculae		
dm	— оболочка мозга	pf^1, pf^2	— praefrontalia
dpmx	— зуб предчелюстной кости	Ptr_a, Pt_r	
exoc	— exoccipitale	Ptr_m, Ptr_p	— postrostralia
f, *Fr*	— frontale	*plint*	— planum internasale
fna	— fenestra narina	*pmx*	— praemaxillare
fo	— for. opticum	*ppn*	— proc. praenasalis inferior
In	— postrostrale anterior	*pro*	— prooticum
lso	— надглазничная сенсорная линия	*rophs*	— ramus ophtalmicus superficialis
ma	— передний мозг	*sn*	— septum nasi
mld	— m. longissimus dorsi	*so*	— обонятельный мешок
mm	— средний мозг	*sq*	— squamosum
mt	— m. temporalis	*tna*	— tectum nasale
mxl	— maxillare	*tr*	— трабекула
N	— nasale	*ts*	— tectum synoticum
n I	— обонятельный нерв	*v*	— сошник
Na_{2-7}	— nasalia	*w. pren*	— divisio praenasalis communis
ne	— невромаст надглазничной сенсорной линии		

РАЗВИТИЕ КОСТЕЙ КРЫШИ ЧЕРЕПА РЫБ

Строение черепа кистеперых рыб в настоящее время известно довольно полно, благодаря работам палеонтологов (Romer, 1937; Säve-Söderbergh, 1935; Jarvik, 1942, 1944, 1948, 1966; Воробьева, 1962, и др.) и исследованиям латимерии (Millot et Anthony, 1958). В особенности хорошо изучен из ископаемых форм череп *Eusthenopteron* (*Osteolepiformes*). Именно *Eusthenopteron* представляет для нас особый интерес, поскольку он считается весьма близко стоящим к наземным позвоночным (Шмальгаузен, 1964).

Как известно, череп кистеперых рыб состоит из двух блоков — переднего (этмосфеноидного) и заднего (отикоокципитального). Описанные нами во введении покровные кости этмоидного щита располагались на дорсальной поверхности массивного переднего блока эндокрания, окостеневавшего более или менее полно. Покровные кости срастались с эндокранием или были отделены от него узким пространством, которое было заполнено соединительной тканью, укреплявшей их на эндокрании (Jarvik, 1944, 1948).

Предчелюстная кость *Eusthenopteron* состояла из зубной, лицевой и нёбной частей (рис. 2, NRP_{1-3}). Как видно на рисунке, предчелюстная кость плотно прилегала к эндокранию и ее лицевая часть находила опору на массивной передней стенке этмоидного отдела, образованной замещающим окостенением — divisio praenasalis communis (рис. 2, *w. pren*).

Выше указывалось, что у кистеперых рыб имелась тенденция к слиянию верхнего края предчелюстной кости с вышележащими каналовыми костями — носовой и медиальной ростральной. Вестолл (Westoll, 1944), Пирсон (Pehrson, 1947) и Даге (Daget, 1950) указывают на то, что слияние предчелюстной кости с каналовыми костями встречается, кроме кистеперых рыб, среди ископаемых форм у палеонисцид, а среди современных — у *Polypterus*. Отсутствие этого слияния, «автономную» предчелюстную кость высших *Actinopterygii*, например современных костных ганоидов, Даге считает вторичным явлением. По мнению Ярвика (Jarvik, 1942), предчелюстная кость амфибий гомологична сложной предчелюстной кости кистеперых рыб, и поэтому вопрос о том, какие условия могли способствовать слиянию каналовых костей с praemaxillare кистеперых рыб, представляет для нас особый интерес. Мы попытаемся подойти к его разрешению, исследовав развитие предчелюстной кости у костных ганоидов и у *Polypterus*.

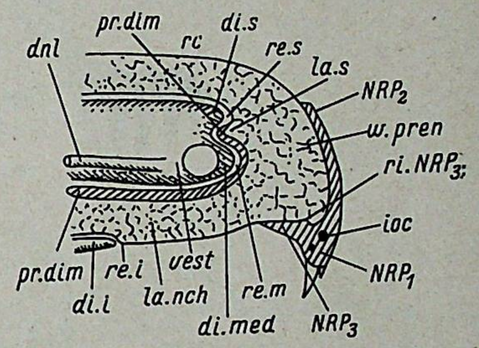


Рис. 2. Сагиттальный разрез передней части черепа *Eusthenopteron foordi* (по Ярвику).

У костных ганоидов обонятельная капсула сильно редуцирована, она представляет собою углубление этмоидного отдела черепа и лишена крыши и передней стенки. Мы исследовали личинок *Amia calva* длиной 8—9 мм (кишечник полностью забит желтком), 10 мм (желток резорбируется), 11 и 12 мм (личинки перешли к активному питанию), 13, 16 и 22 мм.

У личинок 9 мм длиной передние концы трабекул хрящевые, под ними располагаются сформированные зубы предчелюстных костей. У личинок 9—10 мм длины трабекулы начинают соединяться поперечной хрящевой перемычкой, объединяющей их в этмоидную пластинку. Только после того, как передние концы трабекул укрепились этой поперечной перемычкой в монолитное целое, появляются закладки предчелюстных костей, которые находят опору на трабекулах, соединяясь с ними коллагеновыми волокнами. Предчелюстные кости были обнаружены у личинки длиной 10 мм. Пирсон обнаружил у *Amia* первую закладку предчелюстной кости несколько позже — у личинок 10.4 мм (Pehrson, 1940). У личинок длиной 11 мм предчелюстная кость не только прилегает к передним концам трабекул, но и образует плоский вырост, нарастающий на дорсальную сторону этмоидной пластинки, чем значительно повышается площадь укрепления кости на хрящевом черепе. Этот вырост проходит по дну обонятельной капсулы и располагается под обонятельным мешком (рис. 3, *pmx*, *so*). На этой же стадии у личинок длиной 11 мм, к предчелюстной кости приросли зубы. У личинки длиной 12 мм вырост предчелюстной кости по дну обонятельной капсулы стал значительно больше; личинки переходят к активному питанию, в кишечнике у них находится пища. У личинок более поздних стадий, длиной 13 и 16 мм, дорсальный вырост предчелюстной кости стал шире и длиннее, а у личинки длиной 22 мм он захватил значительную площадь дна обонятельной капсулы и заходит длинным тонким выступом на боковую стенку межносовой перегородки. Эта картина постепенного расширения выступа предчелюстной кости хорошо видна на пластических реконструкциях. Параллельно с увеличением площади укрепления предчелюстной кости на хряще черепа увеличивается и количество зубов, приросших к кости.

У *Lepidosteus* при сравнении личинок длиной 14, 20 и 24 мм наблюдается такое же разрастание дорсального отростка предчелюстной кости по дну обонятельной капсулы и по стенке межносовой перегородки, как и у *Amia*.

Следовательно, дорсальный отросток предчелюстной кости у личинок костных ганоидов развивается, как вырост самой кости, а не образован каналовыми костями, как у кистеперых рыб. Эти каналовые кости (nasale, rostrale mediale) развиваются так же и у личинок костных ганоидов. Nasale связана с надглазничным, а rostrale mediale — с подглазничным каналом боковой линии. Обе кости представляют собою тонкие, хрупкие трубчатые образования, расположенные непосредственно на обонятельном мешке, на его верхней (nasale) и передней (rostrale mediale) стенках. Лишенные опоры на хряще вследствие отсутствия верхней и передней стенок обонятельной капсулы, эти кости не могли бы давать опору для предчелюстной кости. Эту опору предчелюстная кость находит на дорсальной стороне этмоидной пластинки.

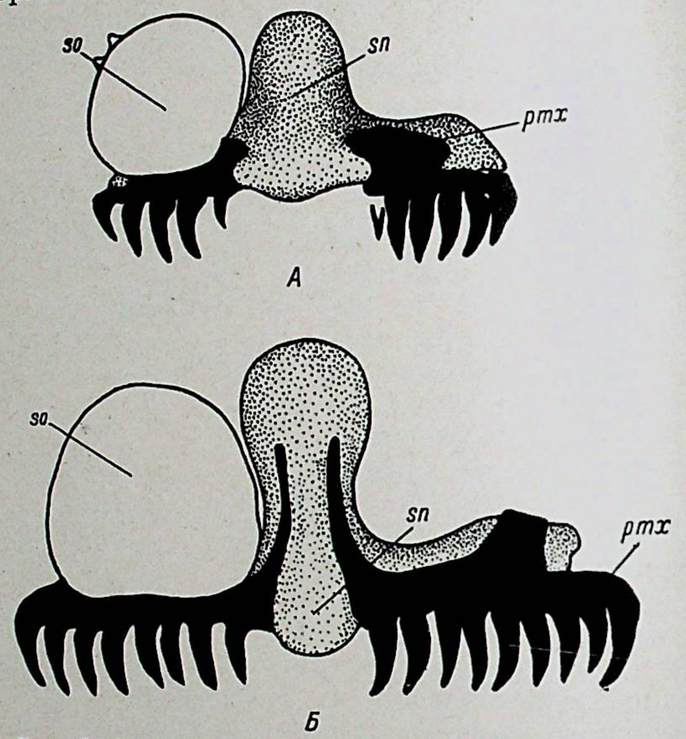


Рис. 3. Положение предчелюстной кости относительно хрящевого черепа и обонятельного мешка у личинок *Amia calva*. Реконструкции по поперечным срезам.
А — длина личинки 12 мм; *Б* — длина личинки 22 мм.

У *Polypterus* имеется полно развитая обонятельная капсула, в которой, в отличие от обонятельной капсулы *Holostei*, имеется крыша, боковая и передняя стенки. Де Бер (de Beer, 1937) считает такой тип строения обонятельной капсулы более примитивным, чем редуцированная обонятельная капсула высших *Actinopterygii*. Ярвик (Jarvik, 1942) сближает строение обонятельной капсулы у *Polypterus* и у кистеперых рыб (*Coelacanthidae*), особенно отмечая сходство между ними в развитии передней стенки капсулы (divisio praenasalis).

К сожалению, ранние стадии развития костного черепа *Polypterus* не известны, а у личинки длиной 24 мм, описанной Пирсоном в 1947 г., кости черепа уже сформированы. На этой стадии предчелюстная кость хорошо развита и к ней примыкают каналовые кости подглазничного

сенсорного канала — rostrale laterale и antorbitalia (по терминологии Ярвика — rostrale и tectalia). У личинки длиной 27 мм эти кости срастаются с предчелюстной костью (Pehrson, 1947).

У имевшейся в нашем распоряжении личинки длиной 45 мм предчелюстные кости уже сильно развиты, и к ним приросло шесть зубов на каждой стороне. Предчелюстные кости укреплены на этмоидном отделе черепа и, как и у личинок костных ганоидов, тесно прилегают к хрящу. Но в отличие от того, что имеется у *Holostei*, предчелюстные кости у *Polypterus* разрастаются не по верхней, а по нижней поверхности передних концов трабекул, сросшихся в массивную этмоидную пластинку (рис. 4, *pmx*). Этот вырост предчелюстной кости (нёбный отросток) идет далеко назад, захватывая всю переднюю часть этмоидной пластинки. Над дорсальным краем предчелюстной кости проходит тонкая кость, образующая трубку, в которой заключается часть предглазничного канала. Эта кость начинается на передней поверхности обонятельной капсулы, укрепляясь на ее хряще, и расположена по нижнему краю наружного носового отверстия капсулы. Ярвик считает ее гомологом rostrale кистеперых рыб. Она находит опору на хряще основания передней стенки обонятельной капсулы и у личинок длиной 45 мм срастается в нескольких местах с дорсальным краем предчелюстной кости. На боковой поверхности обонятельной капсулы и по нижнему краю наружного носового отверстия лежит другая каналовая кость. Она подходит к предчелюстной кости и, так же как описанная выше кость, укреплена на хряще капсулы. Ярвик считает ее гомологом tectale кистеперых рыб. У взрослого *Polypterus* эти каналовые кости слиты с предчелюстной костью, которую в связи с этим следует называть, по мнению Ярвика, tecto-rostro-praemaxillare. На описываемой нами личиночной стадии основной опорой предчелюстной кости является ее нёбный отросток, непосредственно укрепленный на вентральной стороне этмоидной пластинки. Но и каналовые кости начинают участвовать в укреплении предчелюстной кости на черепе. В связи с полным развитием обонятельной капсулы они получают опору на хряще. Если у личинок костных ганоидов эти кости, не имея опоры на черепе, являлись лишь носителями канала боковой линии, то у личинки *Polypterus* они начинают срастаться с предчелюстной костью, образуя ее отростки, за счет которых на более поздних стадиях увеличивается площадь опоры предчелюстной кости на черепе. У взрослой рыбы верхняя часть предчелюстной кости, образованная этими слившимися костями, создает сильное укрепление на черепе.

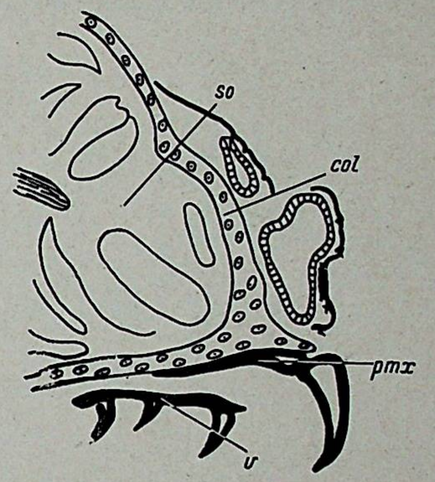


Рис. 4. Сагиттальный срез головы личинки *Polypterus* sp. длиной 45 мм в области расположения предчелюстной кости.

Таким образом, на примере развития личинок *Holostei* и *Brachiopterygii* мы приходим к заключению, что для личинок этих рыб характерна тенденция к развитию укрепления предчелюстной кости на хрящевом черепе, различно осуществляющаяся при разных типах строения у них этмоидного отдела черепа. Укрепление предчелюстной кости достигается в первую очередь разрастанием самой кости по поверхности этмоидной пластинки — по ее дорсальной (*Holostei*) или вентральной (*Polypterus*) стороне. В тех же случаях, когда каналовые кости имеют опору на хряще

обонятельного отдела черепа (*Polypterus*), они могут срастаться с предчелюстной костью, образуя ее отростки, увеличивающие площадь укрепления кости на этмоидном отделе черепа.

Обращает на себя внимание тот факт, что процессы развития предчелюстных костей и частей хрящевого черепа, дающих им опору, протекают в определенной взаимной последовательности. Зубы предчелюстной кости развиваются после того, как охрящевели передние концы трабекул, а сама кость появляется лишь после того, как окончилось формирование этмоидного отдела черепа и трабекулы укреплены поперечной связью в этмоидную пластинку.

У кистеперых рыб, в частности у *Osteolepiformes*, обонятельная капсула была полной, с развитой крышей, боковой и передней стенками. Нёбный отросток предчелюстной кости был развит далеко не в такой степени, как у *Polypterus*, и кость в основном укреплялась на передней стенке этмоидного отдела (рис. 2). На основании того, что нам известно о развитии предчелюстных костей у современных рыб, можно полагать, что у личинок *Eusthenopteron* разрастание предчелюстной кости вверх по передней стенке этмоидного отдела (divisio praenasalis communis) (рис. 2) являлось основным путем увеличения опоры и укрепления ее на черепе. Срастание предчелюстной кости с вышерасположенными каналовыми костями (nasale, rostrale mediale) также увеличивало площадь укрепления предчелюстной кости, поскольку они сами укреплялись на эндокраниуме. Можно предполагать, что формирование хряща в области divisio praenasalis communis завершалось к моменту появления покровных костей, находящих на нем опору.

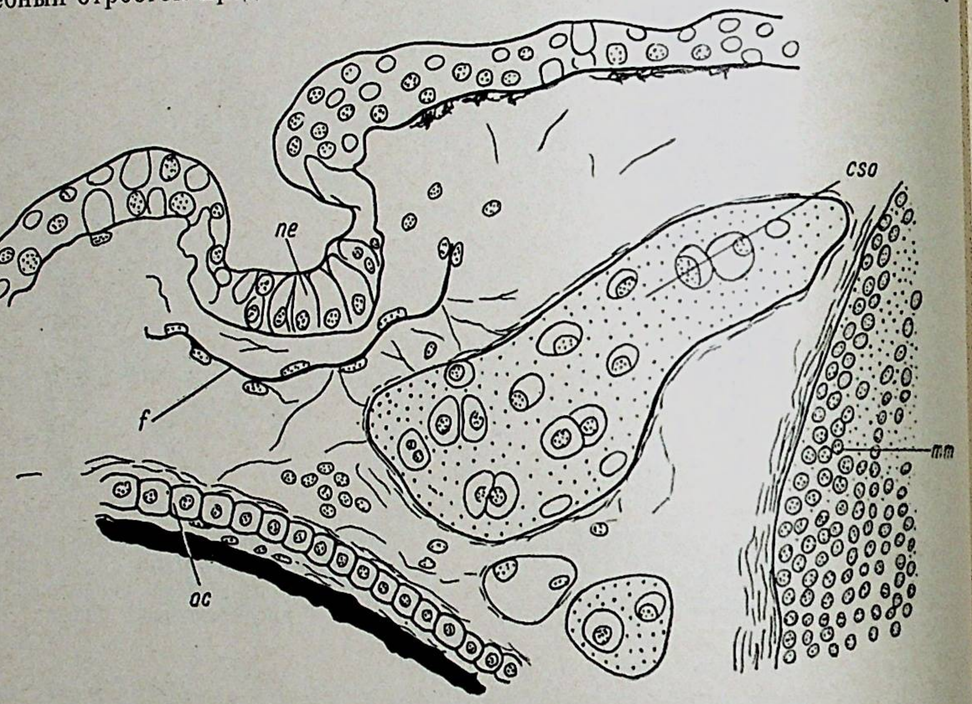


Рис. 5. Поперечный срез головы личинки *Amia calva* длиной 12 мм в области закладки лобной кости.

На примере развития черепа рыб попытаемся выяснить вопрос о развитии других костей крыши черепа — лобных и теменных, т. е. тех костей, которые сохраняются и в черепе *Tetrapoda*.

Лобные кости рыб являются типичными каналовыми костями и связаны с надглазничными каналами боковой линии. В классических работах Пирсона (Pehrson, 1922, 1940) было показано, что у *Amia* лобная кость

развивается из ряда парных закладок, появляющихся под отдельными невромастами надглазничной линии, и затем сливающихся воедино. Методами экспериментальной эмбриологии было показано, что связь между невромастами и развивающейся костью — индуктивной природы. В частности, это было выяснено при изучении развития лобной кости у *Salmo* и *Leuciscus* (Devillers, 1948, 1954). Тип развития лобной кости у *Amia* является весьма примитивным, а у костистых рыб различают часть лобной кости, непосредственно включающую надглазничный канал (dermo — компонент) и пластинчатое расширение кости, лежащее под ней и связанное с ней (membrano — компонент) по Девилье (Devillers, 1954). Соотношение в положении развивающейся лобной кости и невромастов надглазничного канала видно на рис. 5—8 (*f*, *ne*).

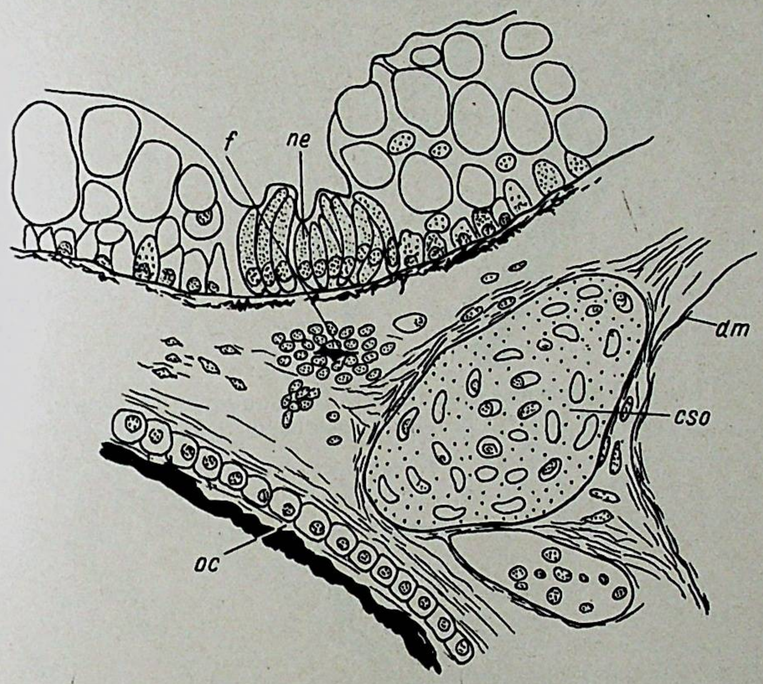


Рис. 6. Поперечный срез головы личинки *Lepidosteus osseus* длиной 20 мм в области закладки лобной кости.

Первичный рост закладки лобной кости у рыб происходит вдоль хода надглазничного канала, направление которого определяет форму закладки кости.

Проявляется ли и в развитии лобных костей у рыб связь с хрящевым черепом, отмеченная выше для предчелюстной кости?

У личинок *Amia* длиной 12 мм лобная кость лежит на уже сформированном надглазничном хряще, соединенная с ним сплетением коллагеновых волокон (рис. 5, *f*, *cso*). У личинки *Lepidosteus* ранняя закладка лобной кости также лежит над сильно развитым надглазничным хрящом (рис. 6, *f*, *cso*). Еще более ранняя закладка лобной кости обнаружена у личинки щуки (рис. 7, *f*). И в этом случае обращает на себя внимание то, что надглазничный хрящ уже полностью сформирован. На несколько более поздней стадии у *Lepidosteus*, а также и у щуки (рис. 8) лобная кость крепко соединяется с надглазничным хрящом сплетением коллагеновых волокон. Следовательно, лобные кости, так же как и предчелюстные кости, уже на ранних стадиях своего развития соединяются у рыб с хрящом, находя на нем опору. И так же, как и предчелюстные кости, лобные кости появляются тогда, когда соответствующий участок осевого

черепа уже полностью сформирован. Это относится прежде всего к дифференцировке хряща, которая полностью заканчивается до момента закладки кости. К этому же времени заканчивается развитие структуры

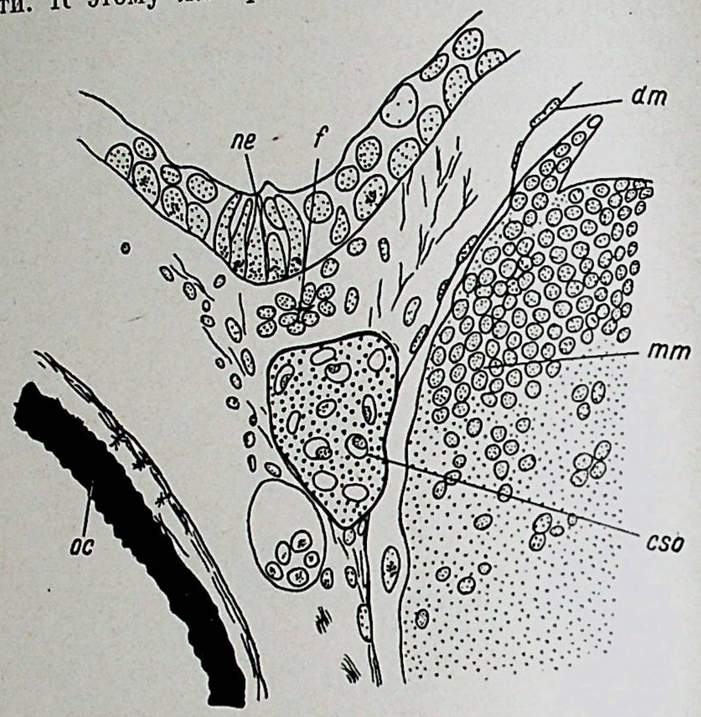


Рис. 7. Поперечный срез головы личинки щуки (*Esox lucius*) длиной 10.5 мм в области закладки лобной кости.

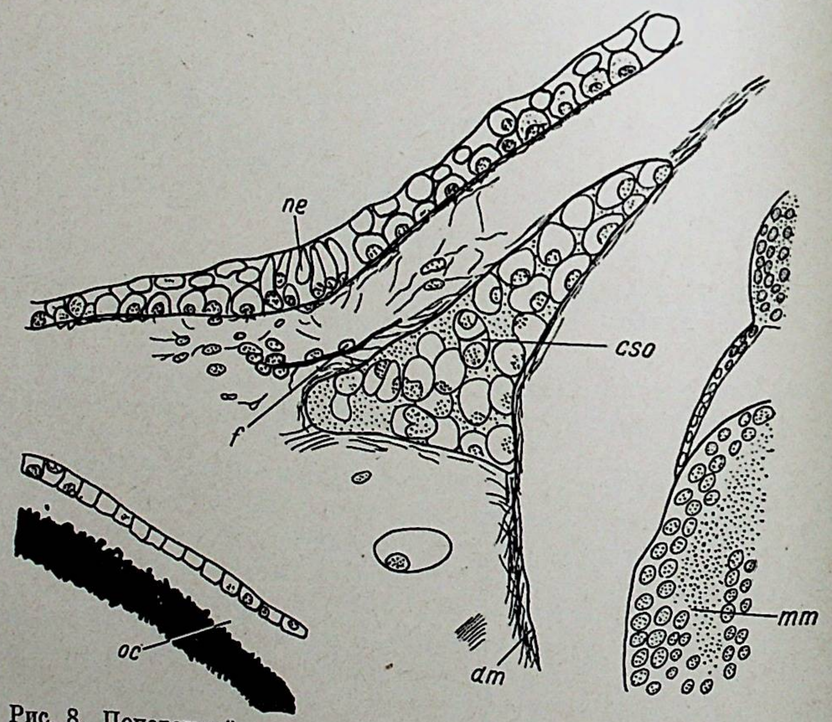


Рис. 8. Поперечный срез головы личинки щуки (*Esox lucius*) длиной 14 мм в области закладки лобной кости.

соответствующего отдела черепа. Так, лобная кость появляется у личинок костных ганоидов и щуки тогда, когда надглазничный хрящ сам укрепился (впереди — на этмоидном отделе черепа, а позади — на ушной капсуле) и образовал свод, могущий служить опорой лобной кости.

Следует заметить, что у кистеперых рыб, у которых череп разделен на два блока, такое развитие боковой стенки черепа в виде ускоренного образования свода надглазничного хряща, укрепленного позади на ушной капсуле, не могло осуществляться. Некоторым указанием на то, как шло развитие боковой стенки переднего отдела черепа у личинок кистеперых рыб, могут служить данные Е. Д. Регель (1964) по развитию боковой стенки черепа у низших хвостатых амфибий: поток мезенхимных клеток боковой стенки черепа идет сверху вниз, к трабекуле (Регель, 1964, рис. 2). Следовательно, если у кистеперых рыб, как и у других рыб, лобная кость развивалась, когда хрящ, дающий ей опору, был полностью сформирован, то можно предположить, что у личинок кистеперых рыб лобные кости появлялись относительно поздно, только когда образовалась полная боковая стенка переднего отдела черепа.

Не только лобные, но и теменные кости рыб развиваются в тесной связи с хрящом черепа. У *Amia* теменные кости появляются относительно поздно, у личинок длиной 25 мм, и располагаются на хряще tectum synoticum (Pehrson, 1940). Сходным образом развиваются кости у щуки. У *Salmo* теменная кость появляется у личинок длиной 19 мм на ушной капсуле, с хрящом которой она тесно связана (Gaupp, 1906; de Beer, 1937).

РАЗВИТИЕ КОСТЕЙ КРЫШИ ЧЕРЕПА ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Сем. HYNOBIIDAE

Ranodon sibiricus

Развитие черепа *R. sibiricus* до сего времени было почти неизвестно, за исключением двух личинок, описанных Эджвортом (Edgeworth, 1925). Развитие основания черепа *R. sibiricus* было исследовано нами ранее (Лебедкина, 1964а), а в настоящем сборнике в работе Регель впервые дано описание развития всего хрящевого черепа *R. sibiricus*.

Первые зачатки зубов предчелюстной кости появляются у *R. sibiricus* еще до вылупления, когда основание черепа и его боковые стенки образованы сгущением скелетогенной мезенхимы (стадия 1, по Регель, 1968). Один или два очень ранних зачатка зубов располагаются в области переднего конца трабекулы. Перед вылуплением (стадия 2, по Регель, 1968), передний отдел трабекулы становится прохондральным. Количество зачатков зубов предчелюстной кости увеличивается, и в среднем, наиболее крупном зачатке появляется тонкий слой дентина.

На стадии вылупления передний отдел трабекул и основание боковой стенки черепа становятся хрящевыми, но ростральный конец переднего отдела трабекул остается прохондральным (стадия 1, по Лебедкиной, 1964а).[1] Парахордалии и передняя стенка ушной капсулы образованы прохондральной тканью. Количество зачатков зубов предчелюстной кости увеличилось до четырех-пяти. Два средних зачатка превратились в сформированные зубы.

На следующей после вылупления стадии (стадия 2) у личинок прорывается рот. Основание осевого черепа (трабекулы и передние парахордалии) образованы хрящом, средние и задние парахордалии и боковые стенки черепа — мезенхимные. От передних концов трабекул поднимаются вверх мезенхимные закладки columnae ethmoidales. Вдоль боковой поверхности оболочки мозга лежит продольный тяж мезенхимных клеток, который начинается впереди над областью середины обонятельного мешка и идет назад, располагаясь значительно выше верхнего края

[1] В дальнейшем стадии указаны по работе Лебедкиной (1964а).

мезенхимной закладки боковой стенки черепа. Количество зубов пред-
челюстной кости не изменилось.

На следующей стадии (стадия 3) начинается образование систем
укрепления передних концов трабекул: возникает мезенхимная заклад
межносовой пластинки (planum internasale) (рис. 9, *А*, *plint*). Боковы
стенки черепа образованы хрящом. В заднем отделе, в области pila a
totica, стенка черепа выше, по направлению к переднему краю трабекул
она полого опускается вниз. Но в области переднего конца стенки черепа
в верхней ее части, имеется мезенхимный выступ (рис. 10, *звездочка*

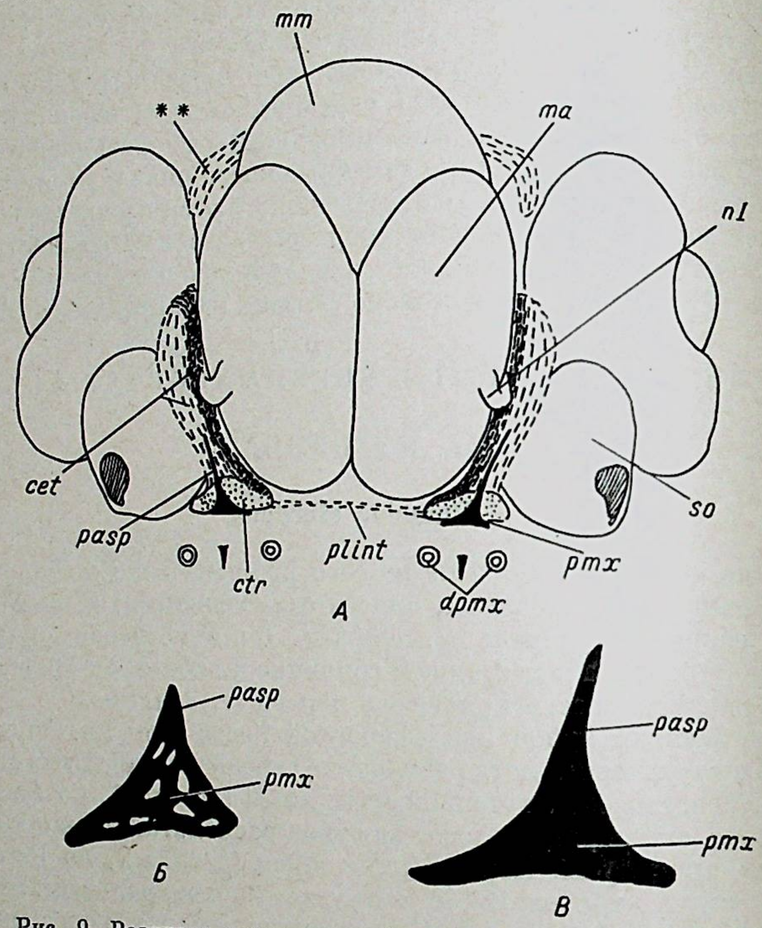


Рис. 9. Развитие предчелюстной кости у личинок *Ranodon sibiricus* (стадия 3).

А — графическая реконструкция передней части головы личинки длиной 17.5 мм по поперечным срезам; *Б* и *В* — предчелюстная кость личинок длиной 19 и 21 мм.

От переднего конца трабекулы вверх поднимается мезенхимная закладка columna ethmoidalis, в которой на этой стадии начинает появляться прохондральная ткань (рис. 10, cet^1, cet^2). Обычно дифференцировка идет сразу по всей длине columna ethmoidalis, но в двух случаях в них образовывался отдельный центр охрящевения, как это было отмечено Е. Д. Регель у *Hynobius keyserlingii* (1964) и у *R. sibiricus* (1968). Этот отдельный центр охрящевения (рис. 10, cet^2) располагается над местом отхождения от мозга обонятельного нерва, который огибает закладку columna ethmoidalis, проходя к обонятельному мешку (рис. 9, *n* I).

Впервые на этой стадии у личинок *R. sibiricus* возникает первая закладка предчелюстной кости. Предчелюстная кость появляется перед хрящевым передним концом трабекулы, но не заходит на его боковое расширение (cornu trabeculae), которое еще образовано прохондральной

тканью. На самых ранних закладках предчелюстной кости явственно видна их форма: кость образует треугольник, основанием обращенный вниз, а вершиной вверх (рис. 9, *Б*). К основанию впоследствии прирастают зубы, и эта часть закладки предчелюстной кости соответствует pars dentalis oss. praemaxillaris. Что же касается вершины закладки, то она является ранним зачатком направленного вверх восходящего отростка предчелюстной кости (proc. ascendens oss. praemaxillaris). По мнению Ярвика (Jarvik, 1944, 1948), в состав предчелюстной кости хвостатых амфибий включены rostrale и nasale (naso-rostro-praemaxillare). Однако нам не удалось обнаружить никаких следов сложной природы предчелюстной кости у личинок *R. sibiricus*. Даже на самых ранних стадиях обызвествле-

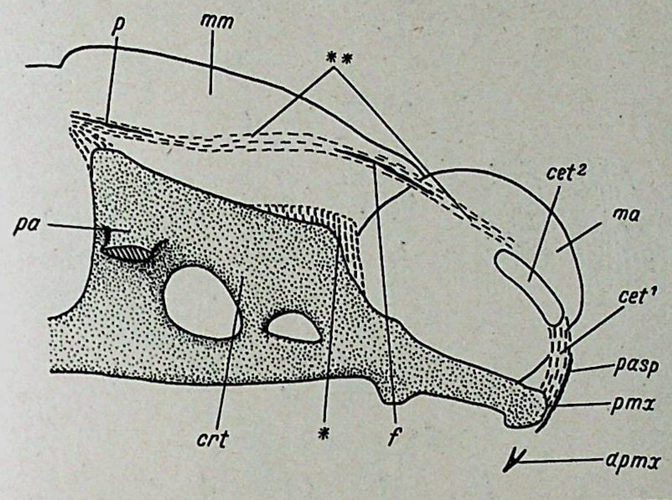


Рис. 10. Графическая реконструкция по сагиттальным срезам черепа личинки *Ranodon sibiricus* длиной 19.8 мм (стадия 3). Нёбно-квадратный хрящ удален.

Хрящ обозначен *точками*; прохондральная ткань — *белым*; мезенхима — *прерывистыми линиями*; мезенхимная часть переднего отдела трабекулярного гребня — *звездочкой*; тяж скелетогенной мезенхимы, в котором развиваются лобная и теменная кости, — *двумя звездочками*.

ния кости, когда она образована несколькими костными балочками, как основание кости, так и ее восходящий отросток представляют собою единое целое.

Сразу же после возникновения предчелюстной кости тело ее несколько расширяется, а восходящий отросток начинает быстро расти вверх. У шести личинок стадии 3 восходящий отросток едва выражен (рис. 9, *Б*), у двух личинок он начал расти вверх (рис. 9, *В*) и у пяти личинок уже достиг половины высоты обонятельного мешка (рис. 9, *А*). Растущий вверх восходящий отросток прилегает к передней поверхности мезенхимной (или ставшей уже полностью прохондральной) закладки columna ethmoidalis (рис. 10, *pasp*).

Одновременно с закладкой предчелюстной кости у личинок *R. sibiricus* появляются и кости крыши черепа — лобная и теменная.

Лобные кости найдены на этой стадии у восьми личинок из 13. Наиболее ранняя закладка лобной кости (две личинки) имеет форму тонкой удлиненной балочки, которая лежит на дорсальной стороне головы, на уровне передней половины глаза (рис. 11, *А*); у четырех личинок кость стала длиннее, но не доходит до уровня переднего края глаза, а у двух личинок достигает его (рис. 11, *Б*).

У двух личинок, окрашенных ализарином, на тотальных препаратах черепа обнаружена двойная закладка лобной кости. Это представляет

интерес, так как у рыб лобная кость может закладываться целым рядом последовательно расположенных центров окостенения (Pehrson, 1922).

Лобная кость закладывается в длинном тяже, образованном сгущением мезенхимных клеток, который проходит по дорсо-латеральной стороне головы (рис. 10, *звездочки*). Лобная кость лежит выше боковой стенки черепа — она отделена значительным промежутком от верхнего края

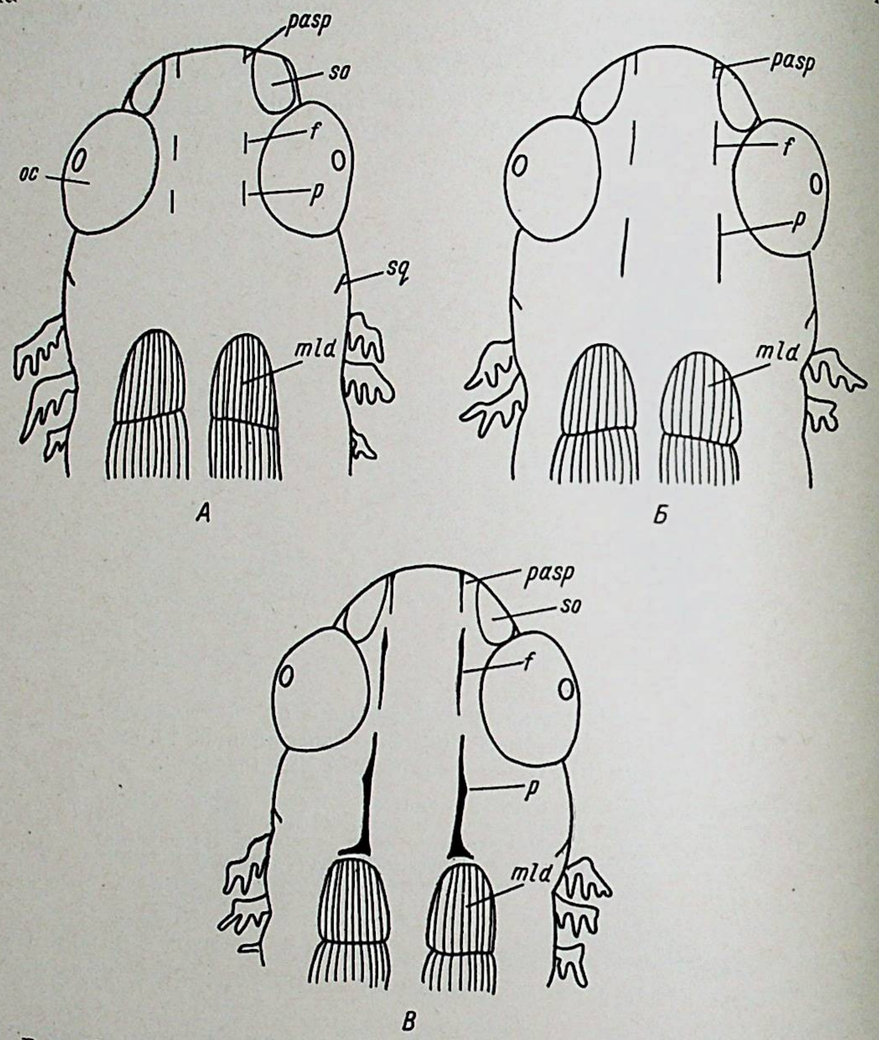


Рис. 11. Развитие костей крыши черепа у личинок *Ranodon sibiricus*.

А — стадия 3 (длина личинки 20.5 мм); *Б* — стадия 3 (длина личинки 19 мм); *В* — стадия 4 (длина личинки 23 мм).

трабекулярного гребня. На поперечных срезах видно, что лобная кость, окруженная мезенхимой, лежит около наружной оболочки мозга (рис. 12, *f*, *dm*).

Закладка лобной кости располагается медиально от невромастов надглазничной сенсорной линии и лежит значительно глубже (рис. 12, *f*, *ne*). Положение лобной кости в целом относительно надглазничной линии видно также на рис. 13, на котором изображена графическая реконструкция невромастов надглазничной сенсорной линии мозга и костей крыши черепа. По всей своей длине лобная кость лежит медиально от невромастов этой линии (рис. 13, *f*, *lso*).

Теменные кости появляются у *R. sibiricus* одновременно с лобными костями или даже несколько раньше. На стадии 3 теменные кости были обнаружены у 10 личинок из 13. Теменные кости сразу после своей закладки стремительно растут в продольном направлении. Наиболее ранняя

закладка теменной кости, обнаруженная у четырех личинок, имеет вид удлиненной балочки и расположена на уровне задней половины глаза (рис. 11, *А*). У четырех личинок кость уже значительно длиннее и до-

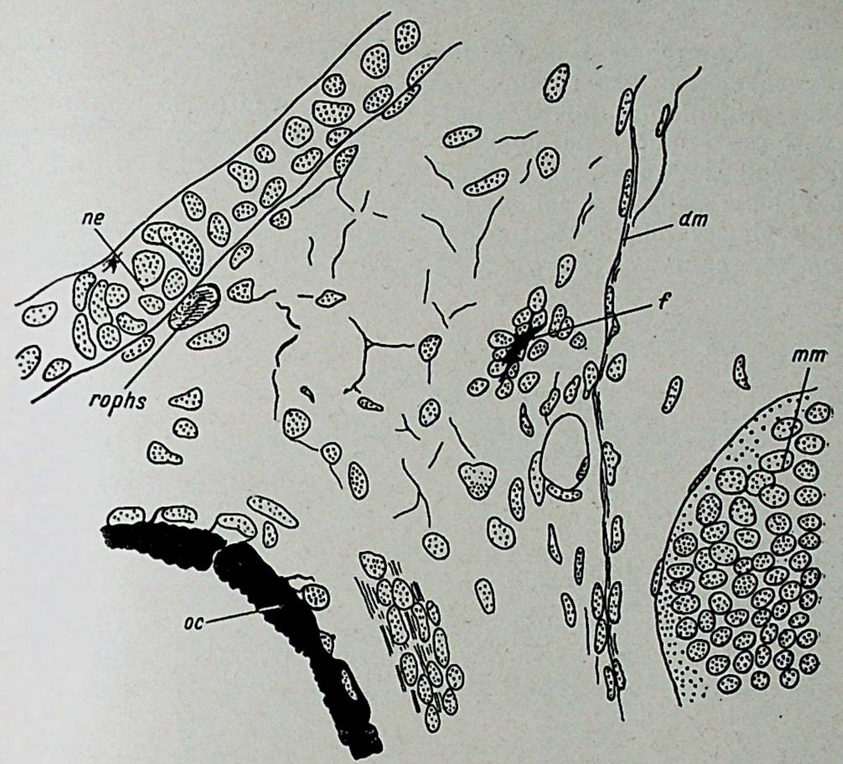


Рис. 12. Поперечный срез головы личинки *Ranodon sibiricus* длиной 22 мм (стадия 4) в области закладки лобной кости.

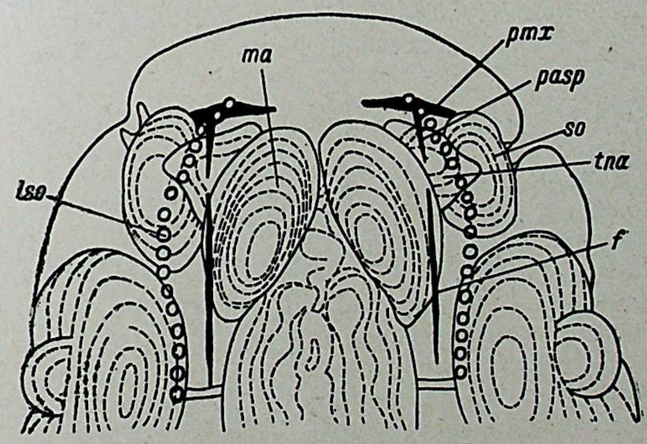


Рис. 13. Соотношение положения надглазничной сенсорной линии и лобной кости у личинки *Ranodon sibiricus* длиной 23 мм (стадия 5). Графическая реконструкция по фронтальным срезам.

ходит до уровня слуховой области черепа (рис. 11, *Б*), у двух личинок кость достигла переднего конца дорсальной туловищной мышцы (m. lon gissimus dorsi), волокна которой прикрепляются к заднему краю кости. Теменная кость расположена ближе к верхнему краю боковой стенки черепа, чем лобная кость, так как в этом месте стенка черепа значительно

повышается (рис. 10, *p*). Но, так же как и лобная кость, теменная кость лежит выше хряща и не связана с ним. Кость лежит на боковой стенке оболочки мозга, отделенная от нее скоплением мезенхимных клеток продольного мезенхимного тяжа, объединяющего закладки лобной и теменной кости.

У личинок стадии 4 поперечная перемычка межносовой пластинки, укрепляющая передние концы трабекул, становится прохондральной. Columnae ethmoidales почти у всех личинок этой стадии охрящевевают. Мезенхимный вырост, расположенный на верхнем крае переднего отдела боковой стенки черепа, становится шире и несколько выше и доходит до уровня вершины columna ethmoidalis.

В предчелюстной кости основание становится шире, и под ним располагается четыре-пять зубов, еще не сросшихся с костью. Только у двух

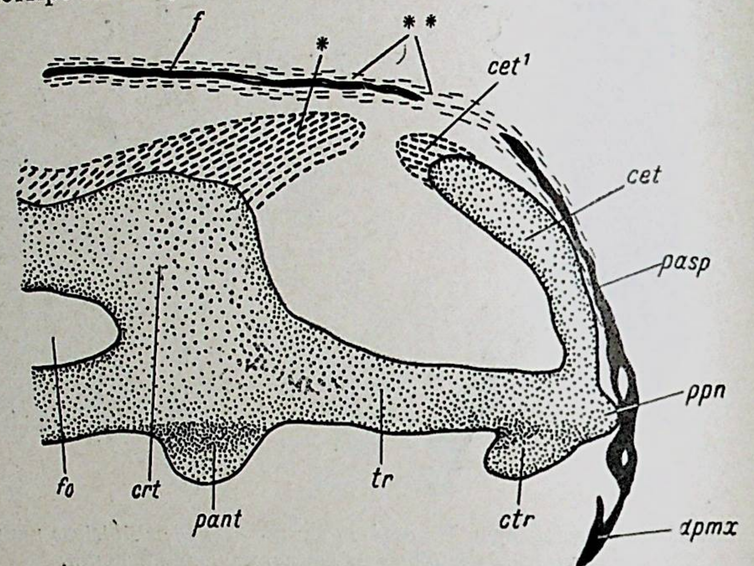


Рис. 14. Графическая реконструкция передней части черепа личинки *Ranodon sibiricus* длиной 23 мм (стадия 5) по сагиттальным срезам.

личинок средний зуб начинает соединяться с костью еще не обызвествленным цоколем.

Длинная и тонкая лобная кость продолжает расти вперед. Теменная кость растет назад, и у поздних личинок этой стадии в задней половине кости появляется расширение в том месте, где к кости подходят волокна височной мышцы (рис. 11, *B*).

У личинок стадии 5 межносовая пластинка охрящевевает и крепко соединяет передние концы трабекул в единое целое. Верхний конец хрящевого columna ethmoidalis образует мезенхимный выступ, загнутый назад, по направлению к мезенхимному же выросту переднего отдела боковой стенки черепа (трабекулярного гребня), но еще не соединенный с ним (рис. 14, *cet*). Восходящий отросток предчелюстной кости (рис. 14, *pasp*) лежит на хрящевой части columna ethmoidalis, но не заходит на его верхний отдел, остающийся еще мезенхимным. После того как передние концы трабекул укрепились межносовой пластинкой, основания обеих предчелюстных костей, которые находят опору на передних концах трабекул, становятся значительно толще и к ним прирастает по одному зубу.

Лобные кости у двух личинок еще относительно коротки и не выходят за пределы уровня переднего края глаза. У шести личинок лобные кости, однако, оказываются уже сильно выросшими в ростральном направлении: они достигают уровня переднего края глаза и доходят до

середины длины обонятельного мешка, а передние концы этих костей близко подходят к концам задних восходящих отростков предчелюстных костей (рис. 14, *pasp*, *f*). Так же, как и на предыдущих стадиях, лобная кость не связана с боковой стенкой черепа. Теменная кость у всех личинок этой стадии расширена сзади, в области прикрепления дорсальной туловищной мышцы, а латеральный край кости образует вырост в том месте, где к ней прирастает височная мышца, и вся кость становится значительно шире, чем на предыдущей стадии. Теменная кость, так же как и лобная, не соединена с хрящевым черепом. Обе эти кости приближаются к оболочке мозга и располагаются непосредственно на ней.

Личинки *R. sibiricus* стадии 6 переходят к активному питанию.

В переднем отделе хрящевого черепа значительно укрепляются те его части, которые связаны с предчелюстными костями. Межносовая

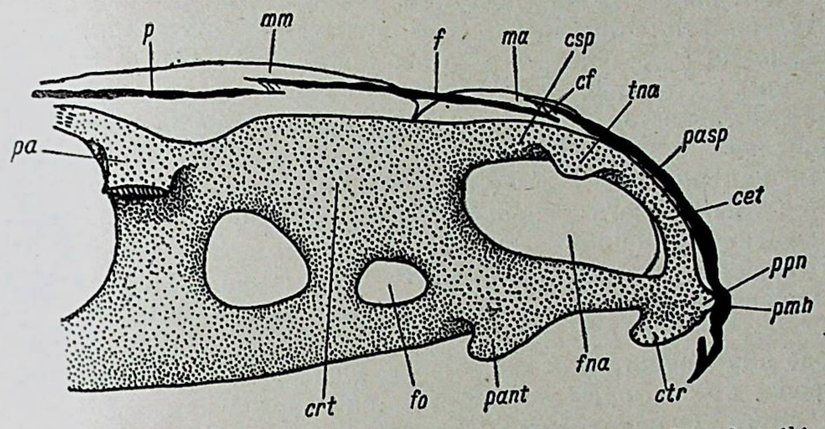


Рис. 15. Графическая реконструкция черепа личинки *Ranodon sibiricus* длиной 24.5 мм (стадия 6) по сагиттальным срезам. Нёбно-квадратный хрящ удален.

пластинка становится значительно толще. На протяжении этой стадии происходит смыкание заднего конца columna ethmoidalis и выроста передней части боковой стенки черепа. Образующийся таким образом свод (com. sphenoseptalis) у одних личинок еще остается в средней части прохондральным, а у других уже полностью охрящевевает (рис. 15, *csp*).

У всех личинок к предчелюстной кости прирастает два-три зуба, еще два-три зуба соединяются с ней необызвествленными цоколями. Предчелюстная кость становится значительно массивнее и укрепляется на передней поверхности этмоидного отдела черепа. На переднем конце трабекулы имеется явственный выступ, намечавшийся еще на предыдущих стадиях (рис. 14, 15, *ppn*). Это так называемый нижний предносовой отросток (proc. praenasalis inferior) передней стенки этмоидного отдела черепа, к которому прикрепляется основание предчелюстной кости и у взрослых хвостатых амфибий (Jarvik, 1942).

На этой стадии предчелюстная, лобная и теменная кости уже соединились (рис. 15, *pasp*, *f*, *p*).

Верхний конец восходящего отростка предчелюстной кости налегает на передний конец лобной кости, и они соединяются между собой сплетением коллагеновых волокон. С нижней стороны передний конец лобной кости поддерживается хрящом образовавшейся на этой стадии хрящевой com. sphenoseptalis. Задний конец лобной кости налегает на теменную кость, также соединяясь с нею коллагеновыми волокнами шва. В этой системе покровных костей, соединенных между собою, ее начальное звено— предчелюстная кость — укрепляется на хрящевом черепе. Лобная кость почти на всем протяжении с хрящом не соединяется, а задний отдел те-

менной кости — конечное звено этой цепи костей — укрепляется на внутреннем крае дорсальной поверхности ушной капсулы.

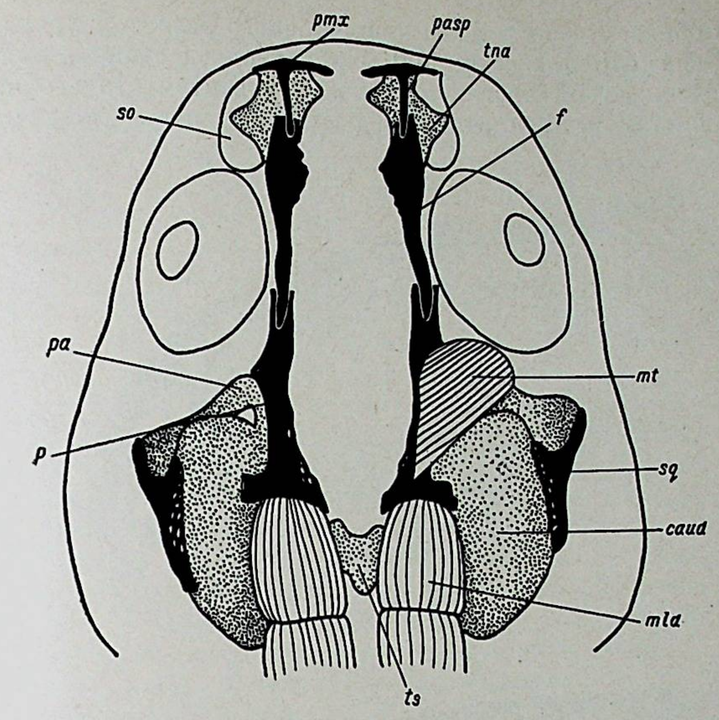
После того как установился контакт между предчелюстной, лобной и теменной костями, первоначальное, чисто продольное направление роста лобной кости изменяется. Передний конец лобной кости впервые на этой стадии начал расти медиально, что приводит в течение последующего личиночного развития к образованию крыши черепа. Теменная кость продолжает расширяться в задней части, в области прикрепления жевательной и туловищной мускулатуры.

На протяжении последующих стадий развития происходят определенные изменения направления роста в костях крыши черепа. Рост костей крыши черепа был изучен с помощью метода повторных окрашиваний растущей кости ализарином «С» (Лебедкина, 1964а).

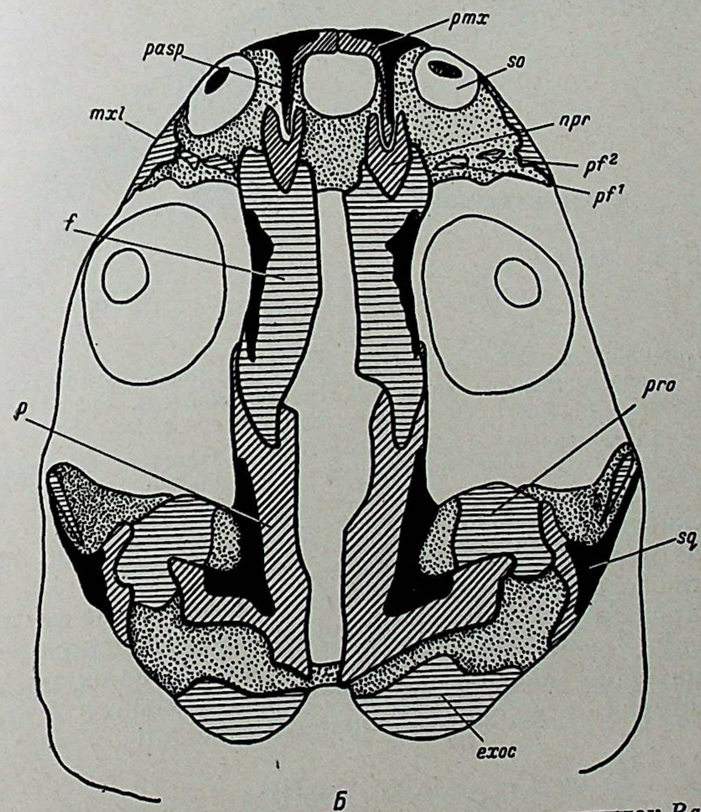
На дальнейших стадиях основание предчелюстной кости расширяется и к нему прикрепляется все большее количество зубов. Оно разрастается как медиально (в результате чего обе кости сближаются и соединяются швом), так и латерально — по поверхности обонятельной капсулы. Восходящий отросток предчелюстной кости интенсивно растет назад, в стороны же — в гораздо меньшей степени (рис. 16, *Б*). Лобная кость растет медиально, но сохраняется и основное направление ее роста как в течение личиночного периода, так и в метаморфозе, — ростральное (к предчелюстной кости) и каудальное (к теменной кости). Теменная кость в течение всего периода развития интенсивно растет вперед и в гораздо меньшей степени — в каудальном направлении (ср. рис. 16, *А* и *Б*).

В ходе личиночного развития происходит разрастание хрящевого осевого черепа, при котором все кости крыши черепа как бы отодвигаются друг от друга. Однако непрерывно продолжающийся собственный рост этих костей компенсирует это расхождение. Этот сложный процесс продолжается и в метаморфозе, что видно наглядно на примере роста предчелюстной кости у *R. sibiricus*. В метаморфозе замедляется, а затем и прекращается рост восходящего отростка предчелюстной кости. Вследствие продолжающегося разрастания этмоидного отдела хрящевого черепа задний конец предчелюстной кости, который ранее налегал на лобную кость, оказывается отодвинутым от нее (ср. рис. 16, *А* и *Б*). Но у *R. sibiricus* в метаморфозе появляется в этом месте другая кость (naso-postrostrale), которая, как бы в компенсацию разрыва, становится промежуточным звеном связи в указанной цепи костей (Лебедкина, 1964б).

Сохранение контакта между костями сложившейся системы в течение всего периода развития подчеркивает ее функциональное значение. С возрастом кости становятся все толще и массивнее и образуют как бы панцирь поверх хряща. В особенности это выражено в этмоидном отделе черепа. Вскоре после начала активного питания предчелюстная кость и кости крыши черепа начинают сильно утолщаться. Роль хряща в этмоидном отделе черепа как образования, дающего опору предчелюстной кости, постепенно отходит на второй план. На средних личиночных стадиях, в особенности в начале метаморфоза, видно, что соединение между собою предчелюстной кости и костей крыши черепа является основным в укреплении предчелюстной кости (рис. 17, *А*). У взрослого животного толщина хряща передней стенки обонятельной капсулы настолько незначительна по сравнению с мощным развитием предчелюстной кости и naso-postrostrale, на которую она налегает (рис. 17, *Б*), что совершенно очевидно, что именно naso-postrostrale и дает опору восходящему отростку предчелюстной кости. Давление, которое испытывает предчелюстная кость со стороны своего нижнего края, несущего зубы, при работе челюстного аппарата, передается на кости крыши черепа.



А



Б

Рис. 16. Графические реконструкции черепа личинок *Rana sibiricus*.

А — дорсальная сторона черепа личинки *R. sibiricus* длиной 29 мм (стадия 12); *Б* — дорсальная сторона черепа личинки *R. sibiricus* длиной 78 мм (стадия 22, конец метаморфоза). Инъекции ализарина сделаны на стадиях 12 и 22; кости, окрасившиеся на стадии 12, обозначены *черным*, зона прироста костей между стадиями 12 и 22 обозначена *штриховкой*.

Таким образом, если в начале личиночного развития хрящ этмоидного отдела черепа (columna ethmoidalis) играл определенную роль в укреплении предчелюстной кости, то в конце развития это его значение теряется и система укрепления предчелюстной кости на костях крыши

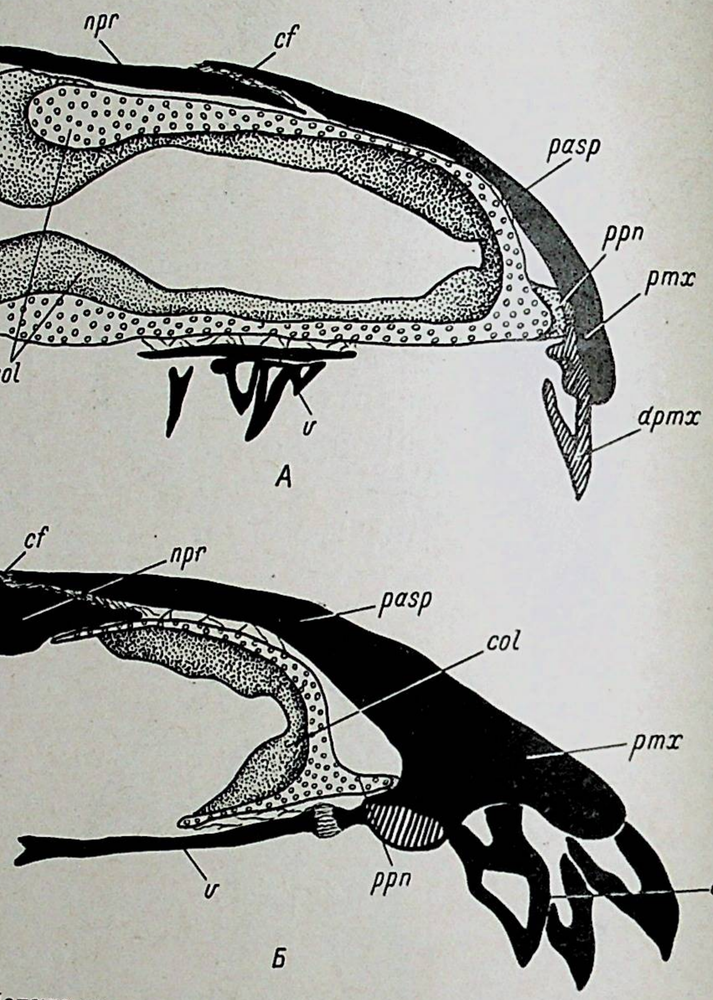


Рис. 17. Положение предчелюстной и носовой костей относительно переднего отдела хрящевого черепа у *Ranodon sibiricus*. Графические реконструкции по нескольким срезам.

А — стадия 18, начало метаморфоза (длина личинки 50.5 мм); *Б* — молодое животное, закончившее метаморфоз (длина 91 мм).

черепа, сложившаяся уже к началу активного питания, приобретает у *R. sibiricus* первостепенное значение.

Необходимо отметить, однако, что связь развивающейся предчелюстной кости с хрящом у *R. sibiricus* филогенетически является весьма древней, поскольку у кистеперых рыб восходящий отросток предчелюстной кости находил опору на передней стенке обонятельного отдела черепа, гомологом которой и является columna ethmoidalis.

Сем. AMBYSTOMIDAE

Ambystoma tigrinum

Развитие хрящевого черепа аксолотля изучено в работах Штёра (Stöhr, 1879); развитие обонятельного отдела черепа исследовано Хиггинсом (Higgins, 1920). Что касается развития костного черепа аксолотля,

то систематическое исследование его не производилось, а отдельные данные по развитию костей находятся в работах Гауппа (Gaupp, 1906), де Бера (de Beer, 1937) и др.

У вылупляющихся личинок аксолотля — стадия 36 по Гаррисону (из Воронцовой, Лиознер и др., 1952) — осевой череп, по данным наших наблюдений, находится на более низкой стадии развития, чем у вылупляющихся личинок *R. sibiricus*. Он образован в основном прохондральной тканью, а ушные капсулы — скелетогенной мезенхимой. Передние концы трабекул образованы сгущениями мезенхимы, и у личинок длиной 8.5 мм зубы предчелюстной кости отсутствуют. У личинок длиной 9 мм имеется один ранний зачаток зуба и медиально от него появляется второй зачаток.

На стадии 37 у личинок аксолотля прорывается рот, кишечная энтодерма с желтком еще заполняет весь кишечник. На протяжении этой стадии происходит быстрое охрящевение осевого черепа (за исключением ушных капсул). У личинки 10 мм длиной трабекулы и передние парахордалии хрящевые, а трабекулярные гребни, отходящие от дорсальной стороны трабекул, образованы молодым хрящом. Под хрящевым передним концом каждой трабекулы находятся два зачатка зубов (из которых латеральный, возникший раньше, — крупнее), но обызвествление зубов еще не началось. У более поздних личинок стадии 37 (длиной 11.5—12 мм) эти зачатки превращаются уже в сформированные зубы.

На стадии 38 (длина личинок 12—14 мм) происходит быстрая резорбция желтка в кишечной энтодерме. В осевом черепе трабекулярный гребень стал выше. Так же, как и у *R. sibiricus*, трабекулярный гребень начинается крутым возвышением непосредственно за задней стенкой обонятельного мешка, однако на нем не образуется мезенхимный выступ, направленный вперед и являющийся зачатком com. sphenoseptalis. Равным образом, у личинок аксолотля на этой стадии не образуется и закладка columna ethmoidalis.

От внутренней стороны трабекул отходят выступы, образующие парный зачаток межносовой пластинки (planum internasale) (рис. 18, *plint*). Хиггинс (Higgins, 1920) не описал процесс развития planum internasale у аксолотля, — у личинок длиной 11 и 13 мм (наиболее ранних из описанных им) межносовая пластинка отсутствовала, а у личинки длиной 20 мм она была полностью развита.

У личинок стадии 38 появляется предчелюстная кость. Наиболее ранняя ее закладка обнаружена у четырех личинок длиной 12—13 мм. Кость располагается перед передним концом трабекулы, имеет треугольную форму, и верхний конец ее вытянут вверх, образуя зачаток восходящего отростка (рис. 18, *Б*). У двух личинок к зачатку кости прирос зуб (рис. 18, *В*); у восьми личинок основание кости стало шире, а восходящий отросток сильно вырос вверх; у двух личинок основание кости расширилось настолько, что под ним помещаются уже три зуба (рис. 18, *А*).

Если у *R. sibiricus* растущий вверх восходящий отросток предчелюстной кости находил опору на прохондральной, а затем на хрящевой columna ethmoidalis, то у аксолотля закладка columna ethmoidalis на этой стадии отсутствует, — она появляется только значительно позднее,— и восходящий отросток, таким образом, не имеет опоры на черепе (рис. 18 *А*; рис. 21).

Личинки аксолотля стадии 39 (14.5—16 мм длиной) начинают переходить к активному питанию, в кишечнике у некоторых из них найдены циклопы. Задний отдел трабекулярного гребня (pila antotica) сильно вытянут и загнут вершиной назад, к ушной капсуле, в которой начинается процесс охрящевения. Межносовая пластинка, соединяющая передние отделы трабекул, значительно расширена. На этой стадии появляется первая закладка лобной кости. Она располагается медиально

от передней половины глаза; так же, как и у *R. sibiricus*, закладка лобной кости имеет вид тонкого продольного тяжа. Лобная кость лежит на оболочке мозга и на всем своем протяжении далеко отстоит от верхнего

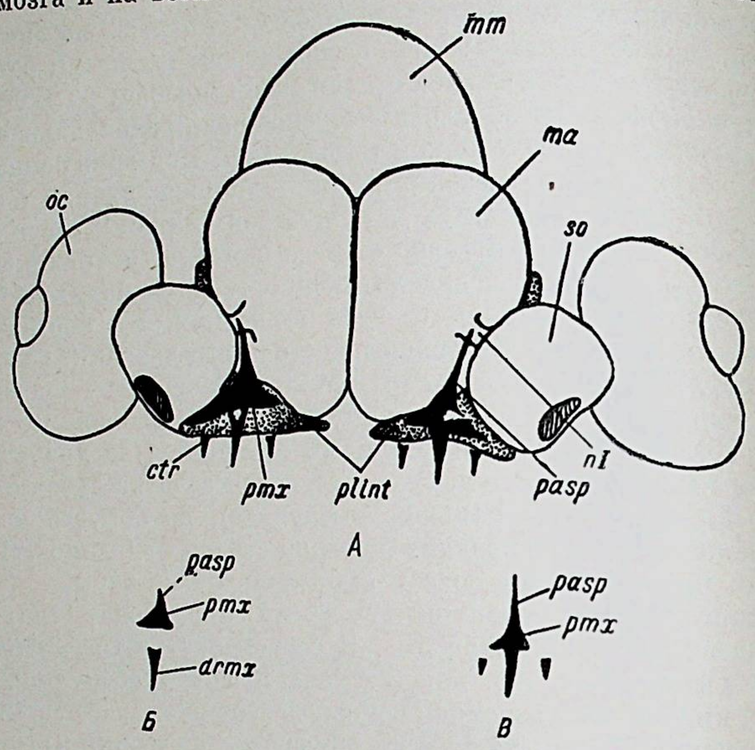


Рис. 18. Развитие предчелюстной кости у личинок аксолотля стадии 38.

А — графическая реконструкция передней части головы личинки длиной 12.5 мм по поперечным срезам; *Б* и *В* — предчелюстная кость личинок длиной 12 и 13 мм.

края хрящевого трабекулярного гребня (рис. 21, *А*, *f*, *crt*). На семи личинках можно было проследить быстрый рост лобной кости вперед, а вос-

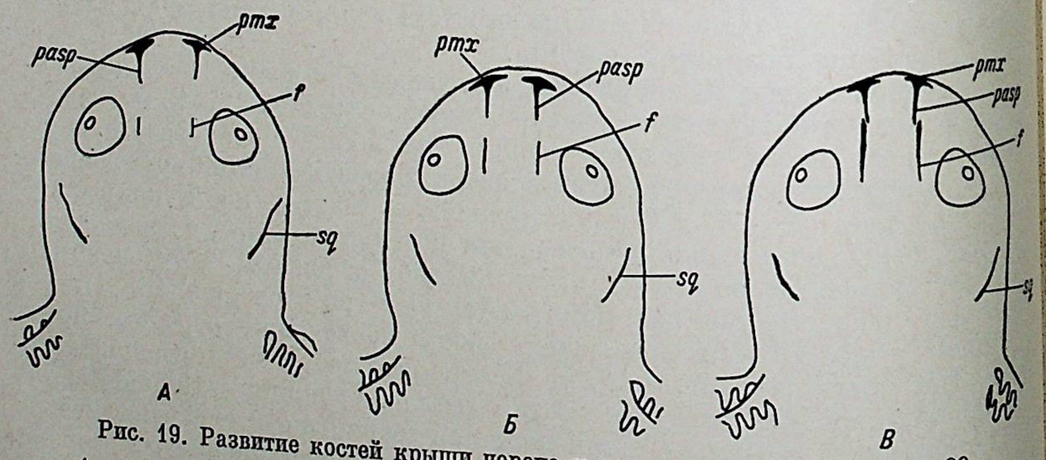


Рис. 19. Развитие костей крыши черепа у личинок аксолотля стадии 39.

А — длина личинки 14.5 мм; *Б* — длина личинки 15 мм; *В* — длина личинки 14 мм.

ходящего отростка предчелюстной кости — назад (рис. 19, *А*, *Б*, *f*, *pasp*); наконец, у двух личинок обе кости достигли друг друга (рис. 19, *В*).

Следовательно, у личинок аксолотля, так же как и у личинок *R. sibiricus*, на стадии перехода к активному питанию устанавливается соединение восходящих отростков предчелюстной кости с лобными костями. Но в отличие от того, что было у *R. sibiricus*, у аксолотля на этих стадиях

отсутствует хрящевая поддержка восходящих отростков предчелюстных костей, так как columnae ethmoidales развиваются позже. И если основания предчелюстных костей укреплены на передних концах трабекул, соединенных planum internasale, то их восходящие отростки, как мы уже говорили, находят опору только на лобных костях.

У личинок стадии 40 (длиной 15—16.6 мм) в строении хрящевого черепа нет значительных отличий от предыдущей стадии.

Основания обеих предчелюстных костей стали значительно шире, их медиальные концы приблизились друг к другу. Лобные кости стали шире за счет разрастания их медиального края, они тесно прилегают к оболочке мозга. На этой стадии у личинок аксолотля впервые появляются закладки теменных костей. Они лежат на оболочке мозга, отделяясь от него только сгущением мезенхимы, у пяти личинок теменная кость располагается на уровне задней половины глаза (рис. 20, *А*, *p*), а у трех личинок она лежит

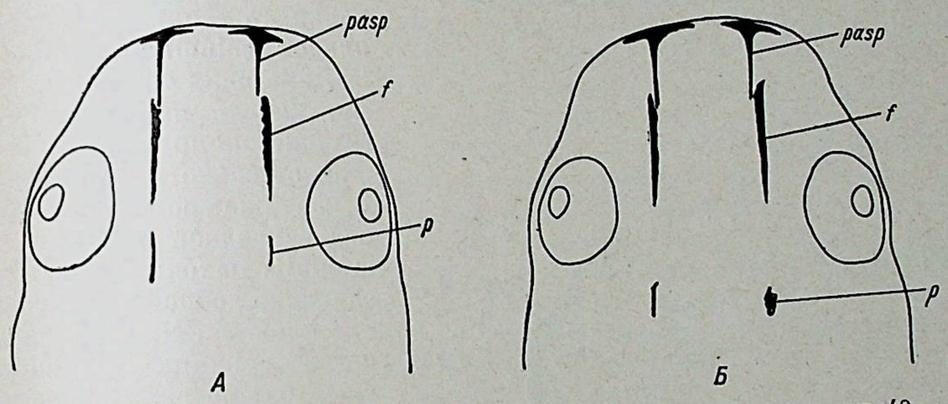


Рис. 20. Развитие костей крыши черепа у личинок аксолотля стадии 40.

А — длина личинки 16 мм; *Б* — длина личинки 15 мм.

несколько дальше назад — за задним краем глаза (рис. 20, *Б*). Форма теменной кости на ранних стадиях ее закладки может варьировать: у четырех личинок она имеет характерный вид вытянутого продольно тяжа, как и у личинок *R. sibiricus* (рис. 20, *А*); у двух личинок закладка теменной кости состоит из двух частей; у двух других личинок кость сразу же после обызвествления начинает расширяться в вентральном направлении и имеет сбоку почти четырехугольную форму.

На стадии 41 (длина личинок 16—17 мм) впервые обнаруживается мезенхимная закладка columna ethmoidalis. Это небольшое округлое образование, располагающееся на уровне верхней трети высоты обонятельного мешка, вне связи с трабекулой. Закладка columna ethmoidalis располагается между обонятельным мешком и передним мозгом, тотчас впереди и выше от прохождения обонятельного нерва. Такую же раннюю, еще отделенную от трабекулы закладку columna ethmoidalis обнаружил у личинок *A. punctatum* (длиной 13 и 20 мм) и Хиггинс (Higgins, 1920). Закладка columna ethmoidalis у аксолотля появляется там же, где располагался отдельный центр охрящевения columna ethmoidalis, обнаруженный у некоторых личинок *R. sibiricus* (ср. рис. 10, *cet*[2] и рис. 21, *Б*, *cet*). Но если у *R. sibiricus* этот центр охрящевения лежал в общей мезенхимной закладке, соединенной с трабекулой, то у аксолотля связь с трабекулой отсутствует.

Обращает на себя внимание, что закладка columna ethmoidalis располагается у аксолотля непосредственно под местом соединения предчелюстной и лобной костей.

На протяжении стадии 41 продолжается сближение обеих предчелюстных костей в результате медиально направленного роста их оснований; количество зубов, приросших к костям, увеличивается, появляется три-четыре зуба второго ряда. Восходящий отросток кости становится значительно толще и массивнее, чем он был на предыдущих стадиях, и дальше заходит своим концом на лобную кость, соединяясь с ней коллагеновыми волокнами. Теменные кости удлиняются, и задние концы их доходят до уровня pila antotica.

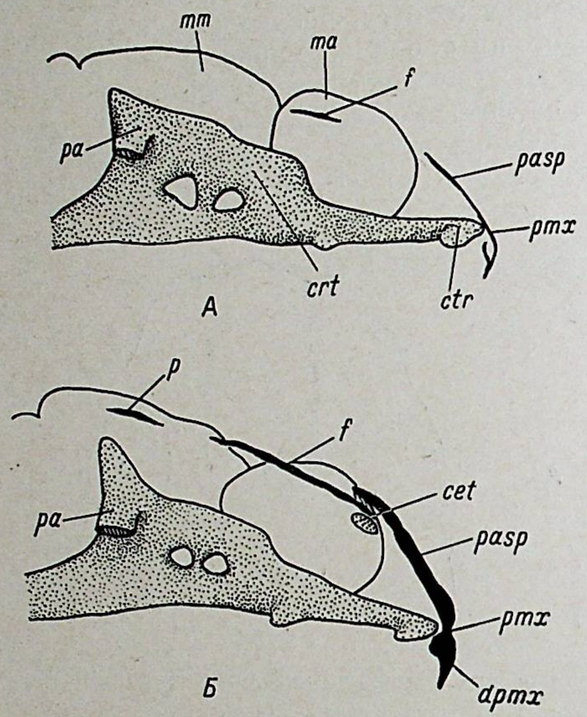


Рис. 21. Графические реконструкции по сагиттальным срезам черепа личинок аксолотля. Нёбно-квадратный хрящ удален.

А — стадия 39 (длина личинки 15.5 мм); *Б* — стадия 42 (длина личинки 18 мм).

Как и на предыдущей стадии, теменные кости лежат на оболочке мозга и не соединены с хрящом.

У личинок аксолотля стадии 42 (длиной 17—19 мм) начинается охрящевение закладок columnae ethmoidales, имеющих такую же форму, как и на предыдущей стадии, по-прежнему лежащих отдельно от трабекул. Выше уже упоминалось, что над закладкой columna ethmoidalis находится место соединения лобной и предчелюстной костей. На этой стадии, когда columna ethmoidalis уже охрящевел, передний конец лобной кости, прилегающий к нему, соединяется с хрящом тонкими коллагеновыми волокнами (рис. 21, *Б*). Лобные кости становятся толще и шире; как видно на поперечных срезах, они плотно прилегают по всей своей длине к оболочке мозга. Теменные кости также лежат на оболочке мозга, но задний конец кости ближе подходит к хрящу трабекулярного гребня, чем это было на предыдущей стадии.

На протяжении стадий 43 и 44 у личинок аксолотля (длиной 18—19 мм) несколько меняется форма columna ethmoidalis, который из округлого хряща становится продолговатым и располагается вследствие своего удлинения почти под всей длиной стыка предчелюстной и лобной костей. Лобные кости своими задними концами начинают надвигаться на теменную кость на стадии 43, а на стадии 44 обе кости уже соединены на значительном протяжении. На стадии 44 задняя часть теменной кости своим латеральным краем укрепляется на трабекулярном гребне, соединяясь с хрящом сплетением коллагеновых волокон. Задние концы теменных костей на стадиях 43—44 дорастают до уровня середины ушных капсул, и к костям начинает прикрепляться дорсальная туловищная мускулатура (m. longissimus dorsi).

Следовательно, у личинок аксолотля стадии 43 установилось соединение предчелюстной, лобной и теменной костей. Предчелюстная кость только своим основанием укреплена на переднем крае трабекулярных рогов, лобная кость на всем протяжении лежит на оболочке мозга, а теменные кости своим нижним краем укрепляются на хряще трабекулярного гребня. Но все же по всей своей ширине теменные кости лежат на оболочке мозга и площадь их соединения с хрящом очень невелика. Только позже, у личинок стадии 48 (длиной 23 мм), латеральный край теменной кости образует небольшой изгиб, облегающий вершину трабекулярного гребня, а у личинок стадии 52 (длиной 26 мм) задний конец теменной кости начинает укрепляться на дорсальной стороне ушной капсулы.

Соединение columna ethmoidalis с трабекулой осуществляется на стадиях 46—47 (у личинок длиной 20—23 мм), т. е. только к середине личиночного периода.

На протяжении стадий 45—53 рост костей крыши черепа идет в тех же направлениях, что и у *R. sibiricus*. Количество зубов, приросших к предчелюстной кости, увеличивается. Восходящий отросток все более надвигается на лобную кость, а лобная кость надвигается на теменную. Площадь швов между костями, таким образом, постепенно увеличивается. В то же время у аксолотля, как и у *R. sibiricus*, в результате роста хрящевого осевого черепа, продолжающегося в течение всего периода развития, покровные кости крыши черепа отодвигаются друг от друга. Вследствие этого непрерывно продолжающийся рост этих костей по направлению друг к другу не столько ведет к увеличению площади их швов, сколько обеспечивает сохранение между ними контакта.

В отличие от *R. sibiricus*, у аксолотля в течение метаморфоза не замедляется рост восходящего отростка предчелюстной кости и между ним и лобной костью не «вклинивается» носовая кость. Усиленный встречный рост восходящего отростка предчелюстной кости и лобной кости особенно хорошо виден при использовании метода повторных окрасок ализарином «С», благодаря которому в костях видна зона прироста.

В заключение следует отметить, что у аксолотля нарушена древняя филогенетическая связь в развитии хряща передней стенки обонятельной капсулы и восходящего отростка предчелюстной кости, сохранившаяся у представителей наиболее примитивных хвостатых амфибий — *R. sibiricus*. У аксолотля восходящий отросток предчелюстной кости развивается задолго до появления columna ethmoidalis и к началу активного питания личинки находит опору на лобной кости.

Сем. SALAMANDRIDAE

Pleurodeles waltlii

Череп у вылупляющихся личинок *P. waltlii* (стадия 33 по Gallien, Durocher, 1957) длиной 8.5—9.7 мм находится на еще более ранней стадии развития, чем у аксолотля: парахордалии и ушные капсулы образованы мезенхимой, идет процесс преобразования мезенхимной ткани закладки трабекул в прохондральную. У ранних личинок стадии 33 (длиной 8.5—8.8 мм) в передней половине трабекул появляется закладка трабекулярного гребня в виде потоков клеток скелетогенной мезенхимы, непрерывно соединенных с трабекулой. У этих же личинок под сгущением мезенхимы в области переднего конца трабекулы обнаруживается очень ранняя закладка одного зуба предчелюстной кости. У несколько более поздних личинок этой стадии (длиной 8.8—9.3 мм) прохондральная ткань занимает больший участок переднего отдела трабекулы. У личинок длиной 9.5—9.7 мм весь передний отдел трабекулы становится прохондральным, за исключением самого переднего конца, остающегося мезенхимным, под которым появляется второй зачаток зуба.

На следующей после вылупления стадии 34 у личинок *P. waltlii* начинает прорываться рот. В основании черепа происходит быстрый про-

цесс дифференцировки — у более молодых личинок (длиной 9.7—10 мм) задний отдел трабекул и парахордалии образованы прохондральной тканью, так же как и нижне-боковая стенка ушной капсулы. У старших личинок этой же стадии (длиной 9.8—10 мм) трабекулы охрящевевают, за исключением самого переднего конца, остающегося мезенхимным. Трабекулярный гребень почти полностью охрящевевает, за исключением верхнего края и области pila antotica, остающихся прохондральными. В зачатке первого по времени образования зуба предчелюстной кости появляется дентин.

На стадии 35 (длиной 9.5—9.9 мм) рот прорвался у всех личинок. Происходит резорбция желтка в кишечнике. Основание черепа охрящевевает, за исключением передних концов трабекул, остающихся прохондральными. Стенки ушных капсул прохондральные. У личинок этой стадии имеется хорошо развитый зуб и два-три зубных зачатка на месте еще не развившейся предчелюстной кости.

На протяжении стадии 36 у личинок длиной 10.5—10.7 мм происходит усиленная резорбция желтка. Основание черепа и трабекулярный гребень образованы хрящом (рис. 24, *А*, *crt*), ушная капсула слабо развита и остается прохондральной.

На этой стадии у личинок *P. waltlii* впервые появляется зачаток предчелюстной кости, расположенный перед уже охрящевевшим передним концом трабекулы. Наиболее ранняя закладка предчелюстной кости, в которой явственно различается зачаток восходящего отростка, имеет форму крошечной костной пластинки, образованной сплетением нескольких костных балочек. Предчелюстная кость возникает непосредственно над наиболее развитым зубом — первым из зачатков, возникших на стадии 34. На 18 личинках длиной 10—13 мм, окрашенных ализарином, можно было проследить, что развитие предчелюстной кости идет очень стремительно: на протяжении одной этой стадии возникает кость, ее восходящий отросток из едва намеченного выступа (рис. 22, *А*) вырастает вверх (рис. 22, *Б*), доходит почти до уровня вершины обонятельного мешка (рис. 22, *В*); у поздних личинок стадии 36 к кости прирастает первый зуб, лежащий точно под основанием восходящего отростка (рис. 22, *Г*). Растущий вверх восходящий отросток предчелюстной кости не имеет опоры на черепе (рис. 24, *А*, *pasp*), так как columna ethmoidalis на этой стадии еще отсутствует.

На стадии 37 личинки *P. waltlii* переходят к активному питанию. По строению хрящевого черепа эта стадия мало отличается от предыдущей, за исключением того, что в ушной капсуле у старших личинок (12—12.5 мм длиной) появляется хрящ. Columnae ethmoidale по-прежнему отсутствуют. Как у *Ranodon sibiricus*, так и у аксолотля укрепление передних концов трабекул посредством поперечной хрящевой перемычки planum internasale развивалось до перехода личинок к активному питанию. У *P. waltlii* на этой стадии отсутствует planum internasale и соединение трабекул осуществляется за счет поперечного костного мостика, образованного слившимися предчелюстными костями. На протяжении стадии 37 происходит рост оснований обеих предчелюстных костей навстречу друг другу, у поздних личинок этой стадии обе кости срастаются (рис. 22, *Д*). Так возникает костное укрепление передних концов трабекул взамен отсутствующей хрящевой связи.

Строение хрящевого черепа *P. waltlii* на стадии 38 описали Эйял-Гилади, Хевзиба и Нира Зинберг (Eyal-Giladi, Hefzibah a. Nira Sinberg, 1964), и мы не находим в нем сколько-нибудь существенных отличий от того, что наблюдалось нами при исследовании нашего материала. У личинок стадии 38 появляется лобная кость. Форма и положение ее закладки сходны с тем, что мы видели у *R. sibiricus*, аксолотля: кость имеет вид

тоненькой продольной балочки, расположенной на дорсальной стороне головы на уровне передней половины глаза (рис. 23, *А*, *f*). Она найдена у двух из пяти личинок этой стадии.

На стадии 39 лобные кости обнаружены у всех личинок. Они стали значительно длиннее. Так же, как у *R. sibiricus*, у аксолотля эти кости и восходящие отростки предчелюстных костей интенсивно растут по направлению друг к другу; у двух поздних личинок стадии 39 (длиной 13 мм) обе кости почти сближаются.

У личинок стадии 40 (длиной 13—14 мм) обнаружена ранняя закладка теменных костей. Форма и положение их типичны для личинок хвостатых амфибий; теменные кости располагаются на оболочке мозга на

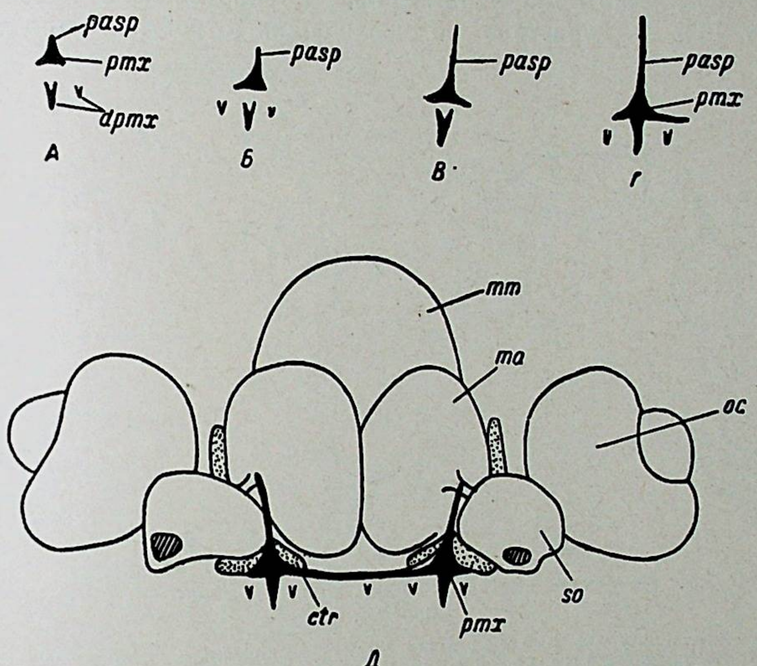


Рис. 22. Развитие предчелюстной кости у личинок *Pleurodeles waltlii*.

А, *Б*, *В*, *Г* — предчелюстная кость личинок длиной 11—12 мм (стадия 36); *Д* — передняя часть головы личинки длиной 12.5 мм (стадия 37).

дорсальной стороне головы и находятся значительно выше верхнего края хрящевого трабекулярного гребня. Лобные кости и восходящие отростки предчелюстных костей продолжают расти по направлению друг к другу, но еще не соединяются между собою швом.

У личинок стадии 41 (длиной 14 мм) восходящие отростки предчелюстных костей налегают на передние концы лобных костей и соединены с ними коллагеновыми волокнами шва. На рис. 23, *Б* изображена личинка, кости которой были окрашены ализарином на стадии 38 и которая была зафиксирована на стадии 41. Этот препарат подтверждает то заключение, которое до сих пор мы делали только на основании сравнения большого количества личинок ранних стадий (*R. sibiricus*, аксолотль), а именно, что предчелюстные, лобная и теменная кости сразу же после обызвествления их закладок растут только в направлении друг к другу. Действительно, как видно на рисунке, прирост этих костей между стадиями 38 и 41 идет только в продольном направлении. При сравнении рис. 23, *А* и *Б* обращает на себя внимание то, что зона прироста предчелюстных и лобных костей между стадиями 38 и 41 непропорционально велика по сравнению с расстоянием, разделявшим эти кости на стадии 38. Те части обеих

этих костей, которые были окрашены на стадии 38, на стадии 41 более удалены друг от друга, чем это было на стадии 38. Объясняется это тем, что передний отдел осевого черепа интенсивно растет в длину на этих стадиях и предчелюстная кость, укрепленная на переднем конце трабекулы, непрерывно удаляется от лобной кости. Следовательно, в начальном периоде развития этих костей, до того как они соединились между собою, скорость их роста должна превышать скорость роста переднего отдела осевого черепа. Интенсивное удлинение переднего отдела осевого черепа у *P. waltlii* видно из сопоставления рис. 24, *А* и рис. 24, *Б*. Именно этим фактором объясняется более позднее соединение предчелюстных и лобных костей у *P. waltlii*, по сравнению с *R. sibiricus* и аксолотлем, у которых лобные кости на протяжении одной стадии и закладывались и дорастали до восходящих отростков предчелюстных костей.

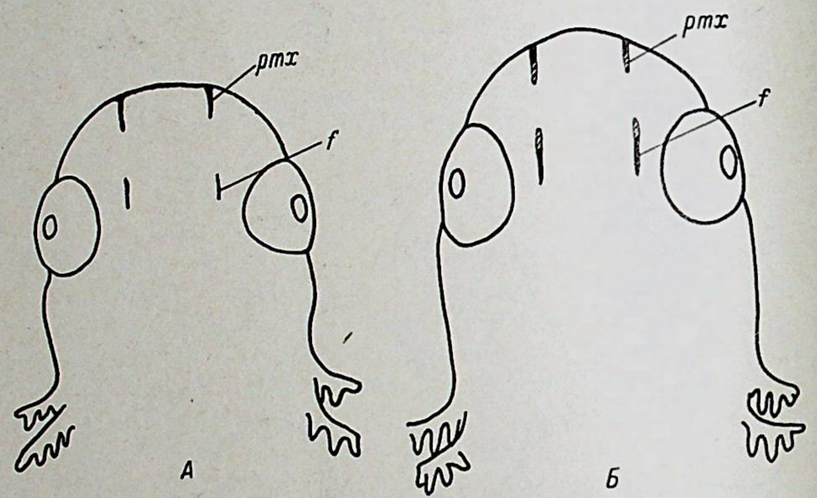


Рис. 23. Развитие костей крыши черепа у личинок *Pleurodeles waltlii*.

А — длина личинки 13.5 мм (стадия 38); *Б* — дорсальная сторона черепа личинки длиной 14 мм, которой сделана инъекция ализарина на стадии 38. Кость, окрасившаяся на стадии 38, обозначена *черным*, зона прироста кости между стадиями 38 и 41 обозначена *штриховкой*.

У личинок стадии 42 (длиной 14—15 мм) осуществляется соединение всех трех костей. Как видно на рисунке 24, *Б*, в хрящевом черепе *P. waltlii* боковые стенки черепа, особенно в переднем отделе, очень низкие. У *R. sibiricus*, в связи с ранним образованием columna ethmoidalis и укреплением ее на трабекулярном гребне, последний достигает значительной высоты в переднем отделе, тотчас за обонятельным мешком (рис. 10, *звездочка*). У *P. waltlii* на этих стадиях полностью отсутствует закладка columna ethmoidalis и та часть трабекулярного гребня, которая с ним соединялась, также не развивается. Трабекулярный гребень полого поднимается вверх.

Как лобная кость, так и восходящий отросток предчелюстной кости располагаются на оболочке мозга, волокна которой имеют явственно продольное расположение.

Только на стадии 43 у личинок *P. waltlii* латеральный край теменной кости начинает укрепляться на верхнем краю трабекулярного гребня. Лобные кости начинают укрепляться на трабекулярном гребне у личинок стадии 53 (длиной 30—32 мм), когда боковая стенка хрящевого черепа соединена с обонятельными и с ушными капсулами.

Закладка columna ethmoidalis появляется у личинок *P. waltlii* гораздо позже, чем у аксолотля, не в середине личиночного периода,

а у личинок стадии 51 (длиной 24 мм), т. е. приблизительно через полтора месяца после образования предчелюстной кости.

Возвращаясь назад, к стадии 42 развития *P. waltlii*, и прослеживая дальнейшее развитие частей крыши черепа в личиночном периоде (стадии 42—55), мы наблюдаем ту же последовательность в направлениях роста костей, что и у вышеописанных видов. Направления разрастаний

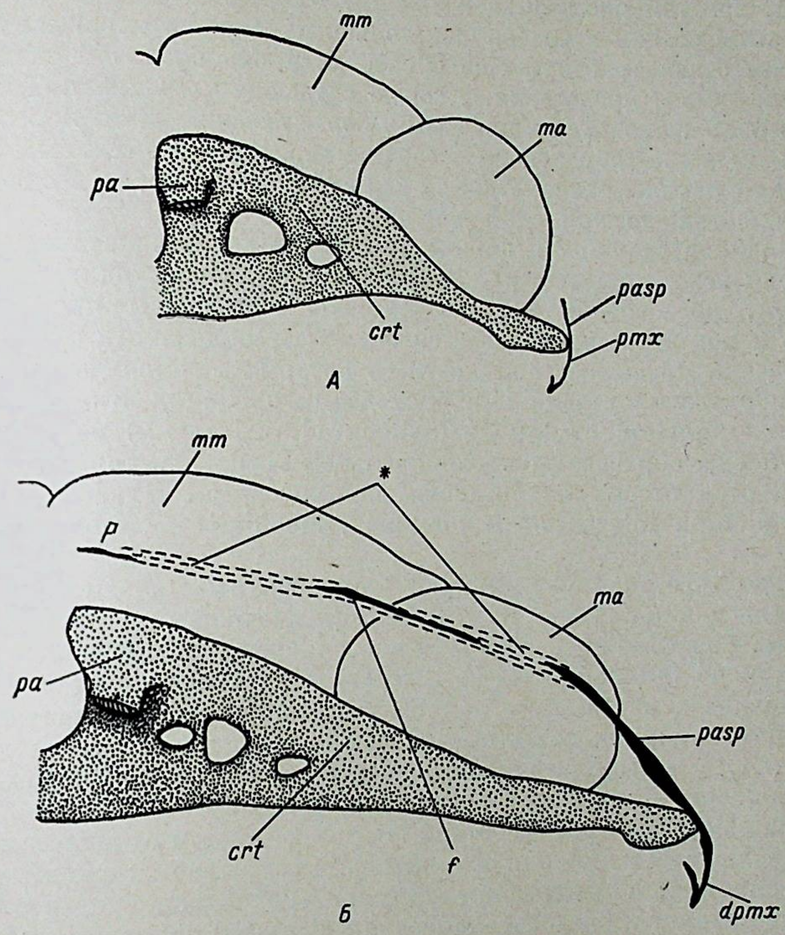


Рис. 24. Графические реконструкции по сагиттальным срезам черепа личинок *Pleurodeles waltlii*. Нёбно-квадратный хрящ удален.

А — стадия 36 (длина личинки 12 мм); *Б* — стадия 40 (длина личинки 14 мм).

теменной кости связаны с укреплением на ней туловищной и жевательной мускулатуры. В процессе развития прогрессивно увеличивается площадь швов между костями, они все сильнее находят друг на друга. На лобной кости образуется гребень, и в нишу между ним и поверхностью лобной кости входит конец восходящего отростка предчелюстной кости.

Таким образом, у *P. waltlii* наблюдается еще большая независимость в развитии предчелюстной кости и хрящевого черепа, чем у аксолотля.

Triturus cristatus karelini

Данные по развитию хрящевого черепа *T. cristatus* имеются в работах Штёра (Stöhr, 1879), Борна (Born, 1876). Две стадии развития носовой капсулы у личинок 28 и 35 мм длиной описал Хиггинс (Higgins, 1920).

Отдельные указания на развитие костей черепа имеются у Гауппа (Gaupp, 1906). Нами исследовался кавказский подвид гребенчатого тритона — *T. cristatus karelini*. Стадии развития определялись по Глюкзон (Воронцова, Лиознер, Маркелова, Пухальская, 1952).

У вылупившихся личинок *T. cristatus karelini* стадии 42 (длиной 9.7—10.5 мм) рот еще не прорвался и кишечник заполнен кишечной энтодермой, богатой желтком.

На этой стадии в трабекулах только начинается охрящевение и весь передний отдел трабекул еще образован прохондральной тканью, а их передние концы представляют собою сгущение мезенхимы. Трабекулярный гребень становится хрящевым у более поздних личинок этой стадии. Ушная капсула образована мезенхимой. Под мезенхимным передним концом трабекулы располагаются два зубных зачатка, и в одном из них уже находится тонкий слой дентина.

У личинок стадии 43 (длиной 11—12 мм) рот начинает прорываться, кишечная энтодерма еще наполнена желтком. Происходит охрящевение трабекул, но передние концы их еще образованы прохондральной тканью и под ними располагается один сформированный зуб и два зубных зачатка предчелюстной кости, в которых имеется дентин.

На протяжении стадии 44 происходит резорбция желтка в кишечнике. У ранних личинок стадии 44 (длиной 11.5—11.7 мм) передние концы трабекул еще образованы прохондральной тканью, и только у старших личинок этой стадии они становятся хрящевыми. Никаких следов закладки planum internasale и columna ethmoidalis на этой стадии еще нет.

Еще до того, как передний конец трабекулы становится хрящевым (у личинок длиной 11.5—11.7 мм), перед ним закладывается предчелюстная кость. Развитие предчелюстной кости происходит быстро. Из 14 личинок стадии 44 (длиной от 11 до 12.5 мм) у пяти личинок эта кость еще отсутствовала и на ее месте находились два-три зубных зачатка и один зуб. У двух личинок кость появилась, но зубы к ней еще не приросли (рис. 25, *А*); у четырех личинок наиболее крупный зуб — первый по времени появления — прирос к кости (рис. 25, *Б*).

Форма закладки предчелюстной кости необычна и отличается от того, что мы наблюдали у личинок других хвостатых амфибий: она имеет форму не треугольника, а поперечно вытянутой тонкой балочки (рис. 25, *А*). Она соответствует лишь основанию (pars dentalis) закладки предчелюстной кости у личинок хвостатых амфибий и полностью лишена зачатка восходящего отростка, придававшего кости характерную треугольную форму на самых ранних стадиях ее закладки. С самого начала своего возникновения вытянутая поперечно закладка предчелюстной кости растет медиально (рис. 25, *Б*), и у трех личинок этой стадии правая и левая предчелюстные кости уже сливаются между собой. На препарате черепа личинки, которой была сделана инъекция ализарина в начале стадии 44 и которая была зафиксирована через три дня, видно, как происходил процесс слияния обеих костей: после своего возникновения кость росла только медиально (рис. 25, *В*). Таким образом, у *T. cristatus*, так же как и у *Pleurodeles waltlii*, развивается костное укрепление передних концов трабекул, вместо отсутствующей planum internasale.

У личинок стадии 45 (длиной 13 мм) в кишечной энтодерме еще много желтка, хотя в переднем отделе кишки он уже резорбировался. Передние концы трабекул стали хрящевыми у всех личинок. Planum internasale и columna ethmoidalis по-прежнему отсутствуют. Трабекулярный гребень невысокий. Ушная капсула и на этой стадии в основном образована мезенхимой и охрящевение начинается только в ее латеральной области.

Количество зубов предчелюстной кости возросло до четырех-пяти на каждой стороне, но к самой кости приросло только два зуба у восьми личинок, а у двух прирос третий зуб. Обе кости слиты у всех личинок этой стадии.

У личинок стадии 46 (длиной 13.5—14 мм) в кишечной энтодерме осталось мало желтка. В строении хрящевого черепа нет отличий от предыдущей стадии. Предчелюстные кости начинают расти латерально, и к ним приросло от двух до четырех зубов на каждой стороне. У пяти из семи личинок этой стадии появляются восходящие отростки предчелюстной кости, которые растут вверх с большой быстротой: у трех личинок отростки едва выражены (рис. 25, *Г*), а у двух они уже стали почти такими же, как изображенные на рис. 25, *Д*. Columnae ethmoidales не развиты, и растущие восходящие отростки не имеют никакой опоры на черепе.

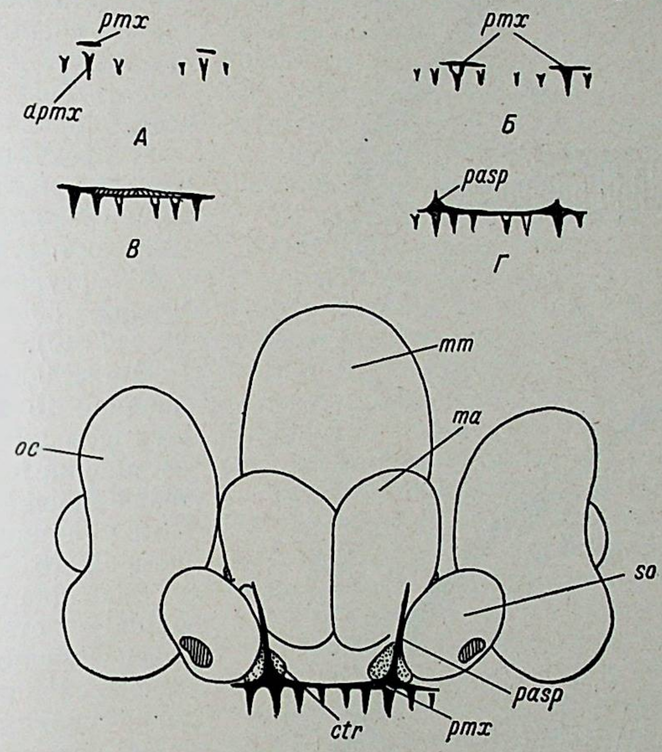


Рис. 25. Развитие предчелюстной кости у личинок *Triturus cristatus karelini*.

А, *Б* — предчелюстные кости личинок длиной 12 и 12.5 мм (стадия 44); *В* — предчелюстные кости личинки длиной 13 мм (стадия 45), которой была сделана инъекция ализарина на стадии 44 (кость, окрасившаяся на стадии 44, обозначена *черным*, зона прироста костей между стадиями 44 и 45 обозначена *штриховкой*); *Г* — предчелюстная кость личинки длиной 14 мм (стадия 46); *Д* — графическая реконструкция передней части головы личинки длиной 14 мм (стадия 47) по поперечным срезам.

У личинок стадии 47 в кишечнике не осталось желтка. У всех шести личинок этой стадии (длиной 13—14 мм) восходящие отростки предчелюстной кости длинные (рис. 25, *Д*). Впервые на этой стадии у двух личинок обнаружена закладка лобной кости. Кость имеет типичную для личинок хвостатых амфибий форму, она вытянута продольно и лежит на уровне передней трети глаза. Закладка лобной кости лежит около оболочки мозга и отстоит на значительном расстоянии от верхнего края низкого трабекулярного гребня.

На стадии 48 личинки *T. cristatus karelini* (длиной 14 мм) переходят к активному питанию. Лобные и предчелюстные кости развиты так же, как и на предыдущей стадии. На уровне заднего края глаза на мозговой оболочке лежит ранняя закладка теменной кости, типичной для личинок *Urodela* формы.

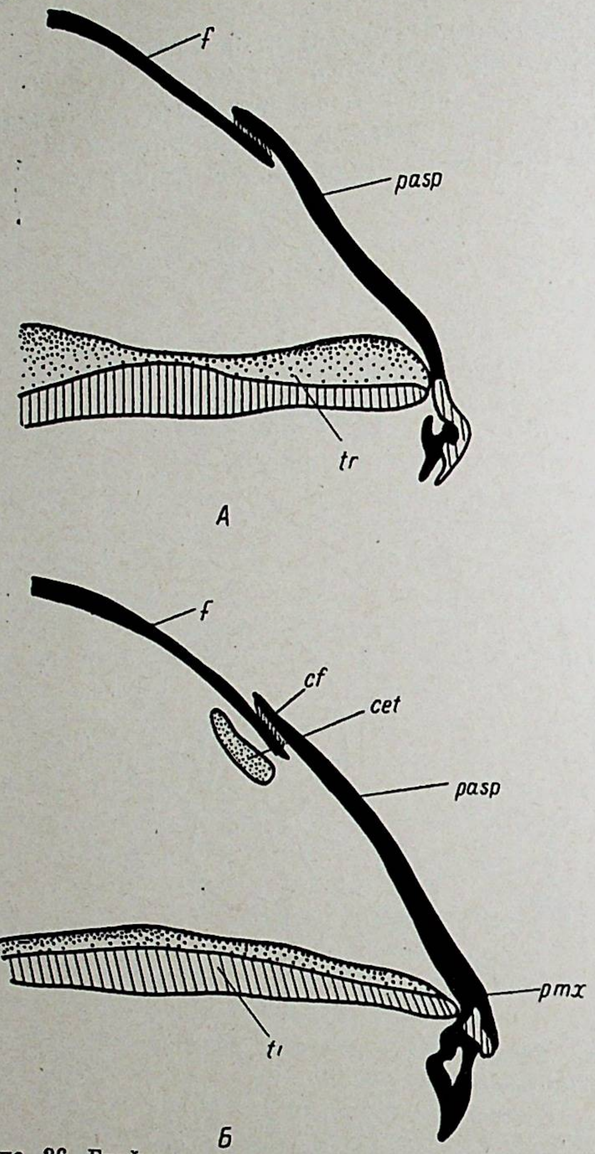


Рис. 26. Графические реконструкции передней части черепа личинок *Triturus cristatus karelini* по сагиттальным срезам.

А — личинка длиной 17 мм (стадия 51); *Б* — личинка длиной 22 мм (стадия 58).

Предчелюстная, лобная и теменная кости растут по направлению друг к другу, но интенсивное разрастание передних отделов трабекул в продольном направлении отодвигает предчелюстную кость кпереди и этим задерживает соединение ее с лобной костью. Это соединение наступает у личинок стадий 50—51 (длиной 15—17 мм).

На стадии 50 (длина личинок 15 мм) развивается мезенхимная закладка planum internasale, которая начинает охрящевевать у личинок стадии 51 (длиной 16—17 мм).

Закладка columnae ethmoidales отодвинута на конец личиночного периода. Прохондральные закладки появляются у личинок стадий 56 и 57 (длиной 19 — 21 мм) и охрящевевают у личинок стадии 58 (длиной 22 мм) (рис. 26, *Б*, *cet*). Как и у всех высших *Urodela*, закладки columnae ethmoidales появляются самостоятельными центрами охрящевения и лишь вторично соединяются с трабекулой на стадии 61 (длина личинок 29 мм), т. е. незадолго до метаморфоза.

Развитие костей крыши черепа в течение дальнейшего личиночного периода (стадии 51—63) происходит у *T. cristatus karelini* так же, как и у личинок других хвостатых амфибий. Расширяются задний и латеральный отделы теменной кости, дающие место прикреплению мускулатуры; увеличивается площадь швов, соединяющих кости.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

У кистеперых рыб предчелюстные кости были тесно связаны с этмоидным отделом эндокрания (divisio praenasalis communis), который давал им опору. Данные по развитию *Holostei* и *Brachiopterygii* показывают,

что предчелюстные кости рыб развиваются в тесной топографической связи с тем отделом хрящевого черепа, на котором они находят опору, и что процесс формирования этого отдела черепа заканчивается до появления костей.

Основание предчелюстной кости хвостатых амфибий развивается в тесной связи с хрящом этмоидного отдела черепа, гомолога divisio praenasalis communis черепа кистеперых рыб. Связь эта выражается в том, что процессы дифференцировки хряща и кости идут синхронно и что кость к тому моменту, когда к ней начинают прирастать зубы, находит опору на уже сформированном хряще. Так, у *Ranodon sibiricus* зачатки зубов появляются задолго до появления самой предчелюстной кости, но только после того, как мезенхимный передний конец трабекулы стал прохондральным, в них появляется дентин и они начинают превращаться в сформированные зубы; зачаток предчелюстной кости появляется тогда, когда передний конец трабекулы становится хрящевым. К кости начинают прирастать зубы, когда концы обеих трабекул соединяются хрящевой перемычкой и этмоидный отдел черепа превращается в единое монолитное образование, могущее дать опору костям. У рыб процессы укрепления основания предчелюстной кости на концах трабекул протекали сходно, но кость у них появлялась несколько позже — когда уже закончилось формирование этмоидного отдела хрящевого черепа.

Что же касается верхней части предчелюстной кости, то даже у наиболее примитивной формы — *R. sibiricus* — нарушена синхронность процессов дифференцировки, происходящих в этой кости и в том отделе осевого черепа, который дает ей опору: восходящий отросток предчелюстной кости начинает расти вверх, вдоль columna ethmoidalis, до ее охрящевения, когда она еще находится на мезенхимной и на прохондральной стадиях.

У аксолотля — представителя менее примитивного, чем *Hynobiidae*, семейства *Ambystomidae* — наблюдается та же последовательность в развитии этмоидного отдела черепа и основания предчелюстных костей, что и у *R. sibiricus*. Но в развитии восходящего отростка кости наблюдается уже полная независимость его от хряща передней стенки обонятельной капсулы, который появляется только на гораздо более поздних стадиях.

Еще большая независимость процессов развития предчелюстной кости и этмоидного отдела хрящевого черепа имеется у представителей высоко организованного семейства *Salamandridae* — *Pleurodeles waltlii* и *Triturus cristatus karelini*. Зубные зачатки предчелюстной кости начинают превращаться в сформированные зубы, когда передние концы трабекул еще образованы мезенхимой. Возникновение предчелюстных костей и приращение к ним зубов наблюдается в период, когда трабекулы еще не соединены поперечной перемычкой planum internasale. Отсутствие planum internasale на этой стадии компенсируется самими костями, которые, сливаясь своими основаниями, укрепляют передние концы трабекул. Что же касается восходящих отростков предчелюстных костей, то они растут вверх, не имея никакой хрящевой опоры, так как columnae ethmoidales закладываются у *Pleurodeles waltlii* только во второй половине личиночного периода, а у *Triturus cristatus karelini* — перед метаморфозом.

Следовательно, у личинок хвостатых амфибий постепенно утрачивается древняя коррелятивная связь в развитии этмоидного отдела черепа и предчелюстных костей, унаследованная от кистеперых рыб. Синхронность дифференциации хряща и кости нарушается все более, и предчелюстные кости появляются на все более ранних стадиях развития хрящевого черепа в ряду форм от *Ranodon sibiricus* до *Salamandridae*. Мы уже отмечали выше, что, какова бы ни была природа отростков предчелюстных костей у личинок рыб (*Holostei*, *Brachiopterygii*), разрастание их было

связано с увеличением площади укрепления костей на хрящевом черепе. У личинок хвостатых амфибий (за исключением *R. sibiricus*) разрастание восходящего отростка необъяснимо с этой точки зрения, так как отросток этот, стремительно растущий вверх, не имеет никакой опоры на черепе.

Лобные кости у личинок хвостатых амфибий закладываются в полной изоляции от боковых стенок хрящевого черепа, тогда как у личинок рыб они располагаются на хряще этого отдела черепа. Это кардинальное различие в развитии лобных костей личинок рыб и хвостатых амфибий относится уже к самым примитивным *Urodela* (*Hynobiidae*).

Теменные кости хвостатых амфибий также не связаны на начальных стадиях своего развития с хрящевым черепом и лишь впоследствии соединяются с боковыми стенками черепа и с ушной капсулой.

С самого начала своего появления лобные кости и теменные кости растут у личинок хвостатых амфибий вдоль дорсальной поверхности головы: лобные кости — вперед, по направлению к восходящим отросткам предчелюстных костей, а теменные кости — назад, по направлению к дорсальной туловищной мускулатуре и к хрящу ушных капсул, на котором они находят опору. Таким образом, у личинок хвостатых амфибий, в отличие от рыб, происходит разрыв связей между хрящевым черепом и развивающимися костями крыши черепа (предчелюстной, лобной, теменной).

Задаваясь вопросом о причинах, определяющих рост предчелюстных, лобных и теменных костей навстречу друг другу, мы прежде всего сталкиваемся с тем обстоятельством, что как лобные кости, так и кости, вошедшие еще у кистеперых рыб в состав восходящего отростка предчелюстных костей, являются по своему происхождению каналовыми костями, относящимися к одной — надглазничной — сенсорной линии.

Известно, что у рыб направление хода сенсорных линий определяет направление разрастания закладки связанных с ними костей — или, по крайней мере, тех отделов костей, которые вмещают в себя канал боковой линии (Devillers, 1948, 1954). Связь между костями и сенсорными линиями глубже, чем топографическое соотношение, выявленное Эллисом (Allis, 1905). Она обусловлена индуцирующим действием невромастов на остеогенез (Pehrson, 1922, 1940; Devillers, 1954). У рыб, как показали исследования Пирсона по *Amia*, закладки лобной, носовой и ростральной костей разрастаются вдоль хода наглазничной сенсорной линии, окружая ее невромасты.

Не связано ли направление роста восходящего отростка предчелюстной кости и лобной кости навстречу друг другу с тем, что они разрастаются, как и у рыб, вдоль надглазничной линии невромастов? Исследование у личинок хвостатых амфибий прохождения надглазничной линии и положения закладок костей показало, что закладка лобных костей расположена не только глубже невромастов, но и значительно медиальнее их (рис. 12). На ранних стадиях своего развития лобная кость лежит параллельно средней части надглазничной линии. Как только начинается интенсивный рост кости, т. е. сразу же после обызвествления ее первичной закладки, кость растет прямо вперед, тогда как надглазничная линия отклоняется латерально в области передней части глаза, делая изгиб (рис. 13). Спускаясь вниз на передний конец головы, надглазничная линия пересекает растущий прямо вверх восходящий отросток предчелюстной кости.

Мы не имеем возможности судить о наличии или об отсутствии индуктивного влияния невромастов надглазничной линии на формирование этих костей. Но направление роста каналовых по происхождению костей крыши черепа у личинок хвостатых амфибий не совпадает с ходом сенсорного канала, как это было характерно для личинок рыб; по-видимому,

направление роста этих костей у хвостатых амфибий подчинено влиянию какого-то другого фактора.

Выше было показано, что у личинок хвостатых амфибий происходит процесс постепенного разрыва коррелятивной зависимости, существовавшей у личинок рыб в развитии покровных костей крыши черепа и хрящевого черепа. Этот процесс выражается в том, что нарушается синхронность процессов дифференцировки хряща и покровных костей, и в том, что хрящ постепенно теряет значение опорного образования для развивающихся костей.

И в то же время закладки лобных и теменных костей и предчелюстной кости растут со стремительной быстротой навстречу друг другу. На протяжении короткого времени они достигают друг друга своими концами, соединяясь между собою коллагеновыми волокнами. Задний конец восходящего отростка предчелюстной кости налегает на передний конец лобной кости, которая, в свою очередь, находит на теменную кость. Устанавливается цепь костей, по которой происходит передача давления от зубов на предчелюстную кость и далее — через ее восходящий отросток на лобную и на теменную кости. Так у личинок хвостатых амфибий устанавливается укрепление предчелюстной кости на покровных костях крыши черепа. Возникает новая — по сравнению с тем, что мы видели у личинок рыб, — коррелятивная система костей, объединенных функцией проведения давления от челюсти на крышу черепа. Таким образом, направление роста предчелюстной кости (ее восходящего отростка), лобной и теменной костей обусловлено вхождением этих костей в единую функциональную систему.

Становление этой системы у личинок хвостатых амфибий совпадает с началом активного питания. На первых порах личинки питаются мелким планктоном и зубная система не играет еще большой роли в удержании добычи. Но на протяжении нескольких дней после начала питания личинки система костей, укрепляющих челюсти, уже полностью формируется. На этой стадии кости еще очень тонкие и количество зубов, приросших к предчелюстной кости, невелико, но тем не менее вся цепь костей уже способна к функционированию. В течение дальнейшего периода личиночного развития, продолжающегося обычно два-три месяца, постепенно прогрессирует система укрепления предчелюстной кости: количество зубов на челюсти увеличивается, они располагаются в два ряда, восходящий отросток кости сильно утолщается и дальше заходит на лобную кость. У высших *Urodela* в области переднего конца лобной кости образуется желоб с боковым выступом, в который вкладывается задний конец восходящего отростка. Площадь налегания лобной кости на теменную кость также сильно увеличивается. У хвостатых амфибий, в связи с небольшой толщиной их пластинчатых костей, швы в крыше черепа весьма примитивны — кости налегают одна на другую, будучи соединены между собою коллагеновыми волокнами, амортизирующими силу давления. Обонятельная капсула развивается у высших амфибий с большим опозданием. Columnae ethmoidales появляются у них, когда система предчелюстной, лобной и теменной костей давно уже полностью сформирована. Они играют некоторую роль в поддержке места соединения предчелюстной и лобной костей. С развивающейся затем передней стенкой и крышей обонятельной капсулы также соединяется предчелюстная кость. Хрящ обонятельной капсулы даже у взрослых животных настолько тонок и слабо развит по сравнению с толщиной облегающего его костного покрытия, что он, видимо, не играет значительной роли в укреплении кости. После метаморфоза у хвостатых амфибий (включая и *Hynobiidae*) происходит значительная редукция хряща, в особенности в крыше обонятельной капсулы (Регель, 1964, 1968).

Все строение костей крыши черепа приспособлено к функции передачи давления. Методом щелевых линий Беннингофа (Benninghoff, 1925; Лебедкина, 1964а, 1964б) изучались структура костей крыши черепа и расположение в них волокон, проходящих, как известно, в направлении действия на кость максимальной нагрузки. Щелевые линии, собирающиеся от основания предчелюстной кости, переходят на восходящий отросток и далее на лобную и теменную кости и расходятся на окостенениях ушного отдела черепа (рис. 27).

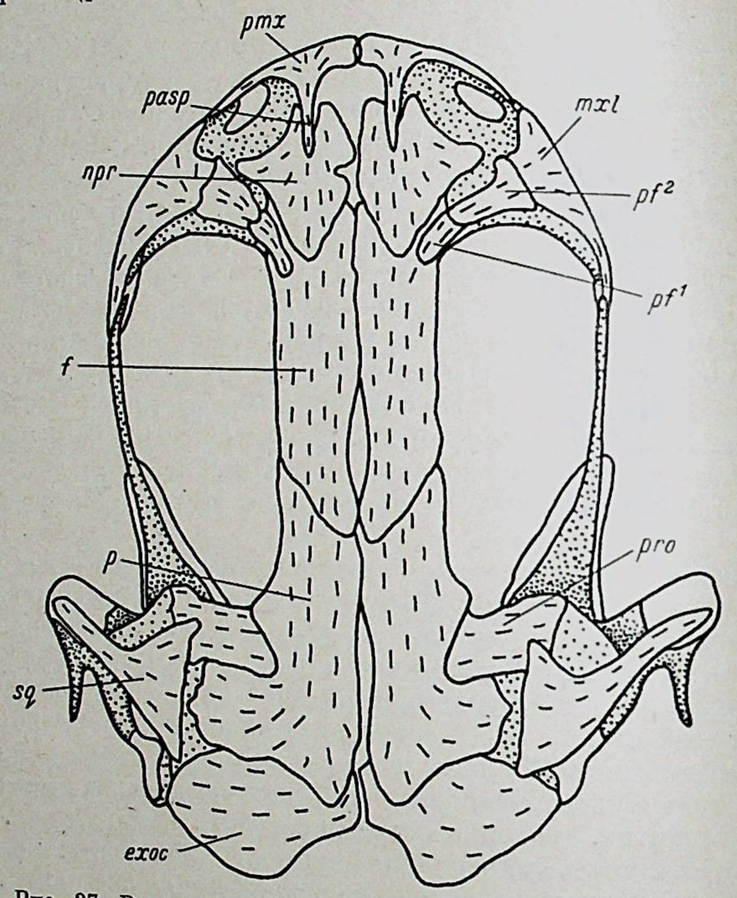


Рис. 27. Расположение щелевых линий на костях крыши черепа взрослого *Ranodon sibiricus* длиной 145 мм.

В период метаморфоза у хвостатых амфибий развивается челюстная кость, которая, так же как и предчелюстная кость, оказывается укрепленной на крыше черепа посредством одной или двух промежуточных костей (lacrymale, praefrontale), задняя из которых налегает на лобную кость. Образуется система костей, связанных функцией передачи давления от челюстной кости на крышу черепа (Лебедкина, 1964а).

Так устанавливается система укрепления челюстных костей, характерная не только для хвостатых амфибий, но и для высших классов наземных позвоночных — рептилий, птиц, млекопитающих. Особенно детально изучена архитектоника черепа млекопитающих. Исследование характера соединения костей и их формы (Marinelli, 1929, 1933), а также изучение структуры компактного и губчатого вещества костей черепа (Benninghoff, 1925; Brunke, 1929; Bluntschli, 1926; Henckel, 1930, Лебедкина, 1957, и др.) показали пути расхождения жевательного давления от зоны челюстных костей по костям черепа. От предчелюстной кости давление через ее восходящий отросток передается на лобную кость, проходит по ней и далее затухает, расходясь по костям теменной области.

Пути прохождения жевательного давления в костях черепа млекопитающих были подтверждены и экспериментальными работами (Wetzel, 1925).

У наземных позвоночных характер укрепления челюстных костей на черепе варьирует — это касается системы укрепления верхнечелюстной кости. Но общее для всех наземных позвоночных — соединение покровных костей черепа с челюстными костями и передача давления от челюстных костей на кости крыши черепа.

У кистеперых рыб предчелюстные кости располагались в передней части эндокрания, тесно соединяясь с хрящом или с замещающим окостенением этого отдела черепа. Ранее отмечалась уже большая вариабильность числа и формы покровных костей, располагавшихся между предчелюстными и лобными костями у кистеперых рыб. Нижние элементы носовых и ростральных серий могли прирастать к верхнему краю предчелюстных костей; в других случаях, как например у латимерии (Millot et Anthony, 1958), между этими костями находился значительный промежуток и они (каждая в отдельности) укреплялись на хряще эндокрания. Возможно, что подобное уменьшение площади укрепления предчелюстных костей на хряще связано у латимерии с относительно слабым развитием у нее предчелюстных костей. Независимо от того, однако, происходило ли слияние предчелюстных костей с другими покровными костями, основой для них и опорой оставался массивный эндокраний. И срастание предчелюстных костей с выше лежащими покровными костями у некоторых кистеперых рыб, как и у других рыб, влекло за собою только увеличение площади укрепления предчелюстных костей на эндокрании. Наличие у латимерии широкого промежутка между краем предчелюстных костей и выше лежащими ростральными костями также подчеркивает то, что у кистеперых рыб еще не сложилась система передачи давления от предчелюстных костей на покровные кости крыши черепа поверх эндокрания.

Какие же факты могут служить нам основанием для решения вопроса о том, на какой стадии филогении *Tetrapoda* могла осуществиться перестройка системы укрепления предчелюстных костей?

Ранее уже упоминалось о факте резкой стабилизации количества покровных костей в переднем отделе крыши черепа у всех наземных позвоночных, начиная от ихтиостегид. С чем же могло быть связано исчезновение (или слияние) большого количества сильно вариабильных костных элементов, располагавшихся в этой области, у *Osteolepiformes*? Ведь представители именно этой группы стоят наиболее близко к *Tetrapoda* (Шмальгаузен, 1964; Воробьева, 1962).

У амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих в переднем отделе крыши черепа число костей стабильно (предчелюстные, носовые и лобные кости). Попытки нахождения в эмбриогенезе добавочных центров окостенения или установления сложной природы этих костей были безуспешны (de Beer, 1937). Однако в развитии черепа наиболее примитивных из современных *Tetrapoda* — *Hynobiidae* — еще можно уловить следы закладки костей, исчезающих у высокоорганизованных хвостатых амфибий, и проследить причины редукции этих костей в процессе их эволюции. Так, выяснилось, что у *Hynobiidae* закладывается одна из ростральных костей (postrostrale), соединяющаяся затем с носовой костью, образуя сложную кость naso-postrostrale (Лебедкина, 1964а). По предположению Сёве-Седерберга (Säve-Söderbergh, 1935), в состав носовой кости стегоцефалов входил ростральный элемент, но никаких палеонтологических доказательств этому не было.

У метаморфизирующих *Hynobiidae* между предчелюстной и лобной костями располагается naso-postrostrale. У высших хвостатых амфибий postrostrale не закладывается, и промежуточное звено между восходя-

щим отростком предчелюстной кости и лобной костью отсутствует. Аналогичная картина наблюдается у хвостатых амфибий в системе укрепления челюстной кости (Лебедкина, 1964а): у *Hynobiidae* между восходящим отростком челюстной кости и лобной костью лежат промежуточные кости — слезная и предлобная (рис. 26); у высших хвостатых амфибий эти промежуточные звенья постепенно выпадают, и у *Desmognathus* челюстная кость непосредственно налегает на лобную кость.

Интересно отметить, что в случае экспериментального удаления слезной кости у *R. sibiricus* восходящий отросток челюстной кости заполнял промежуток и дорастал до лобной кости, налегая на нее (Медведева, 1959).

Эти данные свидетельствуют о том, что у хвостатых амфибий на пути от более примитивных к высокоорганизованным формам продолжается процесс уменьшения количества покровных костей в передней части крыши черепа. Анализ причин этой редукции костей показывает, что редуцируются промежуточные звенья в линиях передачи давления от предчелюстных и челюстных костей на крышу черепа (Лебедкина, 1964а).

Тенденция упрощения системы костей, укрепляющих предчелюстную кость в процессе эволюции хвостатых амфибий, является как бы последней стадией того процесса, который происходил у предков *Tetrapoda*, когда возникала система укрепления предчелюстных костей на крыше черепа. И можно предполагать, что именно установление новой системы укрепления предчелюстных костей и повлекло за собой уменьшение числа покровных костей, входивших в эту систему. Одни из этих костей являлись носителями каналов боковых линий, другие, как постростральные элементы, не несли определенной функции и, по выражению Вестолла (Westoll, 1943), были «вставочными костями» («anamestic bones»), заполняющими пространства на черепе. Вовлечение этих элементов крыши черепа в единую систему костей, объединенных функцией проведения давления, повлекло за собой резкую стабилизацию их взаимоотношений, формы и количества, наблюдаемую у древнейших *Tetrapoda*.

Трудно сказать, каким путем шло уменьшение звеньев в этой системе — за счет выпадения ряда костей или за счет их слияния в комплексы. По-видимому, могли иметь место оба эти процесса. Развитие предчелюстной кости сдвинуто у личинок хвостатых амфибий на ранние стадии и проходит настолько стремительно, что никаких следов сложной природы ее восходящего отростка обнаружить не удается. Контакт предчелюстной кости с лобной также устанавливается настолько быстро, что не удается уловить закладки промежуточных костей. Что касается лобной кости, то в двух случаях у личинок *R. sibiricus* были найдены два центра ее окостенения, но гомологизировать эти закладки костей с костями рыб не представляется возможным на таком недостаточном материале.

Образование системы покровных костей, передающих давление от предчелюстной кости на крышу черепа, поверх эндокрания, дало возможность редукции мощных замещающих окостенений передней стенки обонятельного отдела, существовавших у *Osteolepiformes*. Биологическое значение облегчения переднего отдела черепа очевидно. Но, по-видимому, еще большее значение могла иметь перестройка черепа именно на личиночных стадиях развития. Процесс развития предчелюстной кости в ряду хвостатых амфибий показывает, что перестройка системы укрепления предчелюстной кости, по-видимому, шла за счет ускорения образования костей относительно процессов развития хрящевого черепа. Ту же продолжающуюся тенденцию к автономизации развития костей, разрыва их связей с хрящом, унаследованных от рыб, мы наблюдаем при сравнении развития низших и высших хвостатых амфибий. Результатом этого процесса является сдвигание закладки предчелюстных костей на все более ранние стадии развития. И если у личинок рыб предчелюстные кости могут развиваться только после полного развития этмоидного отдела хрящевого черепа, а лобные кости появляются после формирования подстилающих их хрящей крыши черепа, то у личинок хвостатых амфибий предчелюстные кости развиваются задолго до того, как в обонятельном отделе черепа закончились процессы формирования, а лобные кости появляются вообще вне связи с хрящом боковых стенок черепа. Становление новой системы укрепления предчелюстных костей у личинок стегоцефалов давало возможность перехода к активному питанию на более ранних, чем у рыб, стадиях развития черепа.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьева Э. И. 1962. Ризодонтные кистеперые рыбы главного девонского поля СССР. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 94 : 1—138.

Воронцова М. А., Л. Д. Лиознер, И. В. Маркелова, Е. Ч. Пухальская. 1952. Тритон и аксолотль. Изд. «Советская наука», М. : 1—295.

Лебедкина Н. С. 1957. Морфо-функциональный анализ челюстного аппарата зайцев. Зоол. журн., XXXVI, 10 : 1539—1556.

Лебедкина Н. С. 1964а. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. *Hynobiidae*. Тр. ЗИН АН СССР, XXXIII : 75—172.

Лебедкина Н. С. 1964б. Развитие носовых костей у хвостатых амфибий. ДАН СССР, 159, 1 : 219—222.

Медведева И. М. 1959. Слезно-носовой проток и его связь с покровными костями lacrymale и septomaxillare у *Ranodon sibiricus*. ДАН СССР, 128, 2 : 425—428.

Регель Е. Д. 1964. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с нёбно-квадратным хрящом у *Hynobius keyserlingii*. Тр. ЗИН АН СССР, XXXIII : 34—74.

Регель Е. Д. 1968. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у *Ranodon sibiricus* (*Hynobiidae*, *Amphibia*). Настоящий сборник : 5—85.

Шмальгаузен И. И. 1950. О гомологизации костей крыши черепа рыб и наземных позвоночных. Зоол. журн., XXIX, 2 : 176—186.

Шмальгаузен И. И. 1957. Биологические основы возникновения наземных позвоночных. Изв. АН СССР, сер. биол., I : 3—30.

Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М. : 1—270.

Allis E. Ph. 1905. The latero-sensory canals and related bones in fishes. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., 21 : 401—502.

Allis E. Ph. 1922. The cranial anatomy of *Polypterus etc.* J. Anat., 56 : 189—294.

Beer G. R., de. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford.

Benninghoff A. 1925. Spaltlinien am Knochen, eine Methode zur Ermittelung der Architektur der Platten Knochen. Anat. Anz., Ergänzungsheft, 60 : 189—206.

Bluntschli H. 1926. Rückwirkungen des Kieferapparates auf den Gesamtschädel. Ztschr. f. zahnärtzliche Orthopedie, 3 : 12—24.

Born G. 1876. Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jb., 2 : 576—643.

Brunke J. 1929. Ein Beitrag zur Struktur der Knochenkompacta bei Quadrupeden. Morph. Jb., 61 : 558—588.

Daget J. 1950. Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. Mém. Inst. Tr. d'Afrique Noire, 11 : 9—178.

Devillers Ch. 1948. Le role système sensoriel cèphalique dans l'edification du crane dermique des poissons. Symposium sur l'architecture cranienne. Section V. Soussection a : 290—293.

Devillers Ch. 1954. Problémes d'origine et d'homologie des constituans du crane dermique. Colloque du CNRS «Problèmes actuels de Paleontologie», Paris : 17—25.

Edgeworth T. H. 1925. On the autostylism of Dipnoi and Amphibia. J. Anat., 59 : 225—265.

Eyal-Ciladi, Hefzibah and Nira Zinberg. 1964. The development of the Chondrocranium of *Pleurodeles Waltlii*. J., Morph., 114, 3 : 527—547.

Gallien L., Durocher M. 1957. Table chronologique du développement chez *Pleurodeles waltlii*. Michah. Bull. biol. France et Belgique, 911, 2 : 97—114.

Gaupp E. 1906. Die Entwicklung des Kopfskeletts. Hertwig' Handb. Entwicklungslehre, 3 : 573—875.

Gregory W. K. 1935. «Williston's law» relating to the evolution of skull bones in the vertebrata. Amer. J. Phys. Anthropol., 20, 2 : 123—152.

Henckel K. 1931. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Structur der Knochenkompacta nach der Spaltlinienmethode. Morph. Jb., 66 : 22—46.

Higgins M. 1920. The nasal organs in Amphibia. Illinois, Biol., 6, 1 : 7—90.
Jarvik E. 1942. On the sctructure of the snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes in general. Uppsala, Zool. Bidrag, 21 : 235—675.
Jarvik E. 1944. On the dermal bones, sensory canals and pitlines of the skull in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with some remarks on *E. saevesoederberghii*. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., s'er. 3, 21, 1—48.
Jarvik E. 1948. On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 25, 1 : 295.
Jarvik E. 1966. Remarks on the structure of the snout in Megalichthys and certain other rhipidistid crossopterygians. Ark. f. Zool., Kungl. Sv. Vet. Akad., 19, 2 : 41—98.
Marinelli W. 1929. Grundriss einer funktionellen Analyse des Tetrapodenschädels. Paleobiologica, II : 128—141.
Marinelli W. 1933. Die funktionelle Bedeutung der Postorbitalspange bei Giraffe und Pferd. Biologica Generalis, 9 : 201—222.
Millot J. et J. Anthony. 1958. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. T. I. Squelette, muscles et formation de soutien. Centre Nat. rech. scient. Paris.
Parker W. 1882. On the structure and development of the skull in Urodeles. Trans. Zool. Soc., London, 11 : 171—214.
Pehrson T. 1922. Some points in the cranial development of teleostomian fishes. Acta Zool., 3 : 1—63.
Pehrson T. 1940. The development of dermal bones in the skull of *Amia calva*. Acta Zool., 21 : 1—50.
Pehrson T. 1947. Some new interpretations of the skull in *Polypterus*. Acta Zool., 28 : 399—455.
Parsons T. S., E. E. Williams. 1963. The relationships of the modern amphibia. A re-examination. Quart. Rev. of Biol., 38, 1 : 25—53.
Romer A. S. 1937. The braincase of carboniferous crossoptarygian *Megalichthys nitidus*. Bull. Museum Comp. Zool., 82 : 1—73.
Säve-Söderbergh G. 1932. Preliminary note on Devonian Stegocephalians from East Creenland. Medd. am. Crønl., 94, 7 : 1—105.
Säve-Söderbergh G. 1935. On the dermal bones of the head in labyrinthodont Stegocephalians and primitive reptilia with special reference to Eotriassic Stegocephalians from East Greenland. Medd. am. Grønl., 98, 3 : 1—211.
Stöhr Ph. 1879. Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Z. Wiss. Zool., 33 : 477.
Terry R. J. 1906. The nasal skeleton of *Amblystoma punctatum*. Trans. Acad. Sci., St. Louis, 16, 5 : 95—124.
Westoll T. S. 1943. The origine of tetrapods. Biol. Rev., 18 : 78—98.
Westoll T. S. 1944. The *Haplolepidae*, a new family of late carboniferous bony fishes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 83, 1 : 1—121.
Wetzel G. 1925. Versuche und Beobachtungen zur Schädelstatik. Zeitschr. Anat., 76.

А. С. Северцов

ЭВОЛЮЦИЯ ГИОБРАНХИАЛЬНОГО АППАРАТА ЛИЧИНОК ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

A. S. Sewertzoff

THE EVOLUTIN OF HYOBRANCHIAL APPARATUS OF THE URODELA'S LARVAE

ВВЕДЕНИЕ

У личинок хвостатых амфибий (*Urodela*) (живущих, так же как и рыбы, в воде) жаберные дуги лишены дыхательной функции, так как не несут жаберных лепестков, которые в виде наружных жабер вынесены за пределы гиобранхиального аппарата. Однако жаберные щели, через которые у рыб проходит вода, омывая дыхательный эпителий, сохраняются и у личинок *Urodela*. Как и у рыб, у них существует подвижность гиобранхиального аппарата. Возникает вопрос: какова основная функция гиобранхиального аппарата личинок *Urodela*?

Ротоглоточная полость рыб несет две функции: дыхания и захватывания пищи.

М. М. Воскобойников (1928а, 1928б; 1932) и его ученики П. П. Балабай (1928) и К. Татарко (1939) провели широкое эволюционное исследование гиобранхиального аппарата рыб и механизма их жаберного дыхания.

М. М. Воскобойников различал два типа дыхания рыб: дыхание по принципу нагнетательного насоса и дыхание по принципу разрежающего насоса. При дыхании по типу нагнетательного насоса происходит сжатие ротоглоточной полости, и вода выталкивается через жаберные щели наружу, отдавая при этом свой кислород. При действии разрежающего насоса, анатомически характеризующегося наличием двух полостей, разделенных жаберными дугами и решеткой жаберных лепестков, ротоглоточная и особенно наружная жаберная (ограниченная жаберной крышкой) полости не сжимаются, а наоборот — активно расширяются, давление в них падает, и вода просасывается через жаберные щели. Нагнетательный насос более примитивен, и М. М. Воскобойников показал, что на пути эволюции жаберного аппарата от акуловых рыб к костистым идет смена нагнетательного насоса разрежающим, хотя элементы последнего встречаются уже у акуловых рыб. Преобладающее развитие разрежающего насоса объясняется тем, что его действие не требует закрывания рта во время дыхательных движений, так как жаберная крышка и оперкулярная мембрана образуют изолированную от внешней среды наружную жаберную полость, которая одна может обеспечить просасывание воды через жаберную решетку. Этот путь эволюции привел к образованию разрежающего насоса оперкулярного типа.

Однако на примере костных ганоидов М. М. Воскобойников показал второй путь эволюции разрежающего насоса, связанный с покровными

костями дна ротовой полости и образованием «югулярного» дыхательного аппарата, действующего главным образом за счет гулярных (по современной терминологии) пластинок. При этом основная часть воды проходит через вентральную часть жаберных щелей (Шмальгаузен, 1964) и вентральную часть наружной жаберной полости.

Разрежающий насос как оперкулярного, так и гулярного типа основан на передаче действия вентральной спинальной мускулатуры с гиоидной дуги на кости жаберной крышки и гулярные пластинки. М. М. Воскобойников показал, что гулярный тип дыхания был свойствен и кистеперым рыбам. И. И. Шмальгаузен (1960, 1964) установил наличие у кистеперых рыб особого типа «затаенного дыхания», не связанного с открыванием рта и основанного на действии m. subcephalicus, а также на колебаниях дна ротоглоточной полости, как при гулярном дыхании. Однако И. И. Шмальгаузен считает, что вода именно нагнеталась в жаберный аппарат под давлением, т. е. у предков амфибий — *Crossopterygii*, — по-видимому, сосуществовали нагнетательный и разрежающий насосы жаберного дыхания. Нагнетание воды в жаберные щели осуществлялось, по И. И. Шмальгаузену, действием вентральных поперечных мышц.

Благодаря работам школы М. М. Воскобойникова по дыханию рыб и работам И. И. Шмальгаузена по проблеме происхождения наземных позвоночных эволюция гиобранхиального аппарата рыб как органа дыхания, действующего как единое функциональное целое, оказалась исследованной очень полно. Роль этого аппарата в захватывании пищи у рыб исследована значительно меньше.

Бёкер (Böker, 1935—1937) показал, что возможны два способа захватывания рыбами пищи: 1) втягивание добычи с током воды, при широком открывании рта и расширении глоточной полости (тип питания сома: в расширенной ротовой полости создается пониженное относительно наружной среды давление, и добыча втягивается в рот током воды, выравнивающим это давление); 2) активное захватывание добычи челюстями (тип питания саргана, щуки). Однако, по моим наблюдениям, даже мальки щук пользуются движением расширения ротоглоточной полости для втягивания добычи в рот.

Кроме исследований Бёкера, можно указать на детальную работу Кирхгоф (Kirchhoff, 1958), где подробно исследован гиобранхиальный аппарат *Clupea harengus* в связи с функциями дыхания и захватывания пищи и показано, что сельдь захватывает добычу с током воды, причем действие подъязычного аппарата таково же, как и при дыхании, и осуществляется главным образом в результате сокращения вентральной спинальной мускулатуры.

В работах А. П. Андрияшева (1941, 1944, 1946) показана роль жаберных дуг и глоточных зубов в захватывании пищи различными костистыми рыбами, значение потока воды при захватывании добычи, исследованы движения, осуществляемые жаберными дугами при этом акте (1941, 1946), но не изучена работа мышц и механизм действия гиобранхиального аппарата. В статье Е. Ф. Еремеевой (1951) также исследуется только значение глоточных зубов *Cyprinidae*. Г. А. Гиммельрейх (1963) показал роль вентральной спинальной мускулатуры в расширении ротоглоточной полости осетровых и значение этого движения для захватывания пищи. И. И. Шмальгаузен (1960, 1964а) реконструировал биологию *Rhipidistia* и их способ охоты.

Работ, выясняющих эволюцию гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* как единого целого в связи с функцией, мне обнаружить не удалось. В то же время такое исследование должно быть интересным по двум причинам.

1) Изучение эволюции гиобранхиального аппарата личинок хвостатых амфибий (в плане происхождения наземных позвоночных) может дать материал, наиболее пригодный для выяснения происхождения этой системы у *Urodela*. С тех пор как предки *Tetrapoda* впервые покинули воду, взрослые амфибии все больше и больше приспосабливались к наземно-воздушной среде обитания, личинки же их продолжают жить в воде.

2) Исследование гиобранхиального аппарата как единого целого в связи с функцией может пролить свет не только на его происхождение, но и на те процессы, которые привели к образованию подъязычно-жаберного аппарата *Urodela*.

Задача облегчается в первую очередь тем, что уже имеются литературные данные по функциональной эволюции гиобранхиального аппарата рыб (см. выше); собственно морфология и эволюция дна ротовой полости и жаберной полости и рыб и амфибий, благодаря трудам многих морфологов (ссылки на работы см. в морфологическом описании), известны очень хорошо, и гомология большинства элементов не вызывает сомнений. Очень ценно также сделанное недавно Ярвиком (Jarvik, 1963) подробное описание гиобранхиального скелета и реконструкций мускулатуры некоторых *Rhipidistia*.

При проведении предлагаемого исследования перед автором стояли следующие задачи: 1) выяснить, какую функцию несет гиобранхиальный аппарат личинок хвостатых амфибий; 2) как осуществляется эта функция, т. е. как взаимодействуют скелетные образования и мышцы гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* как функционального целого; 3) как шла эволюция гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* в связи с функцией; 4) каково происхождение механизма действия этого аппарата.

Под гиобранхиальным или подъязычно-жаберным аппаратом здесь понимается весь комплекс морфологических образований, занимающих область от гиоидной до четвертой жаберной дуги включительно, и все связанные с этими дугами мышцы.

Для выявления некоторых гомологий изучались не только функционирующие стадии, на которых производилось исследование механизма действия гиобранхиального аппарата, но и ранние эмбриональные стадии.

Наряду с истинными личинками форм, приобретающих половозрелость после метаморфоза, здесь рассматриваются и неотеничные формы, так как они сохраняют в течение всей жизни личиночные приспособления к водной среде обитания, хотя и приобретают половозрелость без метаморфоза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование морфологии гиобранхиального аппарата личинок хвостатых амфибий проводилось на сериях фронтальных, сагиттальных и иногда поперечных микроскопических срезов толщиной 10 и 15 мк (фиксация жидкостью Буэна, окраска гемакальцием и борным кармином с докраской по Маллори), а также при помощи препаровки под бинокулярной лупой крупных личинок, фиксированных 10%-м формалином.

Рисунки и графические реконструкции делались с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и Эдингера.

На крупных аксолотлях для выяснения действия каждой отдельной мышцы производилось раздражение ее постоянным током от индукционной катушки. Эта методика не очень удобна, так как при одновременном раздражении нескольких мышц в результате иррадиации наступает общее тетаническое сокращение всей гиобранхиальной мускулатуры. Поэтому действие того или иного комплекса мышц устанавливалось окончательно только при наблюдениях за живыми личинками.

Для выяснения движений дна ротовой полости производились многочисленные наблюдения за питанием живых личинок как в природе, так и (преимущественно) в аквариумах. Кроме того, была проведена рапид-киносъемка (96 кадров/в сек.) захватывания пищи аксолотлем.

Изучены представители девяти видов (четырех семейств) отряда *Urodela*.

I. Сем. HYNOBIIDAE

1) *Ranodon sibiricus.*
Тотальная препаровка двух фиксированных личинок длиной 70 мм и 75 мм.
Серии микросрезов личинок длиной 11—12 мм, 12.5 мм, 13—13.5 мм (2 серии), 13.8—14 мм, 14 мм, 14.5 мм, 15 мм, 17 мм, 17.5 мм, 19 мм, 23 мм, 24.5 мм, 27 мм (2 серии), 28 мм, 29 мм.
Наблюдения за живыми личинками.
2) *Hynobius keyserlingii.*
Серии микросрезов личинок длиной 6.8—7.3 мм, 8—8.5 мм, 9—9.5 мм. 10—10.5 мм, 11 мм, 12 мм, 12.5 мм (2 серии), 12.5—13 мм, 13 мм, 13.5 мм, 14 мм, 17 мм.

II. Сем. SALAMANDRIDAE [1]

3) *Triturus cristatus karelini.*
Серии микросрезов личинок длиной 6.5 мм—ст. 30; 7 мм — ст. 31; 7.5 мм — ст. 32; 8.3 мм — ст. 33; 8.5 мм — ст. 33; 8.7—8.8 мм — ст. 33; 9 мм — ст. 35; 9.7 мм — ст. 38; 10 мм — ст. 38; 12 мм — ст. 43; 11 мм — ст. 44; 12.5 мм — ст. 44; 13 мм — ст. 45; 13.5 мм — ст. 46; 14 мм — ст. 47; 15 мм — ст. 50; 17 мм — ст. 51; 19 мм — ст. 52; 22 мм — ст. 58; 27 мм — ст. 60.
Наблюдения за живыми личинками.
4) *Triturus vulgaris.*
Серии микросрезов личинок длиной 6.5 мм — ст. 35; 6.5—7 мм — ст. 35; 8 мм — ст. 37; 8.5 мм — ст. 41; 8.5—9 мм — ст. 44; 15—16 мм — ст. 58.
5) *Pleurodeles waltlii.*
Серии микросрезов личинок длиной 5.5 мм — ст. 29; 5.5—6.2 мм, 6.5—6.7 мм — ст. 30; 7 мм — ст. 31; 8—8.2 мм — ст. 32; 9.7—10.2 мм — ст. 34; 9.8—10 мм — ст. 34; 9.7—10.5 мм — ст. 35.
6) *Salamandra maculosa.*
Тотальная препаровка двух фиксированных личинок длиной 29 мм и 30 мм.
Серия микросрезов личинки длиной 35 мм.
Наблюдения за живыми личинками.

III. Сем. AMBYSTOMIDAE

7) *Siredon sp.*
Тотальная препаровка семи фиксированных животных длиной от 80 до 250 мм.
Тотальная препаровка десяти обездвиженных не фиксированных аксолотлей и исследование действия мышц при раздражении постоянным током.
Серии микросрезов личинок длиной 11.5—12 мм, 15.5—17 мм.
Наблюдения за живыми личинками, киносъемка.

IV. Сем. PROTEIDAE

8) *Proteus anguineus.*
Тотальная препаровка двух фиксированных животных длиной 192 и 250 мм.
Наблюдения за живыми животными.
9) *Necturus sp.*
Две серии микросрезов личинок длиной 12 мм.
Кроме того, исследованы серии поперечных срезов личинки *Protopterus* 12.5 мм длиной и сагиттальных срезов личинок *Neoceratodus* длиной 9 мм и 16 мм.
В тексте и на рисунках приняты следующие условные обозначения:

гк — просвет головной кишки
br I, II, III, IV — жаберные дуги
c — сердце
cb I, II, III, IV — ceratobranchialia
ch — ceratohyale
che — m. ceratohyoideus ext.
cm — меккелев хрящ, нижняя челюсть
co — копула
comt — comissurae terminales
ct — cartilago triangularis
dm — m. depressor mandibulae
gh — m. geniohyoideus
h — hyale
hb I, II, III — hypobranchialia
hh — hypohyale
iha — m. interhyoideus ant.
ihp — m. interhyoideus post.
iha+ihp — единая закладка m. m. interhyoidei ant. et post.
ima — m. intermandibularis ant.
imp — m. intermandibularis post.
ima+imp — единая закладка m. m. intermandibulares ant. et post.
l — первичный язык
n V—XI — головные нервы
jp — juncturae proximales
sao — m. subarcualis obl.
sar I, IV — m. m. subarcuales recti
sth — m. sternohyoideus
tv — m. transversus vent.
uh — urohyale

[1] Стадии (ст.) развития личинок рода *Triturus* определялись по таблицам нормального развития *Triturus vulgaris* Глезнера (Gläesner, 1925), включая стадию 38, и по таблицам нормального развития *T. vulgaris* и *T. cristatus* Глюкзон (Glücksohn, 1931), начиная со стадии 41. Стадии развития *Pleurodeles waltlii* даны по Гальену и Дюроше (Gallien et Durochet, 1957).

ЗАХВАТЫВАНИЕ ПИЩИ ЛИЧИНКАМИ URODELA

Ротоглоточная полость личинок *Urodela* представляет собой горизонтальную щель с плоской крышей и вогнутым дном. Спереди она ограничена челюстями. Позади челюстей слизистая дна ротовой полости опускается, и в этой выемке лежит первичный язык — соединительнотканный вырост дна ротовой полости, в основании которого находятся передняя часть копулы и гиоид. Позади первичного языка дно ротовой полости расположено на уровне языка, а затем несколько приподнимается, переходя в широкий складчатый пищевод (рис. 1). По бокам задняя часть глотки прорезана четырьмя (у протея тремя) парами жаберных щелей — узких отверстий, перекрытых жаберными тычинками. Жаберные тычинки направлены поперек просвета щели и образуют на ceratobranchialia II и III два ряда по краям дуги и по одному ряду на ceratobranchialia I и IV. Тычинки с двух противоположных сторон щели расположены, как пальцы сцепленных рук, их зубчики чередуются. Вся мускулатура прикрепляется к гиобранхиальному скелету с наружной вентральной стороны, а к дорсальной внутренней его стороне непосредственно прилегает слизистая ротовой полости. С наружной стороны ceratobranchialia расположены серповидные жаберные перегородки: их четыре — на всех жаберных дугах. Внутри перегородок проходят жаберные сосуды и мышцы наружных жабер. Сами наружные жабры представляют собой выросты жаберных перегородок на уровне дорсальных концов ceratobranchialia. Обычно их три с каждой стороны, на трех первых жаберных перегородках (Шмальгаузен, 1954, 1955б). Добыча, попавшая в ротовую полость, проходит от челюсти над первичным языком в глотку, а вода уходит в сторону через жаберные щели.

Все личинки *Urodela* — хищники. Способ охоты заключается в подстерегании и схватывании проплывающей мимо добычи, обычно зоопланктона. Захватывание добычи осуществляется путем втягивания ее в рот вместе с током воды. Аксолотль длиной в 19—20 мм втягивает циклопа величиной 1—2 мм с расстояния 2—3 мм от конца морды, т. е. относительно крупная добыча захватывается дистантно. Непосредственное схватывание челюстями происходит только в том случае, когда добыча столь велика, что не помещается в ротовой полости. Втягивание добычи осуществляется при открывании рта опусканием дна ротовой полости. При этом давление в ротовой полости падает и добыча из наружной среды вместе с током воды попадает в рот. Во время открывания рта жаберные щели закрываются жаберными перегородками. Когда добыча оказывается внутри ротовой полости, челюсти закрываются и открываются жаберные щели, через которые удаляется излишняя вода, попавшая в рот вместе с добычей. Удаление воды идет медленнее, чем ее втягивание. По данным рапидкиносъемки, время (среднее по трем отснятым полностью схватываниям), затрачиваемое аксолотлем длиной 150 мм на втягивание добычи (личинки *Chironomus*) в рот, составляет около 0.5 сек. На удаление воды из ротовой полости затрачивается 1 ± 0.2 сек.

Добыча попадает из ротовой полости в пищевод вместе с остатками воды при повторном закрывании жаберных щелей. Если схваченная добыча настолько крупна, что не помещается в ротовой полости, она при закрывании рта схватывается челюстями. Вода в этом случае выталкивается и через жаберные щели и через рот. Затем происходят повторные втягивающие движения, пока добыча не оказывается целиком проглоченной. Часто можно видеть молодых аксолотлей, у которых один конец личинки *Chironomus* торчит изо рта, а другой просвечивает через стенку брюшной полости.

Для заглатывания добыча должна быть ориентирована вдоль длинной оси тела. Ориентировка добычи достигается током воды, движениями головы, положением тела относительно добычи в момент ее схватывания. Если «мотыль» схвачен так, что он попал в угол рта, или если мотыль

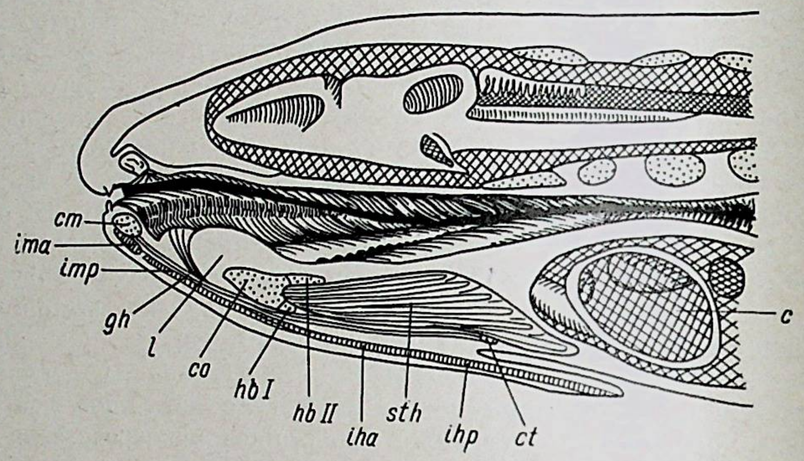


Рис. 1. Сагиттальный разрез через голову личинки *Ranodon sibiricus* длиной 75 мм.

изогнулся, часто можно видеть резкий взмах головой и передней частью тела по горизонтали в ту сторону, с которой застрял (или куда изогнулся) мотыль. Рот при этом приоткрывается. Сопротивление воды сдвигает мотыля к средней линии тела или в какой-то мере заставляет его выпрямиться. В этот момент и происходит повторное втягивание. Если же все-таки ориентация неудачна, первичный язык прижимает добычу к нёбу, после чего втягивание повторяется. При этом ток воды ориентирует положение добычи.

Опускание и поднимание дна ротовой полости определяется движениями гиобранхиального аппарата. Специальных дыхательных движений дна ротовой полости для смены воды вокруг наружных жабер не происходит. В то же время поток воды, выпускаемый из ротовой полости через жаберные щели при захватывании пищи, возможно, способствует движению воды вокруг них. Кроме того, наружные жабры личинок *Urodela* совершают самостоятельные движения, независимые от гиобранхиального аппарата.

Таким образом, гиобранхиальный аппарат личинок хвостатых амфибий является органом захватывания добычи.

Процесс захватывания добычи можно разделить на четыре этапа:

1) втягивание добычи в рот при опускании дна ротовой полости;
2) удаление излишней воды из ротовой полости;
3) фиксация положения добычи при неудачной ее ориентировке для повторного втягивания (необязательный этап);
4) транспортировка добычи внутри ротовой полости к пищеводу.

Прежде чем перейти к описанию механизма захватывания пищи личинками *Urodela*, необходимо описать те анатомические структуры, которые ответственны за него, т. е. анатомию подъязычно-жаберной области.

ГИОБРАНХИАЛЬНЫЙ АППАРАТ ЛИЧИНОК URODELA

Скелет

Подъязычно-жаберный скелет личинок *Urodela* состоит из парных гиоидной и четырех (или трех) жаберных дуг и непарного базального элемента — копулы. Гиоид и две первые жаберные дуги делятся на hypo- и cerato-элементы.

Как и у рыб (Edgeworth, 1935), гиобранхиальный скелет амфибий закладывается как единое целое (дуги не расчленены на отдельные элементы) (Edgeworth, 1923б; Aoyama, 1930; Fox, 1954, 1959). Расчленение наступает значительно позднее, а иногда в некоторых дугах и совсем не наступает. По данным Фокса (Fox, 1954), у *Cryptobranchus japonicus* (личинка длиной 26 мм) есть граница только между cerato- и hypobranchialia I и II жаберных дуг, в то время как гиоидная дуга остается еще не расчлененной. Эджворт (Edgeworth, 1923б) указывал, что у личинок *Cryptobranchus* длиной 15 мм в гиобранхиальном скелете нет никаких границ.

Подробно процесс расчленения жаберных дуг на отделы у *Cryptobranchus* описан Аоямой (Aoyama, 1930). На стадии длиной 25 мм появляется соединение копулы с гиоидной дугой посредством соединительной ткани; сама гиоидная дуга еще не расчленена на hypo- и ceratohyale. I и II жаберные дуги начали делиться на hypo- и cerato-элементы; появляется граница между hypobranchiale II и копулой. У личинки длиной 28 мм появляются границы между hypo- и ceratohyale и между hypobranchiale I и копулой; к ceratobranchiale II прикрепляются объединившиеся ранее ceratobranchialia III и IV. Процесс расчленения первично (эмбрионально) непрерывных дуг Аояма характеризует как врастание в хрящ веретеновидных соединительнотканных клеток, обозначающих границу между хрящевыми элементами. Соединения между сериально гомологичными жаберными дугами (I и II, II и III, III и IV), названные Фукудой (Fucuda, 1928) juncturae proximales, имеют, по Аояма, такой же вид, что и соединения между элементами одной дуги, — зажатые между хрящами соединительнотканные клетки.

У *Hynobiidae*, по данным, собранным Фоксом (Fox, 1959), разделение гиоидной и бранхиальных дуг на отдельные элементы происходит не одновременно у разных видов. У *Hynobius nebulosus* гиоидная дуга делится на hypo- и cerato-элементы у личинки длиной 19 мм (Tsusaki, 1922), а hypo- и ceratobranchialia различимы как отдельные элементы еще при длине 11.5 мм. У *H. leechii* разделение гиоидной дуги происходит, видимо, у личинок длиной более 17 мм (Matumoto, 1932), хотя жаберные дуги на этой стадии уже имеют два отдела (делятся у личинки длиной 13 мм).

По моим наблюдениям, у личинок амфибий расчленение дуг на элементы наступает уже после полного их охрящевения, причем наблюдаются большие индивидуальные вариации в сроках расчленения. Так, у личинки *Ranodon sibiricus* длиной 17.5 мм уже хорошо развиты все junctu-rae proximales, I и II жаберные дуги разделены на hypo- и cerato-элементы. В то же время hypohyale и ceratohyale не разделены. Копула четко отделена от гиоида, а границы между копулой и жаберными дугами нет. У личинки этого вида длиной 23 мм появляются границы лишь между

hyo- и ceratohyale и между hypobranchialia и копулой, причем граница между hypobranchiale II и копулой выражена лучше, чем между hypobranchiale I и копулой. В то же время у более старших личинок, длиной 24.5 мм и 27 мм, нет границы между hyo- и ceratohyale, а все остальные границы выражены. Однако у еще более старшей личинки, длиной 28 мм, мне не удалось обнаружить границу не только между hyo- и ceratohyale, но и между hypobranchiale I и копулой. А у личинки длиной 29 мм обе эти границы есть, но выражены слабо.

У личинки *Triturus cristatus* длиной 14 мм (47 стадия) уже есть граница между hyo- и ceratobranchialia и есть все juncturae proximales (сочленения между отделами жаберных дуг развиты еще плохо). На стадии 50 (личинка длиной 15 мм) границы между hyo- и ceratobranchialia развиты уже хорошо, но других границ (не считая юнктур) нет. На стадии 51 (длина личинки 17 мм) появляется граница между hypobranchiale II и копулой, на стадии 52 (длина личинки 19 мм) — между hypobranchiale I и копулой. На стадии 58 (личинка длиной 22 мм) нет границы между hypohyale и ceratohyale и нет границы между копулой и hypobranchialia I и II. На стадии 60 (личинка длиной 27 мм) появляется граница между hyo- и ceratohyale. У этой личинки есть граница между hypobranchiale II и копулой, но нет границы между hypobranchiale I и копулой.

У личинки *Hynobius keyserlingii* длиной 13 мм отсутствует только граница между hypohyale и ceratohyale. Эту границу мне удалось обнаружить у личинки длиной 17 мм. Приведенные наблюдения соответствуют данным Матумото (Matumoto, 1932) по *H. leechii*.

У личинки аксолотля длиной 17 мм все границы между элементами жаберных дуг и гиоида и все юнктуры между жаберными дугами хорошо развиты. У личинки *Triturus vulgaris* длиной 7 мм (стадия 35) есть границы между hyo- и ceratobranchialia и юнктуры между жаберными дугами, у личинки длиной 9 мм (стадия 44) развивается сочленение между гиоидной дугой и копулой, а у личинки длиной 15 мм (стадия 58) есть все элементы — гиоидная дуга разделилась на hyo- и ceratohyale, а жаберные дуги отделились от копулы.

Таким образом, можно с достаточной уверенностью сказать, что разделение жаберных дуг на отделы у личинок *Urodela* идет приблизительно в такой последовательности: прежде всего появляются границы между cerato- и hypobranchialia и juncturae proximales, затем — граница между hyale и копулой, затем гиоидная дуга делится на hyo- и ceratohyale, а жаберные дуги отделяются от копулы; однако строгой стадийной последовательности в образовании границ обнаружить не удается, что видно на более полных сериях *T. cristatus* и *Ranodon sibiricus*.

У всех описываемых здесь видов развитие мезенхимных закладок жаберных дуг начинается из центров, которые соответствуют будущим hyo- и cerato-элементам, так что уже на ранних стадиях можно определить, к какому отделу принадлежит тот или иной участок дуги. Когда дуги уже полностью охрящевели, никаких границ между их отделами еще не наблюдается, только позднее начинается образование этих границ. У личинок *Urodela* это происходит в соответствии с описанием Аоямы (Aoyama, 1930) для *Cryptobranchus japonicus*: мезенхимные клетки внедряются с периферии в непрерывный хрящ, разделяя его.

На задних (дорсальных) концах жаберных дуг личинок *Urodela* появляются так называемые comissurae terminales — небольшие хрящевые выросты, направленные от предыдущей дуги к последующей и связывающие концы их в единое целое. Фокс (Fox, 1959) отмечает наличие comissurae terminales у личинок *Hynobius nebulosus* (самая молодая из исследованных им личинок — 11.5 мм длиной). У *Cryptobranchus japonicus* Фокс (Fox, 1954) на рисунке, изображающем личинку длиной 26 мм, показывает вырост на заднем конце I жаберной дуги, направленный каудально и напоминающий начало образования комиссуры; на более поздних стадиях он не показывает наличия комиссур. Эджворт (Edgeworth, 1923б) не указывает этих образований у молодых личинок *Cryptobranchidae*. Он пишет, что у личинки *C. japonicus* длиной 37 мм дорсальные концы ceratobranchialia объединены связками. Однако у *Hynobius nebulosus* (личинка длиной 30 мм), по его данным, дорсальные концы жаберных дуг непрерывно слиты. У *Pleurodeles waltlii* появление комиссур отмечено для личинок длиной больше 10 мм (Eyal-Giladi, Hefzibach a. Nira Zinberg, 1964).

Процесс появления и охрящевения comissurae terminales для ряда описываемых видов иллюстрирует табл. 1.

Таблица 1

Стадии	*Ranodon sibiricus*	*Hynobius keyserlingii*	*Triturus cristatus*	*Pleurodeles waltlii*
Закладка	14.5 мм	12.5—13 мм	9.7 мм (стадия 38)	9.8—10 мм (стадия 34)
Охрящевение . . .	19 мм	13 мм	11 мм (стадия 44)	9.7—10.5 мм (стадия 35)

У аксолотля длиной 17 мм все комиссуры хрящевые. У *Proteus anguineus* они не развиваются, хотя у *Necturus* есть (Edgeworth, 1935; Stadtmüller, 1936). Comissurae terminales всегда закладываются после того, как дорсальные концы жаберных дуг охрящевевают, так что комиссуры всегда моложе жаберных дуг. Затем, когда и они охрящевевают, различить границы между всеми этими образованиями невозможно.

У активно питающихся, достаточно развитых личинок *Urodela* гиоидная дуга состоит из двух отделов: ceratohyale и hypohyale (рис. 2). Между ними лежат два слоя перихондрия с сильно сплющенными клетками. Один слой принадлежит ceratohyale, а другой — hypohyale. Кроме того, снаружи оба эти хрящевых элемента покрыты как оболочкой слоем соединительной ткани, которая отчасти внедряется между ними (рис. 3). Так же построены и все остальные неподвижные сочленения хрящей гиобранхиального скелета. На заднем конце ceratohyale расположен треугольный выступ для прикрепления мышц. От него отходят две связки — ligamentum hyoquadratum и lig. hyomandibulare. Lig. hyoquadratum отходит от нижнего (переднего) угла треугольного выступа ceratohyale. Она идет почти прямо вверх (отклоняясь ростально) и прикрепляется на quadratum. Lig. hyomandibulare идет вперед и слегка вентрально от верхнего (заднего) угла треугольного выступа ceratohyale, перекрещивается с lig. hyoquadratum и прикрепляется на заднем конце меккелева хряща, позади челюстного сустава. Как отмечали Бер (de Beer, 1937), Фокс (Fox, 1965) и ряд других авторов, дорсальный конец lig. hyoquadratum может охрящевевать. И. И. Шмальгаузен (1956а) гомологизировал lig. hyoquadratum со stilohyale рыб.

У *Proteus anguineus* есть две дополнительные связки, дублирующие lig. hyomandibulare и прикрепляющиеся там же, где и последняя. В то же время у протея нет перекреста lig. hyoquadratum и lig. hyomandibulare: lig. hyoquadratum начинается дорсальнее места отхождения lig. hyomandibulare.

Передний конец гиоида у всех личинок хвостатых амфибий соединен с копулой так, что возможна некоторая подвижность этих элементов относительно друг друга. Это единственное подвижное сочленение в гиобранхиальном скелете личинок *Urodela*.

Медиальные концы hypohyalia округлы и только соприкасаются с таким же округлым передним концом копулы (рис. 3). Сочленение одето мощной соединительнотканной муфтой, дающей возможность копуле и гиоидной дуге вращаться относительно друг друга вокруг горизонтальной оси, которую можно провести через это сочленение. Гиоидная дуга у большинства исследованных видов варьирует очень незначительно. У *Ranodon sibiricus* и *Hynobius keyserlingii* hypohyale относительно чуть короче и толще, чем у аксолотля. У *Salamandra maculosa* оно относительно чуть толще, чем у перечисленных видов; это отмечал и Дрюнер (Drüner, 1901—1904).

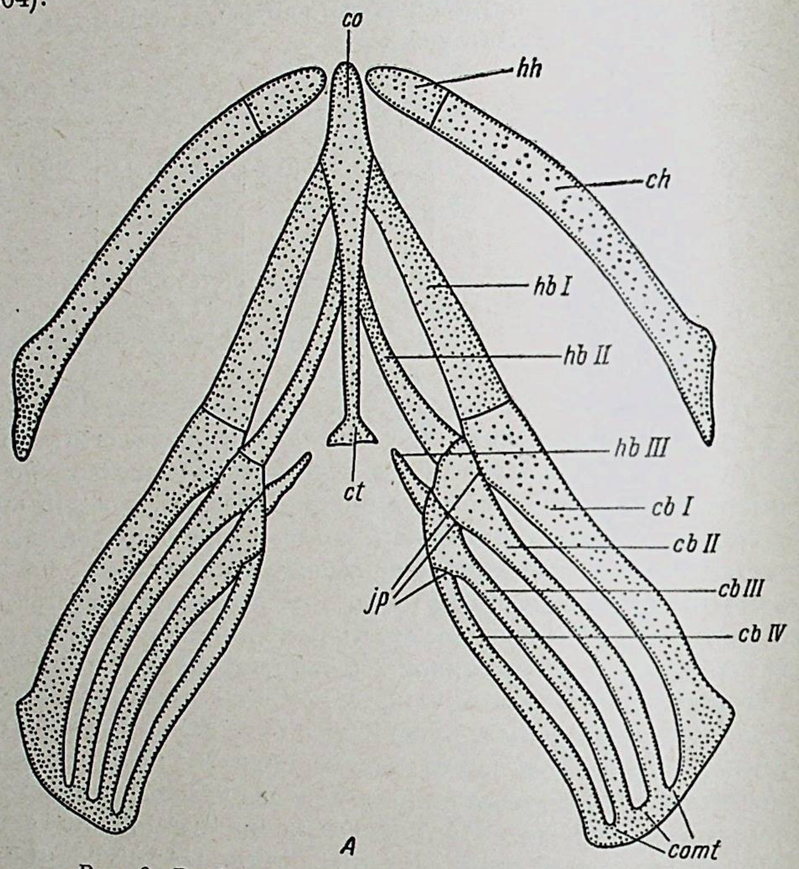
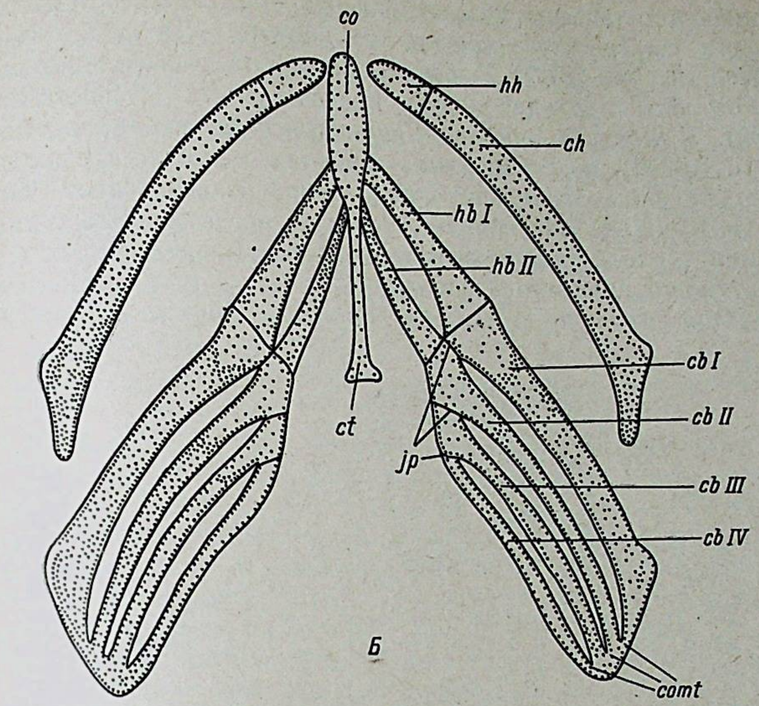
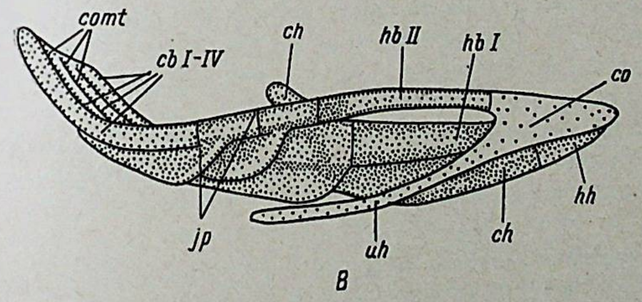


Рис. 2. Гиобранхиальный скелет личинок *Urodela*.
А — Ranodon sibiricus, вид с вентральной стороны.

Значительно уклоняется от вышеописанного строения гиоидная дуга *Proteus anguineus* (рис. 2, *Г*). Она не расчленена на hypo- и cerato-элементы, поэтому ее лучше называть hyale. Соответственно более вытянутой форме головы hyale протея направлено более рострально. Оно несколько сплющено в дорсовентральном направлении, гребень на его дорсальном конце не имеет ярко выраженной треугольной формы — он более низкий и округлый. Передние концы hyalia выступают ростральнее копулы. Они округлы и к копуле прилегают только латеральной стороной этой округлости. Соединительнотканная муфта, объединяющая передние концы hyalia и копулы, очень плотная.

Кроме формы, гиоидная дуга *P. anguineus* отличается от гиоидной дуги вышеописанных форм тем, что она окостеневает. Впервые это было описано Видерсгеймом (Wiedersheim, 1877). Окостенение охватывает только диафиз hyale, эпифизы остаются хрящевыми. Вообще для гиобранхиального скелета взрослых неотеничных форм, как правило, характерно наличие окостенений, по происхождению замещающих (Stadtmüller,





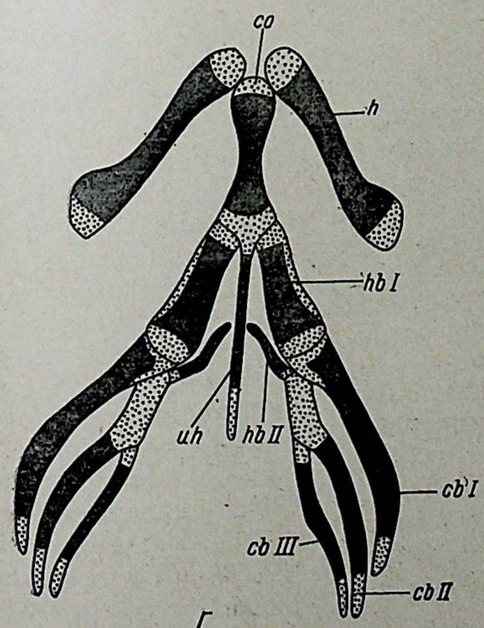


Рис. 2 *(продолжение)*.

Б — аксолотль, вид с вентральной стороны; *В* — *Salamandra maculosa*, вид сбоку, с медиальной стороны (копула разрезана вдоль); *Г* — *Proteus anguineus*, вид с вентральной стороны.

1936), причем окостеневают только диафизы, эпифизы остаются хрящевыми. Окостенение ceratohyale описано у *Necturus* (Drüner, 1901—1904), *Siren* (Wiedersheim, 1877). У *Amphiuma* вдоль ceratohyale с медиовентральной стороны проходит узкая костная лента (Wiedersheim, 1877; Hay, 1890). У молодых личинок *Cryptobranchidae* гиоид не окостеневает (Edgeworth, 1923б), но у взрослых, даже тех, у которых еще не исчезла полностью ни одна жаберная дуга, также окостеневает ceratohyale (Drüner, 1901—1904; Wiedersheim, 1877; Edgeworth, 1923б, 1935).

Гиоидная дуга у личинок неотеничных форм варьирует гораздо сильнее, чем у личинок метаморфизирующих видов. Ранние стадии развития *Cryptobranchus japonicus* и *C. alleghaniensis* (Edgeworth, 1923б) очень

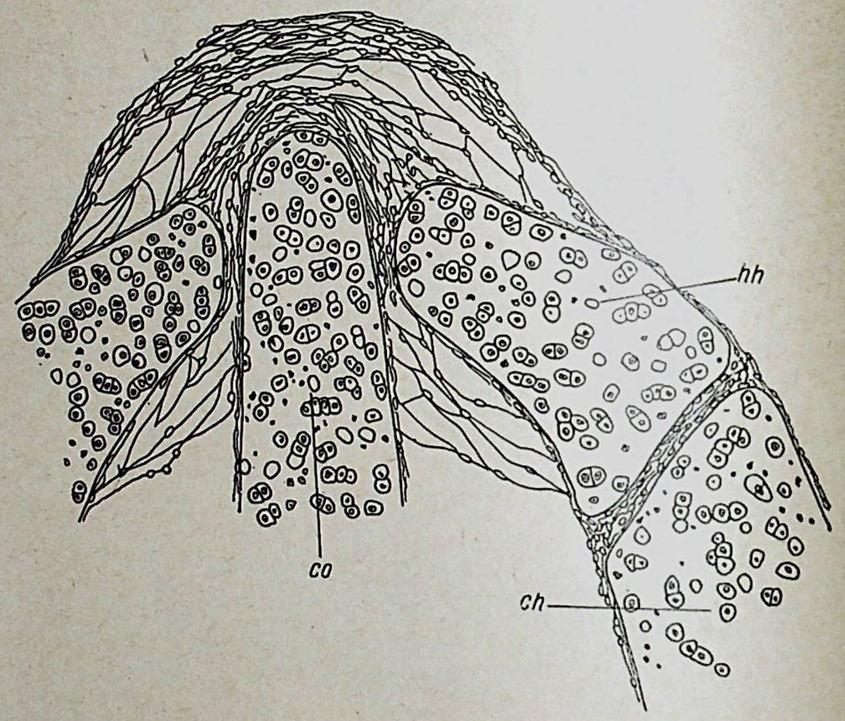


Рис. 3. Сочленение копулы с hypohyalia и hypohyale с ceratohyale у личинки *Salamandra maculosa* длиной 35 мм. Фронтальный срез.

Схема.

похожи на то, что описано здесь для личинок *Hynobiidae*, *Salamandridae* и *Ambystomidae*. В то же время у взрослого *Cryptobranchus* гиоидная дуга сильно утолщается и передняя ее часть делится на ряд самостоятельных кусочков хряща (Aoyama, 1930). У *Amphiuma* на дорсальной стороне переднего конца ceratohyale развивается направленный вверх большой гребень (Wiedersheim, 1877). У *Siren lacertina* передняя (окостеневшая) часть гиоидной дуги имеет форму гантели или песочных часов, а задняя (хрящевая) изогнута, как бумеранг, рукояткой назад.

Относительно гомологии гиоидной дуги личинок *Urodela* и рыб можно сказать следующее. Дорсальные отделы ее у амфибий сравнительно с рыбами претерпели сильные изменения. Так как hyomandibulare преобразовалось в stapes, оно утратило функциональную связь с ceratohyale. Если правильна гомологизация И. И. Шмальгаузена (1956а) lig. hyoquadratum со stilohyale, — что, может быть, подтверждается охрящевением дорсальных частей связки у некоторых форм (de Beer, 1937; Fox, 1965), — то, по-видимому, у личинок *Urodela* мы имеем в гиоидной дуге полностью сохранившиеся ceratohyale и hypohyale. У *Proteus*, *Necturus* и *Siren*

гиоидная дуга не делится на hypohyale и ceratohyale; видимо, эти элементы просто не вычленяются, и поэтому гиоид этих форм соответствует hypohyale+ceratohyale тех личинок *Urodela*, у которых он делится.

При сравнении вентральной части гиоидной дуги рыб и личинок хвостатых амфибий бросается в глаза, что у целого ряда форм — *Polypterus* (Allis, 1922; de Beer, 1937), *Amia* (de Beer, 1937; Edgeworth, 1935), *Glyptolepis* из *Porolepiformes*, *Eusthenopteron* из *Osteolepiformes* (Jarvik, 1963) — hypohyale направлено либо трансверзально (*Eusthenopteron*, *Amia*), либо медиокаудально (*Polypterus*, *Glyptolepis*), т. е. оно лежит под углом к ceratohyale. В то же время у *Latimeria* (Millot et Anthony, 1958), у *Neoceratodus* (Edgeworth, 1923а, 1935; Fox, 1965) и у личинок *Urodela* hypohyalia направлены медиоростральноо и являются непосредственным продолжением ceratohyalia.

Однако на ранних стадиях развития личинок *Hynobiidae* (*Ranodon sibiricus*, 14—15 мм длиной; *Hynobius keyserlingii*, 11—12 мм длиной), когда hyalia еще мезенхиматозные или прохондральные, их передние концы, соответствующие hypohyalia более поздних стадий, лежат не медиоростральноо, как у более взрослых личинок, а медиокаудально, как у *Polypterus* (рис. 4, *Б*, *В*). Только позже, параллельно с ростом личинки и ростом копулы вперед, они поворачиваются медиальными концами вперед и принимают дефинитивное для личинок положение. У личинок тритонов такая картина не наблюдается: hyalia даже на ранних стадиях не имеют изгиба в сторону копулы.

Первая жаберная дуга, так же как и гиоидная, состоит у личинок хвостатых амфибий из двух элементов: ceratobranchiale I и hypobranchiale I (рис. 2, *А—Г*). Ceratobranchiale I расширено с обоих концов. Гребень на заднем конце очень сходен по форме с гребнем на ceratohyale; расширение переднего конца служит для сочленения с hypobranchiale I и ceratobranchiale II. Оба эти сочленения появляются рано, но никогда не развиваются настолько, чтобы hypo- и ceratobranchialia могли двигаться относительно друг друга. Hypobranchiale I обычно имеет форму вытянутого конуса, основание которого причленяется к ceratobranchiale I, а вершина — к боковой поверхности копулы около ее нижнего края. У личинок *Ranodon sibiricus* и *Hynobius keyserlingii* hypobranchiale I относительно мощнее, чем у аксолотля, и конусообразность его менее выражена. У личинок *Salamandridae* на вентральной стороне ceratobranchiale I образуется гребень. У аксолотля этот гребень выражен слабее. У *Proteus anguineus* hypobranchiale I очень мощное, значительно толще ceratobranchiale I (рис. 2, *Г*), и не сужается к переднему концу. И hypo- и ceratobranchiale I у протея окостеневают, причем окостенение захватывает только диафизы, эпифизы остаются хрящевыми. У бывшего в моем распоряжении экземпляра протея костная манжетка охватывает hypobranchiale I не полностью, оставляя свободной боковую поверхность хряща. По Видерсгейму (Wiedersheim, 1877), hypobranchiale I окостеневает полностью. Первая жаберная дуга окостеневает и у *Necturus* и у *Siren* (Stadtmüller, 1936).

Вторая жаберная дуга, так же как и первая, состоит из двух элементов: ceratobranchiale II и hypobranchiale II (рис. 2). Они у всех исследованных видов значительно тоньше и обычно несколько длиннее соответствующих элементов первой жаберной дуги. Hypobranchiale II, как правило, изогнуто дугообразно или слегка S-образно. Толщина его на всем протяжении одинакова. Прикрепляется hypobranchiale II на дорсальной стороне копулы над hypobranchiale I. Ceratobranchiale II, как правило, несет только одно расширение на переднем конце, в месте сочленения с hypobranchiale II и ceratobranchialia I и III. У личинок *Salaman-*

dridae на вентральной поверхности переднего конца ceratobranchiale II, так же как на ceratobranchiale I, развивается гребень для прикрепления мышц. У *Proteus anguineus*, в отличие от всех остальных исследованных

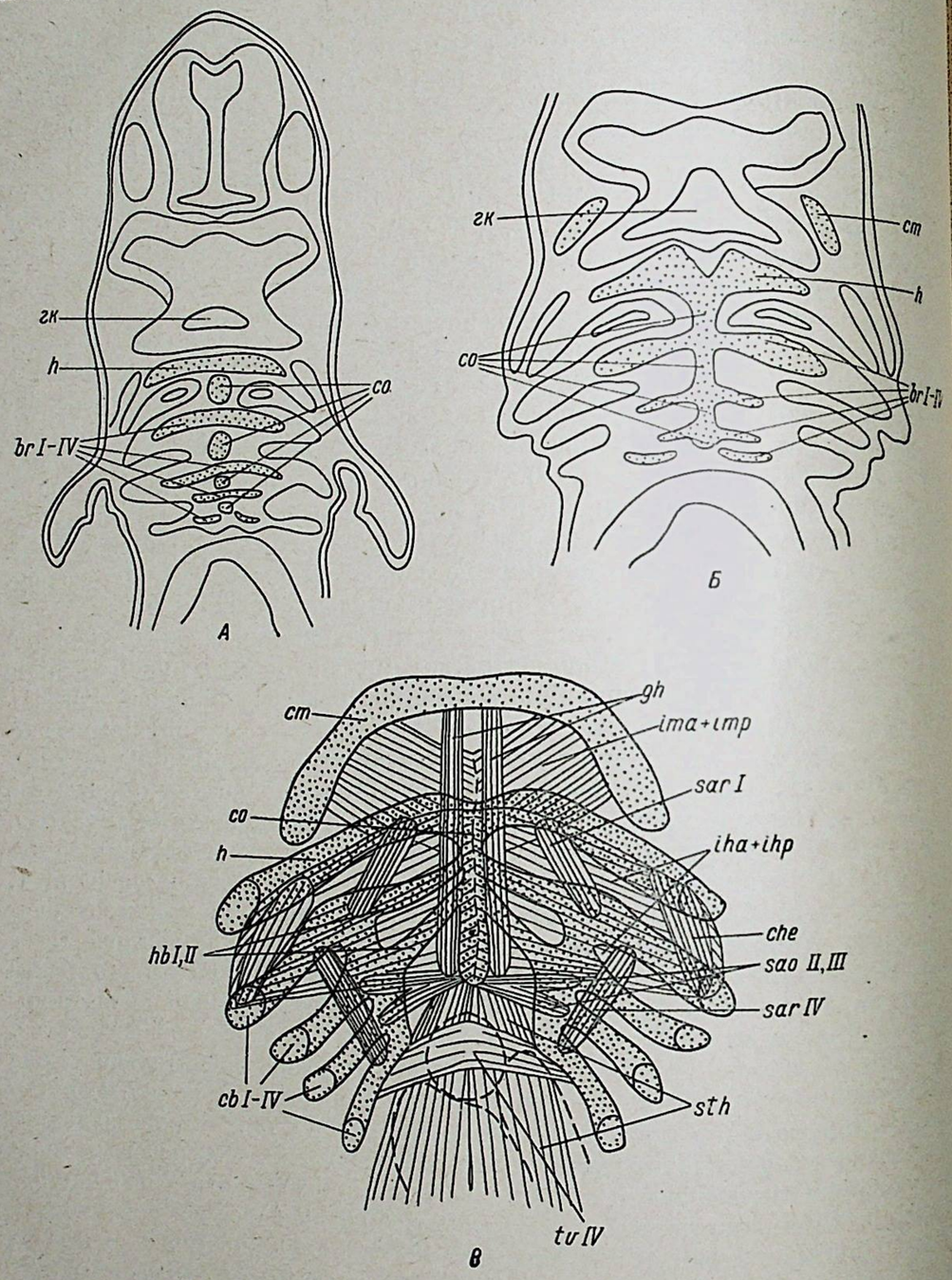


Рис. 4. Развитие гиобранхиального аппарата *Urodela*.

А — закладка бранхиомерно сегментальной копулы у личинки *Ranodon sibiricus* длиной 13 мм (фронтальный срез); *Б* — единая закладка копулы у личинки *R. sibiricus* длиной 14 мм (фронтальный срез); *В* — графическая реконструкция гиобранхиального аппарата личинки *Hynobius keyserlingii* длиной 11 мм, вид сверху (дорсальные концы гиоидной и жаберных дуг удалены).

видов, hypobranchiale II сильно редуцировано. Это тонкая, S-образно-изогнутая кость (с хрящевыми эпифизами), лежащая внутри m. sternohyoideus и не достигающая копулы. В то же время также окостеневающее ceratobranchiale II, связанное посредством juncturae proximalis с ceratobranchiale I, развито нормально.

Третья жаберная дуга обычно состоит только из ceratobranchiale III (рис. 2), которое прикрепляется на ceratobranchiale II посредством juncturae proximalis и comissurae terminalis, отсутствующей у протея. Так же как и на ceratobranchialia I и II, на переднем конце ceratobranchiale III у личинок *Salamandridae* развивается гребень. У *P. anguineus* диафиз ceratobranchiale III окостеневает, эпифизы остаются хрящевыми.

У личинок *Ranodon sibiricus* очень часто, у личинок *Hynobius keyserlingii* реже встречается рудимент hypobranchiale III. Это тонкий хрящевой стерженек, лежащий среди волокон m. sternohyoideus. Он сильно варьирует по размерам, но никогда не достигает копулы. Эджворт (Edgeworth, 1923б) обнаружил рудимент hypobranchiale III у *Cryptobranchus alleghaniensis* (личинка длиной 40 мм) и у *Hynobius nebulosus* (личинка длиной 30 мм). У этого же вида его находили Цузаки (Tsusaki, 1922; личинка длиной 13.5 мм) и Фокс (Fox, 1959; личинка длиной 17 мм). У личинки *H. leechii* этот элемент обнаружил Матумото (Matumoto, 1932), а у личинки *Onychodactylus japonicus* — Окаима (Okajima, 1909).

Очень интересно развивается hypobranchiale III у *Hynobiidae*. На ранних прохондральных стадиях закладка этого хряща у *Ranodon sibiricus* не уступает ни по размерам, ни по степени дифференцировки hypobranchialia I и II и лежит сериально, позади них. Но в ходе дальнейшего развития она постепенно отстает от первых двух hypo-элементов, так что у личинки длиной 15 мм hypobranchiale III уже не достигает копулы и клетки его хряща менее дифференцированы. У более развитых личинок относительные размеры этого элемента еще уменьшаются, хотя дифференцировка его клеток продолжается. Таким образом, рудимент hypobranchiale III образуется в результате более замедленного и не доходящего до конца развития первоначально нормальной закладки (рис. 4).

Четвертая жаберная дуга, так же как и третья, представлена у личинок *Urodela* только ceratobranchiale IV (рис. 2). Это тонкий изогнутый хрящ, прикрепляющийся к ceratobranchiale III, так же как ceratobranchiale III — ко второй жаберной дуге. У *Proteidae* четвертая жаберная дуга отсутствует полностью. Мнение Фишера (Fischer, 1901, цит. по: Stadtmüller, 1936), что у *Proteidae* редуцировалась не четвертая, а первая жаберная дуга, не выдерживает критики. У *Proteus anguineus* был обнаружен рудимент ceratobranchiale IV (Wiedersheim, 1890, цит. по: Stadtmüller, 1936). На бывших в моем распоряжении двух сериях срезов *Necturus* ясно видно, что прорываются три передние жаберные щели. Четвертый энтодермальный жаберный карман даже не достигает эктодермы. Совершенно очевидно, что у *Necturus*, а следовательно, и у *P. anguineus* не развивается именно четвертая жаберная дуга. В дополнение можно привести следующее рассуждение. У личинок *Urodela* к дорсальному (заднему) концу каждого ceratobranchiale прикрепляется сериальная m. levator arcus branchialis. Мышца, прикрепляющаяся к первой жаберной дуге, иннервируется n. IX; все остальные мышцы иннервируются n. X. Если бы редуцировалась первая дуга, все m. m. levatores arcuum branchialium иннервировались бы n. X, а этого нет.

Таким образом, у личинок хвостатых амфибий обычно есть четыре функционирующие жаберные дуги и четыре функционирующие жаберные щели (у *Proteidae* — три дуги и три щели.). Многие авторы отмечают позади них закладку пятой и даже шестой жаберных щелей (Drüner, 1901—1904, 1903; Edgeworth, 1920, 1935; Fox, 1954, 1959, 1965, и др.). Я видел закладку V энтодермального жаберного кармана у личинки *Ranodon sibiricus* длиной 11 мм (экземпляров более ранних стадий у меня не было); у *Hynobius keyserlingii* этот карман появляется у личинки

длиной 6.8 мм; у *Triturus cristatus* — у личинки длиной 6.5 мм (стадия 30); у *Pleurodeles waltlii* — у личинки длиной 6.2 мм. Пятый энтодермальный жаберный карман вначале развивается так же, как и более передние, иногда дорастает до эктодермы, но никогда не развивается в жаберную щель, не достигая, таким образом, конечной стадии своего развития. Однако с полной достоверностью можно сделать вывод, что личинки современных *Urodela* происходят от форм с пятью жаберными дугами (Stadtmüller, 1936; Fox, 1965, и др.).

Относительно гомологии элементов жаберных дуг обычно сомнений не возникает. Hypo- и ceratobranchialia личинок *Urodela* соответствуют одноименным элементам гиобранхиального скелета рыб. Однако гомология comissurae terminales неясна. Фокс (Fox, 1965) предположил, что comissurae terminales личинок *Urodela* гомологичны epibranchialia рыб. Слияние epi-элементов между собой, но не с ceratobranchialia наблюдается между epibranchialia IV и V у *Latimeria chalumnae* (Millott et Anthony, 1958). У *Polypterus*, *Amia*, *Lepidosteus* даже такого слияния нет (Holmgren u. Stensiö, 1936; Allis, 1922; de Beer, 1937). Нет его и у *Eusthenopteron* из ископаемых *Rhipidistia* (Jarvik, 1954, 1963), и у *Dipnoi* (Edgeworth, 1923a; Fox, 1965). Среди описанных личинок стегоцефалов с сохранившимися дорсальными концами ceratobranchialia (Быстров, 1938) comissurae terminales отсутствуют. Нет их и у представителей одного из самых примитивных семейств *Urodela* — *Cryptobranchidae* (Edgeworth, 1923б; Fox, 1954). Можно с уверенностью сказать, что comissurae terminales являются новоприобретением личинок амфибий и не гомологичны epibranchialia рыб. Об этом говорит и описанный выше ход развития comissurae terminales. Они закладываются после охрящевения дорсальных концов жаберных дуг. У личинок *Urodela* охрящевение жаберных дуг идет всегда в дорсовентральном направлении. Если бы комиссуры были действительно epibranchialia, они должны были бы охрящевевать раньше ceratobranchialia, а этого не происходит. Картина как раз обратная. Развитие ceratobranchialia не останавливается на формировании этих хрящей, а идет дальше, что приводит к образованию comissurae terminales.

Базальный элемент гиобранхиального скелета личинок хвостатых амфибий — копула (рис. 2) — представляет собой тонкую хрящевую палочку с утолщенной передней частью, где к ней причленяются hypohyalia и hypobranchialia. Передний конец копулы, сочленяющийся с гиоидом, как правило, округлый. В конце первой трети копулы находятся два выступа вентральной части ее боковой поверхности. Эти выступы служат для прикрепления hypobranchialia I. Над ними на дорсальной стороне копулы находится выступ с двумя поверхностями для прикрепления hypobranchialia II. У *Proteus anguineus* этого выступа нет, вся ширину боковой поверхности копулы занимает hypobranchiale I. Каудально от места прикрепления hypobranchialia копула становится значительно тоньше и слегка изгибается в вентральном направлении. Заканчивается она плоским расширением, носящим название вилочки (Богдановский, 1925) или cartilago triangularis (Drüner, 1901—1904). Это расширение сильно варьирует по форме и размерам и совершенно отсутствует у протея. У *Amphiuma means* отсутствует вся копула каудальнее hypobranchialia (Hay, 1890; Stadtmüller, 1936). У *Proteus anguineus* на копуле есть два самостоятельных окостенения: переднее, занимающее собственно копулу (к его хрящевым эпифизам причленяются hyalia и hypobranchialia I), и стебелек копулы, эпифизы которого также хрящевые.

У *Cryptobranchidae* стебелек копулы закладывается независимо от ее передней части самостоятельным хрящевым элементом (Fucuda, 1922; Аоуама, 1930; Edgeworth, 1923б; Fox, 1954). У всех исследованных мной форм стебелек копулы — postcopula (Fox, 1954) — развивается как

вырост копулы в каудальном направлении дальше места прикрепления hypobranchialia. Он образуется позже, чем собственно копула. То же самое наблюдал и Синьоре́ (Signoret, 1950) у личинки *Pleurodeles waltlii*.

По своему происхождению копула является сложным образованием. Уотсон (Watson, 1937) предположил, что у *Acanthodii* существовал ряд сегментарных бранхиомерных копул, последовательно связывавших каждую переднюю жаберную дугу с последующей. Это строение копулы наиболее примитивно и не встречается ни у ныне живущих форм, ни у ископаемых. Однако у очень многих рыб она состоит из нескольких элементов. У акул, как правило, есть деление копулы на basihyale и basibranchialia; у *Amia* есть три basibranchialia, к первому причленяется гиоид; у *Lepidosteus* — два basibranchiale; обычно имеется два basibranchiale у *Teleostei*. У *Polypterus*, *Latimeria* и *Glyptolepis* (из верхнедевонских *Porolepiformes*) копула едина, но у *Eusthenopteron* (современник *Glyptolepis* из *Osteolepiformes*) она двойная. Кроме того, у многих рыб к вентральной стороне копулы прикрепляется соединительнотканная по своему происхождению кость — urohyale (urobranchiale). Она есть у *Teleostei* (Holmgren u. Stensiö, 1936) и у *Crossopterygii* (Millot et Anthony, 1958; Jarvik, 1954, 1963).

Таким образом, копула личинок *Urodela* образовалась из разных по происхождению элементов — basibranchialia (одного или нескольких) и urohyale.

Среди амфибий urohyale как отдельный элемент у сформировавшихся личинок не встречается. Ярвик (Jarvik, 1963) гомологизирует этот элемент кистеперых рыб со стебельком копулы — postcopulae — личинок *Urodela*. Подтверждением такой гомологизации является, как мне кажется, самостоятельность закладки этого элемента у *Cryptobranchidae* и наличие двух самостоятельных окостенений копулы у *Proteidae*. С точки зрения первоначальной самостоятельности urohyale его закладка у исследованных мною амфибий как выроста basibranchiale, а не самостоятельного элемента, является, по всей вероятности, новым эволюционным приобретением. Может быть, остаток первоначальной самостоятельности urohyale можно видеть в более позднем, чем собственно копула, его образовании. О происхождении собственно копулы — basibranchiale или basihyale, как ее иногда называют, — дает возможность судить ее развитие у *Ranodon sibiricus*. У личинок длиной 13—13.5 мм мне удалось обнаружить бранхиомерно сегментальную мезенхиматозную закладку копулы (рис. 4, *А*). Это первое подтверждение выдвинутой Уотсоном (Watson, 1937) гипотезы о первоначальной бранхиомерности копулы. Очень скоро, уже у личинки длиной 14 мм, копула становится единой. У всех других исследованных здесь видов такой картины наблюдать не удалось. Копула закладывается сразу как единое целое от гиоидной до четвертой жаберной дуги. Таким образом, здесь явный пример выпадения ранних стадий развития, которое приводит к его акцелерации.

Уже у хрящевых рыб и тем более у кистеперых — предков *Urodela* — не было бранхиомерной копулы. У *Eusthenopteron*, как уже упоминалось, было два basibranchiale (Jarvik, 1963). Два basibranchiale закладывается и у *Apoda* (de Beer, 1937). Следовательно, единая копула личинок *Urodela* образовалась из двух basibranchiale (I и II) и urohyale. Наличие же бранхиомерной закладки копулы у *Ranodon sibiricus* говорит о том, что эволюция этого элемента шла по пути слияния, а не редукции бранхиомерных элементов, т. е. по пути генерализации копулы.

Подводя итоги описанию гиобранхиального скелета личинок *Urodela*, можно сказать следующее. По сравнению с известными в этом отношении ископаемыми кистеперыми рыбами гиобранхиальный скелет личинок *Urodela* имеет ряд отличий. В первую очередь, это характерная нераз-

витость сочленений между элементами дуг, благодаря чему в течение всей личиночной жизни hyo- и cerato-элементы неподвижны относительно друг друга и копулы, за исключением гиокопулярного сочленения, подвижного у всех форм. Hyo- и ceratohyalia могут вообще не разделяться (*Proteus anguineus*). И у рыб, и у личинок *Urodela* охрящевевшие дуги гиобранхиального аппарата не разделены на отделы. Затем и у рыб и у личинок хвостатых амфибий происходит образование границ между элементами. У рыб эти элементы приобретают подвижность относительно друг друга (Edgeworth, 1935; Luther u. Lubosch, 1938), тогда как у личинок хвостатых амфибий подвижность не приобретается, а развитие сочленений останавливается, не дойдя до стадии подвижности.

Кроме того, у личинок *Urodela* все ceratobranchialia оказываются неподвижно связанными друг с другом посредством comissurae terminales и juncturae proximales. По-видимому, поскольку comissurae terminales являются приобретением личинок *Urodela*, здесь мы имеем ценогенетический (эмбриоадаптивный) признак именно личинок *Urodela*, появившийся в процессе эволюции этой группы.

Таким образом, весь гиобранхиальный скелет личинок *Urodela* является провизорным, личиночным образованием и в то же время имеет адаптивный характер. Этому не противоречит наличие окостенений у неотенических форм, так как принцип сочленения дуг между собой при этом не меняется.

Если рассматривать гиобранхиальный скелет личинок Urodela с точки зрения наличия тех или иных элементов, то по сравнению с предковыми формами он сильно редуцирован. Совершенно исчезли дорсальные отделы висцеральных дуг — pharyngo- и epi-элементы, никаких остатков которых не удается найти даже в раннем онтогенезе. И. И. Шмальгаузен (1950, 1951б, 1953, 1964) связывал редукцию дорсальных элементов жаберных дуг у предков *Tetrapoda* с редукцией жаберной крышки и переходом на легочное дыхание. При этом вода должна была протекать главным образом через вентральные части жаберных щелей, омывая жаберные лепестки на ceratobranchialia. Тем самым дорсальные элементы выключались из газообмена и в результате этого редуцировались. Следовательно, отсутствие epi- и pharyngobranchialia у личинок *Urodela* является завершением процесса, начавшегося значительно раньше. Преобразование дорсальных отделов гиоидной дуги, относительно которого существует обширная литература, здесь не рассматривается.

Кроме дорсальных элементов, гиобранхиальный скелет личинок Urodela теряет и вентральные элементы, что приводит к полному исчезновению задних жаберных дуг. Считается, что у рыб и, следовательно, у личинок *Urodela* исходно было семь жаберных сегментов (Luther u.Lubosch, 1938). Обнаружение Фоксом (Fox, 1954, 1959) у личинок *Urodela* рудиментов еще более каудальных дуг привело его к заключению, что исходным числом было восемь жаберных сегментов. У большинства рыб, за редкими исключениями, существует пять жаберных дуг. Пять дуг было, по-видимому, у *Eusthenopteron* (Jarvik, 1954, 1963). У *Latimeria* их тоже пять. А у *Glyptolepis* из *Porolepiformes* их четыре (Jarvik, 1963). Для личинок современных *Urodela* характерно наличие четырех жаберных дуг и рудимента (рано исчезающей закладки) V дуги, что указывает на происхождение их от форм с пятью жаберными дугами. Однако в ряду *Urodela* редукция жаберных дуг не прекратилась, и у протея мы находим всего три жаберные дуги и соответственно три жаберные щели.

Видимо, с редукцией ceratobranchialia, приводящей к исчезновению жаберных щелей, связана и редукция hypobranchialia. Эту связь подметил для *Proteidae* Штадтмюллер (Stadtmüller, 1936). Действительно, у примитивных форм с четырьмя жаберными дугами (*Cryptobranchidae*, *Hynobiidae*) постоянно встречаются рудименты hypobranchiale III. Что касается наличия этого рудимента у более прогрессивных семейств, то мне удалось обнаружить в литературе упоминание об одном случае нахождения его у личинки *Salamandra* (Drüner, 1901—1904). Сам я таких рудиментов не наблюдал. У форм с тремя жаберными дугами есть остаток hypobranchiale II, но к копуле прикрепляется только hypobranchiale I. Естественно, уменьшение числа hypobranchialia могло происходить только при условии прикрепления жаберных дуг друг к другу, а не к базальному элементу. Нечто подобное можно видеть и у кистеперых рыб. У *Eusthenopteron*, по мнению Ярвика (Jarvik, 1963), все пять жаберных дуг прикреплялись к копуле самостоятельно. У *Latimeria* hypobranchiale V прикрепляется к hypobranchiale IV. У *Glyptolepis* же hypobranchiale IV прикрепляется не к копуле, а к hypobranchiale III, а V жаберная дуга исчезла. Таким образом, уже у кистеперых рыб задние жаберные дуги теряют связь с копулой.

Дальше всего процесс редукции hypobranchialia зашел у *Dipnoi*, где все hypobranchialia редуцированы совершенно, а копула рудиментарна или отсутствует (Edgeworth, 1923a, 1935; Fox, 1965). Однако у *Dipnoi* при полном исчезновении hyo-элементов жаберных дуг сохраняются все ceratobranchialia вплоть до V, что не позволяет сравнивать их с *Urodela* по этому признаку.

Третий признак, характеризующий изменение числа элементов гиобранхиального скелета личинок *Urodela*, — это генерализация копулы. Наличие двух basibranchiale у личинок *Apoda* и у *Eusthenopteron* говорит о том, что у предков *Urodela* этих элементов было тоже два. У *Urodela* они слились. С собственно копулой слилось и urohyale. Таким образом, копула личинок *Urodela* произошла по меньшей мере из трех разных по происхождению элементов. Наличие же бранхиомерной закладки копулы у личинок *Ranodon sibiricus* указывает на то, что первоначально, — может быть, у очень отдаленных предков, — собственно копула (без urohyale) состояла больше чем из двух, по меньшей мере из четырех basibranchialia, а также, возможно, на то, что два basibranchiale *Eusthenopteron* возникли не в результате редукции, а в результате слияния бранхиомерных basalia.

Таким образом, эволюция гиобранхиального скелета при переходе от кистеперых рыб к личинкам *Urodela* шла по пути уменьшения числа его элементов. Редукция шла в ростральном направлении и привела к последовательному исчезновению двух задних жаберных дуг и двух задних жаберных щелей.

Среди известных нам форм *Proteidae* обладают гиобранхиальным скелетом, являющимся крайним выражением направления его эволюции у личинок *Urodela*.

Мускулатура

M. intermandibularis ant. (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. intermandibularis ant. (Drüner), m. submentalis, m. submaxillaris (Hoffmann); для рыб — m. submaxillaris (Luther u. Lubosch, Allis и др.).

Иннервация осуществляется r. mandibularis n. V.

Мышца маленькая, лежит под симфизом нижней челюсти. Ее волокна, изгибаясь дугообразно, соединяют передние концы меккелевых хрящей. Функция этой мышцы, по Лютеру (Luther, 1913, 1914), заключается в том, чтобы препятствовать вращению ветвей нижней челюсти при сокращении m. adductor mandibulae. Однако, по всей вероятности, функция ее шире и состоит в укреплении подвижного и эластичного симфиза нижней челюсти личинки, что необходимо не только при сокращении m. ad-

ductor mandibulae, но и при сокращении m. geniohyoideus (см. ниже). После метаморфоза m. intermandibularis ant. редуцируется, что доказывает провизорность ее функции, связанной с укреплением симфиза. В онтогенезе мышца отщепляется от m. intermandibularis post.

M. intermandibularis ant. как самостоятельная мышца есть у всех личинок *Urodela* и у *Anura*, у *Latimeria*, *Amia*, у многих *Teleostei* (например, *Esox*), встречается у акул и у большинства скатов. В то же время ее нет у *Polypterus*, у *Chondrostei* (не выделяется как самостоятельная мышца) и у ряда других форм. По своему происхождению мышца яв-

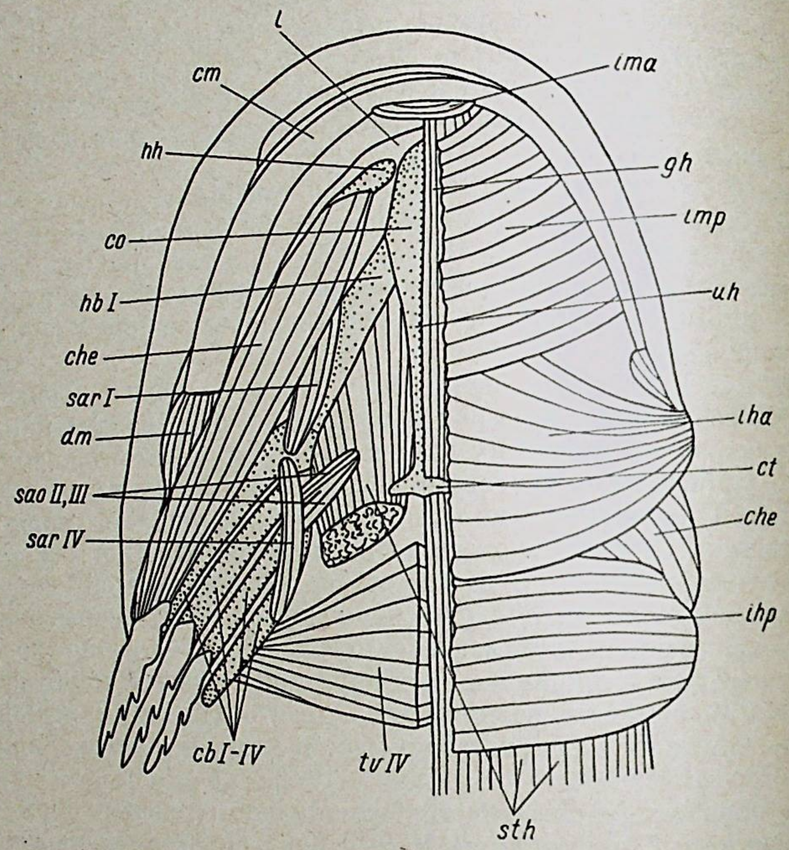


Рис. 5. Гиобранхиальный аппарат личинки *Ranodon sibiricus* длиной 70 мм. Вид с вентральной стороны. На левой стороне рисунка удалены жаберные перегородки, вентральные поперечные мышцы, m. geniohyoideus и pars superficialis m. sternohyoideus; pars profundus m. sternohyoideus обрезана.

ляется производной m. constrictor ventralis. Ярвик (Jarvik, 1963) предполагает ее наличие и у *Eusthenopteron*, и у *Glyptolepis*.

M. intermandibularis post. (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. intermandibularis post. (Drüner, Edgeworth, Luther, Fox, Шмальгаузен), m. mylohyoideus (Piatt); для рыб — m. geniohyoideus (Millot et Anthony, Allis и др.,), m. constrictor ventralis pars mandibularis (Luther u. Lubosch.).

Иннервация — r. mandibularis n. V и частично ветвями n. VII (Drüner, 1901—1904, 1903; Luther, 1913; Luther u. Lubosch, 1938), r. mandibularis n. V и анастомозом V и VII нервов (Fox, 1954, 1959).

M. intermandibularis post. начинается на внутренней стороне нижней челюсти на dentale и goniale, несколько вентральнее зубного ряда. Мышца образует широкий, тонкий, корытообразный слой, подстилающий дно ротовой полости от последней трети височного отростка нижней челюсти (*Cryptobranchus japonicus*: Edgeworth, 1923б; Fox, 1954) или от его по-

ловины (аксолотль и большинство других форм) почти до симфиза (до m. intermandibularis ant.). У аксолотля и *Necturus* (Luther u. Lubosch, 1938) этот слой достигает spleniale. Волокна мышцы всегда идут более или менее трансверзально и оканчиваются в продольном медианном соединительнотканном шве. Функция m. intermandibularis post. заключается в уплощении и поднимании дна ротовой полости (Drüner, 1901—1904; Luther, 1913; Северцов А. С., 1966).

Мышца закладывается на следующих стадиях: у *Ranodon sibiricus* — при длине личинки 13—13.5 мм; у *Hynobius keyserlingii* — 10—10.5 мм; у *Triturus cristatus* — 8.3 мм (стадия 33); у *T. vulgaris* время закладки не установлено, мышца есть у личинки длиной 8 мм (стадия 37); у *Pleurodeles waltlii* — 7 мм (стадия 31).

Эта мышца есть и у личинок, и у взрослых *Urodela* и *Anura*, у *Latimeria*, *Teleostei* (модифицирована), *Amia*, *Lepidosteus*, *Polypterus*, *Dipnoi*. У *Chondrostei* она обычно морфологически не выделяется из общего вентрального констриктора, хотя и присутствует. Обычно есть она и у акул и скатов. Происходит мышца от вентрального поверхностного констриктора.

M. interhyoideus ant. (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. interhyoideus (Drüner), m. interhyoideus ant. (Edgeworth), m. intermaxillaris post. (Wilder, Hoffmann), m. subhyoideus (Drüner), m. hyohyoideus (Шмальгаузен); для рыб — m. constrictor ventralis pars hyoideus (Luther u. Lubosch), m. hyohyoideus (Шмальгаузен), m. geniohyoideus (Millot et Anthony, Allis).

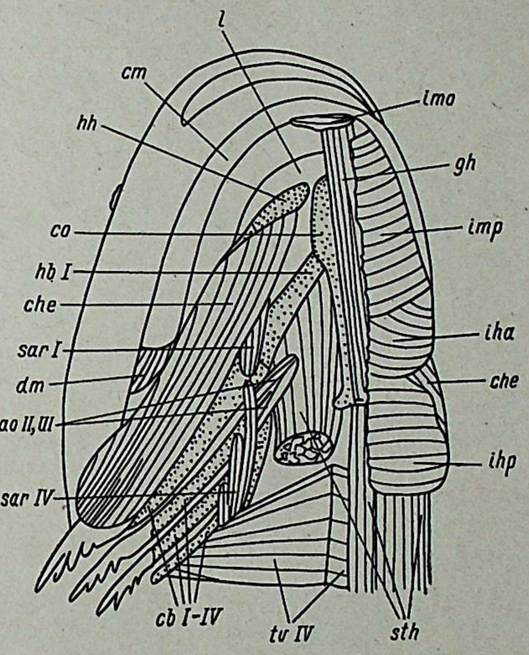


Рис. 6. Гиобранхиальный аппарат аксолотля длиной 100 мм. Вид с вентральной стороны.

Иннервация — r. hyoideus n. VII.

Мышца начинается на дорсальном мышечном выступе ceratohyale, занимая его края, между m. ceratohyoideus и связками. У *Proteus anguineus* она отходит от дополнительных связок, соединяющих гиоид с черепом. Волокна ее, дивергируя, переходят на вентральную сторону тела, где и оканчиваются в медианном соединительнотканном шве. Задние волокна мышцы идут более трансверзально, чем передние, уклоняющиеся рострально, таким образом, что передняя часть m. interhyoideus ant. лежит дорсальнее m. intermandibularis post. Функция m. interhyoideus ant. та же, что и m. intermandibularis post., — уплощение и поднимание дна ротовой полости. Мышца имеет опору на черепе через связки, поддерживающие гиоид.

Закладывается m. interhyoideus ant. на следующих стадиях: у *Ranodon sibiricus* — при длине личинки 14 мм; у *Hynobius keyserlingii* — 10—10.5 мм; у *Triturus cristatus* — 8.3 мм (стадия 33); у *Pleurodeles waltlii* — 7 мм (стадия 31).

Мышца есть у всех личинок *Anura* и *Urodela* (в метаморфозе сильно изменяется), встречается у всех рыб. Предполагается ее наличие у *Rhipidistia* (Jarvik, 1963).

M. interhyoideus post. (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. interbranchialis I (Drüner), m. interbranchialis (Luther u. Lubosch), m. interhyoideus post. (Edgeworth), m. gularis, m. hyohyoideus (Шмальгаузен); для рыб — m. hyohyoideus.

Иннервация — r. hyoideus n. VII.

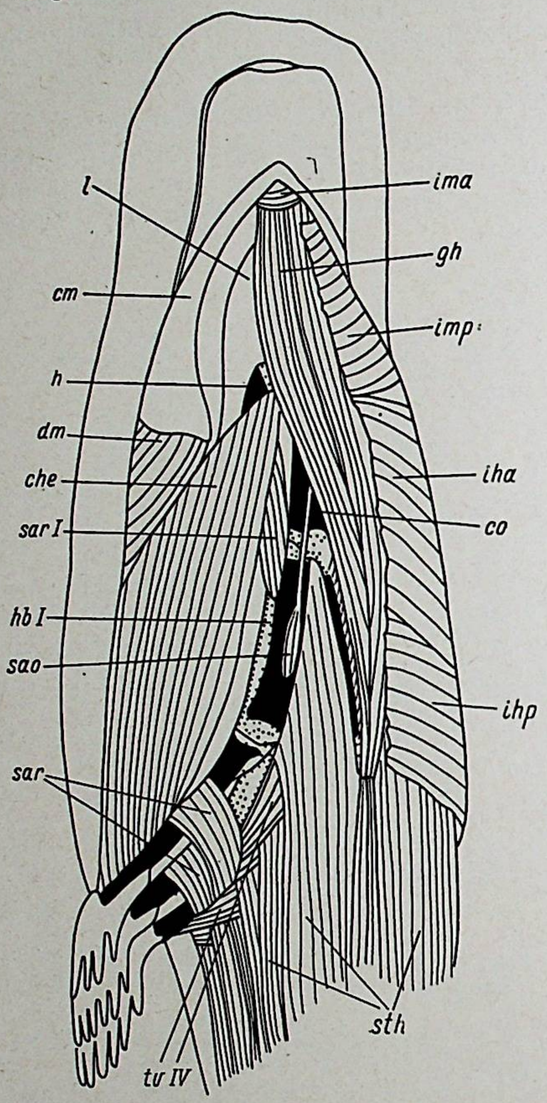


Рис. 7. Гиобранхиальный аппарат *Proteus anguineus* длиной 250 мм. Вид с вентральной стороны. На левой стороне рисунка удалены вентральные поперечные мышцы. Впереди нижней челюсти видна длинная передняя губа.

Мышца начинается на задних концах ceratobranchiale I. Волокна ее идут трансверзально и оканчиваются в медианном соединительнотканном шве. У личинок *Urodela* задняя часть мышцы заключена в кожную оперкулярную складку (plica opercularis: Шмальгаузен, 1954б, 1955а). Функция мышцы заключается в уплощении дна ротовой полости, напряжении оперкулярной складки и прижимании ее к телу. У личинок *Urodela* мышца закладывается на следующих стадиях: у *Ranodon sibiricus* — при длине личинки — 14.5 мм; у *Hynobius keyserlingii* — 11 мм; у *Triturus cristatus* — 8.3 мм (стадия 33); у *Pleurodeles waltlii* — 7 мм (стадия 31).

M. interhyoideus post. есть у всех личинок *Urodela*, у *Selachia*, *Polypterus*, *Holostei*, *Latimeria*, *Dipnoi* — в разных степенях дифференцировки.

M. intermandibularis post., m. interhyoideus ant. и m. interhyoideus post. у личинок *Urodela* функционально представляют собой единое целое, образуя единый мышечный слой, поднимающий дно ротоглоточной полости. M. intermandibularis post. происходит из вентральной части m. constrictor челюстной дуги (Luther u. Lubosch, 1938). В эмбриогенезе она отщепляется от единой мышечной закладки мандибулярного сегмента, представляя вентральную поверхностную часть этой закладки. Дифференцировка ее у различных рыб очень разнообразна и связана с функцией, однако у личинок *Urodela* мышца показывает высокое постоянство как структуры, так и функции.

Две более каудальные мышцы (m. m. interhyoidei ant. et post) едины по происхождению. Они также являются производными вентральной части констриктора гиоидной дуги и в эмбриогенезе отщепляются единой закладкой от поверхностной вентральной части гиоидной мышечной пластинки (Edgeworth, 1935). Это и позволило И. И. Шмальгаузену (1955а) гомологизировать обе эти мышцы с m. hyohyoideus рыб и показать

конвергентность развития этих мышц у *Polypterus*, *Dipnoi* и личинок *Urodela*, что, по его мнению, связано с редукцией бранхиостегальных лучей.

M. ceratohyoideus ext. (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. branchiohyoideus ext. (Edgeworth), m. ceratohyoideus ext. (Drüner).

Иннервация — r. hyoideus n. VII.

Начинается на дорсальном гребне ceratobranchiale I, оттуда волокна ее, дивергируя, распространяются ростральноо и трансверзально, прикрепляясь по всей длине ceratohyale и даже частично на hypohyale, на его наружной (боковой) поверхности. Таким образом, наиболее короткие волокна этой мышцы соединяют задние концы ceratohyale и ceratobranchiale I, а самые длинные немного не доходят до копулы. Мышца очень мало варьирует у исследованных мной личинок *Urodela*, за исключением *Proteus anguineus*, у которого она значительно шире и длиннее, чем у остальных видов, соответственно большему (относительно) расстоянию между I жаберной и гиоидной дугами. У протея она толще, чем у остальных форм.

Функция m. ceratohyoideus ext. заключается в подтягивании вперед и опускании жаберных дуг относительно гиоидной дуги. Дрюнер (Drüner, 1901—1904) приписывал этой мышце только протракцию жаберных дуг, он же впервые указал, что точкой приложения силы m. ceratohyoideus ext. является задний конец ceratobranchiale I.

У личинок *Urodela* мышца закладывается на следующих стадиях: у *Ranodon sibiricus* — при длине личинки 13—13.5 мм; у *Hynobius keyserlingii* — 11 мм; у *Triturus cristatus* — 8.3 мм (стадия 33); у *Pleurodeles waltlii* — 8.2 мм (стадия 32). В процессе метаморфоза мышца исчезает.

Гомология мышцы сложна. У рыб ее нет, нет ее и у *Tetrapoda*, за исключением личинок *Urodela* и двух представителей *Anura*: головастиков *Ascaphus truei* и *Discoglossus pictus*, у которых Пьюзи (Pusey, 1943) были обнаружены рудименты этой мышцы. По Ярвику (Jarvik, 1963), наличие m. ceratohyoideus ext. в функционирующем состоянии только у личинок *Urodela* является одним из оснований дифилетического происхождения *Tetrapoda*. Однако И. И. Шмальгаузен описал ее развитие у *Hynobiidae* (1955а) и показал, что эта новая по сравнению с рыбами и действительно специфическая для личинок *Urodela* мышца происходит от m. opercularis рыб.

В эмбриогенезе m. ceratohyoideus ext. развивается, как и m. opercularis, из гиоидной мышечной пластинки, отслаиваясь в медиальном направлении от дорсальной части закладки m. interhyoideus, чем и объясняется прикрепление к ее фасции m. interhyoideus post. (Edgeworth, 1935; Piatt, 1938; Rempel, 1943; Шмальгаузен, 1955а).

Таким образом, возникновение этой мышцы из закладки, общей для всех мышц — производных сжимателя гиоидной дуги, подтверждает ее филогенетическое происхождение. Однако m. opercularis участвует в работе оперкулярного разрежающего насоса как m. adductor operculi — мышца, приводящая жаберную крышку и повышающая давление внутри наружной жаберной полости. Следовательно, вместе с перестройкой мышцы произошла и смена ее функции.

M. subarcualis rectus I (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. ceratohyoideus int. (Drüner), m. subarcualis rect. I (Edgeworth); для рыб — m. interarcualis ventralis rect. I (Luther u. Lubosch).

Иннервация — волокна n. IX и r. reccurens intestinalis n. X.

Небольшой m. subarcualis rect. I начинается на вентральном конце ceratobranchiale I, от передней поверхности мышечного выступа (там,

где он есть), непосредственно впереди от места прикрепления m. subarcualis rect. IV. Мышца имеет овальное брюшко, направляющееся вперед и слегка медиально и оканчивающееся сухожилием. Волокна сухожилия прикрепляются на месте сочленения cerato- и hypohyale, оплетая его и тем самым, по-видимому, способствуя его укреплению. У *Proteus anguineus* сухожилие оканчивается на хрящевом эпифизе hyale, непосредственно впереди передней границы костной манжетки. Направление мышцы относительно длинной оси тела зависит от ширины морды. У более широкомордых форм (*Ranodon sibiricus*, *Hynobius keyserlingii*, аксолотль) она лежит более косо, чем у таких форм, как *Salamandra maculosa* или *Triturus vulgaris*. У *Proteus anguineus* мышца лежит почти параллельно длинной оси тела и сухожилие ее очень короткое.

Функция m. subarcualis rect. I заключается в подтягивании вперед жаберных дуг, но действует эта мышца, в отличие от m. ceratohyoideus ext., не на дорсальные, а на вентральные концы жаберных дуг.

M. subarcualis rectus I в эмбриогенезе отщепляется от вентральной внутренней части мышечной плакоды первой жаберной дуги (Piatt, 1938). Как отдельная мышца, m. subarcualis rect. I имеется у *Dipnoi* (Edgeworth, 1923a, 1935; Fox, 1965), у *Acipenser* и *Polyodon* из *Chondrostei* и у *Polypterus* (Luther u Lubosch, 1938; Allis, 1922).

M. subarcualis rectus IV (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. subceratobranchialis rect., m. m. subarcuales recti, m. m. constrictores arcuum branchialium (Drüner), m. subarcualis rect. IV (Edgeworth); для рыб — m. m. subarcuales recti (Luther u. Lubosch).

Иннервация — r. hyoideus n. IX и r. reccurens intestinalis n. X.

У личинок *Hynobiidae* (*Hynobius keyserlingii* и *Ranodon sibiricus*) эта мышца единая. Она начинается на переднем конце ceratobranchiale IV, и, перекидываясь через ceratobranchialia III и II, проходит вентральнее жаберных щелей и прикрепляется на ceratobranchiale I, на вентральном мышечном гребне, позади места отхождения m. subarcualis rect. I. Фокс (Fox, 1959) указывает, что у личинки *Hynobius nebulosus* длиной 32 мм ему удалось обнаружить дополнительные прикрепления этой мышцы на ceratobranchialia III и II. Мне ни на микросрезах, ни при препарировании не удалось найти ничего подобного. Не указывает этих мест прикрепления и Эджворт (Edgeworth, 1935), хотя он сам исследовал *H. nebulosus*. У личинок *Ambystomidae* и *Salamandridae* мышца делится на три порции, которые Дрюнер (Drüner, 1901—1904) считал отдельными мышцами: медиальная идет как у *Hynobiidae*, более латеральная прикрепляется к переднему концу ceratobranchiale II и последняя — к переднему концу ceratobranchiale III. У *Proteidae* мышцу нельзя называть m. subarcualis rect. IV в связи с утерей ceratobranchiale IV. У протея она начинается от третьей жаберной дуги и имеет две порции: медиальная прикрепляется к ceratobranchiale I, а латеральная — к ceratobranchiale II. Обе порции шире и площе, чем у *Salamandridae*.

Функция m. subarcualis rect. IV заключается в сближении ceratobranchialia и запирании жаберных щелей. Естественно, что, дифференцированная на порции у *Salamandridae*, *Ambystomidae* и *Proteidae*, эта мышца справляется со своей задачей лучше, чем у *Hynobiidae*, где ее воздействие на вторую жаберную щель опосредовано через общее сжатие жаберных дуг.

В эмбриогенезе m. subarcualis rect. IV возникает из внутренней стороны вентрального конца мышечной плакоды четвертой жаберной дуги (Edgeworth, 1935; Piatt, 1938; Rempel, 1943). Мышца закладывается на стадиях, указанных в табл. 2.

Таким образом, деление мышцы на три порции у личинок *Salamandridae* — явление вторичное. Эти порции развиваются из единой закладки,

Таблица 2

Стадии	*Ranodon sibiricus*	*Hynobius keyserlingii*	*Triturus cristatus*	*Triturus vulgaris*	*Pleurodeles waltlii*
Закладка мышцы (единая)	14.5 мм	11 мм	8.7—8.8 мм (стадия 33)	Точное время закладки не установлено.	8—8.2 мм (стадия 32)
Расщепление мышцы на три порции	Не расщепляется.	Не расщепляется.	12 мм (стадия 42).	8 мм (стадия 37).	9.7—10.5 мм (стадия 35).

такой же, как у *Hynobiidae*, и развитие их идет путем анаболии — надставки конечных стадий развития по А. Н. Северцову (1939).

M. m. subarcuales recti есть у многих рыб, но в разных соотношениях. У *Dipnoi*, кроме m. subarcualis rect. I, есть m. subarcualis rect. V, идущая от V до II жаберной дуги. У *Amia* и у *Polypterus* есть m. subarcualis rect. IV, причем у *Amia* она доходит до III, а у Polypterus — до II жаберной дуги. В различных вариациях эта мышца встречается и у *Teleostei* (Edgeworth, 1935; Luther u. Lubosch, 1938), у *Chondrostei* и *Lepidosteus* m. m. subarcuales recti отсутствуют.

M. m. subarcuales obliqui II и III (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. m. subarcuales obl. II и III (Edgeworth), m. m. ceratohypobranchiales (Drüner), m. m. subceratobranchiales (Drüner); у рыб мышца имеет другое происхождение, поэтому названия не приводятся.

M. m. subarcuales obl. II и III иннервируются ветвями n. IX и n. X (r. reccurens intestinalis).

У большинства личинок *Urodela* обе эти маленькие мышцы начинаются на вентральной поверхности передних концов ceratobranchiale II и ceratobranchiale III. Затем они идут постромедиально и прикрепляются общим сухожилием на фасции m. sternohyoideus. У более молодых личинок это сухожилие прикрепляется не к фасции m. sternohyoideus, а к каудальному концу копулы, и только значительно позднее, с ростом личинки, сдвигается каудально на фасцию m. sternohyoideus. Фокс (Fox, 1959) также указывает на прикрепление этих мышц к копуле у молодых личинок. Исключением из данного правила является *Proteus anguineus*, у которого есть только один m. subarcualis obl., причем не ясно — II или III. Он отходит от вентральной поверхности hypobranchiale I и лежит вдоль этого элемента. Впереди m. subarcualis obl. у протея переходит в тонкое нитевидное сухожилие, оканчивающееся на копуле. Мышца настолько мала и слаба относительно тех элементов, к которым она прикрепляется, и положение ее вдоль дуги столь функционально невыгодно, что о ней можно говорить только как о рудиментарной. У других исследованных мной личинок *Urodela* m. m. subarcuales obl. II и III тоже слабы, но явно функционируют в качестве аддукторов жаберных дуг.

Гомологизация вентральной бранхиальной мускулатуры личинок *Urodela* и рыб довольно сложна. Наиболее подробно и обоснованно эта группа мышц исследована Эджвортом (Edgeworth, 1935).

У различных рыб в различных соотношениях имеются три группы мышц — m. m. coracobranchiales, m. m. subarcuales recti и m. m. transversi ventrales. Все эти мышцы тесно связаны между собой по происхождению. Они все образуются из вентральных концов бранхиальных мы-

шечных плакод и многими авторами рассматриваются совместно. M. m. coracobranchiales развиваются из наружных краев m. m. transversi ventrales и соединяют жаберные дуги с плечевым поясом.

Первая группа мышц есть у *Elasmobranchii*, *Dipnoi*, *Chondrostei*, *Holostei* и *Brachiopterygii*. У *Holostei* и *Polypterus* развивается только самая каудальная из набора бранхиомерных m. m. coracobranchiales: у *Polypterus* — IV, у *Holostei* — V. У амфибий этих мышц нет.

Вторая группа — m. m. subarcuales recti — отсутствует у *Elasmobranchii*, но есть у *Teleostomi* и у амфибий. Первоначально, по-видимому, мышцы этой группы соединяли последовательно заднюю дугу с предыдущей: ceratobranchiale IV с ceratobranchiale III соединял m. subarcualis rect. IV, ceratobranchiale III соединял с ceratobranchiale II m. subarcualis rect. III и т. д., но у большинства рыб часть мышц редуцировалась. Обычно остаются самая каудальная и самая передняя мышцы.

У личинок *Urodela*, по Эджворту (Edgeworth, 1935), recti II и III не редуцировались, а изменили свое прикрепление. Они начали прикрепляться к копуле и превратились в m. m. subarcuales obl. II и III. В то же время m. subarcualis rect. IV разросся вперед, как это часто бывает у рыб, до ceratobranchiale I, и только m. subarcualis rect. I сохранил свое первоначальное положение.

Этой точке зрения Эджворта можно найти ряд подтверждений. Все четыре m. m. subarcuales recti et obliqui возникают, по крайней мере у личинок *Salamandridae*, из одинаковых бранхиомерных закладок — вентральных концов бранхиальных мышечных плакод I—IV жаберных дуг: m. subarcualis rect. IV — из плакоды IV дуги, m. subarcualis obl. III — из плакоды III дуги, m. subarcualis obl. II — из плакоды II дуги, m. subarcualis rect. I — из плакоды I дуги (Piatt, 1938; Rempel, 1943).

Подтверждением общности происхождения этих мышц является и их одинаковая иннервация, и то, что у всех исследованных мной форм они появляются одновременно и развиваются синхронно, за исключением явно вторичного сдвига m. m. subarcuales obl. на фасцию m. sternohyoideus (см. табл. 3).

Таблица 3

Стадии	*Ranodon sibiricus*	*Hynobius keyserlingii*	*Triturus cristatus*	*Triturus vulgaris*	*Pleurodeles waltlii*
Закладка	14.5 мм	11 мм	8.7—8.8 мм (стадия 33)	8 мм (стадия 37)	8—8.2 мм (стадия 32)
Сдвиг на фасцию	19 мм	14 мм	11 мм (стадия 44)	8.5 мм (стадия 41)	9.7—10.2 мм (стадия 34)

Синхронность закладки m. m. subarcuales obl. et rect. является, видимо, подтверждением общности их происхождения по следующим причинам. Мышцы гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* закладываются группами в определенной последовательности, особенно хорошо прослеживающейся у медленно развивающегося *Ranodon sibiricus*. Сначала появляется закладка всех m. m. levatores arcuum branchialium (личинка длиной 12.5 мм), затем закладываются m. sternohyoideus и m. geniohyoideus (личинки длиной 13—13.5 мм). У личинок тех же размеров, но немного старше, закладываются m. intermandibularis и m. interhyoideus; у личинок длиной 13.8—14 мм закладывается m. ceratohyoideus ext., у личинок длиной 14.5 мм — m. m. subarcuales obliqui et recti. Таким образом, группы мышц, связанные общностью происхождения, закладываются одновременно.

Мышца, аналогичная m. subarcualis obl. личинок *Urodela*, имеется у *Polypterus* — это m. interarcualis ventr. 3 (Allis, 1922), однако, по происхождению она является не m. subarcualis rect., а m. transversus ventr. III, изменившим свое направление и место прикрепления (Edgeworth, 1935). Ярвик (Jarvik, 1963) предполагает наличие m. subarcualis rect. I и m.m. subarcuales obl. II и III у *Glyptolepis*.

M. transversus ventralis IV (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. transversus ventr. IV (Edgeworth), m. interbranchialis IV (Drüner); для рыб — m. transversus ventr. IV (Allis, Edgeworth), m. interarcualis ventr. (Lubosch).

Иннервация — r. reccurens interstinalis n. X.

Мышца начинается от заднего края ceratobranchiale IV и прикрепляется на вентральной поверхности глотки вплоть до средней линии тела. У *Proteus anguineus* эта мышца, так же как и m. subarcualis rect., переносит место своего отхождения на ceratobranchiale III. Мышца мощнее, чем у других форм, волокна ее образуют ряд сильных пучков, которые, перекрещиваясь с пучками m. sternohyoideus, прикрепляются на стенках глотки. Такое же деление на пучки (fasciculi) есть у *Necturus* и *Spelerpes* (Edgeworth, 1935).

Функция m. transversus ventr. IV заключается в расширении глотки. Дрюнер (Drüner, 1901—1904) считал m. transversus ventr. IV констриктором пищевода, исходя из того, что наиболее длинные ее волокна доходят до средней линии тела и, как это кажется при препаровке, должны сжимать пищевод наподобие сфинктера. Однако место отхождения m. transversus ventr. IV лежит на одном уровне с пищеводом, а волокна мышцы прикрепляются на его боковых стенках. Таким образом, при сокращении они должны растягивать пищевод в стороны. Особенно ясной функция этой мышцы становится у *Proteus anguineus*, у которого она прикрепляется к пищеводу вперемежку с m. sternohyoideus — мышцей, опускающей дно ротовой полости.

В эмбриогенезе мышца возникает из вентральной части IV бранхиальной мышечной плакоды (Piatt, 1938). По происхождению она является последней из группы бранхиомерных m. m. transversi ventrales рыб. Эти мышцы, кроме личинок амфибий, имеются у *Dipnoi* и *Teleostei*. У *Dipnoi* есть m. m. transversi ventrales II, III, IV и V. У *Teleostei* они часто меняют свою форму и место прикрепления (Edgeworth, 1935).

M. m. levatores arcuum branchialium.

Синонимы: для амфибий и для рыб — m. m. levatores arcuum branchialium.

Иннервация: m. levator arcus branchialis I иннервируется n. glossopharyngeus, остальные m. m. levatores — ветвями n. vagus.

Мышцы небольшие. Первая из них начинается на задней стенке слуховой капсулы, а три последующие (у *Proteus anguineus* — две, так же как у *Necturus*) — от фасции m. longissimus dorsi. Они идут каудовентрально и, дивергируя, прикрепляются на внутренней стороне дорсальных концов ceratobranchialia. Развиваются m. m. levatores arcuum branchialium раньше всех остальных мышц гиобранхиального аппарата, причем очень характерна их двойная закладка: II, III и IV закладываются общей группой, а впереди них отдельно закладывается m. levator arcus barnchialis I. Так же закладываются эти мышцы у рыб (Шмальгаузен, 1955а). Возникают m. m. levatores arcuum branchialium из дорсальных отделов бранхиальных мышечных пластинок (Piatt, 1938; Rempel, 1943) и, разрастаясь вентрально, расщепляются на отдельные мышцы и вступают в контакт с жаберными дугами (см. табл. 4).

Таблица 1

Стадии	*Ranodon sibiricus*	*Hynobius keyserlingii*	*Triturus cristatus*	*Triturus vulgaris*	*Pleurodeles waltlii*
Закладка	12.5 мм.	8—8.5 мм.	7 мм (стадия 31).	6.5 мм (стадия 35).	5.5 мм (стадия 29).
Расщепление задней закладки на отдельные пучки . .	13—13.5 мм.	9—9.5 мм.	7.5 мм (стадия 32).	—	6.5—6.7 мм (стадия 30).
Прикрепление на ceratobranchialia	13—13.5 мм.	10—10.5 мм.	7.5 мм (стадия 32).	8 мм (стадия 37).	7 мм (стадия 34).

Функция m. m. levatores arcuum branchialium выражена в их названии. Число функционирующих m. m. levatores arcuum branchialium всегда соответствует числу жаберных дуг, однако Фокс (Fox, 1954, 1959) обнаружил закладки более каудальных m. m. levatores. У личинки *Cryptobranchus japonicus* он нашел m. m. levatores arcuum branchialium I—VIII, а у личинки *Hynobius nebulosus* — I—VII, правда, как m. levator VIII для *Cryptobranchus japonicus* он гомологизировал m. trapecius, для *Hynobius nebulosus* этого не сделано.

M. sternohyoideus (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. sternohyoideus, m. abdominohyoideus (Drüner), m. rectus cervicus (Edgeworth); для рыб — m. coracohyoideus, m. coracohyomandibularis, m. coracomandibularis, m. geniocoracoideus, m. thoracicomandibularis (Edgeworth), m. sternohyoideus (Allis).

Мышца иннервируется n. hypoglossus (r. hypobranchialis n. ventralis II спинномозгового нерва).

M. sternohyoideus является продолжением m. rectus abdominis, но часть ее волокон начинается на коракондах. Единая масса волокон идет вперед, образуя одну или две inscriptio tendineae, а затем расщепляется на две порции. Слабая вентральная pars superficialis прикрепляется на cartilago triangularis, а очень мощная дорсальная pars profundus идет вперед над копулой и прикрепляется на передних концах hypobranchialia I и II и на копуле между ними. У *Proteus anguineus* m. sternohyoideus значительно отличается от этой мышцы большинства личинок *Urodela*. Pars superficialis очень мала по сравнению с другими видами, что, по-видимому, вызывается редукцией cartilago triangularis. Напротив, pars profundus развита очень сильно. Кроме обычного прикрепления на basibranchiale и hypobranchialia I, бо́льшая часть ее волокон дробится на мощные пучки, прикрепляющиеся на соединительнотканной подкладке слизистой дна жаберной полости и передней части глотки, между передними концами жаберных дуг. Ниши (Nischi, 1938) обозначил эту часть m. sternohyoideus как m. sternopharyngeus и указал, что она, кроме протея, есть у *Menopoma* (к сожалению, неизвестно, у личинок или у взрослого животного). Других указаний в литературе на наличие подобного прикрепления у *Cryptobranchidae* я не нашел. У *Amphiuma* поверхностной порции m. sternohyoideus нет, глубокая же его часть прикрепляется на заднем конце копулы (Edgeworth, 1935).

Функция m. sternohyoideus заключается в ретракции и опускании гиобранхиального аппарата.

Эта мышца не принадлежит к висцеральной мускулатуре, а развивается у амфибий из вентральных отростков трех передних туловищных миотомов (x, y, z), которые сливаются в единую клеточную массу, а затем разрастаются вперед, образуя m. sternohyoideus и m. geniohyoideus.

Вентральная спинальная мускулатура имеется у всех рыб, но в разных соотношениях. У акул мышца делится на бранхиомерные пучки, прикрепляющиеся каждый к висцеральной дуге. Обычно ее рассматривают как три мышцы: m. coracomandibularis, m. coracohyoideus и m. coracobranchialis, дающий ветви к каждой жаберной дуге. У скатов уже имеются отступления от этого плана, часть жаберных порций мышцы исчезает, часть сливается. Еще дальше заходит процесс редукции m. m. coracobranchiales у *Teleostomi*. У *Holostei* имеется только m. coracohyoideus (Nischi, 1938). У *Dipnoi* единая вентральная спинальная мышца не прикрепляется на гиобранхиальном скелете, а продолжается до нижней челюсти, образуя m. coracomandibularis (Edgeworth, 1923б, 1935; Fox, 1965). У *Latimeria* есть m. coracomandibularis, идущий от плечевого пояса к нижней челюсти, и m. sternohyoideus (m. coracohyoideus), прикрепляющийся на urohyale (Millot et Anthony, 1958). У *Teleostei*, как правило, есть m. sternohyoideus, прикрепляющийся только на urohyale, а m. coracomandibularis нет, на его месте находится m. geniohyoideus (Nischi, 1938). Ярвик (1963) предполагает наличие m. sternohyoideus и у *Glyptolepis* и у *Eusthenopteron* (*Rhipidistia*).

M. geniohyoideus (рис. 4, *B*; рис. 5, 6, 7).

Синонимы: для амфибий — m. geniohyoideus (Drüner и др.), m. rectus superficialis hypobranchialis anterior (Nischi); для рыб — m. geniohyoideus, m. branchiomandibularis (Allis).

Иннервируется n. hypoglossus (r. hypobranchialis n. ventralis II спинномозгового нерва).

Мышца начинается на симфизе нижней челюсти и двумя плоскими параллельными лентами тянется каудально, проходит вдоль средней линии тела под слизистой рта, первичным языком и гиобранхиальным скелетом и оканчивается на вентральной стороне cartilago triangularis, непосредственно впереди места прикрепления pars superficialis m. sternohyoideus. У *Proteus anguineus* мышца относительно шире и сильнее, чем у других форм. В связи с отсутствием cartilago triangularis ее волокна прикрепляются по всей длине urohyale. В эмбриогенезе мышца развивается как продолжение вперед закладки m. sternohyoideus, т. е. является производной туловищной мускулатуры.

Развитие вентральной спинальной мускулатуры личинок *Urodela* происходит следующим образом. Сначала общая закладка m. sternohyoideus и m. geniohyoideus разрастается от плечевого пояса под гиобранхиальным скелетом вперед почти до симфиза нижней челюсти. Затем на уровне жаберных дуг общая закладка делится на две, передняя из которых является m. geniohyoideus, а задняя — m. sternohyoideus. Далее m. geniohyoideus продолжает расти вперед, вслед за перемещающимся на конец морды ротовым впячиванием, задний же его конец вместе с вентральной частью m. sternohyoideus вступает в контакт с urohyale и вместе с ним разрастается каудально. В то же время дорсальная часть m. sternohyoideus также растет вперед и вступает в контакт с hypobranchialia и копулой. Описанный процесс очень хорошо виден у личинок *Ranodon sibiricus* и *Hynobius keyserlingii*. У личинок *Salamandridae* мне не удалось наблюдать совместную закладку m. m. sternohyoideus и geniohyoideus. Однако Ремпель (Rempel, 1943) видел ее у личинки *Triturus torosus*. У *Ranodon sibiricus* общая закладка имеется у личинки длиной 13.5 мм, разделение закладок происходит у личинок длиной 13.8—14 мм, а у личинок длиной 17 мм мышцы уже окончательно сформированы. У *Hynobius keyserlingii* соответственно общая закладка наблюдается у личинки длиной 9 мм, разделение — у личинок длиной 9.5—10 мм и дефинитивное состояние — у личинок длиной 12.5—13.5 мм.

Функция m. geniohyoideus состоит в протрагировании подъязычно-жаберного аппарата. Среди личинок *Urodela* мышца очень мало варьирует. Только у *Amphiuma* в связи с отсутствием urohyale она прикрепляется на фасции m. sternohyoideus (Nischi, 1938).

Среди рыб m. branchiomandibularis (m. geniohyoideus амфибий) имеется у *Teleostei* и *Teleostomi*. Однако у *Dipnoi* и у *Latimeria* она отсутствует, на ее месте находится m. coracomandibularis — мышца, непосредственно соединяющая нижнюю челюсть с плечевым поясом. Возникает некоторое противоречие: m. geniohyoideus есть у личинок *Urodela* и отсутствует у наиболее близких, наиболее сравнимых с ними форм рыб.

Однако развитие этой мышцы у Neoceratodus, описанное Эджвортом (Edgeworth, 1923б), дает возможность думать, что у Dipnoi m. coracomandibularis — вторичная мышца. У личинки Neoceratodus длиной 10 мм происходит расщепление общей закладки вентральной спинальной мускулатуры на переднюю и заднюю части. У личинки длиной 12 мм передняя закладка достигает симфиза нижней челюсти и начинает расти назад. До этой стадии развитие мышц очень сходно с вышеописанным для *Urodela*. Растущая назад закладка m. branchiomandibularis достигает плечевого пояса у личинки длиной 20 мм. Такую же картину развития мышцы у *Neoceratodus* рисует и Фокс (Fox, 1965). Но у *Dipnoi* нет basibranchiale и urohyale — и, следовательно, растущая назад передняя закладка, не имея места прикрепления на гиобранхиальном скелете, дорастает до плечевого пояса. Все вышеизложенное заставляет меня предполагать, что m. coracomandibularis *Dipnoi* гомологичен не первичному m. coracomandibularis *Selachia*, а m. branchiomandibularis (=m. geniohyoideus) *Holostei* и *Teleostei*, и что у общих предков *Dipnoi* и *Urodela* был именно m. geniohyoideus. Двойную закладку вентральной спинальной мускулатуры *Dipnoi*, очень сходную с соответствующей закладкой у *Urodela*, мне удалось наблюдать у личинок *Protopterus* длиной 12.5 мм и *Neoceratodus* длиной 9 и 16 мм, причем у личинки *Neoceratodus* длиной 16 мм задний конец m. coracomandibularis находится под m. sternohyoideus, но еще не дорос до плечевого пояса.

У *Latimeria* копула и urohyale существуют, однако m. coracomandibularis очень сходен с той же мышцей *Dipnoi*. Есть и отдельный m. sternohyoideus, прикрепляющийся на urohyale и копуле, как у *Polypterus* и личинок *Urodela*. У всех форм, обладающих m. geniohyoideus, эта мышца является протрактором подъязычного аппарата, а m. sternohyoideus — его ретрактором и, следовательно, антагонистом m. geniohyoideus. У *Latimeria* имеется ретрактор, но нет протрактора, — положение, аналогичное *Dipnoi*. Это наводит на мысль, что и у *Latimeria*, так же как у *Dipnoi*, m. coracomandibularis развился вторично из m. geniohyoideus. Если это так, то гомологизация m. geniohyoideus амфибий и рыб не вызывает сомнений. Если же у *Latimeria* m. coracomandibularis — остаток первичной мышцы *Selachia*, то возникает вопрос: не является ли m. geniohyoideus рыб и личинок *Urodela* результатом параллельного развития?

Ярвик (Jarvik, 1963) предполагает наличие у *Rhipidistia* именно m. geniohyoideus — мышцы, соединяющей симфиз нижней челюсти с urohyale. Таким образом, в гиобранхиальном аппарате личинок *Urodela* нет ни одной мышцы, не унаследованной от рыб. Как писал И. И. Шмальгаузен (1955а), у личинок *Urodela* «закладывается вся типичная жаберная мускулатура высших рыб».

Изменения, происходящие в жаберной мускулатуре личинок *Urodela* по сравнению с рыбами, находятся в полном соответствии с изменениями гиобранхиального скелета. В связи с редукцией жаберной крышки m. opercularis меняет функцию и преобразуется в m. ceratohyoideus ext. В связи с преобразованием гиоидной дуги изменяется m. levator hyoidei, который

преобразуется в m. depressor mandibulae. В связи с редукцией покровных окостенений дна ротовой полости вентральный поверхностный констриктор разрастается каудально, образуя m. interhyoideus post., соответствующий m. hyohyoideus рыб (Шмальгаузен, 1955а). При редукции дорсальных отделов жаберных дуг исчезли m. m. interarcuales dorsales и m. m. adductores arcuum, а m. m. levatores arcuum branchialium стали прикрепляться к ceratobranchialia. Произошли изменения и в вентральной бранхиальной мускулатуре. Исчезли m. m. coracobranchiales (висцерального происхождения) — мышцы, хорошо развитые у *Dipnoi* и существующие у *Holostei*, что дает возможность предполагать их наличие у предков *Tetrapoda*. У рыб эти мышцы опускали гиобранхиальный скелет совместно с гипобранхиальной спинальной мускулатурой.

В связи с утерей ceratobranchiale IV у *Proteidae* m. subarcualis rect. IV и m. transversus ventr. IV переносят свое прикрепление на третью дугу. Сложнее обстоит дело с m. m. subarcuales obl. и m. m. transversi ventrales. У *Polypterus* m. m. subarcuales obl. возникают из m. m. transversi ventr. а у личинок *Urodela* — из m. m. subarcuales recti. Видимо, у предков *Tetrapoda* сначала произошла редукция m. m. transversi ventr., а затем уже возникли изменения в m. m. subarcuales recti, приведшие к образованию m. m. subarcuales obliqui II и III, что в свою очередь, уже в ряду *Urodela*, привело к расщеплению m. subarcualis rect. IV на три порции, для прикрепления которых на ceratobranchialia личинок высших *Urodela* развиваются гребни. Гипобранхиальная спинальная мускулатура при переходе от рыб к личинкам *Urodela* не изменилась.

Таким образом, все элементы гиобранхиального аппарата при сравнении рыб и личинок *Urodela* проявляют поразительную взаимосвязанность и взаимообусловленность своих эволюционных изменений. Весь гиобранхиальный аппарат эволюирует как единое функциональное целое.

МЕХАНИЗМ ЗАХВАТЫВАНИЯ ПИЩИ ЛИЧИНКАМИ URODELA

Как уже было указано, процесс захватывания добычи личинками *Urodela* можно разделить на четыре этапа.

Первый этап — втягивание добычи с потоком воды в ротовую полость — осуществляется посредством опускания ее дна. Опускать дно ротовой полости могут только две мышцы — m. sternohyoideus и m. ceratohyoideus ext. При захватывании добычи личинками *Urodela* обе мышцы действуют одновременно и совместно. Однако их действие удобнее описывать по отдельности.

При сокращении m. sternohyoideus, как это показало раздражение ее постоянным током, происходит ретракция и опускание гиобранхиального скелета. Сокращаясь, мышца тянет копулу каудовентрально, копула же передает действие мышцы на гиоидную дугу и тянет ее за передние концы hypohyalia также каудовентрально. Однако задние (дорсальные) концы ceratohyalia удерживаются на месте связками — lig. hyoquadratum и lig. hyomandibulare. Поскольку точка приложения силы m. sternohyoideus — копула — находится вентральнее, сокращение этой мышцы вызывает поворот гиоидной дуги передним концом вниз вокруг воображаемой горизонтальной оси, проходящей через перекресты связок правой и левой стороны. При этом копула опускается, но не меняет своего горизонтального положения, поскольку сочленение ее с гиоидной дугой обеспечивает вращение их относительно друг друга. Таким образом, гиоидная дуга, поворачиваясь относительно черепа, одновременно поворачивается относительно копулы (рис. 8, положение *II* → *I*).

Жаберные дуги при раздражении током m. sternohyoideus пассивно следуют за копулой, так как связаны с нею через hypobranchialia.

Сокращение m. ceratohyoideus ext. под действием тока при искусственно фиксированном гиокопулярном сочленении приводит к подтягиванию жаберных дуг вперед к гиоидной дуге и опусканию их относительно черепа. Точкой приложения силы m. ceratohyoideus ext. является задний конец ceratobranchiale I. Задний (дорсальный) конец ceratohyale фиксирован связками. Передний (вентральный) конец гиоида фиксирован в результате сокращения m. sternohyoideus. Копула тянет гиоид назад и вниз, не давая ему сдвигаться вверх под действием m. ceratohyoideus ext. Задние концы ceratobranchialia I лежат дорсальнее таковых ceratohyalia. Поэтому под действием m. ceratohyoideus ext. I жаберная дуга опускается, опускаются и связанные с ней неподвижно все остальные жаберные дуги. Ceratobranchialia подтягиваются вперед, к гиоиду, в основном под действием коротких волокон мышцы, соединяющих задние концы ceratohyale и ceratobranchiale I. Так как задние концы ceratobranchialia I лежат не только дорсальнее, но и латеральнее дорсальных концов ceratohyalia, а m. ceratohyoideus ext. прикрепляется с наружной стороны дуг, жаберные дуги отводятся в стороны. Таким образом, в результате сокращения m. ceratohyoideus ext. жаберные дуги опускаются и разводятся, расширяя заднюю часть дна ротоглоточной полости. В то же время, поскольку мышца тянет ceratobranchialia вентрально и разводит их, ее действие передается на hypobranchialia, а через них на копулу. Hypobranchialia соединены и с ceratobranchialia и с копулой неподвижно. Поэтому под действием m. ceratohyoideus ext. они изгибаются. Копула под действием толкающих ее hypobranchialia дополнительно поворачивается относительно гиоидной дуги задним концом вниз, опуская среднюю часть дна ротоглоточной полости (рис. 9).

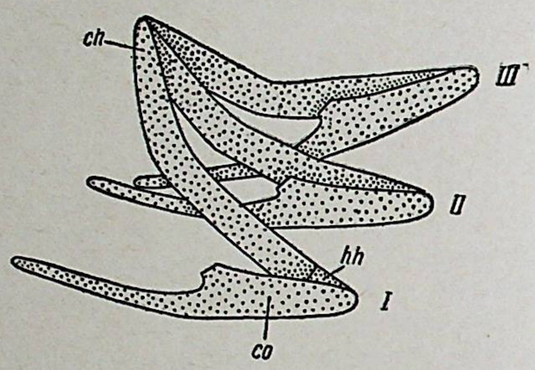


Рис. 8. Положение гиоидной дуги и копулы при захватывании пищи. Схема.

I — положение при сокращении m. sternohyoideus; *II* — положение покоя; *III* — положение при сокращении m. genihyoideus (поднимание языка).

Таким образом, m. sternohyoideus действует через копулу на гиоид, опуская переднюю часть дна ротоглоточной полости, а m. ceratohyoideus ext. действует на жаберные дуги и через них на копулу, опуская заднюю часть дна ротоглоточной полости. В результате одновременного и совместного действия этих мышц ротоглоточная полость резко увеличивает свой объем, давление внутри нее падает, и это создает ток воды, служащий для захватывания добычи.

Во время опускания дна ротовой полости жаберные щели закрыты налегающими друг на друга жаберными перегородками. Но участие в закрывании жаберных щелей на этом этапе захватывания пищи m. subarcualis rect. IV кажется мне сомнительным. Действительно, когда давление внутри ротоглоточной полости падает, под давлением наружной воды жаберные перегородки плотно прижимаются друг к другу и к телу, что само по себе, без участия m. subarcualis rect., замыкает жаберные щели и препятствует протеканию воды внутрь ротовой полости. Функция жаберных перегородок личинок *Urodela* аналогична функции мягкой мембраны на жаберной крышке костных рыб или функции жаберных перегородок у акул (по Воскобойникову). Действие еще и мышцы в данном случае излишне.

Изложенная схема опускания дна ротовой полости свойственна всем исследованным личинкам *Urodela*. Отличия существуют только у *Proteus anguineus*. *M. sternohyoideus* у протея прикрепляется не только к гиобранхиальному скелету, но и к слизистой дна ротоглоточной полости позади него. Следовательно, площадь, находящаяся под воздействием m. sternohyoideus, увеличивается. Если у других личинок *Urodela* m. sternohyoideus действует только на переднюю часть дна ротоглоточной полости, то у протея мышца действует и на заднюю его часть.

Другое отличие механизма опускания дна ротовой полости у *Proteus anguineus* связано с действием m. ceratohyoideus ext. При очень сильном развитии этой мышцы у протея отсутствуют comissurae terminales. Видимо, компенсаторно у протея (рис. 2, *Г*) утолщены передние концы ceratobranchialia (ср. рис. 2, *А*), что приводит к увеличению площади сочленения между дугами через juncturae proximales. Возможно, растягиванию дуг и открыванию жаберных щелей препятствует их меньшая эластичность, вызванная наличием окостенений; может быть, в движение опускания дна ротовой полости у протея включается и m. subarcualis rect. IV (III), подтягивающий ceratobranchiale III к ceratobranchiale I. Кроме того, у протея изменяется и действие hypobranchialia. Hypobranchiale II редуцировано, а hypobranchiale I утолщается до таких размеров, что трудно представить себе возможность его изгибания; кроме того, оно окостеневает. Следовательно, либо изгибов hypobranchialia нет и сокращение m. ceratohyoideus ext. приводит только к дополнительному повороту копулы в гиокопулярном сочленении, либо изгибается сама копула там, где она тоньше всего (рис. 2, *Г*), — в середине. Однако такому изгибу копулы должно препятствовать ее окостенение, и, видимо, никаких изгибов элементов гиобранхиального скелета протея при опускании дна его ротоглоточной полости не происходит.

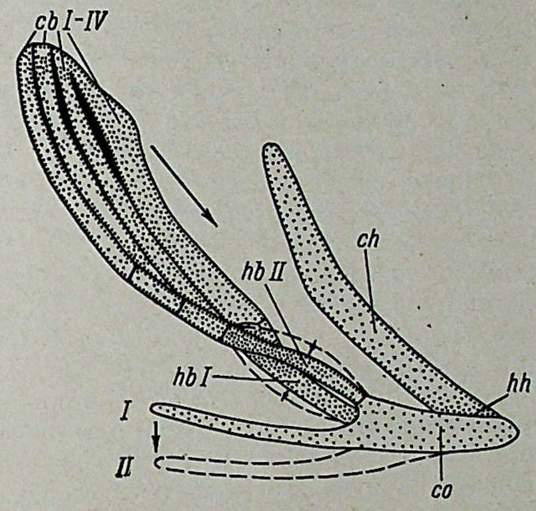


Рис. 9. Изменение положения hypobranchialia и копулы под действием m. ceratohyoideus ext. Схема.

I — положение гиоида и копулы соответствует положению при сокращении m. sternohyoideus (см. рис. 8, *I*); *II* — положение копулы под действием m. ceratohyoideus ext. *Пунктиром* и *короткими стрелками* обозначены направления и границы движения элементов гиобранхиального аппарата; *длинная стрелка* обозначает направление действия мышцы.

Эти изменения, наблюдающиеся при захватывании пищи, не затрагивают основ механизма действия гиобранхиального аппарата протея. Здесь также под действием m. sternohyoideus опускается передняя часть дна ротоглоточной полости, а под действием m. ceratohyoideus ext. — задняя. Неизгибаемость hypobranchialia и копулы приводит к большему опусканию urohyale, т. е. к еще большему увеличению объема ротоглоточной полости у этого вида.

Таким образом, ротоглоточная полость личинок *Urodela* расширяется под действием двух наиболее сильных мышц гиобранхиального аппарата— m. sternohyoideus и m. ceratohyoideus ext. Обе мышцы действуют одновременно и совместно. В ряду исследованных форм, включающих четыре семейства, только у *Proteidae* удалось обнаружить изменения в ме-

ханизме втягивания добычи в ротовую полость, связанные с усилением мышц и изменениями в строении гиобранхиального скелета.

У *Polypterus*, *Holostei* и *Crossopterygii* в связи с развитием гулярного дыхания движение опускания дна ротовой полости служило для дыхания по принципу разрежающего насоса (Воскобойников, 1932). Однако движение, приводящее к расширению ротоглоточной полости, может служить не только для дыхания (всасывания воды), но и для втягивания в рот добычи. Нет оснований считать, что подстерегающие хищники (Шмальгаузен, 1964) — кистеперые рыбы — не использовали механизм втягивания воды в рот для захватывания добычи. Но поскольку добыча эта была в основном крупная, о чем говорят мощные «клыки» *Rhipidistia* (Шмальгаузен, 1957, 1960, 1964; Воробьева, 1962), ток воды не мог иметь решающего значения для ее захватывания. Следовательно, движение опускания дна ротовой полости у этих рыб должно было служить главным образом для дыхания по принципу разрежающего насоса. Таким образом, у личинок *Urodela* движение втягивания добычи в рот является наследством разрежающего насоса гулярного дыхания кистеперых рыб. Это подтверждается тем, что m. sternohyoideus является у *Polypterus*, *Holostei* и *Crossopterygii* основной мышцей разрежающего насоса гулярного дыхания (Воскобойников, 1932). В то же время эта мышца, расширяя ротоглоточную полость, служит у многих рыб для захватывания добычи. Во всяком случае это известно для осетров (Гиммельрейх, 1963) и для *Teleostei* — наблюдения Кирхгоф (Kirchhoff, 1958) на *Clupea harengus* и собственные наблюдения на *Esox lucius*.

M. ceratohyoideus ext. является производной m. opercularis — мышцы, также связанной с механизмом разрежающего насоса жаберного дыхания рыб. Однако в связи с редукцией жаберной крышки и наружной жаберной полости на пути эволюции от кистеперых рыб к амфибиям мышца претерпела вместе с изменением своей морфологии и значительные изменения функции. Тем не менее, так как обе мышцы, связанные у личинок *Urodela* с втягиванием добычи в рот, у предков *Tetrapoda* обеспечивали действие разрежающего насоса жаберного дыхания, можно с уверенностью сказать, что механизм втягивания добычи личинками *Urodela* произошел от механизма действия разрежающего насоса гулярного дыхания рыб.

Вторая фаза захватывания пищи — поднимание дна ротовой полости и удаление из нее излишней воды. При этом гиобранхиальный скелет, опустившийся во время втягивания воды, возвращается в исходное положение (рис. 8, положение $I \rightarrow II$).

Несомненно ведущую роль в этом движении играют m. intermandibularis post. и m. m. interhyoidei ant. et post. При раздражении током у аксолотля эти мышцы, сжимаясь, уплощают дно ротовой полости. Однако в движении поднимания дна ротовой полости участвует и целый ряд других мышц. Так, в предыдущей фазе гиобранхиальный аппарат был ретрагирован m. sternohyoideus. Для возвращения его в исходное положение требуется сокращение m. geniohyoideus — протрактора подъязычного аппарата и антагониста m. sternohyoideus (функция m. geniohyoideus устанавливается при раздражении его током). Однако, чтобы создать для m. geniohyoideus punctum fixum на симфизе нижней челюсти, необходимо сокращение m. intermandibularis ant.; следовательно, эта мышца тоже сокращается в этот момент.

Кроме того, в предыдущей фазе жаберные дуги были сдвинуты вперед и опущены действием m. ceratohyoideus ext., hypobranchialia при этом изгибались. Форма хрящевых, эластичных hypobranchialia такова, что при прекращении действия m. sternohyoideus и m. ceratohyoideus ext. они должны сами возвращаться в исходное положение относительно копулы и возвращать в исходное положение ceratobranchialia (Северцов А. С., 1966). Однако возвращению жаберных дуг в исходное положение противодействует давление воды, сжимаемой при поднимании дна ротоглоточной полости. Поэтому в этом движении участвуют еще и m. m. subarcuales obl. II и III и m. m. levatores arcuum branchialium I—IV, способствующие возвращению жаберных дуг в исходное положение.

Все перечисленные мышцы сокращаются одновременно. Однако описание их действия, так же как и описание предыдущей фазы захватывания пищи, удобнее вести последовательно.

M. intermandibularis post. во время предыдущей стадии — опускания дна ротовой полости — растягивается и выгибается корытообразно. Сокращаясь, он возвращается в исходное положение, поднимая и уплощая переднюю часть дна ротовой полости. Расположенные каудальнее m. m. interhyoidei ant. и post. также выгибаются при опускании дна ротовой полости, однако, в отличие от m. intermandibularis post., обе мышцы прикрепляются на гиобранхиальном скелете на задних (дорсальных) концах гиоида и I жаберной дуги. Таким образом, создается положение, при котором, сокращаясь, обе мышцы могут не поднимать дно ротовой полости, а опускать его, разводя в стороны концы гиоида и первой жаберной дуги. Однако этого не происходит, так как конец ceratohyale фиксирован связками, а конец первой жаберной дуги — сокращающимися m. levator arcus branchialis I. Показательно, что именно m. levator arcus branchialis I — единственная из этой группы четырех мышц, прикрепляющаяся к черепу, и самая сильная из них.

Таким образом, все три мышцы вентрального поверхностного констриктора, сокращаясь, поднимают дно ротовой полости и выталкивают воду через жаберные щели. Поднимание дна ротовой полости происходит медленнее опускания. Сокращение мышц при этом не создает столь сильного тока воды, как при захватывании добычи, так как в этом нет нужды. Это невыгодно и с энергетической точки зрения: чтобы быстро вытолкнуть воду через узкие жаберные щели, надо создать внутри ротовой полости очень высокое давление.

На область первичного языка действуют у личинок *Urodela* сразу две мышцы: m. intermandibularis post. и m. interhyoideus ant. Как упомянуто выше, в движении поднимания дна ротовой полости участвуют m. geniohyoideus и m. intermandibularis ant. Волокна последнего, сокращаясь, поддерживают симфиз нижней челюсти снизу, укрепляя его. Это дает опору m. geniohyoideus, другой конец которого прикрепляется на вентральной стороне cartilago triangularis. Казалось бы, сокращаясь, m. geniohyoideus должен поворачивать вентрально задний конец копулы. Это и получается при раздражении m. geniohyoideus постоянным током на препарированных аксолотлях. В действительности же этого не происходит, так как копула все время опирается на сокращающиеся m. m. interhyoidei ant. и post. и m. intermandibularis post. Эта опора и дает возможность m. geniohyoideus протрагировать гиобранхиальный аппарат в исходное положение (рис. 8, положение $I \rightarrow II$).

Как уже упоминалось, в результате опускания задней части дна ротовой полости под действием m. ceratohyoideus ext. hypobranchialia изгибаются (рис. 9). Однако выпрямлению их до некоторой степени препятствует давление воды, находящейся внутри ротоглоточной полости. Помогают возвращению жаберных дуг в нормальное положение m. m. subarcualis obl. II и III и m. m. levatores arcuum branchialium I—IV. При раздражении током этих мышц добиться изменения положения жаберных дуг под влиянием их сокращения не удается. Это указывает на то, что мышцы в движении поднимания и приведения жаберных дуг играют подчиненную роль, только помогая выпрямлению hypobranchialia, которые действуют, как пружина, за счет упругости образующего их хряща.

Способ развития hypobranchialia, m. m. subarcuales obl. и m. m. levatores arcuum branchialium подтверждает это заключение. У молодых личинок *Urodela*, когда гиобранхиальный скелет только начинает функционировать и hypobranchialia состоят еще из очень молодого хряща, содержащего мало основного вещества (т. е. недостаточно упруги), все четыре m. m. levatores arcuum branchialium прикрепляются на задней стенке слуховой капсулы, а m. m. subarcuales obl. — на заднем конце копулы. Затем, по мере роста личинки, hypobranchialia принимают свою окончательную форму, в образующем их хряще увеличивается количество основного вещества, и они становятся более упругими. В то же время m. m. subarcuales obl. сдвигаются на фасцию m. sternohyoideus, а m. m. levatores arcuum branchialium — на фасцию m. longissimus dorsi. Естественно, что по своим механическим качествам (эластичность) фасция является менее удачным punctum fixum для мышцы, чем скелетные образования.

Механизм поднимания дна ротовой полости в том виде, как он здесь описан, имеется у всех исследованных форм, кроме протея. У него, соответственно очень мощному развитию hypobranchiale I, совершенно рудиментарен m. subarcualis obl. Однако m. m. levatores arcuum branchialium сохраняют свое функциональное значение. В связи с мощным развитием у протея мышц, опускающих дно ротовой полости, можно было бы ожидать соответствующего развития поперечных поверхностных мышц, его поднимающих. Однако это не наблюдается. По сравнению с другими видами *Urodela* у *Proteus anguineus* сильнее развит только m. interhyoideus ant. В этом я вижу сравнительноанатомическое доказательство того, что для личинок *Urodela* нет нужды в быстром удалении воды из ротовой полости. Усиление же m. interhyoideus ant. протея можно поставить в связь не с количеством воды и скоростью ее выведения, а с удлинением его морды, что требует большей общей протяженности вентральных поперечных мышц.

Таким образом, в движении поднимания дна ротовой полости — втором этапе захватывания пищи — участвует гораздо большее число мышц, чем на первом этапе. M. geniohyoideus, при помощи m. intermandibularis ant., создающего punctum fixum для m. geniohyoideus, протрагирует подъязычный аппарат, возвращая копулу и гиоидную дугу в исходное положение. M. m. levatores arcuum branchialium I—IV и m. m. subarcuales obl. II, III помогают hypobranchialia в возвращении в исходное положение жаберных дуг. Но основную работу по выведению воды из ротовой полости выполняют m. intermandibularis post. и m. m. interhyoidei ant. и post. Эти три мышцы являются производными вентрального поверхностного констриктора и, по мнению И. И. Шмальгаузена (1955а), у кистеперых рыб служили для выталкивания воды через жаберные щели при нагнетательном насосе гулярного дыхания. И у кистеперых рыб, предков амфибий, и у личинок *Urodela* как морфология, так и функция вентральных поперечных мышц одна и та же. Из этого можно сделать только один вывод: механизм второго этапа захватывания пищи личинками *Urodela* унаследован ими от механизма гулярного дыхания по принципу нагнетательного насоса.

У личинок *Urodela* сосуществуют элементы как разрежающего, так и нагнетательного насосов жаберного дыхания рыб, причем биологическое их значение очень сильно изменено. Они служат не для дыхания, а для захватывания добычи. Сосуществование обоих насосов у личинок *Urodela* объясняется, по-видимому, наличием их элементов еще у предков *Tetrapoda* — кистеперых рыб. У предков *Tetrapoda* сосуществование этих способов дыхания вызывалось, по-видимому, редукцией жаберной крышки, что вело к переходу на гулярное дыхание, а также наличием механизма затаенного дыхания, при котором вода всасывалась

в рот действием m. subcephalicus. Однако для проталкивания воды через жаберные щели должны были развиваться вентральные поперечные мышцы (Шмальгаузен, 1954а, 1954б, 1955а, 1956б; 1957, 1958, 1960, 1964).

Третий этап — фиксация добычи внутри ротовой полости — осуществляется, как уже говорилось, при помощи первичного языка, прижимающего добычу к нёбу. Если этот этап наступает, он является продолжением движения поднимания дна ротовой полости. По достижении гиобранхиальным скелетом исходного положения (рис. 8, *II*) сокращение m. geniohyoideus не прекращается. Мышца продолжает толкать копулу вперед, а так как задний конец копулы опирается на вентральные поперечные мышцы, то передний конец копулы и гиоидная дуга при этом поворачиваются передним концом вверх (рис. 8, *III*); расположенный на них первичный язык поднимается и прижимает добычу к нёбу.

У *Proteus anguineus* более сильный m. geniohyoideus соответствует большему развитию первичного языка, который у этого вида почти достигает симфиза нижней челюсти. Возможно, что прикрепление более мощного m. geniohyoideus по всему urohyale и привело у протея к редукции cartilago triangularis.

Четвертая фаза захватывания пищи личинками *Urodela* — транспортировка добычи внутри ротовой полости к пищеводу — осуществляется при закрывании жаберных щелей и расширении передней части пищевода. Закрывание жаберных щелей происходит под действием m. subarcualis rect. IV. Действие этой мышцы необходимо потому, что при повышенном в этот момент давлении внутри ротовой полости жаберные перегородки не могут закрывать жаберные щели. Расширение передней части пищевода создает область пониженного давления, куда устремляется добыча вместе с остатками воды из ротовой полости. Это движение осуществляется m. transversus ventr. IV. Однако место отхождения мышцы — *ceratobranchiale* IV (III у протея) — не может давать достаточной опоры для m. transversus ventr. IV, так как при действии обеих мышц правой и левой стороны жаберные дуги могут приводиться к средней линии тела, не растягивая, а сжимая глотку, как это предполагал Дрюнер (Drüner, 1901—1904). Однако следует учитывать, что сокращающийся в этот момент m. subarcualis rect. IV фиксирует ceratobranchiale IV, притягивая его к жаберной дуге. И все-таки в таком положении возможно отклонение всех жаберных дуг в медиальную сторону за счет изгибания hypobranchialia. Однако этому препятствует m. subarcualis rect. I, который, сокращаясь, фиксирует жаберные дуги на гиоидной дуге. Гиоидная дуга дает надежную опору жаберным дугам, так как задний конец ее фиксирован связками, а передний — сокращающимся m. geniohyoideus, толкающим копулу, а через нее и гиоид ростально. Следовательно, в движении расширения пищевода участвуют три мышцы, происходящие от вентральной бранхиальной мускулатуры рыб — мускулатуры, управляющей жаберными дугами.

Следует отметить, что, по данным А. П. Андрияшева (1941, 1946) и Е. Ф. Еремеевой (1951), у *Teleostei* добыча, попадающая в глотку, подвергается в этом отделе сжатию под действием последней жаберной дуги. Если предполагать, что у личинок *Urodela* m. transversus ventr. IV растягивает глотку, то механизмы заглатывания добычи у личинок *Urodela* и у рыб совершенно различны. Функционально этот вопрос решается следующим образом. Если точка прикрепления m. transversus ventr. IV лежит вентральнее или хотя бы на одном уровне со средней линией глотки, m. transversus ventr. IV должен растягивать глотку, так как тогда его волокна будут тянуть стенки глотки в стороны, расширяя ее; если же место прикрепления m. transversus ventr. IV находится дорсальнее, волокна мышцы будут подтягивать дно глотки вверх, сжимая ее. На

фронтальных срезах видно, что m. transversus ventr. IV лежит горизонтально, место его отхождения находится на уровне средней линии глотки или чуть вентральнее. Именно на основании этих рассуждений я и считаю, что m. transversus ventr. IV является у личинок *Urodela* дилататором глотки, и что эта мышца, по сравнению с рыбами, сменила свою функцию.

Вторая мышца, участвующая в последнем этапе захватывания добычи, — m. subarcualis rect. IV. Действие этой мышцы как констриктора жаберных дуг легко воспроизводится при раздражении ее постоянным током. Однако надо подчеркнуть, что при этом сочленения жаберных дуг между собой — comissurae terminales и juncturae proximales — не меняют своего положения, они неподвижны. Сближение же жаберных дуг происходит исключительно за счет эластичности хрящевых ceratobranchialia. Не следует думать, что замыкание жаберных щелей приводит к каким-то значительным изменениям положения ceratobranchialia. Даже у крупных аксолотлей (200—250 мм длиной) в спокойном состоянии, когда жаберные щели открыты, ширина их не превышает 0.5 мм и щель дополнительно еще перегорожена жаберными тычинками. Следовательно, для того чтобы замкнуть жаберные щели, практически не требуется движения жаберных дуг. Важно удержать их от открывания. В этом отношении m. subarcualis rect. IV *Hynobiidae* несомненно является наиболее примитивной, так как у них m. subarcualis rect. IV не может оказывать непосредственного воздействия на ceratobranchialia II и III и, следовательно, на вторую жаберную щель. Ее закрывание происходит в результате общего сжатия жаберных дуг под действием m. subarcualis rect. IV. У *Ambystomidae* и *Salamandridae* мышца делится на три порции, и на ceratobranchialia развиваются гребни для их прикрепления, особенно заметные у *Salamandridae*. Это единственное отличие личиночного гиобранхиального аппарата прогрессивного семейства *Salamandridae* по сравнению с примитивными *Hynobiidae*.

У *Proteus anguineus* m. subarcualis rect. IV (III) изменен в соответствии с изменениями гиобранхиального скелета. Во-первых, в связи с утерей ceratobranchiale IV исчезла и порция m. subarcualis rect., соединявшая четвертую дугу с третьей. У протея всего две порции m. subarcualis rect. IV (III). Кроме того, в соответствии с усилением хрящевых эпифизов ceratobranchialia порции мышцы отодвигаются дальше от junctura proximales, что создает больший рычаг при их действии и ставит их в лучшие функциональные условия. Наконец, сами порции этой мышцы широки и сильны. M. subarcualis rect. I у всех исследованных видов не меняет своей функции и морфологии.

Относительно m. ceratohyoideus ext. и m. subarcualis rect. I Дрюнер (Drüner, 1901—1904) писал, что обе эти мышцы подтягивают вперед жаберные дуги. Становится непонятным, зачем нужны две мышцы, имеющие одинаковую функцию. Однако при исследовании механизма захватывания пищи с полной ясностью выступает разница их функций и, следовательно, необходимость сохранения у личинок *Urodela* обеих мышц. M. ceratohyoideus ext. опускает дно ротовой полости, а m. subarcualis rect. I фиксирует жаберные дуги на гиоидной дуге.

Таким образом, четвертый этап — транспортировка добычи внутри ротовой полости по направлению к пищеводу — резко отличается от того, что известно в этом отношении для рыб. Расширение глотки вместо сжатия ее, если оно действительно происходит, является несомненным новоприобретением личинок *Urodela*.

У *Proteus anguineus* m. subarcualis rect. IV (III) и m. transversus ventr. IV (III) развиты сильнее, чем у остальных описанных здесь форм. Общность места прикрепления m. sternohyoideus и m. transversus ventr. IV

у протея на нижней стороне глотки приводит у этого вида к объединению первого и четвертого этапов захватывания пищи, т. е. добыча единым движением опускания дна ротовой полости и глотки транспортируется от наружной среды до пищевода. Затем наступает второй этап — удаление воды из ротовой полости через жаберные щели. Следовательно, у протея, наряду со значительной морфологической перестройкой подъязычно-жаберного аппарата, произошла перестройка и самого механизма захватывания пищи.

С чем же связано такое изменение гиобранхиального аппарата и механизма его действия у протея? Протей — это слепая пещерная форма, питающаяся, по данным М. Н. Гостеевой (1951), в основном бокоплавами, очень подвижными и очень быстро прячущимися во всевозможные щели между камнями. Обнаружить добычу протей может только при помощи сейсмосенсорной системы и обоняния. Однако хватает он добычу, как мне удалось это видеть в аквариуме, только после того, как коснется ее концом морды — своими огромными мягкими губами (рис. 7), пронизанными осязательными нервами. Прикосновение к добыче, естественно, предупреждает ее об опасности, а преследование добычи, вообще не свойственное личинкам *Urodela*, для протея просто невозможно. Поэтому у протея есть возможность сделать только одно втягивающее движение в момент прикосновения к добыче. Это движение должно быть настолько сильным, чтобы обеспечить надежное захватывание очень подвижной добычи. Кроме того, развитие длинных губ увеличивает расстояние от добычи до втягивающего аппарата. Чем больше это расстояние, тем сильнее должен действовать гиобранхиальный насос. Именно этим и вызвано столь мощное развитие у протея мышц, опускающих дно ротовой полости, и объединение первой и четвертой фаз захватывания пищи. Напротив, при поднимании дна ротовой полости большой силы не требуется, поэтому вентральные поперечные мышцы развиты не столь сильно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Механизм захватывания добычи личинками *Urodela* развился на основе механизма дыхания рыб.

Сохранились основные движения: втягивание воды в рот — наследство разрежающего насоса гулярного дыхания; выталкивание воды через жаберные щели — наследство нагнетательного насоса гулярного дыхания (при затаенном дыхании *Crossopterygii*).

Это, собственно, и обусловило высокую степень гомологии гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* и рыб при полной утере аппаратом *Urodela* самой функции дыхания.

В то же время именно с утерей функции дыхания (точнее, с вынесением органов дыхания — наружных жабр — за пределы гиобранхиального аппарата) связаны его основные перестройки.

Редукция дорсальных отделов жаберных дуг в связи с утратой их жаберными лепестками функции газообмена была исследована И. И. Шмальгаузеном (1955а, 1955б; 1964). Нет оснований считать, что редукция ceratobranchiale V и пятой жаберной щели шла на какой-то иной функциональной основе. Эта редукция происходила по способу отрицательной анаболии А. Н. Северцова (1939), когда орган, начав развиваться, останавливается на какой-то стадии, не достигнув дефинитивного развития. Именно это и происходит с зачатком пятой жаберной щели — пятым энтодермальным жаберным карманом. Раннее прекращение его развития указывает на то, что редукция началась давно.

Действительно, уже среди *Rhipidistia* у *Glyptolepis* отсутствует V жаберная дуга (Jarvik, 1963) и, следовательно, пятая жаберная щель.

Строение гиобранхиального скелета *Dvinosaurus* (Быстров, 1938), наиболее полно известной нам в этом отношении неотеничной формы стегоцефалов, свидетельствует о том, что гиобранхиальный аппарат личинок стегоцефалов был устроен так же, как у личинок *Urodela* (Шмальгаузен, 1964).

Возникает вопрос: чем вызвана такая высокая стабильность гиобранхиального аппарата личинок *Urodela*? Ведь единственное новоприобретение личинок высших семейств по сравнению с личинками *Hynobiidae* — это расщепление m. subarcualis rect. IV на три порции и образование гребней на ceratobranchialia. Ответ следует искать в биологии личинок *Urodela*. Все они — мало подвижные подстерегающие хищники, хватающие проплывающую мимо добычу. Описанный способ охоты оказался очень выгодным, так как дает возможность дистантного захватывания добычи (Северцов А. С., 1966).

У *Proteidae* механизм втягивания добычи достигает наиболее сильного развития. Становится понятной и редукция ceratobranchiale IV и задней жаберной щели у протея. Для выведения воды из ротовой полости при небольшой скорости этого процесса достаточно было бы даже одного отверстия. В то же время при редукции задних жаберных дуг увеличивается область, на которую действует m. sternohyoideus, и действие его переносится непосредственно на дно ротовой полости. Из вышеизложенного ясно, что строение гиобранхиального аппарата *Proteus anguineus* является крайней из известных нам форм развития этого органа. Это подтверждает точку зрения П. В. Терентьева (1961), поместившего *Proteidae* в одну из самых верхних ветвей эволюционного древа *Urodela*, и не дает возможности согласиться с Ноблем (Noble, 1931), считавшим *Proteidae* одной из наиболее примитивных групп хвостатых амфибий.

Таким образом, эволюция гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* шла путем последовательной редукции его элементов, что связывается с утерей жаберными дугами функции дыхания и дальнейшим развитием механизма захватывания пищи.

До сих пор здесь рассматривалась только эволюция тех или иных элементов гиобранхиального аппарата, причем не подчеркивалось, что гиобранхиальный аппарат личинок *Urodela* имеет целый ряд ювенильных черт организации. В первую очередь это касается неразвитости сочленений между элементами дуг и типичного для метаморфизирующих *Urodela* отсутствия окостенений гиобранхиального скелета. Оба эти чисто личиночных признака были использованы в эволюции механизма захватывания пищи. Так, эластичная упругость hypobranchialia используется при возвращении в исходное положение жаберных дуг. Это приводит к ослаблению и смене мест прикрепления m. m. subarcuales obl. II, III и m. m. levatores arcuum branchialium II—IV. Совместность движения жаберных дуг обусловлена и новоприобретением (по сравнению с рыбами) личинками *Urodela* comissurae terminales и juncturae proximales. Развитие же их, описанное выше, идет по принципу положительной анаболии А. Н. Северцова (1939) — комиссуры являются надставкой конечной стадии развития ceratobranchialia.

Слияние между собой базальных элементов произошло, возможно, еще у рыб. Но слияние с копулой urohyale — это приобретение амфибий. Сравнение развития копулы у *Ranodon sibiricus* и других личинок *Urodela* дает прекрасный пример выпадения стадий развития, т. е. его акцелерации. А генерализация копулы функционально объясняется тем, что единая копула лучше передает на гиоидную дугу действие вентральной спинальной мускулатуры.

Наиболее загадочным с функциональной точки зрения является процесс редукции hypobranchialia. Можно предположить, что уменьшение

числа прикреплений жаберных дуг на копуле при неразвитых сочленениях увеличивает подвижность их относительно копулы. Но мощность hypobranchiale I у протея при редукции hypobranchiale II заставляет отказаться от этого предположения. В то же время процесс развития hypobranchiale III у *Hynobiidae* — это наиболее наглядный пример отрицательной анаболии во всем онтогенезе гиобранхиального аппарата личинок *Urodela*.

Таким образом, гиобранхиальный аппарат личинок хвостатых амфибий дает ряд примеров эволюции провизорных, личиночных особенностей. Если учитывать, что в метаморфозе гиобранхиальный аппарат личинок *Urodela* претерпевает не только морфологическую, но и функциональную перестройку (Шмальгаузен, 1957, 1964; Северцов А. С., 1964), строение гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* надо считать комплексом личиночных, провизорных приспособлений. Такие приспособления А. Н. Северцов (1939) назвал ценогенезами. Б. С. Матвеев (1937) предложил называть их эмбриоадаптациями. Что эмбриоадаптивные приспособления эволюируют, отмечалось уже давно. В свое время много писалось о необходимости изучения закономерностей их эволюции, и многие авторы исследовали конкретные филогенезы эмбриоадаптаций и классифицировали их. В 1940 г. А. А. Махотин на насекомых показал, что эмбриоадаптивные признаки подчиняются тем же закономерностям филогенеза, что и признаки взрослых животных. Махотин обнаружил в эмбриогенезе насекомых несколько примеров смены функции. Позже Б. С. Матвеев (1939, 1940б) показал то же самое для *Teleostei*.

Однако до сих пор никто не обращал внимания на тот факт, что эволюция эмбриоадаптивных признаков происходит путем тех же модусов филэмбриогенеза А. Н. Северцова (1939), что и эволюция дефинитивных признаков взрослых форм.

Между тем, описанный в настоящей статье материал дает ряд примеров, позволяющих высказать это положение. В связи с тем что в ходе эволюции от рыб до *Urodela* у личинок последних гиобранхиальный аппарат подвергся общей редукции, вызванной утерей им функции газообмена, наибольшее число обнаруженных филэмбриогенезов относится к разряду отрицательной анаболии. Это — развитие hypobranchiale III у *Hynobiidae*, развитие сочленений между элементами дуг и закладок пятой жаберной щели у всех личинок *Urodela*.

Наряду с этим удается наблюдать ряд случаев положительной анаболии, которые обусловлены эволюцией гиобранхиального аппарата личинок *Urodela* в связи с функцией захватывания пищи. Это — развитие comissurae terminales у личинок всех исследованных форм и развитие трех порций m. subarcualis rect. IV у личинок высших *Urodela*.

Таким образом, эволюция эмбриоадаптаций происходит по способу филэмбриогенезов А. Н. Северцова. Расширяя это заключение, можно сказать, что любой морфологический признак, независимо от того, провизорный он или дефинитивный, эволюирует путем филэмбриогенезов.

ЛИТЕРАТУРА

Андрияшев А. П. 1941. О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб. Рефераты работ учреждений ОБН АН СССР за 1940 г. Л. : 211—212.

Андрияшев А. П. 1944. Способы добывания пищи у морского ерша (*Scorpaena porcus* L.). Журн. общ. биол., 5, 1 : 56—59.

Андрияшев А. П. 1946. Об упрощениях в строении и функции глоточного аппарата некоторых растительноядных рыб. Зоол. журн., XXV, 4 : 339—347.

Балабай П. П. 1928. Строение и функция жаберного аппарата миноги. Тр. III съезда зоол., анат., гист. и эмбр., Л. : 99—100.

Безрукова Е. А. 1928. Развитие chondrocranium'а у *Esox lucius*. Русск. зоол. журн., 8, 4 : 89—111.
Боголюбский С. Н. 1925. К сравнительной морфологии подъязычного аппарата амфибий. Части I и II. Русск. зоол. журн., 5, 4 : 39—52.
Боголюбский С. Н. 1926. К сравнительной морфологии подъязычного аппарата амфибий. Часть III. Русск. зоол. журн., 6, 3 : 3—24.
(Быстров А. П.) Bystrow A. P. 1938. *Dvinosaurus* als neotenische Form der Stegocephalien. Acta Zool., 19, 1—2 : 209—295.
Воробьева Э. И. 1962. Ризодонтные кистеперые рыбы главного девонского поля СССР. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 44 : 3—138.
Воскобойников М. М. 1928а. Закономерности эволюции висцерального аппарата позвоночных. Тр. III съезда зоол., анат., гист. и эмбр., Л. : 105—107.
Воскобойников М. М. 1928б. Аппарат жаберного дыхания у рыб. Тр. III съезда зоол., анат., гист. и эмбр., Л. : 103—105.
(Воскобойников М. М.) Woskoboinikoff M. M. 1932. Der Apparat der Kiemenathmung bei den Fischen. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 55 : 315—488.
Гиммельрейх Г. А. 1963. Висцеральный аппарат осетрообразных как орган приема пищи. Тр. Инст. морф. животных АН СССР, 38 : 77—109.
Гостеева М. Н. 1951. Условия обитания протея. Тезисы докл. II экол. конф. 1950 г., ч. 3 : 63—74.
Еремеева Е. Ф. 1951. Зависимость между строением черепа и строением ротового и глоточного аппаратов костистых рыб. Тр. Инст. морф. животных АН СССР, 3 : 34—45.
Матвеев Б. С. 1937. Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 3—42.
Матвеев Б. С. 1939. Закономерности эволюционной морфологии и дарвинизм. Зоол. журн., XVIII, 4 : 572—600.
Матвеев Б. С. 1940а. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса. Зоол. журн., XIX, 4 : 530—547.
Матвеев Б. С. 1940б. О смене функций и других типах преобразования формы и функции в онтогенезе. Журн. общ. биол., 1, 3 : 372—396.
Матвеев Б. С. 1947. Роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции. Зоол. журн., XXVI, 5 : 389—402.
Матвеев Б. С. 1960. Факторы, определяющие изменения онтогенеза в эволюции. Архив анат., гист. и эмбр., 38, 3 : 3—15.
Матвеев Б. С. 1961. Краткие итоги развития эволюционной морфологии за 25 лет после А. Н. Северцова. Архив анат., гист. и эмбр., 41, 11 : 22—30.
Махотин А. А. 1940. О взаимоотношениях типов филогенетических изменений органов. Сборник памяти А. Н. Северцова, 2, 1 : 209—261.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—610.
Северцов А. С. 1964. Об образовании языка *Hynobiidae*. ДАН СССР, 154, 3 : 731—734.
Северцов А. С. 1966. Механизм захватывания пищи у личинок *Urodela*. ДАН СССР, 168, 1 : 230—233.
(Татарко К.) Tatarko K. 1939. The mandibular and hyoid arches and gillcover in *Polypterini*, *Lepidosteoidei* and *Amioidei*. Pap. Anim. Morph., 5: 17—71.
Терентьев П. В. 1961. Герпетология. Изд. «Высшая школа», М., 1—335.
Шмальгаузен И. И. 1950. О прикреплении висцеральных дуг к осевому черепу у рыб. Зоол. журн., XXIX, 5 : 435—448.
Шмальгаузен И. И. 1951а. Функциональное значение первичных форм прикрепления челюстной дуги к черепной коробке у рыб. Зоол. журн., XXX, 2 : 149—164.
Шмальгаузен И. И. 1951б. Значение функции в преобразовании дорсальных отделов висцерального аппарата при переходе от рыб к наземным позвоночным. Зоол. журн., XXX, 5 : 411—418.
Шмальгаузен И. И. 1953. Аутостилия и преобразование верхних отделов первых висцеральных дуг у низших наземных позвоночных. Зоол. журн., XXXII, 1 : 30—42.
Шмальгаузен И. И. 1954а. Артериальные дуги и развитие жаберного кровообращения у амфибий и рыб. Зоол. журн., XXXIII, 2 : 406—422.
Шмальгаузен И. И. 1954б. Развитие жабер, их кровеносных сосудов и мускулатуры у амфибий. Зоол. журн., XXXIII, 4 : 848—867.
Шмальгаузен И. И. 1955а. Развитие висцеральной мускулатуры у хвостатых амфибий. Зоол. журн., XXXIV, 1 : 162—174.
Шмальгаузен И. И. 1955б. Жабры и жаберные перегородки у хвостатых амфибий. Зоол. журн., XXXIV, 2 : 383—398.

Шмальгаузен И. И. 1956. Развитие аппарата звукопередачи у амфибий семейства *Hynobiidae*. Зоол. журн., XXXV, 3 : 419—433.
Шмальгаузен И. И. 1957. Биологические основы возникновения наземных позвоночных. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 3—30.
Шмальгаузен И. И. 1958. История происхождения амфибий. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 30—58.
Шмальгаузен И. И. 1960. Биологические основы организации кистеперых рыб. Палеонт. журн., 1 : 3—15.
Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. Изд. «Наука», М. : 3—270.
Allis E. P. jr. 1922. The cranial anatomy of *Polypterus* with special reference to *Polypterus bichir*. J. Anat., 56, III—IV : 189—294.
Aoyama F. 1930. Die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes des *Cryptobranchus japonicus*. Zeit. Anat. Entw., 93, 1—2 : 107—181.
Beer G., de. 1937. The development of vertebrate skull. Oxford. Clarendon press : 3—552.
Böker H. 1935—1937. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, I—II : 3—287; 3—348.
Drüner L. 1901—1904. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. Zool. Jahrb. Abt. Anat., I, 15, 3 : 435—622; II, 19, 3—4 : 361—690.
Drüner L. 1903. Über die Muskulatur des Visceralskelettes der Urodelen. Anat. Anz., 23 : 545—571.
Edgeworth F. H. 1920. On the development of the hyobranchial and laryngeal muscles in the *Amphibia*. J. Anat., 54 : 125—162.
Edgeworth F. H. 1923a. On the development of the hypobranchial, branchial and laryngeal muscles of *Ceratodus* with a note on the quadrate and epihyale. Quart. J. Micr. Sci., 67 : 325—368.
Edgeworth F. H. 1923b. On the larval hyobranchial skeleton and musculature of *Cryptobranchus*, *Menopoma* and *Ellipsoglossa*. J. Anat., 57, II : 97—105.
Edgeworth F. H. 1935. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge, University press : 3—493.
Eyal-Giladi, Hefzibach and Nira Zinberg. 1964. The development of chondrocranium of *Pleurodeles waltlii*. J. Morph., 114 : 527—548.
Fox H. 1954. Development of the skull and associated structures in amphibia with special reference to the urodeles. Trans. Zool. Soc., London, 28 : 241—304.
Fox H. 1959. A study of the development of the head and pharynx of the larval urodele *Hynobius* and its bearing on the evolution of vertebrate head. Phil. Trans. Roy. Soc., London, 242, 690 : 151—205.
Fox H. 1965. Early development of the head and pharynx of *Neoceratodus* with a consideration of its phylogeny. J. Zool., 146 : 470—554.
Fucuda J. 1928. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hyobranchialskelettes von *Megalobatrachus japonicus*. Fol. Anat. japon., 6 : 327—374.
Gallien L. et M. Durochet. 1957. Table chronologique du développement chez *Pleurodeles waltlii* Michah. Bull. biol., 91, 2 : 97 —114.
Gaupp E. 1904. Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. Ergebn. Anat. Entw. Gesch., 14 : 808—1048.
Gläesner L. 1925. Normentafeln zur Entwicklung des gemeinen wassermolchs (*Molge vulgaris*). Gustav Fischer, Jena.
Glücksohn S. 1931. Äusser Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von *Triton taeniatus* Leyd. und *Triton cristatus* Laur. Arch. Entw. Mech., 125 : 341—369.
Hay O. 1890. The skeletal anatomy of *Amphiuma* during its earlier stages. J. Morph., 4 : 11—34.
Hoffmann C. K. 1896. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. Morph. Jahrb., 25 : 250—340.
Holmgren N. und E. Stensiö. 1936. Kranium und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische. Handb. Vergl. Anat. Wirbl. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch. 4 : 233—500.
Jarvik E. 1954. On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., ser. 3, 5, 1 : 1—104.
Jarvik E. 1963. The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapods and the diphyletic origin of the tetrapod tongue. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., ser. 3, 9, 1 : 1—74.
Jarvik E. 1965. Specialization in early vertebrates. Ann. Soc. Roy. Zool., Belg., 94, 1 : 11—95.
Kesteven H. 1942. The evolution of the skull and the cephalic muscles. I. The fishes. Mem. Aust. Mus. Nat. Hist., Sydney, 8 : 1—63.

Kirchhoff H. 1958. Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 76, 4 : 461—594.
Luther A. 1913. Über die von N. trigeminus versorgte Muskulatur der Ganoiden und Dipneusten. Acta Soc. Sci. Fenniceae, 41, 9 : 1—72.
Luther A. 1914. Über die von N. trigeminus versorgte Muskulatur der Amphibien. Acta Soc. Sci. Fenniceae, 44, 7 : 3—147.
Luther A. und W. Lubosch. 1938. Muskeln des Kopfes: viscerale Muskulatur. Handb. Vergl. Anat. Wirb. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius., W. Lubosch. 5 : 467—540.
Matumoto K. 1932. Beiträge zur Morphologie und Entwicklung des Hyobranchialskelettes bei *Hynobius leechii*. Keijo. J. Med. 3 : 91—112.
Millot J. et J. Anthony. 1958. Anatomie de Latimeria chalumnae. I. Squelette et muscles. Paris : 3—122.
Nischi S. 1938. Muskeln des Rumpfes. Handb. Vergl. Anat. Wirb. L. Bolk. E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, 5 : 351—466.
Noble G. K. 1931. The biology of the amphibia. N. Y. Dover publ. inc. 3—577.
Okajima K. 1909. Über des Hyobranchialskelett von *Onychodactylus*. Anat. Anz., 34 : 182—185.
Okajima K. 1922. Zur Anatomie des Hyobranchialskelettes bei den Onychodactylus larven. Folia anat. jap. 1 : 195—200.
Piatt J. 1938. Morphogenesis of the cranial muscles of the *Ambystoma punctatum*. J. Morph., Philadelphia, 63 : 531—570.
Piatt J. 1939, 1940. Correct terminology in salamander myology. I. Intrinsic gill musculature; II. Transversal ventral throat musculature Copeia, Ann. Arbor. 220—224; 9—14.
Platt J. 1897. The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morph. Jb., 25, 1 : 373—464.
Pusey H. 1943. On the head of the Liopelmid frog *Ascaphus truei*. I. The chondrocranium, jaws, arches and muscles of partly—grown larva. Quart. J. Micr. Sci., 84, 2, 3 : 105—185.
Rempel A. 1943. The origin and differentiation of the larval head musculature of *Triturus torosus* (Rathke). Univ. California Publ., 51, 3 : 87—128.
Signoret I. 1950. Cephalogenes chez le triton *Pleurodeles waltlii* Michah apres traitement de la gastrula par chlorure de lithium. Maurice Declume, Paris : 3—117.
Stadtmüller F. 1936. Kranium und Visceralskelett der Stegocephalien und Amphibien. Handb. Vergl. Anat. Wirb. L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, 4 : 501—698.
Tsusaki T. 1922. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hyobranchialskelettes von *Hynobius*. Folia Anat. jap., 1 : 1—21.
Watson D. M. S. 1937. The Acanthodien fishes. Phil. Trans. Roy. Soc., 228. 549 : 49—146.
Westoll T. S. 1943. The origin of the tetrapods. Biol. Review, Camb. Phil. Soc., 18 : 78—98.
Wiedersheim R. 1877. Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrb., 3 : 352—448, 459—548.
Wilder H. H. 1891. A contribution to the anatomy of *Siren lacertina*. Zool. Jahrb. Abt. Morph., 4 : 653—696.

А. Н. Световидов и Т. А. Скворцова

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ НАДЖАБЕРНЫХ ОРГАНОВ СЕЛЬДЕВЫХ

A. N. Svetovidov and T. A. Skvorzowa

THE STRUCTURE AND FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF PHARYNGEAL ORGANS IN CLUPEOID FISHES

Наджаберные органы описаны более 100 лет назад и в дальнейшем были обнаружены у многих видов сельдевых и некоторых близких семейств отр. сельдеобразных, а также у немногих семейств других отрядов костистых рыб. Впервые и, пожалуй, наиболее детально по сравнению с другими ранними работами их внешнее строение было описано у *Heterotis ehrenbergi* C. V. сем. *Heterotidae* из сельдеобразных (Hyrtl, 1854 : 85, Taf. II, Fig. 2, Taf. III, Fig. 1), у *Meletta thrissa* C. V. (*Clupanodon thrissa* (L.)), *Chatoessus chacunda* C. V. (*Anodontostoma chacunda* (Ham. Buch.)), *Gonostoma javanicum* Sieb (предыдущий вид), *Clupanodon aureus* Spix, *Kowala albella* C. V. (*Sardinella brachisoma* Blkr.), *Sardinella anchovia* C. V. (*S. aurita* Val.) из сем. *Clupeidae* (Hyrtl, 1855 : 48, Taf. I, Fig. 1), а также у *Lutodeira chanos* (*Chanos chanos* (Forskål)), относящегося к сем. *Chanidae* из сельдеобразных (Hyrtl, 1863 : 4, Fig. 1, 2). Следует отметить, что у последнего вида эти органы в более общей форме были описаны и ранее (Müller, 1846 : 190). Наджаберные органы были обнаружены также у *Alepocephalus rostratus* Risso (Gegenbaur, 1878; Heim, 1935 : 87) из сем. *Alepocephalidae* и у сем. *Kneriidae* (Giltay, 1934) и *Cromeriidae* (Aubenton, 1961 : 154), относящихся тоже к сельдеобразным. В связи со строением скелета, в частности epibranchiale 4-й жаберной дуги, наличие их упоминается у *Clupea harengus*, *C. sprattus* (*Sprattus sprattus* (L.)), *C. finta* (*Alosa fallax* (Lacépède)), *C. sapidissima* (*A. sapidissima* (Wilson)) и *Chatoëssus erebi* (*Nematalosa erebi* (Günther)) (Ridewood, 1904a : 459, 467). Последний автор (Ridewood, 1904b : 80), отмечая их в связи с изменениями в строении 4-й и 5-й жаберных дуг у сельдеобразных (Malacopterygii), считает, что у них наджаберные органы вообще сильно развиты. О наджаберных органах у некоторых рыб, описанных цитированными авторами, упоминают Бридж (Bridge, 1904 : 294), Раутер (Rauther, 1910 : 506) и некоторые другие.

Особое внимание было уделено изучению наджаберных органов у сельдевых рыб за последние 10—20 лет, причем исследовалось не только их внешнее, но отчасти и гистологическое строение и, кроме того, были высказаны соображения об их функциональном значении.

Впервые так детально наджаберные органы были изучены у *Clupea pilchardus* C. V. (*Sardina pilchardus* (Walb.)), отчасти у *C. aurtia* C. V.

(*Sardinella aurita*) и менее подробно у *C. thrissa* C. V. (*Clupanodon thrissa*), *Alosa vulgaris* C. V. (A. *alosa* (L.)), *Chatoëssus erebi* C. V. (*Nematalosa erebi*) из сельдевых и у *Chanos salmoneus* C. V. (*Ch. chanos*) из сем. *Chanidae* (Vialli, 1926; Heim, 1935 : 87—94, Fig. 18—23; Monod, 1949), *Phractolaemus ansorgei* Blgr. (Thys van den Audenaerde, 1961 : 145—146, fig. 3, pl. III, c) из сем. *Phractolaemidae*, *Gonorhynchus gonorhynchus* (L.) (Monod, 1963 : 263) из сем. *Gonorhynchidae*. Позднее более подробно они были изучены у *Dorosoma cepedianum* (LeSueur) (Lagler a. Kraatz, 1945), *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) и *Brevoortia tyrannus* (Latrobe) (Monod, 1949 : 60—61, 1961 : 531), *Gudusia chapra* (Ham.) (Kapoor, 1954a, 1957, 1958), *Chanos chanos* (Forsk.) (Kapoor, 1954b; Monod, 1949), *Hilsa ilisha* (Ham.) (Kapoor, 1954c), *Heterotis niloticus* Ehrenberg (Aubenton, 1954), *Sardinops caerulea* (Girard), *Konosirus punctatus* (Temm. et Schl.) (Iwai, 1955, 1956), *Sardinella zunasi* (Bleek.) (Takahasi, 1957) и *Dorosoma petense* (Günther) (Miller, 1964).

Кроме перечисленных выше видов сельдевых и других семейств отр. *Clupeiformes*, органы более или менее сходного строения и функционального значения были описаны у ряда видов семейств других отрядов: *Characidae*, *Citharinidae* (Kner, 1861; Sagemehl, 1885a, 1885b, 1887; Heim. 1935; Bertmar, 1961; Daget, 1958, 1959, 1960, 1962a, 1962b) и у *Hypophthalmichthys* из сем. *Cyprinidae* (Boulenger, 1901; Fang, 1928; Замбриборщ, 1955, 1957; Веригин, 1957), относящихся к карпообразным, а также у сем. *Scaridae* (Sagemehl, 1885b) и *Stromateidae* (Bühler, 1930) из окунеобразных.

В иностранной литературе исследуемые органы известны под многими названиями: epibranchial organs, Suprabranchialorgane, organes épibranchials (наджаберные органы), accessorischen Kiemenorgane, accessorischen branchial Organe (придаточные жаберные органы), sacculi pharyngeales, Rachensäcke (глоточные мешки), pharyngeal organs (глоточные органы), pharyngeal pockets, pharyngeal pouches, Pharyngealtaschen (глоточные карманы), а также по их строению, у некоторых напоминающему улитку, spirally coiled gill-helix или просто gill-helix, Schneckenorgane, Kiemenschnecke. В русской учебной литературе они называются глоточные мешки, прибавочные органы (Суворов, 1949 : 146, 173), в научной — наджаберные органы (Берг, 1955 : 168, 199; Замбриборщ, 1955, 1957; Веригин, 1957), реже — добавочные глоточные мешки (Берг, 1955 : 196).

Однако под тем же названием — наджаберные органы (Берг, 1955 : 199, 248; Суворов, 1949 : 171, 172), а также лабиринтообразные наджаберные или просто лабиринтовые органы, наджаберные полости, воздушные мешки и придаточные дыхательные органы (Берг, 1955 : 204, 231, 234, 248; Суворов, 1949 : 172, 173) — известны органы, служащие для воздушного дыхания у рыб сем. *Amphipnoidae* (Hyrtl, 1858), *Ophiocephalidae*, *Anabantidae*, *Luciocephalidae* (Bader, 1937), у некоторых семейств *Siluroidei*.

По-видимому, у сельдевых и других упомянутых выше семейств следует сохранить не совсем точное, но уже вошедшее в нашу литературу название — наджаберные органы, хотя оно и не соответствует принятому в настоящее время в иностранных работах названию — глоточные карманы (pharyngeal pockets) или, реже, глоточные органы (pharyngeal organs), что представляет известные неудобства. Что касается органов, связанных с дыханием, иногда также называемых наджаберными, то за ними следует сохранить упомянутые выше названия в зависимости от их строения — мешки, полости, придаточные или лабиринтообразные органы, — но каждый раз со словом дыхательные, а не наджаберные, тем более что некоторые из них, например лабиринтообразные, расположены вдоль туловища, а не над жабрами.

Наджаберные органы, как видно из рассмотренных выше литературных данных, вообще свойственны сельдевым, однако изучены они у сравнительно небольшого числа видов, а более или менее подробно у немногих. Несмотря на внимание, уделяемое в последнее время изучению наджаберных органов в зарубежных странах, строение их у преобладающего большинства видов сельдевых остается неизвестным. Что касается сельдевых, встречаемых в водах СССР, то из более чем 20 видов наличие их установлено менее чем у половины, а строение изучено лишь у *Konosirus punctatus* (Iwai, 1956), *Sardina pilchardus* и отчасти *Sardinella aurita* (Heim, 1935), у *S. zunasi* (Takahasi, 1957) и *Sardinops caerulea* (Iwai, 1955), рассматриваемого, как и близкий к нему *S. sagax melanosticta*, в качестве подвида того же вида (Световидов, 1952 : 177).

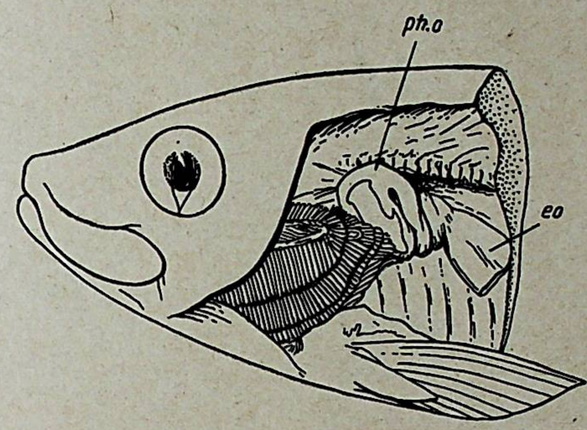


Рис. 1. Вид головы *Sardinella aurita* сбоку с левым наджаберным органом.

eo — пищевод; *ph. o* — наджаберный орган.

Наджаберные органы сельдевых представляют интерес не только по своему строению, — как будет видно из дальнейшего, достаточно разнообразному у разных видов, — но и благодаря их функциональному значению.

Учитывая сказанное — слабую изученность наджаберных органов у сельдевых вообще и у встречаемых в наших водах в частности, интерес, проявляемый в последние годы к изучению их зарубежными учеными, а также их функциональное значение, отличное от сходных по положению и возникновению придаточных дыхательных органов и ставшее более или менее очевидным лишь в последнее время, — вполне своевременно исследование их у сельдевых СССР.

Наджаберные органы у сельдевых видны с каждой стороны тела при удалении жаберной крышки и жаберных лепестков задней части жаберных дуг. Они расположены с каждой стороны жаберной полости сверху, под позвоночником, над задними краями жаберных дуг и задней частью глотки (рис. 1) и представляют собой парные выпячивания дорсо-латеральной стенки задней части глотки, открывающиеся в последнюю. При наиболее простом строении наджаберные органы представлены в виде парных, направленных в стороны и отчасти вперед, слепых на конце больших карманообразных выпячиваний глотки. При наиболее сложном строении они имеют вид направленных вперед, загнутых далее вниз и после изгиба направленных назад, слепых на конце трубок. Оба органа, правый и левый, видны сверху после удаления мышц и других тканей сразу за черепом.

Каждый из наджаберных органов латеральной и отчасти дорсальной и вентральной сторонами прикреплен к сильно измененной и увеличенной как в простых, так и в сложных органах epibranchiale 4-й жаберной дуги. Дорсальная сторона его прикреплена фасцией к вентро-латеральной стороне позвоночника и нижней поверхности нижних ребер, частично охватывает латерально parasphenoideum и прикрепляется к нижней стороне epioticum. Внутри наджаберных органов, как простых, так и наиболее сложного строения, расположено по два ряда жаберных тычинок — один

ряд снизу, на вентральной стороне вдоль латеральной, второй над ним, на дорсальной стороне. Тычинки нижнего ряда расположены на epibranchiale 4-й жаберной дуги и представляют собой продолжение в каждый орган жаберных тычинок внутреннего ряда этой дуги, верхний — продолжение в него тычинок 5-й дуги. Следует отметить, что у сельдевых жаберные тычинки расположены в один ряд на наружной стороне каждой из пяти жаберных дуг и, кроме того, имеется по ряду тычинок вдоль всей внутренней стороны 4-й дуги и верхней половины 3-й, причем на последней у некоторых малотычинковых видов рода *Alosa* (*A. brashnikovi*) они зачаточные или отсутствуют.

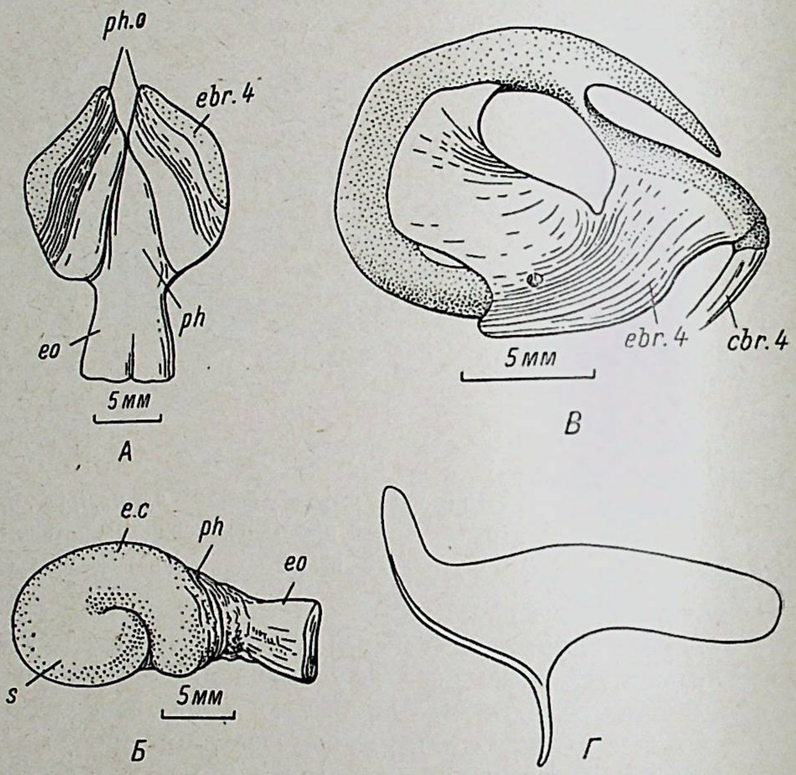


Рис. 2. Наджаберные органы *Sardinella aurita* длиной 210 мм.

А — вид сверху; *Б* — вид сбоку (epibranchiale удалена); *В* — epibranchiale четвертой жаберной дуги (пунктиром обозначен хрящ); *Г*—видоизмененная жаберная тычинка нижнего ряда (×25). *cbr. 4* — ceratobranchiale четвертой жаберной дуги; *ebr. 4* — epibranchiale четвертой жаберной дуги; *e. c* — входной канал; *eo* — пищевод; *ph* — глотка; *ph. o*—наджаберный орган; *s* — мешок.

Изучена внешняя морфология наджаберных органов. Гистологическое строение их у взрослых, к сожалению, не могло быть исследовано, вследствие отсутствия специально для этой цели зафиксированного материала. Описание и изображение наджаберных органов даны сверху и сбоку, по взрослым экземплярам.

Строение наджаберных органов у сельдевых неодинаково и степень развития их в каждом из изученных подсемейств различна в зависимости, как будет указано ниже, от состава пищи у относящихся к ним видов. Из всех подсемейств сем. *Clupeidae* в пределах СССР наиболее представлены подсем. *Clupeinae* и *Alosinae*, причем первое — большим числом относящихся к нему родов, но единичными видами, второе — лишь одним родом, но преобладающим большинством относящихся к нему видов. Это обстоятельство дает возможность проследить изменение большей или меньшей степени развития и сложности строения наджаберных органов как у родов и видов в пределах подсемейства, так и у видов одного и того же

рода. Поэтому описание наджаберных органов с целью более наглядного сравнения их строения произведено по подсемействам, а в пределах каждого — в первую очередь у тех родов и видов, у которых они имеют наиболее сложное строение.

Особый интерес по разной степени развития наджаберных органов у изученных видов представляет подсем. *Clupeinae*.

Наиболее сложное строение наджаберных органов в этом подсемействе у *Sardinella aurita*. Внешне сверху они имеют бобообразную форму, с углублением в виде желоба вдоль средней линии органа каждой сто-

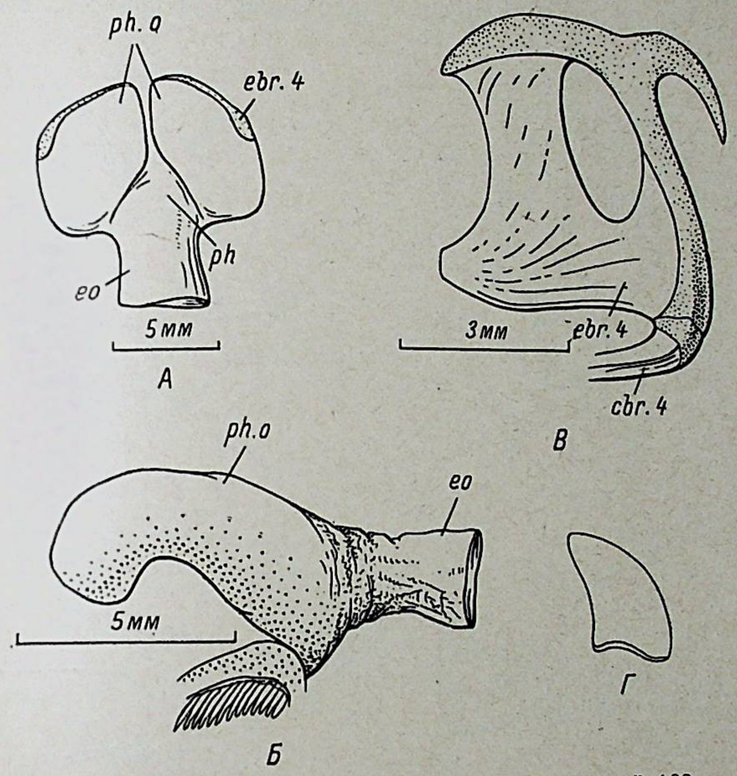


Рис. 3. Наджаберные органы *Sardinella zunasi* длиной 162 мм.

Обозначения те же, что на рис. 2.

роны, направлены относительно продольной оси тела вперед и внутрь, выдаются вверх над дорсальной стенкой глотки. Медиальные стороны обоих органов сзади разделены промежутком, спереди соприкасаются (рис. 2, *А*). Вдоль латерального края дорсальной стороны каждого из них расположена верхняя, неокостеневшая часть epibranchiale 4-й жаберной дуги, под которой скрыта вся латеральная сторона каждого органа; относительные размеры epibranchiale примерно такие же и у других видов подсемейства. По удалении ее[1] наджаберный орган каждой стороны сбоку имеет вид круто загнутого на переднем конце вниз и назад крючка или улитки в один оборот (рис. 2, *Б*). Каждый наджаберный орган состоит из двух частей: входного канала, расположенного сверху, и лежащего под ним, за перегибом, слепого мешка, дорсальная сторона которого тесно прилегает к вентральной стороне канала. Входной канал открывается через дорсо-латеральную стенку глотки в заднюю часть ее. Внутри каждого органа на дорсальной стороне, вдоль латеральной сто-

[1] Описание строения наджаберных органов сбоку у всех следующих ниже видов сделано также по удалении epibranchialia 4-й жаберной дуги.

роны входного канала, снизу и сверху расположено по ряду более удлиненных и в нижнем ряду несколько измененных жаберных тычинок (рис. 2, *Г*), переходящих сюда с соответствующих жаберных дуг через отверстие, посредством которого каждый наджаберный орган сообщается с глоткой. Мешок наджаберного органа лишен жаберных тычинок.

Наджаберные органы *Sardinella zunasi* имеют карманообразное строение; они внешне сверху такие же, как у *S. aurita*, но относительно меньше и без продольных желобообразных углублений; медиальные стороны их сзади также разделены промежутком, спереди почти соприкасаются (рис. 3, *А*). Наджаберный орган каждой стороны сбоку слегка изогнут

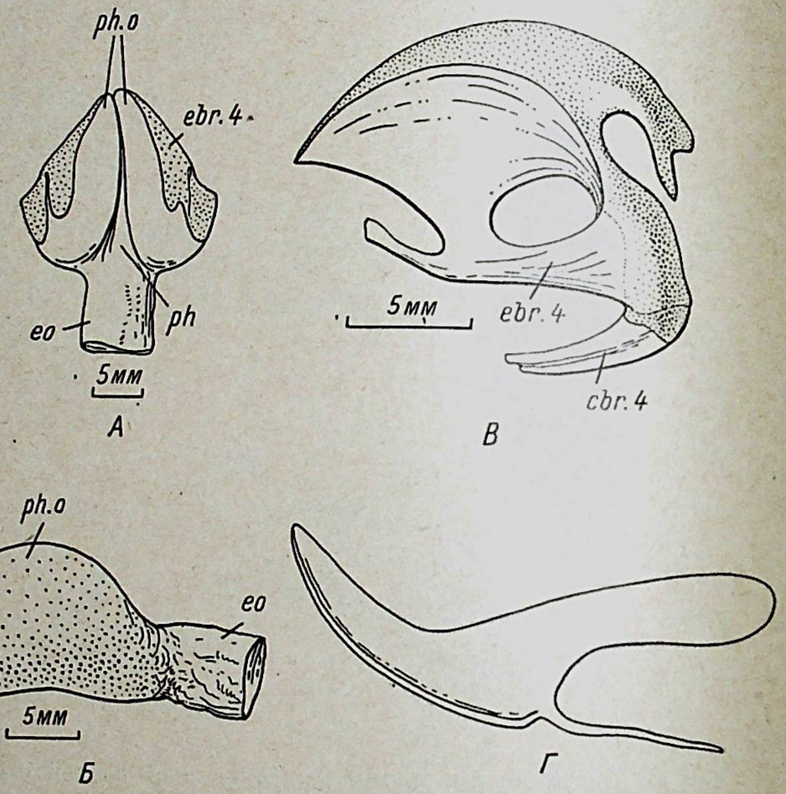


Рис. 4. Наджаберные органы *Sardinops sagax melanosticta* длиной 280 мм.
Обозначения те же, что на рис. 2.

лишь вниз (рис. 3, *Б*), и жаберные тычинки обоих рядов внутри простираются до самого переднего конца его. Мешка, лишенного жаберных тычинок, нет. Жаберные тычинки внутри органов в обоих рядах менее измененные, чем у предыдущего вида, слегка увеличены по сравнению с тычинками, сидящими на нижних частях соответствующих дуг в жаберной полости (рис. 3, *Г*).

По-видимому, карманообразны наджаберные органы также и у *S. brachysoma*, так как, судя по крайне краткому описанию (Hyrtl, 1855 : 50), они представляют собой слепые, мешкообразные, несколько загнутые внутрь выпячивания верхней стенки глотки. Таким образом, у видов одного и того же рода наджаберные органы могут быть улиткообразные (*S. aurita*) и карманообразные (*S. zunasi*, *S. brachysoma*).

Наджаберные органы *Sardinops sagax melanosticta* такого же строения, как у *S. sagax caerulea* (Iwai, 1955). Внешне сверху они имеют форму треугольников, направленных вершинами вперед, сзади разделены промежутками, соприкасаются вершинами (рис. 4, *А*) и сильно выдаются вверх над дорсальной стороной глотки. Сбоку орган каждой стороны карманообразный, не загнут вниз и мешка в нем нет (рис. 4, *Б*). Жаберные

тычинки внутри органа расположены от входного отверстия до вершины, в обоих рядах по сравнению с тычинками соответствующих дуг в жаберной полости увеличены и изменены, прикреплены в нижнем ряду от основания тычинки до середины ее, в верхнем ряду — серединой (рис. 4, *Г*).

Сходным образом устроены наджаберные органы *Sardina pilchardus*. Сверху они овальной формы, несколько заостренные на переднем конце, направлены вперед, более широко расставлены сзади и не соприкасаются спереди (рис. 5, *А*), менее сильно выдаются вверх над дорсальной стороной глотки, чем у предыдущего вида. Epibranchiale 4-й жаберной дуги

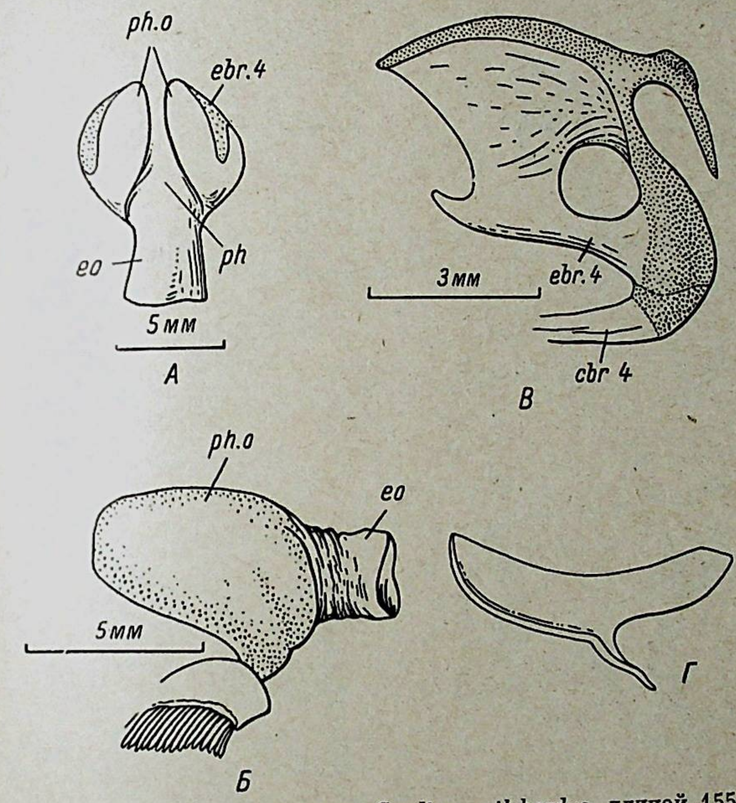


Рис. 5. Наджаберные органы *Sardina pilchardus* длиной 155 мм.
Обозначения те же, что на рис. 2.

слегка налегает сверху на дорсальную вдоль латеральной стороны, закрывая всю последнюю. Сбоку наджаберный орган треугольной формы, с закругленной вершиной, не загнут вниз на конце и лишен мешка (рис. 5, *Б*). Внутри органа жаберные тычинки обоих рядов расположены на всем протяжении, несколько увеличены и изменены (рис. 5, *Г*).

Значительно менее развиты и менее сложного строения наджаберные органы у видов других исследованных родов подсем. *Clupeinae* — *Clupea*, *Sprattus* и *Clupeonella*. Внешне сверху у всех изученных видов и подвидов (*Clupea harengus harengus*, *C. harengus pallasi*,[2] *Sprattus sprattus balticus*, *Clupeonella dellcatula caspia*, *C. engrauliformis*) они имеют вид небольших выпячиваний дорсо-латеральной стенки задней части глотки, почти или совсем не выдаются вверх над дорсальной стороной ее, плоские, направлены в стороны, у некоторых слегка вперед, правый и левый органы разделены широкими промежутками (рис. 6, *А*). Каждый

[2] По указанию некоторых авторов (Lagler a. Kraatz, 1945 : 319; Takahasi, 1957 : 73, 74, 75), у *C. harengus pallasi* наджаберные органы отсутствуют. Однако они, хотя и слабо развитые, — такие же, как у *C. harengus harengus*, — есть.

орган узкой полосой вентральной стороны прикреплен лишь к заднему краю epibranchiale 4-й жаберной дуги выше места присоединения cerato-branchiale той же дуги, не простираясь вперед, как у предыдущих видов, по всей поверхности этой кости. Внутри каждый орган имеет вид узкой, направленной вверх и несколько вперед, суженной к слепому концу полости, вдоль вентральной и дорсальной сторон которой расположено по ряду не видоизмененных и не увеличенных по сравнению с сидящими на соответствующих нижних половинах дуг, укороченных к концу рядов жаберных тычинок (рис. 6, *Б*).

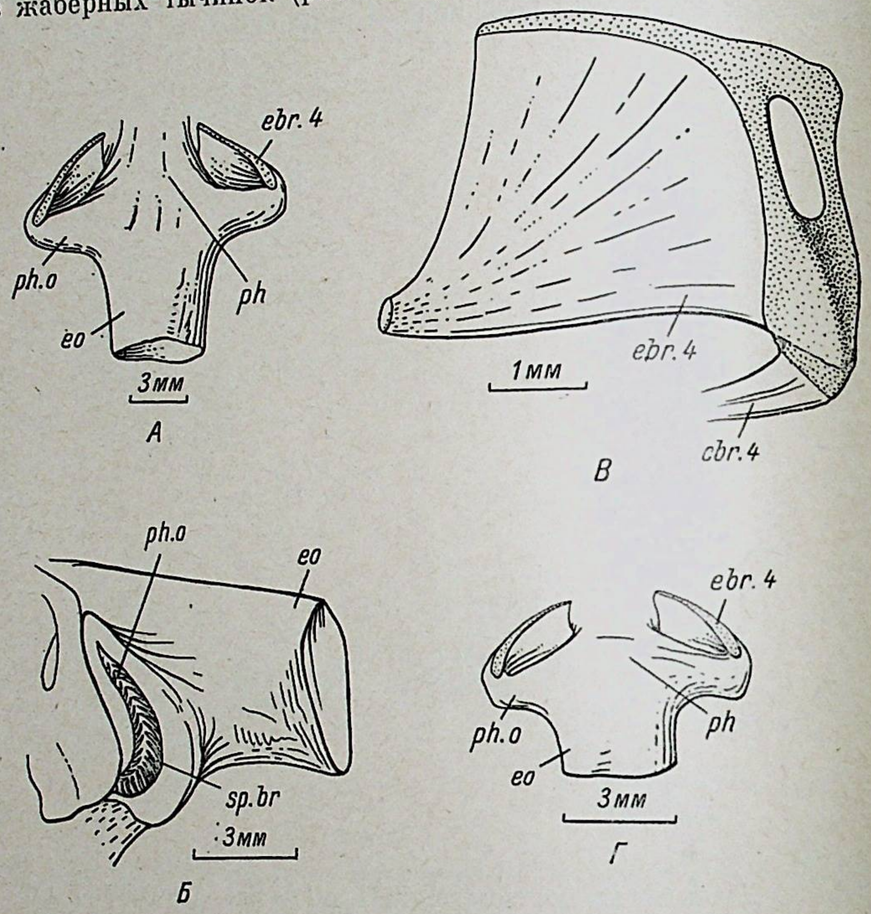


Рис. 6. Наджаберные органы *Clupea harengus harengus* длиной 204 мм (*А—В*) и *Sprattus sprattus balticus* длиной 109 мм (*Г*).

Буквенные обозначения те же, что на рис. 2! Наджаберный орган (*Б*) вскрыт, чтобы показать расположение жаберных тычинок (*sp. br.*).

Наджаберные органы в подсем. *Alosinae* изучены у видов рода *Alosa*, представленного в водах СССР преобладающим большинством относящихся к нему видов. Кроме того, известно по литературным данным строение их у двух видов, относящихся к другим родам, что дает возможность проследить степень развития наджаберных органов, как и в подсем. *Clupeinae*, в пределах подсемейства.

Наиболее развиты наджаберные органы у *Gudusia chapra* и *Hilsa ilisha* (Kapoor, 1954a, fig. 1; 1954c, fig. 1; 1957). У обоих видов наджаберный орган каждой стороны состоит из более или менее рогообразно изогнутого и более или менее широкого входного канала с расположенными вдоль него двумя рядами укорачивающихся к концу его жаберных тычинок. Передний конец входного канала круто загнут вниз и переходит за перегибом в мешок (почковидной формы у первого вида и овальной — у второго), направленный слепым концом назад. В целом каждый над-

жаберный орган — входной канал и тесно прилегающий к нему мешок — имеет округлую или овальную форму. Сходное строение органа имеют *Ethmalosa fimbriata* и *Brevoortia tyrannus* (Monod, 1949 : 60—61, fig. 22, 26—30; 1961 : 531, fig. 52, 53).

У большинства видов рода *Alosa* наджаберные органы развиты слабо, у многих — в такой же степени, как у *Clupea*, *Sprattus* и *Clupeonella*. Виды рода *Alosa* внешне, по форме тела и головы, разделяются на две группы — пузанков и сельдей (Световидов, 1952 : 23). Описание строения наджаберных органов у видов этого рода, с целью более наглядного сравнения, произведено соответственно разделению их по обеим группам.

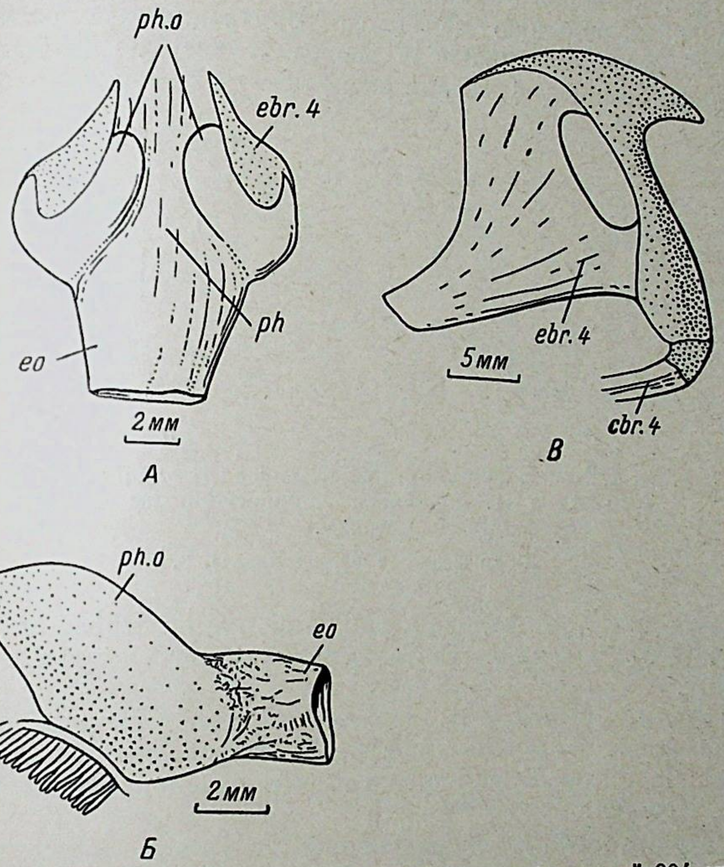


Рис. 7. Наджаберные органы *Alosa caspia caspia* длиной 204 мм.

Обозначения те же, что на рис. 2.

В группе пузанков наджаберные органы наиболее развиты у *Alosa caspia*. Внешне они имеют такой же вид, как у *Sardina pilchardus*: сверху овальной формы, выпуклые, спереди направлены по продольной оси тела вперед и несколько к середине; сзади органы обеих сторон разделены широкими промежутками; значительно выдаются вверх над дорсальной стороной глотки (рис. 7, *А*). Латеральная и отчасти прилегающая к ней часть дорсальной стороны наджаберных органов прикреплены к задней части epibranchiale 4-й жаберной дуги, не простираясь на переднюю. Сбоку органы, как у *S. pilchardus*, треугольной формы (рис. 7, *Б*). Внутренняя полость органов спереди более узкая, направлена вперед и отчасти вверх, жаберные тычинки расположены до самого переднего слепого конца, в обоих рядах не видоизмененные и не увеличенные, укороченные спереди. Такое же строение наджаберные органы имеют у *Alosa caspia tanaica* и *A. caspia knipowitschi*. У последнего, более многотычинкового, они отличаются лишь несколько большей выпуклостью

и сильнее выдаются вверх над дорсальной стороной глотки. Следует добавить, что наджаберные органы исследованных мальков этого вида длиной 38, 40, 103 и 112 мм не отличаются ни по строению, ни по относительным размерам от таковых у взрослых.

У *A. sphaerocephala* наджаберные органы меньших размеров и менее правильной овальной формы, чем у *A. caspia*, направлены в стороны и отчасти вперед, отстоят друг от друга на расстояние, превышающее вдвое их длину, несколько выдаются вверх над дорсальной стороной глотки (рис. 8, *А*). К epibranchiale 4-й дуги прикреплена отчасти дорсальная и вся латеральная сторона каждого органа, но — вследствие менее крупных его размеров — лишь к меньшей задней части этой кости, не простираясь на бо́льшую переднюю. Внутренняя полость органов — сосковидной формы, направлена вперед и вверх. Жаберные тычинки в обоих рядах, как и у *A. caspia*, расположены на вентральной и дорсальной сторонах вдоль латеральной, они такие же по строению и размерам, как и на нижних половинах соответствующих дуг, укороченные к переднему концу.

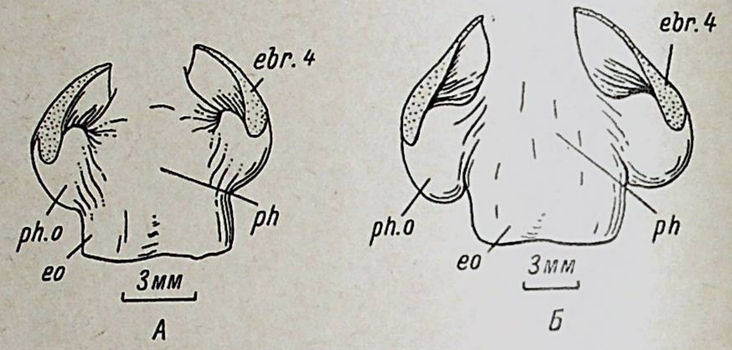


Рис. 8. Наджаберные органы *Alosa sphaerocephala* длиной 157 мм (*А*) и *A. saposhnikovi* длиной 285 мм (*Б*). Вид сверху.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Наджаберные органы у *A. saposhnikovi* имеют сходное строение, но более направлены в стороны (рис. 8, *Б*). Таково же их прикрепление к epibranchiale 4-й жаберной дуги и строение расположенных внутри них жаберных тычинок.

Наджаберные органы у видов из группы с е л ь д е й развиты меньше, чем у *A. caspia* из группы пузанков, — примерно в такой же степени, как у *A. sphaerocephala* и *A. saposhnikovi*.

У *A. sapidissima*, *A. kessleri volgensis* и *A. kessleri kessleri* наджаберные органы, как у обоих последних видов, направлены в стороны и несколько вперед, выдаваясь в такой же мере вверх над дорсальной стороной глотки. Они отличаются лишь размерами промежутков между основаниями органов обеих сторон. У *A. sapidissima* промежуток немного меньше ширины наджаберных органов. У второго вида он приблизительно в $1^1/_2$ раза превышает ее. У *A. kessleri kessleri* промежуток между основаниями органов превышает их ширину более чем в $1^1/_2$ раза. К задней половине epibranchiale 4-й жаберной дуги прикреплена отчасти дорсальная и вся латеральная сторона органа. Передняя половина или бо́льшая часть epibranchiale свободны (рис. 9, *А*). Внутреняя полость наджаберных органов направлена вверх и отчасти в той или иной степени вперед. Жаберные тычинки в обоих рядах не видоизменены, таких же размеров и строения, как на нижних половинах соответствующих дуг, укороченные на переднем конце. Следует отметить, что наджаберные органы у мальков *A. kessleri kessleri* длиной 41 и 61 мм относительно более крупные,

чем у взрослых, они такого же размера, как у мальков *A. caspia*, по сравнению со взрослыми более выдаются вверх над дорсальной стороной глотки и разделены промежутком, меньшим, чем их ширина.

Сходное строение имеют наджаберные органы у *A. fallax fallax*, *A. brashnikovi brashnikovi*, *A. brashnikovi kesselevitshi* и *A. brashnikovi grimmi*, но размеры их относительно меньше; они более уплощенные сверху, менее выдаются вверх над дорсальной стороной глотки; промежутки между органами обеих сторон еще больше, вдвое и более превышают их ширину (рис. 9, *Б*). Прикрепление к epibranchiale 4-й дуги, направление внутренней полости, строение и размеры жаберных тычинок аналогичны предыдущему виду.

Таким образом, почти у всех исследованных видов рода *Alosa* наджаберные органы развиты слабо и имеют в общем сходные как внешний

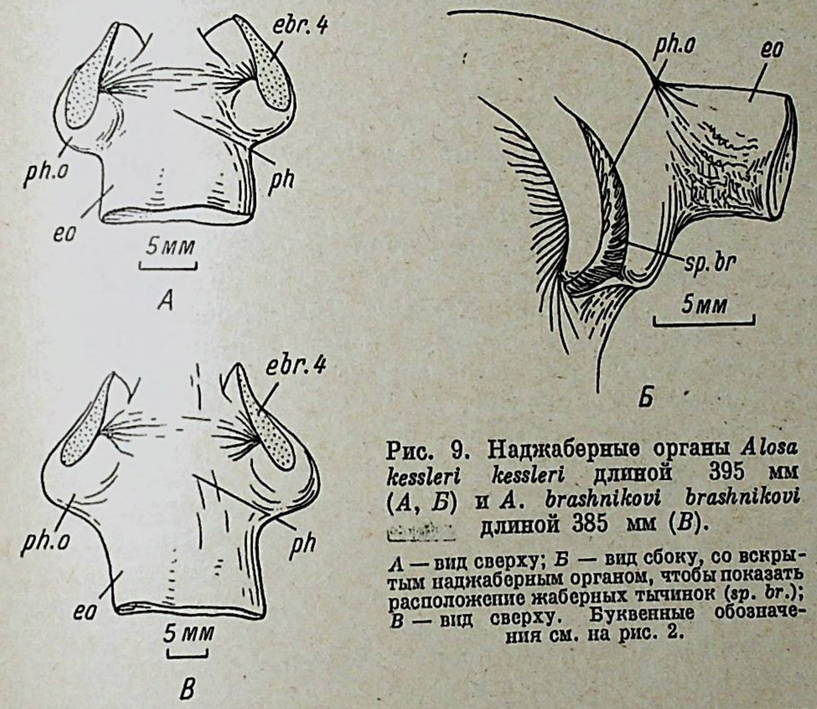


Рис. 9. Наджаберные органы *Alosa kessleri kessleri* длиной 395 мм (*А*, *Б*) и *A. brashnikovi brashnikovi* длиной 385 мм (*В*).

А — вид сверху; *Б* — вид сбоку, со вскрытым наджаберным органом, чтобы показать расположение жаберных тычинок (*sp. br.*); *В* — вид сверху. Буквенные обозначения см. на рис. 2.

вид, так и строение. В связи с этим представляет интерес, каково их строение у североамериканских видов этого рода, относящихся к подроду *Pomolobus* (Световидов, 1963 : 1530). У исследованного в этом отношении *A. aestivalis* они не отличаются от наджаберных органов *A. caspia*: такие же крупные, сходным образом расположены относительно друг друга, прикреплены к большей части epibranchiale 4-й дуги, лишь жаберные тычинки внутри них в средней части обоих рядов несколько увеличены по сравнению с тычинками, сидящими на нижних половинах соответствующих дуг, и, как обычно, укорочены у вершины органов.

Из подсем. *Dorosomatinae* в наших водах встречается лишь *Konosirus punctatus*, наджаберные органы которого уже изучены (Iwai, 1956; fig. 1—4; Takahasi, 1957 : 72). Они изучены также у *Dorosoma cepedianum* (Lagler a. Kraatz, 1945, fig. 1, pl. I, II, fig. 1—6), *D. petense* (Miller, 1964, fig. 1—4), *Clupanodon thrissa* (Hyrtl, 1855 : 48, Taf. I, Fig. 1; Heim, 1935 : 93) и в самых общих чертах у *Anodontostoma chacunda* (Hyrtl, 1855 : 49) и *Nematalosa erebi* (Heim, 1935 : 93). У всех перечисленных видов, за исключением двух последних, наджаберные органы имеют улиткообразное строение. Что касается двух последних видов, то, судя по хотя и кратким, но сравнительным описаниям — со ссылкой на сходство строения органов у других рассматриваемых в этих работах видов,

в том числе и у *Clupanodon thrissa*, — следует полагать, что наджаберные органы у этих видов, по-видимому, также улиткообразные.

Таким образом, строение наджаберных органов сельдевых, изученное у подсем. *Clupeinae* и *Alosinae*, а также известное по литературным данным у подсем. *Dorosomatinae*, довольно разнообразно. Однако по степени сложности строения среди них можно различить два типа или группы. Наиболее сложно строение улиткообразных наджаберных органов (gill-helix), состоящих из входного канала с расположенными в нем двумя рядами видоизмененных жаберных тычинок и лишенного их слепого мешка. Такое строение имеют наджаберные органы у *Sardinella aurita*, *Gudusia chapra*, *Hilsa ilisha*. Более простое строение имеют карманообразные наджаберные органы (pharyngeal pockets, pharyngeal pouches); они разной формы, но в общем — в виде карманов с двумя рядами в них жаберных тычинок, видоизмененных или неизмененных, в последнем случае удлиненных или укороченных по сравнению с тычинками, сидящими на нижней половине тех же дуг в жаберной полости. Мешка в карманообразных наджаберных органах нет, и они гомологичны входному каналу улиткообразных наджаберных органов.

По-видимому, карманообразные наджаберные органы в свою очередь также можно подразделить на два типа, или группы, но менее отчетливо. У одних — например у *Sardinella zunasi*, *Sardinops sagax* и *Sardina pilchardus* — наджаберные органы крупные, с измененными внутри них жаберными тычинками по сравнению с тычинками соответствующих им жаберных дуг. У других, как у *Sprattus*, *Clupea*, обоих изученных видов *Clupeonella* и всех видов *Alosa*, наджаберные органы небольшие, жаберные тычинки внутри них не отличаются от тычинок, расположенных на нижней половине тех же дуг.

Наджаберные органы обычно свойственны рыбам, питающимся мелкими организмами и имеющим густой жаберный фильтр (Monod, 1949). Бóльшая или меньшая сложность строения наджаберных органов находится в прямой связи с числом жаберных тычинок на жаберных дугах, в частности на первой, на которой они обычно просчитываются. У видов с наиболее просто устроенными карманообразными наджаберными органами число жаберных тычинок на 1-й дуге наименьшее; наоборот, виды с более сложным строением карманообразных наджаберных органов имеют значительно большее, а с улиткообразными — наибольшее число жаберных тычинок. На остальных жаберных дугах число жаберных тычинок соответственно также больше или меньше.

Наиболее отчетливо зависимость между сложностью строения наджаберных органов и числом жаберных тычинок наблюдается у подсем. *Clupeinae* (табл. 1).

Самое сложное, улиткообразное строение наджаберных органов у *Sardinella aurita*, имеющего и наибольшее число жаберных тычинок. У *Sardinops sagax*, *Sardina pilchardus* и *Sardinella zunasi*, имеющих значительно меньшие числа жаберных тычинок, строение наджаберных органов менее сложное, карманообразное, без мешка, с измененными внутри них жаберными тычинками. Наконец, у *Clupea harengus*, *Clupeonella engrauliformis*, *C. delicatula* и *Sprattus sprattus balticus*, с наименьшим по сравнению с предыдущими видами числом жаберных тычинок, наджаберные органы развиты незначительно — они небольшие, с неизмененными жаберными тычинками.

По-видимому, не меньшая связь между числом жаберных тычинок и сложностью строения наджаберных органов существует и в подсем. *Alosinae*. У *Gudusia chapra*, *Hilsa ilisha* и *Brevoortia tyrannus*, имеющих улиткообразные наджаберные органы, число жаберных тычинок еще больше, чем у *Sardinella aurita*, — 200 и более у первого вида,

Таблица 1

Число жаберных тычинок у исследованных видов и подвидов подсем. *Clupeinae*

	Число жаберных тычинок	
	пределы колебаний	среднее
Sardinella aurita	201—228	211
Sardinops sagax melanosticta	97—140	122
Sardina pilchardus	70—98	85
Sardinella zunasi	68—80	76
Clupea harengus harengus	66—73	70
C. h. pallasi	63—73	67
Clupeonella engrauliformis	56—67	61
C. delicatula caspia	51—61	57
Sprattus sprattus balticus	42—55	50

Примечание. Число жаберных тычинок в этой и следующей таблице приведено по Световидову (1952).

от 120 (у молодых) до 200 у второго (Regan, 1917 : 306, 308) и 150—160 у взрослых последнего (Hildebrandt, 1963 : 349), — причем не на всей жаберной дуге, а лишь на нижней ее части. У видов рода *Alosa* с простыми карманообразными наджаберными органами число жаберных тычинок намного меньше (табл. 2). Наиболее крупные наджаберные органы у трех изученных подвидов *A. caspia*, имеющих наибольшее число жаберных тычинок. У *A. sphaerocephala* и *A. saposhnikovi* с менее крупными наджаберными органами число тычинок значительно меньше. Среди группы сельдей наиболее крупные наджаберные органы у *A. aestivalis*; у *A. sapidissima*, *A. kessleri volgensis* и *A. kessleri kessleri* они развиты более, чем у изученных форм *A. brashnikovi*. У всех указанных видов, кроме *A. aestivalis*, жаберные тычинки внутри органов не крупнее тычинок, сидящих на дугах в жаберной полости.

Наджаберные органы у всех изученных в этом отношении видов подсем. *Dorosomatinae*, как указывалось выше, по-видимому, улиткообразные, и число жаберных тычинок у них крайне велико и сильно колеблется в зависимости от размеров рыб: у *Dorosoma cepedianum* — от 300 (при длине рыбы 65 мм) до 412 (157 мм), *D. petense* — от 300 (66 мм) до 440 (180 мм) (Miller, 1963 : 445, 449), *Clupanodon thrissa* — от 292 (у молодых) до 435, *C. punctatus* — 352, [3] *Nematalosa erebi* — 403, *Anodontostoma chacunda* — 148 (Fowler, 1941 : 551, 554, 558, 560).

Один из первых авторов, описавший наджаберные органы у сельдевых и близких к ним семейств и впервые высказавший мнение об их функции (Hyrtl, 1855 : 9, 1863 : 6), считает их, как он пишет, определенно дыхательными. Это мнение разделялось и значительно позднее (Rauther, 1910 : 572, 576; Vialli, 1926), причем первым из названных авторов они рассматривались наряду с придаточными дыхательными органами. Однако вскоре была высказана иная точка зрения: наджаберные органы сельдевых, так же как и у сем. *Characinidae*, следует считать придаточными органами, связанными скорее с питанием, чем с дыханием (Heim, 1935 : 109). Наджаберные органы, вероятно, не гомологичны и не аналогичны придаточным дыхательным органам (Lagler a. Kraatz, 1945 : 318),

[3] Однако по данным автора (Световидов, 1952 : 320) — меньше: 143—290, в среднем 177; на нижней половине жаберной дуги 74—152, в среднем 123 (по 25 экз. длиной 133—265 мм).

Таблица 2

Число жаберных тычинок у исследованных видов и подвидов рода *Alosa*

	Число жаберных тычинок	
	пределы колебаний	среднее
Пуванки		
A. caspia knipowitschi	121—160	142
A. c. caspia	68—135	116
A. c. tanaica	62—85	76
A. sphaerocephala	26—42	31
A. saposhnikovi	25—41	30
Сельди		
A. sapidissima	103—108	—
A. kessleri volgensis	99—155	125
A. k. kessleri	59—92	72
A. fallax	37—42	40
A. brashnikovi kisselevitshi	29—44	38
A. b. brashnikovi	27—47	34
A. b. grimmi	18—27	22

хотя они, в частности у *D. cepedianum*, по расположению и сходны с последними у некоторых тропических пресноводных рыб. К мнению, что наджаберные органы связаны с питанием, склонялись все последующие авторы, приводя в подтверждение ряд доказательств (Monod, 1949; Kapoor, 1954a : 162, 1954b : 58, 1954c : 171, 1957 : 135; Aubenton, 1955 : 114; Iwai, 1955 : 115, 1956 : 11; Takahasi, 1957 : 73; Miller, 1964 : 197).

В связи с этим прежде всего обращает на себя внимание установленная выше четкая зависимость между сложностью строения наджаберных органов и числом жаберных тычинок. При этом жаберные тычинки, расположенные в слабо развитых карманообразных наджаберных органах малотычинковых сельдей, не отличаются по строению от тычинок соответствующих жаберных дуг в жаберной полости; у многотычинковых же сельдей как с более развитыми карманообразными, так и в особенности с улиткообразными наджаберными органами они сильно видоизменены. В свою очередь, число жаберных тычинок находится в зависимости, как известно, от состава пищи: у сельдей, питающихся крупными организмами, особенно у хищных, число тычинок значительно меньше, чем у планктоноядных. Особенно велико число жаберных тычинок у сельдей, питающихся мелкими планктонными организмами, в частности фитопланктоном. У этих сельдей наиболее сложное строение и наджаберных органов — они улиткообразные или сложные карманообразные. В этом отношении особенно интересно подсем. *Alosinae*, по характеру питания наиболее разнообразное. Виды рода *Alosa*, имеющие рудиментарные наджаберные органы, питаются в основном мелкой рыбой (*A. brashnikovi* s. l., *A. kessleri kessleri*), или также и ракообразными — *Corophium* (*A. saposhnikovi*, *A. fallax fallax*), или планктонными и более крупными ракообразными и отчасти мелкой рыбой (*A. kessleri volgensis*, *A. sapidissima*) (Световидов, 1952 : 262, 274, 279, 305, 226, 297, 317); у питающихся планктонными и более крупными (*Mysidae*) ракообразными (*A. caspia caspia*), а также микрофлорой (*A. caspia tanaica*) (Световидов, 1952 : 247, 237), карманообразные наджаберные органы бо́льших размеров, но жаберные тычинки в них по сравнению с тычинками, расположенными на нижних половинах жаберных дуг, не измененные. *Gu-*

dusia chapra и *Hilsa ilisha*, имеющие улиткообразные наджаберные органы, питаются мелкими организмами планктона: первый вид — в основном евгленовыми водорослями (Mohapatra, 1954), второй — копеподами и диатомеями (Jones a. Sujansingani, 1951 : 273). *Brevoortia tyrannus* со сходным строением наджаберных органов отцеживает также мелкие планктонные, как правило — растительные организмы (Hildebrandt, 1963 : 355).

Все изученные виды подсем. *Clupeinae* — планктоноядные. Виды, имеющие улиткообразные (*Sardinella aurita*) или крупные карманообразные наджаберные органы с видоизмененными в них жаберными тычинками (*Sardina pilchardus*, *Sardinops sagax melanosticta*, *S. sagax caerulea*), кроме зоопланктона, в большей или меньшей мере поедают фитопланктон — диатомей и перидиней (Световидов, 1964 : 75, 84; 1952 : 184; Radovich, 1952). У видов со слаборазвитыми наджаберными органами и с неизмененными в них жаберными тычинками (*Clupea harengus harengus*, *C. harengus pallasi*, *Clupeonella delicatula caspia*, *C. engrauliformis*, *Sprattus sprattus balticus*) фитопланктонные организмы в составе пищи отсутствуют или встречаются единично и очень редко и значения в питании не имеют; все эти виды питаются зоопланктоном — *Calanidae*, *Euphausiidae* (Световидов, 1952 : 114, 138, 157, 203, 207; Барышева, 1958), достаточно крупными организмами, чтобы их отфильтровывать даже не слишком густым фильтром жаберных тычинок, причем *Clupea harengus harengus Calanidae* отцеживает через жаберные тычинки, а *Euphausiidae* захватывает поодиночке (Bigelow a. Welsh, 1925 : 103). Значительно меньшие по размерам виды *Sprattus* и *Clupeonella*, для которых эти организмы относительно еще более крупные, вероятно, также не только отцеживают их, но и захватывают. Обращает на себя внимание одинаково слабое развитие наджаберных органов как у этих планктоноядных рыб, так и у хищных или питающихся крупными ракообразными видов рода *Alosa*, но все же у планктоноядных форм *A. caspia* они несколько более развиты.

Из подсем. *Dorosomatinae Dorosoma cepedianum* в пресных водах почти растительноядный, питается микроскопическими растительными организмами — фитопланктоном, а *D. petense* — диатомовыми и одноклеточными зелеными водорослями, а также планктонными ракообразными (Miller, 1963 : 446, 450). Следует отметить, что упомянутый выше *Hypophthalmichthys molitrix* из сем. *Cyprinidae*, имеющий очень сложный наджаберный орган и крайне специализированный цедильный жаберный аппарат, питается почти исключительно фитопланктоном и детритом (Веригин, 1957; Замбриборщ, 1957).

Таким образом, судя по зависимости между простым или более сложным строением наджаберных органов и числом жаберных тычинок, а также составом пищи, можно полагать, что наджаберные органы следует считать дополнительными органами пищеварительного тракта, служащими для удержания микроскопических организмов, не задерживаемых цедильным аппаратом жаберной полости. Об этом свидетельствует также то, что в наджаберных органах некоторых рыб были найдены планктонные организмы (Kapoor, 1957 : 319; Takahasi, 1957 : 73; Kutkuhn, 1958 : 80; Miller, 1964 : 197). В подтверждение этой точки зрения многие авторы (Lagler a. Kraatz, 1945 : 318; Kapoor, 1954b : 58, 1954c : 171; Miller, 1964 : 197) отмечают также наличие в жаберных органах видоизмененных жаберных тычинок, а не измененных жаберных лепестков. Кроме того, нет никаких указаний, как отмечают некоторые авторы (Heim, 1935 : 101; Takahasi, 1957 : 72), чтобы какие-либо из сельдевых использовали для дыхания атмосферный воздух и жили вне воды, подобно лабиринтовым рыбам с придаточными органами дыхания. Следует также добавить, что

рыбы с придаточными органами дыхания обнаруживают тенденцию к уменьшению числа и размеров жаберных лепестков, чего нет у рыб, лишенных таких органов, и у сельдевых с наджаберными органами (Takahasi, 1957 : 73). Как показало исследование гистологического строения наджаберных органов, мышцы в них поперечнополосатые, что свидетельствует о волевом контроле (Lagler a. Kraatz, 1945 : 318; Miller, 1964 : 197). Эпителий внутренней поверхности наджаберных органов не васкуляризованный или васкуляризованный очень слабо, что не подтверждает их дыхательную функцию (Lagler a. Kraatz, 1945 : 318; Miller, 1964 : 197). Наличие слизистых желез, обнаруженных во входном канале и в мешке наджаберных органов у *Chanos chanos* и *Gudusia chapra* (Kapoor, 1954b : 58, 1957 : 133) или только в мешке у *Dorosoma petense* (Miller, 1964 : 196), также свидетельствует об отношении наджаберных органов к пищеварительному тракту. Кроме того, для объяснения значительной иннервации наджаберных органов n. vagus и наличия в них чувствительных почек высказывалось также предположение об их чувствительной функции (Hyrtl, 1863 : 6; Aubenton, 1955 : 114; Lagler a. Kraatz, 1945 : 319; Miller, 1964 : 198). Как полагают последние авторы, чувствительная функция наджаберных органов помогала бы реагировать на наличие в них планктона.

Таким образом, все сказанное выше подтверждает взгляд цитированных авторов, что наджаберные органы служат придаточными органами для отфильтровывания, концентрации и заглатывания пищи — микроскопических планктонных организмов, — в основном, по-видимому, не задерживаемых цедильным аппаратом в жаберной полости. Как полагают некоторые авторы (Lagler a. Kraatz, 1945 : 318; Iwai, 1956 : 11; Miller, 1964 : 198), при расслаблении и сокращении мышц наджаберных органов объем их соответственно попеременно увеличивается и уменьшается. При расширении наджаберных органов, действующих, по-видимому, синхронно с открыванием рта и раскрыванием жаберных крышек, вместе с поступающей водой в них попадают и взвешенные в ней планктонные организмы, которые при последующем сокращении органов здесь задерживаются тесно сидящими, увеличенными и видоизмененными жаберными тычинками. По мере накопления в наджаберных органах планктонных организмов они соединяются выделяемой здесь слизью в комочки, которые в дальнейшем выталкиваются в глотку и заглатываются. Очевидно, что у сельдевых, питающихся крупными организмами, и особенно у хищных наджаберные органы, развитые к тому же слабо, какого-либо значения при питании не имеют.

Наджаберные органы, более или менее развитые или хотя бы зачаточные и рудиментарные, свойственны всем изученным в этом отношении сельдевым. У видов, имеющих во взрослом состоянии улиткообразные наджаберные органы, они закладываются у личинок (рис. 10).[4] Как указывалось выше, у тех видов, у которых наджаберные органы во взрослом состоянии более или менее крупные карманообразные, у мальков они достаточно хорошо развиты: у мальков *Alosa caspia* относительные размеры наджаберных органов такие же, как у взрослых, а у мальков *A. kessleri kessleri* они относительно более крупные, чем у взрослых, причем у последних они явно редуцированные. Поэтому можно полагать, что при дальнейшем развитии их происходит образование не только более сложных улиткообразных наджаберных органов, но и редуцирование их в слабо развитые и рудиментарные карманообразные.

[4] Гистологическое строение наджаберных органов у личинок изучено Т. А. Скворцовой, которой они были отпрепарированы для изучения внешней морфологии и у взрослых.

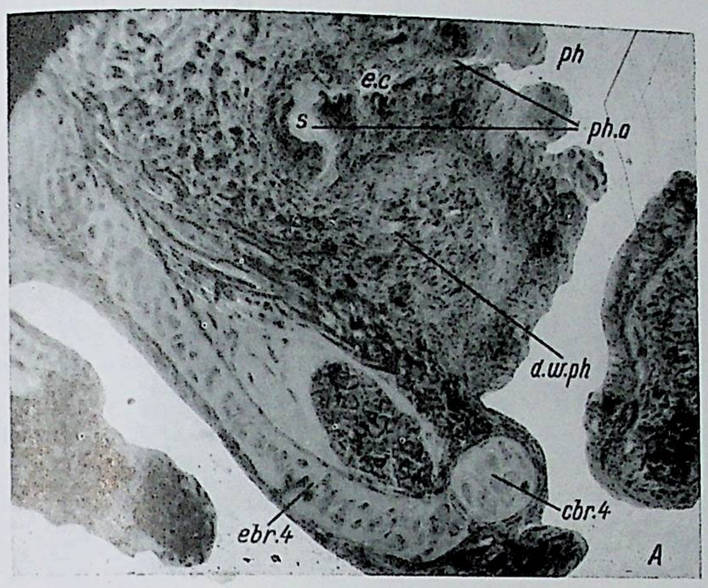




Рис. 10. Гистологическое строение глотки личинок *Sardinella aurita*. 10%-й формалин, азан по Гейденгайну. ×300.

А — фронтальный срез личинки длиной 13 мм; *Б* — сагиттальный срез личинки длиной 12 мм. *d. w. ph.* — дорсальная стенка задней части глотки. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Наиболее развитые — улиткообразные — наджаберные органы свойственны самым высокоорганизованным сельдевым, а слабо развитые и рудиментарные — низкоорганизованным. По комплексу морфологических особенностей, положенных в основу системы сельдевых, среди родов и видов подсем. *Clupeinae* наиболее высокоорганизованный вид, *Sardinella aurita*, имеет улиткообразные наджаберные органы, а самые низкоорганизованные виды родов *Clupea*, *Sprattus* и *Clupeonella* (Световидов, 1952 : 14, табл. 1, рис. 1) — слабо развитые карманообразные. Промежуточное положение между ними как по морфологическим особенностям, так и по строению наджаберных органов занимают *Sardinella zunasi*, оба подвида *Sardinops* и *Sardina pilchardus*. Точно так же среди видов рода *Alosa* в группе пузанков у *A. caspia*, по комплексу тех же морфологических особенностей более высокоорганизованного по сравнению с *A. sphaerocephala* и *A. saposhnikovi* (Световидов, 1952 : 22, табл. 5, рис. 5), наджаберные органы значительно крупнее, чем у последних. В группе сельдей этого рода такие же крупные наджаберные органы, как у *A. caspia*, имеет наиболее высокоорганизованный вид — *A. aestivalis*, — по сравнению с которым, а также с другими видами подрода *Pomolobus*, сельди подрода *Alosa* s. str. по тем же морфологическим особенностям стоят в системе значительно ниже (Световидов, 1963 : 1535). У сельдей подрода *Alosa* s. str. наджаберные органы значительно менее развиты и различия в строении их невелики. Однако у исследованных форм самого низкоорганизованного вида—*A. brashnikovi*—они, как указывалось выше, развиты относительно меньше, чем, например, у обеих форм *A. kessleri*.

Таким образом, степень развития наджаберных органов от самых простых карманообразных до улиткообразных у рассматриваемых родов и видов подсем. *Clupeinae* и видов рода *Alosa* изменяется соответственно с изменением комплекса морфологических особенностей, на которых основывается система сельдевых. Однако этот комплекс функционально связан с движением — более или менее подвижным образом жизни, что характеризуется как протяженностью миграций (Световидов, 1952 : 11, 18), так и величиной поворотливости рыб и движением с бóльшими или меньшими скоростями (Алеев, 1957а : 64, 67; 1957б : 277). Наджаберные органы, как указывалось выше, связаны с питанием или, точнее, с отцеживанием пищи, что, в свою очередь, также связано с движением. Так, например, *Sardinops sagax melanosticta* (Yoshida, 1955 : 467), *Brevoortia gunteri* и *B. tyrannus* (Hildebrandt a. Schroeder, 1928 : 103; Hildebrandt, 1963 : 355, 379) отфильтровывают пищу, — состоящую, в частности у двух последних видов, главным образом из фитопланктона, — плавая, широко открывая рот и раскрывая жаберные крышки. При этом *B. tyrannus*, плавая по кругу, опускается вниз, выходит из вращения и двигается со значительной скоростью на короткое расстояние вверх и прямо вперед. Очевидно, что поворотливость и скорость движения рыб имеют немаловажное функциональное значение и при отфильтровывании пищи, в котором бóльшую или меньшую роль в зависимости от степени развития играют и наджаберные органы.

Наджаберные органы свойственны семействам, относящимся главным образом к отр. *Clupeiformes*: *Clupeidae*, *Alepocephalidae*, *Chanidae* и *Kneriidae*, расположенным в начале системы отряда (Берг, 1940 : 223, 225, 228), а из более высоко в ней стоящих — сем. *Heterotidae*. Следует отметить, что остальные семейства отряда в этом отношении еще не изучены, но, вероятно, наджаберные органы имеются также у некоторых из них. Они известны также у сем. *Characinidae*, *Citharinidae* и *Cyprinidae* из отр. *Cypriniformes*, расположенных тоже в начале системы отряда (Берг, 1940 : 263—265). При этом у сельдевых и, вероятно, у других семейств сельдеобразных они имеются, по-видимому, у всех относящихся к ним

родов и видов, а у карпообразных, в частности у сем. *Cyprinidae*, — лишь у немногих. Оба этих отряда стоят в начале системы костистых рыб. Из семейств, расположенных в системе значительно выше, наджаберные органы известны лишь у сем. *Scaridae* и *Stromateidae* из отр. *Perciformes*, причем первое стоит также в начале системы отряда, второе — несколько выше.

Будучи свойственны группам, стоящим в основном в начале системы костистых рыб или в начале системы отрядов, наджаберные органы наряду с другими морфологическими особенностями имеют важное значение для филогении крупных систематических групп рыб и положения их в системе. К числу таких особенностей относится, например, соединение плавательного пузыря с ушными капсулами, которое свойственно тоже крупным систематическим группам — отрядам, расположенным в основном в начале системы костистых рыб, или семействам, стоящим также в начале системы отрядов. В более высоко стоящих в системе отрядах соединение плавательного пузыря с ушными капсулами имеют также лишь немногие семейства, расположенные преимущественно тоже в начале отрядов, причем это соединение свойственно не всем относящимся к ним родам, а лишь немногим (Световидов, 1955). Равным образом и положение обонятельных лопастей не у переднего мозга, а около носовых капсул свойственно ряду крупных систематических групп, расположенных в начале системы костистых рыб (Берг, 1940 : 254, 260, 263, 264, 283).

Таким образом, строение наджаберных органов имеет значение не только для системы сельдевых, но вообще для костистых рыб, так как наличие их наряду с упомянутыми признаками характеризует положение крупных систематических групп в системе.

Сельдевые — пелагические планктоноядные рыбы, и лишь немногие из них, обычно наиболее крупные, переходят на питание крупными ракообразными или становятся хищниками. Последние, вследствие особых условий существования, наиболее обычны в Каспийском море, причем некоторые из них (например, *Alosa brashnikovi grimmi*) в связи с питанием ведут преимущественно придонный образ жизни (Световидов, 1952 : 29, 55—62, 279). В открытых морях сельди не чисто планктоноядные, а питающиеся также (или исключительно) более крупными ракообразными или рыбой, по-видимому, сравнительно редки. Из их числа можно назвать уже упоминавшийся в этом отношении *A. sapidissima*, а также виды того же рода, относящиеся к подроду *Pomolobus*, из которых лишь *A. aestivalis* питается как планктоном, так и рыбой, а остальные в основном хищники (Hildebrandt, 1963 : 318, 322, 329, 337; Bigelow a. Welsh, 1925 : 106, 110, 113). Вероятно, к ним относятся также виды рода *Ilisha* и некоторых других, имеющие небольшое число жаберных тычинок и, судя по всему, слабо развитые наджаберные органы.[5] Можно полагать, что сельдевые — первично планктоноядные, а хищничество их и питание крупными ракообразными следует считать вторичным. Что касается питания сельдевых не только зоо-, но и фитопланктоном, то, по-видимому, это следует рассматривать как специализацию к использованию в качестве пищи более мелких растительных организмов фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Ю. Г. 1957а. Характеристика и топография функций плавников рыб. Вопр. ихтиол., 8 : 53—76.

Алеев Ю. Г. 1957б. Об эволюции пелагических Caranginae (Carangidae, Perciformes). Тр. Севаст. биол. ст., IX : 274—281.

[5] По имеющимся указаниям (Takahasi, 1957 : 73), у *Ilisha elongata*, а также у *Clupea harengus pallasi* наджаберных органов нет. Однако у последнего, как сказано выше, они есть, но слабо развитые. Вероятно, такие же наджаберные органы имеются и у *Ilisha elongata*.

Барышева К. П. 1958. К питанию балтийской кильки в районе Финского залива. Тр. Моск. техн. инст. рыбн. пром. и хоз., IX : 167—177.

Берг Л. С. 1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XX : 1—286.

Веригин Б. В. 1957. Строение жаберного аппарата и наджаберного органа толстолобика. Зоол. журн., XXXVI, 4 : 595—603.

Замбриборщ Ф. С. 1955. Приспособительные черты глотки толстолобика Hypophthalmichthys molitrix (Val.) к питанию планктоном. ДАН СССР, 105, 2 : 376—379.

Замбриборщ Ф. С. 1957. Строение и функция наджаберного органа амурского толстолобика. Зоол. журн., XXXVI, 4 : 587—594.

Световидов А. Н. 1952. Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР, Рыбы, II, 1 : 1—323, табл. I—LIII.

Световидов А. Н. 1955. О филогенетическом значении соединения плавательного пузыря с ушными капсулами у рыб. Сб. памяти акад. Берга : 468—471.

Световидов А. Н. 1963. Систематические отношения европейских и североамериканских проходных сельдей родов Alosa, Caspialosa и Pomolobus. Зоол. журн., XLII, 10 : 1523—1537.

Световидов А. Н. 1964. Рыбы Черного моря. Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 86 : 1—550.

Суворов Е. К. 1949. Основы ихтиологии. Изд. 2. Изд. «Советская наука» : 1—580.

Aubenton F., d'. 1954. Étude de l'appareil branchiospinal et de l'organe suprabranchial d'Heterotis niloticus Ehrenberg 1827. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A), XVII, 4 : 1179—1201.

Aubenton F., d'. 1955. Sur le rôle de l'organe suprabranchial d'Heterotis niloticus Ehrenberg (Téléostéen). C. R. Acad. Sci., Paris, 241 : 113—114.

Aubenton F., d'. 1961. Morphologie du crâne de Cromeria nilotica occidentalis Daget 1951. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A), XXIII, 1 : 131—164.

Bader R. 1937. Bau, Entwicklung und Funktion der akzessorischen Atmungsorgans der Labyrinthfische. Zeitsch. f. wiss. Zool., 149, 3 : 323—401.

Bertmar G. 1961. Are the accessory branchial organs in Characiden fishes modified fifth gills or rudimentary ultimobranchial bodies? Acta Zool., 42, 1—2 : 151—162.

Bigelow H. B. and W. W. Welsh. 1925. Fisches of the Gulf of Maine. Bull. U. S. Bur. Fish. (1924), XL, 1 : 1—567.

Bodola A. 1966. Life history of the gizzard shad, Dorosoma cepedianum (LeSueur) in western Lake Erie. Fish. Bull. U. S. Dept. Inter., 65, 2 : 391—436.

Boulenger G. A. 1901. On the pressence of a superbranchial organ in the Cyprinoid fish Hypophthalmichthys. Ann. Mad Nat. Hist. (7), VIII : 186—188.

Bridge T. W. 1904. Fishes, in Cambr. Nat. Hist., VII : 141—537.

Bühler H. 1930. Die Verdauungsorgane der Stromateidae (Teleost.). Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, 19, 1 : 59—115.

Daget J. 1958. Le genre Paradistichodus (Poissons, Characiformes). Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A), XX, 4 : 1360—1378.

Daget J. 1959. Note sur les Distichodus (Poissons, Characiformes) de e l'Ouest africain. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A), XXI, 4 : 1275—1303.

Daget J. 1960. Le genre Xenocharax (Poissons, Characiformes). Rev. Zool. Bot. Afr., LXI, 1—2 : 35—48.

Daget J. 1962a. Le genre Citharidium (Poissons, Characiformes). Bull. Inst. Fr., Afr. Noire (A), XXIV, 2 : 505—522.

Daget J. 1962b. Le genre Citharinus (Poissons, Characiformes). Rev. Zool. Bot. Afr., LXVI, 1—2 : 81—106.

Fang P. W. 1928. Notes on the gill-rakers and their related structures of Hypophthalmichthys nobilis and H. molitrix. Contrib. Biol. Labor. Science Soc. China, IV, 5 : 1—30.

Fowler H. W. 1941. The fishes of the groups Elasmobranchii, Holocephali, Isospondyli, and Ostariophysi obtained by the United States Bureau of Fisheries steamer «Albatross» in 1907 to 1910, cheifly in the Philippines Islands and adjacent seas. U. S. Nat. Mus., Bull. 100, 13 : I—IX, 1—879.

Gegenbaur C. 1878. Über das Kopfskelet von Alepocephalus rostratus Risso. Morph. Jahrb., 4, Suppl. : 1—42, Taf. I—III.

Giltay L. 1934. Contribution à l'étude du genre Xenopomatichthys (Kneriidae). Bull. Mus. Hist. nat. Belg., X, 44 : 1—22.

Heim W. 1935. Über die Rachensäcke der Characiniden und über verwandte akzessorische Organe bei andern Teleosteern. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 60 : 61—132, Taf. 1—2.

Hildebrandt S. F. 1963. Family Clupeidae, in Fishes of the Western North Atlantic, III : 257—385, 397—442.

Hildebrandt S. F. and W. C. Schroeder. 1925. Fishes of Chesapeake Bay. Bull. U. S. Bur. Fish. (1924), XLIII, I : 1—366.
Hyrtl J. 1854. Beitrag zur Anatomie von Heterotis ehrenbergii. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., 8, I : 78—88, Taf. I—III.
Hyrtl J. 1855. Über die accessorischen Kiemenorgane der Clupeaceen, nebst Bemerkungen über den Darmkanal derselben. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., 10, I : 47—57, Taf. I—III.
Hyrtl J. 1858. Über den Amphibienkreislauf von Amphipnous und Monopterus. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., 14, I : 39—48, Taf. I.
Hyrtl J. 1863. Über besondere Eigenthümlichkeiten den Kiemen und des Skeletes, und über das epigonale Kiemenorgan von Lutodeira chanos. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., 21, I : 1—10, Taf. I.
Iwai T. 1955. The pharyngeal pockets of the sardine, Sardinops caerulea (Girard). Calif. Fish. a. Game, 41, 1 : 113—116.
Iwai T. 1956. Anatomy of the pharyngeal pockets of the Japanease gizzard shad, Konosirus punctatus (Temminck et Schlegel). Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 22, 1 : 9—11.
Jones S. and K. H. Sujansingani. 1951. The Hilsa fishery of the Chilka Lake. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 50, 2 : 264—280.
Kapoor B. G. 1954a. The pharyngeal pockets and its associated structures in Gadusia chapra (Ham.). Curr. Science, 23 : 162—163.
Kapoor B. G. 1954b. The pharyngeal pockets and its associated structures in the milk-fish, Chanos chanos (Forskal). Journ. Zool. Soc. India, 6, 1 : 51—58.
Kapoor B. G. 1954c. The anatomy and histology of the pharyngeal organ in Hilsa ilisha (Ham.). Journ. Zool. Soc. India, 6, 2 : 167—172.
Kapoor B. G. 1957. Pharyngeal pockets in Gadusia chapra (Ham.). Jap. journ. ichth., V, 3—6 : 132.
Kapoor B. G. 1958. The morphology and histology of the alimentary tract of a plankton-feeder Gadusia chapra (Hamilton). Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. «G. Doria», LXX : 8—32.
Kner R. 1861. Ueber Kiemen-Anhänge bei Characinen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, XI : 189—192.
Kutkuhn J. H. 1958. Utilization of plankton by juvenile gizzard shad in a shallow prairie lake. Trans. Amer. Fish. Soc., 87 : 80—103.
Lagler K. F. and W. C. Kraatz. 1945. Pharyngeal pockets in the gizzard shad, Dorosoma cepedianum (LeSueur). Pap. Michig. Acad. Sci. Arts a. Letters, XXX (1944), II : Zool. : 311—312, pl. I—II.
Miller R. R. 1963. Genus Dorosoma Rafinesque 1820, in Fishes of the Western North Atlantic, III : 443—451.
Miller R. V. 1964. The morphology and fuction of the pharyngeal organs in the clupeid, Dorosoma petense (Günther). Cheasap. Sci., 5, 4 : 194—199.
Mohapatra P. 1954. Food organisms of Gudusia chapra (Ham.) from certain ponds with thick Euglena bloom. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 52, 2—3: 624—626.
Monod Th. 1949. Sur l'appareil branchiospinal de quelques Téléostéens tropicaux. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A), XI, 1—2 : 36—76.
Monod Th. 1961. Brevoortia Gill 1861 et Ethmalosa Regan 1917. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A), XXIII, 2 : 506—547.
Monod Th. 1963. Sur quelques points de l'anatomie de Gonorhynchus gonorhynchus (Linné 1766). Mém. Inst. Fr. Afr. Noire, 68 : 255—310.
Müller J. 1846. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Abh. Akad. Wiss. Berlin (1844) : 117—216, Taf. I—VI.
Radovich J. 1952. Food of the Pacific sardine, Sardinops caerulea, from central Baja California and Southern California. Calif. Fish. a. Game, 38, 4 : 575—585.
Rauther Max. 1910. Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. Ergebn. Fortschr. Zool., II, 4 : 517—585.
Regan C. T. 1917. A revision of the clupeoid fishes of the genera Pomolabus, Brevoortia and Dorosoma, and their allies. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), XIX : 297—316.
Ridewood W. G. 1904a. On the cranial osteology of the fishes of the families Elopidae and Albulidae, with remarks on the morphology of the skull in the lower teleostean fishes generally. Proc. Zool. Soc., dondon, II : 35—81.
Ridewood W. G. 1904b. On the cranial osteology of the clupeoid fishes. Proc. Zool. Soc., dondon, II : 448—493.
Sagemehl M. 1885a. Beiträge zur vergleichende Anatomie der Fische, III Das Cranium der Characiniden. Morph. Jahrb., 10 : 1—119.
Sagemehl M. 1885b. Über die Pharyngealtaschen der Scarinen und das «Wiederkäuen» dieser Fische. Morph. Jahrb., 10 : 193—203.
Sagemehl M. 1887. Die accessorischen Branchialorgane von Citharinus. Morph. Jahrb., 12 : 307—323.

Takahasi N. 1957. On the so-called accessory respiratory organ «gill-helix» found in some Clupeiform fishes, with special reference to its function and its genealogy. Jap. journ. ichth., V, 3—6 : 73—77.
Thys van den Audenaerde D. F. E. 1961. L'anatomie de Phractolaemus ansorgei Blgr. et la position systématique des Phractolaemidae. Ann. Mus. r. Afr. centr., ser. 8°, Zool., 103 : 99—167.
Vialli M. 1926. L'organo epibranchiale dei Clupeidi. Monit. Zool. Ital., XXXVII, 8 : 174—185.
Yoshida Y. 1955. Relation between the sardine and the food plankton. — II. On the feeding mechanism of Sardinops melanosticta. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 21, 7 : 467—470.

Н. Е. Васильева и В. М. Коровина

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ СРЕДНЕЙ КИШКИ НЕКОТОРЫХ КОСТИСТЫХ РЫБ

N. E. Vasilieva and V. M. Korovina

THE DEPENDENCE OF HISTOLOGICAL STRUCTURE OF THE MIDDLE INTESTINE OF TELEOSTEAN FISCES ON PHYLOGENETIC AND ECOLOGICAL FACTORS

«Устойчивость организации покоится не на прочности каких-либо структур, а на сложности системы взаимозависимостей (корреляций) и на регуляторном их характере».

(И. И. Шмальгаузен)

Пищеварительный тракт костистых рыб, отличающихся по образу жизни и характеру питания, имеет свои анатомо-гистологические особенности (Вундш, 1937; Ланге, 1948а, 1948б, 1962, 1967; Al Hussaini, 1949; Гриб и Красюкова, 1949; Islam, 1951; Kapoor, 1953; Замбриборщ, 1953; Гербильский, 1957; Красюкова, 1958, 1959; Дас и Моитра, 1958; Burnstock, 1959; Веригина, 1961, 1965; Khanna, 1961; Mohsin, 1962; Bullock, 1963, и др.).

Различия в гистологическом строении кишки у разных представителей позвоночных касаются прежде всего мезенхимных производных и в меньшей степени ее эпителиальной выстилки. В то время как пищевод бывает выстлан в одних случаях многослойным, в других — многорядным или двурядным эпителием (Ексаева, 1958, 1966; Кордзаиа, 1962), энтеродермальный эпителий желудочно-кишечного отдела всегда однослойный. Очевидно, это объясняется тем, что у животных с разным способом питания передний отдел пищеварительного канала испытывает более резкие и разнообразные по степени и характеру воздействия при поглощении пищи, чем его средний отдел, в который поступают уже значительно переработанные пищевые вещества.

Однако кишечный эпителий, в принципе сходный по своему происхождению и строению у всех позвоночных, обладает способностью к значительным функциональным изменениям в пределах основных характеристик энтеродермальных эпителиев. В связи с этим для понимания функциональной морфологии кишечника весьма важны сведения об изменениях его основной ткани — кишечного эпителия, обеспечивающего специфическую функцию этого органа. При этом не следует забывать, что реактивные изменения эпителиальной выстилки не представляют собой частных реакций этой ткани, а являются результатом органных взаимосвязей

и в конечном счете обусловлены регуляторными механизмами целого организма.

Задача настоящего исследования — провести сравнительный анализ гистологического строения среднего отдела кишечника, а также выявить характер гистологических изменений в нем при физиологическом и экспериментальном голодании у представителей разных систематических групп костистых рыб в связи с особенностями их питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования были взяты представители карповых (*Cyprinidae*), корюшковых (*Osmeridae*) и лососевых (*Salmonidae*). Из семейства карповых — два вида: карась (*Carassius carassius* (L)) и внутривидовой гибрид карпа с амурским сазаном (*Cyprinus carpio carpio* (L)×*C. carpio haematopterus* Temm. et Schl.).[1] Из семейства корюшковых — невская корюшка (*Osmerus eperlanus* L.) и снеток из оз. Ильмень (*O. eperlanus eperlanus morpha spirinchus Pallas*). Из семейства лососевых — пять видов: один вид из рода *Salmo* — семга (*Salmo salar* L.), четыре вида из рода *Coregonus* — пелядь (*C. peled* (Gmelin)), чир (*C. nasus* (Pallas)), волховский сиг (*C. lavaretus baeri Kessler*) и баунтовский сиг (*C. lavaretus baunti Muchomedijarov*).

Материал по карповым и сиговым мы получали на Центральной экспериментальной станции Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) — «Рощша». Корюшка была выловлена в р. Неве, снеток — в оз. Ильмень. Материал по семге был собран М. Н. Мельниковой на р. Варзуге и любезно предоставлен для гистологического исследования.[2]

Гистологическому исследованию была подвергнута только передняя часть средней кишки.[3] У рыб, обладающих желудком, вырезались кусочки кишки в непосредственной близости от него, каудальнее места впадения желчного протока и пилорических придатков; у безжелудочных — посередине между местом впадения желчного протока и первой кишечной петлей.

Материал фиксировался жидкостями Буэна и Карнуа. Заливка производилась через бензил-бензоат-декалин. Срезы толщиной 5—7 мк окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну, по азановому методу Гейденгайна, муцикармином, галлоцианином, метилгрюн-пиронином и по Фёльгену. Фотографии гистологических препаратов выполнены В. П. Природиной с помощью прибора для макро- и микросъемок ФМН-2. Сопоставлялась гистологическая структура средней кишки (переднего ее отдела) у регулярно питающихся особей и в периоды физиологического и экспериментального голодания.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

В характере питания исследованных нами безжелудочных рыб — карася и карпа — много общего. И карась и гибридный карп — эврифаги, однако между ними есть существенные различия.

К а р а с ь питается как растительными объектами (преимущественно высшими растениями), так и животными (личинки насекомых, главным образом хирономид и поденок). Карась обладает весьма совершенным фильтрующим тычинковым аппаратом, задерживающим не только мелкие водные организмы, но и мельчайшие частички ила, которыми он питается (Казанский, 1964).

Спектр питания гибридов карпа еще более широкий. Характер их питания определяется качественным разнообразием кормовой базы прудов. Питание их примерно то же, что и у исходных форм.[4] Сеголетки гибрида поедают различные организмы планктона, бентоса и зарослевой фауны и более интенсивно используют бентос прудов, чем чистые карпы, в питании которых несколько большее значение имеют планктон и макро-

---

[1] Порода, выводимая В. С. Кирпичниковым (1959) для северо-западных районов СССР.

[2] Выражаем дирекции ГосНИОРХ и М. Н. Мельниковой свою благодарность.

[3] Когда ниже будет идти речь о средней кишке, всегда будет подразумеваться именно ее передний отдел.

[4] Амурский сазан в маточных водоемах ест личинок хирономид, моллюсков и высшие растения (Константинов, 1952).

фиты. Двухлетки в прудах питаются в основном бентосом и искусственным кормом, в меньшей степени планктоном (Кирпичников и Рябинина, 1955; Максимова, 1961; Сергеева, 1966). Гибриды карпа питаются более крупными, чем караси, представителями бентоса.

У карася и карпа, как у всех карповых, пища первоначально обрабатывается механически «жевательным аппаратом» (Гриб, 1930; Белогуров, 1948; Ланге, 1967). Пищеварение у этих типично безжелудочных рыб [5] — в отличие от рыб, обладающих хорошо выраженным желудком, — осуществляется в кишечнике. Способность кишечника переваривать пищу убывает в каудальном направлении (Пегель, 1950).

Изучение гистологического строения средней кишки карася и карпа производилось нами как в условиях нормального питания, так и при экспериментальном голодании у особей одного размера.

Караси (возраст — неполные три года) были привезены в Ленинград из Ропши в конце апреля, где они всю зиму голодали при температуре воды 1—2° С. У трех карасей сразу же был зафиксирован кишечник; другие были помещены в 10-литровые аквариумы, и им в избытке в течение нескольких дней при температуре 16—17° С давался корм (сухие дафнии, мотыль, сухари). Гомологичные участки средней кишки фиксировались через разные сроки после приема пищи (через 20 минут, через 7 часов, спустя 14 и 46 часов).

Стенка средней кишки карася в условиях нормального питания (рис. 1) представлена, как и у других карповых, слизистой оболочкой, образующей многочисленные продольные складки, кольцевым и продольным мышечными слоями и серозой. Мезенхимные производные в кишечнике карася развиты слабо. В собственной пластинке слизистой (tunica propria) преобладают клеточные элементы; волокнистых структур сравнительно мало. Мышечная стенка тонка (рис. 2). Высота эпителия превышает $^1/_3$ толщины всей кишечной стенки, составляя 38—40% ее. Каемчатые клетки высокие, призматической формы, с низким ядерно-плазменным отношением (1 : 5). Ядра в эпителиальных клетках лежат примерно посередине (рис. 3). На вершинах складок они часто приближены к апикальной поверхности клеток. На боковых частях складок они, как правило, сдвинуты к базальной мембране. В эпителиальном пласте отчетливо выражена вертикальная полярность: под каемкой располагается базофильная зона, соответствующая месту расположения митохондрий, с высоким содержанием РНК. Это хорошо видно на препаратах, окрашенных галлоцианином и метилгрюн-пиронином. Ниже, непосредственно над ядрами, выделяется светлая область, соответствующая локализации аппарата Гольджи. Затем следует примерно экваториальная зона расположения ядер и, наконец, под нею — подъядерная зона, в которой находятся базальные скопления митохондрий. При обильном кормлении на боковых поверхностях, а особенно у основания складок слизистой оболочки в большом количестве встречаются митотически делящиеся эпителиальные клетки. Среди каемчатых клеток часто попадаются бокаловидные клетки. У сытых особей они содержат умеренное количество слизистых включений. В слизистой оболочке и, в частности, в самом эпителии много лейкоцитов.

У карасей, голодавших в течение всей зимы, в кишечнике наблюдаются характерные для этого состояния морфологические изменения (рис. 4). Прежде всего значительно уменьшается диаметр кишечной трубки и снижается высота складок слизистой. Особенно резкие сдвиги происходят в кишечном эпителии. В нем возникает целый комплекс гистофизиологических изменений, отмечавшийся при голодании и у других позвоночных

[5] Гистологическое строение кишечника карпа исследовано Карри (Curry, 1939), а карася — Мак Вейем и Каном (Mc'Vay a. Kaan, 1940).

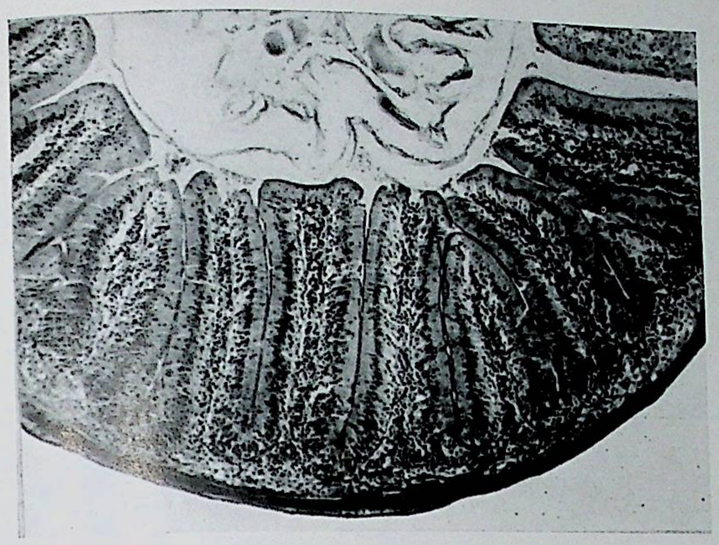


Рис. 1. Поперечный срез стенки средней кишки карася, питавшегося нормально (Карнуа, железный гематоксилин, ×93).

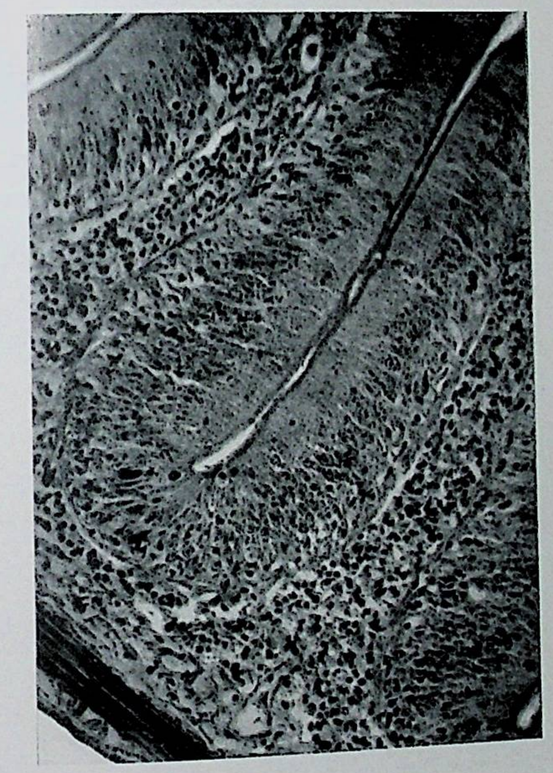


Рис. 2. Поперечный срез стенки средней кишки карася, питавшегося нормально (Карнуа, железный гематоксилин, ×280).

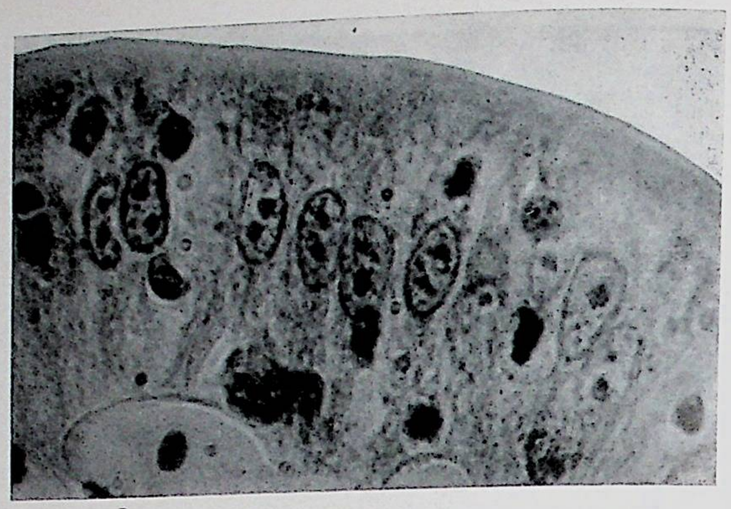


Рис. 3. Кишечный эпителий карася, питавшегося нормально (Карнуа, железный гематоксилин, ×1350, имм.).



Рис. 4. Поперечный срез средней кишки карася, длительно голодавшего (Карнуа, железный гематоксилин, ×93).



Рис. 5. Поперечный срез стенки средней кишки карася, длительно голодавшего (Карнуа, железный гематоксилин, ×280).

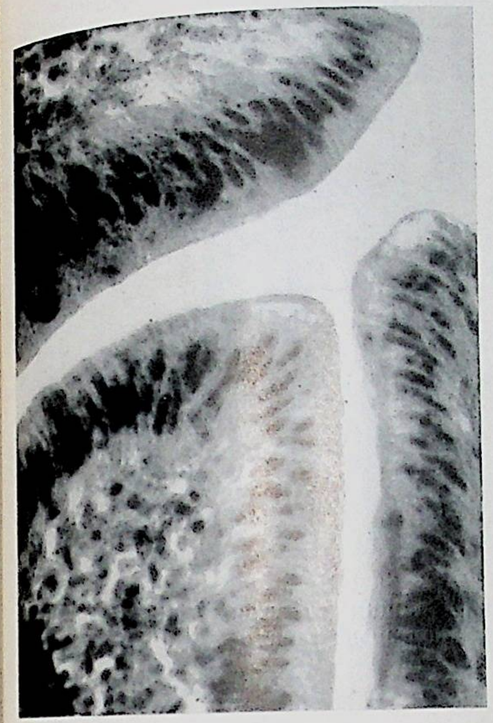


Рис. 6. Кишечный эпителий карася, длительно голодавшего (Карнуа, железный гематоксилин, ×600).



Рис. 7. Кишечный эпителий карася, длительно голодавшего (Карнуа, железный гематоксилин, ×1350).

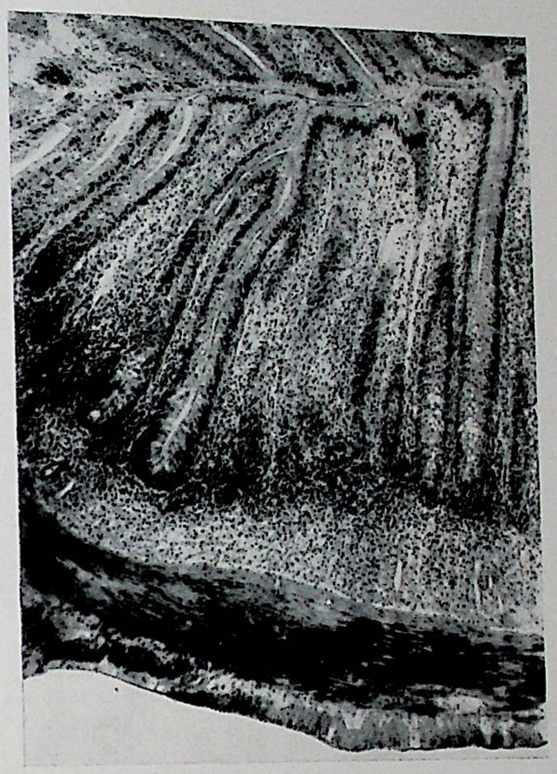


Рис. 8. Поперечный срез средней кишки гибрида карпа, длительно голодавшего (Карнуа, железный гематоксилин, ×93).



Рис. 9. Поперечный срез стенки средней кишки гибрида карпа, питавшегося нормально (Карнуа, железный гематоксилин, ×93).

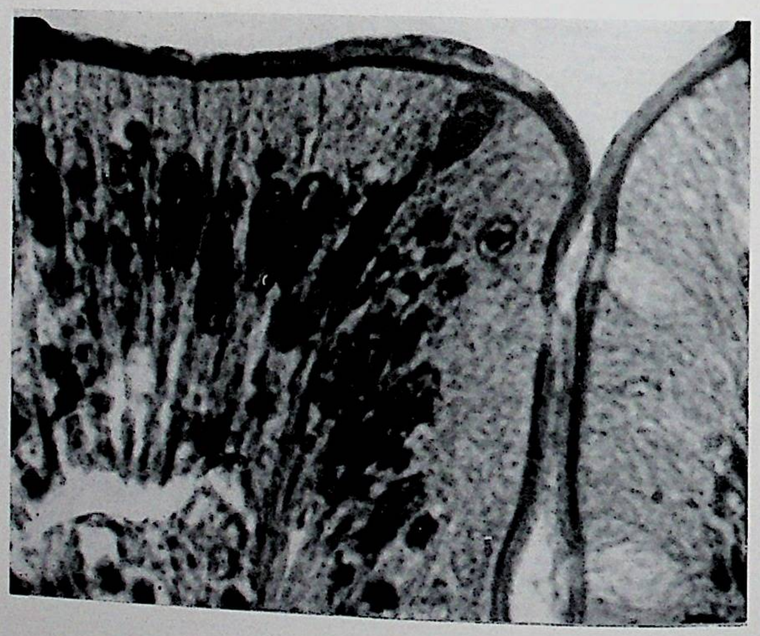


Рис. 10. Кишечный эпителий гибрида карпа, длительно голодавшего (Карнуа, железный гематоксилин, ×1350, имм.).



Рис. 11. Поперечный срез стенки средней кишки гибрида карпа, длительно голодавшего (Карнуа, муцикармин, ×140).

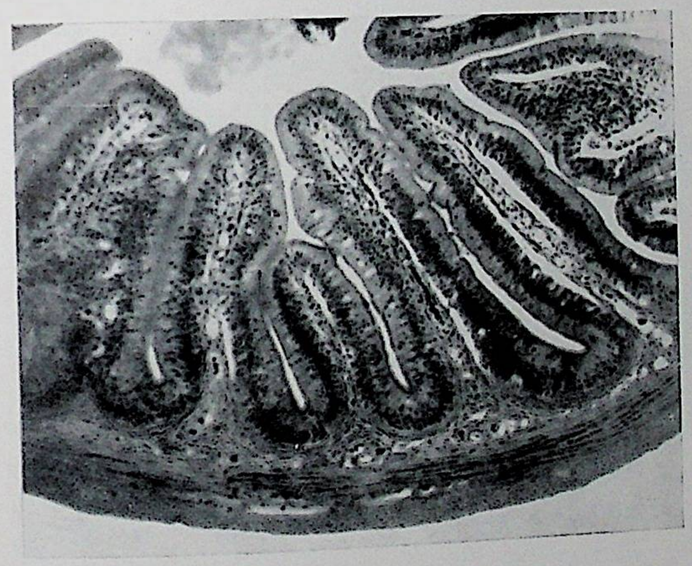


Рис. 12. Поперечный срез стенки средней кишки самца корюшки в период переста (Буэн, железный гематоксилин, ×140).



Рис. 13. Кишечный эпителий самки корюшки в период нереста (Буэн, железный гематоксилин, ×1350, имм.).

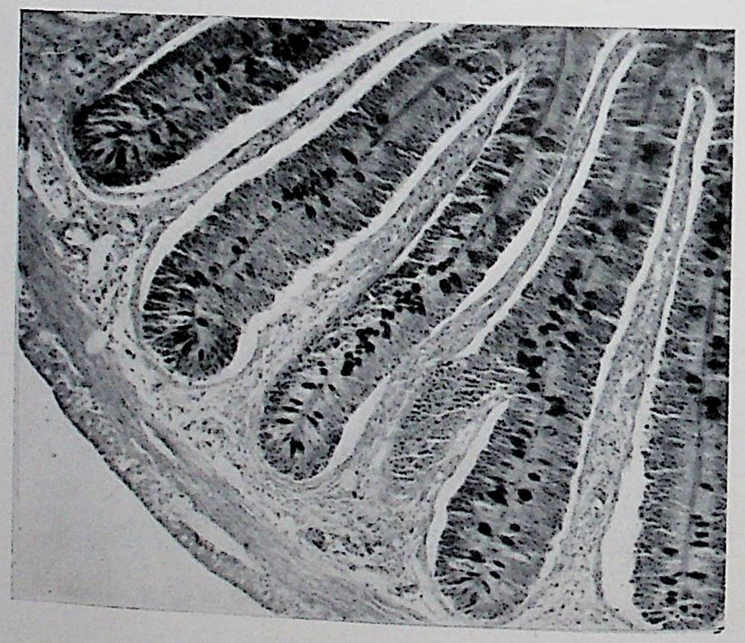


Рис. 14. Поперечный срез стенки средней кишки самки корюшки в период нереста (Буэн, муцикармин, ×140).



Рис. 15. Кишечный эпителий самца корюшки в период нереста (Буэн, железный гематоксилин, ×1350, имм.).

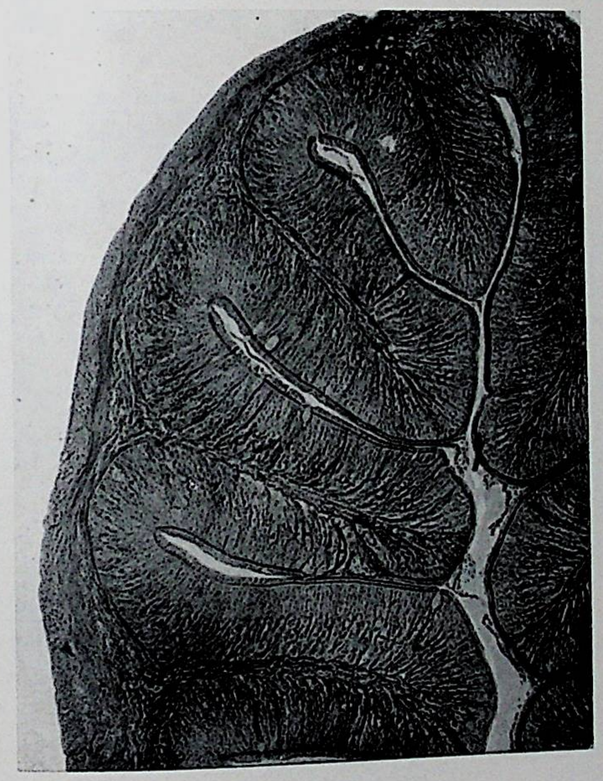


Рис. 16. Поперечный срез средней кишки двухгодовалого снетка (Буэн, азан по Гейденгайну, ×280).



Рис. 17. Поперечный срез средней кишки снетка (возраст 2 года), содержащей умеренное количество пищи (Буэн, азан по Гейденгайну, ×280).

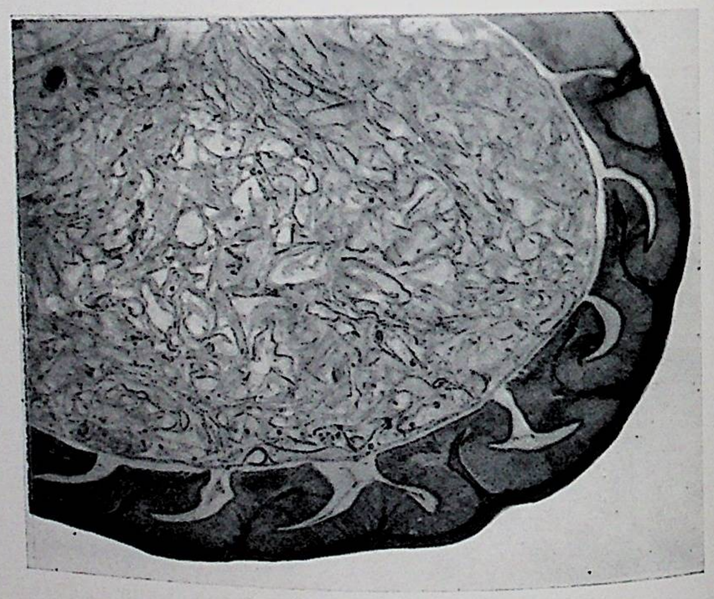


Рис. 18. Поперечный срез стенки средней кишки снетка (в возрасте одного года), наполненной пищей (Буэн, азан по Гейденгайну, ×93).

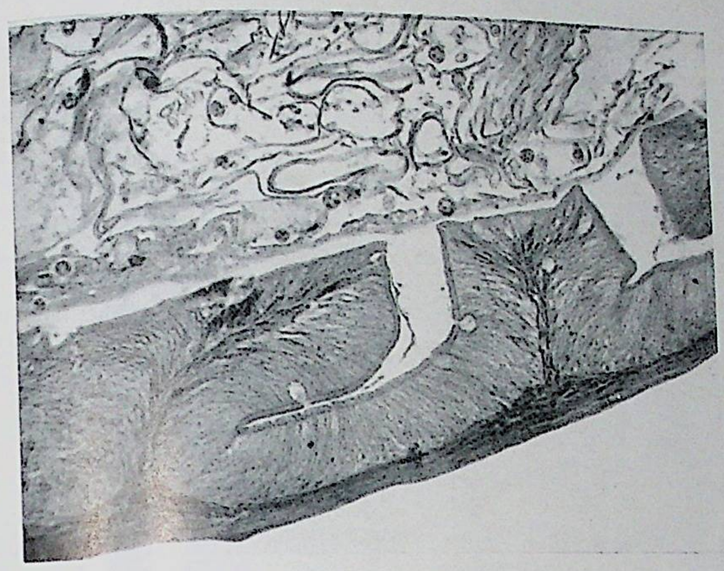


Рис. 19. Поперечный срез стенки средней кишки снетка (возраст 2 года), наполненной пищей (Буэн, азан по Гейденгайну, ×280).

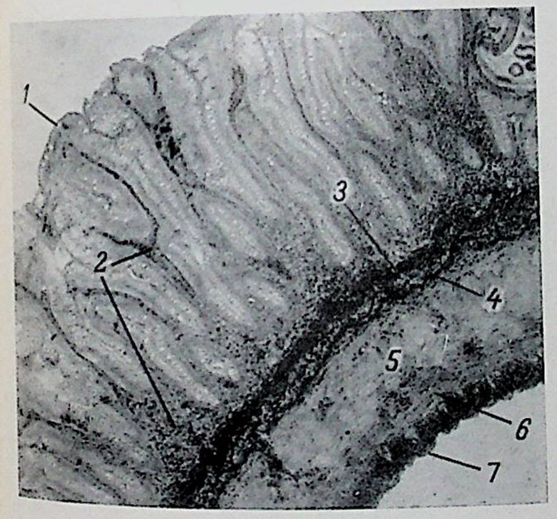


Рис. 20. Поперечный срез стенки средней кишки осенней семги, идущей на нерест (Буэн, азан по Гейденгайну, 7×6).

1 — эпителий; *2* — t. propria; *3* — stratum compactum; *4* — stratum granulosum; *5* — циркулярный слой мышечной оболочки; *6* — продольный слой мышечной оболочки; *7* — серозная оболочка.

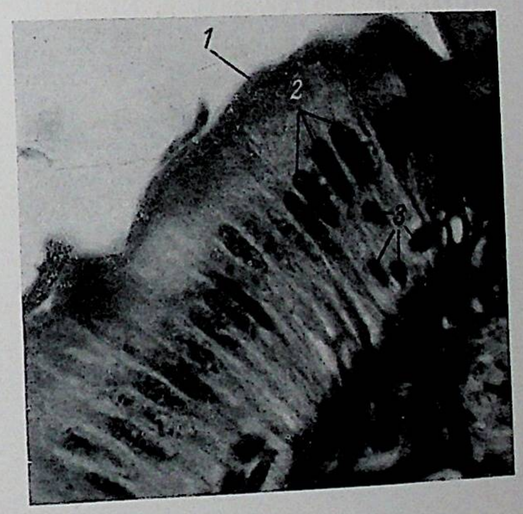


Рис. 21. Кишечный эпителий средней кишки семги, идущей на нерест (Буэн, азан по Гейденгайну, 90×7, имм.).

1 — каемка; *2* — ядра каемчатых клеток; *3* — лейкоциты; *4* — t. propria.



Рис. 22. Поперечный срез части стенки средней кишки семги в период нереста (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.



Рис. 23. Поперечный срез стенки средней кишки семги в период нереста (Буэн, азан по Гейденгайну, ×93).

Обозначения те же, что на рис. 20.

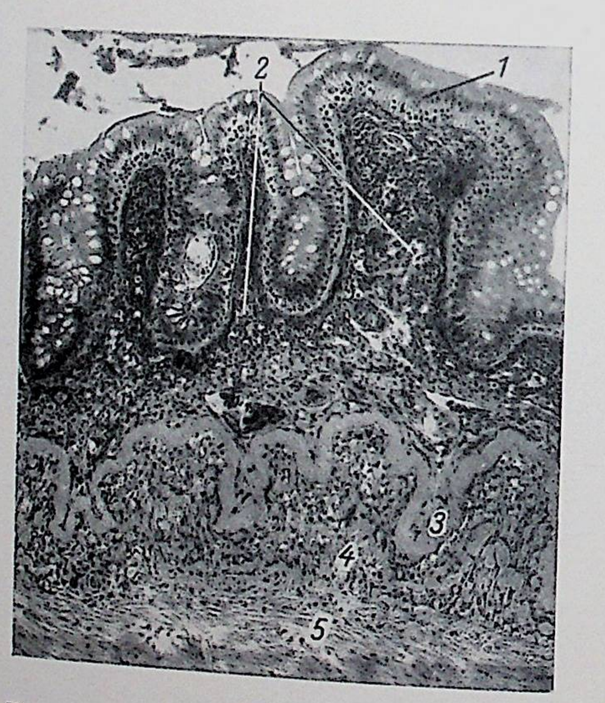


Рис. 24. Слизистая оболочка средней кишки семги в период нереста (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.



Рис. 25. Складки слизистой оболочки семги во время нереста (Буэн, азан по Гейденгайну, ×280).

1 — каемка; *2* — ядра каемчатых клеток; *3* — лейкоциты; *4* — t. propria; *5* — бокаловидные клетки; *6* — базальная мембрана.

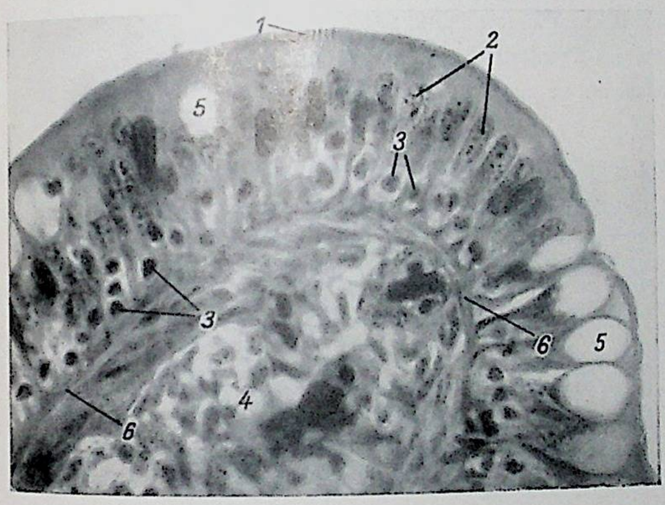


Рис. 26. Кишечный эпителий на вершине складки слизистой оболочки семги во время нереста (Буэн, азан по Гейденгайну, 90×7, имм.).

Обозначения те же, что на рис. 25.



Рис. 27. Кишечный эпителий на боковой поверхности складки слизистой оболочки семги во время нереста (Буэн, азан по Гейденгайну, 90×7, имм.).

Обозначения те же, что на рис. 25.

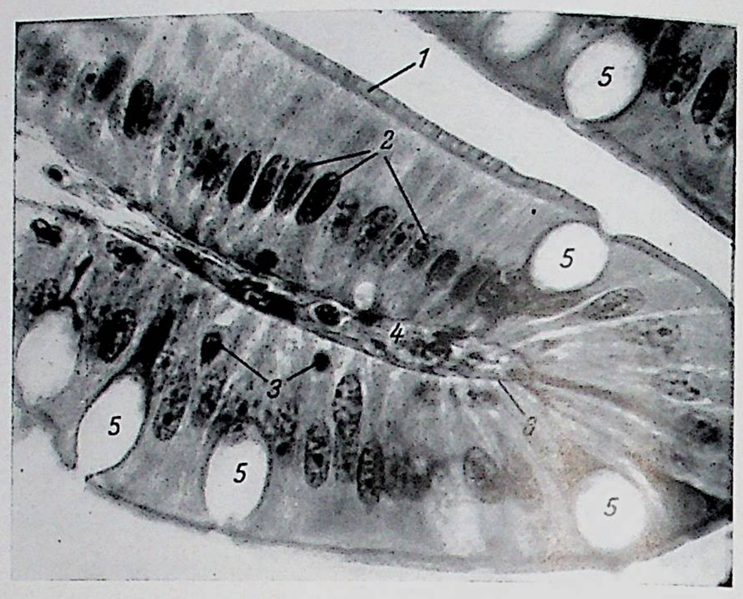


Рис. 28. Кишечный эпителий отнерестившейся семги (Буэн, азан по Гейденгайну, 90×7, имм.).

Обозначения те же, что на рис. 25.

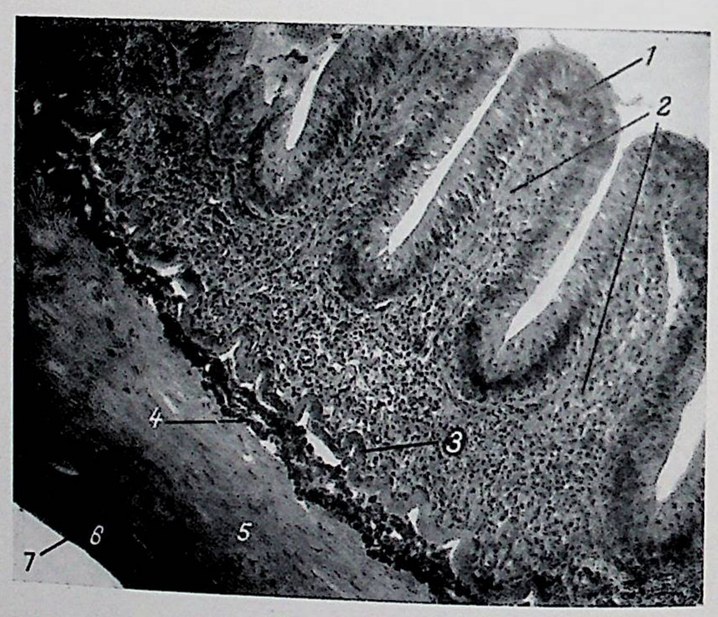


Рис. 29. Поперечный срез средней кишки пеляди в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.

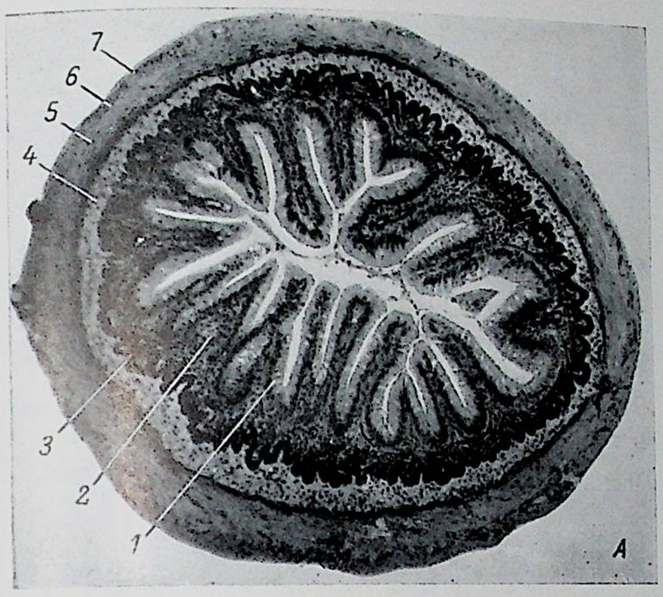




Рис. 30. Поперечный срез средней кишки пеляди в возрасте одного года (23 мая) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×93).

А — особь, трое суток голодавшая; *Б* — обильно питавшаяся особь. Обозначения те же, что на рис. 20.

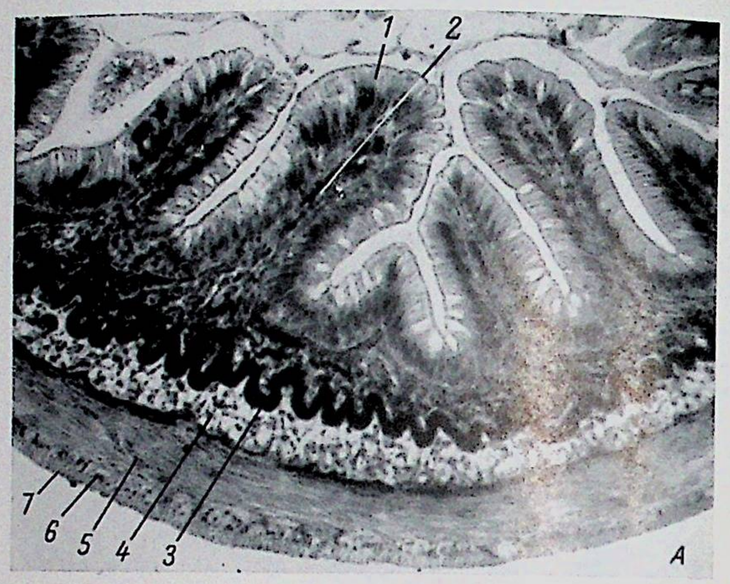




Рис. 31. Поперечные срезы стенки средней кишки пеляди в возрасте одного года (23 мая) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×186).

А — особь, трое суток голодавшая; *Б* — обильно питавшаяся особь. Обозначения те же, что на рис. 20.

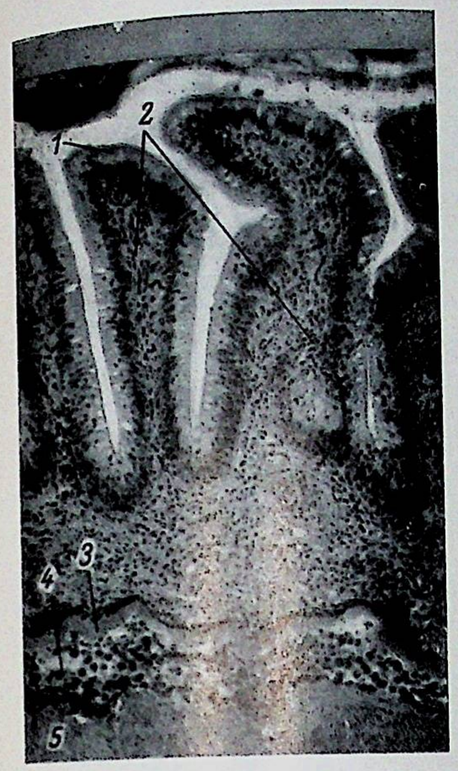


Рис. 32. Слизистая оболочка средней кишки пеляди в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) на продольном срезе (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.



Рис. 33. Поперечный срез части слизистой оболочки средней кишки пеляди в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×280).

Обозначения те же, что на рис. 20.



Рис. 34. Продольный срез части стенки средней кишки пеляди в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.

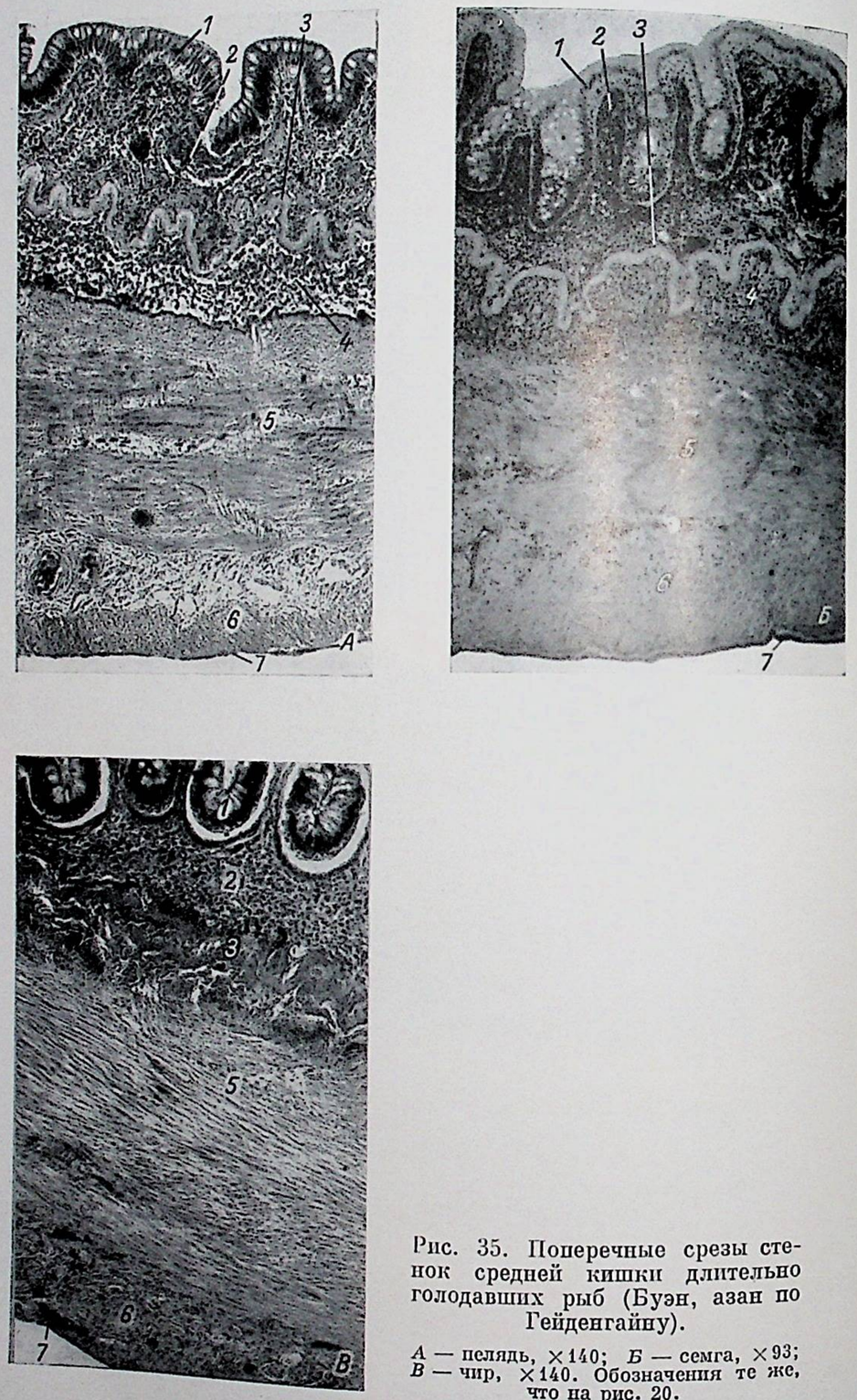


Рис. 35. Поперечные срезы стенок средней кишки длительно голодавших рыб (Буэн, азан по Гейденгайну).

А — пелядь, ×140; *Б* — семга, ×93; *В* — чир, ×140. Обозначения те же, что на рис. 20.

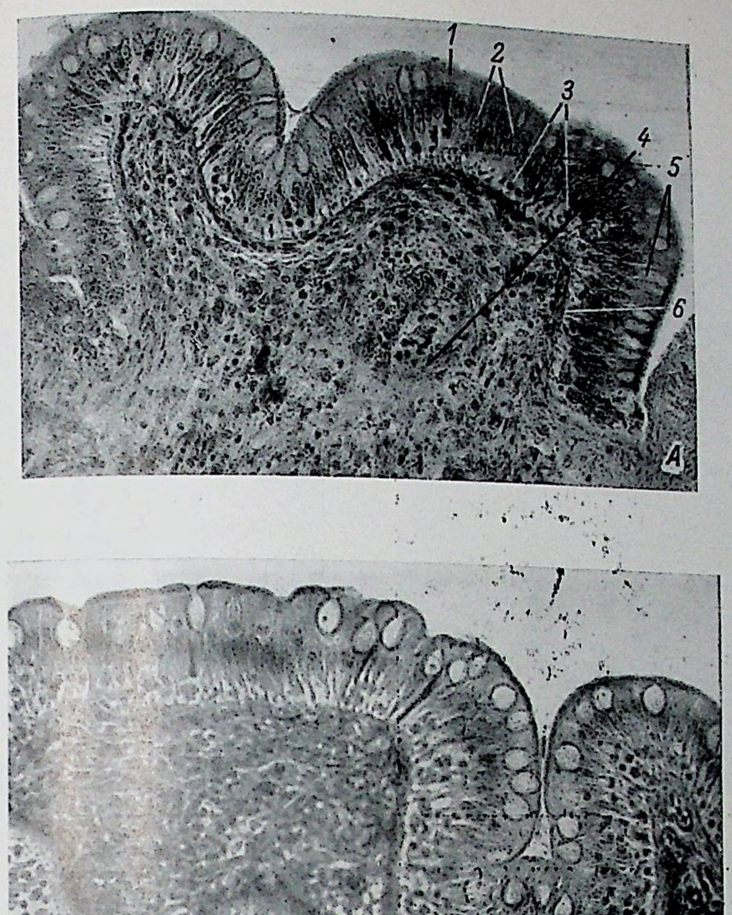


Рис. 36. Кишечный эпителий длительно голодавших рыб (Буэн, азан по Гейденгайну, ×280).

А — пелядь; *Б* — семга. Обозначения те же, что на рис. 25.

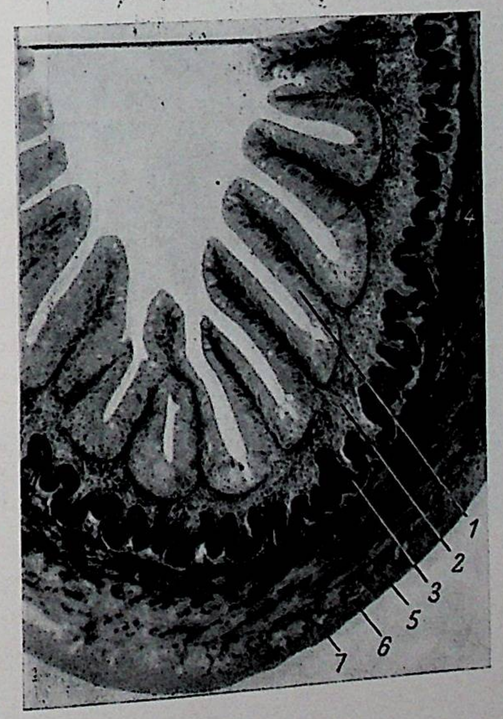


Рис. 37. Поперечный срез стенки средней кишки голодной самки баунтовского сига (Буэн, железный гематоксилин Гейденгайна, ×93).

Обозначения те же, что на рис. 20.

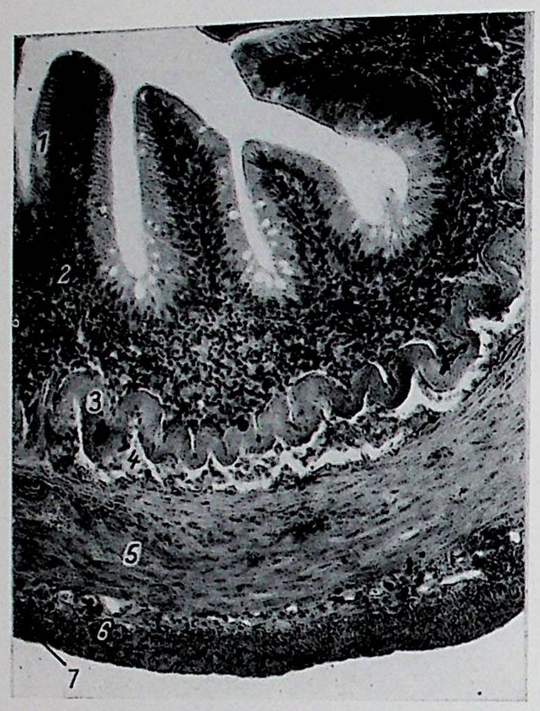


Рис. 38. Поперечный срез стенки средней кишки голодного самца баунтовского сига (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что и на рис. 20.



Рис. 40. Поперечный срез части стенки средней кишки самца баунтовского сига, евшего икру (Буэн, гематоксилин Эрлиха, ×280).

Обозначения те же, что на рис. 20.

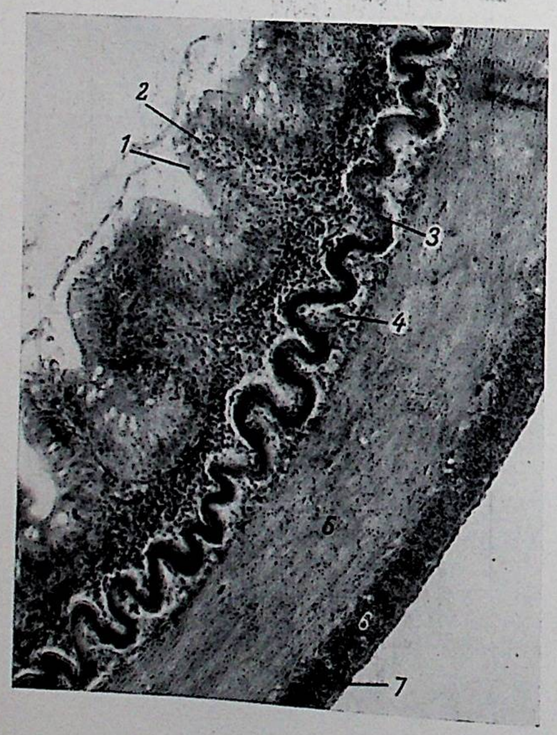


Рис. 39. Поперечный срез стенки средней кишки самца баунтовского сига, евшего икру (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.

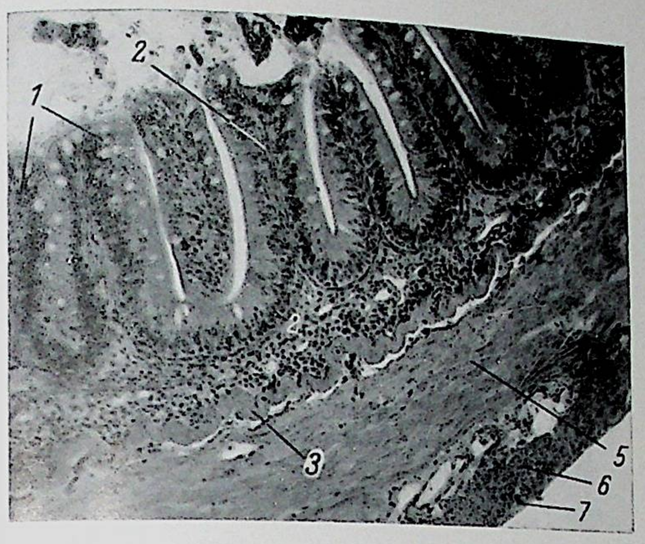


Рис. 41. Поперечный срез стенки средней кишки чира в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.

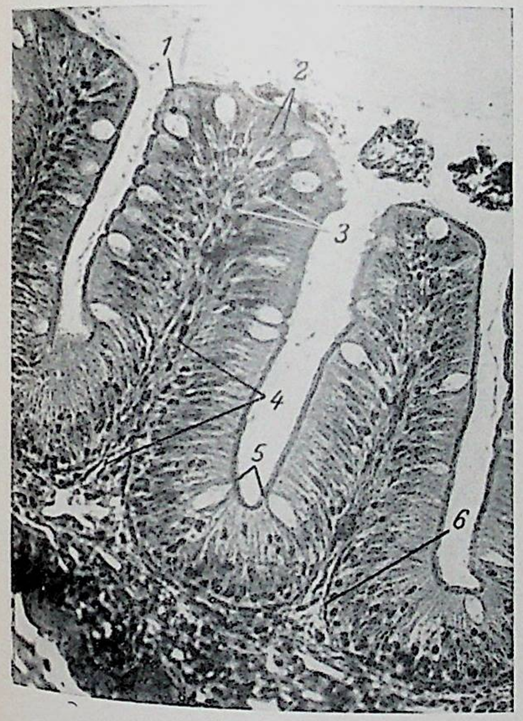


Рис. 42. Поперечный срез складок слизистой оболочки средней кишки чира в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×280).

Обозначения те же, что на рис. 21.

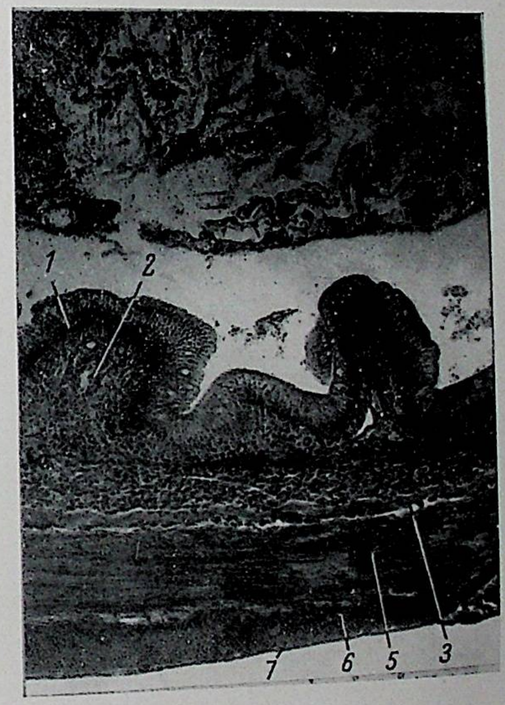


Рис. 43. Поперечный срез стенки средней кишки, наполненной остатками переваренной пищи, чира в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.

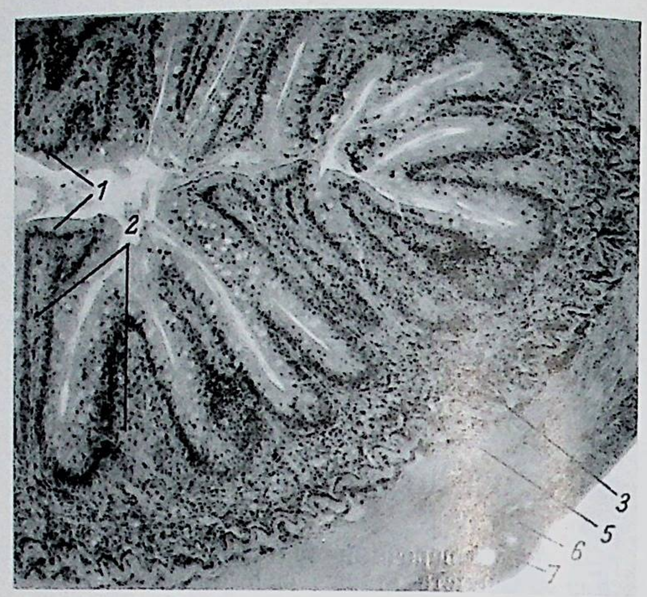


Рис. 44. Поперечный срез средней кишки волховского сига в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×93).

Обозначения те же, что на рис. 20.

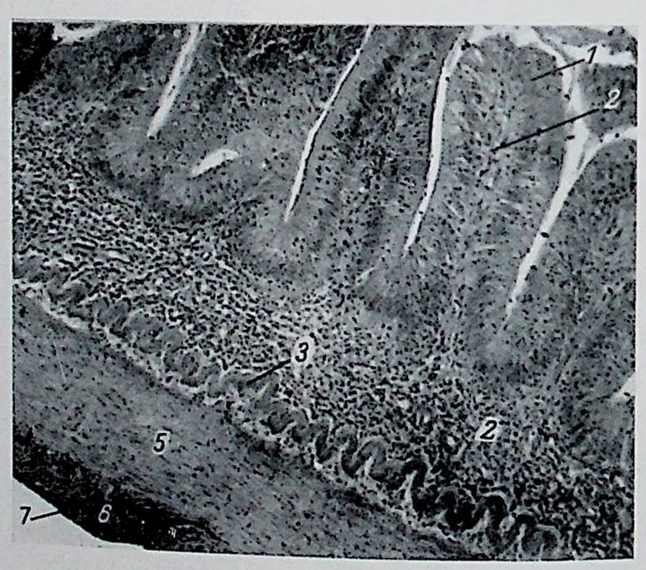


Рис. 45. Поперечный срез стенки средней кишки волховского сига в возрасте старше одного года (1+, 15 октября) (Буэн, азан по Гейденгайну, ×140).

Обозначения те же, что на рис. 20.

(Васильева, 1961, 1963; Васильева и Мельникова, 1965). На микрофотографии поперечного среза средней кишки карася, голодавшего в течение всей зимы (рис. 5), видно, что в эпителии нарушена типичная для этой ткани правильная однорядность в расположении клеток. В результате взаимного сжатия клетки теряют свою призматическую форму. Располагающиеся в наиболее широких местах клеток ядра оказываются на разных уровнях, что определяет ложно-многорядную структуру пласта (рис. 6). Нередко ядра приближаются к самой апикальной поверхности клеток (рис. 7). Следствием этого является утрата эпителиальными клетками их типичной вертикальной полярности, которая в норме (обычный режим питания) выражается, как отмечалось выше, в правильном и закономерном распределении по вертикальной оси ядер и других органоидов. Убыль живого вещества при голодании происходит прежде всего за счет цитоплазмы. Ядерно-плазменное отношение каемчатых клеток резко возрастает. На препаратах средней кишки длительно голодавшего карася, окрашенных галлоцианином и метилгрюн-пиронином, видно уменьшение в цитоплазме этих клеток содержания РНК. При окраске муцикармином выявляются сильно расширенные, переполненные слизью бокаловидные клетки. В эпителии длительно голодавших карасей резко снижена по сравнению с нормой митотическая активность. Слизистая оболочка содержит очень большое количество лимфоцитов, проникающих и в эпителий.

У карасей, которые исследовались спустя разное время после приема пищи, различия касались главным образом состояния бокаловидных клеток. В кишечниках рыб, вскрытых через 20 минут после кормления, большинство бокаловидных клеток утратило свою характерную, расширенную форму, так как во время пищеварения их секрет активно выливается в просвет кишечника. На препаратах кишечника карасей, зафиксированных спустя 7 часов после последнего кормления, бокаловидные клетки имеют свою типичную, расширенную в дистальной части форму. У карасей, голодавших в течение 46 часов, в стенке средней кишки происходят изменения, сходные не только качественно, но и количественно с теми, которые развиваются в течение длительного голодания. Уже через 46 часов после последнего приема пищи происходит повышение ядерно-плазменного отношения за счет убыли цитоплазмы, возникает ложная многорядность. Уменьшается содержание РНК в цитоплазме каемчатых клеток; снижается уровень митотической активности, в связи с чем относительное содержание ДНК в ядрах оказывается более бедным, чем у нормально питающихся рыб. Бокаловидные клетки расширяются, что свидетельствует об их гипофункции. Этот комплекс морфофизиологических изменений возникает у карасей довольно быстро и не стоит в прямой зависимости от продолжительности голодания, поскольку при более длительном голодании наблюдаемые изменения не усиливаются. Очевидно, при более длительном голодании вступают в действие регуляторные механизмы.

Количество лимфоцитов в кишечном эпителии карасей при разных режимах питания также различно: при голодании в течение всей зимы на 100 клеток кишечного эпителия приходится в среднем 144 лейкоцита. Их количество повышается до 167 через 7 часов после приема пищи.

Способность кишечного эпителия карася к резким изменениям в зависимости от режима питания несомненно связана с анатомо-гистологическими особенностями стенки его средней кишки, для которой характерно слабое развитие мезенхимных производных, в частности волокнистых структур в t. propria и мышечных элементов. При таком строении кишечника кишечный эпителий является не только функционально, но и количественно основной тканью органа, все изменения которого неизбежно связаны с изменениями этой ткани.

Гистологическое строение кишечника гибрида карпа было исследовано на четырех одногодовалых особях. Из них два гибрида голодали всю зиму, а два других в течение месяца после зимней голодовки питались в пруду.

Исследование показало, что у гибридного карпа мезенхимные производные кишечной стенки развиты относительно сильнее, чем у карася. В t. propria много межклеточного вещества. Мышечная оболочка тоже сравнительно хорошо развита. Слизистая образует высокие складки, особенно хорошо выраженные у голодных особей (рис. 8). Складки несколько снижаются при наполнении органа пищевыми массами (рис. 9). Ядра каемчатых клеток сдвинуты к нижней половине эпителиального пласта. Многочисленные бокаловидные клетки в преобладающем большинстве находятся в состоянии выделения секрета в просвет кишки.

При голодании наблюдается ложная многорядность, но ядра непосредственно к дистальному краю не приближаются (рис. 10). Здесь располагаются сильно расширенные, переполненные слизью, что хорошо выявляется при окраске муцикармином, тела бокаловидных клеток (рис. 11). В эпителии видны многочисленные лейкоциты.

Поскольку пищеварение у безжелудочных рыб осуществляется непосредственно в кишечнике, различия в гистологическом строении у карася и гибридного карпа, относительно близких по систематическому положению, объясняются, по-видимому, характером их пищи. Более сильное развитие мезенхимных производных у гибрида карпа может быть связано с употреблением им в пищу более крупных кормовых организмов с грубыми наружными скелетами.

Исследованные нами к о р ю ш к о в ы е — невская корюшка и снеток — относятся к одному виду. Л. С. Берг (1948—1949) рассматривает снетка как карликовую пресноводную форму корюшки, нерестящуюся в озерах. В озере Ильмень годовалый снеток становится половозрелым,[6] чем он отличается от невской корюшки, созревающей позднее, в возрасте двух (самцы)—трех (самки) лет. Нерестовая популяция снетка в озере Ильмень состоит из одно- и двухгодовалых особей, трехгодовики встречаются как исключение. Среди ходовых особей невской корюшки преобладают четырех- и пятигодовалые, а доживает корюшка до девяти лет.

В отличие от карповых, корюшковые имеют желудок, где и происходит в основном пищеварение. В среднюю кишку поступает уже измельченная, в значительной степени переваренная пища и неперевариваемые остатки кормовых организмов.

По характеру питания половозрелые корюшка и снеток различаются. Основу питания корюшки старших возрастных групп составляет рыба, но, кроме того, она питается и ракообразными (Берг, 1940; Кожевников, 1955). Одно- и двухгодовалый снеток — планктонофаг. Он питается главным образом планктонными ракообразными.[7]

Исследовалось гистологическое строение переднего отдела средней кишки у четырех половозрелых корюшек в конце нерестового хода (29 мая): у двух четырехгодовалых самцов и двух пятигодовалых самок.

Во время нереста корюшка не питается, так что собранный материал иллюстрирует состояние стенки средней кишки при длительном физиологическом голодании.

У корюшки кишечный эпителий представляет основную массу органа; t. propria и мышечная оболочка очень тонки. Слизистая образует высокие, тесно прилегающие друг к другу складки (рис. 12). Во время нереста

[6] В 1961 г. мы получили от годовалых производителей полноценных личинок.

[7] Есть указания, что крупному снетку свойствен каннибализм и хищничество, когда в водоеме мало планктонных организмов, составляющих основу его питания (Грезе, цит. по Петрову, 1940; Абросов и Агапов, 1957).

у крупных пятилетних самок кишечный эпителий приобретает резко многорядную структуру (рис. 13). Ядерно-плазменное отношение очень высокое за счет малого количества цитоплазмы. Ядра смещены к апикальной поверхности клеток. Многочисленные бокаловидные клетки расширены (рис. 14). Много лейкоцитов, особенно в базальной части эпителия. У самцов корюшки тоже наблюдаются подобные изменения, но они выражены слабее (рис. 15).

Наблюдаемый при голодании комплекс гистофизиологических особенностей кишечного эпителия у карася, карпа и корюшки несомненно представляет собой результат реактивных изменений в этих условиях всей кишечной стенки. Слабое развитие механических структур в t. propria этих рыб обусловливает большую изменчивость структуры их кишечного эпителия.

Исследовалось гистологическое строение переднего отдела средней кишки десяти снетков: семи годовалых и трех двухгодовалых особей.

Снеток, в отличие от корюшки, во время нереста активно питается. Строение стенки средней кишки снетка и корюшки очень сходно. У снетка также очень тонки t. propria и мышечная оболочка. Эпителий у снетков занимает очень большую часть стенки средней кишки. В тех местах, где кишечник не растянут пищей, высота эпителиального пласта составляет у основания складок 60—65% общей толщины стенки (рис. 16). В t. propria у снетка очень мало клеточных элементов, преобладают волокнистые структуры. Слизистая образует тесно прилегающие друг к другу, состоящие почти сплошь из эпителия довольно широкие складки. При умеренном содержании пищи в кишечнике эти складки почти не раздвигаются (рис. 17), а при наполнении уплощаются (рис. 18). Как видно на рис. 19, складки в своей основе имеют хотя и очень тонкий, но достаточно прочный соединительнотканный каркас, который обеспечивает их сохранение даже при предельном растяжении стенки кишечника. Характерно для снетков то, что у них в возрасте года очень мала пластичность каемчатых клеток. При переполнении кишечника пищей складки не расправляются, клетки кишечного эпителия не растягиваются, а ложатся косо (рис. 19).

На ранних этапах постэмбрионального развития эпителий средней кишки костистых рыб очень пластичен (Красюкова, 1959; Коровина, 1962). Подобное явление описано Н. Е. Васильевой (1947, 1950), З. Ф. Шавлаевым и Я. И. Юхневич (1950) для амфибий. Н. Е. Васильева обнаружила способность к предельному растяжению кишечного эпителия головастиков лягушки при нормальном питании и личинок аксолотля при экспериментальном кормлении; у взрослых амфибий, по данным З. Ф. Шавлаева и Я. И. Юхневич, способность каемчатых клеток к изменению формы весьма ограничена. Изменение просвета кишечника у лягушки при механическом растяжении его стенок происходит за счет косого расположения клеток при сохранении складок. По-видимому, утрата пластичности тканями средней кишки снетков есть следствие их раннего полового созревания.

Из семейства л о с о с е в ы х нами было исследовано гистологическое строение переднего отдела средней кишки у нескольких видов, имеющих разный характер питания: питающихся хищно — рыбой, поедающих бентос и кормящихся планктоном.

В качестве хищника был избран л о с о с ь — с е м г а из р. Варзуги. Пищеварительный тракт лососей изучался многими исследователями в разных аспектах (Gulland, 1898; Weinreb a. Bilstad, 1955; Burnstock, 1959; Bullock, 1963, и др.). Нашей задачей было, с одной стороны, провести сравнительный анализ гистологического строения передней части средней кишки семги и так называемых мирных рыб — сиговых; с другой — выявить характер морфо-гистологических изменений в слож-

ной кишке семги при разных физиологических состояниях. В работе использован материал от 22 рыб: восьми — осеннего хода, восьми — в период нереста и шести — после нереста.

Взрослая семга в море питается преимущественно рыбой, а также крупными ракообразными. В реке в период нерестового хода и на нерестилищах она не питается совсем (Берг, 1948—1949). Таким образом, в жизненном цикле семги периоды активного питания сменяются во время нереста длительным физиологическим голоданием.

В кишечнике сытой семги осеннего хода, выловленной в низовьях реки, слизистая оболочка имеет сложный складчатый рельеф (рис. 20). Складки имеют различные очертания и располагаются очень тесно друг к другу, местами образуя анастомозы. Эпителиальная выстилка состоит из исключительно высоких каемчатых клеток. Ядерно-плазменное отношение равно примерно 1 : 4. Ядра каемчатых клеток лежат почти на одном уровне по экватору (рис. 21). В литературе имеются указания на морфо-функциональные различия каемчатых клеток лососевых, находящихся в разных участках складок слизистой оболочки (Bullock, 1963).

Под эпителием располагается t. propria, на периферии которой имеется хорошо выраженный stratum compactum — мощный слой специализированного коллагена. У сытых особей он растянут (рис. 20). Кроме того, в слизистой оболочке имеются и менее мощные сгущения коллагеновых волокон, идущих параллельно поверхности кишечной стенки, соединяющихся в сплошную сеть более тонкими пучками.

Под st. compactum находится stratum granulosum, состоящий у семги из нескольких рядов клеток, содержащих крупные гранулы. Мышечная оболочка хорошо развита, особенно за счет циркулярного слоя (рис. 22). При наполнении кишечника пищей она сильно растягивается. Высота клеток кишечного эпителия у сытых особей по отношению ко всей стенке средней кишки, измеренной у основания складок, составляет лишь 10—11%.

Во время нереста, когда семга перестает питаться, диаметр кишки значительно уменьшается. За счет уменьшения высоты складок (рис. 23 и 24) сглаживается рельеф ее слизистой. Клетки эпителия, сохраняя призматическую форму, становятся ниже. За счет убыли цитоплазмы возрастает ядерно-плазменное отношение (1 : 3). В расположении ядер нарушается строгая правильность, и они местами несколько смещаются к апикальной поверхности клеток. Переполненные слизью, расширенные отделы бокаловидных клеток занимают всю поверхностную зону эпителиального пласта. Содержание РНК в цитоплазме клеток кишечного эпителия семги в период нереста уменьшается по сравнению с ее количеством в соответствующих клетках семги осеннего хода. В базальной части эпителиального слоя содержится очень большое количество лимфоцитов (рис. 25, 26, 27).

Следует отметить, что возникающие у семги при длительном голодании изменения в кишечном эпителии значительно слабее выражены, чем у исследованных нами рыб, имеющих более простое строение кишечной стенки (карась, карп, корюшка).

У отнерестившейся и перезимовавшей, еще не питающейся семги (вальчак) сохраняются изменения, отмеченные в период нереста, но количественно они уже менее выражены. У этих рыб, очевидно, в результате регуляторных процессов происходит нормализация структуры кишечного эпителия (рис. 28). Ядерно-плазменное отношение в каемчатых клетках у вальчака ниже, чем у рыб на нерестилищах, но выше, чем у активно питающихся. Ядра в эпителиальном пласте располагаются строго на одном уровне по экватору или несколько ниже. Содержание РНК в кишечном эпителии семги после нереста повышается.

Обнаруженные изменения в кишечном эпителии семги в период физиологического голода, с одной стороны, отражают общую закономерность изменений, возникающих в этой ткани при прекращении ее специфической функции, а с другой стороны, определяются эколого-гистологическими особенностями данного вида.

Питание сиговых в настоящее время довольно хорошо изучено. Избранных нами для исследования сиговых по характеру питания кратко можно охарактеризовать следующим образом: пелядь — планктонофаг и факультативно бентософаг, баунтовский сиг — чистый планктонофаг, чир и волховский сиг — типично бентосоядные рыбы.

Пелядь в водоемах, богатых зоопланктоном, — типичный планктонофаг (Бурмакин, 1953). Во время летнего нагула питание пеляди наиболее интенсивно. Основными компонентами ее пищи являются планктонные ракообразные — представители веслоногих, ветвистоусых и листоногих рачков. К осени питание ослабевает. Во время нереста пелядь, как и все сиговые, не питается. Отнерестившиеся особи начинают интенсивно питаться. Есть указания, что во время зимовки, в отличие от других сиговых, пелядь почти не питается даже при наличии корма (Москаленко, 1958). Недостаток в водоеме зоопланктона вынуждает пелядь питаться бентосом (Романова, 1948; Сальдау, 1949; Сычева, 1955). Из бентоса наибольшее значение в питании пеляди имеют личинки и куколки хирономид (зарослевые формы) и личинки поденок. Есть наблюдения о питании пеляди моллюсками (Головков, цит. по: Сальдау, 1949; Новиков, 1966) и растениями (Новиков, 1966). На основании того, что пелядь может питаться разнообразными организмами,[8] А. С. Новиков относит ее к эврифагам. Однако он подчеркивает, что в случае обилия в водоеме зоопланктона пелядь потребляет преимущественно его. Таким образом, все исследователи, изучавшие питание пеляди, подчеркивают вынужденность питания ее не планктонными организмами.

Для исследования строения кишечника пеляди использовались особи разного возраста: годовики, двухлетки и трехгодовалые.

У двухлеток пеляди, выловленных из пруда в середине октября, при вскрытии в просвете кишечника не было обнаружено пищи (рис. 29). Однако по состоянию кишечной стенки можно думать, что рыбы питались нормально. На поперечных срезах средней кишки видны высокие, довольно тесно относительно друг друга расположенные складки слизистой оболочки. Покрывающий их эпителий представлен высокими призматическими клетками. Во многих местах этот эпителий имеет типичное для нормально питающихся животных однорядное расположение.

Сравнивая на поперечных срезах передних отделов средней кишки рельеф слизистой у пеляди и семги, отмечаем, что у пеляди, в отличие от семги, рельеф слизистой значительно проще. Складки имеют правильную форму. Между ними есть просвет, и они не анастомозируют.

В основе слизистой у пеляди, так же как у семги, наряду с клеточными элементами, хорошо развито межклеточное вещество, в том числе st. compactum. У сытых особей st. compactum находится в расправленном состоянии, а у голодных он образует глубокие складки, приобретая на поперечных срезах фестончатый вид (рис. 30—31). Аналогично тому, что наблюдалось у семги, у пеляди, кроме st. compactum, который расположен на периферии собственной пластинки слизистой оболочки, есть еще дополнительные, более тонкие коллагеновые пучки. Подобно тому как это имело место у семги, под st. compactum у пеляди располагается относительно широкий слой, состоящий из клеток, содержащих в цитоплазме

[8] В питании пеляди р. Колымы встречается 10 групп компонентов (Новиков, 1966).

гранулы — st. granulosum (рис. 32 и 33). Мышечная оболочка развита у пеляди тоже хорошо и, как у семги, состоит из широкого циркулярного и более тонкого продольного слоев (рис. 29, 34, 35). Средняя кишка пеляди при голодании также имеет меньший диаметр (рис. 30, *А* и 31, *А*). Складки слизистой при кратковременном голодании, измеряемом сутками, становятся выше и располагаются теснее. При длительном голодании в течение месяцев рельеф слизистой сглаживается (рис. 35, *А*). Зимой в эпителии голодающей трехгодовалой пеляди происходят изменения, сходные с теми, которые обнаружены у семги в период нереста (рис. 35, *А*, *Б* и 36). Так же как у семги, в эпителиальном пласте выделяются три параллельные его поверхности — зоны: нижняя, следующая непосредственно за базальной мембраной, — зона расположения лейкоцитов; средняя, представленная ядрами каемчатых клеток; верхняя, занятая расширенными отделами бокаловидных клеток.

Высота эпителиального пласта составляет у пеляди примерно 8% толщины всей стенки средней кишки.

Таким образом, исследование показало, что средняя кишка пеляди и семги, питающихся различно, имеет очень сходное гистологическое строение. Различаются семга и пелядь в основном по характеру рельефа слизистой.

Баунтовский сиг — планктонофаг. Основу его питания составляют планктонные ракообразные. Нерестится он весной, в конце марта—начале апреля. В преднерестовый период интенсивно питается. По мере приближения нереста интенсивность его питания снижается, а в период нереста, по литературным данным (Аннилова, 1963), он не ест.

Нами были зафиксированы кишечники четырех половозрелых трехгодовалых особей в период нереста: двух самок и двух самцов. Кишечники самок и одного самца были пустыми. У другого же самца пищевод и желудок были наполнены икрой своего вида. В просвете средней кишки в момент фиксации икры не было.

Гистологическое строение переднего отдела средней кишки этого сига очень сходно с тем, что мы наблюдали у семги и пеляди, хотя наряду с этим имеются и некоторые характерные особенности. На рис. 37 представлен поперечный разрез стенки средней кишки самки баунтовского сига. В просвете кишки пища отсутствует. Слизистая оболочка образует такие же, как у пеляди, высокие многочисленные складки. Так же как у семги и пеляди, у баунтовского сига наряду с клеточными элементами хорошо развито межклеточное вещество, в частности st. compactum. У этого сига он особенно мощный и отчетливо выделяется в виде крутой спирали (рис. 37 и 38). У самца, в переднем отделе кишечного канала которого была обнаружена заглоченная им икра, складки слизистой оболочки переднего отдела средней кишки значительно ниже и шире, чем у голодных особей (рис. 39). St. compactum средней кишки этого питавшегося самца находился в более расправленном состоянии, чем у голодных особей, хотя в момент фиксации в кишечнике не было пищи. St. granulosum у баунтовского сига относительно хорошо выражен, хотя и в меньшей степени, чем у семги и пеляди (рис. 40). Мышечная оболочка развита тоже значительно слабее. В соответствии с этим у баунтовского сига отношение высоты эпителия ко всей толще кишечной стенки составляет 13%, т. е. несколько больше, чем у семги и пеляди.

Питание чира в маточных водоемах хорошо изучено. По характеру питания он типичный бентософаг (Меньшиков, 1945; Романова, 1948; Сальдау, 1949; Есипов, 1952; Пирожников, 1955; Москаленко, 1958; Новиков, 1966, и др.). Даже молодь его слабо использует планктон и, достигнув длины 5.5 см, в Нижнем Енисее переходит на питание бентосом,

используя сначала мелкие формы хирономид, а потом и мелких моллюсков (Романова, 1948). Взрослые чиры питаются преимущественно моллюсками (главным образом *Pisidium* и *Valvata*) и личинками насекомых, в основном хирономид и в меньшей степени ручейников. На третьем месте стоят ракообразные (охотно поедаются, например, бокоплавы *Pontoporeia*). Кроме того, в желудках чира находили олигохет, насекомых (imago), а также остатки тканей макрофитов и их семена. Так как откорм чира во время летнего нагула идет в низовьях рек, на местах с илисто-песчаным грунтом, то в его кишечник попадает мелкий гравий, песок, детрит, глина (Москаленко, 1958). Характерно для чира обильное наполнение желудка пищей — до отказа. В середине октября 1965 и 1966 гг. при облове прудов в хозяйстве ЦЭС «Ропша» кишечники многих двухлеток чира были переполнены пищей, преимущественно семенами высших растений, в то время как кишечники двухлеток пеляди содержали лишь в небольшом количестве остатки планктонных организмов, а волховского сига — были пусты. При наличии корма чир питается в течение всего года, за исключением периода нереста.

Несмотря на такое отличие в характере питания чира от исследованных нами планктонофагов — пеляди и баунтовского сига, а также хищника — семги, гистологическое строение их средней кишки в общем весьма сходно, хотя и имеются некоторые особенности.

Сходство касается как степени развития всех слоев кишечной стенки, так и их взаимного соотношения (рис. 35). У чира так же, как и у других исследованных нами сиговых, в отличие от семги, складки слизистой кишечника, при отсутствии в его просвете пищи, имеют на поперечном срезе однотипную пальцеобразную форму. Они неплотно прилегают друг к другу, так что между ними остается более или менее широкий просвет. У семги, как это отмечалось выше, рельеф слизистой значительно сложнее.

У некоторых чиров-двухлеток, выловленных в середине октября, в кишечнике было мало пищи и слизистая оболочка образовывала довольно высокие многочисленные складки (рис. 41 и 42). У подавляющего большинства особей желудки и кишечники были переполнены пищевыми массами. При этом высота складок слизистой уменьшается почти вдвое (рис. 43). St. compactum соответственно этому вытягивается. Отношение высоты эпителиального пласта к стенке средней кишки сытых особей составляет 17%, а у голодных — 12%.

В отличие от семги, пеляди и баунтовского сига, у чира st. compactum расположен в непосредственной близости к слою циркулярных мышц, тогда как у первых между мускулатурой и st. compactum находится более или менее развитый st. granulosum.

Волховский сиг — типичный бентософаг (Сальдау, 1940). Основу его питания составляют донные ракообразные — амфиподы, личинки насекомых, преимущественно хирономид, и моллюски. В больших количествах были обнаружены в кишечниках остатки макрофитов и песок. Есть данные, что этот сиг ест икру рыб (Правдин, 1931). В течение года питание волховского сига не одинаково интенсивно. Усиленное весной и летом, оно понижается с наступлением периода икрометания. Во время нерестового хода и в период нереста эти сиги не питались (Правдин, 1936; Берг, 1948). После нереста зимой они питаются.

Нами была исследована средняя кишка четырех двухлеток — двух самцов и двух самок, — выловленных из пруда в середине октября. Кишечники всех особей не содержали пищи.

Средняя кишка волховского сига по степени гистологической дифференцировки имеет большое сходство со средней кишкой исследованных нами других лососевых и особенно с кишкой чира (рис. 44 и 45).

У волховского сига, так же как у чира, под st. compactum не развит st. granulosum. Отношение высоты эпителиального пласта к толщине всей стенки средней кишки меньше, чем у чира: оно равняется 8%.

В результате сравнительно-гистологического изучения переднего отдела средней кишки лососевых (семги и четырех видов сигов) обнаружено чрезвычайно сильно выраженное сходство в его строении как у всех исследованных представителей этой систематической группы, так и с кишкой тихоокеанских лососей (Greene, 1912). Средняя кишка исследованных лососевых, в отличие от корюшковых и карповых, построена весьма сложно. У лососевых в кишечной стенке хорошо развиты мезенхимные производные. Отношение высоты эпителия к толщине всей стенки кишечника колеблется у разных видов в пределах от 7 до 17%, в то время как у корюшковых и карповых, характеризующихся слабым развитием соединительнотканных и мышечных элементов в стенке кишечника, это отношение очень высокое — от 33 до 65%.

В слизистой оболочке всех исследованных лососевых хорошо развиты как клеточные элементы, так и межклеточное вещество, в частности st. compactum. St. compactum при голодании ложится в складки, а при наполнении кишечника пищей расправляется. Этот слой специализированного коллагена сильно ограничивает растяжимость гладкой мускулатуры кишечника при переполнении его пищевыми массами и вместе с тем препятствует спадению стенок средней кишки, как это имеет место, например, у карповых, у которых почти исчезает ее просвет. Известно, что st. compactum встречается не только в кишечнике рыб, но и у высших позвоночных (птиц, млекопитающих), заглатывающих крупную добычу (Burnstock, 1959; Farner, 1960). Он предохраняет стенки пищеварительного тракта от разрыва и лимитирует изменения его диаметра. Кроме бросающегося в глаза st. compactum, расположенного на периферии собственной пластинки слизистой оболочки, у исследованных лососевых имеются еще дополнительные, более тонкие, расположенные параллельно ему коллагеновые пучки. Скопления коллагеновых элементов хорошо выражены также на внутренней и наружной границах циркулярного мышечного слоя. Эти широкие коллагеновые пласты соединяются в единую сеть более тонкими пучками. Вся эта сложная система сплетения коллагеновых волокон создает каркас, обеспечивающий механическую прочность кишечной стенки лососевых, и является ее мощным амортизатором.

Изменения, наблюдаемые в кишечном эпителии лососевых рыб при голодании, хотя и имеют ту же направленность, что у корюшковых и карповых, характеризующихся более примитивным строением средней кишки, но количественно выражены значительно слабее. Последнее определяется не большей стойкостью самого кишечного эпителия рыб, а сложностью и регуляторным характером тканевых взаимосвязей в кишечной стенке.

В кишечном эпителии всех исследованных нами рыб обнаружено большое количество лейкоцитов. Факт миграции лимфоцитов в слизистую оболочку кишечника общеизвестен. Однако роль лимфоцитов в пищеварении рыб еще не совсем ясна.

Некоторые авторы полагают, что увеличение числа лимфоцитов в слизистой кишечника свидетельствует об усилении его пищеварительной функции и связано с доставкой в кишечник содержащихся в лимфоцитах и необходимых для пищеварения ферментов (Смирнова, 1956; Пучков, 1958). Действительно, как это обнаружено и нами, у карася через несколько часов после приема пищи содержание лейкоцитов в кишечном эпителии повышается. Кроме того, в литературе имеются указания на защитную роль лейкоцитов в связи с развитием в кишечнике патогенной

флоры (Воля, 1953; Цонева, 1953). Однако роль лейкоцитов в кишечном эпителии, по-видимому, шире; она не ограничивается участием их в пищеварении и в защитных реакциях. Об этом свидетельствует обнаруженный нами факт повышения количества лейкоцитов в каемчатых клетках семги во время нереста при физиологическом голодании. Повышенная миграция лейкоцитов в этих условиях может представлять собой регуляторный механизм перераспределения в организме нуклеопротеидов (Kellsall a. Krabb, 1959).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование показало, что у безжелудочных рыб (карась, карп), разно питающихся, наблюдаются четкие различия в гистологическом строении кишки. Напротив, у рыб, обладающих хорошо выраженным желудком (в пределах одной систематической группы), имеется большое сходство в гистологическом строении средней кишки, а различия, связанные с их экологическими особенностями, невелики. Здесь иначе обстоит дело, чем в переднем отделе пищеварительного тракта, в строении которого многие исследователи констатировали наличие большой специализации к определенному типу питания (Гриб, 1930; Андрияшев, 1944, 1945, 1946; Еремеева, 1948; Белогуров, 1948; Дадикян, 1953; Казанский, 1964; Световидов и Скворцова, 1968, и многие другие).

У исследованных нами рыб (как имеющих желудок, так и безжелудочных) в переднем отделе пищеварительного тракта отчетливо выражены морфологические особенности адаптивного характера, иллюстрирующие тесную связь между его строением и качеством потребляемой пищи. Так, например, у карася и карпа, форм достаточно близких, чтобы давать при скрещивании плодовитое потомство, но имеющих различия в спектрах питания, разный фильтрирующий тычинковый аппарат (Казанский, 1964), разные глоточные зубы.

У рыб, имеющих желудок, адаптивные морфологические особенности в строении переднего отдела пищеварительного тракта выражены в разной мере. Между корюшкой и снетком, формами одного вида, несмотря на резко различный характер их питания, различия небольшие. У хищничающей корюшки зубы относительно крупнее, чем у снетка-планктонофага, число жаберных тычинок у них почти одинаковое, но у корюшек они реже расположены (Абросов и Агапов, 1957) и могут отцеживать лишь более крупные организмы. Намечающиеся различия — свидетельство филогенетической молодости этих форм, возникших в результате географической изоляции лишь в послеледниковый период. Напротив, наличие у всех исследованных лососевых в переднем отделе пищеварительного тракта четко выраженной специализации к характеру пищи понятно, так как процесс видообразования у них начался значительно раньше — в раннем плейстоцене. Рот сиговых, относящихся к так называемым мирным рыбам, в отличие от хищной семги, не оснащен зубами. Сиги-планктонофаги имеют конечный (пелядь) или полунижний рот (баунтовский сиг, у которого, по данным В. И. Анпиловой (1963), он иногда бывает и конечным). У сигов-бентософагов (чир, волховский сиг) рот нижний.

У сигов-планктонофагов более совершенный цедильный аппарат. Это — многотычинковые формы. Тычинки у них длинные, с зубчиками. У пеляди жаберных тычинок 46—68 (Берг, 1948—1949). У ропшинских пелядей (19 особей), по нашим подсчетам, количество их колебалось от 48 до 56, в среднем составляя 53—54. У баунтовского сига жаберных тычинок меньше, чем у пеляди, — 32—38 (Анпилова, 1963), — но значительно больше, чем у сигов-бентософагов. Последние — малотычинковые формы. Тычинки короткие, чаще без зубчиков. У чира жаберных тычинок 19—

27 (Берг, 1948—1949). У 37 ропшинских чиров количество их колебалось от 19 до 24. У волховского сига жаберных тычинок от 20 до 29 (Правдин, 1931).

Для многих рыб установлена определенная зависимость между количеством пилорических придатков и характером потребляемой пищи (Световидов, 1932, 1934, 1953). У исследованных нами сиговых также имеется тенденция к подобной зависимости. К сожалению, данных о количестве у них пилорических придатков пока немного, а признак этот довольно сильно варьирует. У 20 пелядей из Ропши число пилорических придатков, по нашим подсчетам, колебалось от 60 до 142; у баунтовского сига, по данным В. И. Анпиловой (1963), — от 120 до 200; у чира (57 экз. — наши данные) — от 140 до 260;[9] у 31 особи волховского сига — от 168 до 238 (Правдин, 1931). У сигов-бентософагов, питающихся более крупными организмами, с большим количество скелетных образований, которые дают относительно низкий процент перевариваемости (Карпевич, 1940; Карзинкин, 1952), пилорических придатков в среднем больше.

У безжелудочных рыб (карась, карп) мы наблюдали бóльшие различия в гистологическом строении средней кишки, чем у лососевых. Это, по-видимому, является следствием того, что в кишечник первых попадает хотя в известной мере механически измельченная, но разнообразная, предварительно не переработанная пища.

У различно питающихся желудочных рыб (корюшковые и лососевые) при наличии четко выраженной специализации в строении переднего отдела пищеварительного тракта и разнообразии его анатомической дифференцировки имеется большое единообразие в гистологической структуре средней кишки в пределах родственных групп. Это несомненно связано с тем, что в среднюю кишку этих рыб поступает в основном уже переваренная пища в виде более или менее гомогенной пищевой кащицы (Карпевич и Бокова, 1936—1937).

На вопрос, чем же определяются в первую очередь структурные особенности кишечника — систематическим положением животных или характером их питания, — нельзя дать однозначный ответ. В некоторых случаях сходство гистологического строения несомненно обусловлено близким родством. Так, снеток и корюшка относящиеся к одному виду, имеют сходное строение средней кишки, несмотря на различия в характере питания. Снеток — типичный планктонофаг, а корюшка — хищник. У разных представителей лососевых, имеющих различный пищевой режим, также наблюдается большое сходство в строении их кишечника. С другой стороны, в порядке конвергенции возникли сходные черты (карась и корюшка). Есть предположение, что простота строения кишечника безжелудочных рыб вторична.[10]

Характер питания — несомненно важнейший фактор, направляющий формообразовательные процессы в органах пищеварительной системы. С другой стороны, когда говорят о филогенетической обусловленности структуры, это не означает недооценки формообразовательного значения функции. В филогенезе структура в течение длительного исторического периода развивалась под влиянием функции. При изменении образа жизни животного происходит и изменение соответствующих систем органов. При этом структура в силу консервативного свойства наследственности не сразу перестраивается в соответствии с изменившейся функцией. Подобный взгляд на соотношение исторического и функционального факторов в формообразовательных процессах был высказан А. Г. Кнорре (1947).

Оценивая характер и степень гисто-физиологических изменений средней кишки различных представителей костистых рыб в условиях физиологического и экспериментального голодания, мы приходим к выводу, что наиболее пластичен из всех тканевых компонентов кишечной стенки кишечный эпителий. Однако обнаруженный комплекс изменений в эпителиальной выстилке кишечника при ослаблении или прекращении его специфической функции не есть проявление неких самостоятельных свойств данной ткани, а представляет собой результат функционального изменения целого органа. Строение последнего определяется как общим уровнем организации, так и эколого-адаптационными особенностями вида.

У рыб, средняя кишка которых сравнительно примитивна (первично или вторично), что выражается в слабом развитии мезенхимных производных (карась, корюшка), эпителий имеет относительно высокий удельный вес в органе и испытывает значительные морфофункциональные изменения.

У представителей лососевых, имеющих сложно дифференцированный кишечник, в стенке которого хорошо развиты соединительнотканные и мышечные элементы, кишечный эпителий более стойко сохраняет свою типичную структуру при разных режимах питания.

Чем примитивнее построена стенка кишечника и чем слабее развиты взаимосвязи между его основной и вспомогательными тканями, тем значительнее размах функциональных изменений ткани, обеспечивающей специфическую функцию. В ходе эволюционного преобразования органа усложнялся его тканевой состав, а также система корреляций и координации (А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен), обусловливающая целостность организма, что привело к определенным ограничениям в изменчивости как самих органов, так и их тканевых компонентов.

[9] У чиров р. Колымы число пилорических придатков (у 10 экз.) колебалось от 119 до 200 (Новиков, 1966).

[10] В. А. Пегель (1950) считает, что «предположение Карпевич о тенденции к исчезновению пепсина и вместе с ним морфологически обособленного желудка у рыб со слабо выраженным желудком создает впечатление о безжелудочном пищеварительном тракте как о явлении не первичном, а вторичном» (стр. 192).

ЛИТЕРАТУРА

Абросов В. Н. и И. Д. Агапов. 1957. О саморегуляции численности снетка в Жижецком озере. Вопр. ихтиол., 8 : 161—178.

Андрияшев А. П. 1944. О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб. Зоол. журн., XXIII, 6 : 319—329.

Андрияшев А. П. 1945. О работе глоточного аппарата у некоторых хищных пелагических рыб. Природа, 2 : 68—70.

Андрияшев А. П. 1946. Об упрощении в строении и функции глоточного аппарата некоторых растительноядных рыб. Зоол. журн., XXV, 4 : 339—346.

Анпилова В. И. 1963. Систематика и биология весенненерестующего баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* Muchomedijarov в связи с его акклиматизацией. Автореферат диссертации. Л.

Белогуров А. Я. 1948. Смена глоточных зубов у сазана, воблы и леща. В сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, Изд. АН СССР, М.—Л. : 144—182.

Берг Л. С. 1940. Рыбы Финского залива. Изв. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., XXIII : 3—46.

Берг Л. С. 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР, М.—Л., I : 203—229, 312—372, 441—447; III : 831—844.

Бурмакин Е. В. 1953. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди. Тр. Бараб. отд. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., VI, 1 : 25—89.

Васильева Н. Е. 1947. Гистогенез кишечного эпителия у амфибии. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 23 : 381—383.

Васильева Н. Е. 1950. Изменения кишечного эпителия амфибий в условиях их нормального питания. Тр. Военно-морск. мед. акад., XXII, Л. : 179—184.

Васильева Н. Е. 1961. Функциональная изменчивость кишечного эпителия речной балтийской миноги Lampetra fluviatilis (L.). Арх. анат., гистол. и эмбриол., XLI, 11 : 96—100.

Васильева Н. Е. 1963. Сезонная изменчивость кишечного эпителия бурой лягушки Rana temporaria L. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, 1 : 41—47.

Васильева Н. Е. и М. Н. Мельникова. 1965. Изменения кишечного эпителия сёмги Salmo salar L. в период нереста. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, 4 : 32—35.
Веригина И. А. 1961. Гистологическое строение кишечника толстолобика и белого амура. Сб. тр. Биол. музея Моск. гос. унив., 8 : 189—195.
Веригина И. А. 1965. Строение пищеварительного тракта двух представителей семейства Bagridae косатки-скрипуна [Pseudobagrus fulvidrago (Rich.)] и косатки-плети [Liocassis ussuriensis (Dyb.)] в зависимости от характера питания. Вопр. ихтиол., 5, 1 (34) : 141—148.
Воля З. М. 1953. Влияние питания на круглоклеточную инфильтрацию в слизистой оболочке кишечника рыб. Сб. биол. факультета Одесск. гос. унив. им. И. И. Мечникова, VI : 215—223.
Вундш Г. Г. 1937. Питание, пищеварение и обмен веществ у рыб. В кн.: Руководство по кормлению и обмену веществ сельскохозяйственных животных, III. Сельхозгиз, М. : 582—663.
Гербильский Н. Л. 1957. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве. Тр. Совещ. ихтиол. комиссии АН СССР, 7 : 89—95.
Гриб А. В. 1930. О глоточных зубах у карповых рыб. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., LX, 2 : 109—148.
Гриб А. В. и З. В. Красюкова. 1949. Пищеварительный канал карповых рыб. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 126. Сер. биол. наук, 23 : 419—433.
Дадикян М. Г. 1953. Питание севанских форелей. Автореферат диссертации. Ереван.
Дас С. М. и С. К. Моитра. 1958. О вариациях пищеварительного тракта в зависимости от пищи у пресноводных рыб Индии. Вопр. ихтиол., 10 : 29—40.
Ексаева В. А. 1958. Экологическая гистология пищевода некоторых рыб. Сб. научн. тр. Красноярск. мед. инст., 5 : 65—67.
Ексаева В. А. 1966. Материалы по экологической гистологии эпителиальной выстилки пищевода некоторых позвоночных животных. Автореферат диссертации. Красноярск.
Еремеева Е. Ф. 1948. Строение и развитие ротового аппарата леща, воблы и сазана. В сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы, сазана на всех стадиях развития, Изд. АН СССР, М.—Л. : 54—143.
Есипов В. К. 1952. Рыбы Карского моря. Изд. АН СССР, М.—Л. : 45—46.
Замбриборщ Ф. С. 1953. К гистоморфологии кишечного канала кефали. Сб. биол. факультета Одесск. гос. унив. им. И. И. Мечникова, VI : 107—118.
Казанский В. И. 1964. Видовые различия в строении тычиночного аппарата Cyprinidae. Вопр. ихтиол., 4, 1 (30) : 45—60.
Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат, М. : 159—184.
Карпевич А. Ф. 1940. Потребление и усвоение корма рыбами. Рыбн. хоз., 2 : 31—33.
Карпевич А. Ф. и Е. Н. Бокова. 1936—1937. Темпы переваривания у морских рыб, ч. I и II. Зоол. журн., XV, 1 : 143—168; XVI, 1 : 28—44.
Кирпичников В. С. 1959. Генетические методы селекции рыб. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., LXIV (1) : 120—137.
Кирпичников В. С. и Н. В. Рябинина. 1955. Рост и упитанность гибридов второго поколения между карпом и амурским сазаном. Изв. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., 36 : 94—121.
Кнорре А. Г. 1947. Вопросы эволюционной гистологии в свете учения А. Н. Северцова. Усп. совр. биол., LXXI, 3 : 357—378.
Кожевников Г. П. 1955. Экологические особенности невской корюшки. Вопр. ихтиол., 3 : 126—129.
Константинов А. С. 1952. О питании сазана в некоторых водоемах бассейна Амура. Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Изд. Моск. общ. испыт. природы. Отд. зоол., 32 : 396—402.
Кордзаиа М. А. 1962. К гистологии пограничного участка пищевода и желудка у позвоночных животных. 2. Костистые рыбы (храмули, форель). Докл. Тбил. научн. общ. анат., гист. и эмбриол., 3 : 44—51.
Коровина В. М. 1962. О кормлении личинок чира в период перехода их на активное питание. Научно-техн. бюлл. Гос. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., 15 : 57—61.
Красюкова З. В. 1958. Гистологические изменения слизистой оболочки кишечника сазана в связи с составом пищи на ранних этапах постэмбриогенеза. Вест. Ленингр. унив., 3, Сер. биол., 1 : 131—141.
Красюкова З. В. 1959. Развитие пищеварительной системы сазана Cyprinus carpio L. на ранних этапах постэмбрионального периода и его зависимость от условий питания. Автореферат диссертации. Л.

Ланге Н. О. 1948а. Развитие кишечника сазана Cyprinus carpio L., воблы Rutilus rutilus caspicus (Jakowlew) и леща Abramis brama (L.). В сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, Изд. АН СССР, М.—Л. : 182—218.
Ланге Н. О. 1948б. Строение кишечника некоторых видов гольцов в связи с различием в их питании. ДАН СССР, 60, 9, Отд. зоол. : 1597—1600.
Ланге Н. О. 1962. Развитие кишечника плотвы Rutilus rutilus (L). Вопр. ихтиол., 2 (23) : 336—350.
Ланге Н. О. 1967. Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии. В сб.: Морфо-экологический анализ развития рыб, изд. «Наука», М. : 163—177.
Максимова Л. П. 1961. Питание и степень использования естественных и искусственных кормов гибридами карпа с амурским сазаном. Изв. Гос. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., 51 : 65—95.
Меньшиков М. И. 1945. К биологии щокура Coregonus nasus (Pall.) р. Оби. Уч. зап. Молот. гос. унив., IV, 2 : 51—63.
Москаленко Б. К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тр. Обь-Тазовского отдел. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., I, Тюмень : 38—136.
Новиков А. С. 1966. Рыбы реки Колымы. Изд. «Наука», М. : 24—105.
Пегель В. А. 1950. Физиология пищеварения рыб. Тр. Томск. гос. унив., 108 : 1—199.
Петров В. В. 1940. Снеток Псковско-Чудского водоема. Изв. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., XXIII : 47—76.
Пирожников П. Л. 1955. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых. Вопр. ихтиол., 3, : 140—185.
Правдин И. Ф. 1931. Сиги, образ жизни, породы, разведение и ловля. Гос. изд. сельхоз. и колх. коопер. литер., М.—Л. : 1—55.
Правдин И. Ф. 1936. Сиголов или Волховский сиг Ладожского озера Coregonus lavaretus baeri Kessler. Тр. Зоол. инст. АН СССР, III : 567—638.
Пучков Н. В. 1958. Роль лейкоцитов в пищеварении и процессах овуляции у рыб. Тр. Совещ. ихтиол. комиссии АН СССР, 8 : 186—196.
Романова Г. П. 1948. Питание рыб в Нижнем Енисее. Тр. Сиб. отд. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., VII, 2, Красноярск : 151—202.
Сальдау М. Н. 1940. О питании сигов Ладожского озера в связи с донными кормовыми ресурсами. Изв. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., XXIII : 119—144.
Сальдау М. П. 1949. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна. Изв. Всес. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., XXVIII : 175—225.
Световидов А. Н. 1932. О зависимости между характером пищи и числом пилорических придатков у сельдей. ДАН СССР, А, 8 : 202—204.
Световидов А. Н. 1934. О зависимости между характером пищи и количеством пилорических придатков у рыб. ДАН СССР, III; 1 : 67—70.
Световидов А. Н. 1953. О зависимости между количеством пилорических придатков и характером питания рыб. В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР, М.—Л. : 282—289.
Световидов А. Н. и Т. А. Скворцова. 1968. Строение и функциональное значение наджаберных органов сельдевых. Наст. сборник.
Сергеева М. Н. 1966. О питании сеголеток северных (ропшинских) гибридных карпов при различной плотности заселения прудов и различном температурном режиме. Изв. Гос. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., 61 : 211—225.
Смирнова Л. И. 1956. Физиологическая роль лейкоцитов в пищеварении рыб. Вопр. ихтиол., 7 : 106—117.
Сычева А. В. 1955. О суточном ходе питания пеляди Coregonus peled (Gmelin). Вопр. ихтиол., 4 : 173—177.
Цонева Т. Н. 1953. Влияние питания на инфильтрацию стенки кишечника круглоклеточными элементами у новорожденных животных. Сб. биол. факультета Одесск. гос. унив. им. И. И. Мечникова, VI : 215—223.
Шавлаев З. Ф. и Я. И. Юхневич. 1950. Морфологические изменения стенки тонкой кишки лягушки под действием механического давления. Тр. Военно-морск. мед. акад., XXII, Л. : 282—289.
Шмальгаузен И. И. 1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. Изд. «Наука», М. : 1—133.
Al Hussaini A. H. 1949. On the functional morphology of the alimentary tract of some fishes in relation to differences in their feeding habits. Anatomy and histology. Quart. J. Micr. Sci., 90 (2) : 102—139.
Bullock W. L. 1963. Intestinal histology of some salmonid fishes with particular reference to the histopathology of Acanthocephalan infections. J. Morph., 112, 1 : 23—35.

Burnstock G. 1959. The morphology of the gut of the brown trout (Salmo trutta). Quar. J. Micr. Sci., 100 : 183—198.
Curry E. 1939. The histology of the digestive tube of the carp (Cyprinus carpio communis). J. Morph., 65 : 53—78.
Greene C. W. 1912. Anatomy and histology of the alimentary tract of the king salmon. Bull. U. S. Bur. Fish, XXXII : 73—100.
Gulland G. L. 1898. The minute structure of the digestive tract of the salmon and the changes which occur in fresh water. Anat. Anz., 14 : 441—455.
Farner D. J. 1960. Digestion and the Digestive. Chapter XI book «Biology and comparative phisiology of brids». I. Edited A. J. Marschal. Academic Press. New York—London : 441—453.
Islam A. U. 1951. The comparative histology of the alimentary canal of certain fresh-water Teleost fishes. Proc. Ind. Acad. Sci., 33 : 297—321.
Kapoor B. G. 1953. The anatomy and histology of the alimentary canal in relation to its feeding habits of a siluroid fish, Wallago attu (Bl. et Schn.). J. Zool. Soc. Ind., 5, 2 : 191—210.
Kèllsall M. A. and E. D. Crabb. 1959. Lymphocytes and Mast cells. Baltimore.
Khanna S. S. 1961. Alimentary canal in some teleostean fishes. J. Zool. Soc. Ind., 13, 2 : 206—219.
Mc'Vay J. A. and H. W. Kaan. 1940. The digestive tract of Carassius auratus. Biol. Bull., 78 : 53—67.
Mohsin S. M. 1962. Comparative morphology and histology of the alimentary canals in certain groups of Indian Teleosts. Acta zool., 43, 1 : 79—133.
Weinreb E. L. and N. M. Bilstad. 1955. Histology of the digestive tract and adjacent structures of the rainbow trout, Salmo gairdneri irideus. Copeia, 3 : 194—204.

Г. Х. Шапошникова

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИГОВ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

G. Shaposhnicova

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF THE WHITEFISHES (COREGONINAE) FROM THE USSR

ВВЕДЕНИЕ

Систематике сигов посвящено много работ как в отечественной, так и в зарубежной литературе. Эта группа привлекала внимание ученых главным образом своей исключительной пластичностью и многообразием форм. Для разделения внутривидовых форм у сигов широко применялся метод вариационной статистики. В результате описано большое число новых форм различного ранга (Koelz, 1929, 1931; Правдин, 1931, 1950, 1954, и др.). Увлечение биометрией в некоторых случаях сыграло отрицательную роль, ибо этот метод, как показал ряд авторов (Hile, 1936; Меньшиков, 1949; Misik, 1962; Барсуков, 1964, и др.), может применяться лишь с учетом возрастной, сезонной и прочей изменчивости признаков.

Основным критерием для построения системы сиговых большинством исследователей было избрано положение рта и количество тычинок на первой жаберной дуге (Svärdson, 1957; Dottrens, 1959, и др.). Разнообразие и изменчивость сигов настолько велики, что, несмотря на многолетние исследования, до сих пор в ихтиологической литературе нет единого мнения относительно систематического положения как этой группы в целом, так и отдельных ее представителей. Поиски новых, более надежных критериев для построения системы сиговых привели Гонсовскую (Gąsowska, 1960) к мысли использовать для этой цели форму и размеры верхнечелюстных костей — maxillare и supramaxillare. Норден (Norden, 1961) в своей монографии, посвященной остеологии лососевых, описал строение скелета американских представителей подсем. *Coregoninae*, к которому относятся три рода: *Stenodus* Rich., *Coregonus* L. и *Prosopium Milner*. Род Prosopium включает шесть видов: *cylindraceum*, *williamsoni*, *spilonotus*, *abyssicola*, *coulteri* и *gemmiferum*. Видовой состав рода *Coregonus*, по мнению Нордена, недостаточно ясен.

Строение черепа *Coregonus lavaretus* разобрано Л. С. Бергом (1955), на основании чего дается краткое описание признаков рода. Схематический рисунок черепа *C. fera* есть в работе Баргетзи (Bargetzi, 1960 : 676). Этим и ограничиваются остеологические исследования сигов.

Настоящее исследование является частью большой работы, проводимой лабораторией ихтиологии Зоологического института АН СССР по систематике лососевых. Цель этой статьи — дать описание отдельных видов сигов Советского Союза на основании изучения строения их ске-

летов. Вопросы филогении в ней не затрагиваются, так как их можно успешно решить, лишь изучив семейство в целом.

Пользуюсь возможностью поблагодарить А. Н. Световидова за консультации по работе, художника М. М. Жеренкова за исполнение рисунков и всех, кто прислал мне материал из разных пунктов Советского Союза: М. Ю. Бекман, Г. А. Головкова, А. Г. Кагановского, Ф. Н. Кириллова, А. Н. Козакову, Ф. Б. Мухомедиярова, В. М. Постникова, А. А. Пнева, Ю. С. Решетникова, А. Ф. Смирнова, О. Н. Соловкину, И. С. Титенкова и Э. Тигроняна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В нашем распоряжении имелся материал по 11 видам сигов из различных водоемов СССР. Материал (головы и целые рыбы в соленом и свежем виде) был получен из разных пунктов, и только в двух случаях были использованы фиксированные экземпляры из коллекций Зоологического института АН СССР. Со всех целых рыб, как присланных, так и из коллекционного фонда, были сделаны рентгеноснимки.

Всего отпрепарировано 126 черепов, 71 осевой скелет и 99 рентгеноснимков. Изучались только взрослые рыбы. Для получения скелетов сигов удобнее всего использовать свежий или соленый материал, обработанный горячей водой. Вываривание ведет к мацерации мягких частей, в результате чего череп разваливается. На сохранность черепа при препаровке влияет также величина головы и качество посола. Фиксированные рыбы препарировались без всякой предварительной подготовки, осторожно соскабливались кожные покровы и удалялась мускулатура. Заспиртованные экземпляры значительно легче поддаются препаровке, чем фиксированные формалином. После снятия кожи череп фотографировался или зарисовывался, затем эндокраний освобождался от большей части покровных костей и элементов висцерального скелета. Отпрепарированные черепа хранились в 70%-м спирту. Все рисунки как черепов, так и других частей скелета приведены к одному размеру.

Все хорошо сохранившиеся черепа измерялись в нескольких направлениях, полученные данные вычислялись в процентах к длине основания черепа от конца хрящевого рострума до конца *basioccipitale* (названия костей даются по Л. С. Бергу, 1955). Длина parietale измерялась от заднего края frontale до края parietale по линии а—б (рис. 11, *B*). Проксимальная часть maxillare измерялась от самого переднего конца до расширенной дистальной части. Если передняя часть maxillare бывала загнута под углом вперед, как у *C. lavaretus*, этот отрезок кости измерялся отдельно. В случае небольшого изгиба, как например у *C. albula*, изогнутая часть кости или распрямлялась (при этом кость не должна быть очень сухой), или на ее выпуклую часть накладывалась нитка, которая затем измерялась штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Общее количество позвонков считалось, включая все окостеневшие позвонки, без хрящевого уростиля. При этом отдельно учитывались туловищные и хвостовые позвонки. Первый рудиментарный позвонок не учитывался, для того чтобы наши данные были сравнимы с литературными. Косточки в сагитальной плоскости перед спинным плавником, которые Смис и Бейли (Smith a. Bailey, 1961 : 345) именуют предорсалиями, довольно хорошо заметны на рентгенопленках, и число их можно установить без препарирования. Однако контуры предорсалий на пленках не всегда соответствуют их действительной форме, в связи с чем везде, где было возможно, они рассматривались в натуре.

Различные виды сигов представлены в настоящей работе с далеко не одинаковой полнотой. Наиболее полноценный материал был получен по сигам, относящимся к виду *G. lavaretus*, что дало нам возможность установить степень изменчивости отдельных элементов скелета внутри вида.

ОПИСАНИЕ НЕКОТОРЫХ ЧАСТЕЙ СКЕЛЕТА СИГОВ

Эндокраний. Хрящевой закругленный рострум имеет с каждой стороны по боковому выступу, образующему край носовой впадины (рис. 1). Между носовыми капсулами имеется hypethmoideum, покрывающий этмоидальный хрящ с трех сторон. Верхняя часть hypethmoideum представляет собой пластинку, часто вилообразно раздвоенную сзади, по бокам которой отходят вниз две закругленные, иногда ячеистые, тонкие пластинки, охватывающие хрящ с двух сторон.[1] Таким образом, hypethmoideum до некоторой степени напоминает своеобразное седло, плотно соединенное со своим основанием (рис. 1). Орбитосфеноид небольшой, часто перепончатый, окружен хрящом, задний край соприкасается с алисфеноидом (рис. 1). Basisphenoideum очень маленький и слабо развитый, по форме напоминает рогатку, развилки которой соединяются с паросфеноидом связками (см. рис. 11—25). Из восьми костей слуховой области черепа наиболее интересна, с нашей точки зрения, supraoccipitale. Формы и размеры гребня на этой кости довольно характерны для разных видов сигов. Следует также принимать во внимание степень развития отростков на pteroticum. По мнению Нордена (Norden, 1961 : 715), форма отолитов также имеет некоторую видовую специфику, однако мы не могли этот признак использовать из-за плохой сохранности отолитов у соленых рыб.

В слуховой области хрящевого черепа имеется парная фонтанель (рис. 2).

Покровные кости. Над hypethmoideum лежит mesethmoideum (supraethmoid),[2] легко отделяющийся вместе с кожей. Форма и размеры mesethmoideum варьируют внутри вида, но тем не менее имеют свои специфические черты и могут, в совокупности с другими признаками, использоваться для видовой диагностики. Mesethmoideum у одних видов сдвинут вперед и не закрывает собою hypethmoideum (рис. 20, *B* и 24, *B*), у других почти соприкасается с frontalia (рис. 23, *B*). Последние представляют собой крупные кости треугольной формы, образующие иногда гребнеобразный шов в месте соприкосновения друг с другом (рис. 20, *Г*). У некоторых видов сигов frontalia соприкасаются почти в самой передней своей части (рис. 23, *B*), у других — на уровне sphenoticum (рис. 21, *B*). Своей задней частью frontalia немного прикрывают parietalia, соотношение длины этих костей должно учитываться при описании некоторых видов сигов. Parietalia, как правило, соприкасаются над верхнезатылочной костью. Коп е (Cope, 1872 : 333) считал соприкасающиеся parietalia особенностью, выделяющей сиговых среди других лососевых. Однако по нашим исследованиям у нескольких крупных экземпляров байкальского сига (рис. 19, *B*), у муксуна и некоторых других сиговых parietalia не соприкасаются на всем своем протяжении. Вообще степень их соприкосновения весьма различна даже внутри вида. У *C. clupeaformis* parietalia слегка разделены на большей части их длины (Norden, 1961 : 716). Tabularia (extrascapulare) у одних видов покрывают значительную часть parietalia, у других — лишь задний край их. Обычно tabularia бывает по две с каждой стороны. Как исключение, их бывает всего пять или три. Ниже расположенные tabularia всегда значительно крупнее верхних.

Praemaxillaria имеют различную форму — от узкой, заостренной книзу пластинки у C. *albula* (рис. 11, *A*) до массивной, довольно сложной формы косточки у *C. laveretus* и близких к нему видов (рис. 19, *A*). У некоторых видов эта кость несет мелкие зубы, легко снимающиеся вместе с кожей.

Maxillaria лишены зубов, продолговатые; размеры и форма их несколько изменяются с ростом рыбы. Supramaxillare расположена на заднем крае maxillare, форма и размеры ее варьируют, но всегда передний конец заострен и вытянут вперед. Эти две кости, как будет показано ниже, играют важную роль в диагностике различных видов сигов. Две supraorbitalia расположены одна за другой; меньшая из них плотно соединена с предглазничной костью. Величина и положение более крупной supraorbitale не одинаковы у разных видов сигов.

Характерным отличительным признаком рода *Stenodus* считается замкнутое орбитальное кольцо, когда длинная и узкая первая надглаз-

[1] По Л. С. Бергу (1955), нижняя часть hypethmoideum образована непарным, отходящим вертикально от верхней его части отростком, внедряющимся в хрящ.

[2] В скобках даются названия костей по К. Р. Нордену (Norden, 1961).

ничная кость соприкасается с dermosphenoticum. У сигов эти две косточки обычно разделены промежутком и только у одного вида, *Coregonus chadary*, почти соприкасаются (рис. 23, *A*). Praeorbitale (lachrymale) почти всегда имеет приблизительно треугольную форму с более или менее закругленным передним краем (рис. 11—25.). Infraorbitalia (postorbitalia), продолжающие вслед за предглазничной костью орбитальное кольцо, имеют довольно стабильную форму у всех видов сигов. Обычно их бывает четыре с каждой стороны, как исключение — пять или три, при этом число их с обеих сторон черепа может быть неодинаковым. Четвертая infraorbitale соединяется с dermosphenoticum сверху и подходит вплотную к praeoperculum. Последняя изогнута почти под прямым углом, ее вертикальная часть всегда длиннее горизонтальной, при этом у разных видов имеет свои особенности в очертании. Крышечная кость (operculum) также несколько варьирует у разных видов, чего нельзя сказать о suboperculum и interoperculum.

Для диагностики различных групп сигов имеют значение также положение, размер и форма нижней челюсти, состоящей из трех частей: dentale, articulare (angulare) и angulare (retroarticulare). Последняя имеет в своей задней части выемку, в которую входит округлая головка квадратной кости. Это сочленение особенно совершенно у крупных сигов с нижним ртом (рис. 1).

Небольшая косточка, которую Старкс (Starks, 1916 : 3), вслед за Райдвуд (Ridewood, 1904 : 72), называет «Sesamoid articular» (coronomeckelian), обнаружена им у многих видов рыб, в том числе и у некоторых лососевых. Косточка эта прикреплена к внутренней поверхности articulare, отчасти вокруг Меккелева хряща. Л. С. Берг (1955 : 174) считает ее остатком Меккелевой кости. Она имеется у всех видов сигов.

Сошник (vomer) у сигов представляет собой небольшую тонкую пластинку, закругленную в передней части и неправильной формы сзади. Верхняя часть этой косточки имеет в той или иной степени развитый гребень, который входит в выемку на нижней части этмоидального хряща. Зубы на сошнике, как правило, отсутствуют, они есть только у *C. ussuriensis*, но очень мелкие. Parasphenoideum спереди узкий, расширяется на уровне alisphenoideum.

Висцеральный скелет. Palatinum у взрослых рыб обычно без зубов, только у двух видов — *C. lavaretus palassi* из карельского озера Куйто и *C. ussuriensis* — было по пять-шесть слабо развитых зубов на каждой кости. Парные hyomandibulare, ectopterygoideum, mesopterygoideum, metapterygoideum и quadratum мало варьируют. Symplecticum обычно имеет крыловидный вырост в верхней части (рис. 1).

Кости гиоидной дуги более или менее однотипны для всех видов. Разница заключается в степени окостенения связки, идущей от выступа на задней части ceratohyale к переднему ее концу. У всех представителей подрода *Leucichthys* эта связка слабо развита. Наибольшей крепости она достигает у муксунов, и это, очевидно, определяется не размером рыбы,

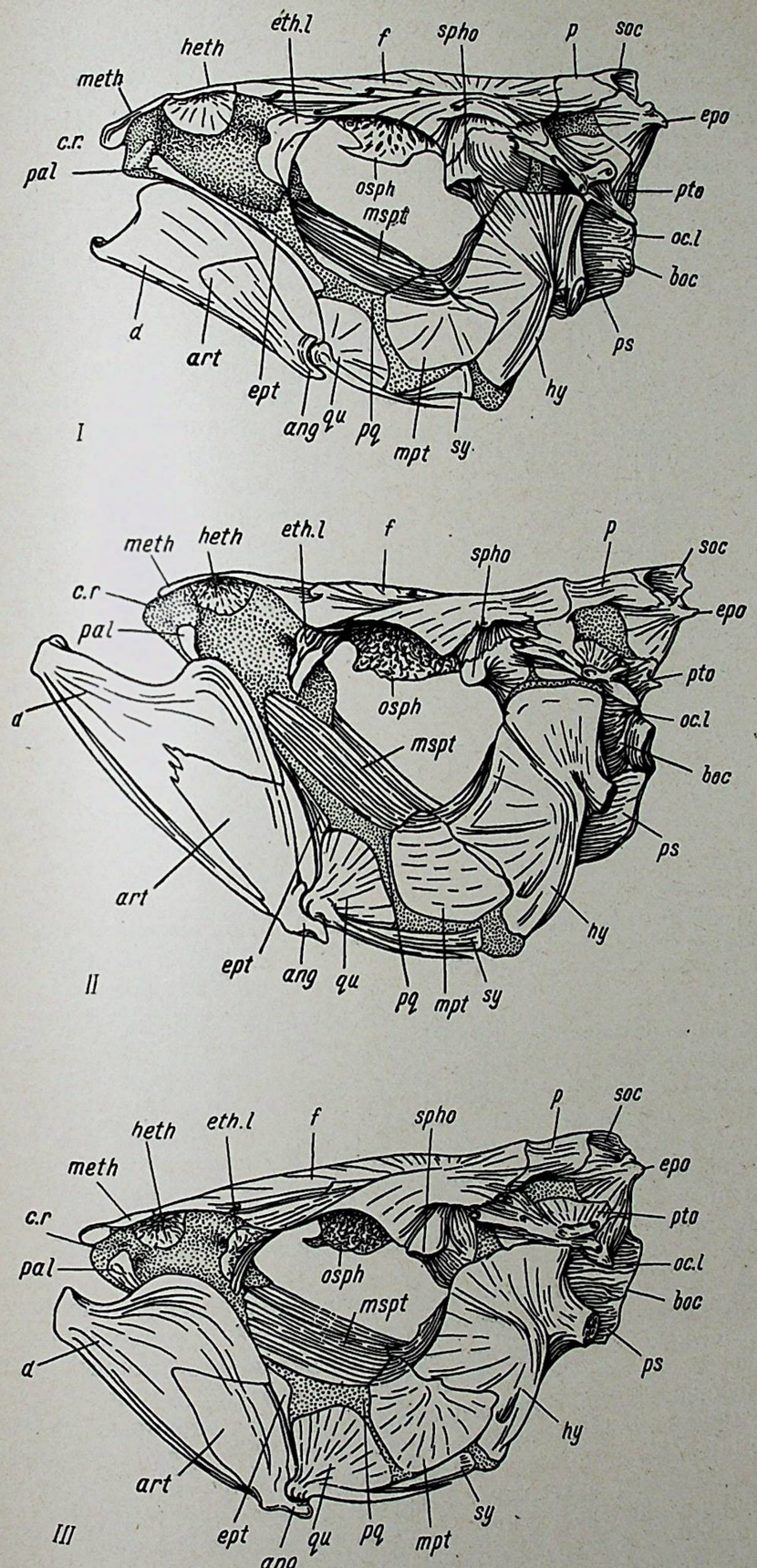


Рис. 1. Черепа сигов: *Coregonus lavaterus* ludoga (*I*), *C. peled* (*II*), *C. ussuriensis* (*III*).

На рисунках черепов (рис. 1, 2, 11—26) приняты следующие обозначения: *als* — alisphenoideum; *ang* — angulare; *art* — articulare; *boc* — basioccipitale; *bsph* — basisphenoideum; *cart. r.* — cartilago rostrum; *cl* — cleithrum; *d* — dentale; *dsph* — dermosphenoticum; *epo* — epioticum; *ept* — ectopterygoideum; *eth. l.* — ethmoidale laterale; *f* — frontale; *f. t.* — foramen temporale; *heth* — hyperhmoideum; *hy* — hyomandibulare; *ic* — intercalare; *iorb* — infraorbitalia; *meth* — mesethmoideum; *mpt* — metapterygoideum; *msp* — mesopterygoideum; *mx* — maxillare; *na* — nasale; *oc. l.* — occipitale laterale; *op* — operculum; *osph* — orbitosphenoideum; *p* — parietale; *pal* — palatinum; *plc* — postcleithrum; *pmx* — praemaxillare; *pop* — praeoperculum; *pq* — palatoquadratum; *pro* — prooticum; *prorb* — praeorbitale; *ps* — parasphenoideum; *pt* — posttemporale; *pto* — pteroticum; *qu* — quadratum; *r. br.* — radii branchiostegi; *scl* — supracleithrum; *sh* — stylohyale; *smx* — supramaxillare; SO_1SO_2 — supraorbitale; *soc* — supraoccipitale; *sop* — suboperculum; *spho* — sphenoticum; *sy* — symplectum; *Ver* 1^a — vertebrata 1^a; *tab* — tabulare; *V* — vomer.

так как у чира той же длины связка слабая, а отросток, к которому она прикреплена, сравнительно короткий. На epihyale имеется углубление с очень тонкой стенкой, к заднему краю которого прикреплен мускул, соединяющий epihyale с interoperculum. К epihyale прикреплены два, реже три жаберных луча, остальные — к ceratohyale (рис. 3). Жаберных лучей бывает от 7 до 11.

Костная пластинка (lingual plate) на glossohyale (basihyale) варьирует по форме и степени развития зубов. У всех исследованных нами сигов эта пластинка покрывает первую basibranchiale (рис. 4). Из костей жаберного аппарата больше всего варьирует пятая ceratobranchiale, на которой расположена третья глоточная пластинка с более крупными зубами, чем на двух других. Первая глоточная пластинка очень маленькая, легко отпадающая, с едва заметными шипиками, находится на третьей pharyngobranchiale. Вторая глоточная пластинка своим задним краем прикреплена к четвертой epibranchiale, передняя ее часть расположена

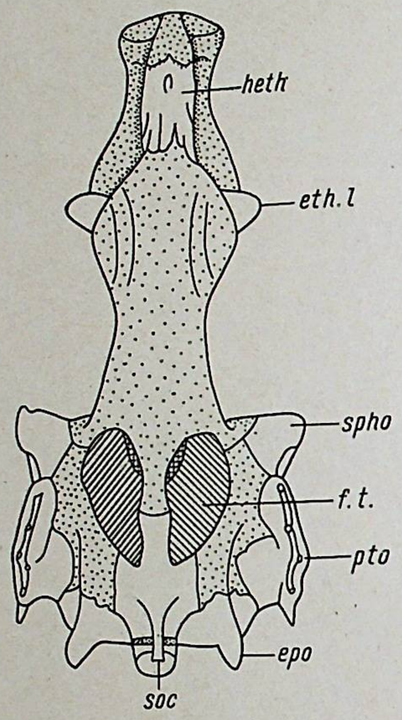


Рис. 2. *Coregonus lavaterus*. Эндокраний сверху. Хрящ изображен пунктиром. (По Бергу, 1955).

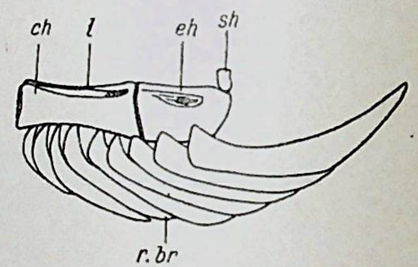


Рис. 3. Часть гиоидной дуги *Coregonus muksun* (р. Индигирка).

r. br — radii branchiostegi; *ch* — ceratohyale; *eh* — epihyale; *l* — ligamentum; *sh* — stylohyale.

на хрящевом соединении epibranchiale с третьей pharyngobranchiale. Первая из четырех basibranchialia очень маленькая и почти у всех видов частично скрыта под костной пластинкой на языке (lingual plate) (рис. 4). У *Prosopium*, как правило, имеется тонкая костная пластинка, лежащая на спинной поверхности второй и продолжающаяся до середины четвертой basibranchiale. Иногда вместо пластинки на трех basibranchialia есть едва заметный гребень (рис. 4, *B*).

Осевой скелет. Количество позвонков у исследованных нами сигов колеблется от 53 у *Coregonus tugun* до 66 у *C. autumnalis* (табл. 1). В это число, как уже говорилось выше, не включается первый рудиментарный позвонок, описанный В. В. Покровским (1967) для нельмы, ряпушки, пеляди, омуля, чудского сига, лудоги и некоторых других сосевых. Рудиментарный позвонок (рис. 5, *v. 1ª*) трудно отделяется от basioccipitale. На некоторых наших рисунках (рис. 17, *Г* и 23, *Г*) он хорошо заметен. Рудиментарному позвонку соответствует невральная дуга, которая у ряпушки имеет форму пластинки и не соприкасается с позвонком (рис. 5, *n. a. 1ª*). У других видов эта косточка значительно лучше развита, связана с позвонком и образует незамкнутую дугу.

По нашим наблюдениям, обычно первые два позвонка, не считая рудиментарного, не несут ребер (рис. 6). Если на втором позвонке имеются ребра, то они значительно короче последующих. По мнению Нордена

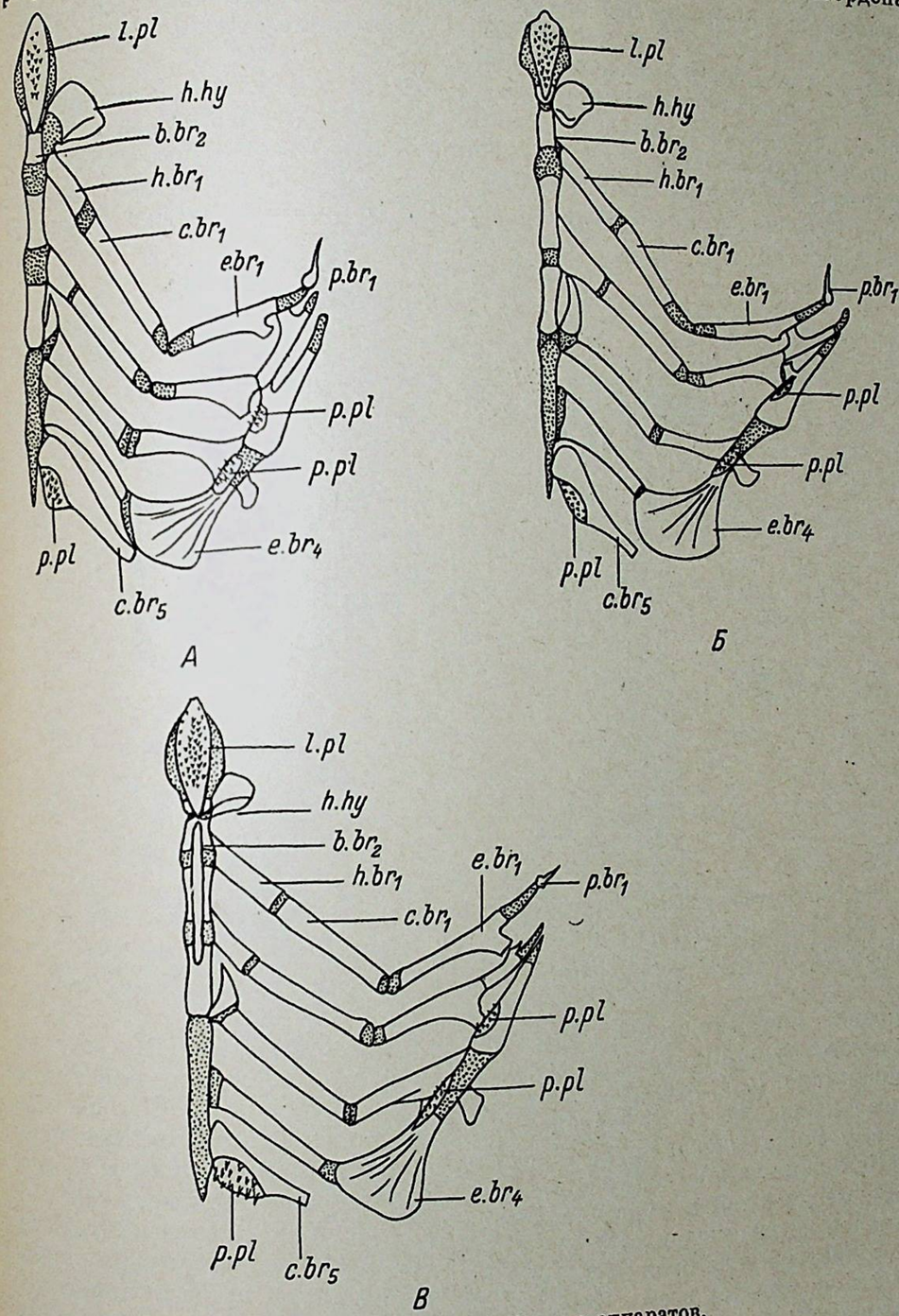


Рис. 4. Скелеты жаберных аппаратов.

A — Coregonus lavaterus ludoga; *Б* — C. muksun; *B* — Prosopium cylindraceum. *b. br.* — basibranchialia; *c. br* — ceratobranchiallia; *e. br* — epibranchialia; *h. br.* — hypobranchialia; *h. hy* — hypohyalia; *l. pl.* — костная пластинка на языке *p. br.* — pharyngobranchialia; *p. pl.* — pharyngeal plate.

(Norden, 1961), только первый позвонок без ребер. Epipleuralia у сигов отсутствуют; вместо них имеются неокостеневшие сухожилия, отходящие под углом от ребер. Как исключение у *C. nasus* 13-е и 15-е ребра и у *C. tugun* первые три ребра имели косточки, похожие на epipleuralia.

Три позвонка у основания хвостового плавника загнуты вверх, есть хрящевой уростиль. У всех видов имеется семь hypuralia, варьирующих по форме, но всегда наиболее крупная — вторая. Первая hypurale прикрепляется к третьему позвонку,[3] вторая и третья соединены со вторым позвонком (рис. 7, *Б*), но у многих видов основание второй hypurale простирается и на третий позвонок (рис. 7, *А*, *В*, *Г*).

Место прикрепления hypuralia не является видовой особенностью. Так, у пеляди из р. Печоры, озер Большеземельской тундры и прудов Ропши вторая и третья hypuralia соединяются только со вторым позвонком, тогда как у обской пеляди отчасти и с третьим. То же наблюдается и у сигов, относящихся к *Coregonus lavaretus*. Остальные четыре hypuralia

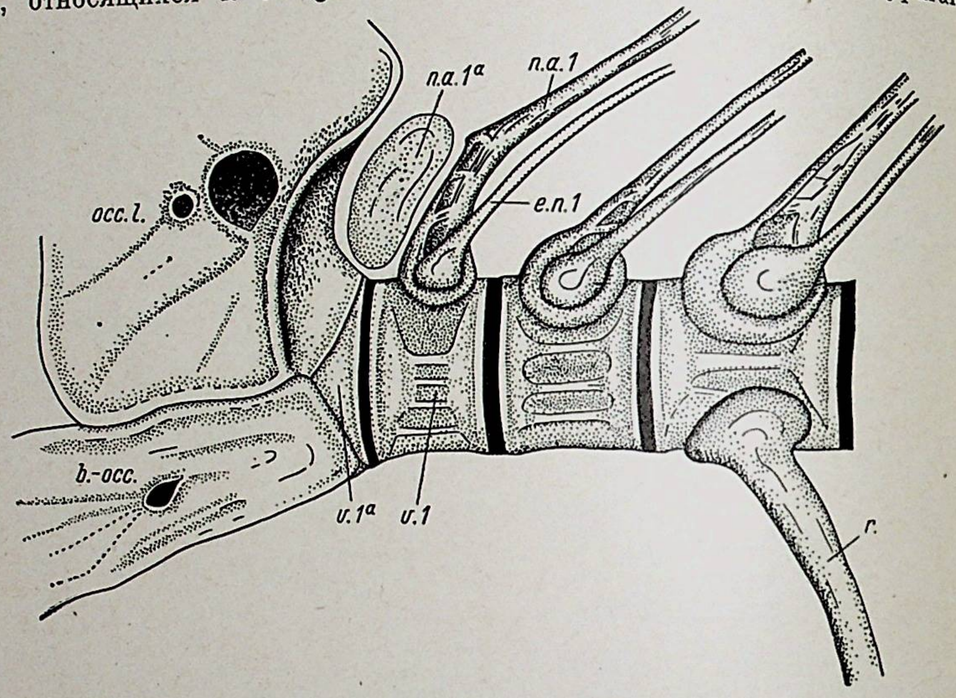


Рис. 5. Передний конец позвоночника *Coregonus albula* (Онежское озеро).

b. occ. — basioccipitale; *e. n. 1* — epineuralia первого позвонка; *n. a. 1ª*, *n. a. 1*—невральные дуги рудиментарного и первого позвонков; *occ. l.* — occipitale laterale; *r.* — ребро; *v. 1ª*, *v. 1* — рудиментарный и первый позвонки. (По В. В. Покровскому, 1966).

прикреплены своими основаниями к первому позвонку, причем у шестого и седьмого hypuralia раздвоенное основание с двух сторон охватывает позвонок (рис. 7, *Б*). Обычно имеется три, реже два epuralia.[4] Uroneuralia (по две с каждой стороны) расположены по сторонам хвостового плавника. Только у байкальского сига их оказалось по три. Более крупная из uroneuralia лежит на костной хвостовой пластинке и на уростиле, вторая — частично на первой и уростиле, защищая последний с двух сторон, но не уменьшая его подвижности в горизонтальном направлении. Форма парной костной хвостовой пластинки (uroneural I, по Нордену) варьирует внутри вида. Почти у всех исследованных нами сигов названная пластинка простирается до границы между четвертым и пятым позвонками, реже до середины четвертого (рис. 7, *А*, *Б*, *В*, *Г*).

Функции хвоста многообразны, поэтому строение его скелета обращает на себя особое внимание морфологов и систематиков. Строение хвосто-

[3] Во всех случаях счет от конца позвоночника.

[4] Норден (Norden, 1961 : 723) считает первую epurale за невральный отросток четвертого (от конца) позвонка, хотя и не связанный с невральной дугой. По мнению Владыкова (Vladykov, 1954 : 914), у сигов бывает три epuralia.

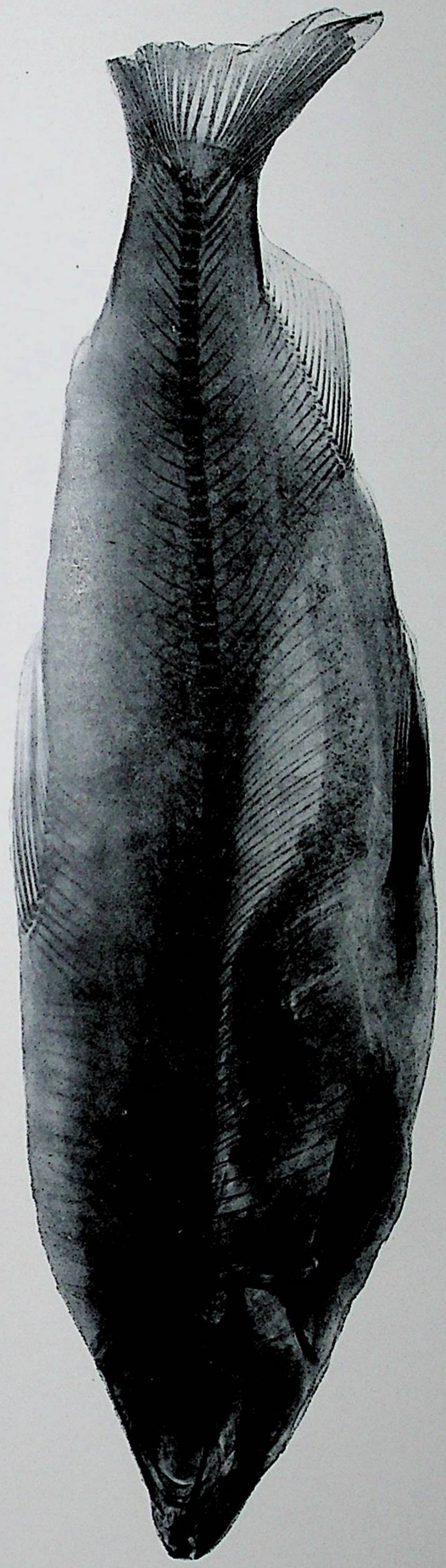


Рис. 6. Рентгеновский снимок *Coregonum muksun* (р. Индигирка).

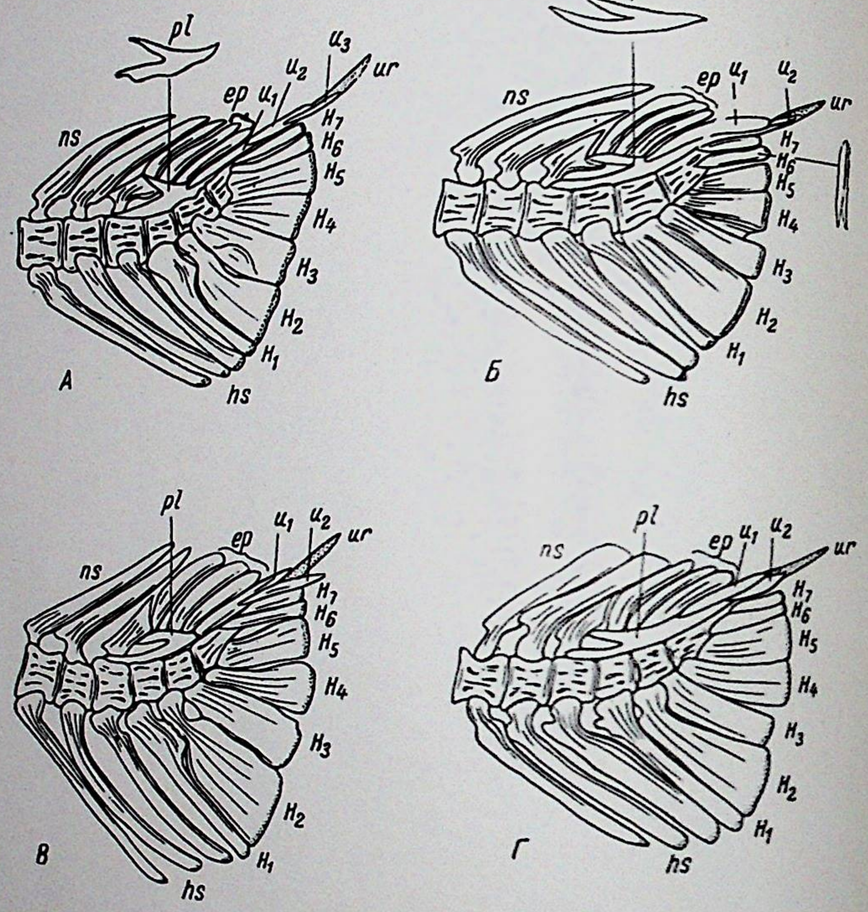


Рис. 7. Каудальные скелеты.

А — *Coregonus lavaretus baisalensis*; *Б* — *C. lavaretus ludoga*; *В* — *C. muksun*; *Г* — *Prosopium cylindraceum*. *ep* — epuralia; *H* — hypuralia; *hs* — гемальные отростки; *ns* — невральные отростки; *pl* — хвостовая пластинка; *u* — uroneuralia; *ur* — уростиль.

Таблица 1

Количество позвонков и предорсалий у разных сигов

Название и местонахождение сигов	Количество особей	Общее число позвонков		Туловищных позвонков		Хвостовых позвонков		Предорсалий	
		колебания	наиболее часто	колебания	наиболее часто	колебания	наиболее часто	колебания	наиболее часто
Coregonus sardinella maris albi Berg, р. Печора, Усть-Цильма	10	57—62	58—59	33—36 (39)	34—35	22—24	23	—	16
C. tugun (Pallas), бассейн р. Оби	11	53—56	54	32—34	32	21—22	22	12—15	14
C. peled (Gmelin), рр. Печора, Обь, озера Большеземельской тундры и Ропша	12	60—63	61	37—40	37	22—25	23—24	15—18	16
C. autumnalis (Pallas), рр. Обь и Индигирка	4	62—66	63	41—43	41	21—23	22	17—19	18
C. migratorius (Georgi), оз. Байкал	3	61—62	61	—	39	22—23	22	16—18	17
C. ussuriensis Berg, р. Амур, Болонь	3	60—61	60	36—37	36	—	24	—	16
C. muksun (Pallas), рр. Обь и Индигирка	5	63—64	63	39—41	41	22—24	23	15—16	16
C. lavaretus baicalensis Dybowski, оз. Байкал	3	62—63	63	38—40	40	23—24	23	—	19
C. lavaretus L. озера Балтийско-Беломорского бассейна	30	59—63	61—62	38—42	39—40	20—24	22	16—19	17
C. lavaretus pidschian (Gmelin), р. Печора и озера Большеземельской тундры	7	61—63	62—63	38—41	40	22—23	23	17—18	17
C. hadary Dybowski, бассейн р. Амура	7	60—62	61	38—39	39	22—23	22	14—17	16
C. nasus (Pallas), р. Индигирка и Ропша	5	61—63	63	(37) 39—42	39	21—24	23	16—19	17
Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennet), р. Индигирка	7	62—64	62—63	39—41	40—41	21—23	22—23	15—18	17

вого скелета у отдельных представителей *Clupeiformes* подробно описал Госляйн (Gosline, 1960), придавая ему большое значение при построении системы внутри отряда. Он намечает четыре основные линии строения хвостового скелета. У лососевых эта часть позвоночника относится ко второму, весьма примитивному типу, когда все три загнутых вверх позвонка хорошо различимы. Согласно Госляйну (Gosline, 1960), у *Thymallus* Cuvier и *Coregonus* L., в отличие от *Salmo* L. и *Salvelinus* Richardson, на первом «preterminal» позвонке (четвертый от конца) нет хорошо развитого невронального отростка, epurale простирается вперед, но не соединяется с невральной дугой четвертого позвонка; это подтверждается и нашими данными для всех видов сигов. Внутри рода *Coregonus* количество и расположение костных элементов хвоста варьирует очень слабо, изменяются лишь форма и размеры отдельных костей (рис. 7).

Относительно происхождения uroneuralia существуют разные точки зрения. Риген (Regan, 1910 : 355) считал их специализированными нев-

ральными дугами. Норден (Norden, 1961 : 723) к uroneuralia причисляет и ту косточку, которую мы, вслед за Владыковым (Vladykov, 1954 : 914), называем хвостовой костной пластинкой. Нибелин (Nybelin, 1963) придерживается мнения, что uroneuralia произошли из передних рядов чешуй хвоста палеонисцид. Чешуи слились в каждом ряду, образуя костные палочки, которые погрузились под кожу и вошли в контакт с увеличившим свою мощность осевым скелетом. По мнению Госляйна (Gosline, 1960 : 343), какого бы ни были происхождения эти косточки, они служат для укрепления последних позвонков. Очевидно, короткие опоры в данном случае лучше, чем длинное покрытие. Как бы то ни было, у сигов хвостовая костная пластинка служит опорой для epuralia, прикрывая их основание с двух сторон. Только у некоторых представителей *C. lavaretus* передняя epurale опирается на выступ у основания первого

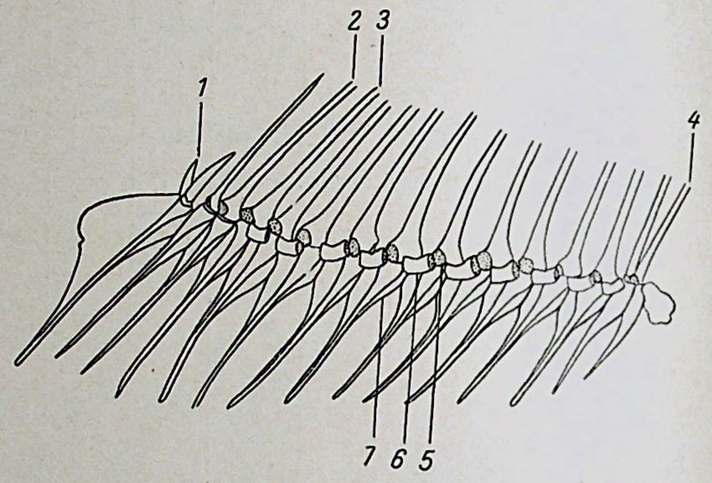


Рис. 8. Спинной плавник *Coregonus muksun* (р. Индигирка).

1, 2 — первый и последний неразветвленные лучи; *3, 4* — первый и последний разветвленные лучи; *5, 6, 7* — птеригиофоры первой, второй и третьей серий.

(от хвоста) расширенного неврального отростка (рис. 7, *А* и *Б*). Следовательно, функции трех пар косточек, расположенных вдоль последних хвостовых позвонков у сигов, не одинаковы, что дает нам право именовать их различно. Последние четыре невральных отростка расширены, наиболее короткий и широкий всегда связан с четвертым позвонком. Аналогичные гемальные отростки начинаются от четвертого позвонка.

В непарных плавниках имеется три серии птеригиофор. К первой серии относятся маленькие, круглые образования, заключенные в раздвоенном основании каждого луча; ко второй серии — небольшие палочковидные дистальные птеригиофоры (Smith a. Bailey, 1961 : 348), отделенные от первых хрящом; к третьей серии — наиболее длинные, расширенные вверх птеригиофоры, interneuralia.

Первые два неразветвленных луча спинного плавника чаще опираются на одну и ту же расширенную спереди interneurale, остальные неразветвленные лучи сидят раздельно, и опорой им служат interneuralia и птеригиофоры первой серии. Разветвленные лучи, кроме одного или двух последних, опираются на птеригиофоры, относящиеся ко всем трем сериям. Последние два разветвленных луча иногда имеют одно основание, кончающееся костным образованием неправильной формы. Обычно количество interneuralia несколько меньше, чем лучей в плавнике (рис. 8).

Количество предорсалий колеблется от 12 до 19, и чем дальше назад отодвинут спинной плавник, тем их больше. Наиболее широкая предорсальная косточка лежит сразу за черепом, между рудиментарной и первой невральными дугами; следующая, как правило, находится между второй и третьей, но иногда между первой и второй или третьей и четвертой невральными дугами. Чаще всего вторая предорсальная косточка меньше других. По направлению к спинному плавнику предорсалии становятся тоньше и длиннее, но последняя обычно короче предыдущей. Форма их очень разнообразна (рис. 6).

Анальный плавник морфологически отличается от спинного лишь тем, что переднее interneurale не расширено.

П л е ч е в о й п о я с. Из костей плечевого пояса наиболее варьирует по форме и размерам задневисочная кость (posttemporale). Supracleithrum частично покрывает cleithrum — наиболее крупную кость плечевого пояса. На внутренней стороне cleithrum, как правило, имеется три postcleithra — первая в верхней части, две более крупных внизу; третья налегает на вторую, нижний ее конец изогнутый и узкий (рис. 9). Иногда бывает четыре postcleithra, тогда четвертая косточка очень маленькая, круглая или овальная, прикрыта второй. Расстояние между первой и второй postcleithra у всех сигов примерно одинаковое, в том числе и у *Prosopium cylindraceum*; однако, с точки зрения Нордена (Norden, 1961 : 725), у *Prosopium* оно более узкое, чем у *Coregonus*.

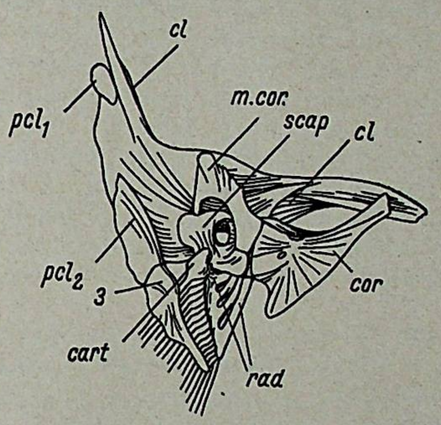


Рис. 9. Скелет грудного плавника *Coregonus muksun* (р. Индигирка).

cart — хрящ у основания первого луча грудного плавника; *cl* — cleithrum; *cor* — coracoideum; *m. cor.* — mesocoracoideum; *pcl 1, 2, 3* — postcleithrum; *rad* — radialia; *scap* — scapula.

С е й с м о с е н с о р н а я с и с т е м а. Система каналов боковой линии на голове сигов сравнительно однотипна. Подглазничный канал начинается на предглазничной косточке, где чаще всего имеется несколько ответвлений или отверстий в самом канале, обычно не более пяти. Ответвления или отверстия бывают на первой и второй infraorbitalia, значительно реже на третьей и никогда не бывают на четвертой. Dermosphenoticum несет канал, всегда разделенный на три ветви, из которых наиболее длинная направлена вперед; в редких случаях эта ветвь имеет дополнительные отверстия. Преоперкуло-мандибулярный канал на praeoperculum всегда хорошо развит, с шестью-девятью отверстиями и разветвлениями; последние лучше развиты на нижней его части; на нижней стороне dentale имеет четыре-пять отверстий. Надглазничный канал начинается от заднего края носовой косточки и простирается назад почти до конца frontale. Хорошо окостеневшие трубки этого канала расположены рядом или одна над другой, с отверстиями, направленными вперед. На уровне sphenoticum канал образует ряд ответвлений, направленных вбок и назад. Количество трубочек на одной из frontale может быть больше, чем на другой. Височный канал проходит через pteroticum, имея здесь четыре, реже три отверстия, соединяется с подглазничным каналом через заднюю ветвь на dermosphenoticum, а с надглазничным и надвисочным каналами — через идущую к затылку ветвь на нижней tabulare. Вторая ветвь на нижней tabulare идет назад и продолжается на заднюю височной и надключичной костях (рис. 11—26).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Современные взгляды на систематическое положение видов рода *Coregonus* L. иллюстрирует табл. 2.

Система М. Гонсовской (Gasowska, 1960) построена преимущественно на основании формы и размеров верхнечелюстных костей. Основным критерием для различных видов Гонсовская избрала соотношение проксимальной и дистальной части maxillare. Измерения костей производились по контурам, нанесенным на разграфленную бумагу с фотографий. Поскольку кости в той или иной степени изогнуты, измерение плоского изображения давало несравнимые для разных видов результаты. По примеру Гонсовской мы также использовали этот признак, однако кости измерялись иначе (см. стр. 208). Признак, взятый Гонсовской в основу ее системы, безусловно имеет большое значение; однако, рассматриваемый в отрыве от всех прочих, он привел автора к неверным, с нашей точки зрения, выводам. Род *Coregonus* L. она делит на четыре группы: *albula*, *leucichthys*, *lavaretus* и *paralavaretus*. В первую группу входят два вида ряпушек; во вторую — омуль, тугун, пелядь, американские ряпушки (*Coregonus artedi* LeSueur), байкальский омуль, выделенный как самостоятельный вид, и амурский сиг; в третью группу входят сиги, относящиеся к полиморфному виду *C. lavaretus* L.: пыжьян как самостоятельный вид, сиг — хадары, муксун и американский *C. clupeaformis* (Mitchill) — как подвиды пыжьяна; к четвертой группе относится один вид — *C. nasus* (Pall.).

Таблица 2

Систематическое положение видов рода *Coregonus* L.

Л. С. Берг (1948)	М. Гонсовская (1960)	Наша схема
Род *Coregonus* L.	Род *Coregonus* L.	Род *Coregonus* L.
Подрод Leucichthys Dyb.	albula-group	Подрод Leucichthys Dyb.
C. albula L.	*C. albula* (L.).	*C. albula* L.
C. sardinella Val.	*C. sardinella* Val.	*C. sardinella* Val.
C. tugun (Pall.).	leucichthys-group	*C. tugun* (Pall.).
C. autumnalis (Pall.).	*C. autumnalis* (Pall.).	*C. peled* (Gmelin).
C. autumnalis migratorius (Georgi).	*C. tugun* (Pall.).	*C. autumnalis* (Pall.).
C. peled (Gmelin.)	*C. peled* (Gmelin).	*C. migratorius* (Georgi).
Подрод Coregonus L.	*C. artedi* LeSueur.	Подрод Coregonus L.
C. ussuriensis Berg.	*C. migratorius* (Georgi).	*C. ussuriensis* Berg.
C. nasus (Pall.).	*C. ussuriensis* Berg.	*C. muksun* (Pall.).
C. lavaretus lavaretus (L.).	lavaretus-group	*C. lavaretus baicalensis* Dyb.
C. lavaretus baicalensis Dyb.	*C. lavaretus* (L.).	*C. lavaretus lavaretus* (L.).
C. lavaretus pidschian (Gmelin).	*C. pidschian* (Gmelin).	*C. lavaretus pidschian* (Gmelin).
C. chadary Dyb.	*C. pidschian chadary* Dyb.	*C. chadary* Dyb.
C. muksun (Pall.).	*C. pidschian muksun* (Pall.).	*C. nasus* (Pall.).
Подрод Prosopium Milner	*C. pidschian clupeaformis* (Mitchill).	Род *Prosopium* Milner
C. cylindraceum (Pall. et Penn.).	paralaveretus-group	*P. cylindraceum* (Pall. et Penn.).
	C. nasus (Pall.).	
	Род *Prosopium* Milner	

Русские ихтиологи (Берг, 1955 : 170; Правдин, 1954 : 6) относят сигов к подсем. *Coregoninae*, представленному у нас двумя родами: *Stenodus* Rich. и *Coregonus* L. Последний имеет три подрода: *Leucichthys* Dyb., *Coregonus* s. st. L. и *Prosopium* Milner.

Пользуясь предложенным нами методом измерения проксимальной и дистальной части maxillare, мы получили довольно существенные различия для двух подродов рода *Coregonus* L. (табл. 3). Эти показатели вместе с другими признаками оказались хорошим критерием для разделения подродов. Однако для диагностики отдельных видов форма верхнечелюстных костей, как увидим ниже, не всегда применима.

Система, предлагаемая нами, в основном сходна с системой Л. С. Берга (1948). В отличие от Л. С. Берга, мы, по примеру многих других исследователей (см. ниже), выделили *Prosopium* в отдельный род, а байкальский омуль рассматриваем как самостоятельный вид. Несколько изменен порядок расположения видов в системе рода *Coregonus*; в этом случае мы руководствовались прежде всего положением рта и формой челюстных костей.

Американские и некоторые европейские ученые (Jordan a. Evermann, 1911; Dymond, 1943; Wynne-Edwards, 1952; Godfrey, 1955; Walters, 1955; Buckus, 1957; Smith, 1957; Gasowska, 1960; Denton, 1960; Norden, 1961, и мн. др.) выделяют *Prosopium* в самостоятельный род. Как известно, в Америке *Prosopium* представлен многочисленными видами, тогда как в наших водах — всего одним.

В своем обстоятельном остеологическом исследовании Норден (Norden, 1961 : 713) приводит следующие отличительные признаки для рода *Prosopium*: 1) носовые отверстия разделены одной круглой лопастинкой, тогда как у представителей рода *Coregonus* каждое отверстие имеет свою лопастинку; 2) поверх средних basibranchialia лежит окостеневшая пластинка, которой нет у других сигов; 3) у молодых имеются темные пятна на теле. Кроме того, у некоторых особей число tabulare бывает увеличено до трех с каждой стороны вместо обычных двух; первая надглазничная кость маленькая, а предглазничная крупнее, чем у других сигов. Все эти данные свидетельствуют о том, что выделение *Prosopium* в отдельный род достаточно обосновано.

Подрод *Leucichthys* отличается от подрода *Coregonus* в основном положением рта. К первому относятся сиги с верхним, или конечным, ртом; верхнечелюстная кость у них заходит за вертикаль переднего края глаза (Берг, 1948 : 315). К этому можно прибавить следующие характерные для подрода *Leucichthys* признаки: проксимальная часть maxillare меньше половины дистальной, вдоль средней линии всей кости обычно проходит валикообразное утолщение. Supramaxillaria узкие и длинные, ширина их равна примерно одной трети длины. Mesethmoideum спереди сравнительно широкий, не выдается вперед за край хрящевого рострума и, как правило, закрывает большую часть hypethmoideum. У сигов с верхним ртом нижняя челюсть большая, выдается из-под верхней, что вообще характерно для планктонофагов; сиги с конечным ртом имеют челюсти равной длины.

К подроду *Coregonus* относятся все сиги с нижним ртом; верхнечелюстная кость у них обычно не заходит за вертикаль переднего края глаза. Проксимальная часть maxillaria значительно больше половины дистальной, а у некоторых видов равна последней или немного более. Утолщение вдоль кости отсутствует или едва заметно. Mesethmoideum в той или иной степени выдается вперед за край хрящевого рострума и, за редким исключением, закрывает не более половины hypethmoideum.

Таблица 3

Данные по измерению черепов и отдельных костей головы сигов

Название и местонахождение сигов	Индексы измерений черепов в % к основанию черепа (от конца рыла до конца basioccipitale)										
	ширина				высота			длина frontale	длина parietale	Длина проксимальной части maxillare в % к дистальной	Ширина supramaxillare в % к ее длине
	на уровне ethmoidale laterale	у заднего края ethmoidale laterale	на уровне sphenoticum	на уровне pteroticum	на уровне ethmoidale laterale	у переднего края prooticum	от основания basioccipitale до вершины supraoccipitale				
Подрод Leucichthys											
Coregonus sardinella maris albi Berg, р. Печора	28.5	23.5	52.5	54.2	26.4	46.2	39.2	62.0	11.1	28.5	28.6
C. tugun (Pallas), бассейн р. Оби	31.8	27.9	51.1	52.4	25.0	44.1	33.4	66.4	8.8	27.8	21.2
C. peled (Gmelin), р. Печора	35.3	31.0	60.3	60.9	25.3	50.7	41.8	67.1	9.5	32.3	32.3
C. peled (Gmelin), озера Большеземельской тундры	33.4	28.9	57.3	58.5	28.3	48.9	38.9	66.7	12.1	31.6	32.9
C. autumnalis (Pallas), р. Обь	31.6	26.7	60.0	61.0	20.0	44.5	42.3	62.5	13.3	34.8	30.5
C. autumnalis (Pallas), р. Индигирка	33.6	29.1	56.1	58.4	20.9	40.9	34.7	58.7	12.2	38.4	31.7
C. migratorius (George), оз. Байкал	25.4	21.1	51.9	52.3	26.0	43.4	34.3	64.3	9.9	32.4	34.9
Подрод Coregonus											
C. ussuriensis Berg. р. Амур	32.2	24.6	51.3	50.8	23.3	36.6	36.3	63.7	10.5	68.8	46.6
C. muksun (Pallas), рр. Обь и Индигирка	33.6	26.6	51.9	53.6	21.1	40.0	38.2	63.3	8.0	69.0	43.3
C. lavaretus baicalensis Dybowski, оз. Байкал	29.3	25.1	53.3	56.2	24.6	42.7	36.3	64.5	9.3	74.2	41.3
C. lavaretus maraenoides Poljakow, оз. Севан	38.2	31.8	56.9	60.2	25.0	48.8	39.8	66.0	10.2	73.8	56.6
C. lavaretus pallasi Pravdin, оз. Куйто, Карелия	35.9	27.5	55.2	52.5	23.2	43.3	33.7	64.9	6.7	78.0	42.0
C. lavaretus pravdinianus Novicov, оз. Куйто, Карелия	30.3	23.3	51.4	51.2	23.0	41.8	30.0	68.7	8.8	74.5	42.2

Таблица 3 (*продолжение*)

Название и местонахождение сигов	Индексы измерений черепов в % к основанию черепа (от конца рыла до конца basioccipitale)										
	ширина				высота			длина frontale	длина parietale	Длина проксимальной части maxillare в % к дистальной	Ширина supramaxillare в % к ее длине
	на уровне ethmoidale laterale	у заднего края ethmoidale laterale	на уровне sphenoticum	на уровне pteroticum	на уровне ethmoidale laterale	у переднего края prooticum	от основания basioccipitale до вершины supraoccipitale				
C. lavaretus s. sp., бассейн оз. Имандры	29.2	24.7	51.8	51.6	23.7	38.6	32.0	64.4	8.8	87.6	43.0
C. lavaretus s. sp., бассейн Белого моря	35.3	26.9	55.0	53.5	27.5	44.4	38.3	68.2	9.0	79.2	43.1
C. lavaretus ludoga Poljakow, Ладожское озеро	30.0	24.7	54.1	54.0	23.9	42.2	37.2	66.5	9.2	92.4	46.5
C. lavaretus ludoga Poljakow, оз. Севан	32.7	26.1	53.5	56.0	24.8	42.3	38.0	66.5	6.6	89.0	47.8
C. lavaretus pidschian (Gmelin), р. Печора	33.1	28.1	56.3	56.6	26.4	43.8	38.8	68.0	11.2	101.0	46.3
C. lavaretus pidschian (Gmelin), озера Большеземельской тундры	33.5	25.5	54.8	55.9	24.6	43.3	37.5	65.9	10.7	98.0	51.2
C. chadary Dybowski, бассейн р. Амура	35.1	26.5	51.5	53.0	25.6	39.3	36.0	72.0	6.8	98.8	46.0
C. nasus (Pallas), р. Индигирка	35.6	28.8	59.6	59.4	25.8	45.1	44.4	66.7	12.1	103.0	51.2
Род Prosopium											
Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennet), р. Индигирка	30.6	23.5	57.0	58.4	22.2	41.7	39.0	64.0	9.2	104.0	48.5
P. cylindraceum (Pallas et Pennet), оз. Дарпир, бассейн р. Колымы	32.2	25.6	54.0	59.0	24.3	36.4	33.3	63.0	12.8	53.8	24.6
P. cylindraceum (Pallas et Pennet), озера бассейна р. Колымы	30.4	24.9	54.1	57.3	21.0	37.7	34.1	64.0	14.1	46.0	30.6

Нижняя челюсть сравнительно небольшая и никогда не выдается вперед из-под верхней.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ СИГОВ

1 (2). Носовые отверстия разделены двумя лопастинками. Поверх средних basibranchialia нет ни окостеневшей пластинки, ни гребня. Предглазничная косточка сравнительно небольшая (рис. 11—24). У молодых особей нет темных пятен на теле . . . . . *Coregonus* Linné.

2 (1). Носовые отверстия разделены одной лопастинкой. Поверх средних basibranchialia лежит окостеневшая пластинка или есть гребень вдоль каждой basibranchiale. Предглазничная косточка сравнительно большая (рис. 25, *A*; 26, *A*). У молодых есть темные пятна на теле . . . . . *Prosopium* Milner.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА COREGONUS LINNÉ

1 (10). Рот конечный, или верхний; нижняя челюсть выдается вперед из-под верхней, или челюсти равной длины. Проксимальная часть maxillare меньше половины дистальной. Передний конец maxillare загнут вперед дугообразно. Ширина supramaxillaria составляет около трети их длины. Mesethmoideum не выдается вперед за край хрящевого рострума. (Подрод *Leucichthys* Dybowsky).

2 (3). Рот верхний, нижняя челюсть выдается из-под верхней и круто загнута кверху. Вдоль средней линии всей maxillare хорошо заметно валикообразное утолщение. На pteroticum есть острый шип. Длина не свыше 25 см . . . . . *C. albula* L.

3 (2). Рот конечный, нижняя челюсть не выдается из-под верхней и не загнута кверху.

4 (9). Жаберных тычинок 35—68. На pteroticum есть шипообразный отросток. На supraoccipitale обычно есть гребень.

5 (8). Нижняя челюсть никогда не выдается вперед из-под верхней. Гребень на supraoccipitale небольшой (рис. 15, *Г*). Жаберных тычинок 35—51. В анальном плавнике 10—12 (13) ветвистых лучей.

6 (7). Верхняя челюсть слегка заходит за вертикаль переднего края глаза. Глаза небольшие: поперечный диаметр глаза (у взрослых) составляет около половины ширины лба. Mesethmoideum в передней части имеет боковые выступы с углублением между ними, почти полностью покрывает hypethmoideum. Нижняя челюсть длинная, 37—57% длины головы; сочленяется с черепом ближе к заднему краю глаза. Череп широкий (рис. 15, *B*). Длина до 64 см . . . . . *C. autumnalis* (Pallas).

7 (6). Верхняя челюсть не заходит за вертикаль переднего края глаза. Глаза большие: поперечный диаметр глаза (у взрослых) составляет около трех четвертей ширины лба. Mesethmoideum спереди закругленный, закрывает лишь переднюю часть hypethmoideum. Нижняя челюсть сравнительно короткая, 35—43% длины головы; сочленяется с черепом на уровне середины глаза. Череп узкий (рис. 16, *B*). Длина до 55 см . . . . . *C. migratorius* (Georgi).

8 (5). Нижняя челюсть иногда слегка выдается вперед из-под верхней. Гребень на supraoccipitale большой (рис. 14). Жаберных тычинок 49—68. В анальном плавнике (11) 12—16 ветвистых лучей. Длина до 55 см . . . . . *C. peled* (Gmelin).

9 (4). Жаберных тычинок 25—31 (33). На pteroticum нет шипообразного отростка. На supraoccipitale едва заметный выступ. Чешуя тонкая, легко спадающая. Тело вальковатое. Длина до 20 см . . . . . *C. tugun* (Pallas).

10 (1). Рот нижний или полунижний; верхняя челюсть выдается над нижней. Проксимальная часть maxillare либо значительно, либо лишь немного более половины дистальной, изредка равна длине последней или превышает ее. Передний конец maxillare утолщен и загнут вперед под прямым углом. Ширина supramaxillaria составляет около половины их длины. Mesethmoideum в той или иной степени выдается за край хрящевого рострума. (Подрод *Coregonus* s. str.).

11 (22). Орбитальное кольцо не замкнуто, между первой надглазничной и dermosphenoticum — промежуток, равный не менее чем 8% окружности орбиты. Высота вершинной площадки рыла не превышает ее ширины. Parietalia не сдвинуты назад.

12 (13). Верхнечелюстная кость заметно заходит за вертикаль переднего края глаза. Рот полунижний. Зубы на сошнике имеются . . . . . *C. ussuriensis* Berg.

13 (12). Верхнечелюстная кость не заходит за вертикаль переднего края глаза. Рот нижний. Зубов на сошнике нет.

14 (21). Череп не вытянут в передней его части, сравнительно полого поднимается к затылку, заканчиваясь небольшим гребнем на supraoccipitale (рис. 20, *Г* и 21, *Г*). Жаберных тычинок 17—48.

15 (16). Верхнечелюстная кость короткая и широкая; ширина ее обычно больше половины ее длины, длина — меньше 22% длины головы. Рыло впереди глаз горбатое. Проксимальная часть maxillare чаще более дистальной или равна ей. Ширина supramaxillare больше половины ее длины. Mesethmoideum закрывает лишь переднюю часть hypethmoideum. Parietalia большие (рис. 24, *B*), соединены на всем своем протяжении . . . . . *C. nasus* (Pallas).

16 (15). Верхнечелюстная кость узкая, длина ее обычно больше 22% длины головы. Ширина кости меньше половины ее длины. Рыло впереди глаз не имеет горба. Проксимальная часть maxillare обычно не больше дистальной . . . . . *C. lavaretus* (L.) sensu lato.

17 (20). Нижняя челюсть обычно больше 7% длины тела до средних лучей хвостового плавника, длина ее, как правило, превышает наименьшую высоту тела. Внутренние края parietalia расходятся в стороны почти от границы с frontalia, иногда не соприкасаясь на всем протяжении. Жаберных тычинок 17—48.

18 (19). Передний край mesethmoideum широкий, с приподнятыми углами и углублением посередине, задний — с несколькими острыми зубцами, неправильной формы (рис. 19, *B*) . . . . . *C. lavaretus baicalensis* (Dybowski).

19 (18). Передний край mesethmoideum узкий, задний — вильчатый (рис. 20, *B*). . . . . *C. lavaretus lavaretus* (L.).

20 (17). Нижняя челюсть обычно меньше 7% длины тела до конца средних лучей хвостового плавника, длина ее обычно не превышает наименьшую высоту тела. Внутренние края parietalia соединены на всем протяжении. Mesethmoideum как у *C. lavaretus lavaretus* L. Жаберных тычинок 18—25 . . . . *C. lavaretus pidschian* (Gmelin).

21 (14). Череп вытянутый в передней части, круто поднимается к затылку, заканчиваясь хорошо развитым гребнем на supraoccipitale (рис. 18, *Г*). Жаберных тычинок 44—72 . . . . *C. muksun* (Pallas).

22 (11). Орбитальное кольцо замкнуто, или имеется едва заметный промежуток между первой заглазничной костью и dermosphenoticum. Высота рыльной площадки больше ее ширины. Parietalia сдвинуты назад . . . . . *C. hadary* Dybowski.

ОПИСАНИЕ ВИДОВ СИГОВ

Coregonus sardinella maris-albi Berg — Ряпушка, зельдь

Рот верхний, нижняя челюсть выдается из-под верхней, верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. Praemaxillaria маленькие, заостренные книзу. Maxillaria продолговатые, слабо изогнутые, посередине вдоль всей кости валикообразное утолщение, проксимальная часть в среднем составляет 28.5% дистальной. Supramaxillaria узкие, длинные, ширина их в среднем 28.8% длины; передний заостренный край постепенно расширяется, сзади закруглен. Верхнечелюстные кости при закрытом рте прикрывают большую часть нижнечелюстных. Dentalia сравнительно большие, с небольшой выемкой на переднем крае (рис. 10, *I*).

Между первой надглазничной костью и dermosphenoticum — промежуток, равный примерно 4% окружности орбиты. Praeoperculum изогнута почти под прямым углом; задний край с небольшой выемкой (рис. 11, *А*).

Сошник гладкий, сзади вырезан. Ethmoidalia lateralia с узкими, вытянутыми назад отростками (рис. 11, *Б*). Mesethmoideum в задней части обычно с тремя глубоко вырезанными зубцами, наполовину прикрывает hypethmoideum и далеко не доходит до frontalia. Последние соприкасаются друг с другом приблизительно на половине своей длины, образуя едва заметный гребень. Наружные края frontalia немного вогнуты. Форма parietalia варьирует, длина их в 5—6 раз меньше frontalia. Обычно задние, наружные края parietalia прилегают к epioticum (рис. 11, *В*), задний конец которых вытянут назад и слегка заострен, у некоторых особей сверху небольшой бугорок. Pteroticum имеют хорошо развитые острые отростки.

Череп сравнительно узкий в передней части, достигает наибольшей ширины на уровне pteroticum (табл. 3). Гребень на supraoccipitale небольшой (рис. 11, *Г*). Сейсмосенсорные каналы на frontalia в виде узких тонкостенных трубок с пятью-семью отверстиями на каждой.

Позвонков 57—62, предорсалий 16, жаберных тычинок 38—45, чешуй в LL 68—80. Описание сделано по 10 экземплярам из р. Печора.

Сибирская ряпушка *C. sardinella* была описана (Valenciennes, 1848) всего по трем экземплярам и без сопоставления с типичной европейской ряпушкой (цит. по Покровскому, 1967). Еще А. И. Березовский (1924а, 1924б) указывал, что признаки, применявшиеся при диагностике различных подвидов ряпушек, сильно изменяются в связи с ростом рыб и другими факторами. Наиболее устойчивыми он считал антедорсальное расстояние, длину плавников и число жаберных тычинок, хотя, по его же данным, очень слабое различие дают только первые два признака. Л. С. Бергом (1948 : 315) был использован для характеристики различий между европейской и сибирской ряпушкой лишь первый из этих признаков, который и вошел в диагностическую таблицу.

Если же обратить внимание на колебания средних показателей антедорсального расстояния в процентах к длине тела у того и другого вида, нетрудно заметить, что крайние варианты заходят друг за друга (Берг, 1948 : 319 и 329). Вряд ли для выделения вида достаточно лишь одного, да и то не вполне надежного признака.

В. В. Покровский (1967) считает европейскую и сибирскую ряпушек близко родственными формами. Биологические и морфологические особенности, свойственные каждой из этих двух форм, могут характеризовать скорее подвиды, а не видовые различия между ними, с чем нельзя не согласиться. Формирование беломорской ряпушки происходило не только

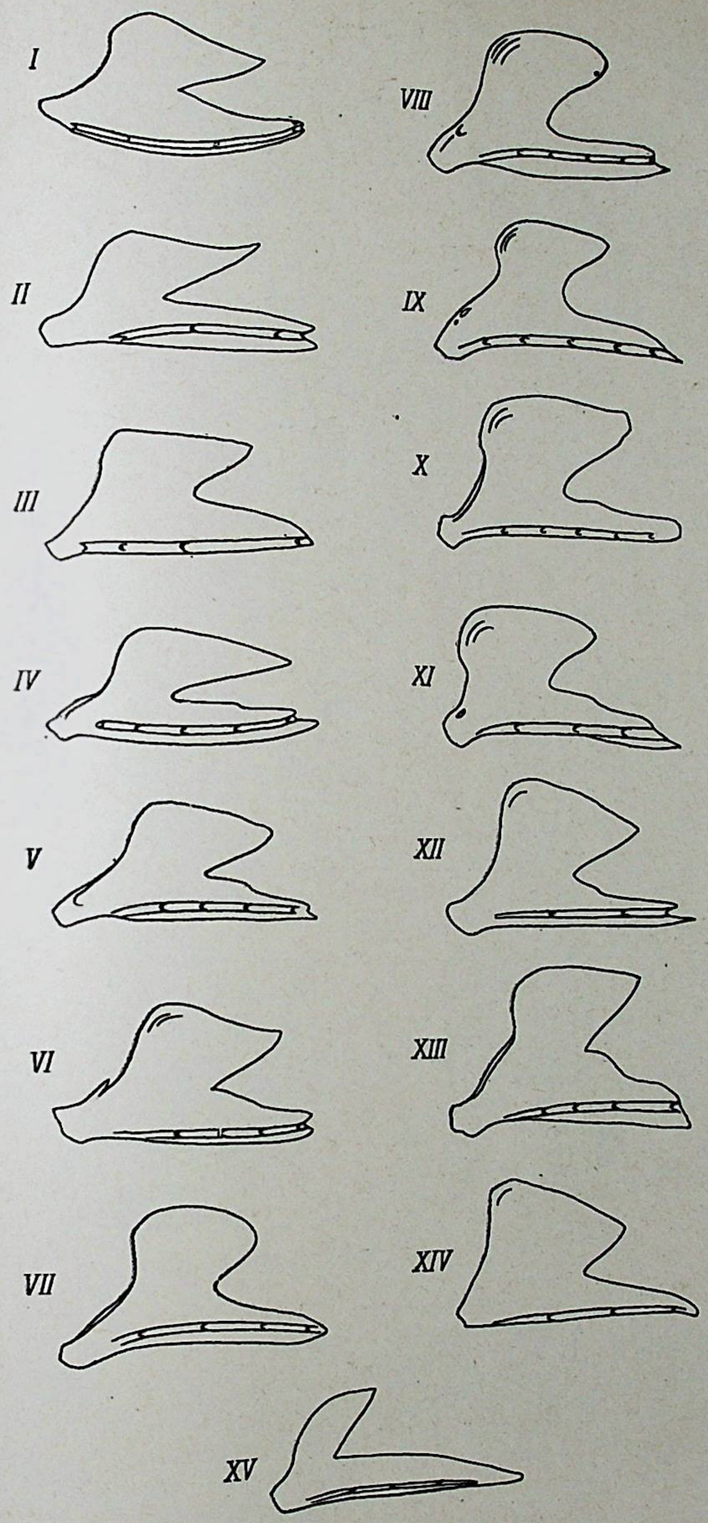


Рис. 10. Нижнечелюстные кости (dentale).
I — Coregonus albula; II — C. tugun; III — C. peled; IV — C. autumnalis; V — C. migratorius; VI — C. ussuriensis; VII — C. muksun; VIII — C. lavaretus baicalensis; IX — C. lavaretus pallasi; X — C. lavaretus ludoga; XI — C. lavaretus pidschian; XII — C. chadary XIII — C. nasus; XIV—XV — Prosopium cylindraceum.

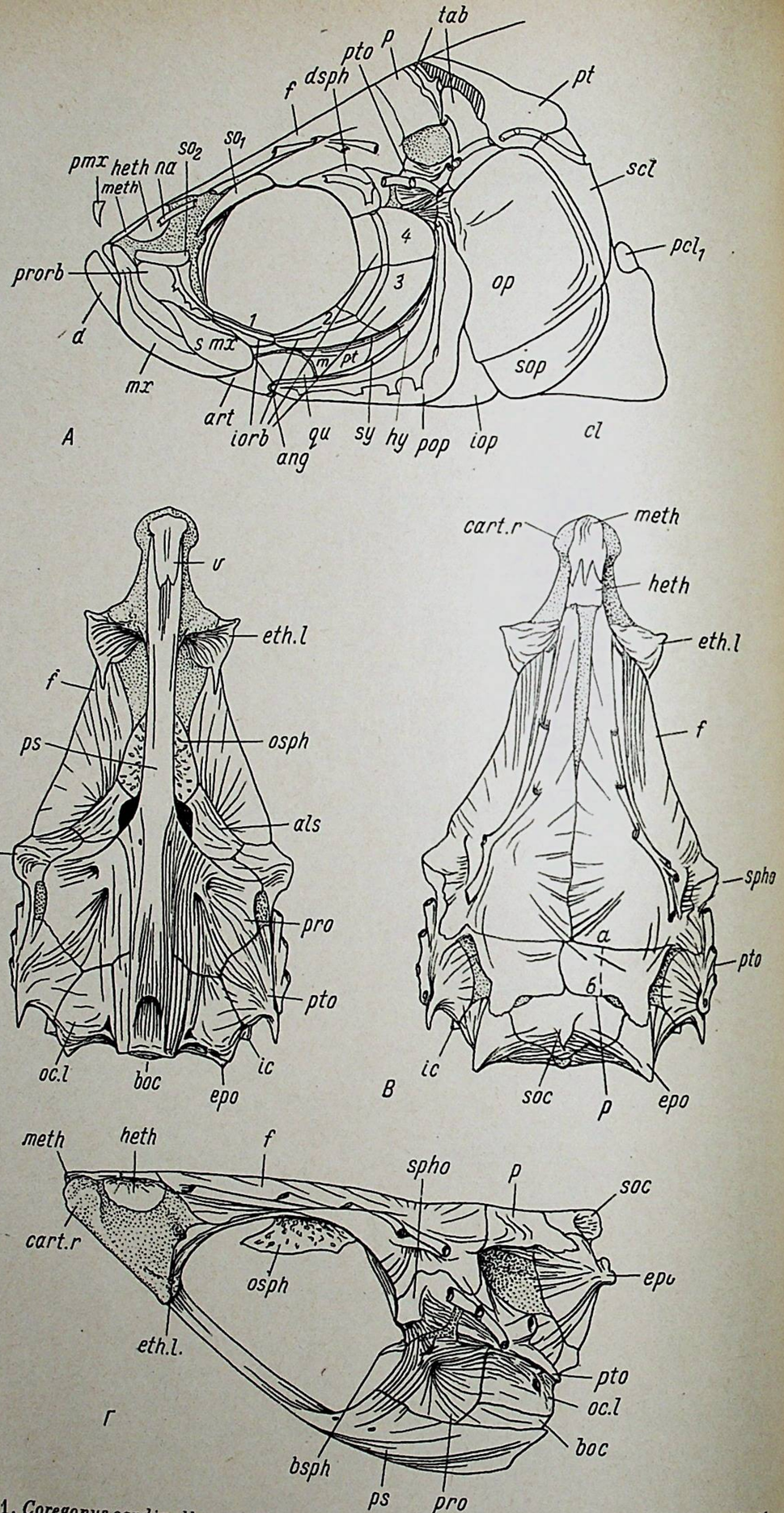


Рис. 11. *Coregonus sardinella maris albi* (р. Печора, Усть-Цильма). Длина черепа 24 мм. На рисунках черепов (11—26) приняты следующие обозначения: *А*, *Г* — череп сбоку; *Б* — череп снизу; *В* — череп сверху.

под влиянием физико-географических особенностей в области ее распространения, но и в результате гибридизации между европейской и сибирской ряпушками.[1]

Coregonus tugun (Pallas) — Тугун

Рот конечный, вершина его на уровне середины глаза. Верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. Praemaxillaria маленькие, закругленные спереди, с узким задним краем. Maxillaria, узкие в передней части, постепенно расширяются, достигая наибольшей ширины в средней части. Вдоль дистальной части у некоторых особей имеется едва заметное утолщение. Проксимальная часть maxillaria составляет в среднем 27.8% длины дистальной. Supramaxillaria иногда заострены в передней части, форма их продолговатая, ширина в среднем 21.2% длины. Нижнечелюстная дуга узкая, передний край dentale с очень небольшой выемкой, полого поднимается кверху (рис. 10, *II*).

Промежуток между первой надглазничной костью и dermosphenoticum значительно больше, чем у ряпушки, и равен примерно половине надглазничной кости или 12% окружности орбиты. Praeoperculum обычно без выемки на заднем крае, верхняя часть значительно уже и длиннее нижней (рис. 12, *А*).

Сошник как у ряпушки. Отростки на ethmoidalia lateralis короткие (рис. 12, *Б*). Mesethmoideum широкий, задний край закругленный или с небольшой выемкой, сбоку имеет слегка приподнятые выступы; до половины закрывает hypethmoideum и немного не доходит до frontalia. Последние соприкасаются немного позади этмоидальных выступов, наружные края их слегка закруглены. Parietalia в семь-восемь раз корочер frontalia, составляя в среднем 13.3% последних. Задние края epioticum тупые. Pteroticum лишены острых выступов (рис. 12, *В*).

Ширина черепа на уровне sphenoticum и pteroticum почти одинакова, составляя здесь примерно половину длины черепа (табл. 3). Гребень на supraoccipitale почти не развит и не выдается назад (рис. 12, *Г*). Сейсмосенсорные каналы хорошо развиты, образуя на каждой frontale систему широких трубок, обычно с семью отверстиями.

Позвонков 53—56, предорсалий 14, жаберных тычинок 27—30, чешуй в LL 62—67. Тело вальковатое, спина и голова сравнительно широкие. Чешуя тонкая, легко спадающая.

Описание сделано по 11 экземплярам, бассейн р. Оби.

Coregonus peled (Gmelin) — Пелядь

Рот почти конечный, нижняя челюсть при закрытом рте равной длины с верхней или немного длиннее. Верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. После удаления верхнечелюстных костей нижняя челюсть значительно выдается вперед по отношению к переднему краю черепа (рис. 1, *II*). Praemaxillaria узкие, но значительно крупнее, чем у ряпушек. Maxillaria шире, чем у ряпушек и тугунов. Вдоль средней линии дистальной части кости — заметный валик или утолщение. Проксимальная часть maxillaria в среднем составляет 37.2% дистальной, включая данные и для трех пелядей из р. Оби, не вошедших в табл. 3. Supramaxillaria в передней части обычно вытянуты и заострены, затем сразу расширяются книзу. Ширина их в среднем равна 31.0% длины. Нижняя челюсть крупная, сочленение с черепом на уровне середины

[1] По последним данным В. В. Покровского сибирскую ряпушку следует именовать *Coregonus allula Sardinella* Val.

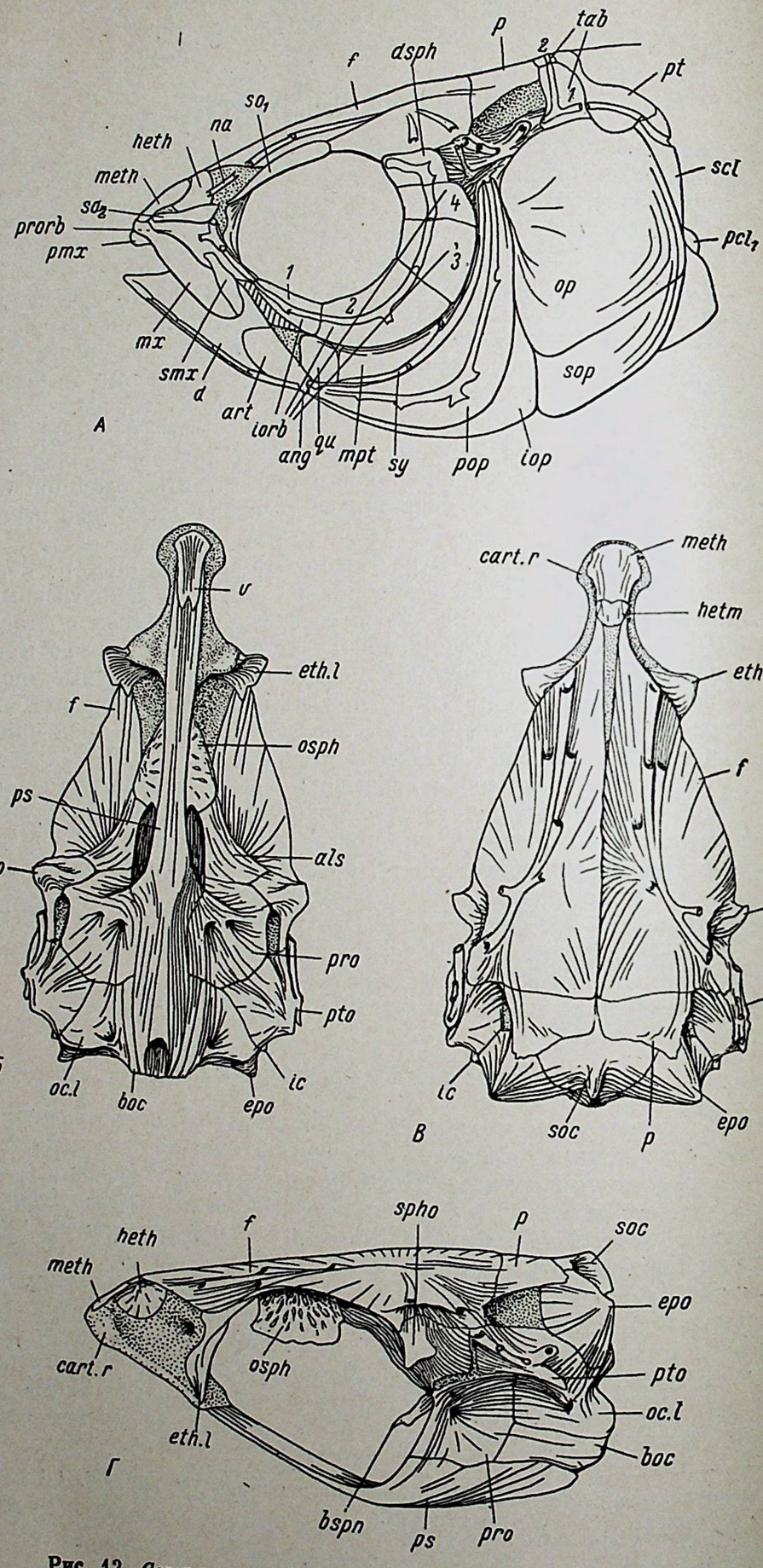


Рис. 12. *Coregonus tugun* (бассейн р. Оби). Длина черепа 22 мм.

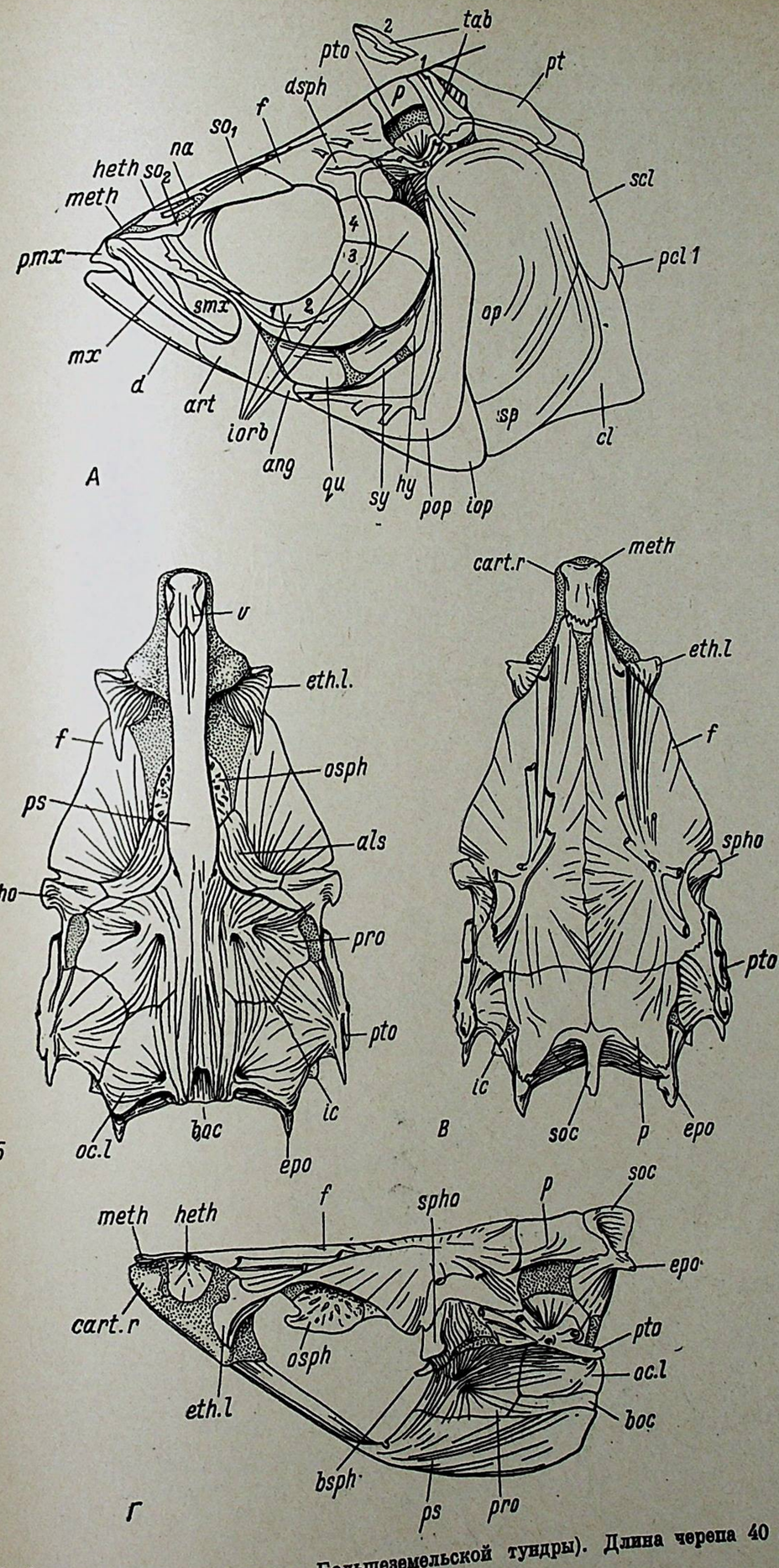
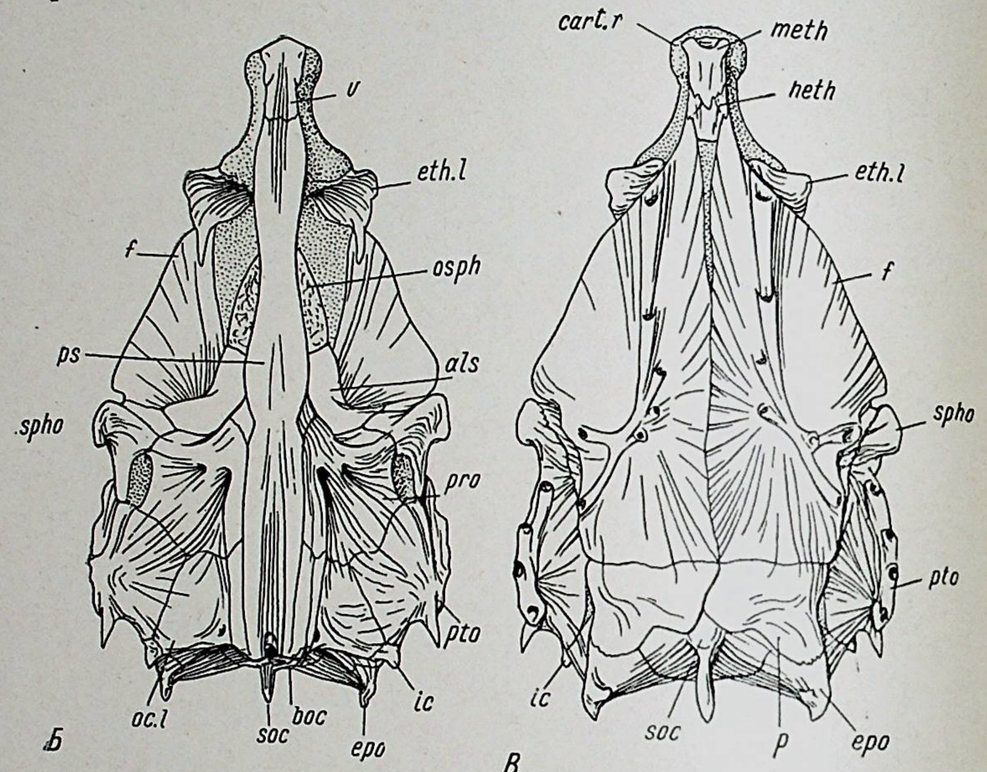


Рис. 13. *Coregonus peled* (озера Большеземельской тундры). Длина черепа 40 мм.

глаза (рис. 1, *II*). Dentale с небольшой выемкой сзади, спереди круто поднимается вверх (рис. 10, *III*).

Между первой надглазничной костью и dermosphenoticum — промежуток, равный примерно 6—8% окружности орбиты. Задний край praeoperculum в верхней части тупоугольный, ниже прямой или с не-



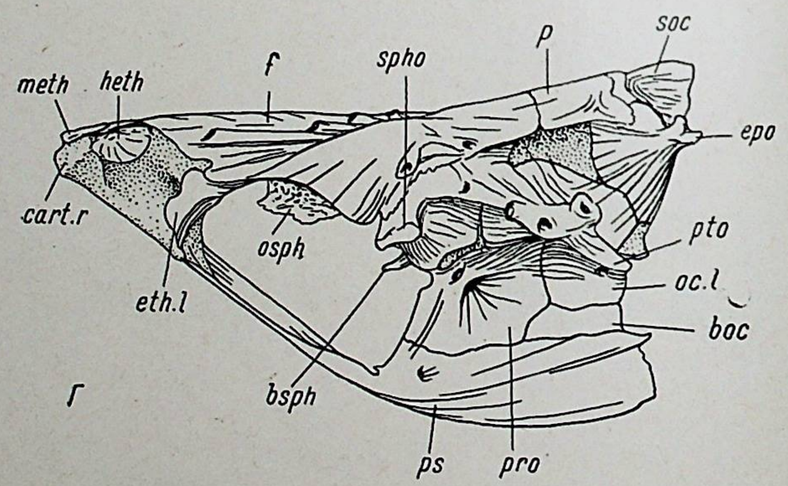


Рис. 14. *Coregonus peled* (р. Печора, Усть-Цильма). Длина черепа 47.2 мм.

большой выемкой. Posttemporale в верхней части узкая, заостренная, у озерных пелядей более широкая и загнута вперед. Узкая часть обычно немного короче широкой или равна ей, изредка бывает длинней (рис. 13, *А*).

Сошник сравнительно короткий, сзади обычно раздвоенный или с небольшой выемкой. Отростки на ethmoidalia lateralia длинные, как у ряпушки (рис. 13, *Б* и 14, *Б*). Mesethmoideum широкий, спереди с приподнятыми выступами и ямкой между ними, которая особенно хорошо заметна у печорских пелядей. Конфигурация переднего края mesethmoideum

может считаться характерным признаком для вида в целом. Задний край mesethmoideum зубчатый, асимметричный; у печорских и рошинских пелядей не доходит до переднего края frontalia и покрывает hypethmoideum примерно до половины; у озерных соприкасается с frontalia (иногда имеется небольшой промежуток), почти полностью покрывает hypethmoideum. Frontalia у печорских пелядей в передней своей части шире, чем у озерных, и наружные края их более закруглены. Соприкасаются они на расстоянии приблизительно одной трети своей длины от переднего конца, на стыке не образуют заметного гребня. Parietalia сравнительно большие, длина их в среднем составляет 17.2% длины frontalia. Задние края их у озерных форм более вытянуты назад и прикрывают значительную часть epioticum. Последний у озерных имеет более длинный отросток, чем у речных (рис. 13, *В* и 14, *В*).

Ширина черепа на уровне sphenoticum и pteroticum почти одинакова. У печорских пелядей череп несколько шире и выше, чем у озерных (табл. 3). Особенно широкий череп у обской пеляди на уровне sphenoticum. Значительная ширина черепа выделяет пелядь среди других сигов. Пелядь также отличается высотою черепа у переднего края prooticum. У печорских пелядей верхняя линия черепа повышается от sphenoticum назад, заканчиваясь гребнем на supraoccipitale, который у них развит лучше, чем у озерных особей, задний его край немного выдается (рис. 13, *Г* и 14, *Г*). Сейсмосенсорная система хорошо развита на frontalia в виде широких трубок, обычно с семью крупными отверстиями на каждой. У печорских рыб отверстия особенно широкие на pterorticum; расположенный здесь канал — дугообразной формы (рис. 14, *В*). На praeoperculum от главного канала отходят трубочки.

Как известно, пелядь очень пластична и образует местные формы в водоемах различного типа. Печорская пелядь выделена в особую natio (Зверева, Кучина, Остроумов, 1953). Возможно, при более детальных исследованиях обнаружатся общие черты, присущие всем речным пелядям.

Позвонков 60—63, предорсалий 16, жаберных тычинок 47—65, чешуй в LL 79—91.

Описание сделано по 17 экземплярам из рр. Печоры и Оби, из Вашутинских озер Большеземельской тундры и из рыбохозяйства Рошши Лен. области.

Coregonus autumnalis (Pallas) — Омуль

Рот конечный, вершина его на уровне середины глаза, длина нижней челюсти при закрытом рте равна длине верхней. Верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. После удаления верхнечелюстных костей нижняя челюсть выдается вперед по отношению к переднему краю черепа, но значительно меньше, чем у пеляди. Praemaxillaria в передней части косо срезаны и образуют небольшую наклонную площадку. Maxillaria сравнительно широкие; проксимальная и дистальная часть их разделены хорошо заметным выступом; первая равна 34—38% длины второй. Передняя часть maxillare загнута вперед под тупым углом, вдоль средней линии дистальной части — небольшое утолщение. Supramaxillaria спереди заострены, затем нижние их края круто изгибаются вниз, образуя самое широкое место; задний край закруглен; ширина supramaxillaria равна 32—35% длины. Нижняя челюсть длинная, составляет (по Бергу, 1948) в среднем 46.8% длины головы, сочленение ее с черепом расположено ближе к заднему краю глаза. Dentalia глубоко вырезаны сзади, передние края их после маленького загиба круто поднимаются кверху (рис. 10, *IV*). На глоточных пластинках хорошо развиты слегка изогнутые «зубы», у некоторых такие же на языке.

Промежуток между надглазничной и dermosphenoticum не превышает 5—6% окружности орбиты. Глаза сравнительно небольшие. Горизонтальный диаметр составляет в среднем 18% длины головы (Правдин и Якимович, 1940 : 54). Задний край praeoperculum закругленный, на сгибе внутреннего края выпуклость (рис. 15, *А*).

Сошник короткий, без зубов, в задней части обычно раздвоенный и зубчатый, в средней части вбок отходят небольшие выступы. Задние края ethmoidalia lateralia без отростков, передние вытянуты в стороны (рис. 15, *Б*). Рострум сравнительно короткий и широкий. Mesethmoideum большой, в передней части имеет в той или иной степени развитые выступы с небольшим углублением между ними. Поверхность mesethmoideum неровная, задний край или раздвоенный (рис. 15, *Д*), или с неправильными зубцами, немного не доходит до frontalia и почти полностью покрывает hypethmoideum. Frontalia в передней части широкие, ширина их составляет 26—29% длины черепа, внешний край их выпуклый, внутренние края образуют небольшой гребень. Parietalia большие, длина их равна 18—21% длины frontalia. У всех просмотренных нами экземпляров parietalia соединяются между собой до начала supraoccipitale. Задний конец pteroticum в виде длинного и острого шипа (рис. 15, *В*). Череп в средней части шире, чем у всех других сигов, наибольшая ширина его на уровне pteroticum, в передней части он более узкий, чем у пеляди (табл. 3). На supraoccipitale гребень очень маленький, задний конец этой кости у некоторых особей заострен (рис. 15, *Г*).

Сейсмосенсорная система хорошо развита. На frontalia, в месте разветвления, каналы скрыты в костной ткани и на поверхности не видно их соединений. Канал на praeoperculum имеет до 10 отверстий.

Позвонков 62—66; предорсалий 18; жаберных тычинок 40—43; чешуй в LL 91—97. Описание сделано по четырем экземплярам из рр. Оби и Индигирки. Исследованные нами омули из Оби и Индигирки несколько отличаются краниологически, что позволяет предполагать возможность существования различных вариететов омуля в этих реках. На основании морфологических сравнений Берг (1948 : 339) считает возможным выделить восточного омуля в особую natio.

Coregonus migratorius (Georgi) — Байкальский омуль

Байкальский омуль, по мнению Ф. Б. Мухомедиярова (1942 : 87), отличается от других омулей более узким лбом, большими глазами, бо́льшим количеством жаберных тычинок и некоторыми другими морфологическими показателями. Краниологически байкальские омули отличаются от проходных еще сильнее.

Рот конечный. Задний край верхней челюсти на уровне переднего края глаза, длина ее составляет около 30% длины головы. Передняя часть praemaxillare загнута и образует более высокую площадку, чем у других омулей. Проксимальная часть maxillare равна в среднем 32.4% длины дистальной, утолщение вдоль дистальной части едва заметно. Supramaxillaria довольно широкие, в среднем ширина их равна 34.9% длины. Нижняя челюсть сравнительно небольшая, в среднем 40.6% длины головы (наши данные); сочленение с черепом на уровне середины глаза. Dentalia сзади вырезаны не так глубоко, как у проходных омулей, передний край их более пологий (рис. 10, *V*). На языке и глоточных пластинках «зубы» очень мелкие.

Первая надглазничная кость длинная и сравнительно узкая; расстояние от ее заднего конца до dermosphenoticum не превышает 6—7% окружности орбиты. Глаза большие, горизонтальный диаметр их — в среднем 25.3% длины головы (Мухомедияров, 1942 : 43); praeoperculum

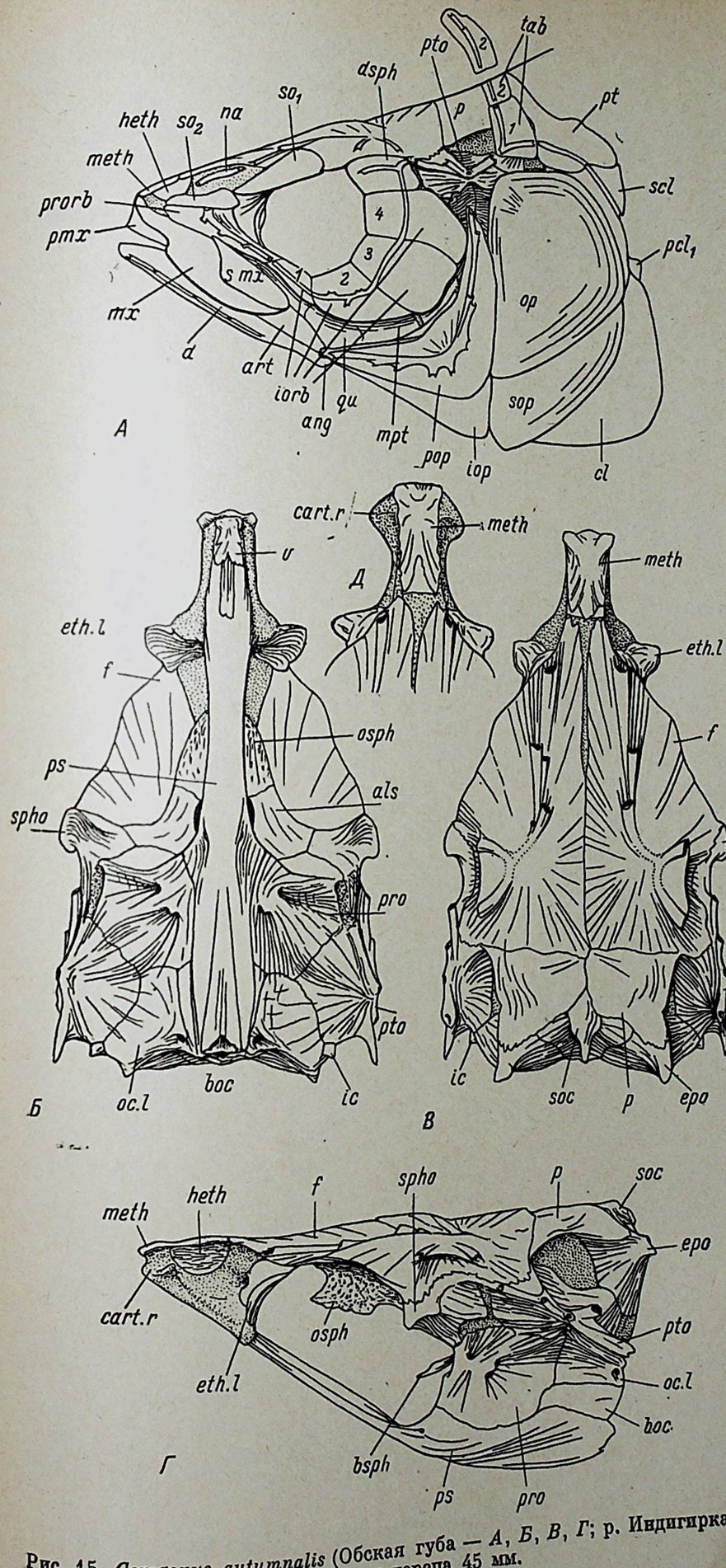


Рис. 15. *Coregonus autumnalis* (Обская губа — *А*, *Б*, *В*, *Г*; р. Индигирка — *Д*). Длина черепа 45 мм.

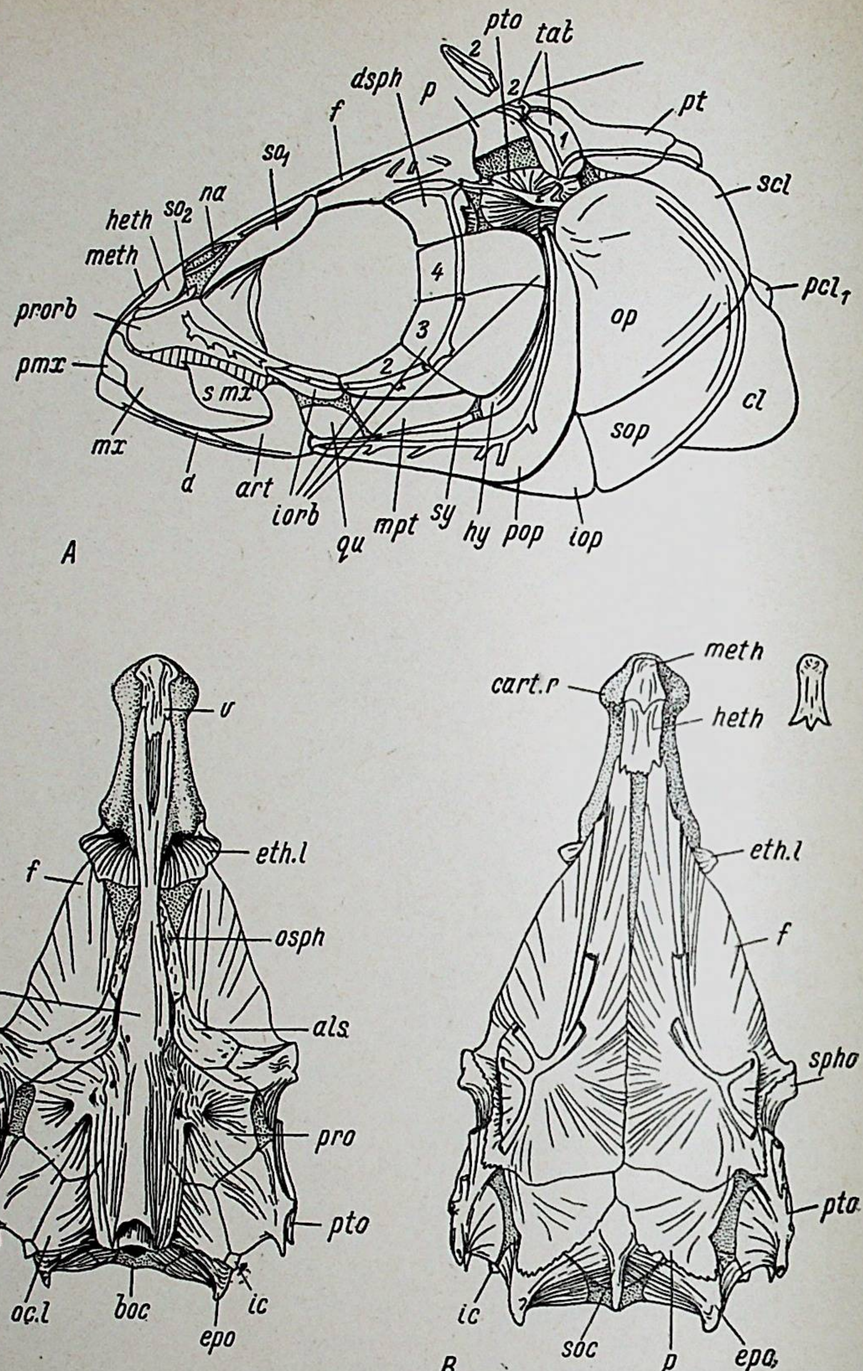


Рис. 16. *Coregonus migratorius* (оз. Байкал). Длина черепа 49 мм.

довольно узкая, более близка к серпообразной форме, чем у полупроходных омулей (рис. 16, *А*).

Сошник сравнительно длинный, задний край зазубренный, передний широкий и закругленный. Ethmoidalia lateralia без отростков, передние края мало выдаются из-под лобных костей (рис. 16, *Б*). Ростру сравнительно узкий и длинный. Mesethmoideum маленький, спереди закругленный, с ямкой посередине, форма заднего края варьирует от ровной до вильчатой, почти не закрывает hypethmoideum и далеко не доходит до frontalia. Frontalia в передней части узкие, составляют в среднем 21.1% длины черепа, постепенно расширяются по направлению к затылку; соединяются они примерно на половине своей длины, образуя очень небольшой гребень. Parietalia сравнительно небольшие, в среднем их длина равна 15% длины frontalia. У некоторых особей parietalia соединены между собой лишь у края frontalia. Задний конец pteroticum сравнительно короткий, почти не выдается за пределы вытянутой трубки сейсмосенсорного канала (рис. 16, *В*). Череп в передней части более узкий, чем у всех других сигов, в средней части значительно уступает в ширине полупроходным омулям (табл. 3). На supraoccipitale гребень едва заметен. Череп на всем протяжении относительно высокий (рис. 16, *Г*).

Сейсмосенсорные каналы на frontalia в виде узких трубочек с пятью-шестью отверстиями, на praeoperculum основной канал имеет обычно пять ответвлений на нижней стороне.

Позвонков 61—62, предорсалий 17, жаберных тычинок 50—51, чешуй в LL 92—93. Описание сделано по семи экземплярам из оз. Байкал (бухта Песчаная на западном берегу).

Как видим, остеологические данные позволяют наметить значительные различия между сравниваемыми омулями. Гонсовская (Gąsowska, 1960 : 476) на основании формы верхней челюсти, которую она относит к «*Lavaretus-type*», выделяет байкальского омуля в особый вид; однако, как увидим ниже, у *C. lavaretus* форма и соотношение различных частей верхнечелюстных костей совсем иная. Именно по этому признаку омуль байкальский не столь резко отличается от других омулей.

Ф. Б. Мухомедияров (1942 : 87) считает более правильным «расценивать байкальского омуля не как подвид ледовитоморского омуля, а как самостоятельный вид *C. migratorius* Georgi». К этому решению он пришел в результате углубленного биометрического анализа всех рас байкальского омуля. Наш материал подтверждает его точку зрения.

Coregonus ussuriensis Berg — Амурский сиг

Рот полунижний, челюсти одинаковой длины, верхняя едва выдается над нижней. Верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. После удаления верхнечелюстных костей видно, что нижняя челюсть слегка выдается вперед по отношению к переднему краю черепа (рис. 1, *III*). Praemaxillaria небольшие, спереди вогнуты, образуют невысокую рыльную площадку. Проксимальная часть maxillare равна в среднем 69.0% длины дистальной, последняя узкая и длинная. Supramaxillaria широкие, ширина их составляет в среднем 46.6% длины; спереди supramaxillaria заострены. Передний край dentale с маленьким выступом вверху едва заметно отогнут (рис. 10, *VI*). На языке и глоточных пластинках «зубы» хорошо заметны, на palatinum — небольшие. Промежуток между надглазничной костью и dermosphenoticum составляет около 6% окружности орбиты (рис. 17, *А*). Сошник сравнительно длинный, передний край его закруглен, задний зазубрен. На сошнике имеются зубы, концы их крючкообразно загнуты. Ethmoidalia lateralia вытянуты в поперечном направлении, ширина их почти вдвое больше длины, на заднем

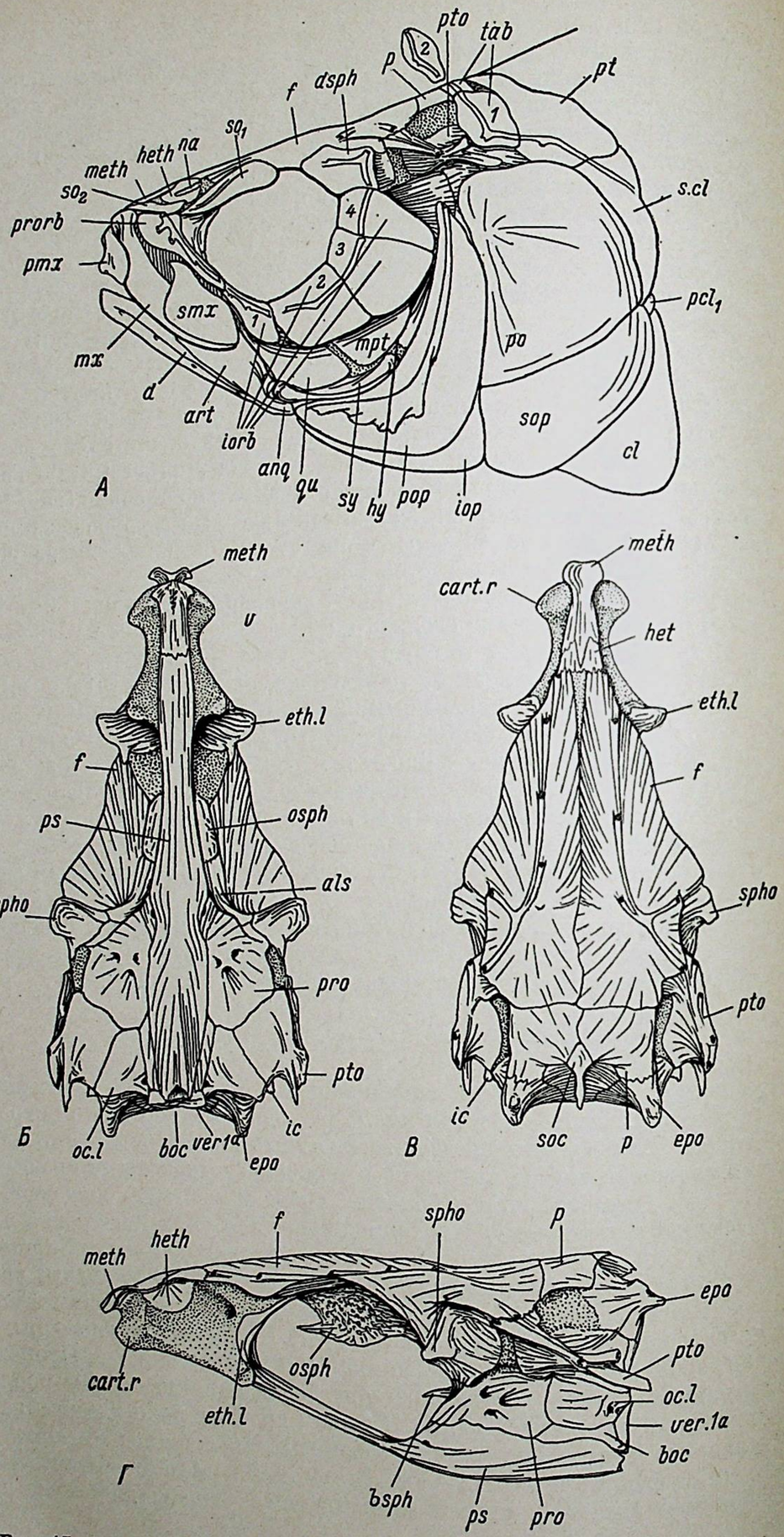


Рис. 17. *Coregonus ussuriensis* (р. Амур, выше Малмыта). Длина черепа 47 мм.

конце имеются сравнительно длинные отростки (рис. 17, *Б*). Рострум короткий и широкий. Mesethmoideum длинный, задний край его вильчатый, средний зубец достигает конца hypethmoideum. Спереди mesethmoideum с приподнятыми краями и углублением посередине, выдается вперед за край рострума. Frontalia соединяется на уровне ethmoidalia lateralia, образуя небольшой гребень. Внешний край frontalia, изогнутый посередине, постепенно расширяется назад. Parietalia — в среднем 16.2% длины frontalia, соединены на всем протяжении, закрывают большую часть supraoccipitale. На pteroticum острый шип (рис. 17, *В*).

Череп сравнительно низкий (табл. 3). Наибольшая ширина черепа — на уровне sphenoticum. На supraoccipitale — гребень (рис. 17, *Г*). Сейсмосенсорные каналы не образуют многочисленных ответвлений; на frontalia каналы узкие с пятью-шестью отверстиями.

Позвонков 60—61, чаще 60; предорсалий 16; жаберных тычинок 28—31; чешуй в LL 85—88. Описание сделано по 10 экземплярам из р. Амура (близ селения Болонь).

Особенностью амурского сига является преимущественно хищное питание. Размеры поедаемых сигом рыб составляют от 13 до 20% длины его тела (Никольский, 1956 : 78). Приспособление к хищному питанию определило специфичность некоторых морфологических признаков. У этого сига массивная нижняя челюсть (рис. 1, *III*); лучше, чем у других видов, развиты зубы, в частности на сошнике.

Coregonus muksun (Pall.) — Муксун

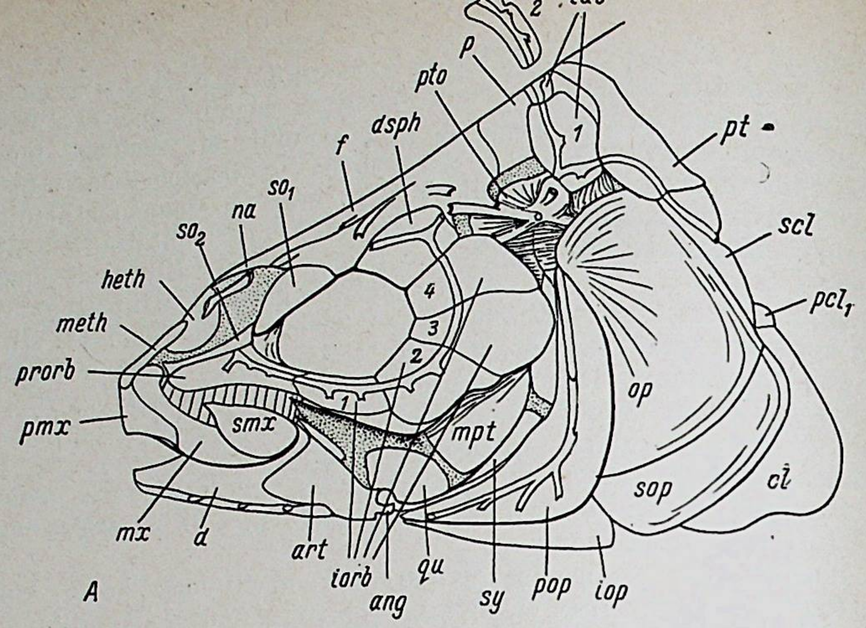
Рот нижний, верхняя челюсть заметно выдается над нижней. Верхнечелюстная кость не заходит за вертикаль переднего края глаза. Рыло тупое; praemaxillaria впереди образуют вертикальную площадку, сзади постепенно сужаются. Проксимальная часть maxillare в среднем равна 69% дистальной, последняя узкая и длинная. Supramaxillaria овальной формы, ширина их — в среднем 43.3% длины. Края dentalia спереди внизу немного отогнуты, затем поднимаются вверх, образуя посредине небольшую выемку; задний верхний конец их закругленный, ниже имеется не очень глубокий вырез (рис. 10, *VII*). Нижнечелюстная дуга широкая. Небо, язык и глоточные пластинки покрыты мелкими шипиками (рис. 4, *Б*).

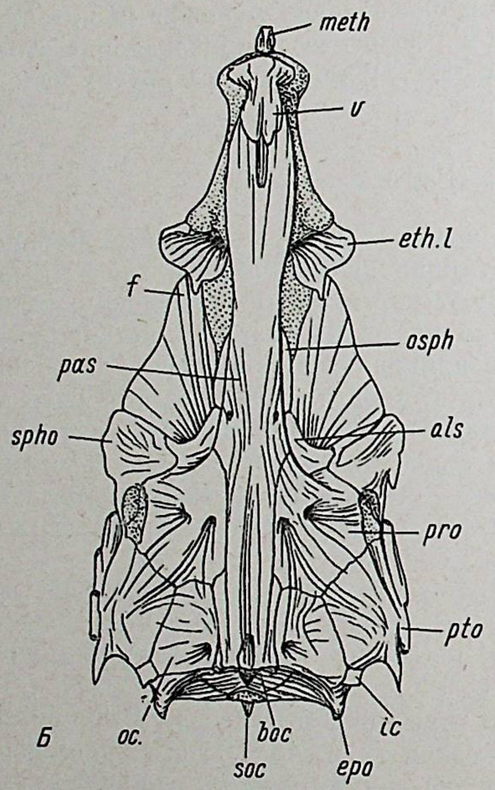
Промежуток между надглазничной костью и dermosphenoticum составляет около 7% окружности орбиты. Глаза сравнительно небольшие. Praeoperculum узкая, серповидная; operculum крупная, задний конец ее иногда угловатый (рис. 18, *А*).

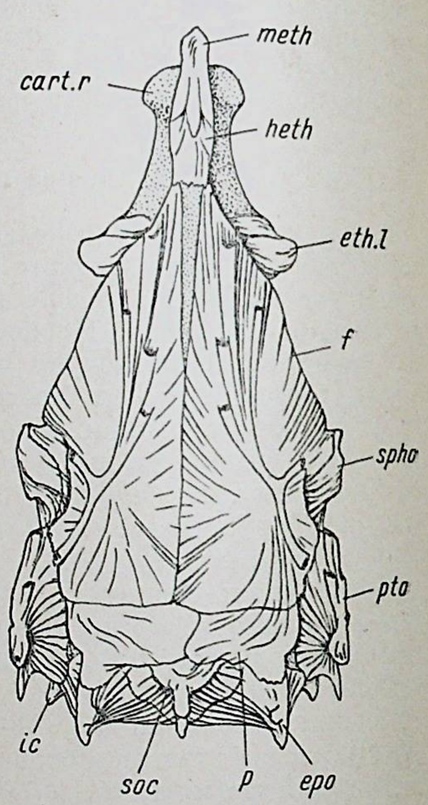
Сошник небольшой, с широкой головкой, без зубов. Ethmoidalia lateralia с небольшими отростками сзади (рис. 18, *Б*). Mesethmoideum очень узкий спереди, выдается за край рострума. Задний край вильчатый, как у *C. lavaretus*, закрывает hypethmoideum лишь наполовину. Frontalia соединяются в своей передней части. Длина parietalia равна в среднем 12.4% длины frontalia. Parietalia широкие, соединены на всем своем протяжении. На pteroticum — небольшой острый шип (рис. 18, *В*).

Череп спереди низкий и узкий, постепенно расширяется по направлению к затылку, достигая наибольшей ширины на уровне pteroticum (табл. 3). Высота черепа резко увеличивается у затылка, верхняя линия его повышается, заканчиваясь вытянутым назад гребнем на supraoccipitale (рис. 18, *Г*). Сейсмосенсорные каналы образуют ответвления на всех костях.

Позвонков 63—64, чаще 63; предорсалий 15—16; жаберных тычинок 48—58; чешуй в LL 85—90. Описание сделано по четырем экземплярам из рр. Оби и Индигирки.







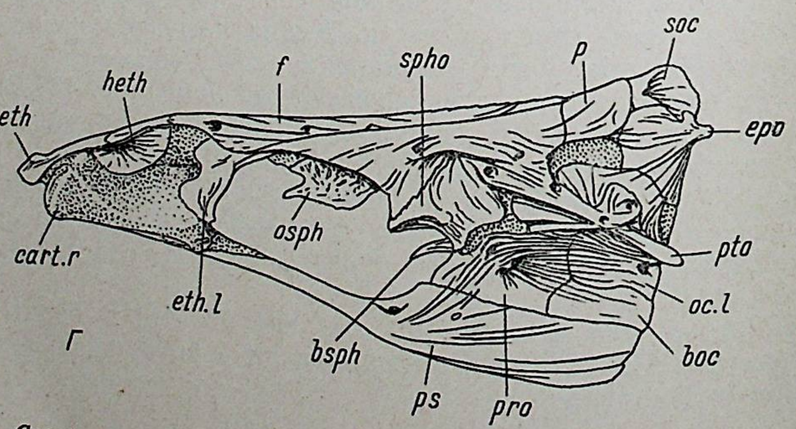


Рис. 18. *Coregonus muksun* (р. Индигирка, пос. Чокурдах). Длина черепа 76 мм.

Гонсовская (Gasowska, 1960 : 477) относит муксуна к подвиду пыжьяна — *C. pidschian muksun* (Pallas) — на основании сходного у них соотношения длины нижней челюсти и высоты хвостового стебля. По нашим данным, муксуна можно считать лишь видом, близким к *C. lavaretus* (L.), но не идентичным ему. Муксун, как и пыжьян, хорошо приспособился к речным условиям жизни и совершает миграции значительной протяженности, чем и объясняется его несколько более высокий хвостовой стебель, хотя, как увидим ниже, это присуще и другим сигам. Интересной особенностью муксуна является сочетание нижнего рта с большим количеством жаберных тычинок. Пирожников (1953) считает, что по существу муксун — планктоноядная рыба и лишь при неблагоприятных условиях переходит на бентос. Нижний рот в эволюционном смысле — образование недавнее. Изменение конечного рта у предков муксуна происходило под влиянием необходимости переходить в теплое время года на питание донными организмами. Интересно отметить, что у молоди муксуна 4—5 см длиной (до конца средних лучей хвостового плавника) рот полунижний, ось тела проходит через глазное яблоко ниже зрачка. Однако строение верхней челюсти и положение рта у взрослых особей говорит о далеко зашедшей адаптации к питанию бентосом. Такая «двойная» адаптация по пищевой линии, наряду с миграционными способностями, обеспечивают возможность использования кормовой базы в течение всего года.

Coregonus lavaretus baicalensis Dybowski — Байкальский сиг

Рот нижний, верхняя челюсть не заходит за вертикаль переднего края глаза, но достигает этой линии. Praemaxillaria сравнительно небольших размеров, спереди обычно вогнуты. Проксимальная часть maxillare равна в среднем трем четвертям дистальной, довольно широкая и плавно переходит в дистальную, образуя слабый выступ на границе. Вдоль средней линии дистальной части проходит мало заметное утолщение. Supramaxillaria продолговатые, более узкие, чем у других сигов группы *C. lavaretus* (табл. 3). Нижняя челюсть сравнительно короткая, сочленяется с черепом немного впереди середины глаза. Dentalia с небольшими «отворотами» в верхней части переднего края, с довольно глубокой вырезкой на заднем крае (рис. 10, *VIII*). Зубы на языке хорошо заметны, на глоточных пластинках — в виде трубчатых выростов, на palatinum отсутствуют.

Промежуток между первой надглазничной костью и dermosphenoticum составляет около 6% окружности орбиты. Количество tabularia варьирует больше, чем у всех других сигов. Так, из просмотренных нами пяти экземпляров только у одного было по два tabularia с каждой стороны, у двух было по одной большой с одной стороны и трем маленьким с другой и у двух — между двумя парами нормальных по одной дополнительной посредине затылка (рис. 19, *А*).

Сошник узкий, с широкой головкой, без зубов. Ethmoidalia lateralia с короткими острыми отростками сзади (рис. 19, *Б*). Рострум сравнительно широкий. Mesethmoideum закрывает лишь часть hypethmoideum, передний край его у крупных особей широкий с приподнятыми углами и углублением посредине, выдается за край рострума; задний край неправильной формы, с несколькими острыми зубцами. Края hypethmoideum пильчатые. По форме mesethmoideum байкальский сиг сильно отличается от других сигов группы *lavaretus*. Соединение frontalia происходит ближе к передней части черепа. Длина parietalia составляет 14—15% длины frontalia, у некоторых особей внутренние края parietalia не соприкасаются на всем протяжении, образуя широкий промежуток. Pteroticum массивный,

с небольшим шипом на заднем конце. На отростке epioticum сверху обычно хорошо заметен бугорок (рис. 19, *В*).

Наибольшая ширина черепа на уровне pteroticum (табл. 3). Гребень на supraoccipitale короткий, приподнят вверх (рис. 19, *Г*). Сейсмосенсорные каналы на frontalia имеют семь-восемь отверстий, на praeoperculum разветвляются в виде широких и длинных трубок.

У байкальского сига чаще, чем у других сигов, бывает до четырех postcleitra с каждой стороны. Дополнительная postcleitrum — овальной формы, немного крупнее первой, расположена на значительном расстоянии от нее и частично прикрыта последующей. Байкальский сиг отличается также от других сигов тем, что имеет чаще три пары uroneuralia, тогда как у всех остальных — две (рис. 7, *А*).

Позвонков 62—63, чаще 63; преддорсалий 19; жаберных тычинок 27—29; чешуй в LL 98—101. Описание сделано по пяти экземплярам из оз. Байкал (Малое море).

Берг (1948 : 393) писал: «Систематическое положение *C. lavaretus baicalensis* и его natio не совсем ясно. Я отношу их к *lavaretus* (а не к *pidschian*) не столько по низкому хвостовому стеблю, сколько по большому количеству жаберных тычинок (до 33), необычному для *pidschian*». Остеологические же данные говорят о том, что байкальский сиг сильно отличается от всех представителей группы lavaretus по ряду признаков. Этот сиг, так же как и омуль, далеко отошел от своих предков, но для более точного определения его систематического положения необходимо углубленное изучение всех его форм. У нас же имелись лишь представители маломорской расы.

Coregonus lavaretus (L.) — озерные формы

Рот нижний, ось тела всегда проходит ниже зрачка. Верхняя челюсть при закрытом рте выдается над нижней, задний край ее обычно не заходит за вертикаль переднего края глаза. После удаления верхнечелюстных костей видно, что нижняя челюсть не выдается вперед по отношению к переднему краю черепа (рис. 1, *I*). Передняя часть praemaxillare широкая, у некоторых сигов вогнутая, в той или иной степени загнута вперед и образует вертикальную или слегка скошенную назад площадку различной высоты. У молодых экземпляров лудоги (4—5 лет) на praemaxillaria есть мелкие зубы. Проксимальная часть maxillare длинная и составляет по отношению к дистальной в среднем от 69.0% у мелких сигов из оз. Куйто до 92.4% у лудоги. Передний конец maxillare загнут вперед, иногда почти под прямым углом; вдоль средней линии дистальной части у некоторых форм проходит очень небольшое утолщение, значительно менее заметное, чем у омуля. Форма supramaxillaria варьирует, но передний конец всегда острый. Ширина равна в среднем от 42.2% до 56.6% длины. Нижняя челюсть сочленяется с черепом чаще на уровне середины глаза. У лудоги и мелких сигов из оз. Куйто (*C. lavaretus pravdinianus*) передний край dentale немного отогнут наружу, затем круто поднимается вверх (рис. 10, *X*); у многотычинкового сига из того же озера (*C. lavaretus pallasi*) передний край dentale сравнительно пологий, на заднем крае нет глубокой вырезки (рис. 10, *IX*). Вообще передний край dentale у всех сигов вверху слегка отогнут в сторону, что, очевидно, способствует расширению рта. У мелких сигов Кольского полуострова форма dentalia ближе всего к таковой пыжьяна. На языке и глоточных пластинках «зубы» очень мелкие (рис. 4, *А*). Лучше всего развиты зубы у многотычинковых сигов (*C. lavaretus pallasi*). У них же и у *C. lavaretus ludoga* обнаружены слабо развитые зубы на palatinum.

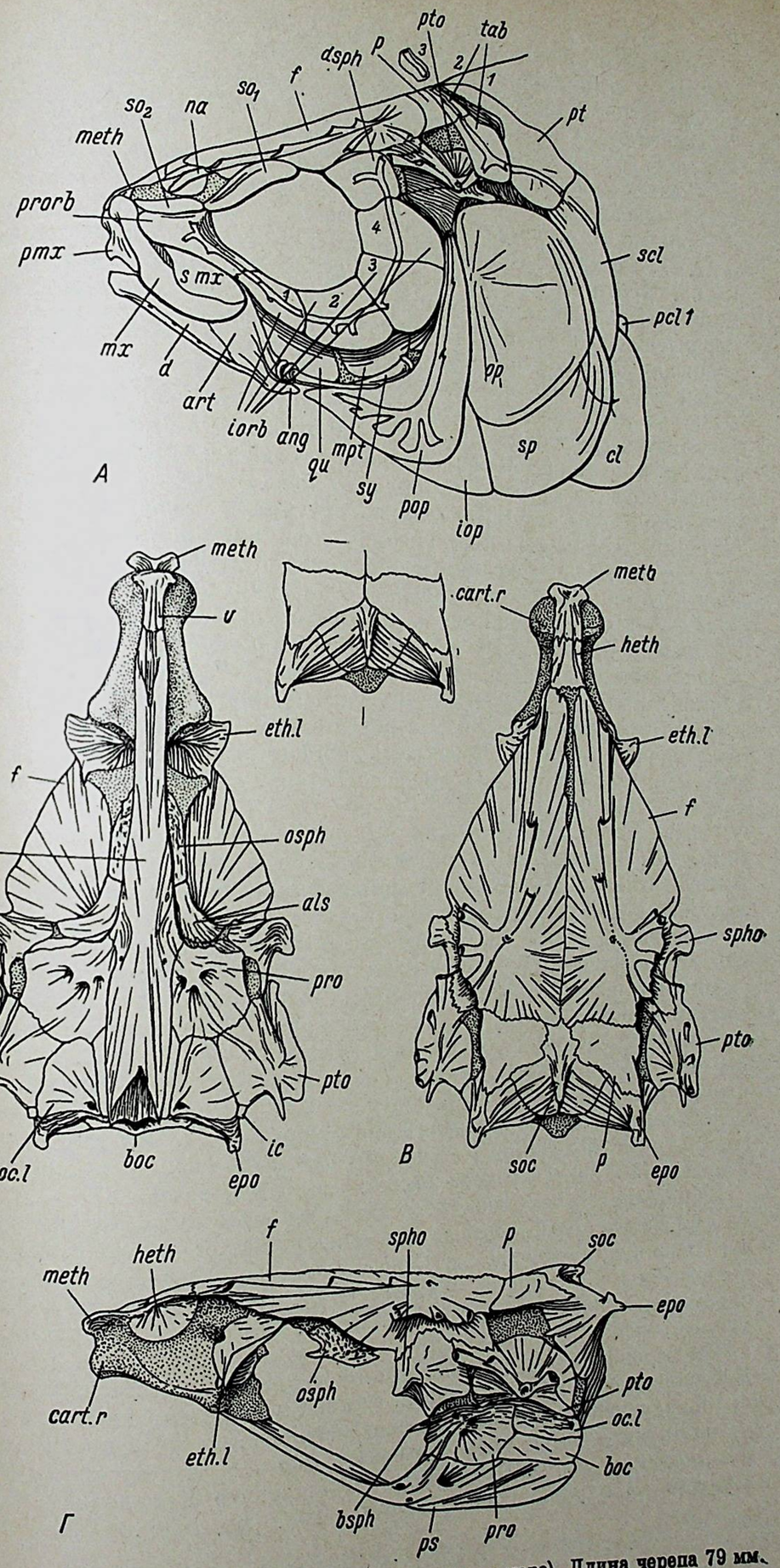


Рис. 19. *Coregonus lavaretus baicalensis* (оз. Байкал, Малое море). Длина черепа 79 мм.

Задний край praeoperculum чаще закругленный, но бывает и другой формы, у operculum косо срезанный книзу или закругленный. Промежуток между надглазничной костью и dermosphenoticum у лудоги Ладожского озера составляет около 6% окружности орбиты, у севанской — 9%, у сигов бассейна Белого моря — от 7 до 9% (рис. 20, *А*).

Сошник сравнительно короткий, без зубов, спереди закругленный, сзади зубчатый, у некоторых форм раздвоенный. Ethmoidalia lateralia с небольшими заостренными отростками в задней части (рис. 20, *Б* и 21, *Б*). Рострум у лудоги вытянутый и узкий, у многотычинковых сигов из оз. Куйто и *C. lavaretus marenoides* из оз. Севан значительно шире и короче. Размеры mesethmoideum также варьируют, но для всей группы характерна вильчатая форма заднего края, который закрывает лишь переднюю часть hypethmoideum и далеко не доходит до frontalia. Передний конец mesethmoideum выдается вперед за край хрящевого рострума. Внешний край frontale может быть выпуклым (рис. 21, *В*) или постепенно расширяющимся к заднему краю (рис. 20, *В*). Соединяются frontalia на уровне pteroticum или немного ближе к передней части черепа, иногда образуя гребень (*C. lavaretus ludoga*). Длина parietalia равна 10—15% длины frontalia. Обычно внутренние края parietalia расходятся в стороны почти от границы frontalia, иногда не соприкасаясь на всем своем протяжении. Задний конец pteroticum — в виде длинного и острого шипа, особенно развит у *C. lavaretus pallasi*. Epioticum сильно вытянут назад, образуя иногда заостренные отростки (рис. 20, *В* и 21, *В*).

Ширина черепа на уровне sphenoticum и pteroticum обычно одинакова. У многотычинковых сигов — *C. lavaretus pallasi* — череп немного сужается назад, а у севанского *C. lavaretus marenoides* расширяется; последние отличаются от первых значительно большей шириной передней части черепа (табл. 3). Гребень на supraoccipitale небольшой (рис. 20, *Г* и 21, *Г*), у лудоги немного приподнят вверх, у некоторых кольских сигов слегка вытянут назад.

Сейсмосенсорные каналы на каждой frontale имеют пять-шесть отверстий, у *C. lavaretus pallasi* развиты несколько лучше, чем у других сигов. Антедорсальное расстояние (по литературным данным) в среднем составляет 42.1—45.7% длины тела до средних лучей С.

Позвонков у всех исследованных нами озерных сигов 59—63, чаще 61—62; предорсалий — 16—19, в среднем 17. Количество жаберных тычинок и чешуй в боковой линии варьирует значительно сильнее. Так, по нашим данным, у *C. lavaretus ludoga* из Ладожского озера 21—27 жаберных тычинок; у лудоги из оз. Севан их 27—29; у *C. lavaretus pallasi* 48—52; у *C. lavaretus marenoides* из оз. Севан 41—43; у *C. lavaretus pravdinianus* 32—36; у *C. lavaretus* s. sp. из бассейна оз. Имандра 25—27; у *C. lavaretus* s. sp. из бассейна Белого моря 23—24. Чешуй в LL у ладожской лудоги 90—100; у *C. lavaretus pallasi* 84—85; у *C. lavaretus pravdinianus* 90—93; у сигов из бассейна оз. Имандра 80—97.

Описание сделано по 14 экземплярам лудоги из Ладожского озера и трем из оз. Севан, по шести экземплярам *C. lavaretus* s. sp. бассейна оз. Имандра и четырем из Белого моря, по четырем многотычинковым и четырем малотычинковым сигам из оз. Куйто (Карелия) и по одному экземпляру чудского сига из оз. Севан. Всего по этой группе исследовано 36 рыб.

Не задаваясь целью на основании остеологического материала описать внутривидовые вариететы сигов, считаем возможным кратко высказаться по поводу некоторых, весьма противоположных точек зрения о необходимости выделения многочисленных форм. в частности внутри вида *C. lavaretus*. И. Ф. Правдиным (1954) только для водоемов Карелии описано 43 внутривидовых формы сигов, относящихся к 18 подвидам

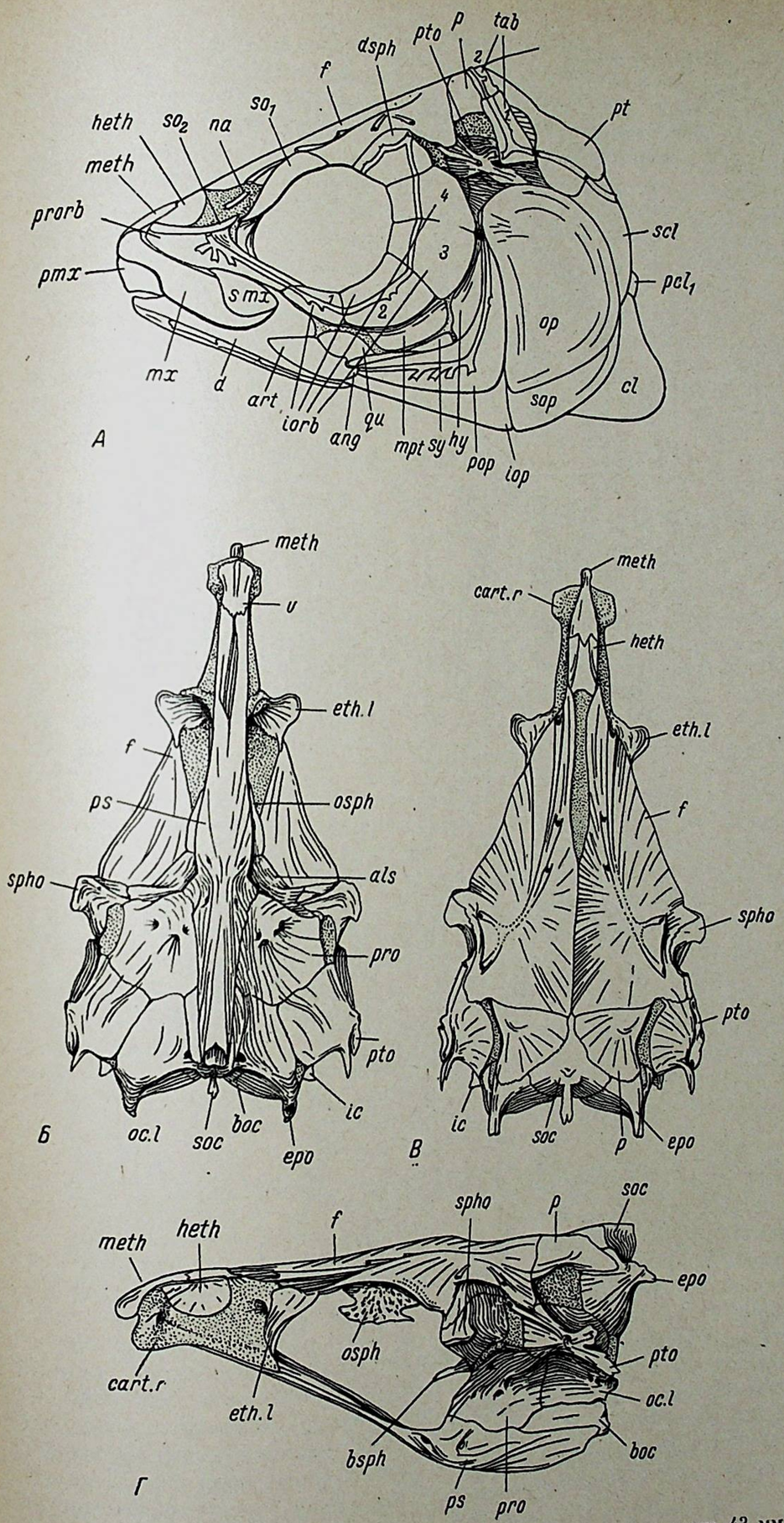


Рис. 20. *Coregonus lavaretus ludoga* (Ладожское озеро). Длина черепа 43 мм.

C. lavaretus. Всем им присвоено латинское название, состоящее иногда из пяти систематических категорий. Решетников (1963 : 1187), справедливо критикуя формально-биостатистический метод при выделении мелких таксономических единиц в каждом водоеме, впадает в другую крайность, считая, что *C. lavaretus* является единым, циркумполярным

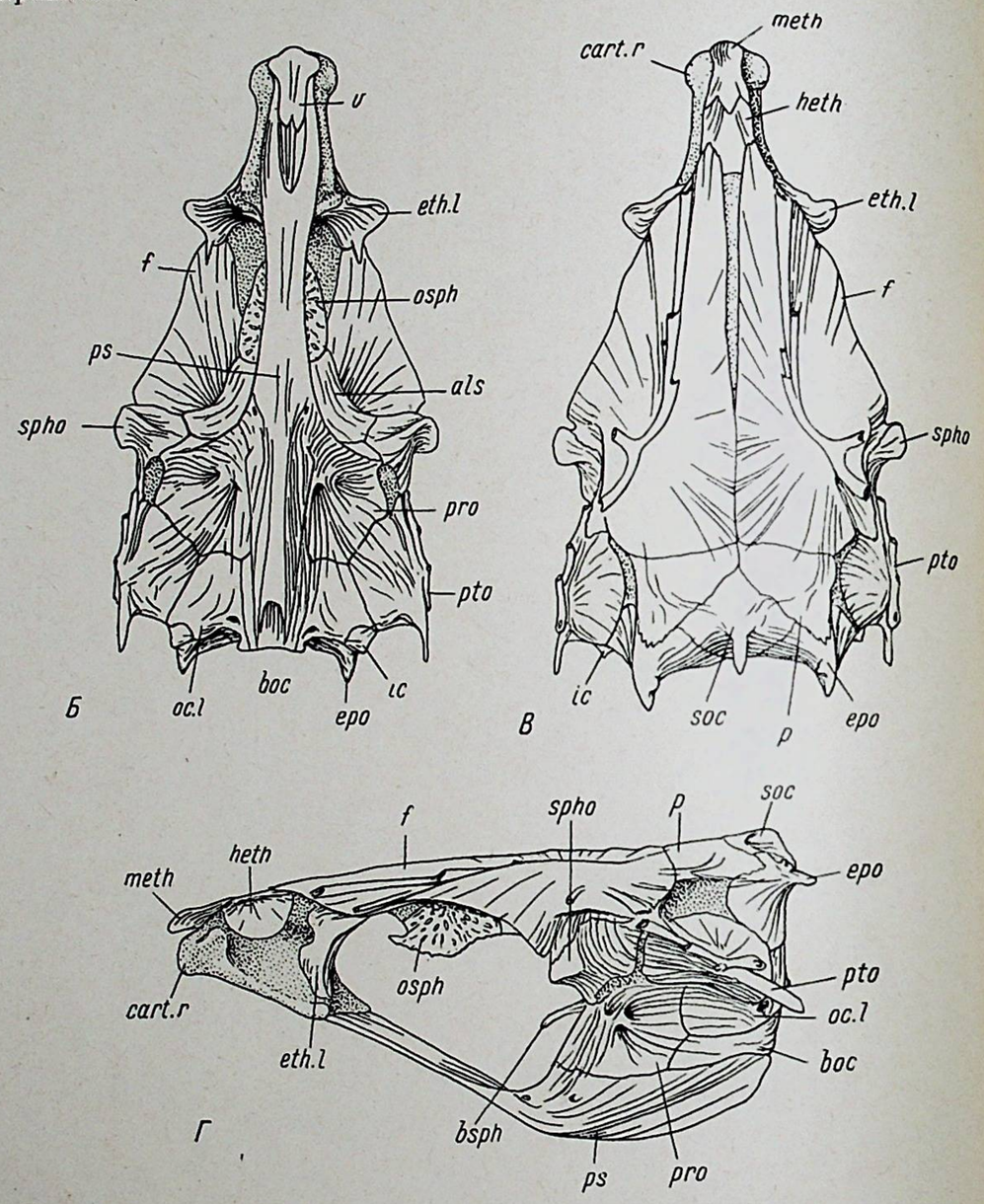


Рис. 21. *Coregonus lavaretus pallasi* (оз. Куйто, Карелия). Длина черепа 46 мм.

видом и нецелесообразно давать каждой форме сигов свое научное название. Примерно той же точки зрения придерживается и Штейнман (Steinmann, 1950, 1951), объединяя швейцарских сигов в один вид *C. lavaretus* с многочисленными экотипами, за которыми оставляет лишь местные названия. Оденваль (Odenwall, 1929) также относит всех сигов Финляндии к одному виду *C. lavaretus typ*. Нам кажется, такое разнообразие форм внутри вида не может быть игнорировано систематиками. Местные названия необходимы для хозяйственного освоения различных групп сигов, но они не вскрывают ни их генетической связи, ни эволюции отдельных видов. Между тем сиги, как неоднократно писалось,

представляют собой интересный объект для изучения изменчивости различных признаков внутри вида. Уже сейчас возможно наметить внутри вида *C. lavaretus* несколько определенных линий эволюции и объединить некоторые группы сигов, например многотычинковые сиги, озерные глубоководные, озерно-речные и т. д. (Правдин, 1954), причем все эти группы, несмотря на некоторые специфические особенности в каждом водоеме, имеют общие черты и должны иметь соответствующее латинское название для всей группы в целом. Наш материал не позволяет судить о справедливости выделения многочисленных подвидов внутри вида *C. lavaretus*. Можно лишь сказать, что кроме внешних морфологических признаков, на основании которых строилась до сих пор внутривидовая систематика, имеются и некоторые остеологические различия, например форма верхнечелюстных костей, dentalia, соотношения различных частей черепа и некоторые другие. Возможно, эти критерии позволят в будущем подтвердить или опровергнуть правильность выделения отдельных подвидов.

Coregonus lavaretus pidschian (Gmelin) — Пыжьян

Рот нижний, верхняя челюсть при закрытом рте выдается над нижней, сравнительно короткая, не заходит за вертикаль переднего края глаза. Передняя часть praemaxillare высокая, слегка загнута вперед и образует вертикальную или скошенную назад площадку. Проксимальная часть maxillare чаще равна или несколько больше дистальной, составляя в среднем 101% длины последней у печорских и 98% у озерных пыжьянов. Ширина supramaxillaria равна 46.3% их длины у речных форм и 51.2% у озерных. Форма dentalia варьирует. У озерных пыжьянов нижний край спереди немного изогнут, передний край круто поднимается вверх, образуя небольшую выемку, выше которой края dentalia отогнуты в стороны (рис. 10, *XI*). На языке и глоточных пластинках очень мелкие зубчики, но межчелюстных зубов нет. Промежуток между надглазничной костью и dermosphenoticum составляет 6—8% окружности орбиты (рис. 22, *А*).Сошник небольшой, неправильной формы, без зубов. Ethmoidalia lateralia широкие, с маленькими, не острыми отростками в задней части (рис. 22, *Б*). Рострум сравнительно широкий. Форма и размеры mesethmoideum такие же, как и у других представителей группы *lavaretus*; у печорских пыжьянов вильчатость заднего края выражена слабее, чем у озерных форм. Соединение frontalia впереди sphenoticum, у озерных они несколько шире в передней части, чем у речных. Parietalia длиннее, чем у других исследованных нами представителей группы *lavaretus*, и составляют 16—17% длины frontalia. Их внутренние края соприкасаются на всем своем протяжении. На заднем конце pterioticum — длинный и острый шип. Epioticum вытянут назад (рис. 22, *В*).

У печорских пыжьянов череп сравнительно высокий (табл.3); гребень на supraoccipitale у них развит лучше и немного вытянут назад. Рыло с небольшим горбом на уровне носовых отверстий (рис. 22, *Г*). Сейсмосенсорная система развита хорошо, образуя ответвления на предглазничной кости, на первой и второй infraorbitalia и на praeoperculum. Антедорсальное расстояние равно в среднем 39.2—42.8% длины тела до средних лучей С (литературные данные).

Позвонков 61—63, чаще 62—63; предорсалий 17—18, в среднем 17. Тычинок у озерных форм 20—26, у речных (печорских) 19—24. Чешуй в LL 93—95. Описание сделано по семи экземплярам из р. Печоры и восьми экземплярам из Вашутинских озер Большеземельской тундры.

C. lavaretus lavaretus L. и *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) различаются тем, что у последнего длина нижней челюсти обычно меньше наименьшей высоты тела. Однако аналогичное соотношение между длиной нижней

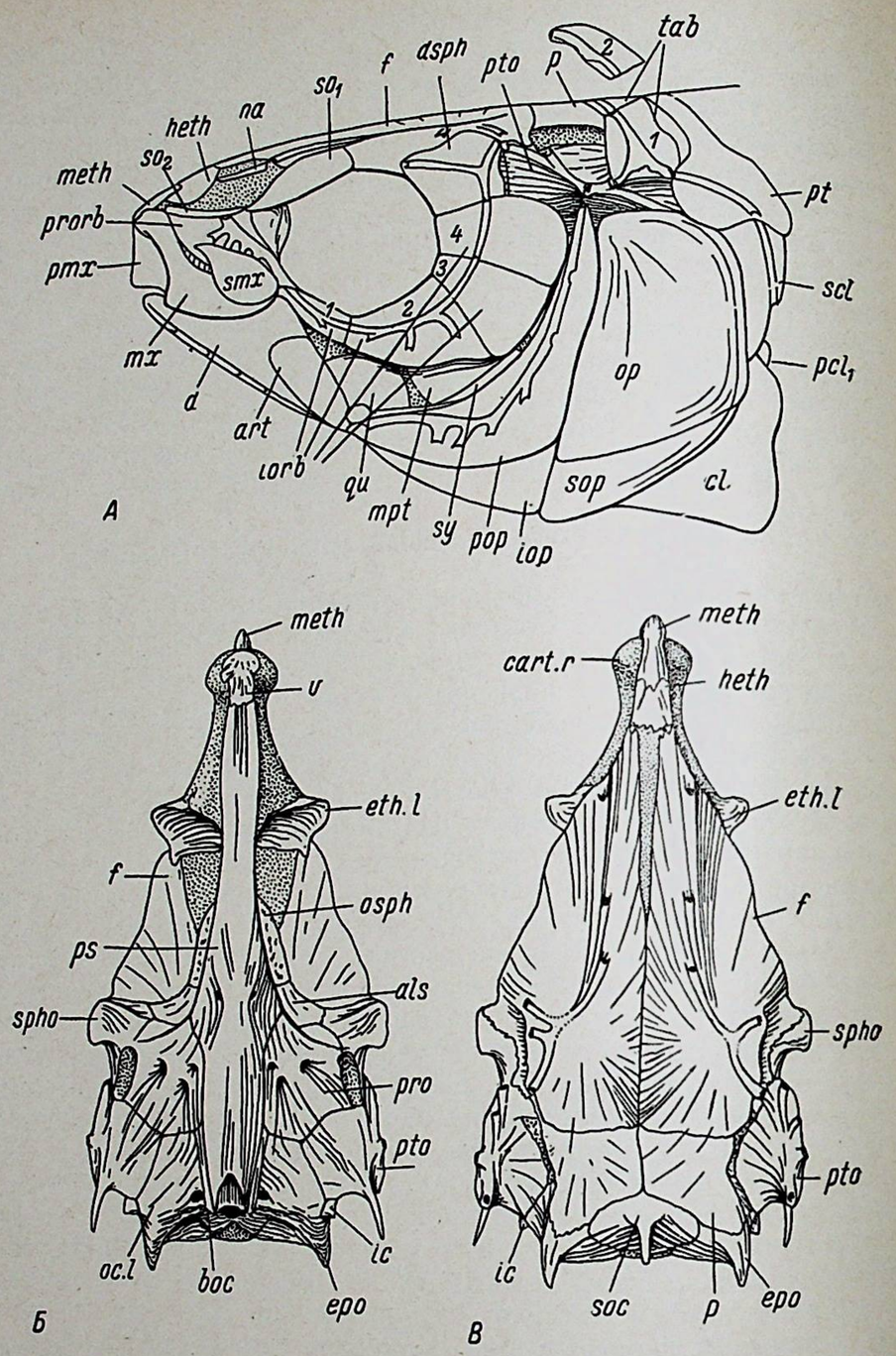


Рис. 22. *Coregonus lavaretus pidschian* (р. Печора, Усть-Цильма). Длина черепа 47 мм.

челюсти и высотой хвостового стебля характерно не только для пыжьяна, но и для некоторых других представителей группы *lavaretus*. Так, у ладожской лудоги (*C. lavaretus ludoga*), у шуйского сига (*C. lavaretus lavaretoides* n. *schuensis*) высота хвостового стебля в среднем больше длины нижней челюсти, у свирского сига (*C. lavaretus baeri* n. *swirensis*) и сигов бассейна Белого моря средние показатели сравниваемых признаков почти равны.

Для пыжьяна прежде всего характерна короткая нижняя челюсть (в среднем обычно не более 7% длины тела), небольшое количество жаберных тычинок, относительно высокий хвостовой стебель (в среднем не менее 7% длины тела) и сравнительно короткое антедорсальное расстояние. Однако и у некоторых озерно-речных и даже озерных сигов Балтийско-Беломорского бассейна бывает не менее высокий хвостовой стебель и аналогичное положение спинного плавника. Слегка укороченная нижняя челюсть у той же группы сигов встречается значительно реже. Следовательно, внешним, наиболее характерным признаком пыжьяна можно считать малое количество тычинок и короткую нижнюю челюсть. Нужно принять во внимание, что относительная длина нижней челюсти уменьшается с ростом рыбы (Куликова, 1960 : 116).

Краниологически пыжьян отличается длинной проксимальной частью maxillare и широкой supramaxillare. Для проходного пыжьяна на очень большом протяжении его ареала характерна относительная стабильность количества жаберных тычинок, длины нижней челюсти и высоты хвостового стебля. Озерные формы пыжьяна еще очень слабо изучены, однако имеющиеся в литературе данные лишь подтверждают подмеченную нами закономерность. Пыжьян прежде всего — форма, хорошо приспособленная к речным условиям жизни. Он переносит не только пресные, но и осолоненные воды, что позволило ему, продвигаясь в прибрежных водах морей, совершать сравнительно далекие миграции и значительно расширять свой ареал. Сравнение морфологических признаков различных представителей группы *C. lavaretus* позволяет считать пыжьяна не более как подвидом. Выделение его в самостоятельный вид, как это сделала Гонсовская (Gasowska, 1960 : 477), считаем пока необоснованным.

Coregonus chadary Dybowski — Сиг-хадары

Рот нижний, верхняя челюсть достигает вертикали переднего края глаза, изредка едва заходит за него. Praemaxillaria короткие, высокие, спереди немного вогнуты. Высота вершинной площадки рыла обычно больше его ширины. Проксимальная часть maxillaria равна 98.8% дистальной, плавно переходит в дистальную, образуя лишь слабый выступ на границе. Supramaxillaria широкие, с узким и вытянутым передним краем. Нижняя челюсть сочленяется с черепом на уровне середины глаза. Передний край dentale широкий, слабо отогнутый наружу в верхней части (рис. 10, *XII*). Зубы на языке довольно хорошо заметны, нёбо и скелет жаберного аппарата покрыты плотной кожей с хорошо выраженными бугорками. Первая надглазничная кость длинная, очень близко подходит к dermosphenoticum, образуя почти замкнутое орбитальное кольцо, что является характерным только для этого вида. Нижняя часть posttemporale широкая, длиннее верхней (рис. 23, *А*).

Сошник сравнительно большой, без зубов, закругленный спереди, с зубчатым задним краем. Ethmoidalia lateralia небольшие, с вытянутыми назад отростками (рис. 23, *Б*). Рострум длиннее, чем у других сигов. Mesethmoideum имеет примерно ту же форму, что и у *C. lavaretus*, но значительно крупнее, средний зубец его заднего края доходит до конца hypethmoideum. Frontalia соединяются на уровне ethmoidalia lateralia.

Рис. 23. *Coregonus chadary* (р. Хор, бассейн Амура). Длина черепа 58.5 мм.

Длина frontalia больше, чем у других сигов, и составляет 72% длины основания черепа. Длина parietalia — 9.5% длины frontalia, они сдвинуты назад и закрывают почти целиком supraoccipitale (рис. 23, *В*).

Череп сравнительно узкий и невысокий, наибольшая ширина его на уровне pteroticum (табл. 3). Гребень на supraoccipitale едва заметен, отростки на pteroticum и epioticum развиты слабо (рис. 23, *Г*). Сейсмосенсорные каналы на frontalia имеют шесть-семь отверстий, на praeoperculum и других костях они представлены в виде узких трубочек с ответвлениями.

Позвонков 60—62, чаще 61; предорсалий 16; тычинок 22—24; чешуй в LL 76—78. Описание сделано по одному скелету и семи рентгеноснимкам рыб из бассейна р. Амура.

Положение *C. chadary* среди других видов сигов до сих пор было весьма неопределенным. Основным его отличием считается высота рыльной площадки. Однако этот признак варьирует и не может быть надежным отличием. Между двумя видами дальневосточных сигов, *C. chadary* и *C. ussuriensis*, намечаются следующие различия: диаметр глаза у первого несколько больше, рыло значительно длиннее, тело более прогонистое, спинной и анальный плавники более высокие, грудные и брюшные более длинные, чешуя крупнее и жаберных тычинок больше (Никольский, 1956). По нашим данным, он отличается от *C. ussuriensis* отсутствием зубов на сошнике, положением рта, формой maxillaria, dentalia, posttemporalia и ethmoidalia lateralia, величиной второй надглазничной кости и ее положением по отношению к dermosphenoticum, длиною рыла, размерами и положением parietalia и общей формой черепа.

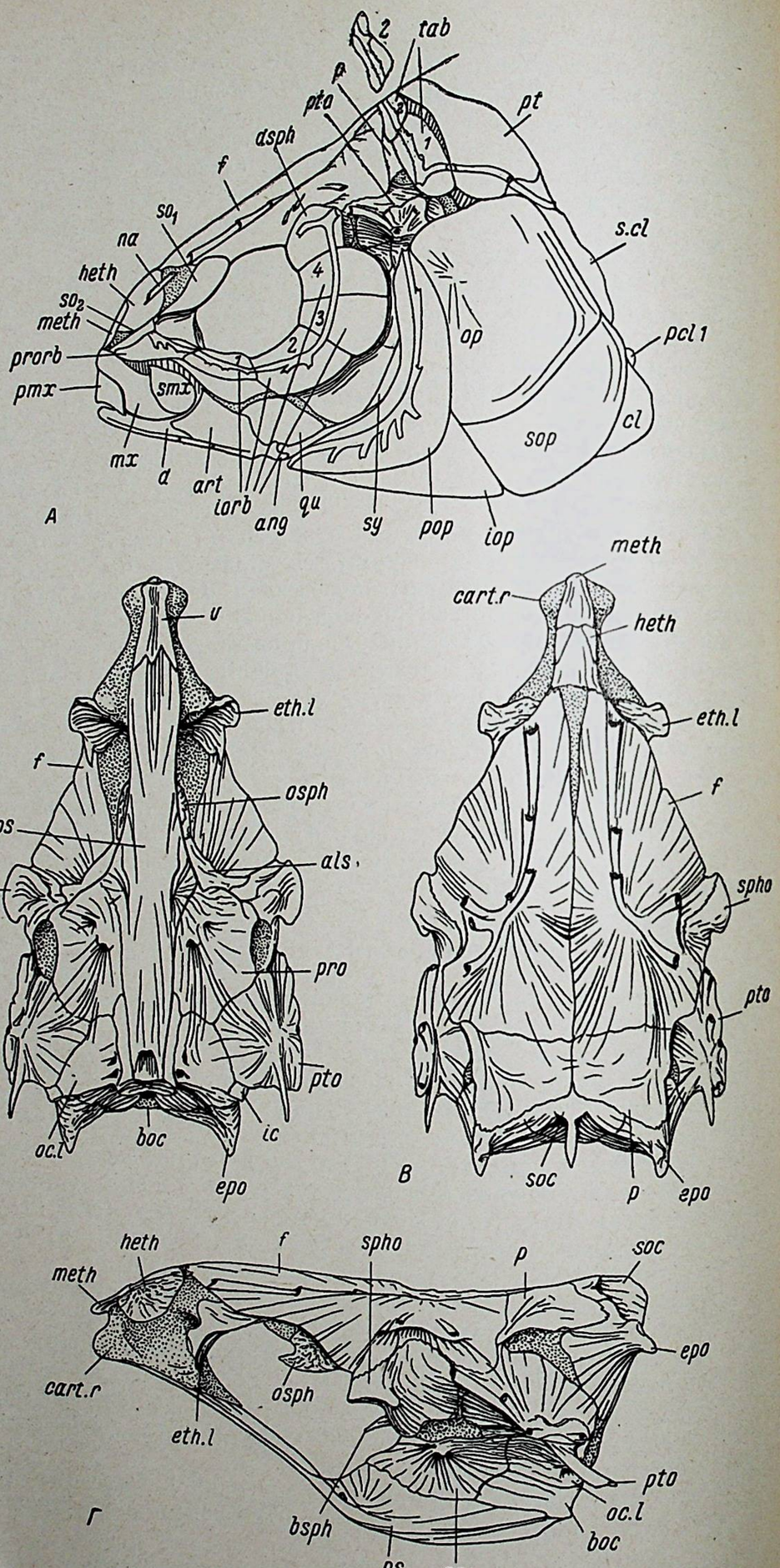
Л. С. Берг (1948 : 411) считает *C. chadary* весьма близким к *C. lavaretus pidschian*, а Гонсовская (Gasowska, 1960 : 477) относит его к подвиду пыжьяна (*C. pidschian chadary* Dybowski) на основании аналогичного соотношения длины нижней челюсти и высоты хвостового стебля, что характерно в основном для речных сигов, независимо от их видовой принадлежности. Некоторые остеологические показатели сближают хадары с сигами группы *lavaretus*, однако большинство данных подтверждает его своеобразие.

Coregonus nasus (Pallas) — Чир

Рот нижний, верхняя челюсть короткая и широкая, длина ее в среднем менее 22% длины головы. Задний конец ее не заходит за вертикаль переднего края глаза. Рыло тупое, с горбом впереди глаз; praemaxillaria короткие, спереди высокие. Проксимальная часть maxillaria в среднем составляет 103% дистальной, supramaxillaria каплевидной формы, ширина их в среднем 51.2% длины. Глаза маленькие; голова сравнительно короткая и высокая. Нижняя челюсть небольшая; передний край dentale внизу слегка отогнут наружу, затем почти вертикальный, высокий, задняя часть этой кости умеренно вырезана (рис. 10, *XIII*). Пластинка на языке округлая спереди, с заостренным задним краем, на ней мелкие шипики, как и на всех pharingeal plate.

Расстояние между первой надглазничной костью и dermosphenoticum больше, чем у других сигов, равно примерно 15% окружности орбиты. Кости жаберной крышки крупные, operculum сзади образует тупой угол. Форма posttemporalia варьирует. У крупных особей между нижней и верхней частью этой кости наблюдается постепенный переход, у мелких имеется «перехват», нижняя часть обычно длиннее верхней, но иногда они почти равны (рис. 24, *А*).

Сошник длинный, его задний край широкий с большими зубцами, зубов нет. Ethmoidalia lateralia с небольшими острыми отростками сзади



(рис. 24, *Б*). Mesethmoideum маленький, спереди закругленный, сзади без зубцов, закрывает лишь переднюю часть hypethmoideum. Frontalia соединяются примерно в первой трети своей длины, образуя небольшой гребень. Parietalia крупные, в среднем 18.2% длины frontalia, соединены на всем своем протяжении. На pteroticum длинный и острый шип (рис. 24, *В*).

Череп широкий и высокий, его ширина на уровне sphenoticum и pteroticum почти одинакова (табл. 3). Затылок косо срезанный. Верхняя линия черепа повышается к затылку, заканчиваясь у крупных особей гребнем на supraoccipitale, который у мелких почти не заметен (рис. 24, *Г*). Сейсмосенсорные каналы на frontalia в виде широких трубок, с пятью-шестью отверстиями; на praeoperculum имеется восемь-девять отверстий, на других костях каналы также хорошо развиты.

Позвонков 61—63, чаще 63; предорсалий 16—19, чаще 17; жаберных тычинок 19—25; чешуй в LL 80—98. Описание сделано по пяти экземплярам из р. Индигирки и из рыбхоза «Ропша» Ленинградской области.

Своеобразное строение челюстей и некоторые другие морфологические особенности, на основании которых Гонсовская (Gasowska, 1960) выделила чира как единственного представителя группы «*paralavaretus*», мы считаем крайним пределом приспособления к питанию бентосом у сигов с нижним ртом.

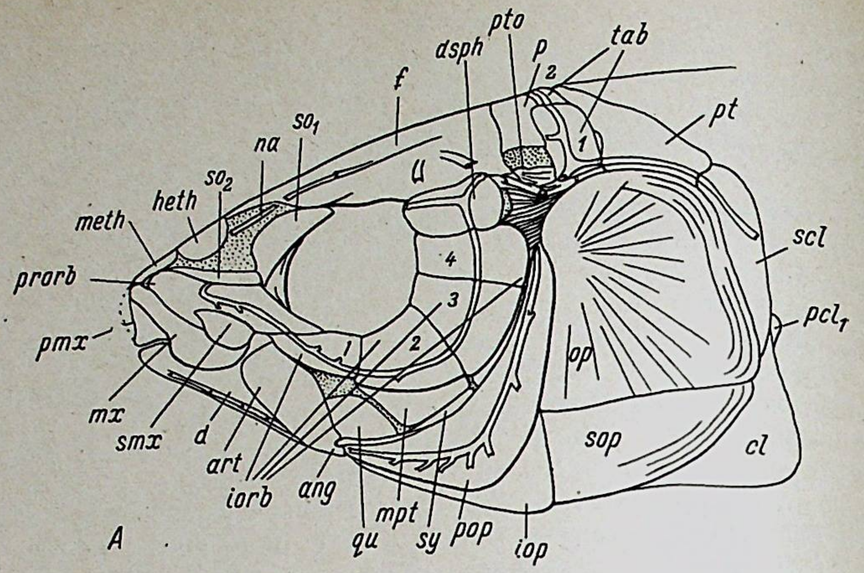
Род **PROSOPIUM** Milner

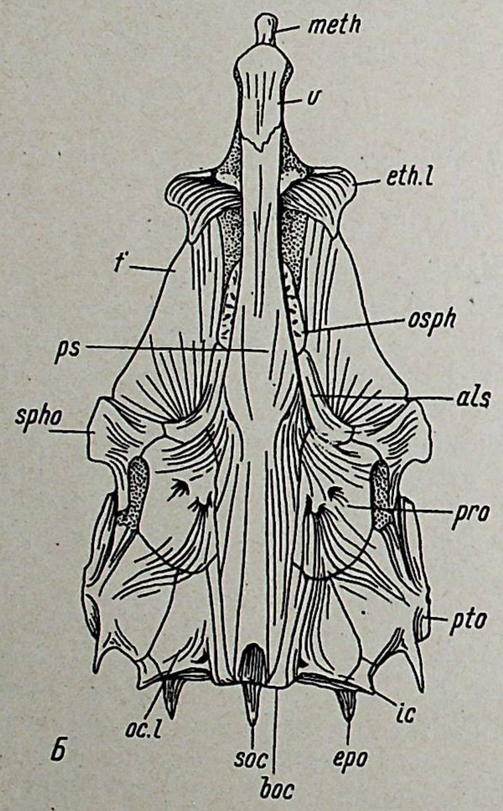
Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennet) — **Валек**

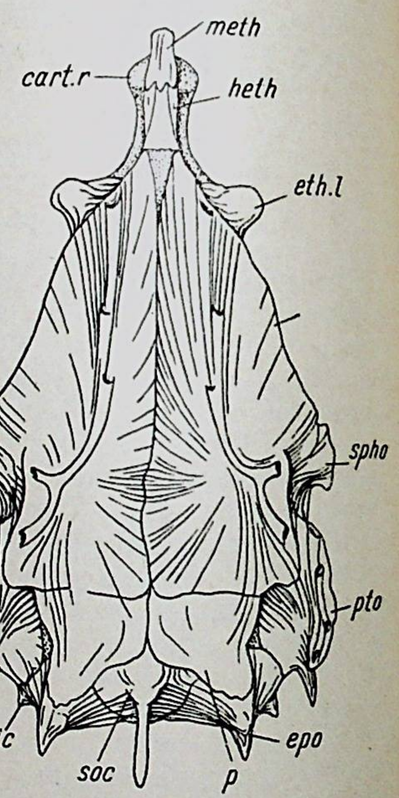
Носовое отверстие разделено одной круглой лопастинкой. Верхнечелюстная кость короткая и широкая, далеко не доходит до вертикали переднего края глаза. Рот нижний, маленький; рыло удлиненное (рис. 25, *А* и 26, *А*). Проксимальная часть maxillare у валька из озер короче дистальной; у единственного экземпляра из р. Индигирки — длиннее. Ширина supramaxillaria обычно менее половины их длины. Предглазничная косточка широкая, равна или шире верхнечелюстной. Форма ее иная, чем у *Coregonus* (рис. 26), ширина первой подглазничной кости лишь немного меньше ширины верхнечелюстной. Нижняя челюсть небольшая, довольно узкая. Форма dentalia у речного валька и озерных форм различна. Передний край их у первого поднимается почти вертикально и вверху едва заметно отогнут в стороны; у вторых поднимается под углом, вверху закруглен (рис. 10, *XIV* и *XV*). Пластинка на языке продолговатая, соприкасается с первой базибранхиалией, имеет вдоль своей средней части очень мелкие шипики. На глоточных пластинках шипики несколько крупнее. Поверх второй, третьей и частично четвертой basibranchialia лежит окостеневшая прозрачная пластинка. При ее отсутствии на каждой из этих костей посредине есть небольшой гребень (рис. 4, *В*).

Первая надглазничная кость маленькая, расстояние между нею и dermosphenoticum у речных вальков равно примерно 18—19%, у озерных 22—24% окружности орбиты. Praeoperculum слабо изогнута, operculum с радиальными полосками, по форме приближается к трапеции. Нижняя, широкая часть posttemporalia немного меньше верхней, между ними «перехват» (рис. 25, *А*).

Сошник в виде широкой и тонкой пластинки, закругленной спереди и неправильной формы сзади, без зубов. Ethmoidalia lateralia вытянуты в ширину, отростки на их заднем крае тупые, прилегают к внешним краям frontalia (рис. 25, *Б*). Mesethmoideum прикрывает собой примерно половину hypetmoideum и далеко выдается вперед за хрящевой рострум;







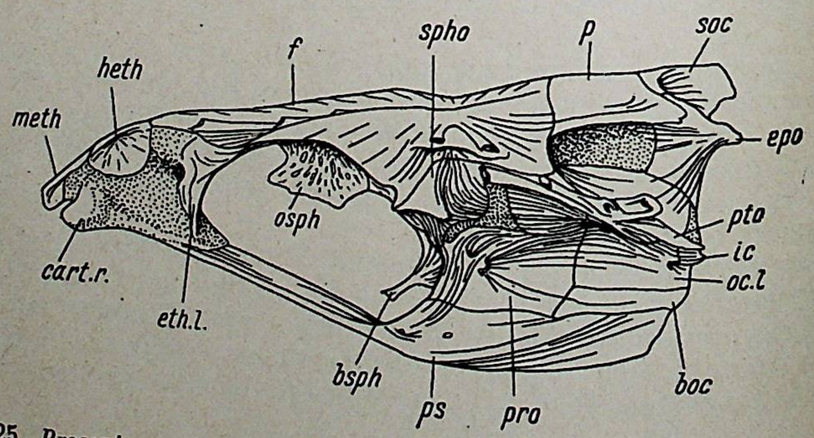
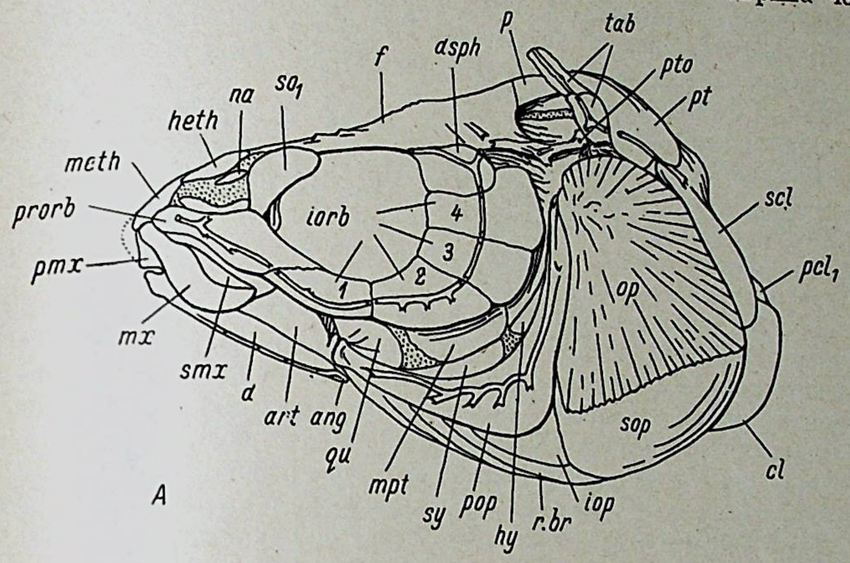


Рис. 25. *Prosopium cylindraceum* (р. Индигирка). Длина черепа 36 мм.

на переднем конце сверху mesethmoideum слегка вогнутый, сзади зубчатый или закругленный. Frontalia соединяются в самой передней своей части, образуя гребень, кончающийся на уровне sphenoticum. Длина parietalia составляет 15—22% длины frontalia. Parietalia соединены на всем своем протяжении. На pteroticum острый шип (рис. 25, *В*).

Череп треугольной формы, узкий спереди, особенно у озерных вальков, и широкий в задней части; на уровне pteroticum ширина черепа



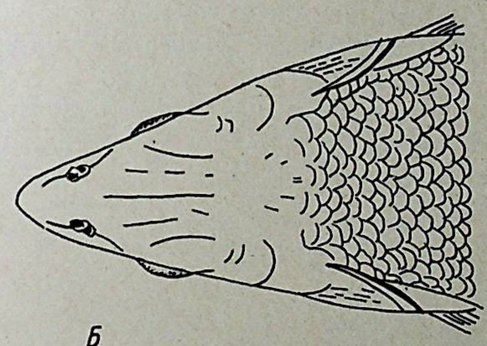


Рис. 26. *Prosopium cylindraceum* (*А*). Бассейн р. Колымы. Длина головы 66 мм (*Б*). (Голова сверху — по Бергу, 1948).

наибольшая (табл. 3). У озерных форм parasphenoideum в средней части почти вдвое у́же, чем у речного валька. На supraoccipitale имеется небольшой гребень (рис. 25, *Г*). Сейсмосенсорные каналы на frontalia сравнительно широкие, имеют по пять-шесть отверстий, на остальных костях — в виде тонких трубок с разветвлениями.

Позвонков 62—64, чаще 62—63; предорсалий 15—18, чаще 17; жаберных тычинок 19—20; чешуй в LL 93—99.

Описание сделано по двум полным скелетам и семи рентгеноснимкам рыб из р. Индигирки и оз. Дарпир (бассейн Колымы) и по 12 черепам из мелких озер бассейна Колымы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате впервые осуществленного тщательного остеологического исследования сигов удалось найти наиболее надежные критерии для построения их системы и уточнить строение отдельных элементов ске-

лета. Особенно интересным оказалось наличие рудиментарного позвонка и соответствующей ему гемальной дуги, впервые обнаруженных В. В. Покровским у некоторых видов лососевых. Этот рудимент был найден нами у всех видов сигов. Он расположен между затылочными костями и первым нормальным позвонком.

Пересмотр существующих взглядов на систематическое положение видов рода *Coregonus* L. позволяет считать, что род *Coregonus* L. имеет не три, как было принято, а два подрода — *Leucichthys* Dyb. и *Coregonus* L., — а *Prosopium* Milner может быть выделен в самостоятельный род. Кроме того, байкальский омуль рассматривается как самостоятельный вид — *C. migratorius* (Georgi).

У полиморфного вида *C. lavaretus* L. можно наметить несколько определенных линий эволюции, например: озерные глубоководные сиги, озеро-речные, многотычинковые и т. д. Все эти группы, несмотря на некоторые специфические особенности в каждом водоеме, имеют общие черты и должны иметь соответствующее латинское название для всей группы в целом.

Сиги — обитатели северных водоемов со сравнительно бедной и весьма изменчивой кормовой базой и коротким вегетационным периодом. Обилие форм у сигов рассматривается как одно из приспособлений, направленное на наиболее полное использование ограниченных пищевых запасов северных водоемов. Это обстоятельство наложило отпечаток на всю эволюцию сигов. Обитатели водоемов озерного типа освоили здесь различные глубины и используют для своего питания различные группы кормовых животных, в связи с чем у них наблюдается большая изменчивость органов, связанных с питанием, в частности количества жаберных тычинок. В речных условиях, где планктон развит слабо, наблюдается относительная стабильность в строении жаберного аппарата и челюстей, приспособленных в основном к добыванию бентоса. Расширение ареала у речных форм происходит в результате миграций в проточных водоемах, и соответственно у этих видов лучше развиты двигательные функции. У речных обитателей формообразование значительно менее интенсивно, чем у озерных.

ЛИТЕРАТУРА

Барсуков В. В. 1964. Внутривидовая изменчивость у тихоокеанского морского окуня (*Sebastedes alutus* Gilbert). Тр. Всес. научно-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., XLIX, Изв. Тихоок. научно-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., LI : 231—252.

Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР, Л., I : 5—446.

Берг Л. С. 1955. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XX : 7—286.

Березовский А. И. 1924а. О сиговых (gen. Coregonus) реки Енисея. Тр. Сиб. ихтиол. лаб., II, 1 : 81—97.

Березовский А. И. 1924б. К вопросу о классификации сиговых. Русск. гидробиол. журн., III, 11—12 : 266—280.

Зверева О. С., Е. С. Кучина и Н. А. Остроумов. 1953. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. Изд. АН СССР : 3—229.

Куликова Е. Б. 1960. Сиги Ямала. Тр. Инст. океанол., XXXI : 111—145.

Меньшиков М. И. 1949. О возрастной и географической изменчивости сигов Coregonus nasus (Pall.) и C. lavaretus pidschian (Gmel.). Уч. зап. Молот. гос. унив., V, 1 : 77—82.

Мухомедияров Ф. Б. 1942. Расы байкальского омуля (Coregonus migratorius Georgi), их морфологические и биологические особенности и роль в промысле. Изв. Биол.-геогр. инст. Вост.-Сиб. унив., IX, 3—4 : 35—95.

Никольский Г. В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Изд. АН СССР, М. : 5—550.

Пирожников П. Л. 1953. Некоторые данные по биологии муксуна. Тр. Всес. гидробиол. общ., V : 339—349.

Покровский В. В. 1966. О рудиментарных элементах в переднем отделе позвоночника у рыб семейства *Salmonidae*. Тр. Карел. отд. Гос. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., IV : 10—19.

Покровский В. В. 1967. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris albi* Berg. Изв. Гос. научно-иссл. инст. оз. и речн. рыбн. хоз., LXII : 100—114.

Правдин И. Ф. 1931. Сиги Озерной области СССР. Изв. Ихтиол. инст., XII, 1 : 166—235.

Правдин И. Ф. 1950. Морфо-биологическая классификация сигов бассейна Белого моря в пределах Карело-Финской ССР. Изв. Карело-Финск. фил. АН СССР, 1 : 72—79.

Правдин И. Ф. 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—324.

Правдин И. Ф. и И. К. Якимович. 1940. Омуль [Coregonus autumnalis (Pallas)] из Обской губы. Тр. Научно-иссл. инст. полярн. землед., животнов. и пром. хоз., сер. «Пром. хоз.», 10 : 49—71.

Решетников Ю. С. 1963. Об изменчивости сигов. Зоол. журн., XLII, 8 : 1187—1199.

Bargetzi I. P. 1960. Application de méthodes d'analyse biochimique a un probléme taxanomique: les Corégonus du lac de Neuchatel. Revue Suisse d'hydrol. Schweiz. Zeitschr. für Hydrol., XXII, 2 : 641—759.

Buckus R. H. 1957. The fishes of Labrador. Bull. Amer. mus. nat. hist., 113, 4 : 279—337.

Cope E. D. 1872. Observations on the systematic relations of the fishes. Proc. Amer. ass. adv. sci., 20 : 317—344.

Denton H. R. 1960. Comparative morphometry of the mountain whitefish, Prosopium williamsoni. Copeia, 3 : 192—200.

Dottrens E. 1959. Systematique des coregonus de l'Europe occidentale, basse sur une étude biometrique. Rev. Suisse zool., 66, I, 1 : 1—66.

Dymond J. R. 1943. The coregonine fishes of northwestern Canada. Contr. Royal Ontario Mus. Zool., 24 : 171—232.

Gasowska M. 1960. Genus Coregonus L. discussed in connection with a new systematic feature that of shape and proportion of os maxillare and os supremaxillare. Ann. zool. Polska Akad. Nauk inst. zool., 18, 26 : 471—513.

Godfrey H. 1955. On the ecology of Skeena River whitefishes Coregonus and Prosopium. J. Fish. Res. Bd. Canada, 12, 4 : 499—542.

Gosline W. A. 1960. Contributions toward a classification of modern isospondylous fishes. Bul. Brit. Mus. (Nat. Hist), Zool., 6, 6 : 325—365.

Hile R. 1936. Summary of investigations on the morphometry of the cisco, Leucichthys artedi (Le Sueur) in the lakes of the Northeastern Highlands, Wisconsin. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts a. Lett., XXI : 619—634.

Jordan D. S. and B. W. Evermann. 1911. A Review of the Salmonoid fishes of the Great Lakes, with notes of the whitefishes of other regions. Bull. U. S. Bur. Fish., 39, 737 : 1—41.

Koelz W. 1929. Coregonid fishes of the Great Lakes. Bull. U. S. Bur. Fish., 43, II, 1048 : 297—643.

Koelz W. 1931. The coregonid fishes of Northeastern America. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts a. Lett., 13 : 303—432.

Misik V. 1962. Prispelok k poznaniu sesonnei menlivosti plastickych znakov pleskaca vysokeho, Abramis brama (L.). Zool. Lysty, 11 (25), 1 : 65—70.

Norden C. R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (Thymallus arcticus) and its phylogeny. J. Fish. Res. Bd. Canada, 18, 5 : 679—791.

Nybelin C. 1963. Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. Ark. Zool., 15, 35 : 485—516.

Odenwall E. 1929. On the classification of the various forms of Coregonus s. str. of Northern Europe. Mem. Societ. Fauna et Flora Fenn., 5 : 116—125.

Regan C. T. 1910. The caudal fin of the Elopidae and of some other Teleostean fishes. Ann. Mag. Nat. Hist., 8, V : 354—358.

Ridewood W. G. 1904. On the cranial osteology of the fishes of the families Elopida and Albulidae, with remarke on the morphology of the skull in the lower Teleostean fishes generally. Proc. Zool. Soc., London, 2 : 35—81.

Smith S. H. 1957. Evolution and distribution of the Coregonids. J. Fish. Res. Bd. Canada, 14, 4 : 599—604.

Smith C. L. and R. M. Bailey. 1961. Evolution of the dorsal-fin supports of Percoid fishes. Pap. Mich. Acad. Sci, Arts a. Lett., 46 : 345—363.

Starks E. Ch. 1916. The sesamoid articular, a bone in the mandible of fishes. Leland. Stanf. Junior Univ. Publ. California : 3—40.

Steinmann P. 1950. Ein neues System der Mitteleuropäischen Coregonen. Rev. Suisse zool., 57 : 517—525.
Steinmann P. 1950. Monographie der schweizerischen Koregonen. Rev. Suisse d'hydrol. Schweiz. Zeitschr. für Hydrol., XII, 1 : 109—192.
Svärdson G. 1957. The Coregonid Problem. VI. The Palearctic species and their intergrades. Rept. Swed. State. Inst. Fresh-Wat. Fis. Res. Drottningholm, 38 : 268—356.
Vladykov V. D. 1954. Taxonomie Characters of the Eastern North America Chars (Salvelinus and Cristivomer). J. Fish. Res. Bd. Canada, XI, 6 : 904—932.
Walters V. 1955. Fishes of western arctic America and eastern arctic Siberia. Taxonomy and Zoogeography. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 106, 5 : 261—368.
Wynne-Edwards V. C. 1952. Freshwater vertebrata of the Arctic and Subarctic. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 94 : 1—28.

РЕФЕРАТЫ

УДК 591.471.435/.44 : 597.94

Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у Ranodon sibiricus (Hynobiidae, Amphibia). Регель Е. Д. 1968. В сб.: Морфология низших позвоночных, Тр. ЗИН АН СССР, т. 46. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 5—85.

Исследовано развитие хрящевого черепа (ХЧ) у представителя примитивных хвостатых амфибий *Ranodon sibiricus* в сравнении с ранее исследованным представителем того же сем. *Hynobiidae*, сибирским углозубом — *Hynobius keyserlingii*. Установлено 12 стадий развития ХЧ, начиная с его первых мезенхимных закладок до взрослого черепа. Исследование проводилось на микроскопических препаратах (124 серии) методом графических и пластических реконструкций. Выявлены чрезвычайно древние черты как в осевом, так и в висцеральном отделах ХЧ, в которых сохранились следы их первичной сегментации. В осевом черепе сохранились следы сегментации межушной области, выражающиеся в рудименте I заушного миотома и относящегося к нему нерва, в закладке основания еще одной дуги спереди от предзатылочной кости и в разрастании верхнего ее отдела, входящего в состав медиальной стенки ушной капсулы. В висцеральном черепе следы бранхиомерии выражаются в образовании рудиментов преспиракулярной висцеральной щели, которая документирует принадлежность переднего отдела птеригоидного отростка к предчелюстной дуге. В развитии обонятельных капсул у *Hynobiidae* прослеживается путь преобразования отверстия для задней наружной ноздри у кистеперых рыб в боковое окно капсулы у хвостатых амфибий. Исследование связей верхнего отдела челюстной дуги с осевым черепом показало, что у *Hynobiidae* либо в развитии этих связей, либо в дефинитивном их состоянии сохранились те же взаимоотношения, которые имелись у кистеперых рыб. Все эти факты указывают на то, что в развитии ХЧ *Hynobiidae* имеются новые доказательства близкого родства этих примитивных *Tetrapoda* с кистеперыми рыбами из отряда *Rhypidistia*. Илл. —48, табл. —2, библ. — 126 назв.

УДК 591.471.44 : 597.94

Развитие костей крыши черепа хвостатых амфибий. Лебедкиной Н. С. 1968. В сб.: Морфология низших позвоночных, Тр. ЗИН АН СССР, т. 46, Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 86—124.

Исследовалось развитие предчелюстной кости и костей крыши черепа у личинок хвостатых амфибий (*Ranodon sibiricus*, аксолотль, *Pleurodeles waltlii*, *Triton cristatus karelini*) и некоторых рыб (*Holostei*, *Polypterus*). У хвостатых амфибий на стадиях перехода к активному питанию развивается характерная для наземных позвоночных система укрепления предчелюстной кости, при которой давление от зубов передается на основание кости и далее по ее восходящему отростку — на покровные кости крыши черепа. При этом утрачиваются характерные для рыб коррелятивные зависимости в развитии покровных костей и хрящевого черепа и личинки могут переходить к активному питанию на относительно ранних стадиях развития хрящевого черепа. Рассматривается вопрос о преобразовании строения переднего отдела черепа наземных позвоночных по сравнению с кистеперыми рыбами (редукция замещающих окостенений этмоидного отдела, уменьшение и стабилизация количества покровных костей передней части крыши черепа) в связи с возникновением у *Tetrapoda* своеобразной системы укрепления челюстных костей. Илл. — 27, библ. — 48 назв.

УДК 591.471.433.068.1 : 597.9

Механизм захватывания пищи личинок хвостатых амфибий. Северцова А. С. 1968. В сб.: Морфология низших позвоночных, Тр. ЗИН АН СССР, т. 46. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 125—168.

Статья содержит описание строения и индивидуального развития хрящей и мышц гиобранхиального аппарата (Г. А.) личинок девяти видов *Urodela*. На основе наблюдений за живыми личинками выяснено, что основной функцией Г. А. является захватывание пищи и транспортировка ее внутри ротоглоточной полости к пищеводу. Функция осуществляется посредством колебаний дна этой полости, создающих ток воды, несущий добычу, и происходящих в результате движений Г. А. Исследованный в работе механизм движений Г. А. личинок *Urodela* унаследован от механизма гулярного дыхания кистеперых рыб. Утеря функции дыхания обусловила основные преобразования Г. А. при переходе от рыб к низшим *Tetrapoda*. В ряду личинок *Urodela* строение Г. А. почти не менялось, что обусловлено биологической выгодностью механизма действия этой системы, позволяющего захватывать добычу дистантно. Эволюционные преобразования Г. А. происходили путем модусов филэмбриогенеза. Это показывает, что не только дефинитивные, но и ценогенетические признаки эволюируют посредством эволюционных изменений хода онтогенеза. Илл. — 9, табл. — 4, библ. — 89 назв.

УДК 591.471.431 : 597.553.1

Строение и функциональное значение наджаберных органов у сельдевых. Световидова А. Н. и Т. А. Скворцова. 1968. В сб.: Морфология низших позвоночных, Тр. ЗИН АН СССР, т. 46. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 169—189.

Наджаберные органы имеются у ряда групп рыб, в том числе и у сельдевых. По сложности строения у сельдевых они разделяются на два типа, или группы: наиболее сильно развитые — улиткообразные, менее развитые — карманообразные, причем среди последних, в свою очередь, можно различать более сложно устроенные и крупные органы с удлиненными и видоизмененными жаберными тычинками и менее крупные, рудиментарные, с не удлиненными и не измененными тычинками. Улиткообразные наджаберные органы свойственны рыбам, имеющим наибольшее число жаберных тычинок и питающимся наиболее мелкими, в частности растительными, организмами, мешкообразные и особенно рудиментарные — имеющим наименьшее число тычинок и питающимся крупными ракообразными и хищниками. Наджаберные органы выполняют функцию придаточных органов питания, а не дыхания, как предполагалось ранее. Кроме зависимости от состава пищи, степень развития наджаберных органов изменяется соответственно с изменением комплекса морфологических особенностей, на которых основывается система сельдевых. Улиткообразные наджаберные органы свойственны самым высокоорганизованным сельдевым, а слабо развитые и рудиментарные — низкоорганизованным. Илл. — 10, табл. — 2, библ. — 68 назв.

УДК 591.8 : 591.434.1 : 597.5

Филогенетическая и экологическая обусловленность гистологического строения средней кишки некоторых костистых рыб. Васильевой Н. Е. и Коровиной В. М. 1968. В сб.: Морфология низших позвоночных, Тр. ЗИН АН СССР, т. 46. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 190—205.

Изучалось гистологическое строение средней кишки (ГССК) некоторых представителей семейств *Cyprinidae*, *Salmonidae* и *Osmeridae* в связи с особенностями их питания. Исследование показало, что у разно питающихся безжелудочных рыб (карповые) различия в ГССК выражены отчетливо. Это, по-видимому, является следствием того, что у них в среднюю кишку (СК) попадает предварительно мало (только механически) обработанная пища. Структурные особенности СК безжелудочных рыб стоят в прямой связи с их экологией. В ГССК желудочных рыб в пределах одной систематической группы имеется большое сходство, обусловленное их филогенетическим родством, а различия, связанные с их экологией, невелики. У рыб, СК которых сравнительно примитивна, что выражается в слабом развитии мезенхимных производных ее стенки (карась, корюшка), кишечный эпителий (КЭ) имеет относительно высокий удельный вес в органе и испытывает значительные морфофункциональные изменения. У лососевых, имеющих сложно дифференцированную стенку СК, в которой хорошо развиты соединительнотканные и мышечные элементы, КЭ более стойко сохраняет свою типичную структуру при разных режимах питания. Чем примитивнее построена стенка СК и чем слабее развиты взаимосвязи между ее основной и вспомогательными тканями, тем значительнее размах функциональных изменений ткани (КЭ), обеспечивающей ее специфическую функцию. Илл. — 45, библ. — 82 назв.

УДК 591.4 : 597.553.2(47)

Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза. Шапошниковой Г. Х. 1968. В сб.: Морфология низших позвоночных, Труды ЗИН АН СССР, т. 46. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 206—256.

В результате впервые осуществленного остеологического исследования сигов установлены наиболее надежные критерии для построения их системы и уточнено строение отдельных элементов скелета. Особенно интересным оказалось наличие рудиментарного позвонка и соответствующей ему гемальной дуги, впервые обнаруженных В. В. Покровским у некоторых видов лососевых. Этот рудимент имеется у всех видов сигов и расположен между затылочными костями и первым нормальным позвонком.

Пересмотр существующих взглядов на систематическое положение видов рода *Coregonus* L. позволяет считать, что род *Coregonus* L. имеет не три, как было принято, а два подрода, — *Leucichthys* Dyb. и *Coregonus* L., — а *Prosopium* Milner может быть выделен в самостоятельный род. Кроме того, байкальский омуль рассматривается как самостоятельный вид *C. migratorius* (Georgi).

У полиморфного вида *C. lavaretus* можно наметить несколько определенных линий эволюции, например: озерные глубоководные сиги, озерно-речные, многотычинковые и т. д. Все эти группы, несмотря на некоторые специфические особенности в каждом водоеме, имеют общие черты и должны иметь соответствующее латинское название для всей группы в целом. Илл. — 26, табл. — 3, библ. — 46 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Е. Д. Регель. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у Ranodon sibiricus (Hynobiidae, Amphibia)	5
Н. С. Лебедкина. Развитие костей крыши черепа хвостатых амфибий	86
А. С. Северцов. Эволюция гиобранхиального аппарата личинок хвостатых амфибий	125
А. Н. Световидов и Т. А. Скворцова. Строение и функциональное значение наджаберных органов сельдевых	169
Н. Е. Васильева и В. М. Коровина. Филогенетическая и экологическая обусловленность гистологического строения средней кишки некоторых костистых рыб	190
Г. Х. Шапошникова. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза	207
Рефераты	257

CONTENTS

	Page
Preface	3
E. D. Regel. The development of cartilaginous neurocranium and its connections with the upper part of mandibular arch in Sibirian salamander Ranodon sibiricus (Hynobiidae, Amphibia)	5
N. S. Lebedkina. The development of the skull roof bones in Urodela	86
A. S. Sewertzoff. The evolution of hyobranchial apparatus of the Urodela's larvae	125
A. N. Svetovidov and T. A. Skvorzowa. The structure and functional significance of pharyngeal organs in clupeoid fishes	169
N. E. Vasilieva and V. M. Korovina. The dependence of histological structure of the middle intestine of Teleostean fisces on phylogenetic and ecological factors	190
G. Shaposhnicova. Comparative morphology of the whitefishes (Coregonidae) from the USSR	207
Abstracts	257

МОРФОЛОГИЯ
НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Труды Зоологического института АН СССР,
том XLVI

Утверждено к печати
Зоологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства *Н. Я. Росина*
Художник *В. В. Грибакин*
Технический редактор *М. Н. Кондратьева*
Корректоры *Н. В. Лихарева* и *Г. А. Мирошниченко*

Сдано в набор 28/V/1968 г. Подписано к печати 28/XI 1968 г. РИСО АН СССР № 30-81В. Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 9 5/16. Печ. л. 16 1/4+19 вкл. (2 3/8 печ. л.).=25,92 усл. печ. Уч.-изд. л. 24,25. Изд. № 3585. Тип. зак № 1110 М-46556. Тираж 1200. Бумага № 2. *Цена 2 р. 39 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34,
9 линия, д. 12