

57  
А-71

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

НЕЕЛОВ  
Алексей Вадимович

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ  
РЫБ ПОДСЕМЕЙСТВ MYXOSERNALINAE И ARTEDIIDINAE  
(COTTIDAE, PISCES) В СВЯЗИ С ИХ КЛАССИФИКАЦИЕЙ

03.00.10 - иктиология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Ленинград  
1973

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

НЕЕЛОВ  
Алексей Вадимович


СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ  
РЫБ ПОДСЕМЕЙСТВ МУХОСОБРАТЦАЕ И АРТЕДТЕЛЦАЕ  
(СОТТИДАЕ, ПИСЦЕС) В СВЯЗИ С ИХ КЛАССИФИКАЦИЕЙ

03.00.10 - икhtiология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук.

Ленинград  
1973



57  
А 71

597

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Зоологического института Академии наук СССР.

Научный руководитель:

член-корреспондент АН СССР, профессор А.П. Андрияшев.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Б.Н. Казанский  
доктор биологических наук Н.В. Парин.

Ведущее учреждение:

Лаборатория экспериментальной ихтиологии и гидробиологии Петергофского биологического института Ленинградского государственного орденов Ленина и Трудового Красного Знамени Университета им. А.А. Жданова.

Автореферат разослан " 7 " мая 1973г.

Защита диссертации состоится " 6 " июня 1973г. в 15 часов на заседании Ученого Совета Зоологического института АН СССР (Ленинград, В-164, Университетская набережная, 1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Ученый секретарь  
Зоологического института  
АН СССР

В.Н. Никольская



Интерес к сейсмосенсорной системе рыб возрастает по мере выяснения многообразия ее морфологического строения и развития представлений о ее функциональном значении. Естественно, что систематики также обращались и обращаются все в большей степени к этой системе органов чувств, ибо особенности ее строения оказываются специфическими у разных видов и могут быть использованы в систематике и диагностике.

Данная работа и представляет собой такого рода исследование, где наряду с собственно изучением морфологического строения сейсмосенсорной системы почти у полсотни видов рыб из семейства Cottidae делается попытка проследить морфологические изменения строения этой системы. На основании этого анализа и привлечения других особенностей строения предлагается схема родственных взаимоотношений и эволюции рыб подсемейств *Muoxoserphalinae* и *Artediellinae*.

Диссертация объемом 137 страниц машинописного текста состоит из введения, пяти глав и списка литературы, включающего 148 работ на русском языке и 307 на иностранных языках. Диссертация иллюстрирована 69 оригинальными морфологическими рисунками и схемами. К диссертации имеется Приложение, состоящее из двух частей. Приложение I - морфологическая часть, включает характеристики родов и видов по сейсмосенсорной системе (95 стр.); Приложение 2 - систематическая часть, включает таблицы для определения всех таксонов от подсемейства до подвида, характеристики и расширенные диагнозы видов (105 стр.).

## ВВЕДЕНИЕ

Семейство керчаковых (Cottidae) самая многочисленная по числу видов группа рыб в морской ихтиофауне СССР и прилегающих вод. Именно Cottidae составляют в наших северных и дальневосточных морях существеннейший элемент фауны. А.П. Андрияшев (1939) лишь для Берингова моря указывает 65 видов Cottidae из общего числа 297 видов, т.е. более пятой части (21,9%). Аналогичные соотношения характерны и для других морей (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Wilimovsky, 1964).

В разработке морфологических основ системы семейства Cottidae и в особенности выяснении эволюционных взаимоотношений входящих в него таксонов сделано еще очень мало. Лишь разностороннее изучение байкальских подкаменщиков, завершившееся прекрасной монографией Д.Н.Талиева (1955), как-то восполняет этот пробел. Современные представления об объеме и родственных отношениях внутри Cottidae и близких к нему семейств основываются на краткой, но морфологически обоснованной работе А.Я.Таранца (1941).

В результате подробного изучения морфологии ряда систем, в том числе остеологии и внешней морфологии, у многих видов Мухосерпалінае s. lato (т.е. в понимании объема этой группы Таранцом), удалось обнаружить, что виды и целые группы видов прежде всего очень хорошо различаются между собой количеством, строением и, в первую очередь, топографией кожных канальцев и пор сейсмодатчика системы головы и туловища. Именно особенности этой системы позволили понять систематические взаимоотношения в подсемействе Мухосерпалінае s. lato. Глубокие различия в строении сейсмодатчика системы у крячкорогов (Artediellini Таранца) и керчаков (Мухосерпалінае s. str.), дополненные остеологическими и внешнеморфологическими особенностями строения, положены в основу обоснования самостоятельности крячкорогов в ранге отдельного подсемейства Artediellinae. Видоспецифичность этой системы во многом способствовала пониманию статуса различных таксонов внутри этих подсемейств.

Наибольшую трудность при работе вызвало отсутствие разработанной терминологии и обозначений различных периферических элементов сейсмодатчика системы. Поэтому пришлось подыскать не

только рациональную методику исследования самой системы на фиксированном коллекционном материале, но, и в первую очередь, найти определенный "порядок" и как-то систематизировать большое количество канальцев и пор, казалось бы беспорядочно разбросанных на голове и туловище рыбы.

## Глава I.

### СЕЙСМОСЕНСОРНАЯ СИСТЕМА РЫБ И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ.

#### I. Исторический обзор.

**Морфология.** Органы сейсмодатчика системы или как их обычно, хотя и неточно, называют "органы боковой линии", являются органами чувств и свойственны только первичнотелным позвоночным: бесчелюстным, рыбам, всем личинкам и взрослым формам некоторых видов амфибий. В наибольшей степени эти органы развиты у рыб, где эта система достигает своего максимального функционального развития и большого морфологического разнообразия. В настоящее время к органам сейсмодатчика системы относят: ампулы Лоренцини, пузырьки Сави и собственно сейсмодатчные органы: каналы, борозды или ямки с заключенными в них рецепторными элементами - невромастами (канальные невромасты) и свободно сидящие сейсмодатчные почки - свободные или поверхностные невромасты ("генипоры", "pit-organs", "free neuromast" и т.д.; см. Макушок, 1958, стр.12; Дислер, 1960, стр.6). Более подробно подразделение всех кожных органов чувств сделано Герриком (Herrick, 1903) и принято всеми исследователями вплоть до последнего времени (Дислер, 1960). Современная систематизация элементов собственно сейсмодатчика системы и порядок в терминологии ее различных проявлений произведены В.М.Макушковым (1958, 1961).

Общей для всех рыбообразных, рыб и амфибий является собственно сейсмодатчная система. Впервые она была описана в 17 веке у хрящевых Стенониусом (Stenonius, 1664, 1669) и у костистых Ривинусом (Rivinus, 1678). В дальнейшем она была отмечена для очень многих рыб с большей или меньшей степенью детализации и точности. Наиболее значительными морфологическими иссле-

дованиями следует считать работы анатомов немецкой классической школы (Leydig, 1850, 1851 и др.; Schulze, 1861, 1870; Solger, 1877 и др.; Bodenstein, 1882, кстати, впервые описавший каналы и тонкое строение невромастов у *Cottus gobio*). В дальнейшем было опубликовано очень много работ с описанием "органов боковой линии" у рыбообразных, рыб и амфибий (Allis, 1889, 1900, 1901 и др.; Garman, 1888, 1889; Herrick, 1903; Дислер, 1941, 1959, 1960 и др.; Dijkgraaf, 1952, 1963 и мн. др. авторы). Особенно велика здесь заслуга Эллиса, впервые обобщившего накопленный морфологический материал и обратившегося к эволюции сейсмочувствительной системы от низших рыб к высшим (Allis, 1905, 1934, 1935). Весьма обстоятельный обзор по всем аспектам исследования этой системы проделан Н.Н. Дислером (1960) и преимущественно по амфибиям несколько ранее Райтом (Wright, 1951). Значительный вклад в решение конструктивных вопросов строения сейсмочувствительной системы в целом и отдельных ее морфологических структур (каналов, каналцев, невромастов, иннервации) и их преобразований был внесен Макушком (1958, 1961) и Якубовским (Jakubowski, 1963, 1964 и др.). К настоящему времени общее число работ, так или иначе связанных с сейсмочувствительной системой насчитывается свыше 500.

Несмотря на чрезвычайно большое разнообразие строения, сейсмочувствительная система устроена у всех этих животных по единому плану. Элементарной единицей органов является невромаст или сейсмочувствительная почка. Невромасты могут быть заключены в каналы или борозды или располагаться открыто на теле животного.

В последнее время, благодаря использованию методов электронной микроскопии, достигнуты большие успехи в выяснении ультраструктурного строения чувствующих волосковых клеток невромаста, что позволило раскрыть механизм восприятия раздражения (Flock a. Wersäll, 1962; Flock, 1965, 1967; Винников, 1965, 1967, 1970; Нама, 1965; Аронова, 1967; Tester a. Kendall, 1968, 1969). Биохимические исследования невромастов (Sato, 1962; Титова и Аронова, 1964) внесли ясность в понимание тонкого механизма рецепции и передачи импульса с киноцилия на нервное волокно. Открытое Флоком (1965) полярное расположение соседних киноцилий, А.Я. Винников (1967) считает одним из самых выдающихся

открытий последних лет в области физиологии рецепторов.

Вопросы, связанные с онтогенезом сенсорной системы и сходность ее происхождения с рецепторами внутреннего уха, разбираются в работах Митрофанова (1892), Эллиса (Allis, 1889) и многих других. Подробный обзор работ по этим вопросам дан Хольмгреном (Holmgren, 1942), Лекандером (Lekander, 1949), Дислером (1960).

Канальные невромасты могут иметь различную форму и размеры (Garman, 1899; Jakubowski, 1965 и др.) и расположены у костистых рыб между соседними порами (Allis, 1909 и др.), а у акул - напротив поры или каналца с порой (Tester a. Kendall, 1969).

**Функция.** С достаточным основанием можно сказать, что сейсмочувствительная система для первичноводных животных является одной из главных и обязательной сенсорной системой. Известно много видов слепых рыб (Thines, 1969), но нет рыб совершенно лишенных органов сейсмочувствительной системы. В истории изучения этих органов им приписывались самые различные функции, например, выделение ядовитой и защитной слизи (Le Danoia, 1956). В результате многочисленных экспериментальных исследований была показана многозначность функции сейсмочувствительной системы и ее большая роль в жизни рыб, например, отыскании и обнаружении пищи (Wunder, 1927; Андрияшев, 1944 и др.). Идея полифункциональной природы сейсмочувствительной системы впервые была выдвинута Н.Н. Дислером (1960, стр. 48), а затем развита Дикграафом (Dijkgraaf, 1963, стр. 76-77), который определил следующие возможные для органов сейсмочувствительной системы адекватные раздражители: 1) перемещение воды, вызванное движущимся телом, 2) естественные потоки, 3) соответствующие потоки вдоль тела, вызванные собственной локомоцией, 4) звуковые волны, 5) распространяющаяся вибрация.

Чепмен (Chapman, 1964) исследовал восприятие рыбой движущегося трала и показал, что рыбы активно уходят при его приближении, т.к. они "замечают" трал на значительном расстоянии, благодаря движущейся перед тралом "вперед направленной отраженной волны" или "damping phenomena".

## 2. Использование особенностей сейсмосенсорной системы в систематике и филогении.

История вопроса и его современное состояние. Первым использовал морфологические особенности сейсмосенсорной системы Гарман (Garman, 1888). На основании детального изучения топографии сенсорных каналов и борозд на голове и туловище хрящевых рыб, он предложил для них свою систему и включил эти особенности в определительные таблицы и диагнозы всех таксонов. Однако недостаточность изученности фауны этих рыб и построение системы лишь на основании одного этого признака привели Гармана к неудаче. Его система не была принята современниками, а затем оказалась фактически забытой. Но впервые подмеченная Гарманом диагностическая ценность особенностей топографии сейсмосенсорной системы и принципиальная возможность использования ее для филогенетических построений, безусловно, есть положительная сторона работы Гармана.

В дальнейшем многие исследователи так или иначе пытались применить для целей систематики особенности данной системы. Наибольший успех выпал на долю семейства колбневых (Gobiidae), где сперва Риттер (Ritter, 1893), а затем ряд других исследователей (Sanzo, 1911; Fage, 1914, 1915, 1918; De Buen, 1918, 1923 и др.) успешно применили особенности строения сенсорных каналов и свободных невромастов ("генипор", как их начали называть после работ Де Буэна для диагностики и выяснения родственных связей видов вьюных бычков. Наибольшую известность, благодаря исключительно детальной разработке этих морфологических структур у колбневых, получили работы Ильина (1927, 1928, 1930, 1949). Успеху во многом способствовало принятие этого признака Бергом (1933, 1949).

Дальнейший успех в изучении сейсмосенсорной системы связан с работами палеонтологов, в первую очередь в связи с гомологизацией покровных костей черепа, их происхождении и преобразовании у низших позвоночных (Allis, 1904, 1935; Vamford, 1941; Fehrson, 1944, 1949 и др.). Это способствовало выяснению филогенетических связей рецентных форм с древними и вымершими (Stensiö, 1921 и др.; Säve-Sönderbergh, 1933 и др.;

Holmgren a. Stensiö, 1936; Jarvik, 1942 и др.; Nybelin, 1956, 1957 и т.д.). Все эти данные были использованы Л.С.Бергом для построения системы рыбообразных и рыб (1940, 1955).

Классическим примером успешного применения морфологических особенностей сейсмосенсорной системы для выяснения систематических и филогенетических отношений среди некоторых Cyprinodontidae является работа Хаббса и Кэннона (Hubbs a. Cannon, 1935). Многие десятки работ содержат конкретные сведения о строении интересующих нас органов у различных видов или целых групп рыб. Но лишь некоторые работы носят характер обобщающих исследований (Световидов, 1948, 1952; Андрияшев, 1955, 1958 и др.; Макушок, 1958 и др.; Marshall, 1965 и др.). Особо следует выделить работы Иллик (Illick, 1956) по американским Cyprinidae, Брансона и Мура (Branson a. Moore, 1962) по Centrarchidae и работу Рино (Reno, 1969) по видам рода *Nyobopsis* (Cyprinidae). В этих работах особенности сейсмосенсорной системы положены в основу исследований, но заметим, что все они сделаны на хорошо систематически разработанных группах.

Были и неудачные попытки применения сейсмосенсорной системы для филогенетических построений (Plate, 1924; Popovici, 1930; Третьяков, 1944, 1949); анализ их ошибок, в основном, был уже показан ранее (Макушок, 1958, 1961; Дислер, 1960).

Для Cottidae особенности строения сейсмосенсорной системы первым использовал Л.С.Берг (1907) при характеристике байкальских подкаменщиков. Позднее эту систему широко использовал Д.Н.Талиев (1955) в своей ревизии байкальских Cottoidae. А.Я. Таранец (1941) привлек особенности строения каналов на голове и туловище бычков для классификации Cottidae. Обращались к этой системе и другие исследователи этой группы рыб (Шмидт, 1940, 1950; Robins a Miller, 1957; Андрияшев, 1961; Неелов, 1967, 1968, 1971; McAllister, 1968 и др.).

Вопросам изменчивости сейсмосенсорной системы уделяли внимание многие авторы (Ильин, 1930, 1949; Талиев, 1955; Aloncle, 1966 и др.). Причем все отмечают незначительную или даже полное отсутствие изменчивости этой системы, так же как и отсутствие уродств (Duffy, 1968). Это подтверждается и нашими материалами.

Так как в изучаемых подсемействах преимущественное развитие получают каналы и каналцы, а свободные невромасты характеризуются завидным постоянством даже на подсемейственном уровне, то основное внимание при исследовании отдано первой системе.

## Г л а в а П.

### МОРФОЛОГИЯ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ БЫЧКОВ-КЕРЧАКОВ (МУХОСОСЕРНАЦИНАЕ) И КРЮЧКОРОГОВ (АРТЕДИЕЛЛИНАЕ)

#### I. Материал и методика.

Основой для настоящей работы послужила исключительная по богатству коллекция *Cottoidae* ЗИН АН СССР и переданные в Институт новые ценные сборы по этой группе, собранные сотрудниками ИОАН, ТИПРО и ПИНРО, за что автор, пользуясь случаем, выносит всем этим лицам и руководству данных учреждений свою искреннюю благодарность.

Всего просмотрено для изучения сейсмосенсорной системы свыше 3000 экз. рыб, обработано свыше 220 рентгенограмм и изготовлено 23 полных скелета бычков разных видов обоих подсемейств.

Все рисунки сделаны в карандаше автором.

Сейсмосенсорная система изучалась преимущественно на фиксированном материале, частично на свежем. У фиксированных и извлеченных из спирта рыб каналы и каналцы быстро заполняются воздухом и становятся хорошо видимыми. Дополнительно автор использовал методику окраски каналов и каналцев, разработанную Якубовским (1970).

Все морфологические рисунки сейсмосенсорной системы головы и туловища рыбы выполнены с натуры в одном масштабе независимо от размеров изучаемого экземпляра. Рисунки показывают топографию каналов, каналцев и пор головы и передней части туловища сверху, в ряде случаев сбоку, что дает возможность показать все основные каналы и каналцы. В необходимых случаях сделаны рисунки головы снизу. Кроме того, на рисунках отображены различные элементы костного и мягкого вооружения. В работе приведены также рисунки с остеологических препаратов и предлагае-

мые филогенетические схемы.

#### 2. Терминология и обозначение элементов сейсмосенсорной системы.

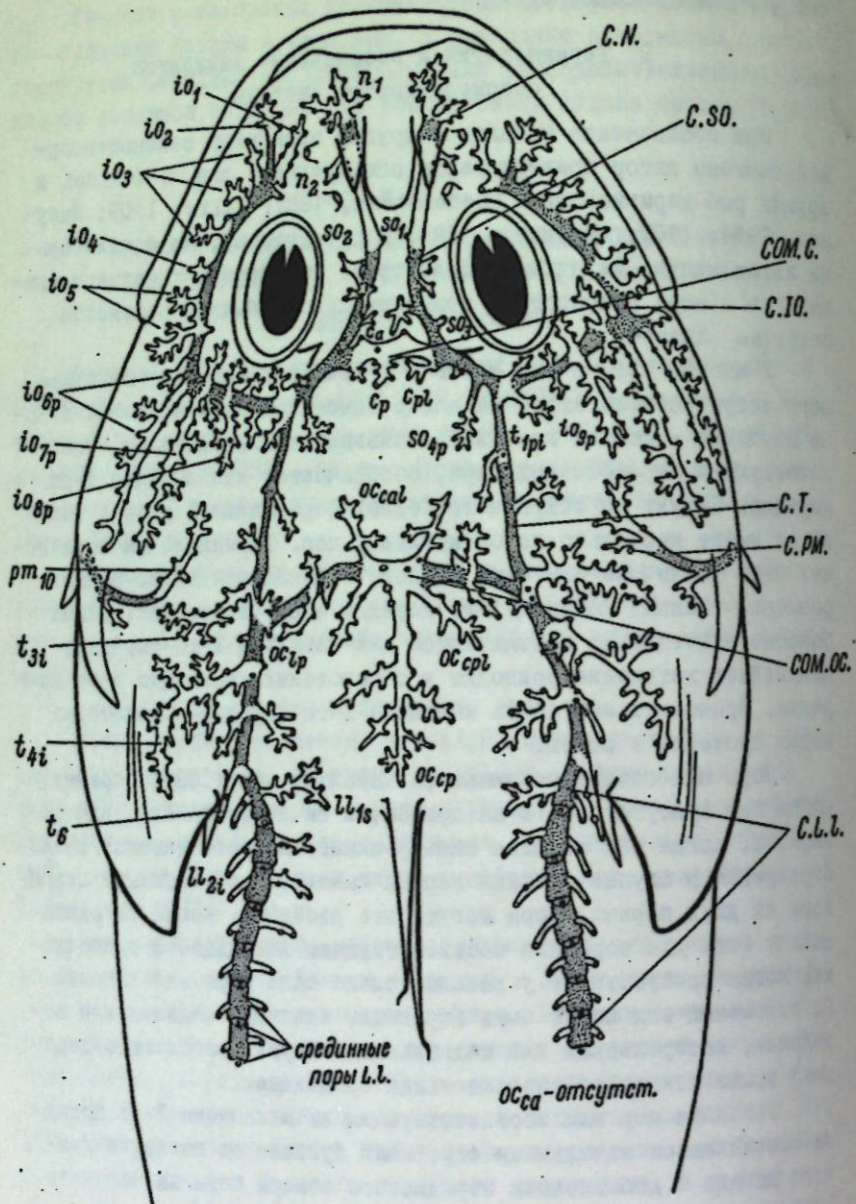
При обозначении каналов и других элементов сейсмосенсорной системы автор придерживался общепринятой для *Cottoidae* и других рыб терминологии (Bodenstein, 1882; Allis, 1909; Макушок, 1958, 1961; Андрияшев, 1961 и др. авторы), но с некоторыми изменениями. Детальное обозначение периферийных отделов (каналцев и пор) разработано применительно к бычкам семейства *Cottidae* автором.

У многих рыб, в том числе и у бычков семейства *Cottidae* поры могут располагаться на конце тоненькой расположенной в коже трубочки - кожном каналце. Основной кожный каналец, соответствующий определенной поре, обозначается как каналец I-го порядка. Наружу он открывается одной терминальной порой; иногда он имеет несколько дополнительных пор. Терминальная пора может быть увеличена или быть равного с дополнительными порами размера. Кожный каналец I-го порядка может ветвиться, такие боковые ответвления обозначаются как каналцы 2-го порядка; дальнейшее ветвление приводит к образованию каналцев 3-го порядка. Проксимальная часть каналца I-го порядка у некоторых видов проходит в кости.

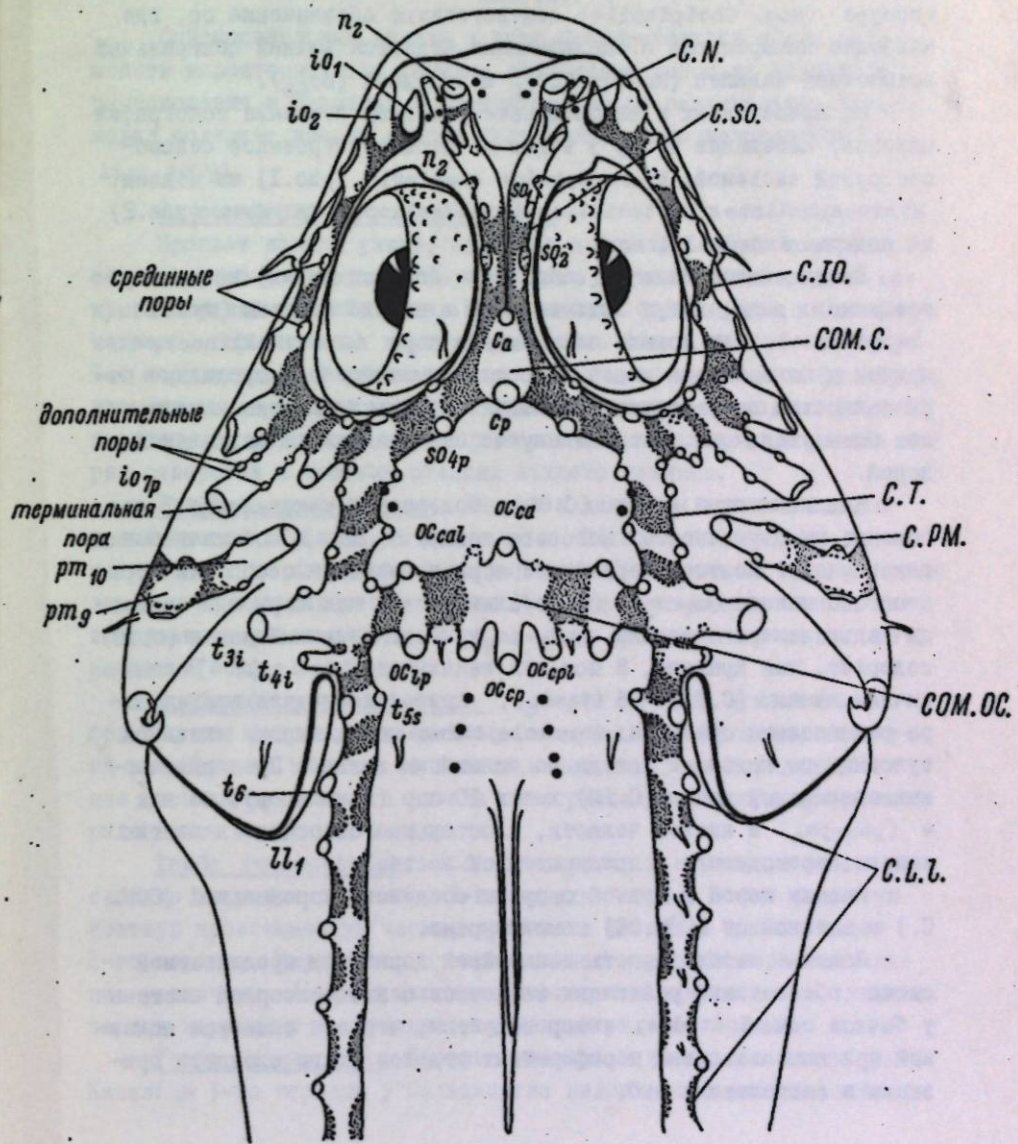
Поры или соответствующие им каналцы могут быть парными, когда они присутствуют и на правом, и на левом канале, или непарными, когда они имеются лишь у одного парного канала; то же образуется в случае слияния парных каналов и образования одной поры из двух парных. Поры могут быть двойными, когда на одном канале есть две поры или соответствующих каналца, и одиночными, когда присутствует у канала только одна пора или каналец. По положению они могут быть верхними, нижними, задними или передними, латеральными или медиальными. Поры, прободающие середину крыши канала обозначаются как срединные.

Названия пор или соответствующих им каналцев I-го порядка обозначаются начальными строчными буквами от названия данного канала с добавлением порядкового номера поры по направлению спереди назад и указанием ее положения: например,  $so_1$  - первая надглазничная пора;  $io_5$  - пятая подглазничная;  $t_{41}$  -

*Рис. 1. Myzocephalus stelleri Tilesius*



*Рис. 2. Artediellus (Artediellops) dydymovi Soldatov*





каналец (пора) четвертой нижней (*inferior*) заглазничной поры. Пору корональной комиссуры (*Com. Coronalia*) обозначаются  $s_a$  - передняя корональная и  $s_p$  - задняя корональная. Затылочной комиссуре (*Com. Occipitalia*) соответствуют обозначения  $os$ , где наиболее интересными и специфичными являются задний центральный затылочный каналец (пора) -  $os_{cp}$  и передний ( $os_{ca}$ ).

На приведенных в автореферате рисунках показана топография каналов, каналцев и пор у видов со сложно устроенной сейсмодаточной системой: *Muoxoscephalus stelleri* (рис.1) из подсем. *Muoxoscephalinae* и *Artediellus (Artediellops) dydumovi* (рис.2) из подсем. *Artediellinae*.

В туловищном канале (собственно боковой линии) кроме пор срединного ряда, могут быть верхние и нижние боковые (*Muoxoscephalinae*), или только лишь нижние поры (*Artediellinae*), причем у большинства видов второго подсемейства и срединные поры полностью отсутствуют. Последняя пора туловищного канала может быть увеличена, в таком случае она называется каудальной порой.

Надглазничный канал (*C.SO*), содержащий максимально 7 пор, состоит из двух частей: носового канала (*C.N*) и собственно надглазничного. Поэтому первые две поры выделяются особо как поры носового канала ( $n_1-n_2$ ), а остальные пять как поры или каналцы надглазничного канала ( $so_1-so_5$ ). Подглазничный канал (*C.IO*) содержит, как правило, 8 пор или каналцев ( $io_1-io_8$ ). Заглазничный канал (*C.T.*) - 6 ( $t_1-t_6$ ), причем последняя шестая пора расположена сразу за *supracleithrum* перед первым члеником туловищного канала и всегда по положению нижняя. Предкрышечно-нижнечелюстной канал (*C.PM*) имеет 10 пор (каналцев), из них 4 ( $pm_1-pm_4$ ) в нижней челюсти, а остальные относятся к части канала, проходящего в предкрышечной кости.

Каналы левой и правой стороны соединены корональной (*COM.C.*) и затылочной (*COM.OS*) комиссурами.

Понимая необходимость дальнейшей доработки предлагаемой схемы обозначений различных элементов сейсмодаточной системы у бычков сем. *Cottidae*, автор надеется, что она окажется полезной при использовании периферийных отделов этого сложного признака в систематике рыб.

### 3. Характеристика подсемейств *Muoxoscephalinae* и *Artediellinae* по сейсмодаточной системе.

Сейсмодаточные каналы у всех представителей обоих подсемейств характеризуются обычным перкомидным типом их взаимного расположения и строения и принципиально не различаются. Каждый канал содержит всегда строго постоянное число невроматов (*Allis*, 1909).

#### Подсемейство *Muoxoscephalinae*.

Просвет канала узкий, занимает небольшую часть поперечного сечения кости, в которой он проходит; большая часть канала закрыта костной крышей. Канальцы тонкие, у большинства видов ветвящиеся, терминальная пора не увеличена (искл. *Taurocottini*). Все поры мелкие. Каудальная пора туловищного канала отсутствует, членики этого канала всегда с замкнутым костным сводом. Обычно имеется три ряда пор, каналцы боковых пор отходят от канала через отверстия в боковых стенках каждого членика.

Триба *Muoxoscephalini*. Каналы и каналцы тонкие, т.е. с узким просветом (искл. *Triglopsis*). Ветвление каналцев может идти вплоть до каналцев 3-го порядка. Терминальные поры не увеличены, каудальная отсутствует. Членики туловищного канала невооруженные у большинства форм, а поры срединного ряда хорошо развиты (искл. *Triglopsis*).

Триба *Microcottini tr.n.* Просвет каналов и каналцев больше, чем у представителей *Muoxoscephalini*. Канальцы ветвятся или нет, но никогда не бывает каналцев 3-го порядка. Костные членики туловищного канала невооруженные, а поры срединного ряда имеют тенденцию к редукции.

Триба *Taurocottini*. Просвет каналов и каналцев также несколько увеличен. Канальцы 1-го порядка обычно имеют развитую костную проксимальную часть, длинные и ветвятся до каналцев 2-го порядка. Каудальная и терминальная поры некоторых каналцев увеличены. Костные членики туловищного канала очень сильные, но без наружного вооружения; срединный ряд пор полный.

Триба *Enoptyini*. Просвет каналов и каналцев очень узкий. Канальцы 1-го порядка у большинства видов с сильной костной

проксимальной частью, как правило, не ветвятся, но с дополнительными порами. Усложнение системы достигается за счет вторичного образования трех радиально расходящихся канальцев соответствующей поры. Все поры очень мелкие и нет увеличенных терминальных и каудальной пор. Костные членики туловищного канала с более или менее развитым наружным костным вооружением, срединный ряд пор полный.

Подсемейство Artediellinae. Просвет каналов очень широкий, занимает большую или значительную часть поперечного сечения кости, в которой проходит; костной крышей закрыта обычно меньшая часть канала. Костная проксимальная часть канальцев не развита; канальцы не ветвятся, широкие, с крупной терминальной порой, у ряда видов есть более мелкие дополнительные поры. Костные членики туловищного канала слабо окостеневшие и не имеют замкнутой крышки. Поры срединного и особенно верхнего ряда, как правило, не развиты. Имеются лишь поры нижнего ряда, канальцы которых очень короткие и отходят от канала между члениками. Всегда имеется крупная каудальная пора.

Характеристика родов и видов по сейсмодатированной системе приведена в Приложении I, но морфологические рисунки, содержащие основную информацию, включены в основной том диссертации.

### Г л а в а Ш.

#### МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ПОДСЕМЕЙСТВ МУХОСЕРФАЛИНАЕ И АРТЕДИЕЛЛИНАЕ И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ СОТТОИДЕИ.

Особая заслуга в деле развития наших знаний по фауне *Cottoidei* и их связей с родственными группами принадлежит русским ихтиологам, в первую очередь А.Я.Таранцу. Именно благодаря его работам, мы имеем достаточно обоснованную систему *Cottidae* и близких к нему семейств (1941) и первую обобщающую сводку по фауне этих рыб бассейна северной части Тихого океана (1937). Среди позднейших работ следует выделить работы А.П. Андрияшева (1954, 1961), содержащие новые конструктивные методы решения некоторых сложных случаев систематики керчаковых рыб. Все современные представления о фауне этих рыб в целом

были обобщены и развиты автором в обзорных работах по *Cottidae* Северо-восточной Атлантики (1973) и *Cottoidei* вообще (1971).

Однако не смотря на достаточно большую историю изучения этой группы, морфология *Cottidae*, в том числе и *Мухосерфалинае s.lato*, в литературе освещена весьма ограничено.

Подсемейство *Мухосерфалинае* было принято Таранцом (1937, 1941) в объеме 48 видов, относящихся к 13 родам, которые он объединил в 4 трибы: *Мухосерфалини*, *Енофругини*, *Таурокоттини*, *Артедиеллини*.

Характеризуя подсем. *Мухосерфалинае* в своем понимании его объема, Таранец основное внимание уделил ряду остеологических признаков и некоторым особенностям внешнего строения.

В главе II диссертации и автореферата были показаны коренные отличия в строении сейсмодатированной системы *Артедиеллини* Таранца по сравнению со всеми остальными *Мухосерфалинае*. Это послужило первопричиной и основанием для возведения их в ранг самостоятельного подсемейства (Неелов, 1968). Для обоснования их нового статуса были исследованы остеологические и внешнеморфологические особенности представителей обоих подсемейств, что послужило в значительной степени основанием для перестройки самой системы *Мухосерфалинае s. str.* и *Артедиеллинае*. Все эти особенности строения были изучены в следующем порядке.

Сейсмодатированная система. Кроме особенностей, отмеченных в Главе II, следует подчеркнуть еще то, что разные виды хорошо различаются количеством, размерами и положением канальцев и пор в обоих подсемействах.

Череп. При изучении черепа в первую очередь отмечено различие в обоих подсемействах в строении костей, через которые проходят сенсорные каналы. Особенно это наглядно проявляется в строении лобных костей (Неелов, 1968). У *Мухосерфалинае s. str.* просвет канала занимает небольшую часть сечения кости, а крылья ее намного больше высоты самой кости; у *Артедиеллинае* просвет канала занимает большую часть сечения кости, крылья отсутствуют (отсюда у них очень узкое межглазничное пространство), и ширина менее высоты самой кости на уровне середины глаза.

Имеется различие в строении каналов у разных родов *Мухосерфалинае*, особенно отличается от всех несколько расширенными



каналами *Triglopsis*. Кроме того, выявлено наличие развитых, хотя и узких каналов у *Euphruyini*, что отрицалось Талиевым (1955).

Существенные различия между обоими подсемействами обнаружены в строении миодома (Неелов, 1968). Для *Муохосерпхалинае* характерно наличие развитых крыльев переднеушных костей, образующих костную крышу задней части миодома, и который не разделяется медиально парасфеноидом. У *крячкорогов* крылья левой и правой переднеушных костей не соединены друг с другом, т.к. они разделены парасфеноидом. Поэтому миодом разделен сзади на две части - левую и правую. У представителей обоих подсемейств миодом не простирается в основную затылочную кость.

Другая существенная морфологическая особенность, разделяющая оба подсемейства - соединение восходящего крыла парасфеноида с нисходящим крылом лобной кости у *Artediellinae* и разъединение крыльев этих костей посредством алисфеноида у *Муохосерпхалинае* (Неелов, 1968).

Имеются различия в строении отдельных костей черепа между родами *керчаков*, где особняком стоит *Triglopsis*, для которого характерно кроме того увеличенное число позвонков (до 42) и свободных *interneuralia* (до 4) между спинными плавниками, и группа видов, выделяемая нами в отдельную трибу *Microcottini* (in litt.).

**Строение осевого скелета.** Подсемейство *Artediellinae* характеризуется одной уникальной особенностью - парапофизы последних трех туловищных позвонков образуют медиально вертикальную костную пластинку, названную нами **гемальной пластиной** (*lamina haemalis*). Подобное образование отсутствует у всех *Муохосерпхалинае* и не отмечено у каких-либо других изученных в этом отношении видов рыб (Берг, 1907; Хранилов, 1929; Ford, 1937; Световидов, 1948; Талиев, 1955; Макушок, 1958; Нотта, 1961 и др.).

**Внешняя морфология.** Все *Artediellinae* характеризуются ветвистыми мягкими лучами всех плавников, в то время как у видов *Муохосерпхалинае* s. str. ветвятся лишь средние лучи хвостового плавника.

Строение шипов и бугров на голове, грануляция покровных

костей черепа, вооружение члеников туловищного канала, строение усиковидных придатков и мочек и форма плавников видоспецифичны, поэтому все эти структуры имеют большое значение в диагностике и понимании приемственности морфологических преобразований в эволюционном ряду родственных форм.

Существенную помощь в понимании родственных отношений в ряде случаев играет анализ окраски. Она бывает также весьма полезна в диагностике и характеристике видов.

К сожалению, наши знания биологии изучаемых рыб чрезвычайно скудны и поэтому не могут быть использованы в должной мере. Так, в диагнозах видов приведены лишь глубины обитания и ареалы.

#### Г л а в а IV.

##### СИСТЕМА МУОХОСЕРПАЛИНАЕ И АРТЕДИЕЛЛИНАЕ.

В результате проведения морфологического анализа в подсемействе *Муохосерпхалинае* в понимании Таранца произведены следующие изменения.

Обосновано возведение трибы *Artediellini* в ранг подсемейства *Artediellinae*.

Роды *Microcottus*, *Porocottus* и *Argyrocottus* выведены из состава трибы *Муохосерпхалини* и объединены в новую трибу *Microcottini* tr. nov., а род *Porocottus* принят в объеме двух подродов: *Porocottus* s. str. и *Crossias*.

Обоснована самостоятельность рогаток и они выведены из *Муохосерпхалинае* в самостоятельный род *Triglopsis* Girard, а также подтверждается самостоятельность рода *Megalocottus*. *Муохосерпхалинае niger* выделяется в отдельный подрод - *Littocottus*, subgen. nov.

Подтверждается новыми данными самостоятельность родов *Taurucottus* и *Trichocottus*.

Подрод *Micrenophrys* Andriashev, 1954 рода *Taurulus* возводится в самостоятельный род, а триба *Euphruyini* в противоположность канадским авторам (Sandercock a. Willimovsky, 1968) принимается в объеме 4 родов: *Euphruyus*, *Taurulus*, *Micrenophrys* и *Aspicottus*.

В подсемействе *Artediellinae* подрод *Artediellichthys*

возводится в самостоятельный род, а в роде *Artediellus* выделяется новый подрод *Artediellops*, subgen. nov. (типовой вид *A. dudumovi*) и подтверждается родовой статус *Artedielloides*.

В отличие от большинства современных авторов в качестве самостоятельных рассматриваются виды: *Myoxoscephalus verrucosus*, *M. ochotensis*, *Artediellus aporosus*, *Porocottus japonicus*, *P. minutus*, *P. tentaculatus*, *P. allisi*. *Artediellus europeus* рассматривается как подвида *A. atlanticus*. Описывается новый подвида *A. ochotensis japonicus ssp. nov.*

Таким образом, система изучаемых представителей *Cottidae* предстает в следующем виде.

Семейство *Cottidae*.

Подсемейство *Myoxoscephalinae* Taranetz, 1941.

I. Триба *Myoxoscephalini* Taranetz, 1941.

I. Род *Myoxoscephalus* Tilesius, 1811. 12 видов, 2 подрода; *Myoxoscephalus s. str.*: *M. stelleri* Til., 1811, типовой вид рода и подрода; *M. brandti* (Steind., 1867); *M. polyacanthoscephalus* (Pall., 1811); *M. jack* (Cuv., 1829); *M. verrucosus* (Bean, 1881); *M. tuberculatus* Sold. et Pavl., 1921; *M. ochotensis* Schm., 1929; *M. scorpioides* (Fabr., 1780) /= *M. axillaris* (Gill)/; *M. scorpius* (L., 1758), с двумя подвидами: *M. sc. scorpius* (L.) и *M. sc. groenlandicus* (Cuv., 1829); *M. octodecimspinosus* (Mitch., 1815); *M. aeneus* (Mitch., 1815); *Littocottus*, subgen. n.: *M. niger* (Bean, 1881).

2. Род *Megalocottus* Gill, 1861. Один вид: *M. platycephalus* (Pall., 1811), с двумя подвидами: *M. pl. platycephalus* (Pall.) и *M. pl. taeniopterus* (Kner, 1868).

3. Род *Triglopsis* Girard, 1811. Один полиморфный вид: *T. quadricornis* (L., 1758) (= *T. thompsoni* Gir., 1851, тип рода).

II. Триба *Microcottini*, tr. nov.

4. Род *Microcottus* Schmidt, 1940. Один вид: *M. sellaris* (Gilb., 1895).

5. Род *Porocottus* Gill, 1859. 7 видов, 2 подрода; *Crossi-* *as* J. et St., 1904; *P. japonicus* Schm., 1935; *P. tentaculatus*

(Kner, 1868); *P. allisi* (J. et St., 1904); *P. camtschaticus* (Schm., 1916); *P. minutus* (Pall., 1811); *Porocottus s. str.*: *P. bradfordi* Rutter, 1898, с двумя подвидами: *P. br. bradfordi* Rut. и *P. br. albomaculatus* (Schm., 1916); *P. quadrifilis* Gill, 1859, типовой вид рода.

6. Род *Argyrocottus* Herzenstein, 1892. Один вид: *A. zanderi* Herz., 1892.

III. Триба *Taurocottini* Taranetz, 1941.

7. Род *Taurocottus* Soldatov et Pavlenko, 1915. Один вид: *T. bergi* Sold. et Pavl., 1915.

8. Род *Trichocottus* Soldatov et Pavlenko, 1915. Один вид: *T. brashnikovii* Sold. et Pavl., 1915.

IV. Триба *Enophryini* Taranetz, 1941.

9. Род *Enophrys* Swainson, 1839. Один вид: *E. diceraeus* (Pall., 1783) (= *Cottus claviger* Cuv., 1829, тип рода).

10. Род *Aspicottus* Girard, 1854. 2 вида: *A. bison* Gir., 1854; типовой вид рода; *A. taurinus* (Gilb., 1915).

11. Род *Taurulus* Gratzianov, 1907. Один вид: *T. bubalis* (Euphrasen, 1786).

12. Род *Micrenophrys* Andriashev, 1954. Один вид: *M. lil-ljeborgi* (Coll., 1875).

Подсемейство *Artediellinae* Taranetz, st. n.

I. Род *Artediellus* Jordan, 1895. 10 видов, 2 подрода; *Artediellus s. str.*: *A. camtschaticus* Gilb. et Burke, 1912; *A. ochotensis* Gilb. et Burke, 1912, с двумя подвидами: *A. ochotensis* Gilb. et Burke и *A. ochotensis japonicus* subsp. nov.; *A. pacificus* Gilb., 1895; *A. gomojunovi* Tar., 1933; *A. niacanthus* Gilb. et Burke, 1912; *A. aporosus* Sold., 1921; *A. uncinatus* (Reinh., 1835), типовой вид рода; *A. atlanticus* J. et Ev., 1898, с двумя подвидами: *A. atl. atlanticus* J. et Ev. и *A. atl. europeus* Knip., 1907; *Artediellops* subgen. nov.: *A. dudumovi* Sold., 1915, с двумя подвидами: *A. dyd. dudumovi* Sold. и *A. dyd. schmidtii* Sold., 1915.

2. Род *Artedielloides* Soldatov, 1922. Один вид: *A. auriculatus* Sold., 1922.

3. Род *Artediellichthys* Taranetz, 1941. Один вид: *A. nigripinnis* (Schm., 1937).

4. Род *Artediellina* Taranetz, 1935. Один вид: *A. antilope* (Schm., 1937).

5. Род *Zesticelus* Jordan et Evermann, 1896. Три вида: *Z. profundorum* (Gilb., 1895), типовой вид рода; *Z. bathybius* (Günther, 1887); *Z. japonicus* Oshima, 1957.

6. Род *Cottiusculus* Schmidt, 1904. Три вида: *C. gonz* Schm., 1904, типовой вид рода; *C. sp. n.* (= ? *minor* Watanabe, 1960); *C. schmidti* J. et St., 1904.

Общее число принимаемых валидных видов в обоих подсемействах равно 49; из них в подсемействе *Муохосерпалінае* 30 видов с 3 подвидами, относящиеся к 12 родам и в подсемействе *Артедиеллінае* 19 видов с 3 подвидами, относящиеся к 6 родам.

Морфологическая характеристика обоих подсемейств основана на особенностях строения сейсмосенсорной системы (Гл. II автореф.), остеологических данных (Гл. III автореф., где отражены лишь наиболее существенные структуры) и на внешнеморфологических признаках (частично упомянутых в Гл. III автореф.). Характеристика начинается с полной синонимии подсемейства и указания типового рода; заканчивают ее сведения о размерах особей видов, преимущественных глубинах обитания и ареалах.

Таблицы для определения всех таксонов от подсемейства до подвида, их характеристики и расширенные диагнозы видов даны в Приложении 2.

Из 49 принятых видов автор не смог изучить лишь три редких вида: *Z. bathybius*, *Z. japonicus* и *A. taurinus*, а также сомнительный, по-видимому, сборный вид *C. minor* Watanabe, 1960, с частью экземпляров которого можно идентифицировать наш новый вид *Cottiusculus*, sp. n.

#### Г л а в а У.

### ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ПОДСЕМЕЙСТВАХ МУОХОСЕРПАЛИНАЕ И АРТЕДИЕЛЛИНАЕ.

Сейсмосенсорная система - сложный в анатомическом отноше-

нии и внешнеморфологическом проявлении комплекс шестого органа чувств первичноводных позвоночных, в первую очередь рыб, который, обладая определенной полифункциональностью, отвечает за восприятие различного рода водных колебаний и механическое смещение частиц воды. Особенно большого разнообразия достигает ее топография. Детальный анализ морфологии сейсмосенсорной системы выявил большое разнообразие тонких деталей ее строения (каналы, каналцы, поры, свободные невромасты), т.е. ее многозначность.

Сложность и многообразие строения системы дает возможность проследить последовательность и приемственность ее преобразований в родственных и богатых видами группах. Одновременно эта же система использовалась для анализа родственных отношений в самих изучаемых группах, благодаря ее большой информативности, как сложного морфологического признака. В этом ее высокая ценность для систематики.

Но сейсмосенсорная система, как и любая другая, даже очень сложная морфологическая система, не может претендовать на исключительность при систематических работах. Поэтому автор широко использовал другие морфологические особенности внутреннего и внешнего строения изучаемых рыб.

Как выяснилось, обнаруживаются четкие видовые особенности в строении сейсмосенсорной системы как у видов *Муохосерпалінае*, так и *Артедиеллінае*. Это помогло правильно идентифицировать ряд спорных видов, например, рода *Porocottus* и *Artediellus*. А это сразу выявило многие другие, казалось бы незначительные, но видоспецифичные морфологические особенности (наличие и строение усиков, мочек, гребней, бугров, шипов, костных бляшек на теле, грануляции покровных костей черепа, особенности строения плавников, окраска и т.д.).

Взаимный перекрестный анализ сейсмосенсорной системы и других морфологических особенностей внутренней и внешней морфологии контролирует ход рассуждений, базирующихся на строении каналов и каналцев при эволюционных построениях и сам подводит нас к пониманию хода процесса эволюционно-морфологических преобразований в группе. Фактически, в этом случае мы имеем "систему с обратной связью".

В обоих подсемействах наиболее интересным оказалось строе-

ние периферийных отделов сейсмодатчика системы (канальцев и пор); хотя морфология каналов также своеобразна в каждом отдельном случае (Неелов, 1968), при сохранении в общих чертах единого пероксидного плана их строения.

Однако в других группах рыб (Gobiidae, Stichaeidae, Nototheniidae) и сами каналы претерпевают существенные морфологические преобразования - разрыв каналов и замещение канальных невроматов свободносидящими сейсмодатчиками (невроматами) (Ильин, 1927, 1930; Макушок, 1958, 1961; DeWitt, 1964; Якубовски, 1970, 1971; Андрияшев и Якубовски, 1971). Подобных случаев нет среди Cottidae, но аналогично устроенные особенности каналов встречаются в обоих подсемействах. Например, большой просвет канала и узкие костные мостики над невроматом, характерны для всех Artediellinae и для Triglopsis из Muoxocerphalinae. Другая параллельная особенность в строении каналов - возникновение подбородочной комиссуры, которая образуется путем слияния канальцев первой подбородочной поры ( $pm_1$ ) левого и правого предкрышечно-нижнечелюстного каналов. При этом образуется или непарная подбородочная пара  $pm_1$  (Triglopsis, Megalocottus, Muoxocerphalus octodecimspinus в подсем. Muoxocerphalinae; Artediellus atlanticus, A. scaber, A. pacificus из Artediellinae), или встречаются различные этапы такого слияния (A. ochotensis из подрода Artediellus s. str. и A. dydumovi из подр. Artediellops subgen. n.). Т.е. процесс соединения этих каналов идет независимо в разных таксонах и в разных географически разобщенных морях.

Все другие преобразования сейсмодатчика системы в обоих подсемействах происходят лишь в ее периферийных отделах (канальцах и порах). Интересно, что сходно устроенная система сложно ветвящихся канальцев обнаружена нами у Bovichthys, в систематически далеком, но экологически аналогичном керчакам семействе Bovichthyidae из Notothenioidei. То есть, реализация одной и той же необходимой структуры даже в далеких группах осуществляется конструктивно одинаково.

Среди керчаков и среди крычкорогов имеются виды как с канальцами сложного строения (сильно ветвящиеся у первых: Muoxocerphalus stelleri, Porocottus japonicus, Trichocottus brashni-

covi, или с многими дополнительными порами у вторых: Artediellus nigripinnis, Artediellus dydumovi), так и виды с короткими неветвящимися и без дополнительных пор канальцами (M. scorpioides, P. minutus, Micrenophrys lilljeborgi, A. miasanthus и др.). Большинство видов составляет случаи перехода в строении канальцев между этими крайними вариантами. Самый крайний случай - полная редукция некоторых основных пор имеет место в обоих подсемействах (Triglopsis среди керчаков, A. scaber и A. arogosus у крычкорогов). Причем, важно отметить, что все эти преобразования в строении сейсмодатчика системы происходят на разном таксономическом уровне вплоть до внутриродового, т.е. они возникают параллельно.

Какой же тип строения сейсмодатчика системы в этих группах следует считать исходным?

Еще А.Я.Таранец (1941) и Д.Н.Талиев (1955) указывали, что подсемейство Muoxocerphalinae занимает центральное положение в системе Cottidae. Анализ многих особенностей морфологии представителей обоих подсемейств показал, что эволюция здесь шла различными путями, но в одном генеральном направлении: различные преобразования и уменьшение степени развитости костного (шипов, бугров, гребней и т.д.) и прогрессивное развитие мягкого кожного вооружения (усиков, мочек и пр.), сопровождающееся упрощением строения сейсмодатчика системы. Самой генерализованной (скорпенной) формой, с наиболее примитивными для группы (плезиоморфными, по Хеннингу) признаками следует считать Muoxocerphalus stelleri. Именно этот вид воплощает в себе и наибольшее число скорпенных, и бычковых черт одновременно. Это заключается в типично бычкообразной, несколько напоминающей скорпен, форме тела; присутствию слабо дифференцированных бугров, шипов и одновременно кожных усиковидных образований на голове и лучах первого спинного плавника; расчлененной поперечно-полосатой окраске тела и сильно пигментированной нижней поверхности головы; низких лучах I D; отсутствии костного вооружения на теле и уrogenитальной папиллы у самцов; наличии сильно ветвящихся с недифференцированными порами кожных канальцев; наконец, в наличии весьма протяженного ареала и свойственной этому виду значительной индивидуальной и географической изменчи-

ности. Исходя из всего этого, можно поместить *M. stelleri* в центр основного ствола генеалогического древа *Myoxoscephalinae*, как форму наименее трансформировавшуюся из предков, а особенности строения сейсмодатчика данного вида принять за исходные в эволюции самой этой системы.

Общая тенденция дальнейших преобразований сейсмодатчика системы в обоих подсемействах заключается в упрощении строения ее периферийных отделов. Упрощение выражается в уменьшении ветвления до полной потери канальцев 2-го порядка с одновременным укорочением длины канальца 1-го порядка (*Myoxoscephalinae*) или потере дополнительных пор и укорочении длины канальца (*Arteidiellinae*) и, как крайний случай, в полной редукции основных пор (оба подсемейства) Рис. 3.

В подсемействе *Myoxoscephalinae* от древнего примитивного и сложного типа строения канальцев (ветвление до 3-го порядка) происходит неоднократно в разных таксонах уменьшение их ветвления. В роде *Myoxoscephalus* такое упрощение происходит независимо трижды. Так, в филогенетически более древней группе видов *M. stelleri* - *M. polyacantoccephalus* - *M. jaok* (и несколько отклонившийся в сторону, более молодой вид *M. brandti*), продвинутость в упрощении сенсорной системы невелика. Здесь характерно лишь уменьшение числа и длины канальцев 2-го порядка и увеличение расстояния между ними. Параллельно с этим процессом в этом ряду идет увеличение степени развитости пальцевидных заглазничных гребней и ряда других структур.

Вторая большая группа видов этого рода, объединяющихся вокруг *M. verrucosus*, филогенетически более молодая и с более специализированными признаками. Ветвление до канальцев 3-го порядка в этой группе имеется только у *M. verrucosus* и лишь у его заднего центрального затылочного канальца ( $oc_{cp}$ ). Виды этой группы по степени упрощения сейсмодатчика системы могут быть расположены следующим образом: *M. verrucosus* - *M. ochotensis* - *M. tuberculatus* - *M. scorpioides* в дальневосточных и арктических морях и *M. scorpius scorpius* - *M. sc. groenlandicus* - *M. octodesimarinus* - *M. aeneus* в северной Атлантике. Последний вид ряда обеих групп характеризуется полным отсутствием ветвления и чрезвычайным укорочением длины канальцев 1-го порядка.

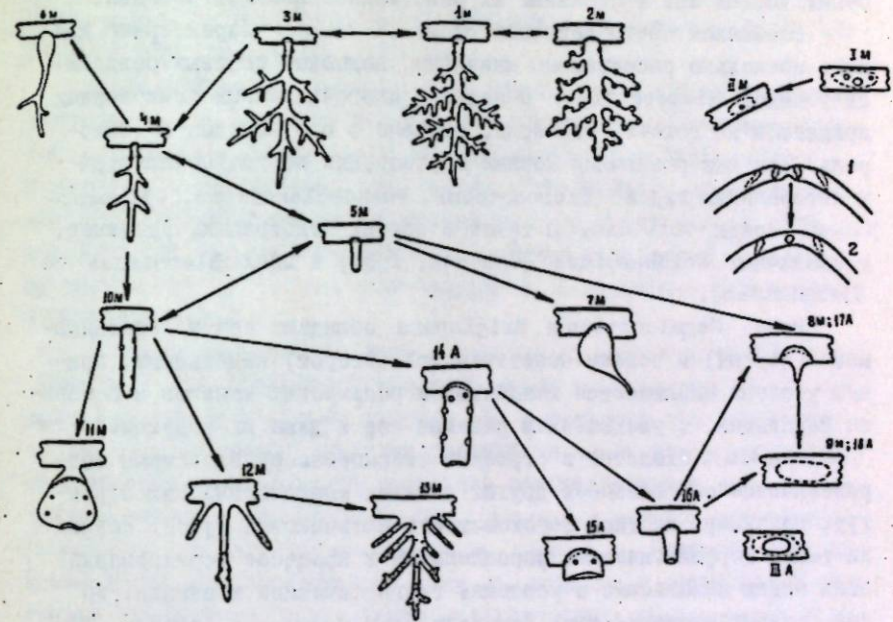


Рис. 3. Возможные пути преобразования периферийных элементов сейсмодатчика системы: 1M - 13M канальцы верха головы видов подсемейства *Myoxoscephalinae* (1M - 9M трибы *Myoxoscephalini*, *Microcottini*; 5M, 10M - 13M трибы *Taurocottini*, *Euphyryini*), 14A - 18A то же подсемейства *Arteidiellinae*; 1M - 14M поры предкрылочно-нижнечелюстного канала *Myoxoscephalinae*, 14A то же *Arteidiellinae*. Образование колларной подбородочной поры: 1 - у *Arteidiellinae*, 2 - у *Arteidiellinae* и *Myoxoscephalinae*.

Представленные здесь и далее группы видов не есть последовательный ряд приемственных форм, но скорее лишь ряд, иллюстрирующий последовательность упрощения строения канальцев, хотя в общих чертах они и отражают их родственные взаимоотношения.

Особняком среди керчаков стоит *M. niger*. Характерные для него несколько расширенные канальцы, подобные таковым большинству видов *Microcottini*, и наличие многочисленных усиковидных придатков на голове, вероятно, связано с его выходом на литораль. Так как различные кожные образования всегда появляются у литоральных видов (*Microcottini*, *Pseudoblenniinae*, *Oligocottinae* среди *Cottidae*, а также в других подотрядах, например, у различных *Stichaeidae* (Макушок, 1958) и всех *Blenniidae* из *Blennioidei*).

Роды *Megalocottus* и *Triglopsis* обладают почти неветвящимися (первый) и совсем неветвящимися (второй) канальцами, причем у обоих наблюдается тенденция к расширению каналов и особенно канальцев, с уменьшением размера пор и даже их редукцией (*Triglopsis*). Сходство в строении сейсмодатчика системы сопровождается образованием других сходных морфологических структур, например, костной шероховатости плавниковых лучей. Возникли такие морфологические параллелизмы в процессе формирования этих видов независимо в условиях географической изоляции, но при сходных экологических условиях (*Triglopsis* в Арктике, *Megalocottus* в дальневосточных морях) и, возможно, вызваны именно ими.

Картина, сходная с родом *Myoxocephalus* наблюдается и в трибе *Microcottini*. Для примитивных видов характерно сложное строение сейсмодатчика системы (*Microcottus sellaris*, *Pogocottus japonicus*). У более специализированных форм наблюдается постепенное упрощение ее строения, причем в роде *Pogocottus* это происходит трижды: *P. japonicus* - *P. samtschaticus* - *P. minutus* в Японском и Охотском морях, *P. japonicus* - *P. tentaculatus* - *P. allisi* в Японском и самой южной части Охотского моря и *P. br. bradfordi* - *P. br. albomaculatus* - *P. quadrifilis* в Беринговом море. Одновременно этот процесс сопровождается утончением и упорядочиванием строения мочек, усиков, предкрышечных шипов. *P. minutus* и *P. quadrifilis* имеют лишь короткие и не-

ветвящиеся канальцы I-го порядка.

Тенденция к уменьшению ветвления канальцев имеется и в трибе *Taurocottini*, от *Trichottus brashnicovi* к *Taurocottus bergi*, причем второй вид обладает расширенными первым и вторым подглазничными канальцами с увеличенной терминальной порой, напоминающей этим виды *Artediellinae*.

В подсемействе *Artediellinae* также прослеживается общая закономерность - упрощение первично сложной сейсмодатчика системы. Наиболее сложно устроена она у рода *Artediellichthys* и подрода *Artediellops*, где канальцы имеют много дополнительных пор. Конечный результат упрощения - редукция целого ряда основных пор сенсорных каналов образуется независимо в разных группах видов (у *A. scaber* в Арктике и *A. aporosus* в Японском и Охотском морях).

В противоположность всем *Myoxocephalinae* виды трибы *Eporhryini* в процессе своей эволюции пошли по пути вторичного усложнения сейсмодатчика системы. Но усложнение это достигается уже другим путем - за счет увеличения числа слабо ветвящихся радиально-расходящихся канальцев соответствующей поры и увеличения числа дополнительных пор (*Taurulus bubalis* - *Eporhryus diceraus* - *Aspicottus taurinus* - *A. bison*). Наиболее близок к исходному миоксоцефальному типу *T. bubalis* и сохранивший ряд весьма примитивных черт, также атлантический *Microeporhryus lilljeborgi*. Только у этого вида имеются свободные костные шипики на теле и гладкие покровные кости черепа; всем остальным видам трибы свойственна развитая в той или иной степени грануляция этих костей и полное отсутствие подобных свободных шипиков у взрослых рыб. Однако у мальков *Eporhryus diceraus* (от 13,8 до 50,5 мм) все тело покрыто маленькими острыми костными шипиками, которые с увеличением размеров тела пропадают. Этот факт можно расценивать как свидетельство того, что *M. lilljeborgi* сохранил и во взрослом состоянии примитивные черты строения, утраченные другими видами группы.

Все тихоокеанские виды весьма специализированные формы. Это связано, по-видимому, с тем, что атлантические виды формировались под меньшим воздействием конкурирующих форм, что привело к действию сил стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1969).



Наоборот, тихоокеанские виды формировались в условиях высокой межвидовой конкуренции, что и привело к высокой специализации. Обусловлено это тем, что именно у азиатских берегов Северной Пацифики, как считают (Шмидт, 1950), расположен центр возникновения и расселения всей группы Cottidae.

Анализ глубины обитания вида и степени развитости его сейсмодатированной системы, в особенности величины пор, не выявил никакой закономерности, хотя Таранец (1941) считал, что такая зависимость существует. Лишь самый глубоководный вид *Z. profundorum* имеет действительно очень крупные поры. Но и самые мелководные виды также могут иметь большой размер пор (*A. dudynovi* или виды *Microcottini* по сравнению с видами *Myoxocephalus*). Лучше прослеживается зависимость размера пор с характером грунта и возможностью рыбы зарываться в него. Такой образ жизни, вероятно, ведут *A. scaber* и *A. aragosus*, у которых происходит редукция ряда пор. Но для подтверждения этого требуется содержание рыб в аквариуме или прямое наблюдение в природе.

В ряду эволюционных преобразований каждый канал и его отдельные элементы ведут себя по разному, т.е. они обладают различной степенью эволюционного консерватизма. Наиболее постоянна в рассматриваемой группе рыб морфология предкрышечно-нижнечелюстного канала. Все другие претерпевают большие или меньшие преобразования.

Рассмотрим возможные пути эволюции изучаемых подсемейств и попробуем представить себе филогенетические взаимоотношения составляющих их видов.

Вероятно, боковые дополнительные поры кожных канальцев *Arctediellinae* расположены на месте когда-то имевшихся у предков канальцев 2-го порядка, поэтому их можно рассматривать как гомологичные этим канальцам образования. Срединное положение каудальной поры туловищного канала говорит в пользу ее происхождения от пор срединного ряда, утерянных у большинства современных видов крячкорогов. Эти, а также другие особенности свидетельствуют в пользу того, что крячкорогов ведут свое происхождение от общих с *Myoxocephalinae*, но весьма давних предков, а эволюционировала группа по пути значительной морфоэкологической специализации.

В подсемействе *Myoxocephalinae* также весьма давно, наверное, ранее плиоценового времени, отошла в сторону от крячкорогов группа *Eporhryini*. Во всяком случае ее проникновение в Атлантику произошло ранее видов рода *Myoxocephalus* и, скорее всего, они прошли туда вокруг Азии, а не Сев. Америки, как крячки и многие другие *Cottidae*, в том числе и атлантические крячкорогов.

Автохтонно-бореально-тихоокеанская группа *Tauriscottini*, вероятно, имела общих предков с *Eporhryini*, о чем говорят многие общие черты их организации.

Бореально-тихоокеанские литоральные и верхне-сублиторальные виды трибы *Microcottini* есть основания рассматривать как прогрессивную молодую группу, начало формирования которой, по-видимому, связано с позднеплиоценовой трансгрессией.

Современный арктический род *Triglopsis*, судя по его экологии и ареалу, сформировался в условиях солонатоводных холодных приледниковых водоемов Полярного бассейна в четвертичный период.

В роде *Myoxocephalus* наиболее древними ранне-плиоценовыми видами следует считать бореально-тихоокеанские виды группы *M. stelleri* (см. выше), а вся группа видов *M. verrucosus* - бореально-арктические формы позднеплиоценового и более позднего времени. Именно их предки смогли проникнуть вокруг Сев. Америки во время верхнеплиоценовой (Берг, 1918, 1934) или предпоследней по терминологии Г.У. Линдберга (1955, 1972) трансгрессии в Северную Атлантику, где и дали вторичный центр видообразования. По-видимому, так же и в это же время проникли в Атлантику предки современных атлантических крячкорогов. Во время последней (последнеледниковой) трансгрессии, а возможно и во время предпоследней, 80-метровой по терминологии Г.У. Линдберга (1. с.) трансгрессии в Сев. Атлантику вокруг Сев. Америки проникла вторая волна более холодолюбивых вселенцев, в том числе *M. acorpioides* (= *axillaris*), которые дошли до Гренландии, не образовав никаких новых форм даже подвидового ранга.

Не останавливаясь здесь более на объяснении филогенетических взаимоотношений других форм, отметим еще то, что видообразование у крячкорогов происходит не только аллопатрически, но и симпатрически. В таком случае географически изолированная

Наоборот, тихоокеанские виды формировались в условиях высокой межвидовой конкуренции, что и привело к высокой специализации. Обусловлено это тем, что именно у азиатских берегов Северной Пацифики, как считают (Шмидт, 1950), расположен центр возникновения и расселения всей группы *Cottoidei*.

Анализ глубины обитания вида и степени развитости его сейсмочувствительной системы, в особенности величины пор, не выявил никакой закономерности, хотя Таранец (1941) считал, что такая зависимость существует. Лишь самый глубоководный вид *Z. profundorum* имеет действительно очень крупные поры. Но и самые мелководные виды также могут иметь большой размер пор (*A. dydimovi* или виды *Microcottini* по сравнению с видами *Myoxoscephalus*). Лучше прослеживается зависимость размера пор с характером грунта и возможностью рыбы зарываться в него. Такой образ жизни, вероятно, ведут *A. scaber* и *A. arogosus*, у которых происходит редукция ряда пор. Но для подтверждения этого требуется содержание рыб в аквариуме или прямое наблюдение в природе.

В ряду эволюционных преобразований каждый канал и его отдельные элементы ведут себя по разному, т.е. они обладают различной степенью эволюционного консерватизма. Наиболее постоянна в рассматриваемой группе рыб морфология предкрышечно-нижнечелюстного канала. Все другие претерпевают большие или меньшие преобразования.

Рассмотрим возможные пути эволюции изучаемых подсемейств и попробуем представить себе филогенетические взаимоотношения составляющих их видов.

Вероятно, боковые дополнительные поры кожных канальцев *Artediellinae* расположены на месте когда-то имевшихся у предков канальцев 2-го порядка, поэтому их можно рассматривать как гомологичные этим канальцам образования. Срединное положение каудальной поры туловищного канала говорит в пользу ее происхождения от пор срединного ряда, утерянных у большинства современных видов кречеток. Эти, а также другие особенности свидетельствуют в пользу того, что кречетки ведут свое происхождение от общих с *Myoxoscephalinae*, но весьма давних предков, а эволюционировала группа по пути значительной морфоэкологической специализации.

В подсемействе *Myoxoscephalinae* также весьма давно, наверное, ранее плиоценового времени, отошла в сторону от кречеток группа *Eporhyini*. Во всяком случае ее проникновение в Атлантику произошло ранее видов рода *Myoxoscephalus* и, скорее всего, они прошли туда вокруг Азии, а не Сев. Америки, как кречетки и многие другие *Cottidae*, в том числе и атлантические кречетки.

Автохтонно-бореально-тихоокеанская группа *Taurocottini*, вероятно, имела общих предков с *Eporhyini*, о чем говорят многие общие черты их организации.

Бореально-тихоокеанские литоральные и верхне-сублиторальные виды трибы *Microcottini* есть основания рассматривать как прогрессивную молодую группу, начало формирования которой, по-видимому, связано с позднеплиоценовой трансгрессией.

Современный арктический род *Triglopsis*, судя по его экологии и ареалу, сформировался в условиях солонатоводных холодных приледниковых водоемов Полярного бассейна в четвертичный период.

В роде *Myoxoscephalus* наиболее древними ранне-плиоценовыми видами следует считать бореально-тихоокеанские виды группы *M. stelleri* (см. выше), а вся группа видов *M. verrucosus* - бореально-арктические формы позднеплиоценового и более позднего времени. Именно их предки смогли проникнуть вокруг Сев. Америки во время верхнеплиоценовой (Берг, 1918, 1934) или предпоследней по терминологии Г.У.Линдберга (1955, 1972) трансгрессии в Северную Атлантику, где и дали вторичный центр видообразования. По-видимому, так же и в это же время проникли в Атлантику предки современных атлантических кречеток. Во время последней (последнеледниковой) трансгрессии, а возможно и во время предпоследней, 80-метровой по терминологии Г.У.Линдберга (1. с.) трансгрессии в Сев. Атлантику вокруг Сев. Америки проникла вторая волна более холодолюбивых вселенцев, в том числе *M. scorpioides* (= *axillaris*), которые дошли до Гренландии, не образовав никаких новых форм даже подвидового ранга.

Не останавливаясь здесь более на объяснении филогенетических взаимоотношений других форм, отметим еще то, что видообразование у кречеток происходит не только аллопатрически, но и симпатрически. В таком случае географически изолированная

группа видов дает вторичный центр видообразования, обусловленный дивергенцией по глубинам и приспособлением к жизни на различных грунтах в условиях дробных биологических ниш.

Наши положения довольно хорошо согласуются с гипотезой амфибореального распространения Л.С.Берга (1.с.), разработанной позднее на других группах рыб и беспозвоночных для объяснения истории формирования многих элементов фауны Северной Атлантики и северной части Тихого океана (Андряшев, 1939, 1944, 1949; Голиков и Цветкова, 1972 и мн. др. авторы).

Все вышеизложенные представления об эволюции групп в основном основываются на степени морфологической дивергенции и анализе типов ареалов и сейчас, к сожалению, не могут быть подтверждены отсутствующими пока палеонтологическими данными.

— " —

Анализ строения сейсмосенсорной системы и различных морфологических особенностей внешнего и внутреннего строения позволил показать предполагаемые направления морфологических преобразований в эволюции подсемейств *Muoxoscephalinae* и *Artediellinae* и самостоятельность последнего как подсемейства. В каждом подсемействе прослеживаются параллельные направления изменений строения сейсмосенсорной системы и внешнеморфологических особенностей, с образованием высоко специализированных форм. Степень морфологической дифференцировки позволяет рассматривать их в ранге монотипического рода (*Triglopsis*, *Microcottus*, *Micrenophrys*, *Artediellichthys*, *Artediellina* и др.).

В обоих подсемействах специализация приводит также к резкому уменьшению размеров особей в ряду родственных видов (*M. aeneus*, виды *Microcottini*, *Micrenophrys lilljeborgi*, виды *Artediellinae*, в особенности *Cottiusculus gonz*, *Zesticelus profundorum*).

Сейсмосенсорная система в обоих подсемействах, главным образом ее периферийные отделы, эволюционирует параллельно и на разных таксономических уровнях в направлении упрощения строения кожных канальцев и уменьшении числа пор, вплоть до их редукции.

Такое упрощение строения сейсмосенсорной системы можно рассматривать как явление того же порядка, которое В.А.Догель (1954) назвал "олигомеризацией гомологичных органов", особо подчеркивая, что она является признаком прогрессивной эволюции (стр. 336). Таким образом, наши данные есть частное подтверждение этой общей закономерности.

Описанные выше параллелизмы мы считаем возможным рассматривать как гомологические ряды наследственной изменчивости морфологических особенностей строения (Вавилов, 1922), в ряде случаев сопровождающиеся и экологическими параллелизмами (Берг, 1935). Наиболее ярким и достоверным примером такого эколого-морфологического параллелизма является пара *Megalocottus - Triglopsis*.

Все эти параллельные изменения морфологии происходят на фоне общей родственной морфологической основы и при наличии строгой видоспецифичности и именно поэтому могут быть отнесены к типу гомологической изменчивости. Н.И.Вавилов (1922, по 1967, стр. 47) писал: "...параллелизм проходит через органы, имеющие ту же самую функцию". Этому в полной мере соответствует изучаемая система органов чувств.

В данном исследовании автор на основе разработанной им методики изучения терминологии и схемы обозначений элементов сейсмосенсорной системы и изображения ее топографии, выявил и описал сложную и многообразную морфологию периферийных отделов этой системы у рыб подсемейств *Muoxoscephalinae* и *Artediellinae*, установил ее ценность для ревизий трудных в систематическом отношении групп рыб и возможность ее использования в диагностике таксонов различного ранга (от подсемейства до подвида). На основании прослеженной приемственности изменений отдельных элементов сейсмосенсорной системы на фоне общего морфологического анализа показана возможность создания на этой основе филогенетической системы разнообразной в видовом отношении группы рыб и намечены наиболее вероятные пути ее эволюции. При этом оказалось возможным показать, что анализ сейсмосенсорной системы представляет собой весьма конструктивный метод для выявления различного ранга параллелизмов в эволюционном развитии,

обоснование которых является одной из наиболее трудных сторон современной систематики.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Морфология сейсмочувствительной системы и ее значение в систематике керчаковых рыб (*Cottidae*, *Mucoxserphalinae*). Научн. сессия, посвящ. 50-летию советской власти, Зоол. инст. АН СССР (тезисы докладов), Изд. "Наука", Л., 1967 : 22-23.

2. О систематическом положении япономорского бахромчатого бычка (*Pogocottus japonicus* Schmidt). Вopr. ихтиол., т.7, вып. 3(44), 1967 : 458-462.

3. Систематическое положение бычков-крячкорогов (*Cottidae*) рода *Artediellus* Jordan и близких к нему родов. Зоол. журн., т. XLVII, вып. I, 1968 : 104-108.

4. Направления эволюции периферийных отделов сейсмочувствительной системы и филогенетические отношения у бычков подсемейств *Mucoxserphalinae* и *Artediellinae* (*Cottidae*, *Pisces*). Отчетн. научн. сессия по итогам работ 1970г., Зоол. инст. АН СССР (тезисы докладов), Изд. "Наука", Л., 1971 : 28-29.

5. Подотряд рогатковидные (*Cottoidei*). Жизнь животных, т. 4, кн. I, Изд. "Просвещение", 1971 : 567-576.

6. Families N° 188. *Cottidae* and N° 189. *Cottunculidae*. Check-list of the fishes of the north-east Atlantic and Mediterranean (Glofnam). Ed. J.C. Bureau a. Th. Monod, UNESCO, Paris, 1973, vol. I : 593-604.

Материалы диссертации были доложены на отчетной сессии Зоологического института АН СССР 1967 и 1971 гг.

Сдано в производство и подписано к печати 26.04.73. Формат бумаги 60x90 I/16. Печ.л. 2 I/4 = 2.25 усл.печ.л. Уч.-изд.л. I.94. Тираж 200. Тип.зак.№ 282 . Бесплатно

Ленинградское отделение издательства "Наука"  
199164, Ленинград, Менделеевская лин., I

I-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград, 9 линия, I2