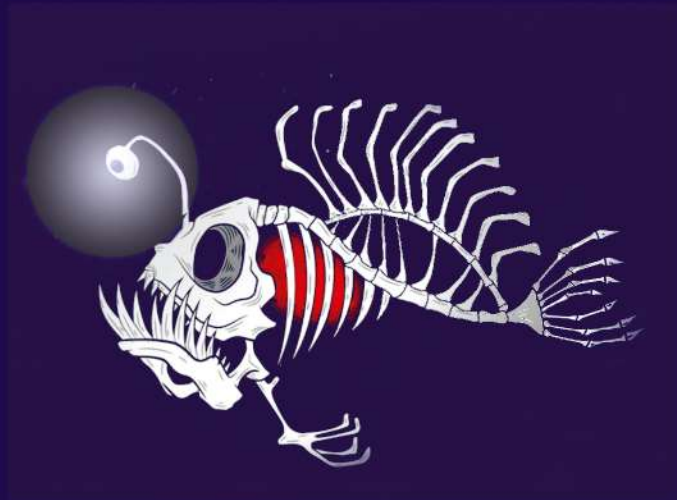


Д. А. Павлов

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ **РЫБ**

(по курсу лекций профессора С.Г. Соина)



Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Д.А. Павлов

Сравнительная анатомия рыб
(по курсу лекций
профессора С.Г. Соина)

Учебное пособие

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2024

УДК [597.2/.5:591.49](075.8)
ББК 28.693.33я73-1+28.660.02я73-1
П12

Павлов, Д. А.

Сравнительная анатомия рыб (по курсу лекций профессора С.Г. Соина). Москва: Т-во научных изданий КМК, 2024. 212 с.

Учебное пособие основано на курсе лекций по сравнительной анатомии рыб, который ведёт своё начало со времени создания кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ в 1940 году. Текст лекций взят за основу, но существенно изменён и дополнен новыми данными и иллюстрациями, заимствованными преимущественно из современных источников. Приведены сведения о строении основных систем и органов рыб. Основная цель пособия — проследить эволюционные тенденции в преобразовании морфологических структур в соответствии с современными представлениями о филогении рыб. Эта задача является достаточно сложной. Рыбы составляют около половины всех известных видов позвоночных и характеризуются чрезвычайным разнообразием морфологических адаптации к специфическим условиям среды. Эти адаптации в значительной степени маскируют общие эволюционные тренды. Пособие рассчитано на читателя, уже имеющего определённую подготовку в области морфологии позвоночных животных.

Предназначено для студентов старших курсов, специализирующихся в области ихтиологии; может быть использовано также аспирантами, преподавателями, ихтиологами и специалистами в области рыбного хозяйства и аквакультуры.

На первой странице обложки — скелет европейского удильщика *Lophius piscatorius*, стилизованный рисунок (<https://www.inprnt.com/gallery/notfoundartwork/angler-fish-bones/>)

Р е ц е н з е н т ы:

Биологический факультет МГУ, заведующий кафедрой ихтиологии, доктор биологических наук, профессор А.О. Касумян;

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, доктор биологических наук О.С. Воскобойникова

Рекомендовано Учёным и Учебно-методическим советами биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова в качестве учебного пособия для преподавателей и студентов биологического факультета, обучающихся по стандартам МГУ, по направлению подготовки 06.04.01 «Биология»

ISBN 978-5-907747-42-5

© Д.А. Павлов, текст, иллюстрации, 2024
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Определение предмета и основные понятия сравнительной анатомии	7
Основные понятия	7
Онтогенез и филогенез	8
Определение некоторых терминов	10
Кожный покров и его производные	17
Эпидермис	17
Дермис (кориум) и пигментные клетки	19
Разнообразие строения кожи	23
Производные кожи	24
Наружный скелет	33
Внутренний скелет	42
Происхождение внутреннего скелета	42
Хорда	44
Позвоночник	45
Видоизменения позвонков	50
Скелет черепа: развитие и основное строение	55
Череп круглоротых (Cyclostomata)	64
Череп цельноголовых (Chondrichthyes: Holocephali)	66
Череп пластиножаберных (Chondrichthyes: Elasmobranchii)	67
Череп акантодией (Teleostomi: Acanthodii)	70
Череп двоякодъшащих (Sarcopterygii: Dipnoi)	70
Череп кистепёрых (Sarcopterygii: Actinistia)	72
Череп многопёровых (Actinopterygii: Cladistia)	73
Череп палеонисков (Actinopterygii: Palaeonisci)	73
Череп хрящевых ганоидов (Actinopterygii: Chondrostei)	75
Череп костных ганоидов (Actinopterygii: Neopterygii: Holostei)	80
Череп костистых рыб (Actinopterygii: Neopterygii: Teleostei)	86
Теории происхождения черепа	193
Скелет конечностей	105
Скелет непарных плавников	105
Скелет парных плавников	108
Функция плавников	113
Теории происхождения конечностей	114
Мускулатура	118

Классификация мускулатуры.....	118
Мускулатура туловища и головы.....	123
Мускулатура плавников.....	130
Эволюционные преобразования мускулатуры головы	132
Эволюция механизма питания	139
Электрические органы.....	140
Нервная система	148
Центральная и периферическая нервная система.....	148
Развитие центральной нервной системы.....	149
Строение отделов головного мозга.....	151
Периферическая нервная система	168
Органы чувств.....	177
Орган зрения	177
Орган обоняния.....	180
Органы вкуса	183
Тактильная рецепция.....	183
Терморецепторы.....	184
Орган слуха и равновесия	184
Органы боковой линии	189
Мочеполовая система.....	191
Морфология почки	191
Вариабельность мочеполовой системы.....	194
Осморегуляция.....	196
Морфологические признаки в филогении и систематике	201
Список литературы.....	205

ПРЕДИСЛОВИЕ

Курс Сравнительной анатомии ведёт своё начало со времени создания кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ в 1940 г. Его разработал и читал один из основателей кафедры, профессор Сергей Григорьевич Крыжановский. Впоследствии курс лекций проводил профессор Сергей Гаврилович Соин (1912–1985), заведующий кафедрой с 1977 по 1985 г. Лекции сопровождались Большим практикумом по анатомии рыб, который в разные годы вели С.Г. Соин, А.П. Макеева, Д.А. Павлов, В.В. Махотин и А.М. Малютина.

В первой половине 80-х годов прошлого века С.Г. Соин подготовил машинописный вариант лекций. После его смерти курс был переработан и дополнен, но по разным причинам в полном объёме лекции продолжались лишь на протяжении нескольких лет. Впоследствии фрагменты курса вошли в состав Большого практикума по анатомии рыб. Начиная с 2019 г. курс лекций по сравнительной анатомии рыб для студентов 4-го года обучения был возобновлён. Машинописный текст лекций был отсканирован и в течение трёх лет восстановлен в компьютерном варианте с помощью студентов кафедры ихтиологии, которым выражаем признательность. В предлагаемом пособии этот текст взят за основу, но существенно изменён, частично сокращён, дополнен новыми данными и многочисленными иллюстрациями.

Следует отметить, что представления об эволюционных преобразованиях морфологии рыб чрезвычайно важны для усвоения и осмысления большого объёма информации. С.Г. Соин отмечал, что область исследований морфологии рыб имеет свои преимущества, поскольку данные не стареют. Тем не менее, это не совсем так. В последние годы появились новые методы анализа морфологических данных, включая, например, компьютерную томографию. На основе анализа результатов новых морфологических исследований постоянно совершенствуются представления о структуре и функции органов. При использовании морфологических и молекулярных данных меняется представление о филогении рыб и таксономическом положении отдельных групп.

Основная задача пособия — составить представление об эволюции отдельных систем органов. Она является достаточно сложной: рыбы, включающие около половины всех известных видов позвоночных, характеризуются чрезвычайным разнообразием морфологических адаптации к специфическим условиям среды. Эти адаптации в значительной степени маскируют общие эволюционные тенденции. В пособии не рассматриваются системы органов, характеризующиеся особенно высокой изменчивостью в зависимости от среды обитания. В частности, не приведена информация о пищеварительной и кровеносной системах и структурах обеспечивающих дыхание и эндокринную регуляцию.

Иллюстрации даны преимущественно по зарубежным источникам. На многих рисунках воспроизведены оригинальные обозначения морфологических структур. В подписях к ряду рисунков сохранён английский текст, детально характеризующий иллюстрации. При этом для обозначения скелетных струк-

тур применяются как латинские термины, так и их англоязычные эквиваленты. Таксономическая номенклатура приведена преимущественно по сводке Нельсона (Nelson, 2006) с использованием и других источников: Nelson et al. (2016), Betancur-R. et al. (2017), Froese, Pauly (2023), Fricke et al. (2023). Для упрощения текста даны наименования крупных таксонов без указания их таксономических категорий.

В пособии приведены лишь основные ссылки на литературные источники, главным образом на заимствованные иллюстрации. Используются некоторые фундаментальные работы, которые в тексте не упоминаются или цитируются ограниченно: Шмальгаузен (1947), Суворов (1948), Гуртовой и др. (1976), Ромер, Парсонс (1992), Держинский (2005), Озернюк (2016).

Пособие предназначено для студентов-ихтиологов, но может быть полезным широкому кругу специалистов в области ихтиологии, рыбного хозяйства и аквакультуры.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРЕДМЕТА И ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ

Основные понятия. Сравнительная анатомия является одним из разделов эволюционной морфологии, в задачу которой входит изучение внешней формы и внутреннего строения организмов в их индивидуальном и историческом развитии. Морфология включает в себя наряду с описательной и сравнительной анатомией также сравнительную эмбриологию, гистологию и цитологию, включая строение организма на молекулярном уровне. Следовательно, морфология изучает как макро-, так и микроструктуру организмов, её изменение в онто- и филогенезе.

Описательная анатомия, расчлняя организм на его составные части, изучает строение отдельных органов в пределах одного организма и, синтезируя всё это, получает представление о его целостном строении. При этом изменение отдельных органов и организмов в целом в эволюционном плане, как правило, не рассматривается. Такой подход составляет предмет большого практикума по анатомии рыб.

Задачей сравнительной анатомии является изучение строения и преобразования гомологичных органов у различных животных в процессе их исторического, т.е. филогенетического развития. Сравнительная анатомия ставит своей целью путём изучения внешнего и внутреннего строения одноимённых органов у последовательного ряда ныне живущих форм оценить высоту организации исследуемого животного и определить его место в эволюционном ряду.

Сравнительная анатомия включается как основная часть в состав тройного метода для изучения эволюционного процесса. Этот метод заключается в параллельном использовании данных сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии при изучении исторического становления организмов, т.е. их эволюции.

Сравнительная анатомия и эмбриология путём тщательного изучения строения и развития разных ныне живущих организмов в результате филогенетического анализа устанавливают родственные отношения и высоту их организации. Палеонтология даёт возможность путём изучения ископаемых животных и растений получить непосредственное представление об их изменении в процессе эволюции. Палеонтология позволяет нанести данные сравнительной анатомии и эмбриологии на шкалу времени. Таким образом, каждый из методов охватывает лишь часть общего процесса и только сочетая воедино данные сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии можно с определённым приближением раскрыть ход исторического становления современных организмов.

Одним из классических примеров параллельного применения тройного метода морфологического исследования эволюции органов служит изучение истории происхождения однопалой конечности лошади среди копытных млекопи-

тающих. Сравнительная анатомия свидетельствует, что пятипалая конечность млекопитающих является первичной — исходной, более древней. Путём специализации у некоторых копытных мы видим изменение пятипалой конечности в четырёх-, трёх- и однопалую в результате постепенной редукции боковых пальцев и превращения когтей на пальцах в копыта. Так, данные сравнительной анатомии показывают, что у близких представителей отряда непарнокопытных насчитывается разное число элементов конечности. У тапира передняя конечность четырёхпалая, задняя — трёхпалая; у носорога обе конечности трёхпалые, в них отсутствуют крайние первый и пятый пальцы, а средний — третий палец — развит более мощно; у лошади конечности однопалые за счёт мощного разрастания третьего пальца; крайние пальцы — первый и пятый, редуцировались, а второй и четвёртый превратились в небольшие остатки, т.н. грифельные косточки.

Таков же и палеонтологический ряд ископаемых остатков предков лошадей из третичных отложений Европы и Северной Америки. У эогиппуса — четыре пальца, у гипогиппуса — три пальца, боковые сильно уменьшены; у современной лошади — один палец.

В индивидуальном развитии конечности лошади развиваются запястные косточки всех четырёх пальцев.

Тройной метод, т.е. параллельное использование данных сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии при изучении эволюции органов, был впервые применён Геккелем (1860) при построении родословных деревьев органического мира. Этот метод широко используется в филогенетических исследованиях и в настоящее время. Тем не менее, при изучении эволюции организмов этот метод является ограниченным если не используются данные из других областей: систематики, биогеографии, экологии, физиологии, биохимии, кариологии, цитогенетики, молекулярной биологии и др.

Сравнительная анатомия, изучая внутреннее строение организмов, имеет своей целью установить сходство и различия одних и тех же органов у различных животных, причём это сходство со времени обоснования эволюционной теории Дарвиным объясняется единством происхождения организмов.

В доэволюционный период сходство строения одноимённых органов у различных организмов объяснялось с точки зрения теории единого плана строения, единого типа, созданного высшим творцом. Эта теория, высказанная Ж. Кювье (G. Cuvier (1769–1832), Франция), поэтом-натуралистом И.В. Гёте (J.W. von Goethe (1749–1832), Германия), зоологом Л. Океном (L. Oken (1789–1851), Германия) и анатомом Р. Оуэном (R. Owen (1804–1873), Англия), была также построена на данных сравнительной анатомии.

Онтогенез и филогенез. Проблема соотношения онтогенеза и филогенеза обсуждается с начала XIX века. Во времена Геккеля под онтогенезом понимали «индивидуальное развитие» — период предшествующий взрослому состоянию. Современное определение: онтогенез — весь период жизни организма от зиготы (активации ооцита) до смерти. Иногда под онтогенезом понимают отрезок жизни между двумя сравнимыми стадиями развития (между зиготой и зиготой). Под филогенезом во времена Геккеля и А.Н. Северцова понимали ряд взрослых форм. По современным представлениям филогенез представляет со-

бой последовательный ряд онтогенезов. Проблема соотношения онто- и филогенеза составляет предмет широко обсуждающийся вплоть до настоящего времени. Ниже перечислены лишь основные этапы её решения.

Закон К. Бэра (1828). На ранних стадиях развития проявляются общие черты, а на поздних стадиях — специфические. У зародыша признаки общие для большой группы животных формируются раньше, чем частные. (Принцип зародышевого сходства; принцип специализации индивидуального развития).

Мюллер (1864). (1) Онтогенез потомков может продолжаться дальше той стадии, на которой он оканчивался у предков (в этом случае по предпоследней стадии (перед взрослым состоянием) можно судить об организации предков. (2) Онтогенез потомков может на промежуточных стадиях отклоняться в сторону от пути, по которому он шёл у предков.

Геккель (1866): Эволюция подвержен только взрослый организм (отличие от представлений Мюллера). В ходе эволюции признаки сдвигаются на более ранние стадии онтогенеза: «Онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза». Признаки, рекапитулирующие (повторяющие) филогенез — палингенезы. Приспособительные признаки — ценогенезы.

Известна иллюстрация биогенетического закона Мюллера-Геккеля (рис. 1). Биогенетический закон неоднократно подвергался критике. Идеи Мюллера

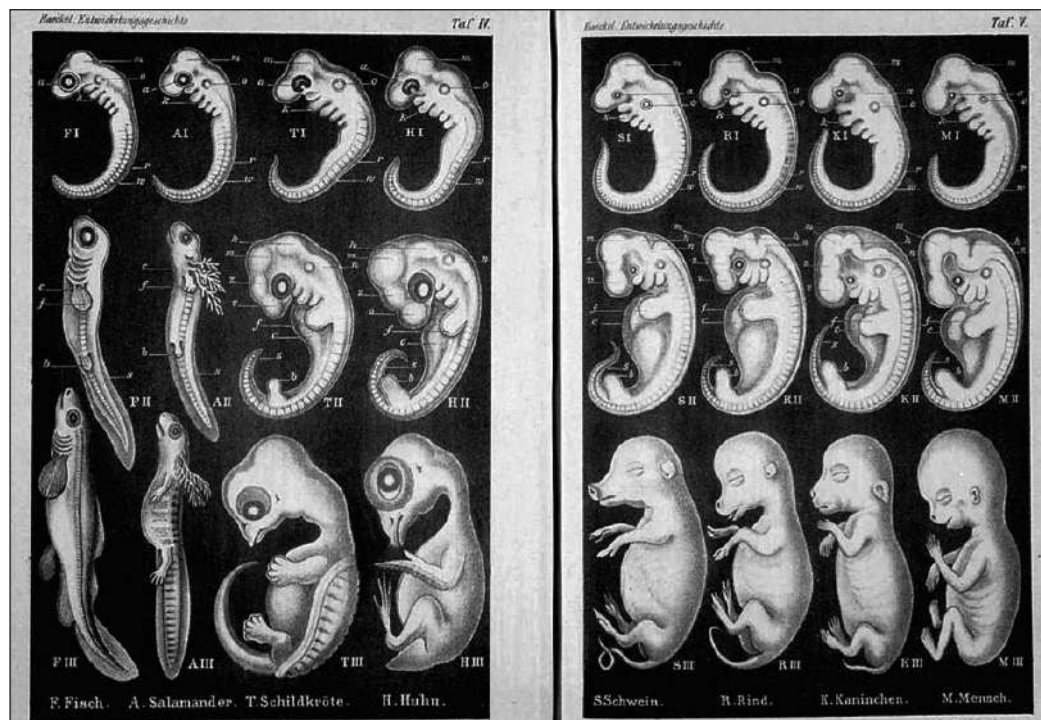


Рис. 1. Иллюстрация биогенетического закона Мюллера-Геккеля.

получили своё продолжение в теории филоэмбриогенеза А.Н. Северцова (1939) (рис. 2, 3).

Определение некоторых терминов. Главным методом сравнительной анатомии является метод сравнения одноимённых органов у различных животных, что даёт возможность проследить их преобразование в процессе эволюции. С помощью метода сравнения устанавливается степень сходства сравниваемых органов. При этом различают морфологическое сходство органов, которое именуется *гомологией* и функциональное сходство, именуемое *аналогией*.

Таким образом, *гомологичными* органами называются органы, сходные по своему строению, что обусловлено их происхождением из сходных зачатков. Гомологичные органы у разных животных могут нести различную функцию, что определяет различия в их строении. Классическим примером таких органов является строение передних конечностей позвоночных животных: крыло птицы, лапа крота, крыло летучей мыши, ласт кита, хватательная конечность обезьяны и человека. Примером таких органов у рыб являются: плакоидная чешуя и зубы; челюстная, гиоидная и жаберные дуги; плавательный пузырь костистых рыб, несущий гидростатическую функцию, и плавательный пузырь двоякодышащих рыб, выполняющий дыхательную функцию.

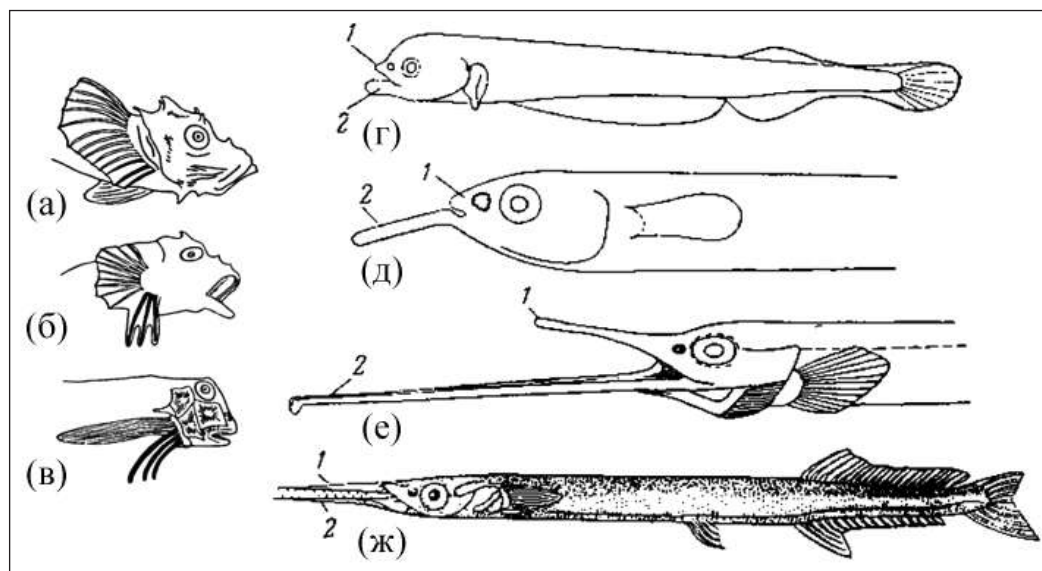


Рис. 2. Анаболия (эволюционная надставка) в онтогенезе по А.Н. Северцову (1939). Развитие морского петуха *Chelidonichthys lucerna* (= *Trigla lucerna*) (Scorpaeniformes: Triglidae): а — лучи грудного плавника (*P*) соединены перепонкой; б — обособление трёх первых лучей *P*; в — формирование пальцеобразных придатков. Стадии развития саргана *Belone* (Beloniformes): г — соответствует взрослой особи *Atherina*; (Atheriniformes); д, е — соответствует взрослой особи полурыла *Haemiramphus* (Beloniformes); ж — взрослая особь саргана. 1 и 2 — соответственно верхняя и нижняя челюсти.

Следовательно, различия в форме этих органов связаны с различной функцией, а глубокое сходство внутреннего строения обусловлено единством происхождения из сходных зачатков.

Сходство и различие происхождения зачатков можно определить на ранних стадиях развития организма исходя из дифференциации мезодермы (рис. 4). В целом на поперечном срезе рыбы имеют одинаковый план строения (рис. 5).

Гомологичные органы у одних и тех же животных именуется *гомономией*, причём сходство симметрично расположенных органов правой и левой стороны называется *гомотипией*, а сходство сериальных органов (расположенных по оси тела) называется *гомодинамией*. Строение сериальных органов, а также их функция, могут различаться (например, строение позвонков в туловищном и хвостовом отделах или строение и функция передней и задней конечностей).

Аналогичными органами называются органы сходные по выполняемой ими функции и отдельным чертам строения, но различные по внутреннему строению и происхождению. Таковыми органами являются, например, органы водного дыхания — жабры у рыб — преобразованная передняя часть кишечника в виде жаберных лепестков, сидящих на жаберных дугах под жаберной крышкой; жабры у ракообразных — особые ветвистые ор-

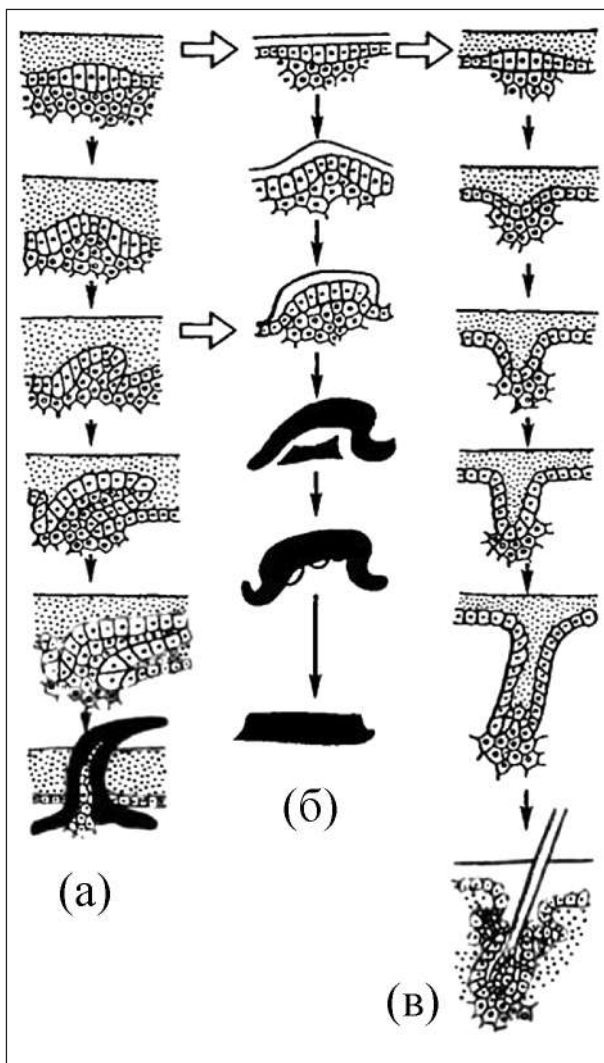


Рис. 3. Девиация и архаллаксис по А.Н. Северцову (1939). а — схема развития чешуи рыб как исходное состояние; б — девиация — эволюционное уклонение в развитии органа на средних стадиях его формирования, развитие роговой чешуи рептилий; в — архаллаксис — эволюционное изменение начальных стадий онтогенеза, развитие волоса у млекопитающих.

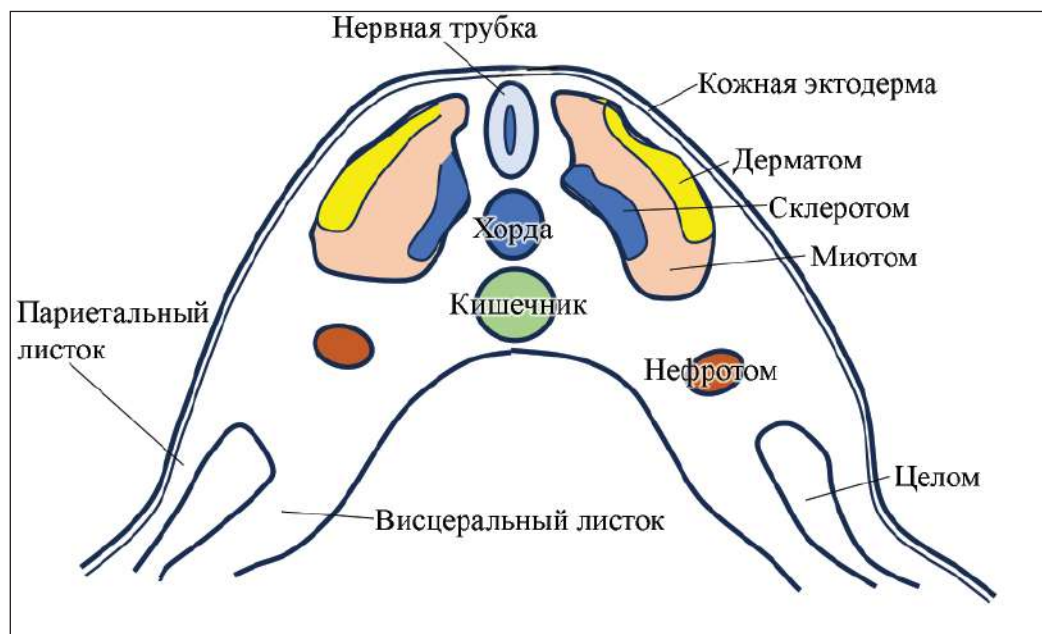


Рис. 4. Схема дифференциации мезодермы.

ганы в грудной области; жабры у морских кольчатых червей — особые наружные выросты отдельных сегментов около органов движения — параподиев.

К аналогичным органам относятся слуховые косточки наземных позвоночных (молоточек, стремя, наковальня), являющиеся производными окостенений челюстной и гиоидной дуги и слуховые косточки Веберова аппарата рыб серии Otophysi (Cypriniformes, Siluriformes, Characiformes, Gymnotiformes) надотряда Ostariophysi, представляющие преобразованные элементы передних четырех-пяти позвонков. Аналогичными образованиями у рыб являются также органы свечения — у одних они имеют кожное происхождение, у других — железисто-альвеолярное кишечное, а также электрические органы (у электрического ската, электрического угря — производное мышц, у электрического сома — производное кожи).

Различные органы объединяются в системы и совместно участвуют в выполнении какой-либо сложной функции. Так, например, пищеварительная система, состоящая из ряда органов: глотки, пищевода, желудка, кишечника, печени, поджелудочной железы; нервная система — из головного, спинного мозга, нервов.

Рассматривая органы в индивидуальном развитии организма, различают: *провизорные* органы — временно существующие, выполняющие определённую функцию в течение некоторого периода развития у зародышей или личинок, после чего исчезают, заменяясь другими образованиями. Например,

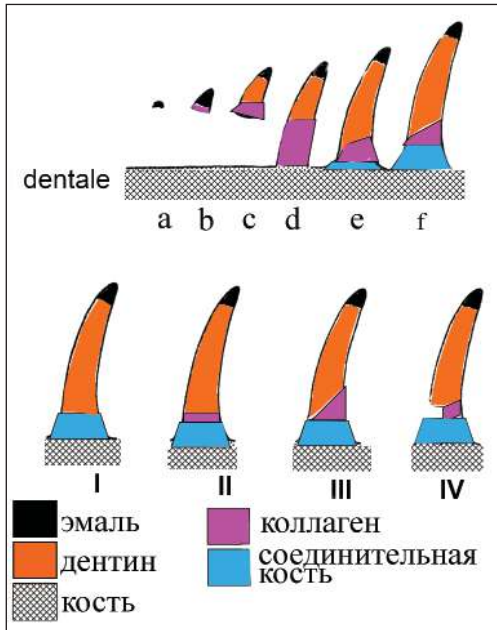


Рис. 6. Педоморфоз (недоразвитие конечных стадий) как путь эволюции. а–f — развитие зуба у Stomiiformes (базальной группы костистых рыб — Euteleostei). а — зубная почка; б — эмалевая шапочка лежит на матриксе из коллагеновых нитей; в — между эмалью и коллагеновым слоем формируется дентин путём минерализации коллагеновых волокон; д — коллаген входит в контакт с зубной костью (dentale); е, ф — дентин неравномерно распределяется на переднем и заднем крае зуба, обеспечивая большую прочность.

Тип I: базальные группы (*Polypterus*, *Lepisosteus*, *Amia*): отсутствует коллагеновый слой, зуб неподвижно укреплен на dentale.

Тип II: развитие завершается на стадии d (большинство Neoteleostei).

Тип III: возможно отклонение зуба на 90° (представитель Stomiidae), развитие завершается на стадии е, недоразвитие слоя коллагена обеспечивает подвижность зуба.

Тип IV: шарнир с осью поворота (представитель Perciformes) за счёт ещё большего недоразвития слоя коллагена в основании зуба.

псевдобранхия (ложножабра) у эмбрионов и личинок рыб, желточный мешок зародыша, непарная плавниковая складка как орган движения зародышей и личинок, нитевидные выросты на теле личинок многих тропических рыб. Дефинитивные органы — постоянные, функционирующие в течение всей жизни организма с момента своего появления (сердце, глаза, головной и спинной мозг, кишечник).

Рассматривая органы в историческом развитии различают прогрессивные органы — увеличивающиеся в размере и усложняющиеся в строении в процессе эволюции: скелет — соединительно-тканый (перепончатый), хрящевой, костный; жабры — жаберные щели у ланцетника, жаберные мешки у миноги, жабры, лишённые жаберной крышки, у акуловых рыб, жабры с жаберной крышкой у костистых рыб. Регрессивные органы — органы, уменьшающиеся в размере и получающие более простое строение. Так, при паразитическом и полупаразитическом образе жизни круглоротых и рыб некоторые органы имеют упрощённое строение. Например, у паразитических самцов глубоководных рыб из группы удильщиков (*Lophiiformes*: *Ceratioidei*), которые в течение всей жизни паразитируют на теле самки, морфологические структуры недоразвиты. Помимо малого размера (самки — 5–100 см, самцы — 1,6–4 см), самцы отличаются отсутствием спинного плавника, зубов, кишечник зачаточный. Другой пример регрессивного развития — слабое развитие глаз у сомов, в связи с тем, что поиск пищи осуществляется не с помощью глаз, а, в частности, посредством усов — органов осязания и вкуса.

Рудиментарные органы — органы, сохранившиеся у организма в виде незначительных остатков в связи с тем, что их функция сведена до минимума. У круглоротых это пинеальный орган (рудиментарный глаз), у рыб — оперкулярная и спиракулярная ложножабры. У зубаток (Perciformes: Anarhichadidae) отсутствуют брюшные плавники, но сохраняется рудиментарный пояс брюшных плавников.

Изменения органов и организмов в целом в процессе эволюции совершаются в различных направлениях.

Дивергенция — расхождение признаков у родственных организмов, что обусловлено разными условиями обитания. Пример — карповые рыбы с разным характером питания: бентофаги, фитофаги, планктофаги, хищники и др. Дивергенция характеризуется наличием гомологичных органов, сходных по строению. Особый путь эволюционного изменения организма — ювенилизация или *педоморфоз* (рис. 6).

Параллелизм — схождение признаков у родственных организмов, т.е. независимое приобретение родственными организмами вторичных сходных признаков. Сходство объясняется частично общностью происхождения (первичное сходство), а частично приспособлением к сходным условиям обитания (вторичное сходство). Различия объясняются начальным расхождением признаков (дивергенцией). Параллелизм также характеризуется наличием гомо-

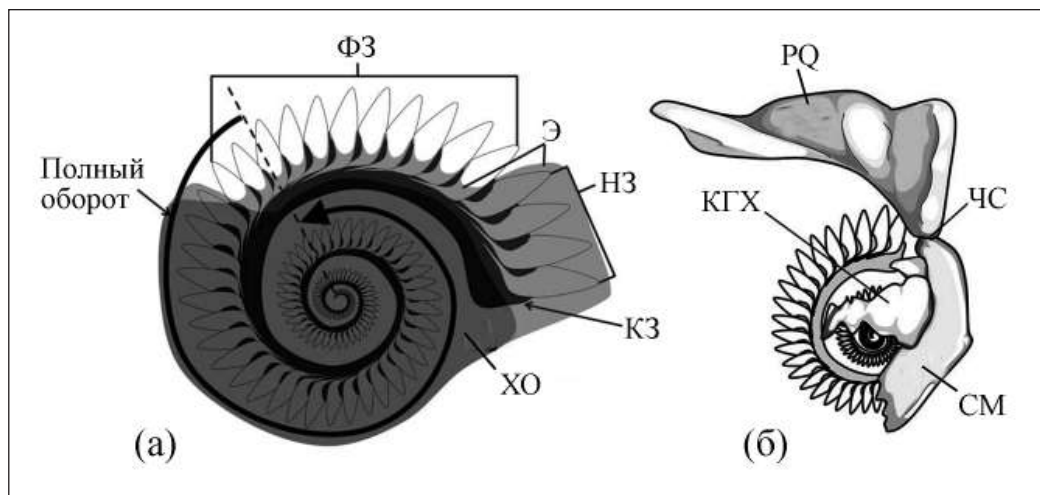


Рис. 7. Параллелизм в эволюции: гипотетическая зубная спираль возможно имеющаяся у вымерших акантодид, хрящевых и кистепёрых рыб. *Helicoprion* (вымерший представитель цельноголовых — Holocerphaly): а — зубная спираль; б — расположение зубной спирали в ротовой полости. КГХ — комплекс губных хрящей; КЗ — корневой зуб; НЗ — новые (нефункционирующие) зубы; ФЗ — функционирующие зубы; ХО — хрящевое основание; ЧС — челюстное соединение; Э — эпителий; CM — cartilago Meckeli; PQ — palatoquadratum (по Ramsay et al., 2015).

логичных органов (пример — наличие светящихся органов у разных представителей костистых рыб, обитающих в сходных полу-сумеречных глубоководных условиях — у сельдеобразных, стомиитоидовых, светящихся анчоусов, бериксов, макрурусов и др.). Пример параллелизма — развитие зубной спирали у вымерших групп рыб (рис. 7).

Конвергенция — схождение признаков у неродственных организмов», т.е. независимое приобретение сходных признаков неродственными организмами. Сходство объясняется приспособлением к сходной среде, а различия — разным происхождением, т.е. отсутствием близкого родства. Конвергенция характеризуется наличием аналогичных органов, сходных по функции (примеры — сходная форма тела у отдалённых позвоночных животных, обитающих в водной среде — рыбы, ихтиозавры, киты; светящиеся органы у рыб и беспозвоночных, и др.).

Итак, сравнительная анатомия, изучая строение гомологичных, аналогичных органов и их преобразование в процессе эволюции, позволяет устанавливать родственные взаимоотношения организмов для построения естественной филогенетической системы.

КОЖНЫЙ ПОКРОВ И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ

Взаимодействие организма с внешней средой осуществляется прежде всего через кожный покров. В связи с этим основной функцией кожи является восприятие раздражения, т.е. чувствительность и защита тела от вредных внешних воздействий. Кожа выполняет также важную функцию регуляции осмотического гомеостаза, т.е. поддержания постоянства осмотического давления внутренней среды организма.

Кожа (*cutis*) состоит из двух основных слоёв: поверхностного — эпидермиса (*epidermis*), эктодермального происхождения, и подстилающего его кориума (*corium, s. dermis*), мезодермального происхождения, развивающегося из кожного листка мезодермы — дерматома.

Эпидермис. У ланцетника, как и у беспозвоночных, эпидермис однослойный, состоящий из одного ряда цилиндрических клеток. Среди обычных эпителиальных клеток имеются слизистые и чувствительные клетки. Сверху эпидермис покрыт пористой кутикулой, представляющей собой остаток мерцательного покрова беспозвоночных, который сохраняется на ранних стадиях развития и отсутствует у взрослых организмов. Снизу эпидермис подстилается основной (базальной) бесструктурной мембраной, являющейся производной экто- и мезодермы. Под базальной мембраной имеется слой почти бесклеточной соединительной ткани с отдельными волокнами, ограниченный снизу кожным листком мезодермы, сохраняющим характер эпителия.

У позвоночных животных кожа также состоит из двух основных слоёв — эпидермиса и кориума, но строение её более сложное. Рассмотрим общую схему строения кожи у рыб (рис. 8, 9).

Эпидермис рыб, как и у всех других позвоночных животных, многослойный; нижний слой состоит из цилиндрических клеток. Верхний слой плоских клеток у рыб образует на своей поверхности тонкую пористую каёмку, подобно таковой ланцетника. Настоящей кутикулы у рыб и других позвоночных нет. Снизу эпидермис подстилается тонкой бесструктурной базальной мембраной, которая является совместным продуктом эпидермиса и кориума. Между клетками эпидермиса имеются протоплазматические связи в виде мостиков и межклеточных пространств.

В эпидермисе рыб, и особенно круглоротых, имеется большое количество железистых клеток. При этом различают: бокаловидные (кубковидные), зернистые, колбовидные клетки, цистоподобные структуры. Бокаловидные — поверхностные слизистые клетки лежат под слоем плоских покровных клеток эпидермиса. Зернистые клетки отличаются большой величиной, они располагаются несколько глубже в эпидермисе, имеют круглую или грушевидную форму и наполнены довольно крупными круглыми ацидофильными зёрнышками. Они выделяют, по-видимому, серозную жидкость в межклеточные простран-

ства эпидермиса. Колбовидные клетки также довольно крупные, сидящие на ножке, достигающей основания эпидермиса.

Типичных многоклеточных кожных желёз у рыб не встречается. У двоякодышащих рыб (*Ceratodus*) на коже имеются особые углубления эпидермиса, которые выстланы слизистыми клетками; их сравнивают с многоклеточными железами, но такое сравнение сомнительно. Кроме этого у рыб имеются особые сложные железистые образования, представляющие преобразованные желези-

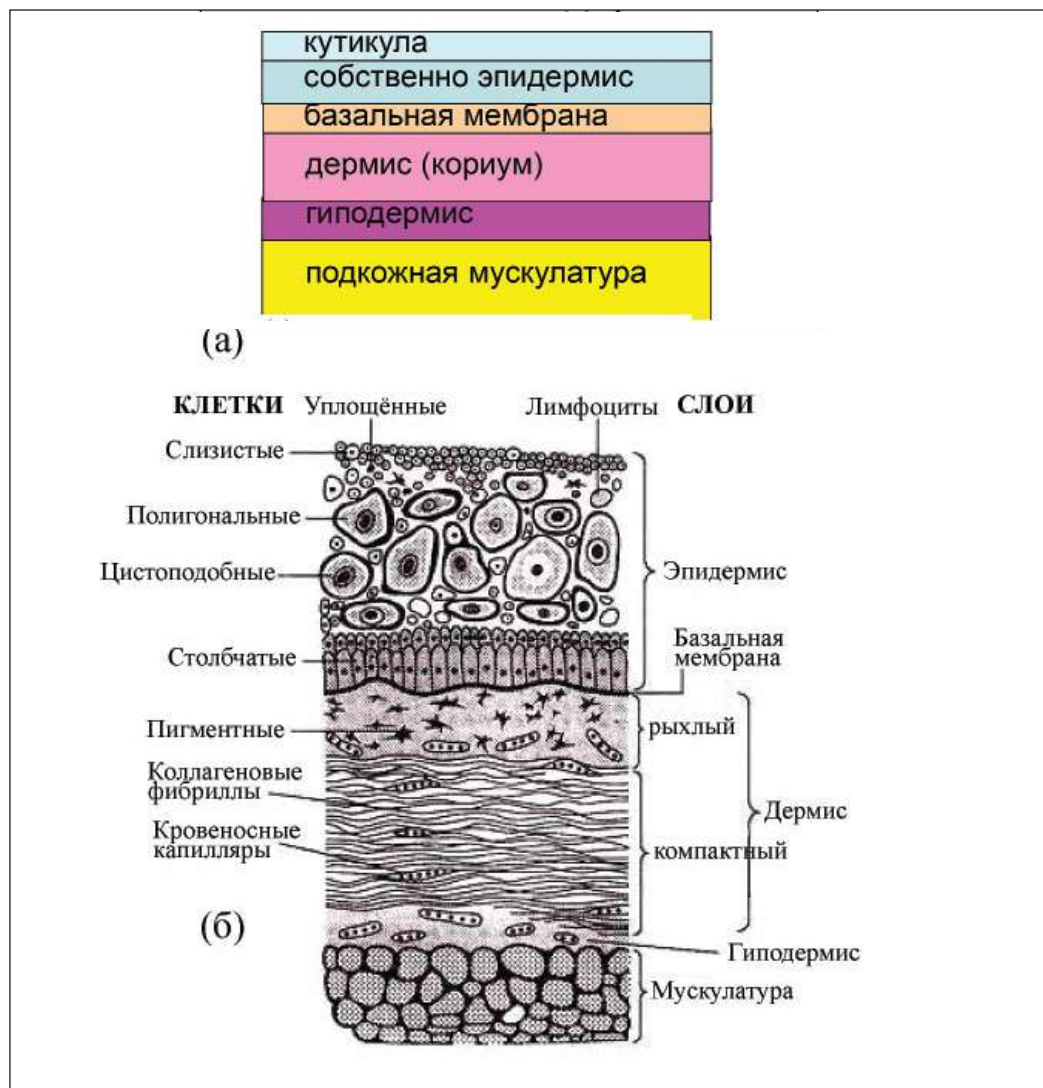


Рис. 8. Схематическое изображение строения кожи: а — схема слоёв; б — состав клеток.

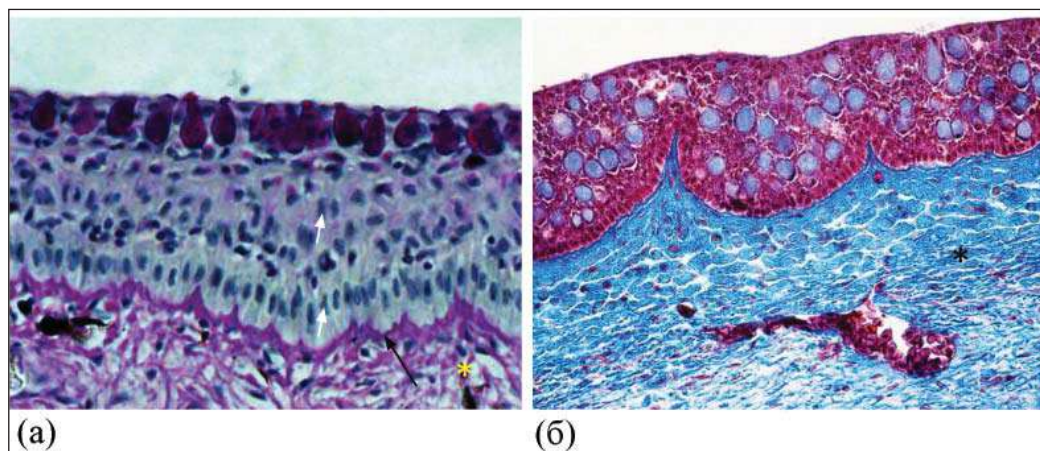


Рис. 9. Эпидермис, базальная мембрана и кориум в ротовой полости. а — *Gnathonemus petersii* (Osteoglossiformes: Mormyridae). б — кошачья акула *Scyliorhinus canicula* (Carcharhiniformes: Scyliorhinidae).

а — тёмные крупные одноклеточные железистые клетки на поверхности эпидермиса и слой столбчатых клеток прилегающих к базальной мембране в нижней части эпидермиса; тёмная стрелка — базальная мембрана; светлая стрелка — ядра клеток эпидермиса; (*) — кориум. б — эпидермис содержит несколько слоёв клеток, окружённых небольшим количеством межклеточного материала; секретирующие слизь клетки — голубые; межклеточный коллагеновый матрикс (*) сильно развит; в центральной нижней части — срез вены с эритроцитами. По Genten et al., 2009.

стые клетки эпидермиса — это ядоотделительные железы и органы свечения, строение которых рассматривается ниже.

О физиологическом действии слизи известно следующее. В первую очередь слизь выполняет *защитную* функцию организма, предохраняя его от вредных внешних воздействий — паразитов, болезнетворных бактерий, ядовитых веществ, растворённых в воде, и др. Последнее доказано тем, что в опытах с *Fundulus* ядовитое вещество — стрихнин, растворённый в воде, не проникал через кожу, а отравление наступало при попадании его в кишечник. Такие же результаты получены и с атропином, в однопроцентном растворе которого карпы могли находиться без вреда в течение нескольких суток.

Слизь, выделяемая рыбой, способствует её быстрому *движению* благодаря уменьшению трения тела. Слизь рыб обитающих в мутной воде обладает способностью *осаждать находящуюся в ней взвесь*. Например, одна-две капли слизи американского угря (*Phisodonthus*) осаждают мутную воду в $\frac{1}{2}$ л воды за 20–30 сек. Феромоны выделяемые со слизью могут обладать репеллентным или аттрактантным свойствами, влияя на поведение рыб.

Дермис (кориум) и пигментные клетки. Кориум — соединительнотканная часть кожи, как отмечено выше, развивается за счёт кожного листка мезо-

дермы — дерматома. Если у ланцетника этот листок сохраняет характер эпителия, который выделяет бесклеточную опорную ткань студенистого характера, подстилающую эпидермис, то у позвоночных, в том числе и у рыб, в этой ткани появляются мезенхимные клетки. У личинок низших позвоночных эти клетки составляют непрерывный слой (подобно эпителию) под эктодермой и выделяют на своей поверхности основное вещество с соединительнотканными волокнами. По мере роста этого промежуточного слоя в него включаются клеточные элементы. Таким образом развивается соединительнотканная часть кожи. Волокна дермиса у низших позвоночных располагаются весьма правильно — чередующимися слоями с их взаимно перпендикулярным направлением. Слои горизонтальных волокон пронизываются пучками вертикальных волокон. В дермисе имеются кровеносные сосуды и нервные окончания.

Ниже лежит слой подкожной клетчатки или гиподермис — рыхлый жировой слой. Он состоит из сетевидно переплетающихся волокон, окружающих обильные жировые клетки. Ниже подкожной клетчатки залегают мышцы, по своему происхождению не имеющие отношения к коже.

Над гиподермисом находятся *пигментные клетки*, которые развиваются в результате преобразования мезенхимных клеток кориума. В верхней части кориума под эпидермисом концентрация пигментных клеток ниже. Различная окраска рыб вызывается сочетанием в их коже разных пигментных клеток, называемых хроматофорами. Среди них различают: меланофоры, ксантофоры, эритрофоры и лейкофоры (гуанофоры или иридоциты). В эпидермисе, как правило, пигмента нет. В тех редких случаях, когда меланофоры или ксантофоры (но никогда не гуанофоры) наблюдаются среди поверхностного эпителия, можно считать, что они перекочевали сюда по лимфатическим путям.

Меланофоры — звёздчатые клетки с многочисленными отростками, их цитоплазма заполнена зёрнышками меланина. Меланин — пигмент чёрного цвета, является продуктом распада белков. Он обуславливает чёрную или синечёрную окраску клеток. Меланофоры встречаются не только в коже, но и во внутренних органах. По месту расположения различают меланофоры дермальные (кожи), периневральные (нервной системы), перичеселомические (целома) и периваскулярные (кровеносных сосудов).

Ксантофоры — столь же обычны в коже рыб, как и меланофоры, также имеют звёздчатую форму. Пигментные зёрнышки цитоплазмы окрашены, в зависимости от толщины их слоёв, от светло-жёлтого до тёмно-коричневого цвета. В химическом отношении ксантофоры относятся к группе каротиноидов и состоят из ксантофиллов — лютеина и зеаксантина.

Эритрофоры или красные пигментные клетки встречаются гораздо реже — в основном у тропических рыб, и не во всех частях тела. Строение клеток напоминает меланофоры и ксантофоры, т.е., они имеют звёздчатую форму; в их цитоплазме расположены мелкие зёрнышки. Пигмент эритрофора относится к липохромам. Липохромы кожи рыб легко растворяются в спирте и эфире. В воде они быстро разрушаются и обесцвечиваются.

Лейкофоры (гуанофоры или иридоциты) имеют исключительное значение для окраски рыб. Эти клетки лишены отростков, имеют полигональную или

овальную форму. В гуанофорах располагается не собственно красящее вещество, а кристаллики гуанина, которые отражают от своей поверхности свет. Гуанин представляет собой пуриновое основание и накапливается в организме в результате распада нуклеопротеидов. Это вещество обеспечивает серебристый цвет тела. Кроме кристаллической формы гуанин известен и в аморфном состоянии, особенно у глубоководных рыб; здесь он не заключён в особые клетки, а образует скопление иголок и пластинок в виде серебристого слоя. Таково происхождение серебристого блеска некоторых рыб (например, *Argyropelecus*, *Belone*, *Trihiurus*).

Наряду с пигментами, находящимися в хроматофорах кожи, ткани некоторых видов рыб содержат пигменты, диффузно распределённые в органах. Подобного рода ярко-зелёный пигмент, например, обнаружен в костях, чешуе и лучах плавников у сарганов и некоторых морских рыб. Это пигмент желчи — биливердин. В диффузном состоянии различные пигменты — чёрный, жёлтый, красный с разными оттенками содержатся в желтке и цитоплазме зрелых ооцитов рыб и в желточном мешке предличинки. Диффузный пигмент зелёного цвета содержится в зрелых ооцитах и желточном мешке зародышей сомов.

Все изменения окраски тела рыб и её интенсивности обусловлены следующими процессами:

а) передвижением самих клеток в кориуме, т.к. подвижность представляет характерную особенность пигментных клеток;

б) перемещением зёрен хроматофоров в цитоплазме из отростков в тело клетки и наоборот (рис. 10); зёрна перемещаются по микротрубочкам (рис. 11);

в) сокращением самих хроматофоров.

Все эти процессы стимулируются подходящими к хроматофорам нервами или гуморальным путём.

Наблюдается общая характерная особенность в распределении пигментации на теле рыб. На спинной стороне тела преобладает чёрный пигмент, на брюшной стороне — серебристый гуанин. Серебристый цвет брюшка отражает лучи, поэтому рыба при рассмотрении снизу принимает вид и цвет окружающей

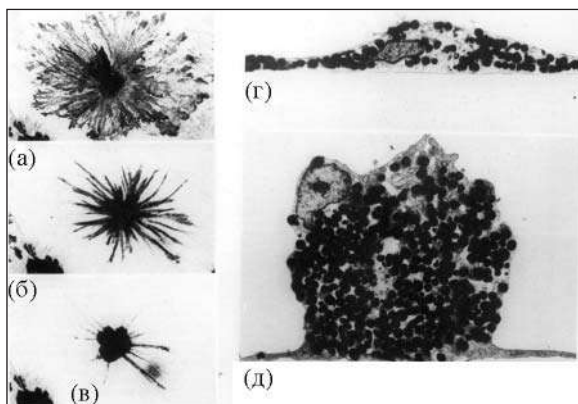


Рис. 10. Изменение распределения пигмента в пигментных клетках — меланофорах. Гигантские меланофоры тернеции *Gymnocorymbus ternetzi* (Characiformes: Characidae): а-в — разная степень агрегации пигмента, меланофоры достигают 200 мкм и видны невооружённым глазом. г, д — распределённый и агрегированный пигмент в меланофорах скалярии *Pterophyllum scalare* (Cichliformes: Cichlidae).

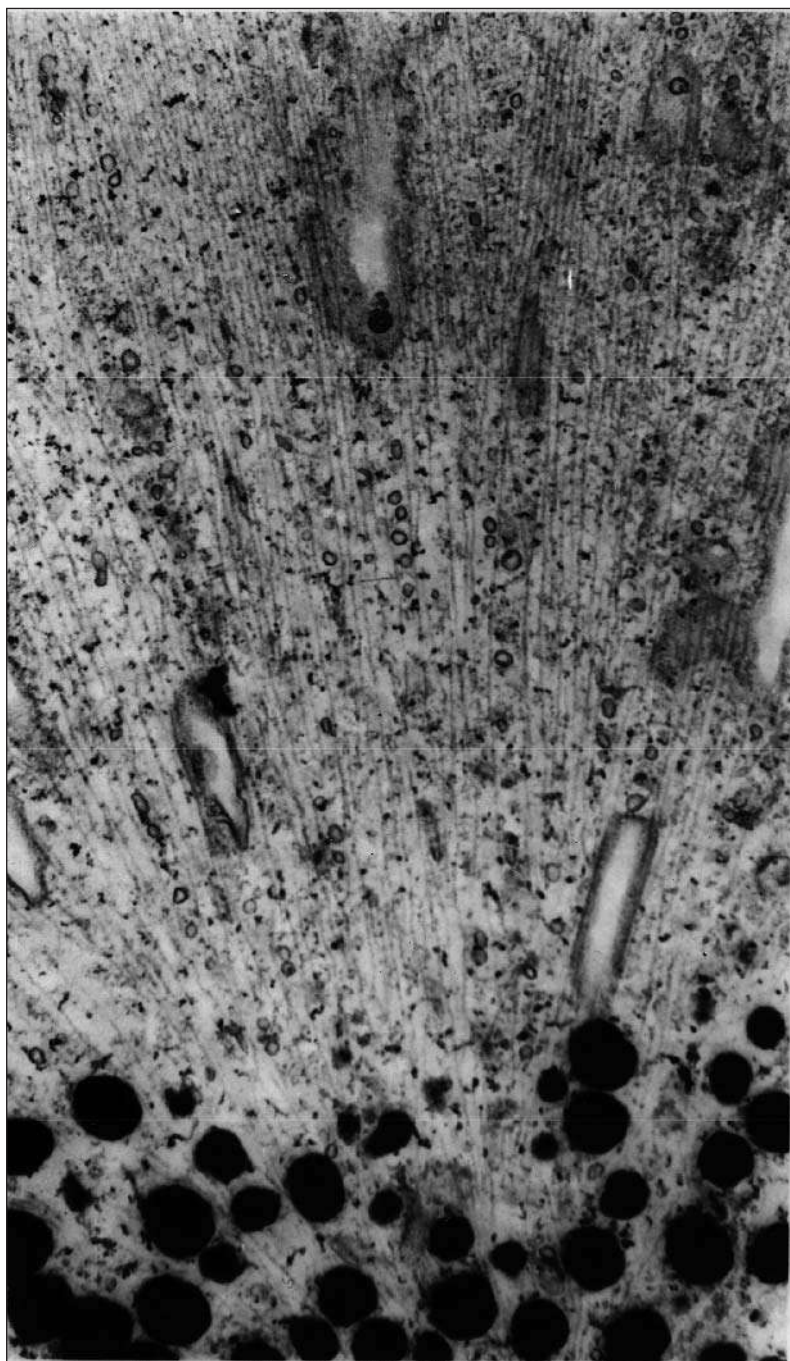


Рис. 11. Микротрубочки в агрегированных меланофорах скалярии *Pterophyllum scalare*, $\times 18\ 000$.

среды. И наоборот, тёмная окраска спины является покровительственной при рассмотрении рыбы сверху.

Окраска тела меняется под влиянием внешних и внутренних факторов. Она зависит от возраста, пола и состояния рыбы. Одним из замечательных явлений представляется способность рыб изменять окраску применительно к фону окружающей среды и цвету дна, что особенно свойственно для камбал. В опытах камбалы воспроизводили внешний вид дна настолько совершенно, что становились почти незаметными на его фоне. Колюшка (*Gasterosteus*) в условиях опыта также меняет окраску в зависимости от цвета дна. Общеизвестно яркое расцветивание бойцовой рыбки (*Betta pugnax*) во время драки. *Chelidonichthys lastoviza* (Triglidae) при беспокойстве бледнеет, а *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) — темнеет. Яркие переливы красок умирающей султанки (*Mullus*) привлекали внимание еще древних римлян. Особенности окраски султанок (Mullidae) в естественной среде, вне воды и после фиксации используются в систематике. Быстрая утрата яркого брачного наряда тела наблюдается у «снулых» самцов и самок лососей, особенно на свету.

Изменение окраски рыб в естественной среде происходит под влиянием нервной системы и находится главным образом в связи со зрительными восприятиями: ослеплённая камбала теряет способность адаптироваться к окраске дна. Наряду с нервным отмечается и *гормональная* регуляция окраски рыб. Брачные изменения окраски являются результатом воздействия половых гормонов; при кастрации рыб перед размножением брачная окраска не развивается. Одним из основных факторов отложения пигмента в покровах рыб считается свет; бесцветные покровы многих пещерных рыб подтверждают эту связь. Однако сильная пигментация почти всех глубоководных рыб не позволяет принять такую зависимость с полной категоричностью.

Разнообразие строения кожи. Характер и количество железистых клеток эпидермиса во многом зависит от степени развития наружного чешуйного покрова кожи, выполняющего важную и, прежде всего, механическую функцию защиты тела рыбы. Общая закономерность сводится к тому, что у видов с голой кожей, без чешуи, или со слабым её развитием, в эпидермисе содержится значительно больше железистых клеток, чем у рыб с хорошо развитым чешуйным покровом.

У круглоротых (миног и миксин) кожа *голая*, обильно покрытая слизью. В их эпидермисе содержится большое количество железистых клеток всех трёх видов: бокаловидные (кубковидные), зернистые и колбовидные. Колбовидные клетки продуцируют вязкую слизь. Кроме этого в коже миксин имеются многоклеточные слизистые железы открывающиеся двумя продольными рядами пор вдоль боковой линии. Железы лежат в субкутанальном слое. Минога обильно выделяет слизь, но миксина превосходит её в этом отношении во много раз. Одна отсаженная миксина способна превратить в слизь ведро воды.

Кориум миноги сложен пучками коллагеновой соединительной ткани с присутствием эластических волокон, в нём нет кровеносных сосудов, но он обильно пронизан нервами.

Строение кожи рыб сохраняет те же основные черты. Эпидермис состоит из слоёв эпителиальных клеток (на туловище усача (*Barbus*) 12–15 рядов, но у мор-

ских игл (Syngnathidae) — всего два). Наибольшее число железистых клеток имеется у рыб с голой кожей или со слабо выраженным деградированным чешуйным покровом. К числу таких рыб относятся панцирный сомик (*Callichthys punctatus*), тело которого покрыто лишь с боков двумя параллельными рядами костных пластинок. В эпидермисе содержатся крупные колбовидные и зернистые клетки и большое число мелких слизистых кубковидных клеток. Угорь (*Anguilla anguilla*) обладает чрезвычайно мелкой чешуёй. В его эпидермисе содержится большое число колбовидных и слизистых клеток, зернистые клетки отсутствуют.

В коже пластиножаберных рыб (Chondrichthyes: Elasmobranchii), покрытой мощно развитой плакоидной чешуёй, и коже осетровых рыб с многочисленными костными жучками и пластинками железистые клетки в эпидермисе развиты слабо.

У ряда круглоротых и рыб имеет место ороговение эпидермиса, представляющее собой образование на его поверхности плотного слоя клеток, служащего для защиты от механических повреждений кожи. Такие образования встречаются у миног, образуя роговые зубчики, имеются на губах и челюстях растительноядных и всеядных рыб (*Chondrostoma*, *Capoeta*, *Schizothorax*). Такие образования отсутствуют у пластиножаберных и осетровых. Подобными ороговениями являются и жемчужные бугорки (*жемчужная сыпь*) возникающие в брачный период у многих сиговых и карповых рыб. Они локализируются преимущественно на голове и образуются разрастанием эпидермиса, который конусовидно выдвигается наружу. Жемчужные бугорки сложены крупными клетками с широкими межклеточными промежутками и ясно выраженными мостиками между клетками. Снаружи бугорок покрывается роговым веществом, состоящим из сильно уплотнённых клеток. Развиваясь в период размножения, жемчужная сыпь позже сбрасывается, не оставляя следов. Жемчужная сыпь появляется в результате воздействия половых гормонов, при кастрации она не развивается. Как общее правило, жемчужная сыпь развивается только у самцов, но у голяна и подуста — также и у самок. Сходные роговые образования в виде кожных выростов встречаются на губах панцирных сомов и некоторых карповых.

Производные кожи. К производным кожи относятся невромасты органа боковой линии, вкусовые почки, органы электрорецепции, одиночные хемосенсорные клетки, яловитые железы и органы свечения. Две последних структуры описаны ниже, остальные — в разделе Органы чувств.

Чувствительные структуры (невромасты) являются производными кожи. Невромасты могут свободно располагаться на коже, но обычно присутствуют в каналах боковой линии на голове и туловище рыбы (рис. 12, 13).

Вкусовые почки могут располагаться не только в ротовой полости, но и на поверхности тела (рис. 14).

Ядовитые железы развиваются как производные железистых клеток эпидермиса. Эти образования способны выделять ядовитые вещества. По анатомическим особенностям аппарата, вырабатывающего яд, рыб можно разделить на: 1) отравляющих при укусе, 2) имеющих ядовитые кожные железы, 3) отравляющих при уколе колючками (рис. 15а).

К первой группе, например, относятся мурены (*Muraena*) и морские собачки (*Meiacanthus*). В ротовой полости мурены на нёбе имеется карман, образованный слизистой оболочкой, в котором находятся четыре подвижных конических зуба. Карман покрыт эпителиальными клетками, вырабатывающими яд. При укусе мурены яд вытекает между слизистой оболочкой и зубами.

Во вторую группу входят морские и речные миноги, а также многие виды рыб. Секрет, выделяемый слизистыми клетками всей поверхности кожи, вызывает сильное раздражение желудочно-кишечного тракта хищника. Слизь

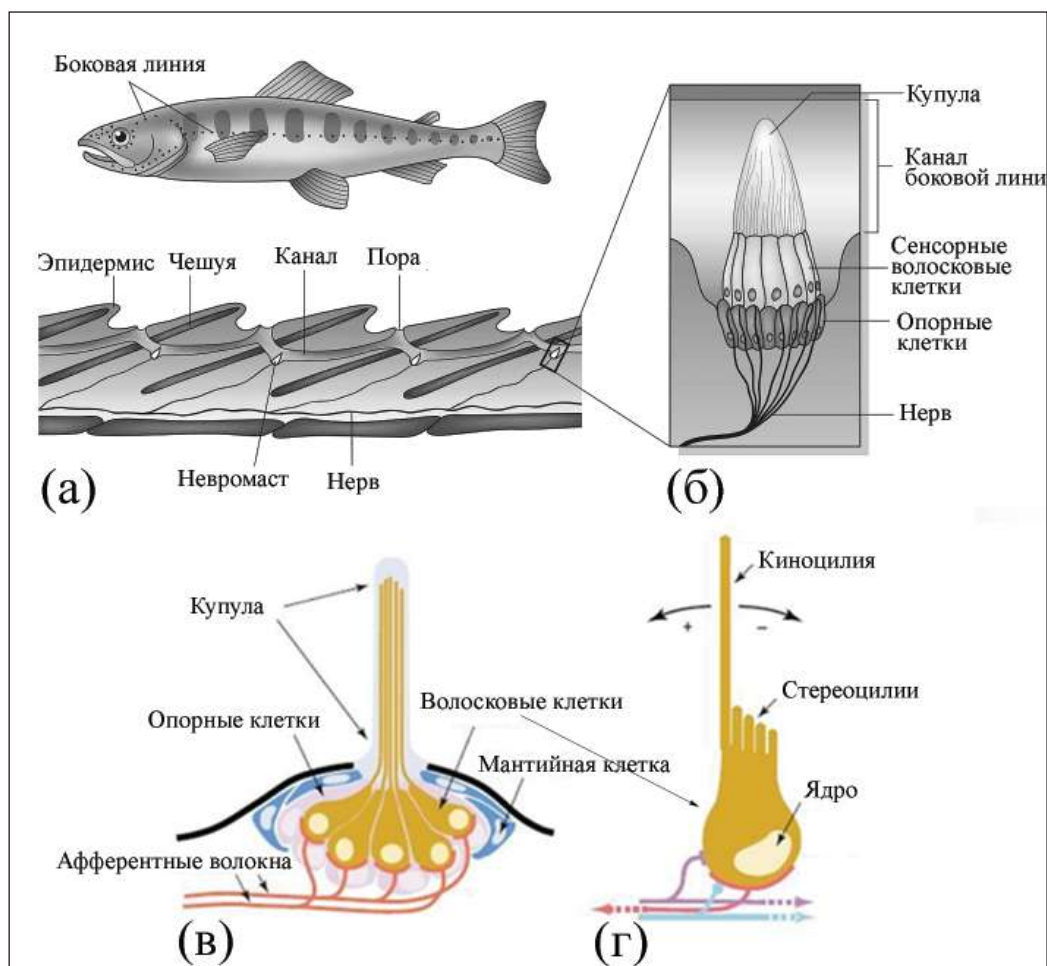


Рис. 12. Схема строения органа боковой линии: а — канал боковой линии; б — невромаст; в — клеточное строение невромаста; г — сенсорная клетка невромаста. Сенсорная (волосковая) клетка имеет длинный отросток (киноцилий), короткие отростки (стереоцилии) и нервные окончания (по Dambly-Chaudiere et al., 2003 и Helfman et al., 2009).

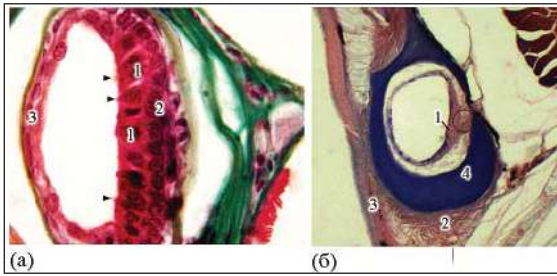


Рис. 13. Поперечные срезы (а) канала боковой линии *Kryptopterus bicirrhis* (Siluridae) и (б) канала боковой линии на голове *Pelvicachromis pulcher* (Cichlidae).

а — рецепторы (невромасты или «сенсорные бугорки») системы боковой линии обычно состоящие из двух типов клеток: сенсорные (волосковые) и опорные. Сенсорные клетки (1) грушевидной формы лежат в верхней половине невромаста и покрыты слизистой куполой (на срезе не видна). В центре сенсорной клетки — большое центральное ядро. Опорные клетки (2) находятся в базальной части органа и на его периферии, а их апикальные части лежат между сенсорными клетками. Ядро опорной клетки локализовано в её базальной части. Заключённые в купулу стереоцилии и киноцилии сенсорных клеток (стрелки) отклоняются потоком воды и эти возбуждения передаются на нервные клетки. Наружная часть канала покрыта плоскими эпителиальными клетками (3).

б — невромасты (1) видны в туннелеобразном канале погружённом в дермис (2) и открывающимся порами наружу. Бесклеточная кость (4) покрыта эпидермисом (3). Пучки нервных волокон (круг) лежат под невромастами.

По Genten et al., 2009.

ных желобка, заполненные соединительной тканью с кровеносными сосудами. В слое эпидермиса желобков содержатся многочисленные ацидофильные железистые клетки, которые выделяют ядовитый секрет (рис. 15в).

Третий тип — наиболее усложнённый — представлен у костистых рыб резко обособленным от эпидермиса комплексом железистых клеток. Большое число ядовитых рыб принадлежит к этому последнему типу. Железы имеют веретенообразную форму, располагаются у морского ерша (*Scorpaena*) в желобках колючих плавниковых лучей, у морского дракончика (*Trachinus*), кроме этого, над и под оперкулярным шипом (рис. 16). Такие железы сложены массой крупных

угря является весьма ядовитой и при подкожном впрыскивании способна убить человека и животных.

У третьей группы отравляющий аппарат состоит из желёз, которые лежат в основании подвижных шипов и колючих плавниковых лучей (рис. 15б–г).

Е.Н. Павловский (1927) разделяет по степени сложности устройства ядовитые железы рыб на три типа.

Первый тип — наиболее просто устроенный. Ядоносный аппарат лишён дифференцированного комплекса железистых образований. Он состоит из слизистых кубковидных и серозных ацидофильных клеток обильных в эпидермисе, окружающем основание шипа. К этому типу относятся рыбы, у которых кожные ядовитые железы развиваются только в период икрометания: керчаки (*Myoxocephalus scorpius*, *M. bubalis*) и звездочёты (*Uranoscopus scaber*) (рис. 15б).

Второй тип ядоносного аппарата представлен комплексом одноклеточных ядовитых желёз, еще не дифференцированных от эпидермиса, что характерно для морского kota-хвостокола (*Trygon pastinaca*). На нижней поверхности шипа имеются два продольных

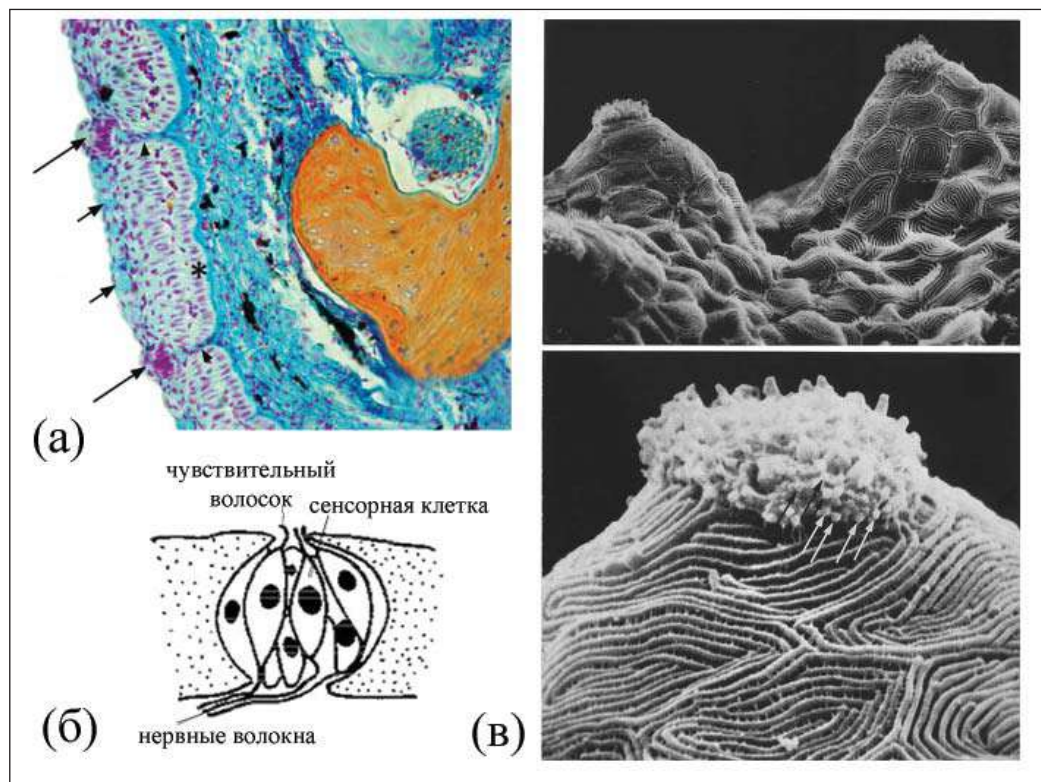


Рис. 14. Вкусовые почки.

а — в ротовой полости *Gnathonemus petersii* (Mormyridae); эпидермис содержит много слизистых клеток (короткие стрелки), видны две вкусовые почки (длинные стрелки) на удлинённых стебельках (треугольники) начинающихся от базальной мембраны (*); костная ткань — оранжевая, меланофоры под базальной мембраной — чёрные (по Genten et al., 2009).
 б — схема вкусовой почки.

в — дорсальная поверхность языка *Xiphophorus hellerii* (Poeciliidae) с вкусовыми почками (увеличение на верхней и нижней фотографиях $\times 1500$ и $\times 8250$); стрелки — чувствительные волоски (микроворсинки), клетки эпидермиса образуют микрогребни (по Reutter et al., 1974).

клеток, секреторные клетки разделены между собой опорными. При секреции часть слизистых клеток распадается, а ограничивающие их опорные клетки разрываются; при уколе образуется ложный выводной проток (рис. 15г).

У *Scorpaena* ядоносны двое лучей первого спинного плавника. У многих сомиков (*Amiurus*, *Noturus*, *Plotosus* и др.) ядоносный шип грудного плавника представлен в виде колючки с зазубренными краями. Сама железа, залегающая в основании плавника, очень крупная, она достигает у *Noturus* 5 мм при длине тела 17 см.

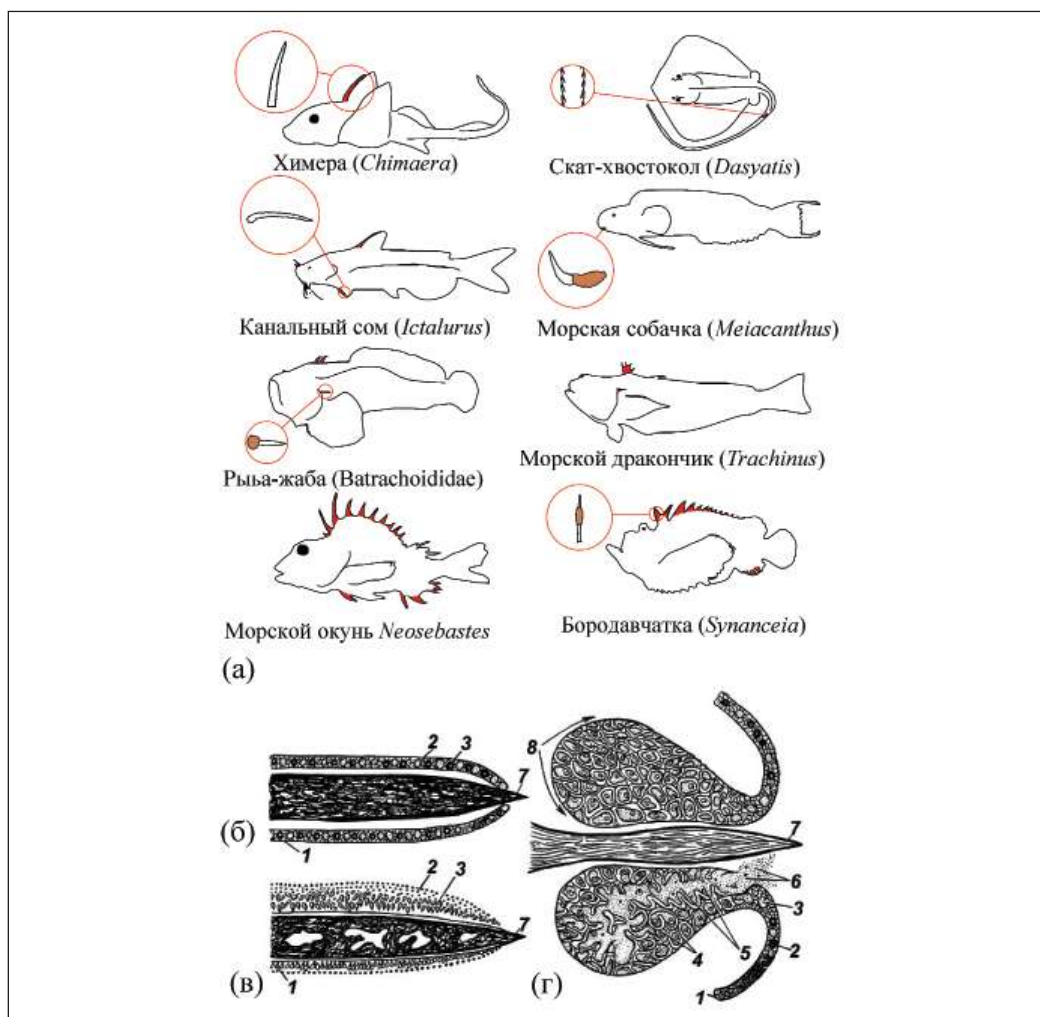


Рис. 15. Ядовитые структуры.

а — представители ядовитых рыб. Структуры с ядом окрашены в красный цвет. Химера — колючий луч на спине; скат-хвостокол — зазубренные шипы на хвосте; каналный сом — зазубренный луч грудного плавника; морская собачка — зуб с ядовитой железой; рыба-жаба — шип на жаберной крышке (оперкулярный шип) с ядовитой железой; морской дракончик — первые колючие лучи спинного плавника и оперкулярный шип с ядовитыми железами; морской окунь и бородавчатка — лучи плавников с ядовитыми железами (по Ziegman, Alewood, 2015).

б — одноклеточные железы эпидермиса плавниковой колючки.

в, комплекс одноклеточных желёз эпидермиса хвостового шипа ската-хвостокола.

г — компактная многоклеточная железа оперкулярного шипа морского дракончика. 1 — эпидермис; 2 — слизистые клетки; 3 — железистые клетки; 4 — опорные клетки; 5 — ложный выводящий проток; 6 — вытекающий яд; 7 — шип; 8 — ядовитая железа (по Ильмаст, 2005).

Самые опасные из европейских рыб — морские дракончики *Trachinus*; *T. draco*, в частности, широко распространён в Чёрном море. Из тропических рыб очень опасна страшная бородавчатка *Synanceia horrida*. Яд выделяется из основания шипов на голове и жаберной крышке, он смертелен для человека. Ядовитые железы в основании колючих лучей плавников имеются у многих представители подотряда Scorpaenoidei: *Dendrochirus*, *Pterois*, *Scorpaena*, *Sebastodes*, *Sebasticus*, *Sebastes* и др.

Органы свечения — фотофоры представляют собой крайне своеобразные структуры в организме рыбы. Они также являются производными кожи —

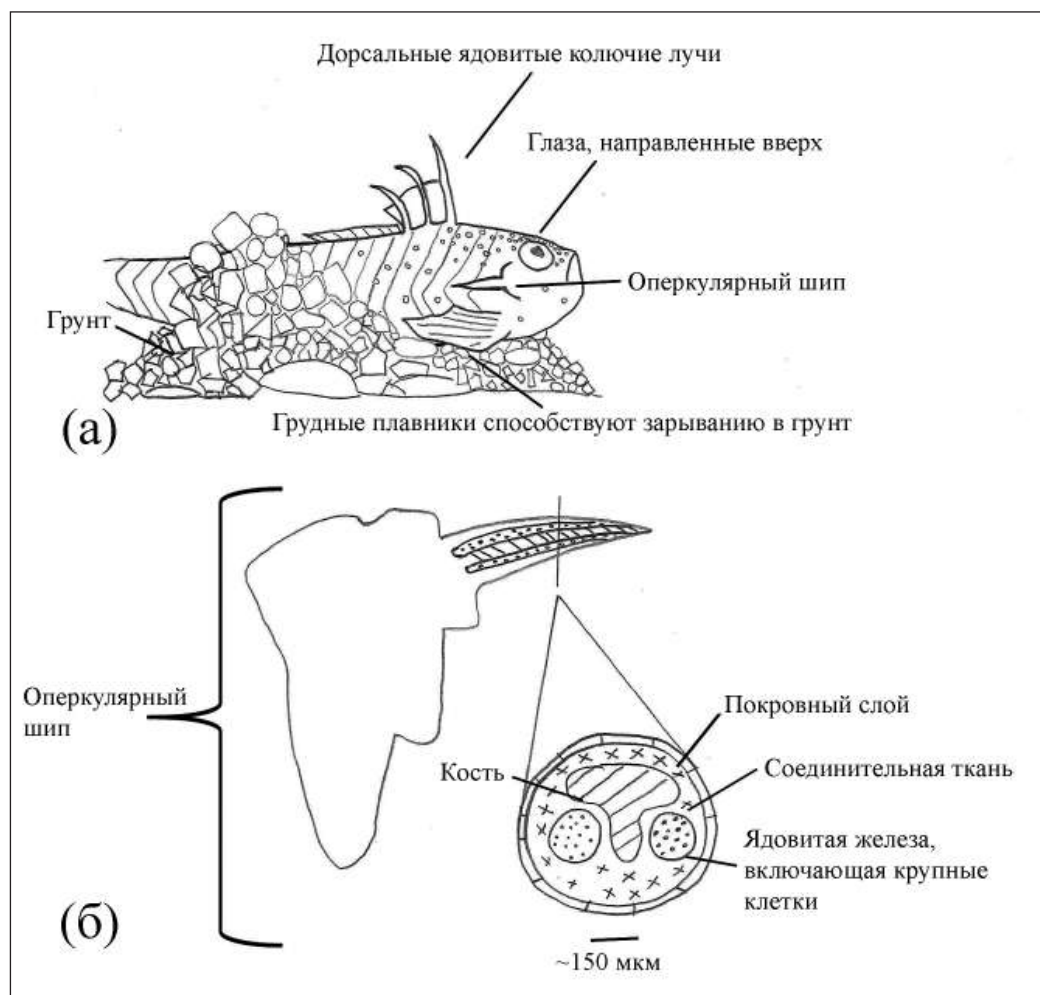


Рис. 16. Ядовитые железы рыб семейства Trachinidae: а — общий вид морского дракончика *Trachinus draco* частично закапывающегося в грунт; б — поперечный срез оперкулярного шипа *Echiichthys vipera* (по Lucy et al., 2020).

усложнёнными эпидермальными образованиями, в формировании которых принимают участие и элементы кориума. Фотофор имеет железистую секреторную часть, возникающую из эпидермальных клеток, которая окружена рефлектором, включающим пигментные клетки и образующимся за счёт кориума.

Свечение свойственно в основном глубоководным рыбам: около 2/3 всех глубоководных видов рыб являются светящимися. Некоторые исследователи считают, что около 98% глубоководных рыб имеют светящиеся органы разного типа. При этом необходимо подчеркнуть, что все они ведут батипелагический образ жизни; ни один вид не принадлежит к придонным. Кроме этого, светящиеся рыбы встречаются также и среди прибрежных форм (*Mycophum*, *Lampadena*, *Diaphus*).

У рыб наблюдается люминесценция трёх типов: (а) *внеклеточная*, (б) *внутриклеточная* и (в) *за счёт симбиотических люминесцирующих бактерий*. Во всех случаях она обусловлена секрецией особого белкового вещества, выделяемого железистыми клетками, — люциферина, которое при окислении под влиянием фермента люциферазы преобразуется в так называемый оксилуциферин. При этом и возникает свечение.

Внеклеточная люминесценция обусловлена выделением светящейся слизи, секреторной специальной клетками эпидермиса — фотоклетками.

Внутриклеточная люминесценция образуется за счёт специальных светящихся органов — фотофоров.

Строение фотофоров у рыб весьма разнообразно. У акул (*Spinax niger*) каждый орган представлен небольшим эпидермальным утолщением, в основании которого лежит пигментная чаша и кровеносный синус, а железистая часть представлена несколькими рядами светящихся клеток; кроме них в органе можно отметить индифферентные эпидермальные клетки и клетки линзы, лежащие в двух или более рядах.

Светящиеся органы костистых рыб значительно разнообразнее (рис. 17). В наиболее полно выраженной структуре фотофора имеется группа железистых клеток, образующих массивный или снабжённый полостью орган; внутренняя полость может быть замкнутой (закрытая) или сообщаться с наружной средой (открытая). Над железистыми клетками лежит линзоподобное прозрачное образование из гомогенных или зернистых клеток, служащее для рассеивания света. Рефлектор — отражатель света, сложенный модифицированными соединительными клетками и прилегающий к пигментной светоизолирующей оболочке, может быть развит, но может и отсутствовать. Пигментный слой подстилает орган со дна и с боков. В некоторых случаях в органе развивается слой студенистой ткани. В общей схеме строение фотофора внешне сходно со строением глаза, но функция этих структур разная. Глаз — это орган, воспринимающий свет, а фотофор — генерирующий его.

Если расположить строение фотофоров в порядке постепенного усложнения, оно не совпадает с положением рыб в системе. Констатируя широкое разнообразие строения светящихся органов, необходимо признать, что при наличии функционального сходства (аналогии), наблюдаются различия в их про-

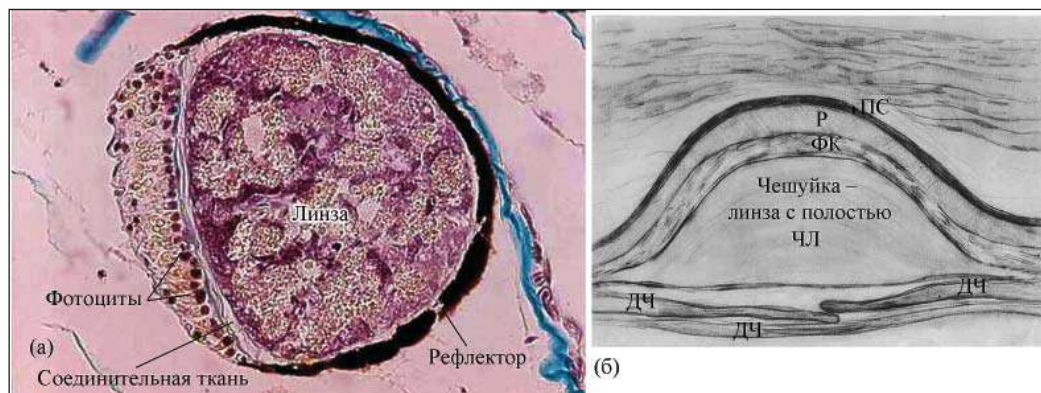


Рис. 17. Органы свечения.

а — фотофор *Cyclothone braueri* (Stomiiformes: Gonostomatidae). Продольный срез $\times 100$ (по Cavallaro et al., 2014).

б — фотофор *Ceratoscopelus maderensis* (Mycetophiformes: Mycetophidae), специализированная чешуйка-линза с полостью внутри. Обозначения: ДЧ — дополнительная чешуя; ПС — пигментный слой; Р — рефлектор; ФК — фотогенные клетки; ЧЛ — чешуя-линза (по Cavallaro et al., 2017).

исхождении. Нельзя проводить гомологии органов свечения селажий и костистых; не следует также гомологизировать органы представителей Clupeiformes и Scopelidae; подобным же образом нельзя сближать подглазничные органы Stomiidae и Anomalopidae. Проблема ещё более усложняется, если отметить, что в отдельных случаях возможно испускание света всей поверхностью тела без наличия специальных светящихся органов; таковы *Lentoderma* из Бенгальского залива и *Marpodon* (Mycetophidae), обитающие в устьях рек Индии.

Наиболее просто устроен фотофор у *Astronesthes* (Stomiidae). Он лежит в кириуме снаружи чешуи, имеет шаровидную форму и сложен радиально расположенными железистыми клетками, сходящимися вершинами к центру, где находится небольшая полость, содержащая секрет; клетки наполнены грубозернистым содержимым. Орган имеет тонкую соединительнотканную оболочку, пигментной чаши в нём нет. Но у других представителей того же семейства рода *Idiacanthus* фотофор снабжён сравнительно толстой пигментной оболочкой.

У прибрежной калифорнийской рыбы *Porichthys* (Batrachoidiformes: Batrachoididae), снабжённой многочисленными светящимися органами, фотофор сложен скоплением железистых клеток, лежащих под шаровидной линзой; орган окружён рефлектором и пигментной оболочкой.

У Trachichthyiformes объёмистые фотофоры лежат по нижнему краю орбиты, причём эти рыбы обладают способностью закрывать орган и делать свет невидимым путём вворачивания их внутрь глазной полости при помощи хрящевато-стебелька (*Anomalops*) или путём поднятия нижней складки века. Замечате-

лен орбитальный орган *Cyclothone* (Stomiiformes: Gonostomatidae). Затенённый снаружи, он светит в широкий зрачок глаза через участок свободный от пигмента в пигментной оболочке. Подобный фотофор распространён также среди представителей семейств Sternoptychidae и Stomiidae.

Совсем иначе устроены фотофоры светящихся анчоусов (Mystophiformes: Neoscopelidae). У *Neoscopelus macrolepidotus* органы расположены продольными рядами по брюшной стороне тела; сверх того, с каждой стороны языка имеется ряд из 9–10 фотофоров, из которых задний — самый крупный. Светящейся частью служит эпителиальная трубка, открывающаяся наружу, специальной линзы нет; вместо неё в устье пигментной чаши залегает прозрачная студенистая ткань.

Еще более своеобразен орган у *Nyctophum* и *Ceratoscopelus* (рис. 17б) — он сложен железистыми клетками, над которыми взамен линзы залегает прозрачное утолщение чешуи.

Светящийся орган *Malacocephalus laevis* (Gadiformes: Macrouridae) лежит перед анальным отверстием и открывается в глубокий желобок, окружающий анальную папиллу.

Обнаружены светящиеся органы, расположенные внутри тела и связанные с кишечником. У морского тропического окуня *Jaydia ellioti* (Kurtiformes: Arogonidae) две железы: первая — грудная, открывающаяся в передний изгиб кишечника, вторая — перед анусом. Это преобразованные альвеолярные железы с протоком в кишечнике. Выделяемый из кишечника секрет обладает свечением.

Следовательно, светящиеся органы широко представлены в разных группах рыб. Они имеются у акул и многих костистых, таких как Stomiidae, светящихся анчоусов, морских чертей (Lophiiformes), бериксообразных (Beryciformes) и ряда других.

О биологическом значении свечения можно предположительно высказать следующее. Свечение служит: (1) для освещения при жизни в сумеречных условиях; (2) для коммуникации между особями разного пола; в таких случаях самцы и самки обладают разным характером свечения и различным расположением фотофоров; (3) при охране потомства самцы некоторых рыб светятся — это является предостережением для хищников; (4) фотофор на длинном щупальце — первом луче спинного плавника у европейского удильщика *Lophius piscatoriu*, на усиках Stomiidae и на языке представителей Mystophidae служит для привлечения добычи.

Способность испускать свет преимущественно вниз, в брюшную сторону, можно объяснить по аналогии с белой серебристой окраской брюшка пелагических рыб, последняя служит защитной окраской. Ровный голубоватый свет, испускаемый рыбой, позволяет ей сливаться со скудными проблесками света и теряться из глаз наблюдателя снизу, с большей глубины.

НАРУЖНЫЙ СКЕЛЕТ

В последующем изложении используется филогенетическая классификация рыб (рис. 18). Рассматриваются преимущественно лишь основные группы рыб без указания их точного таксономического положения.

Чешуя составляет наружный скелет и относится к числу наиболее важных производных кожи, а поэтому именуется кожным скелетом. Он имеет вид твёрдых скелетных пластинок, залегающих в кориуме. Чешуя служит для защиты тела рыбы от внешних механических воздействий.

У рыб встречаются три типа чешуй, различающиеся по форме, строению и своему происхождению: плакоидная, ганоидная и костная. Эти типы чешуй генетически связаны между собой и представляют результат видоизменения в процессе эволюции одного наиболее примитивного типа — плакоидной чешуи.

Плакоидная чешуя, свойственная пластиножаберным рыбам, состоит из лежащей в кориуме широкой ромбической пластинки и сидящего на ней шипа, остриё которого выдвигается через эпидермис наружу (рис. 19). Шип имеет различную форму — типичного заострённого шипа, конуса, трезубца. Внутри чешуи имеется полость, заполненная мякотью с кровеносными сосудами (pulpa). Чешуя состоит из очень твёрдого минерализованного органического вещества — *дентина*. Дентин твёрже кости, и в отличие от последней, клеточных элементов не содержит. Вся толща дентина пронизана тонкими канальцами, идущими от пульпы. Вершина шипа покрыта тонким колпачком ещё более твёрдого вещества, в котором нет ясных канальцев. Это вещество с большим содержанием извести носит название *эмали*. В канальцы дентина проникают отростки клеток, выстилающих пульпу. Благодаря деятельности этих клеток — *склеробластов* — постоянно откладываются новые слои дентина. По мере изнашивания старые плакоидные чешуи сбрасываются и сменяются новыми.

Плакоидная чешуя по своему строению гомологична зубу, и у акуловых рыб на челюстях наблюдается переход её к истинному зубу.

Развивается плакоидная чешуя на границе эктодермы и мезодермы. Нижний слой эктодермы приобретает форму колпачка, в который снизу в виде сопочка входит масса мезодермальных клеток. Клетки основного слоя эпидермиса образуют стенку колпачка, а мезодермальные клетки внутри него располагаются сплошным слоем. Наружный слой развивается за счёт совместной деятельности эпидермиса — его базального слоя, и кориума. Этот слой напоминает эмаль, отличаясь от неё присутствием тончайших канальцев.

Дентин, входящий в состав плакоидной чешуи, представлен несколькими модификациями. Сам шип состоит из типичного дентина, пронизанного канальцами, в которые входят протоплазматические отростки склеробластов. Снаружи шип покрыт эмалью, представляющей уплотнённый дентин — *витродентин*, пронизанный мельчайшими канальцами. Основная ромбическая

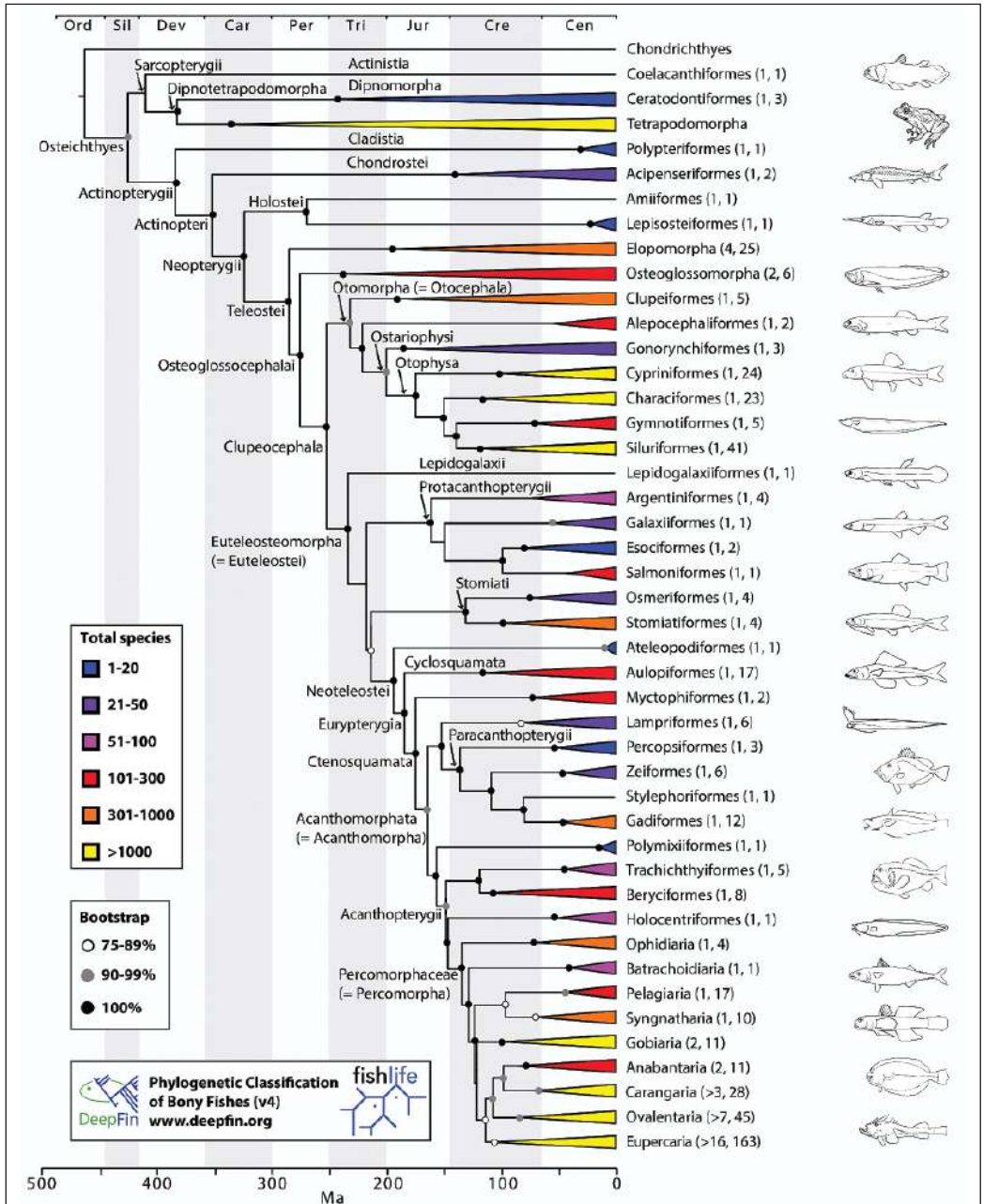


Рис. 18. Филогенетическая классификация рыб. Калиброванное по времени дерево, иллюстрирующее взаимоотношения основных групп рыб (основные и сподчинённые таксоны). Дерево включает 1990 видов костных рыб. Номера в скобках — число отрядов и семейств (соответственно) в каждой основной кладе (по Betancur-R. et al., 2017).

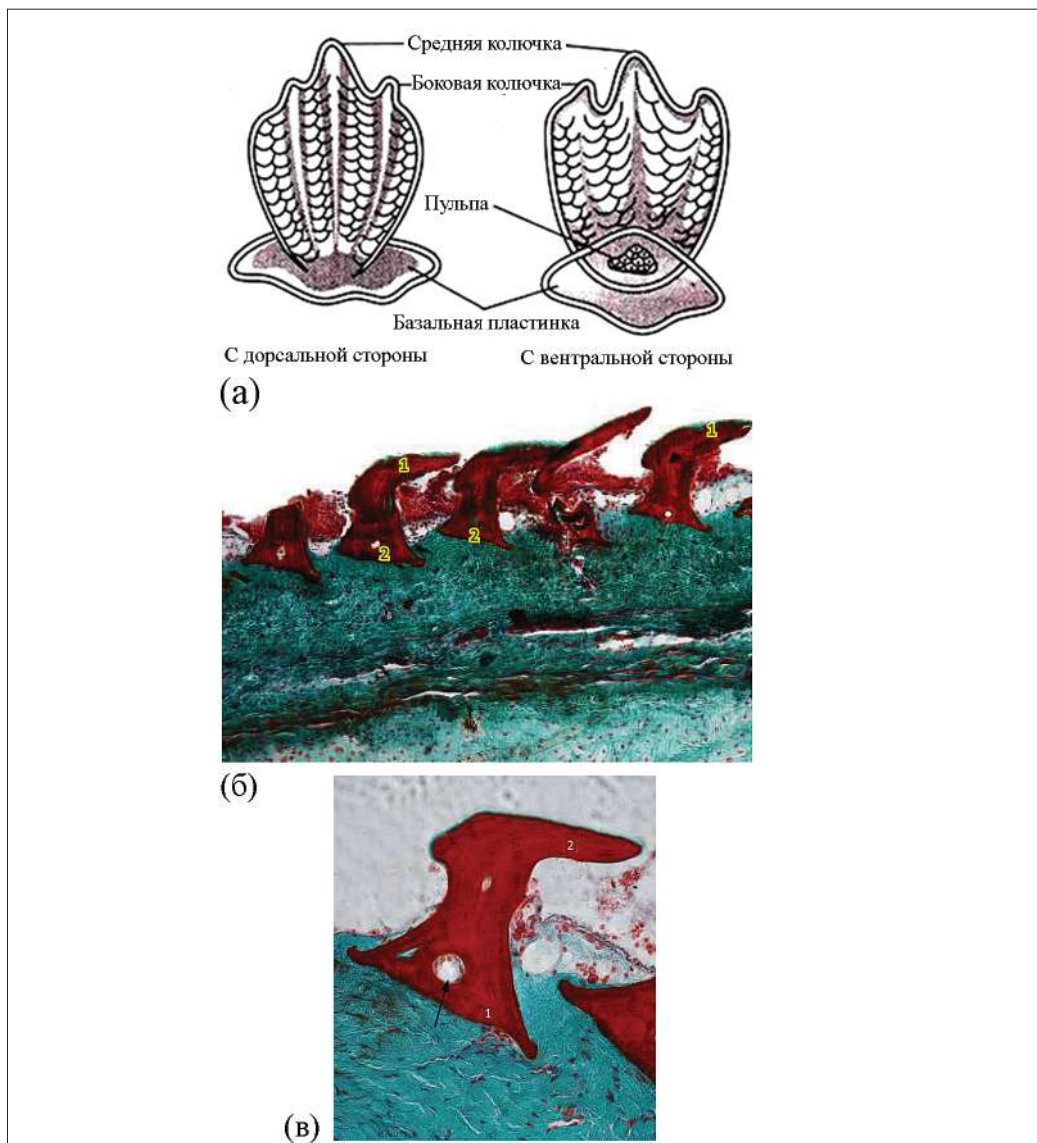


Рис. 19. Плакоидная чешуя.

а – схема чешуи *Scoliodon* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae).

б – чешуя кошачьей акулы *Scyliorhinus canicula* (Carcharhiniformes: Scyliorhininae). Чешуйки погружены в кориум, имеют заострённые задние концы и частично перекрываются. 1 – чешуя; 2 – базальная пластинка.

в – отдельная чешуйка того же вида. 1 – базальная пластинка; 2 – основной слой дентина покрытый эмалью; стрелка – полость пульпы. После вылупления эмбрионов чешуйки проникают за пределы эпидермиса.

По Genten et al., 2009.

пластинка состоит из дентина со сложной системой крупных канальцев, которые содержат мякоть с сосудами и склеробластами, отростки которых заходят в более мелкие канальцы. Такой дентин похож на кость с Гаверсовыми канальцами, и он именуется *вазодентином*. В наружном слое пластинки, как и в кости, залегают коллагеновые волокна. Таким образом, *эта ткань действительно близка к настоящей кости*. Иногда дентин принимает слоистое строение, включая клеточные элементы, становится ещё более сходным с костью и может быть назван *остеодентином*.

Плакоидная чешуя не постоянная, она периодически сменяется.

Ганоидная чешуя встречается лишь у немногих современных рыб: *Latimeria* (Sarcopterygii: Actinistia), *Polypterus* и *Calamioichthys* (Actinopterygii: Cladistia), *Lepisosteus* и *Amia* (Neopterygii: Holostei). Но эта чешуя была широко распространена среда ископаемых рыб.

Ганоидные чешуи имеют вид ромбических очень толстых и твёрдых пластинок, тесно соединяющихся друг с другом шипом в один сплошной панцирь, покрывающий всё тело животного. Ганоидная чешуя постоянная, не сменяющаяся.

Различают следующие виды ганоидных чешуй.

Космоидная — наиболее примитивный вид ганоидной чешуи. Она состоит из двух слоёв: верхнего слоя (*космина*) и нижнего (*изопедина*). Космин представляет собой видоизменение дентина и имеет строение характерное для него. Этот слой содержит систему полостей, заполненных мякотью, от которых пучками отходят тонкие канальцы, содержащие отростки склеробластов. На шлифах можно видеть, что космин представляет собой *как бы комплекс большого числа сросшихся между собой плакоидных чешуй*. Основание космоидной чешуи — её нижний слой изопедина состоит из настоящей костной ткани (рис. 20а). Чешуя имеет ромбовидную форму, с одной стороны с зубоподобным выростом, а с другой с углублением — карманом. Вырост одной чешуи входит в карман соседней, формируя панцирь (рис. 20г). Космоидная чешуя имеется у многих ископаемых кистепёрых и двоякодышащих, а также у ныне живущих кистепёрых.

Собственно ганоидная чешуя состоит из трёх слоёв — нижнего изопедина, среднего — космина и верхнего — ганоина. *Ганоин* — это *плотный слоистый дентин*. На разрезе такой чешуи (рис. 20б) видна основная нижняя часть, состоящая из слоистой кости — изопедина, средняя часть космина пронизана полостями и канальцами и верхняя часть представлена слоистым дентином — ганоином. Такой тип чешуи свойствен ископаемым палеонискам (Palaeonisci) и современным представителям многопёровых рыб (*Polypterus*, *Calamioichthys*).

У других рыб средняя масса космина редуцируется, и вся чешуя с самого начала имеет слоистое строение; верхняя часть — ганоин и нижняя часть — изопедина. По мере её роста концентрически нарастают снизу новые слои изопедина, а сверху — всё новые слои ганоина (рис. 20в). Такая чешуя имеется у современной панцирной щуки *Lepisosteus*. Её форма типично ромбическая (рис. 20д). У другого близкородственного представителя — ильной рыбы *Amia* чешуя имеет округлую — циклоидную форму, причём по мнению одних ис-

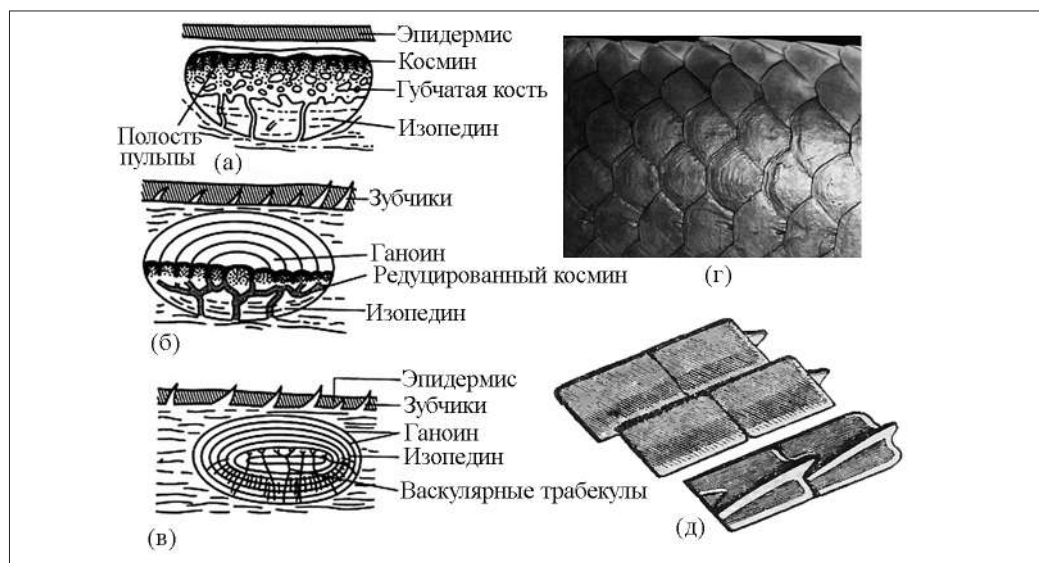


Рис. 20. Космоидная и ганоидная чешуя.

а — космоидная чешуя, древние кистепёрые (Crossopterygii).

б — ганоидная чешуя, палеониски (Palaeonisci).

в — ганоидная чешуя, панцирная щука *Lepisosteus* (Neopterygii: Holostei).

г — поверхностная структура космоидной чешуи.

д — поверхностная структура ганоидной чешуи.

следователей (Шмальгаузен) на её костной поверхности имеется тонкий слой ганоина, а по мнению других (Суворов) ганоин на ней отсутствует, и она состоит только из костной ткани. Такая структура свидетельствует о том, что чешуя по своему строению является переходной от ганоидной к костной. Подобная же чешуя (циклоидная) имеется и у современных двоякодышащих рыб (*Neoceratodus*). У ископаемых двоякодышащих чешуя типично ганоидная (космоидная) — ромбическая.

Ромбическая форма чешуи более примитивна, чем циклоидная; развитие последней сопровождалось увеличением подвижности тела.

Костная чешуя имеется у всех современных костистых рыб, встречается также у хрящевых ганоидов — осетровых. Костная чешуя состоит из обычно круглой и тонкой пластинки костного вещества, лежащей в кориуме. Такие чешуи помещаются в кожных складках и черепицеобразно налегают друг на друга, так что снаружи виден только задний край каждой чешуи (рис. 21, 22). Этот край бывает гладким и тогда чешую называют *циклоидной*, или он покрыт мелкими костными зубчиками, и тогда чешую называют *ктеноидной* (рис. 23). В зависимости от структуры зубчиков, в ктеноидной чешуе выделяют подтипы (рис. 23г–е). Костные чешуи связаны рядом переходных форм с ганоидными

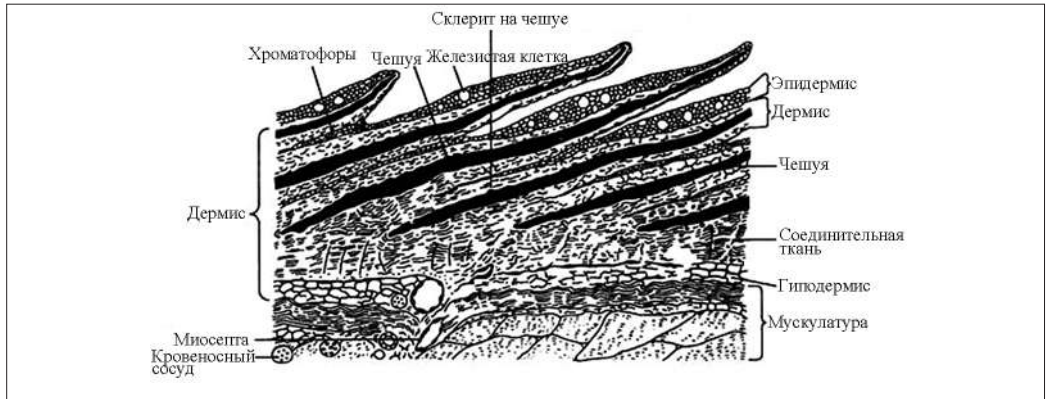


Рис. 21. Структура костной чешуи жёлтого окуня *Perca flavescens* (по Rawat et al., 2021).

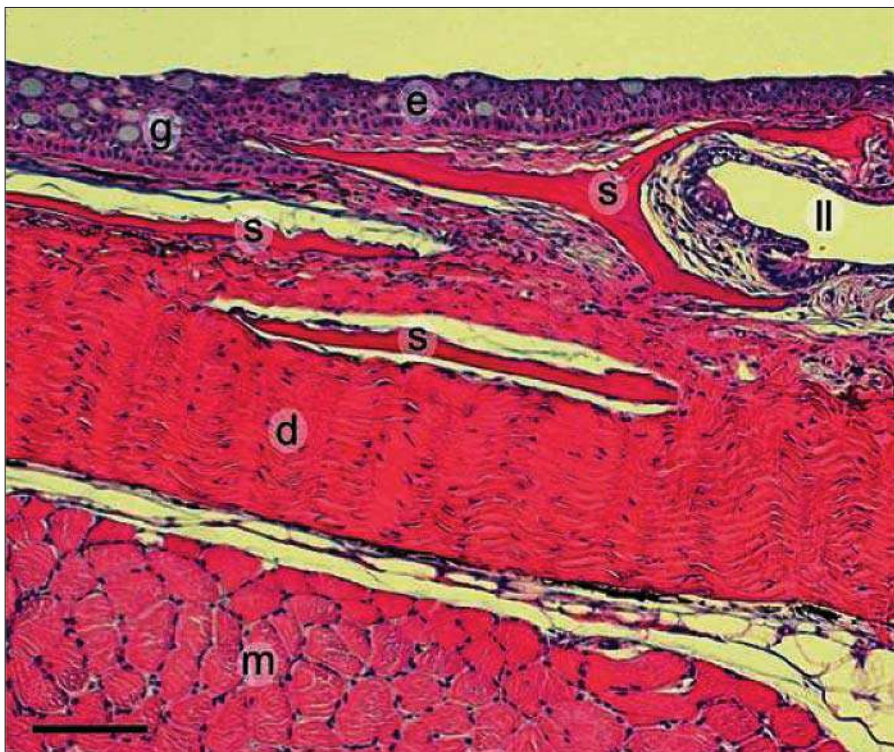


Рис. 22. Срез кожи американской палии *Salvelinus fontinalis*. Обозначения: d – dermis; e – epidermis; g – goblet cell (бокаловидная клетка); ll – lateral line canal (канал боковой линии); m – muscle (мускулатура); s – scale (чешуя). Масштаб: 100 мкм (по Wainwright, Lauder, 2018).

чешуями ископаемых рыб. Покровный слой чешуй современных рыб обнаруживает также известное сходство с ганоином. Своеобразные чешуи осетровых рыб — жучки, состоят из настоящей кости. Однако и у современных костистых рыб (сомовые) иногда встречаются настоящие плакоидные чешуи с шипом, состоящим из дентина с мякотной полостью внутри.

Циклоидная и ктеноидная чешуи родственны между собой; циклоидная является более примитивной, ктеноидная — более продвинутой. В целом ниже организованные рыбы (сельдеобразные, щукообразные, карпообразные, угреобразные и др.) обладают циклоидной чешуёй, стоящие выше в системе (большинство *Acanthopterygii*) — ктеноидной. Но имеются и исключения. Среди сельдеобразных роды *Brevoortia* и *Ethmidium* обладают ктеноидной чешуёй, тогда как близкий род *Alosa* — типичной циклоидной; тресковые (*Gadidae*) имеют циклоидную, а *Macruridae*, близкие к ним, — ктеноидную чешую. Более того, у некоторых *Gobiidae* в разных частях тела бывает та и другая чешуя. Ювенильные особи рода *Mullus* обладают циклоидной чешуёй, но взрослые рыбы имеют ктеноидную чешую. У камбал рода *Liopsetta* самцы имеют ктеноидную, самки — циклоидную чешую. На жаберной крышке окуня *Perca fluviatilis* чешуя и ктеноидная и циклоидная. В своём развитии ктеноидная чешуя проходит циклоидную стадию.

У многих рыб вместо чешуи па коже развиваются костные пластинки или щитки, они отличаются большой массивностью и глубоким залеганием в кориуме. Среди представителей *Agonidae* и *Syngnathidae* кожные щитки обнаруживают сегментальное расположение. Подобные щитки имеются на теле колюшек (*Gasterosteidae*).

Своеобразны кожные образования панцирных сомов *Plecostomus* (*Loricariidae*) и *Callichthys* (*Callichthyidae*). Пластинки панциря состоят из настоящей костной ткани с Гаверсовыми каналами и несут зуб с дентиноидной структурой и пульпой.

На внутренней поверхности костной чешуи многих рыб имеется тонкий серебристый блестящий слой, содержащий кристаллики гуанина и извести. Из растворённого в целлулоидном лаке гуанина таких чешуй получают искусственный жемчуг.

Величина чешуй разнообразна. В то время как у угря *Anguilla* она микроскопически мала, у *Megalops* (*Elopiformes: Megalopidae*) достигает 5 см в диаметре, а у махзира *Tor tor* (*Cyprinidae*) при длине самой рыбы до 2 м — величины ладони взрослого человека.

Костистые рыбы имеют постоянную кожу и несменяемый костный чешуйный покров, но африканский конёк *Congiopodus* (*Scorpaeniformes: Congiopodidae*) обладает способностью, подобно змее, сбрасывать кожу лохмотьями, развивая под ней новую, ярко окрашенную.

На поперечном срезе костная пластинка чешуи состоит из двух слоёв. Верхний наружный или покрывочный слой именуется гиалодентиновым, состоит из неорганического вещества; он минерализован (кальцинирован). Нижний базальный волокнистый (фибрилярный) слой прочный и гибкий, состоит из многих пластинок, сложенных волокнами, этот слой имеет характер кости. Как

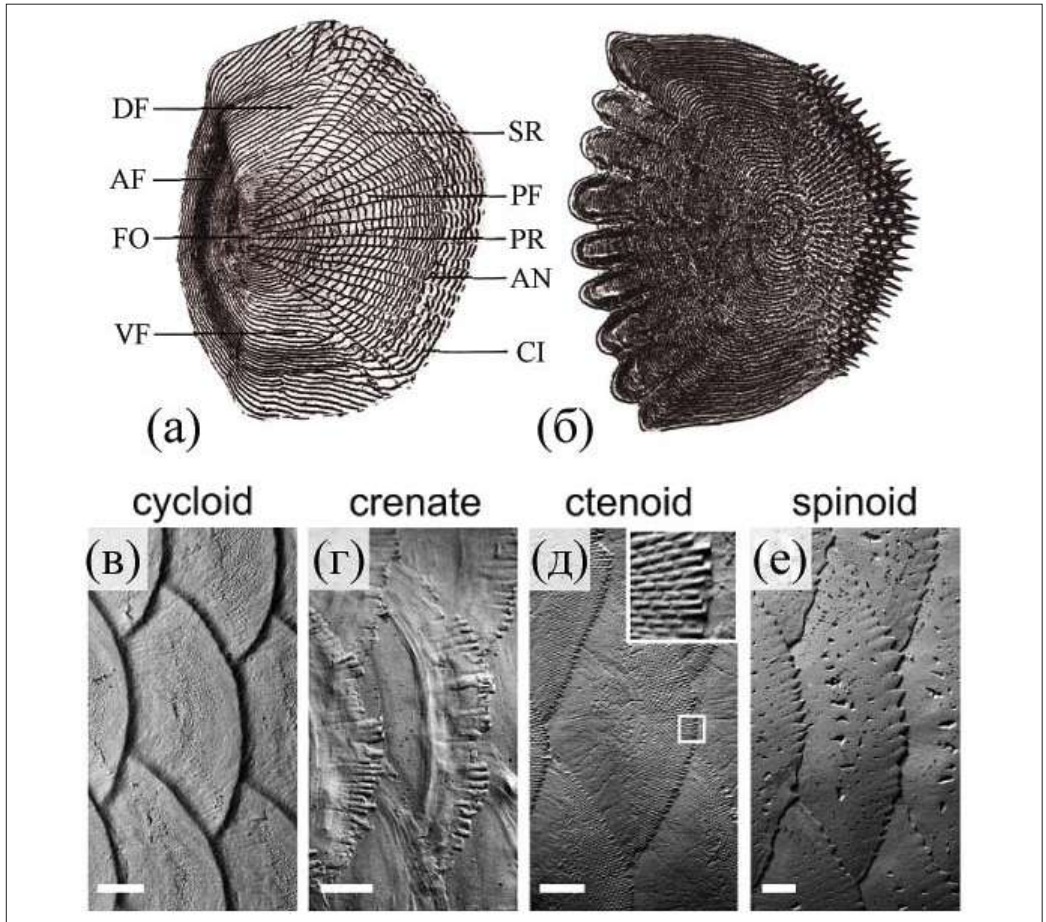


Рис. 23. Разнообразие костной чешуи (передняя часть чешуи направлена влево).

а – циклоидная чешуя *Luxilus cornutus* (Cypriniformes: Leuciscidae), длина чешуи в передне-заднем направлении 3,14 мм.

б – ктеноидная чешуя (длина 3,5 мм) жёлтого окуня *Perca flavescens* (Perciformes: Percidae). AF – anterior field (переднее поле); AN – annulus (годовое кольцо); CI – circulus (склерит); DF – dorsal field (дорсальное поле); FO – focus (центр); PF – posterior field (заднее поле); PR – primary radius (первичный радиальный луч); SR – secondary radius (вторичный радиальный луч); VF – ventral field (вентральное поле).

По Helfman et al., 2009.

в – циклоидная чешуя альбулы *Albula vulpes* (Albuliformes: Albulidae) с гладкими краями. г–е – разнообразие ктеноидной чешуи: г – зубчатая чешуя (crenate scales) обыкновенной чакунды *Anodontostoma chacunda* с гладкими пальцеобразными выростами; д – собственно ктеноидная чешуя чернополосого абудефдуфа *Abudedefduf sordidus* с мелкими колючками; е – шиповатая чешуя (spinoid scales) рыбы-белки *Sargocentron spiniferum* с крупными уплощёнными зубчиками. Масштаб: 1 мм.

По Wainwright, Lauder, 2018.

гиалодентиновый, так и базальный слои лишены костных клеток. Чешуя растёт путём подслаивания базальных (волокнистых) листков, на наружной поверхности которых образуется гиалодентиновый слой. Нижняя, более молодая пластинка, выступает за края верхней, более старой. Чешуя представляет собой *низкий конус*, точнее свод, в центральной части она более толстая, чем по краю. Слоистая (фибриллярная) часть чешуи растёт по площади и в толщину, а наружный гиалодентиновый слой — лишь по поверхности, обрастая края всё новых образующихся волокнистых пластинок.

Верхний гиалодентиновый слой имеет на своей поверхности выступы — стрии или склериты в виде гребней. Характер расположения склеритов в наружном слое чешуи у разных рыб различный. У большинства рыб склериты располагаются сплошными концентрическими кругами или валиками, причём эти круги, как правило, сплошные, замкнутые (рис. 23а); у некоторых же, например, у трески, они прерывистые, т.е. незамкнутые. На чешуе сельди склериты расположены не по окружности, а изогнутыми линиями под углом к краю чешуи, и они имеются лишь на передней её части, скрытой под задней половиной предыдущей чешуйки. Подробнее описание структуры чешуи см. в монографии Дгебуадзе и Черновой (2009).

Чешуя является основным объектом для определения возраста у большинства рыб и по ней, как известно, не только подсчитывается количество прожитых рыбой лет, но также пытаются «прочитать» её жизненную историю. С ростом всей рыбы в длину растёт и каждая её чешуйка. Неравномерность роста рыбы, его периодичность отражается и на росте чешуи. Сезонная периодичность роста рыб сопровождается образованием на чешуе колец. Во время быстрого летнего роста образуются редкие склериты, а при замедленном росте осенью и зимой склериты располагаются более тесно. Зона расширенных склеритов + зона суженных склеритов составляет годовой прирост (рис. 23а).

На чешуе рыб кроме нормальных годовых колец иногда образуются добавочные кольца. Они возникают в результате неперIODических, часто случайных, изменений в росте рыбы в течение года. Резкое изменение условий питания, действуя на рост, оставляет след и на чешуе. Такие кольца бывают выражены не по всей окружности, форма их часто нарушается. К ним относятся также и нерестовые метки, которые образуются на чешуе многих рыб на протяжении нерестового или посленерестового периода, что связано с замедлением роста во время созревания гонад или голодания.

ВНУТРЕННИЙ СКЕЛЕТ

Происхождение внутреннего скелета. Как описано выше, под эпидермисом залегает базальная мембрана, являющаяся продуктом деятельности эпидермиса и кориума. У некоторых беспозвоночных (кишечнополостных) она лежит между экто- и энтодермой и представляет примитивную форму внутреннего скелета.

У ланцетника, за исключением хорды, нет клеточных скелетных образований. Все органы отделены друг от друга бесклеточным или почти бесклеточным опорным веществом, выделяемым соседними эпителиями. Более прочная «хитинообразная» или «хрящеподобная» бесклеточная масса образует жаберный скелет, скелет щупальцев, лучи непарных плавников, развивающихся путем разрастания базальной мембраны.

Скелет позвоночных животных представлен волокнистой соединительной тканью, хрящом и костью. Наиболее примитивной формой внутренней опорной ткани является волокнистая соединительная ткань, которая развивается в тех же местах, где и у ланцетника имеется бесклеточная волокнистая опорная ткань. В результате внедрения в эту ткань клеточных мезенхимных элементов развивается волокнистая соединительная ткань. Эта ткань выполняет первичную опорную функцию в зародышевом состоянии животного. У миноги во взрослом состоянии из неё состоит верхняя часть черепной коробки, она также располагается между невральными хрящевыми дужками в осевом скелете, ограничивающем с боков спинной мозг.

В дальнейшем в процессе эволюции волокнистая соединительная ткань преобразуется в хрящ (хрящевые рыбы) или кость (костные рыбы и другие позвоночные животные). Строение хрящевой ткани, клеточной и бесклеточной кости изображено на рис. 24а–в. Бесклеточная кость свойственна преимущественно продвинутым группам рыб и в онтогенезе проходит клеточную стадию.

Следует отметить, что и наружный скелет в своём историческом развитии проходит подобные стадии. Изучение развития его показывает, что дентин возникает сначала путём преобразования базальной мембраны, подстилающей эпидермис, а в дальнейшем он нарастает в результате деятельности мезодермальных склеробластов. Дентин, как и базальная мембрана, представляет собой бесклеточное образование. В процессе эволюции дентин путём включения в него коллагеновых волокон и клеточных элементов превращается в кость, которая является наиболее совершенной формой опорной ткани — скелета.

С появлением настоящей кости во внутреннем скелете значение хряща в процессе эволюции падает, и он постепенно замещается костью. Филогенетически это происходит двояким способом. (1) Отдельные кожные кости погружаются вглубь и иногда вступают в тесную связь с хрящевым скелетом в качестве покровных костей; главная роль переходит к кости, состоящей из более прочного материала, а лежащий под ней хрящ теряет своё значение и редуцируется. (2) Отдельные склеробласты погружаются вглубь и входят в состав пе-

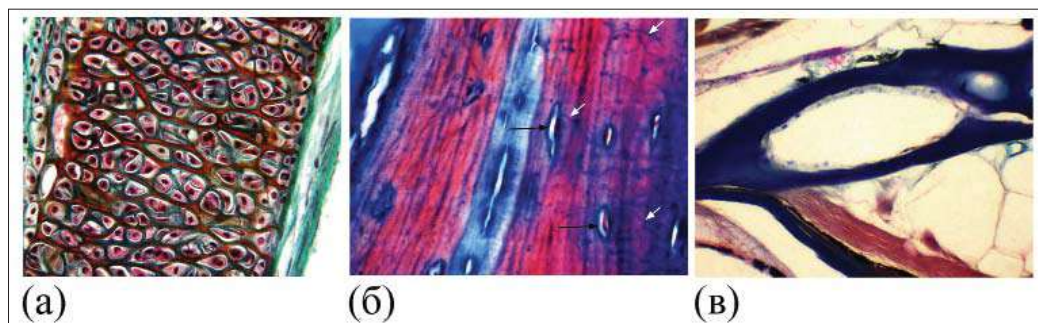


Рис. 24. Хрящевая и костная ткань.

а — хрящ, включающий хондроциты с крупными ядрами *Corydoras paleatus* (Siluriformes: Callichthyidae). Хрящ — ткань без сосудов, включающая плотно упакованные клетки — хондроциты (розовые) с тёмными ядрами.

б — клеточная кость с остеоцитами в нижней челюсти *Garra congoensis* (Cyprinidae). Кость содержит большое число остеоцитов (чёрные стрелки). Заметны многочисленные мелкие соединительные каналцы (белые стрелки), представляющие собой цитоплазматические выросты остеоцитов. Минерализованный матрикс окрашен в красный цвет.

в — бесклеточная кость *Pelvicachromis pulcher* (Cichlidae). Окостенения высших Teleostei (например, Perciformes) не содержат остеоцитов. Изображена бесклеточная костная ткань окружающая канал. Бесцветные клетки в правом нижнем углу — адипоциты (клетки, участвующие в жировом обмене).

По Genten et al., 2009.

рихондрия хрящевого скелета, где на поверхности хряща выделяется слой кости. Кость, как более прочный материал, развивается прогрессивно и иногда врастает внутрь хряща, а хрящ отстает в развитии и редуцируется. Первым способом развиваются так называемые *покровные кости* (ossa investientia); вторым способом — *замещающие кости* (ossa substituentia). Замещающие окостенения изначально развиваются во внутреннем (первичном) скелете. Во время эмбрионального развития различие в происхождении костей обоого рода всегда ясно обнаруживается.

Покровные кости развиваются в соединительной ткани в результате образовательной деятельности остеобластов, располагающихся сплошным слоем сверху и снизу вокруг развивающейся костной пластинки. По мере роста кости отдельные остеобласты включаются в кость, становясь костными тельцами. Покровная кость развивается независимо от первичного (хрящевого) скелета и с хрящом непосредственно никогда не связана. Если покровная кость вторично вступает в тесную связь с первичным скелетом, то она всё же всегда отделена от хряща надхрящницей. Такая кость именуется *смешанной* по происхождению.

Замещающие кости развиваются под надхрящницей непосредственно на хряще за счёт деятельности остеобластов надхрящницы, которая в этом слу-

чае получает название надкостницы. Отдельные её клетки по мере роста кости включаются в неё, превращаясь в костные тельца. Это — тип перихондрального окостенения. Иногда масса остеобластов с сосудами врастает внутрь самого хряща, разрушая его и выделяя на его месте пластинки костного вещества. Это тип эндохондрального окостенения, встречающийся чаще у высших позвоночных.

С появлением кости во внутреннем скелете значение хряща падает, и он постепенно редуцируется, замещаясь костью. Таким образом, филогенетически соединительнотканый внутренний скелет замещается хрящевым, а последний — костным. В онтогенезе эта последовательность повторяется, и у высших позвоночных наблюдаются последовательные стадии перепончатого (соединительнотканного) и костного скелета.

Внутренний скелет позвоночных делится на осевой скелет или позвоночник, скелет черепа и скелет конечностей.

Хорда. Первоначальным осевым скелетом хордовых животных является спинная струна или хорда, имеющая типичное строение у ланцетника, а также у всех хордовых на ранних стадиях развития. У низших форм позвоночных она дополняется отдельными элементами дуг, а у других позвоночных более или менее вытесняется развивающимися телами позвонков, и осевым скелетом становится позвоночник.

Хорда позвоночных на ранних стадиях развития образована клеточным шнуром энто-мезодермального происхождения, лежащим под центральной нервной системой. На наружной поверхности хорды появляется тонкая бесструктурная оболочка, представляющая собой продукт выделения её клеток. Она называется наружной эластической оболочкой (*elastica externa*). Под наружной оболочкой развивается другая оболочка волокнистого строения. Эта волокнистая оболочка (*tunica fibrosa*) нарастает изнутри, представляет собой продукт выделения периферических хордальных клеток и несёт название эпителия хорды. Иногда внутренний слой оболочки, хорды, как и наружный, оказывается также бесструктурным и получает название внутренней эластической оболочки (*elastica interna*). Хорда сложена из пузырчатых вакуализированных соединительнотканых клеток; вдоль её середины протягивается лента радиально расположенных более плотных клеток (рис. 25а). Образуется тургорная ткань, отличающаяся большой упругостью и эластичностью, которая дополняется упругостью и эластичностью хордальных оболочек. Отсутствие в хорде глютина и хондрина свидетельствует, что ткань хорды нельзя считать хрящевой.

Хорда ланцетника снаружи одета одной наружной эластической оболочкой. У миноги, кроме этого, имеется мощная волокнистая оболочка, залегающая под наружной эластической. У рыб хорда одета тремя оболочками: наружной эластической, за которой следует мощная соединительнотканная волокнистая, которая подстилается изнутри внутренней эластической оболочкой.

В качестве постоянного органа хорда функционирует лишь у немногих низших позвоночных — ланцетника, круглоротых, цельноголовых (*Chondrichthyes: Holocerphali*), двоякодышащих и осетровых. У пластиножаберных хорда в онтогенезе вытесняется хрящом.

Позвоночник. Элементы собственно позвоночника развиваются в скелетогенной соединительной ткани, обволакивающей хорду и центральную нервную систему. Источником этой ткани в эмбриогенезе является мезодерма склеротомов. У зародыша осевая мезенхима непрерывно продолжается в сагитальную соединительнотканную перегородку между миотомами правой и левой стороны, в горизонтальную миосепту между спинным и брюшным отделами миомеров, в вертикальные перегородки между отдельными миомерами и в слой соединительной ткани между брюшными и боковыми мышцами.

У круглоротых, а именно у миног, появляется лишь парный ряд небольших хрящиков, сидящих на хорде в соединительнотканном слое по бокам спинного мозга. Это очень тонкие стержни, довольно правильно чередующиеся с выводами корешков спинномозговых нервов (спинного и брюшного), причём в пределах границ каждого мускульного сегмента имеются две пары элементов, называемых верхними (невральными) элементами. В передней части каждого сегмента лежит передняя (краниальная) дуга, располагающаяся позади выхода брюшного нервного корешка; в задней части сегмента лежит задняя (каудальная) дуга, расположенная позади спинного корешка. Нижние (гемальные) дуги у миноги отсутствуют, у миксин нет и верхних дуг.

У пластиножаберных элементы позвоночника возникают в виде двух пар верхних дуг и двух пар нижних дуг в каждом метамере тела; это так называе-

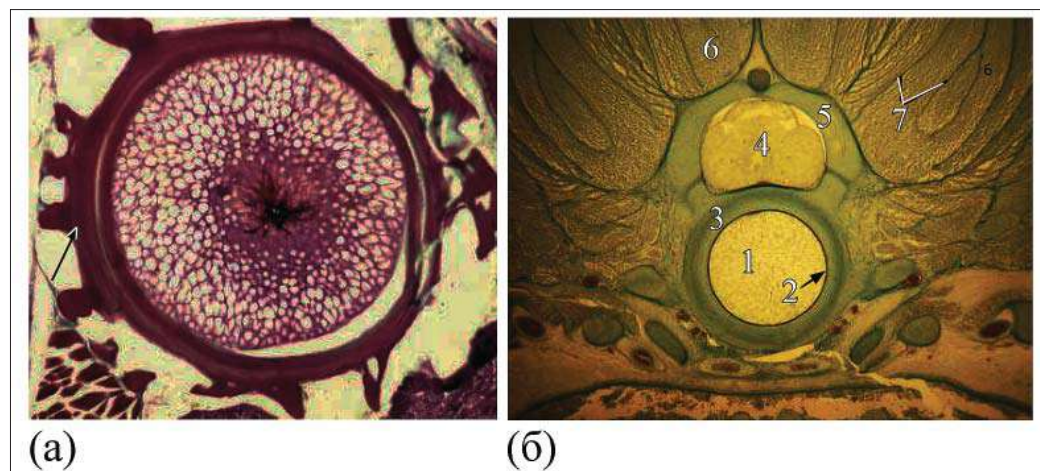


Рис. 25. Хорда и хрящ, поперечные срезы.

а — хорда рыбы-слона *Gnathonemus petersii* (Osteoglossiformes: Mormyridae), окружённая телом позвонка (стрелка). Хорда включает округлые клетки плотно прилегающие друг к другу. б — срез через область глотки малька *Scyliorhinus canicula* (Carcharhiniformes: Scyliorhinidae). 1 — клетки хорды; 2 — соединительнотканная оболочка; 3 — тело позвонка; 4 — спинной мозг; 5 — невральная дуга; 6 — миомер; 7 — миосепта. Срезы кровеносных сосудов имеют красный оттенок.

По Genten et al., 2009.

мая первичная диплоспондилия. При этом обе последовательные дуги развиваются неравномерно; одна из них — задняя (*basidorsale*), развиваясь сильнее, составляет собственно дугу (*arcuale*), опирающуюся на хорду; другая — передняя, меньшая, является вставочной пластинкой (*interdorsale*). Тем не менее, диплоспондилия наблюдается лишь при закладке позвончика на ранних стадиях развития. У взрослых пластиножаберных она сохраняется только в хвостовой части, в то время как в туловищном отделе в пределах одного сегмента залегает лишь один позвонок (моноспондилия).

Современные селахии наряду с верхними и нижними дугами позвончика обладают хрящевыми телами позвонков (*centrum*). Во время развития позвонка в задней половине каждого сегмента наступает охрящевание внутри оболочки хорды и, таким образом, развивается тело позвонка в виде хрящевого кольца (рис. 25б). Кроме этого, основания задних пар дуг, верхней (*basidorsalia*) и нижней (*basiventralia*), разрастаются вокруг оболочки хорды и дополняют тело позвонка вторым наружным слоем хряща. В результате развивается цельный хрящевой позвонок, на котором верхние и нижние дуги задней пары образуют отростки. Верхние и нижние дуги передней части сегмента остаются в виде самостоятельных хрящей, вклинивающихся между соседними позвонками. Это так называемые нижние вставочные пластинки (*interventralia*). На продольном разрезе тела позвонка его хрящевые участки вогнуты внутрь: появляется *амфицельная* (двойковогнутая) форма позвонка и перешнуровка остатка хорды. В межпозвонковых зонах влагалище хорды превращается в сухожильный элемент. У взрослых селахий в теле позвонка откладывается известь, что делает его довольно прочным. Различают три типа отложения извести. (1) Отложение извести в виде одного концентрического слоя в средней части тела позвонка — циклоспондиальный тип (колючая акула — *Squalus acanthias*). (2) Отложение концентрических пластинок в виде вложенных одна в другую трубок — тектоспондиальный тип (гигантская акула — *Cetorhinus maximus*). (3) Радиально расходящиеся от первичного кольца известковые пластинки образуют звездобразные структуры астероспондиального типа (сельдёвая акула — *Lamna nasus*, кунья акула — *Mustelus canis*, электрический скат — *Torpedo torpedo*). У вымерших отрядов селахий позвончик ацентрический, лишённый тел позвонков.

У современных представителей цельноголовых (химеровых) строение позвоночного столба носит более примитивный характер, чем у пластиножаберных. Сохраняется хорошо развитая хорда, центры позвонков не развиваются, но имеются многочисленные известковые кольца внутри оболочки хорды. На хорде развиваются верхние и нижние дуги, причём в пределах каждого сегмента наиболее мощно развиты не задние, как у селахий, а передние элементы. У ископаемых цельноголовых тела позвонков в позвоночнике были хорошо развиты.

У двойкодышащих строение позвоночника сходно с таковым у современных цельноголовых; сохраняется хорошо развитая хорда, и тела позвонков отсутствуют. В верхних и нижних дугах, как и у акул, наиболее мощно развиты задние элементы.

У осетровых тела позвонков также отсутствуют, сохраняется хорда, наиболее мощно развиты задние элементы дуг, передние представлены вставочны-

ми пластинками. Хорошо развитые дуги составлены из чередующихся *basalia*, *interbasalia* и *basidorsalia*; дуги сходятся вместе над спинномозговым каналом и снабжены остистыми отростками; в хвостовом отделе *basiventralia*, сходясь, образуют гемальный канал.

У современных костных ганоидов и у костистых рыб имеются вполне развитые костные тела позвонков двояковогнутой (амфицельной) формы. Исключение составляет лишь костный ганоид — панцирная щука (*Lepisosteus*), которая обладает *опистоцельными* позвонками, т.е. выпуклыми спереди и вогнутыми сзади. Однако даже и у неё в личиночном состоянии позвонки являются амфицельными. Наконец, у некоторых угрей передняя поверхность позвонков бывает плоской. У другого костного ганоида, ильной рыбы (*Amia calva*), позвонки амфицельные. Основания дуг являются хрящевыми, между ними вклиниваются вставочные хрящи. В хвостовом отделе имеется по два тела позвонков на каждый сегмент (вторичная диплоспондилия); переднее тело несёт вставочные хрящи передних дуг (верхний — *interdorsale*, нижний — *interventrale*), а заднее тело — верхние и нижние задние дуги (*basidorsale* и *basiventrale*).

Типичный позвонок костистых рыб имеет следующее строение (рис. 26). В нём можно различить тело (*centrum*) покровного происхождения, от которого вверх отходят неврапофизы (*neurapophyses*) замещающего происхождения, т.е. верхняя невральная дуга, продолжающаяся в верхний остистый отросток (*processus spinosus neuralis*; англ. — *neural spine*). Нижние дуги представлены в виде пары мощных боковых отростков — парапофизов (*parapophyses*), в хвостовом отделе рыб парапофизы замыкаются снизу и именуются здесь гематофизами (*haemapophyses*); они образуют нижнюю или гемальную дугу, снабжённую нижним остистым или гемальным отростком (*processus spinosus haemalis*; англ. — *haemal spine*). В основании верхних дуг спереди и на самом теле позвонка — сзади имеются маленькие суставные отростки — зигапофизы (*zygapophyses*) для соединения с соседними позвонками.

У высших (костных) рыб (*Teleostomi*)¹ тела позвонков развиваются как цельное кольцевидное тело вокруг оболочки хорды независимо от сидящих на ней дуг. Однако история ископаемых рыб и амфибий показывает, что всё же костное тело позвонка первоначально составлялось из нескольких частей, расположенных на хорде соответственно основаниям верхних и нижних дуг, а также вставочным хрящам. Участие элементов дуг в образовании этих частей, т.е. элементов тел, выражалось в различной степени. В редких случаях тела образовывались исключительно путём простого разрастания основания дуг вокруг хорды. Гораздо чаще вокруг хорды развивались самостоятельные окостенения, дававшие дугам позвонков более прочную опору на хорде. Таким образом, в каждом сегменте (его можно определить по местам более тесного контакта и взаимной опоры элементов) развивалось до четырёх пар окостенений, получивших название эпицентров (соответствующих основаниям верх-

¹ По Нельсону (Nelson, 2006) костные рыбы *Osteichthyes* не рассматриваются как таксономическая категория, а *Teleostomi* (*Acanthodii*, *Sarcopterygii* и *Actinopterygii*) противопоставляются хрящевым рыбам (*Chondrichthyes*). В последующей системе (Nelson et al., 2016) *Teleostomi* рассматриваются как моуфилетическая группа, включающая две крупных клады: *Acanthodii* и *Osteichthyes*.

них дуг, т.е. basidorsalia), гипоцентров (соответствующих основаниям нижних дуг, т.е. basiventralia) и плевроцентров (верхних и иногда нижних, соответствующих вставочным хрящам (interdorsalia, interventralia). Такое строение позвонков обнаружено у *Osteolepis* – вымерших кистепёрых рыб группы рипиди-

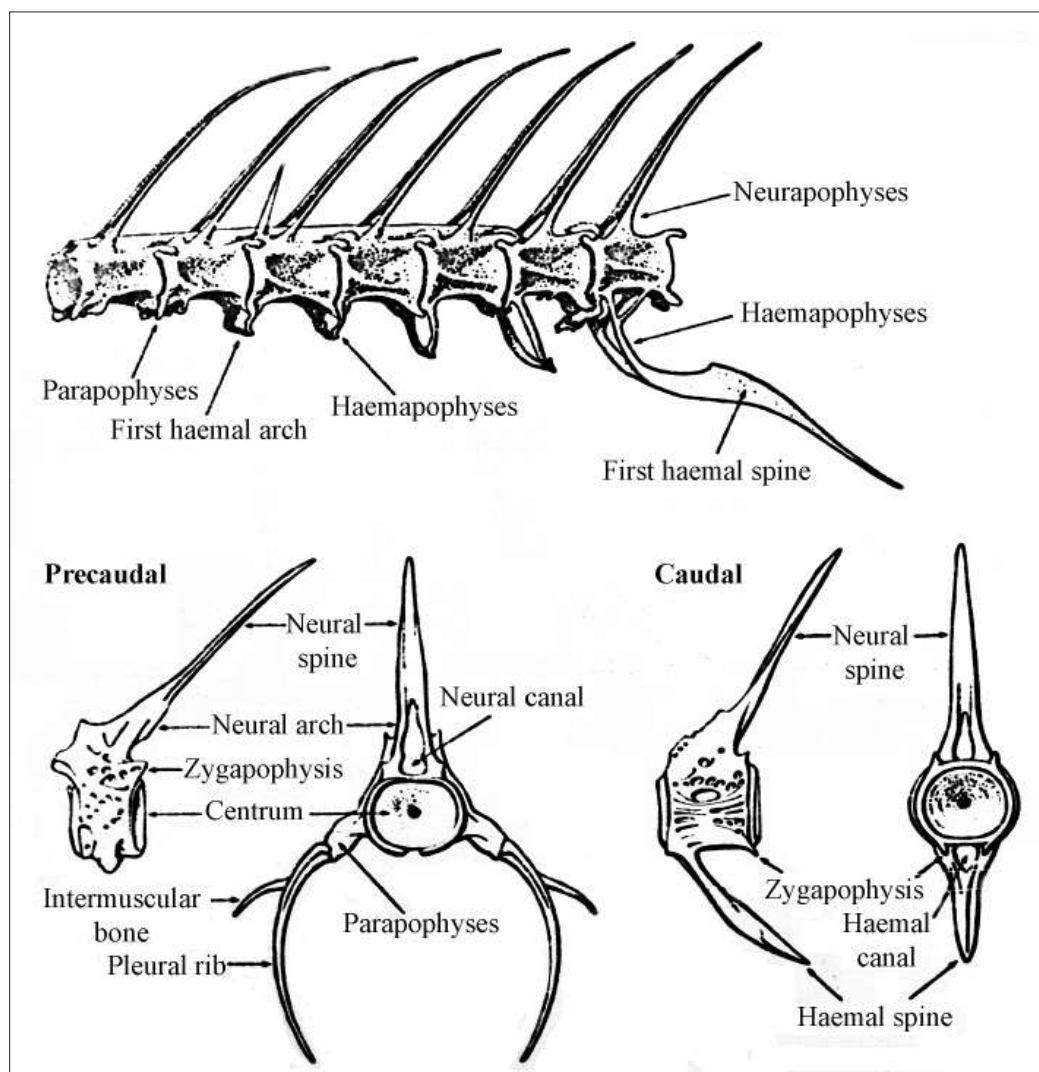


Рис. 26. Схема позвоночника костистой рыбы в туловищном (precaudal) и хвостовом (caudal) отделах. Обозначения: Centrum – позвонок; First haemal arch – первая гемальная дуга; First haemal spine – первый гемальный остистый отросток; Haemal canal – гемальный канал; Intermuscular bone – мускульная косточка; Neural arch – невральная дуга; Neural canal – невральный канал; Neural spine – невральнй остистый отросток; Pleural rib – плевральное ребро.

стий. Наиболее постоянными оказываются затем в каждом сегменте два окостенения — непарный гипоцентр, дававший опору нижним дугам и рёбрам, и непарный верхний плевроцентр, лежавший между верхними дугами. Таким образом, позвонок подвергся ресегментации и стал межсегментным. У большинства рыб произошло срастание эпицентров и гипоцентров в одно цельное кольцо, а плевроцентры редуцировались.

Рёбра тесным образом связаны с позвоночником. Они у позвоночных возникают, как и другие элементы осевого скелета, в виде охрящевений, расположенных в системе соединительнотканых перегородок, связанных с одной стороны с хордой и с другой стороны с боковыми мышцами тела. Первично рёбра занимают положение по бокам общей полости тела, между брюшиной и боковыми мышцами вдоль внутреннего края миосепты. Такие ребра именуются *нижними* или плевроальными; они сохраняют такое положение у большинства рыб и во взрослом состоянии. Однако нередко они перемещаются по миосепте вглубь брюшной мускулатуры и иногда почти достигают горизонтальной миосепты (у взрослых селахий), занимая вторично верхнее положение. По своему происхождению они являются нижними.

У некоторых рыб имеются и типично *верхние рёбра* (добавочные), развивающиеся подобно таковым у амфибий, сразу в горизонтальной миосепте, отделяющей брюшную мускулатуру от спинной (рис. 27). Эти рёбра различаются по месту закладки и характеру их роста по отношению к позвоночнику. Нижние ребра закладываются вблизи хорды и растут отсюда центробежно в дистальном направлении вниз, охватывая полость тела и проникая затем более или менее глубоко в миосепты. *Верхние рёбра* закладываются в горизонтальной миосепте на расстоянии от осевого скелета и растут затем центростремительно по направлению к позвоночнику. Судя по онтогенезу, почти у всех рыб (селахий, двоякодышащих, хрящевых и костных ганоидов, костистых) рёбра являются нижними. Лишь у многопёровых (*Polypterus*) имеются как основные нижние, так и добавочные верхние рёбра. Добавочные рёбра у полиптеруса имеют, очевидно, следующее значение. Дистальный их конец образует развилку, защищающую нерв и канал боковой линии. Кроме этого, прочное соединение дистальных концов этих рёбер с кожным панцирем ганоидной чешуи служит для прочной связи между кожным и осевым скелетом.

Кроме рёбер, у костистых рыб опорную роль играют тонкие косточки, располагающиеся в поперечных миосептах и развивающиеся путём окостенения сухожилий без прохождения хрящевой стадии в отличие от истинных рёбер. Это так называемые «мясные» или *мускульные косточки*, придающие сильную костлявость мясу, например, многих карповых рыб. Некоторые авторы сопоставляют их с верхними рёбрами, что не является правомочным. Такие косточки, имеющие общее название *epipleuralia*, можно по их расположению разделить на три группы: сидящие на верхних невральных дугах — *epineuralia*, на теле позвонков — *epicentralia*, на самих рёбрах — *epipleuralia* (рис. 27). У представителей семейства Cottidae *epineuralia* развиты сильнее, чем рёбра, и некоторые исследователи принимают их за верхние рёбра.

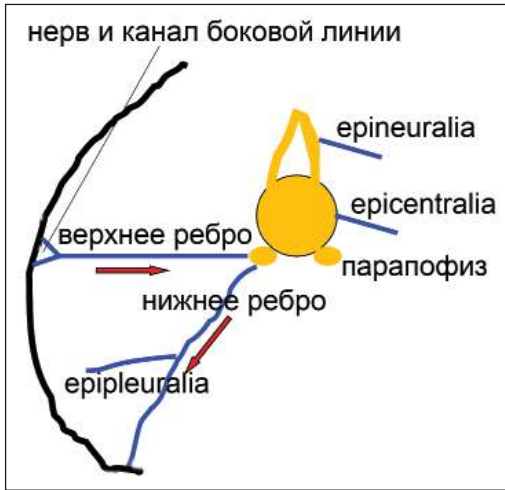


Рис. 27. Схема расположения нижних, верхних ребер и мускульных косточек.

ду Siluriformes, Characiformes и Gymnotiformes являются предметом дискуссий. Представители Otophysi доминируют в пресных водах и составляют около 27% ныне живущих видов рыб и 64% пресноводных рыб. Эволюционный успех этой группы, очевидно, связан с наличием Веберова аппарата, состоящего из серии мелких сочленяющихся косточек, соединяющих внутреннее ухо с плавательным пузырьём. Хорошо развитая слуховая рецепция способствует селективному преимуществу рыб в пресноводных водоёмах. Считается, что помимо Веберова аппарата Otophysi не обладают какими-либо существенными признаками, способствующими их чрезвычайно широкому распространению.

Веберов аппарат выполняет двойную функцию: усиливает остроту слуховых восприятий и повышает чувствительность к изменению внешнего давления.

Вибрации стенок плавательного пузыря индуцируемые звуковыми колебаниями передаются на внутреннее ухо, что улучшает восприятие звуков. Установлено, что открытопузырные рыбы благодаря наличию у них Веберова аппарата обладают повышенным восприятием звуковых колебаний. Золотая рыбка *Carassius auratus* является слуховым специалистом способным воспринимать звук частотой свыше 3000 Гц. У рыб, не имеющих Веберова аппарата, эта величина составляет не более 2500 Гц, а диапазон воспринимаемых частот значительно уже.

Вторая, не менее важная функция Веберова аппарата — это повышение чувствительности рыбы к изменению внешнего давления водной среды. Различное содержание газов в плавательном пузыре, определяющее его объём, изменяет удельный вес тела рыбы, способствует быстрому подъёму и опусканию её в толще воды. Передаваемое изменение внешнего давления на рыбу через Ве-

Видоизменения позвонков. Типичное строение позвонков может существенно изменяться. У ряда рыб изменения связаны с наличием Веберова аппарата. Модификация типичной структуры задних хвостовых позвонков обусловлена их преобразованием в опорные элементы.

Веберов аппарат свойствен серии Otophysi, составляющей группу открытопузырных рыб. Эта серия надотряда Ostariophysi рассматривается как монофилетическая группа, включающая четыре отряда: Cypriniformes, Siluriformes, Characiformes и Gymnotiformes. Отряд Cypriniformes обладает наибольшим числом плезиоморфных признаков, два последних отряда считаются наиболее филогенетически продвинутыми. Взаимоотношения между

беров аппарат вызывает в качестве реффлекса соответствующее изменение мышечного тонуса. Веберовские косточки дают рыбе возможность ощущать самые ничтожные изменения давления окружающей среды и соответствующим образом регулировать давление газов в пузыре. При увеличении давления на 30 мм рт. ст. рыбы выпускают излишний воздух из пузыря через 5 мин, тогда как у рыб, лишённых Веберовских косточек, воздух выходит только при уменьшении давления на 120 мм рт. ст. Таким образом, значение Веберова аппарата заключается в установлении и определении надлежащего тонуса мышц.

Веберов аппарат включает косточки, соединяющие лабиринт с плавательным пузырьём и состоит из: (1) эндолимфатической полости лабиринта; (2) перилимфатического пространства слуховой капсулы; (3) цепи Веберовских косточек; (4) Веберовской воздушной камеры, т.е. передней части плавательного пузыря (рис. 28, 29).

К числу Веберовских косточек относятся молоточек (*tripus*), наковальня (*intercalarium*), стремя (*scaphium*), клауструм (*claustrum*), трансформатор (*transformator*) и соединительная косточка (*suspensorium*). Все эти косточки развиваются за счёт преобразования элементов передних четырёх позвонков:

suspensorium — из ребра четвёртого позвонка;

transformator — из ребра третьего позвонка;

tripus — из парапофиза третьего, позвонка;

intercalarium — из невральных дуг второго позвонка;

scaphium — из верхних дуг первого позвонка;

claustrum — из остистого отростка первого позвонка.

Наименования трёх основных косточек Веберова аппарата — молоточек, наковальня и стремя соответствуют названиям слуховых косточек млекопитающих, расположенных в среднем ухе. Однако эти структуры аналогичны, т.к. у млекопитающих эти косточки имеют иное происхождение — молоточек (*tripus*) развивается из Меккелева хряща, наковальня (*intercalarium*) — из квадратной кости, и стремя (*scaphium*) — из гиомандируляре.

Порядок расположения Веберовских косточек следующий (рис. 28а). Самые передние сравнительно небольшие элементы — *claustrum* и *scaphium*, располагаются по бокам выростов перилимфатического синуса (*sinus perilymphaticus*), отходящего от поперечного эндолимфатического канала, соединяющего перепончатые лабиринты двух сторон слуховых капсул. *Scaphium* соединяется с *intercalarium*, а последний элемент сочленяется с *tripus*. *Tripus*, имеющий, как правило, секирообразную форму, своим задним концом соединён с изогнутой косточкой *transformator*, укрепленной на связке с *suspensorium*. Парные *suspensoria* формируют изогнутую пластинку, ограничивающую переднюю поверхность плавательного пузыря.

Передняя стенка плавательного пузыря действует как передатчик давления и усилитель звука, колеблясь под действием звуковых воздействий. Плавательный пузырь снаружи покрыт сетью кровеносных сосудов. Под ними лежит слой соединительной ткани, *tunica externa*. Под этим слоем находится тонкий слой гладкой мускулатуры и эпителия — *tunica interna*. У большинства представителей *Otophysi* на передне-дорсальной поверхности пла-

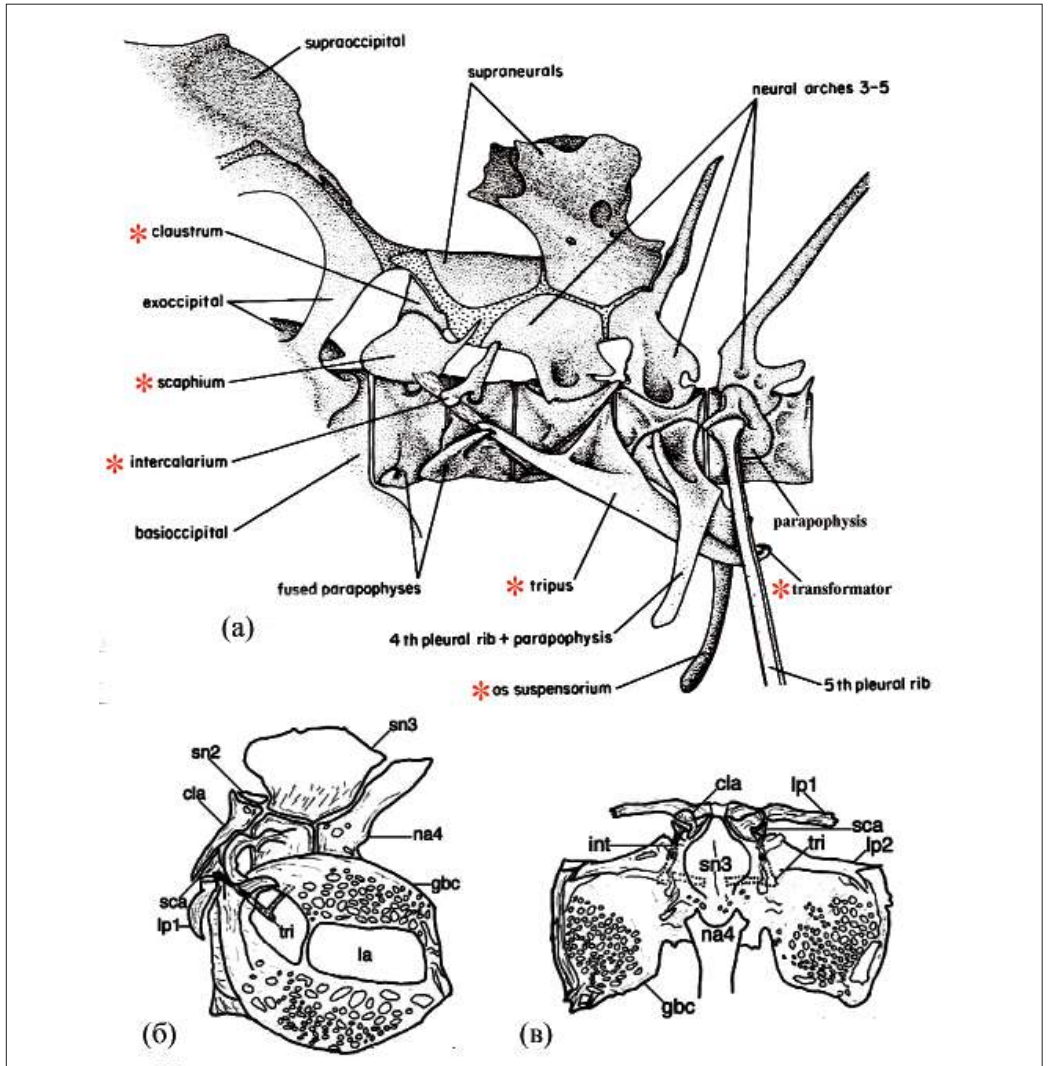


Рис. 28. Строение Веберова аппарата.

а – Веберов аппарат харациновой рыбы, обращённая система (вид сбоку, голова слева). claustrum – остистый отросток 1-го позвонка; intercalarium – невральная дуга 2-го позвонка; scaphium – невральная дуга первого позвонка; suspensorium – ребро 4-го позвонка; transformer – ребро 3-го позвонка; tripus – парапофиз 3-го позвонка (по Lauder, Liem, 1983). б, в – Веберов аппарат рыб семейства Balitoridae, прямая система (вид сбоку и сверху); передняя стенка плавательного пузыря заключена в костную капсулу (gbc), transformer отсутствует, tripus редуцирован, а его окончание входит в отверстие в костной капсуле. Обозначения: cla – claustrum; gbc – gas bladder capsule (капсула плавательного пузыря); int – intercalarium; la – lateral apertures (боковые отверстия); lp1 – lateral process 1 (боковой отросток 1); lp2 – lateral process 2 (боковой отросток 2); na4 – neural arch 4 (невральная дуга 4); sca – scaphium; sn2 – supra-neural 2; sn3 – supra-neural 3; tri – tripus (по Bird, Hernandez, 2007).

вательного пузыря имеется отверстие в tunica externa, через которое tunica interna может выпячиваться, изменяя форму этого отверстия. Окончание transformator, укрепленного на os suspensorium, как на оси, входит в это отверстие, и, таким образом, перемещение transformator передаётся на tripus, что приводит к движению всей системы Веберовских косточек. Это движение посредством межкостных лигаментов передаётся на intercalarium и scaphium, формирующие стенку перилимфатического синуса. Таким образом осцилляции tunica interna передаются на перилимфатический синус и затем на эндолимфатический синус, сообщающийся с отолитами вентральной области (pars inferior) внутреннего уха (рис. 29). Такая система передачи осцилляций стенки плавательного пузыря на внутреннее ухо именуется *обращённой*.

У некоторых харациновых (Characiformes: Characidae), а из Cypriniformes у вьюновых (Cobitidae) и балиторовых (Balitoridae), передняя часть плавательного пузыря заключена в костную капсулу, в состав которой входит suspensorium, transformator отсутствует, а окончание tripus входит в отверстие костной капсулы, непосредственно контактируя со стенкой плавательного пузыря (рис. 28б, в, 29). Такая система передачи осцилляций плавательного пузыря именуется *прямой*.

У ряда видов рыб существует связь плавательного пузыря с перепончатым лабиринтом без Веберовских косточек (рис. 30). В наиболее простом виде она выражена в непосредственном соприкосновении пары слепых отростков плавательного пузыря с мембраной, отделяющей перилимфатическое пространство слуховой капсулы. У других рыб мешкообразные слепые отростки плавательного пузыря непосредственно соприкасаются с лабиринтом. Близкий контакт передних выростов плавательного пузыря с левым и правым лабиринтами, увеличивающий диапазон воспринимаемых звуковых колебаний, обнаружен у ряда костистых рыб, не относящихся к Otophysi, и, в частности у некоторых представителей семейств Clupeidae, Gadidae, Cichlidae, Notopteridae и Mormyridae. У лабиринтовых рыб (Anabantiformes), заглатывающих атмосферный воздух для дыхания, связь плавательного пузыря с внутренним ухом отсутствует, но к последнему прилегает воздушный пузырёк. Такие адаптации позволяют рыбам воспринимать звуковые колебания высокой частоты (5000 Гц

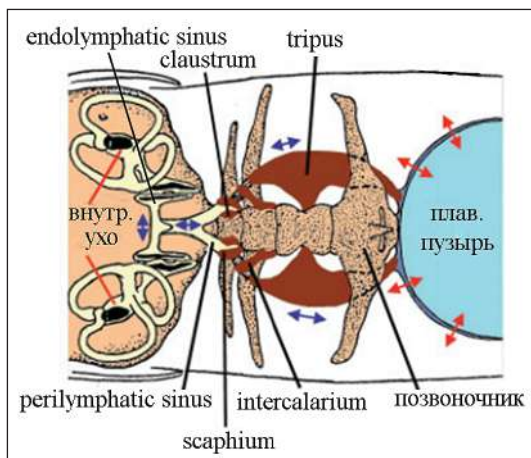


Рис. 29. Схема передачи вибраций плавательного пузыря гольяна *Phoxinus phoxinus* на внутреннее ухо посредством Веберова аппарата, вид сверху. Чёрные структуры — отолиты. Двухконечные стрелки — осцилляции стенки плавательного пузыря, структур Веберова аппарата и жидкости перилимфатического и эндолимфатического синусов (по Ladich, Schulz-Mirbach, 2016).

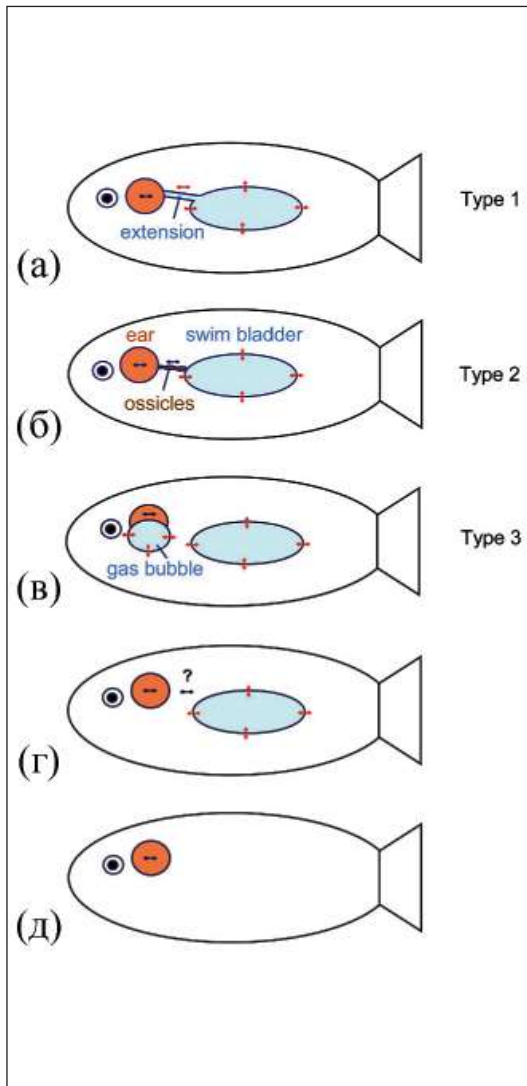


Рис. 30. Схема взаимоотношения между внутренним ухом и структурами, способствующими увеличению слуха.

а — передний вырост плавательного пузыря (*Etrophus maculatus*, *Myripristis* sp., *Chitala chitala* и др.). В передней части вырост может расширяться, как у сельдевых рыб.

б — связь между плавательным пузырьком и внутренним ухом посредством Веберова аппарата (*Otophysi*).

в — воздушные полости непосредственно контактирующие с внутренним ухом без связи с плавательным пузырьком (мормировидные, лабиринтовые).

г — нет связи между камерами (плавательным пузырьком или лёгкими) и внутренним ухом; плавательный пузырь у разных рыб участвует или не участвует в передаче звуковых колебаний.

д — отсутствует воздушная полость (плавательный пузырь), а также отсутствуют структуры повышающие слух (акулы, камбалы, рогатковые — *Cottoidea*).

Двухконечные красные стрелки — осцилляции стенок плавательного пузыря под действием флюктуаций звукового давления. Синие стрелки — перемещение частиц в эндолимфе внутреннего уха в результате движения рыбы в звуковом поле. Интенсивность этих перемещений может увеличиваться вследствие осцилляций воздушных полостей разным способом контактирующих с внутренним ухом.

По Ladich, Schulz-Mirbach, 2016.

и выше) (Kasumyan, 2005; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016) (рис. 30). Подробнее см. в разделе «Орган слуха и равновесия».

Преобразование позвонков хвостового стебля произошло в связи с особой функцией хвостового отдела как основного органа, обеспечивающего перемещение тела. У костистых рыб несколько задних позвонков срастаются, образуя удлинённую косточку — уростиль, загибающуюся вверх. Нижние — гемальные элементы этих позвонков разрастаются и уплощаются, превращаясь в расширенные опорные пластинки — гипуралии; несколько разрастаются и их верхние невральные элементы, образуя уронеуралии (модифицированные не-

вральные дуги) и эпуралии (модифицированные остистые отростки невральных дуг). Структура и число элементов хвостовой лопасти являются важными таксономическими признаками (рис. 31а, б).

В процессе эволюции наблюдается переход от гетероцеркального хвостового плавника к гомоцеркальному (у большинства костистых рыб) за счёт преобразований как в дорсальной, так и в вентральной области плавника. В дорсальной области невральные дуги и их остистые отростки удлиняются и обособляются в уроевралии и эпуралии; в вентральной области гемальные отростки дифференцируются в парипуралии и гипуралии (рис. 32). Гетероцеркальный хвостовой плавник обеспечивает перемещение тела рыбы вперёд и вверх, что важно при отсутствии плавательного пузыря. За счёт гомоцеркального хвостового плавника создаётся мощный толчок в горизонтальном направлении. В эволюции некоторых крупных групп актиноптеригий наблюдается параллелизм в уменьшении числа (олигомеризации) гипуральных элементов вплоть до формирования единой гипуральной пластинки (рис. 33).

Скелет черепа: развитие и основное строение. Скелет черепа, выполняющий защитную и опорную функции, в процессе эволюции дифференцируется в переднем отделе тела позвоночных в связи с развитием головного мозга и органов чувств, а также органов захвата нищи и жаберного дыхания.

Череп (*cranium*) подразделяется на два отдела — осевой и висцеральный. Осевой череп, или *неврокраниум*, представляет собой как бы продолжение осевого скелета туловища и так же, как и последний, служит для защиты центральной нервной системы. Это коробка, заключающая в себе головной мозг и органы слуха, которая также служит отчасти защитой органов обоняния и зрения. Висцеральный череп, или *спланхнокраниум*, в эволюционном плане представляет скелет передней части кишечника. Он состоит из ряда висцеральных дуг, из которых передние преобразованы в органы захвата пищи, а все остальные являются структурными элементами органа дыхания. Оба отдела черепа развиваются независимо друг от друга и различным образом. Вместе с тем, по Олсену (Olsen, 2004), эти отделы, и скелет поясов конечностей происходят из общего зачатка — неврального гребня, который продуцирует общую мезенхиму.

Развитие невокраниума. Осевой череп развивается из скелетогенной ткани неврального гребня (внутренних участков головных сомитов — склеротомов). Склеротомы головы развиты сильнее, чем склеротомы туловищного и хвостового отделов, так как они поставляют клеточный материал для развития всей черепной коробки. Как и в туловище, склеротомы представляют собой массу мезодермальных клеток (мезенхиму), которые распределяются около хорды и вокруг центральной нервной системы, образуя соединительнотканную оболочку, окружающую головной мозг и развивающиеся органы чувств. Это стадия перепончатого черепа, за которой в дальнейшем следует стадия хрящевого черепа, а у большинства позвоночных и стадия костного черепа.

У позвоночных первоначально развиваются лишь определённые элементы хрящевого черепа. По бокам хорды развивается пара околохордовых хрящей — *парахордалии* (*parachordalia cranii*) (рис. 34а). Впереди хорды, под основанием переднего мозга, развивается другая пара удлинённых хрящей — че-

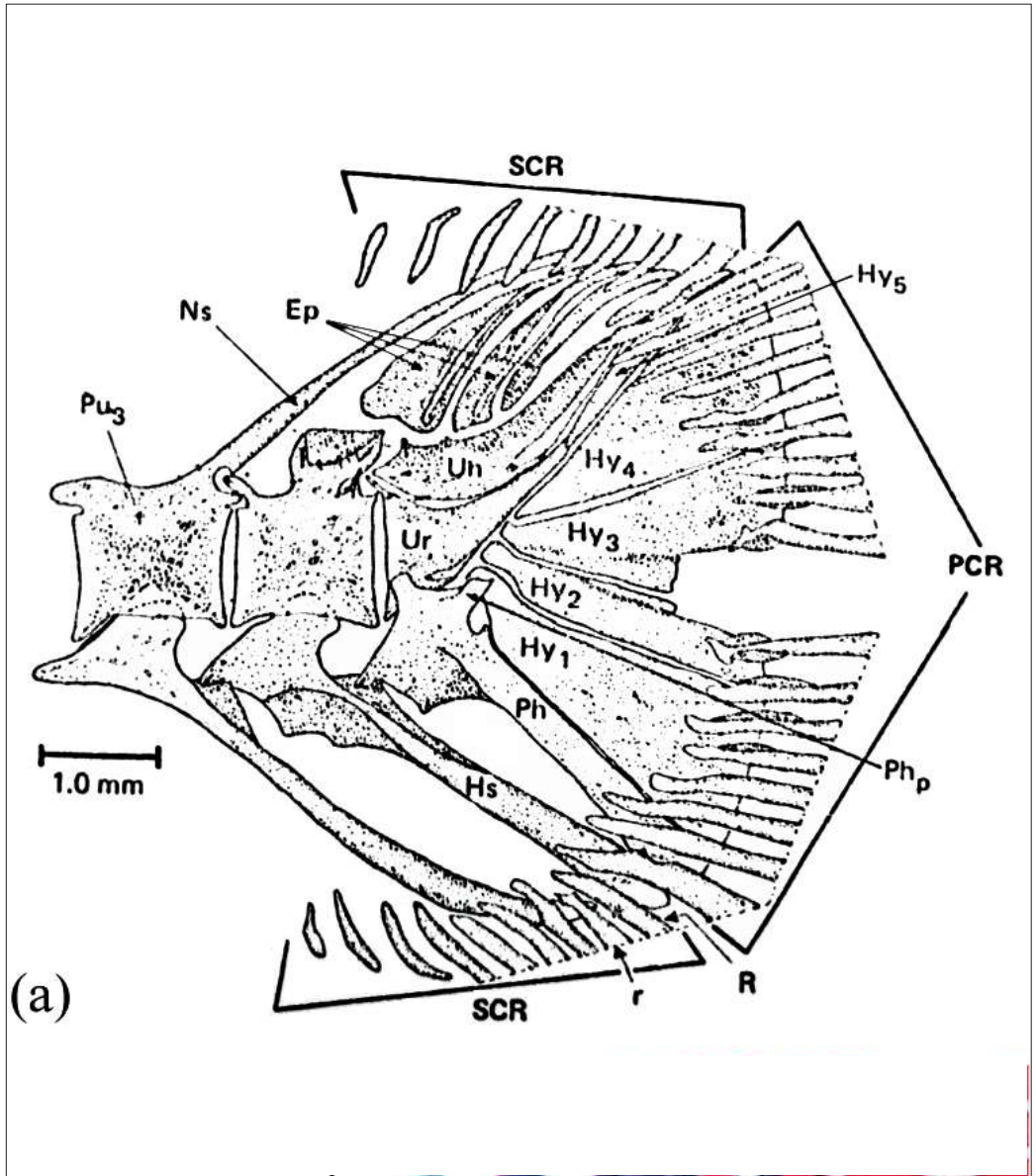
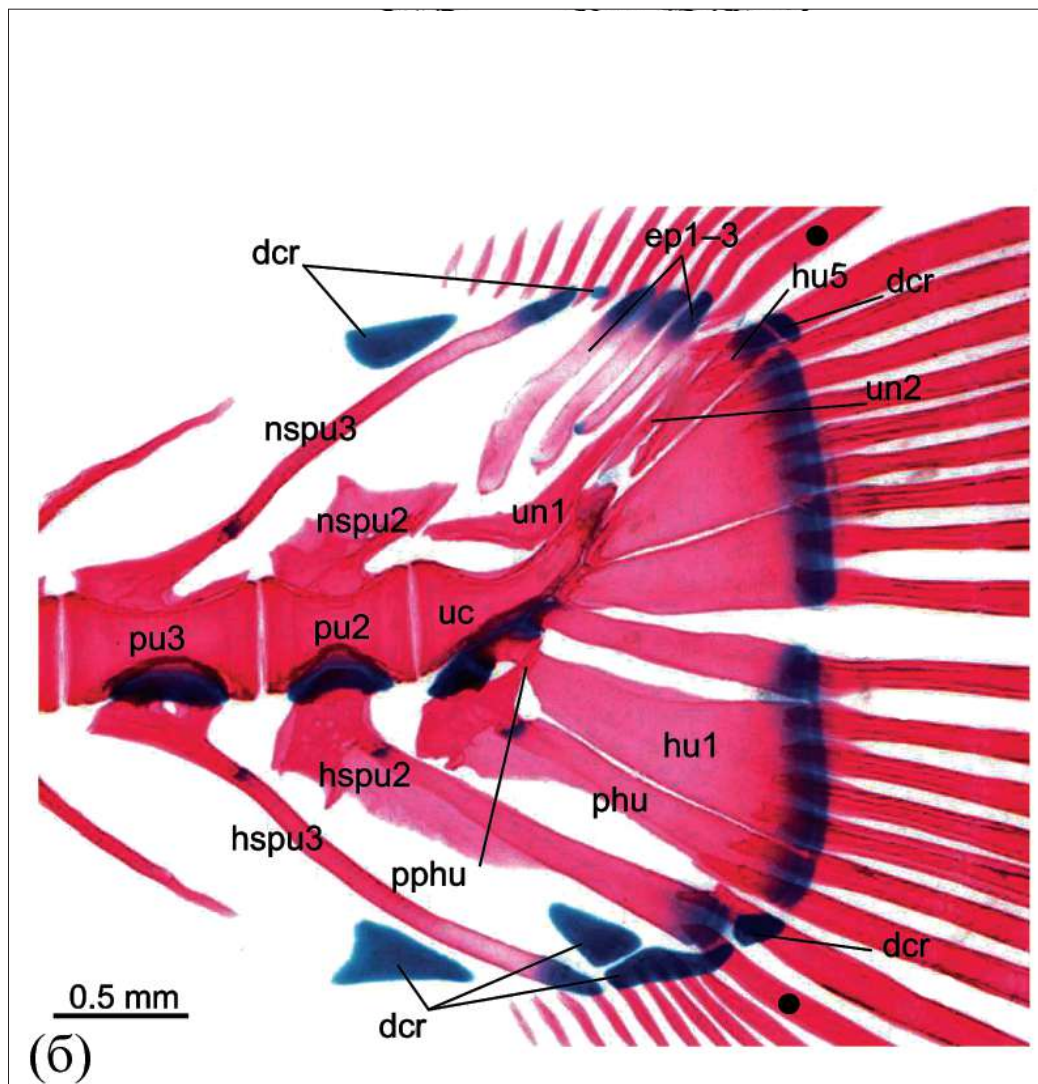


Рис. 31. Схема скелета хвостового плавника базальных представителей окунеобразных.
 а — общая схема. Обозначения: Ep, epuralia — модифицированные остистые отростки невральных дуг; Hs, haemal spine — нижний гемальный элемент; Hy, hypuralia — модифицированные гемальные дуги; Ns, neural spine — верхний невральный элемент; PCR — primary caudal rays (основные лучи-лепидотрихии, отходящие от гипуралий); Pu₃ — preural centrum 3; SCR — secondary caudal rays (вторичные лучи-лепидотрихии); Un, uroneuralia — модифицированные невральные дуги; Ur — ural centrum (urostyl).



б — ювенильная особь *Dicentrarchus labrax* (SL 28 мм). Чёрные кружочки — самые верхние и самые нижние основные лучи-лепидотрихии (principal caudal fin rays). Обозначения: dcr — distal caudal radial; ep — epural (cartilage); hspu2 — hemal spine and arch of preural centrum 2 (гемальный остистый отросток и гемальная дуга преурального позвонка 2); hspu3 — hemal spine and arch of preural centrum 3 (гемальный остистый отросток и гемальная дуга преурального позвонка 3); hu — hypural (cartilage); nspu2 — neural spine and arch of preural centrum 2 (невральный остистый отросток и невральная дуга преурального позвонка 2); nspu3 — neural spine and arch of preural centrum 3 (невральный остистый отросток и невральная дуга преурального позвонка 3); phu — parhypural (хрящевое); pphu — parhypurapophysis; pu2 — preural centrum 2; pu3 — preural centrum 3; uc — ural centrum (urostil); un, uroneural (по Konstantinidis, Johnson, 2012).

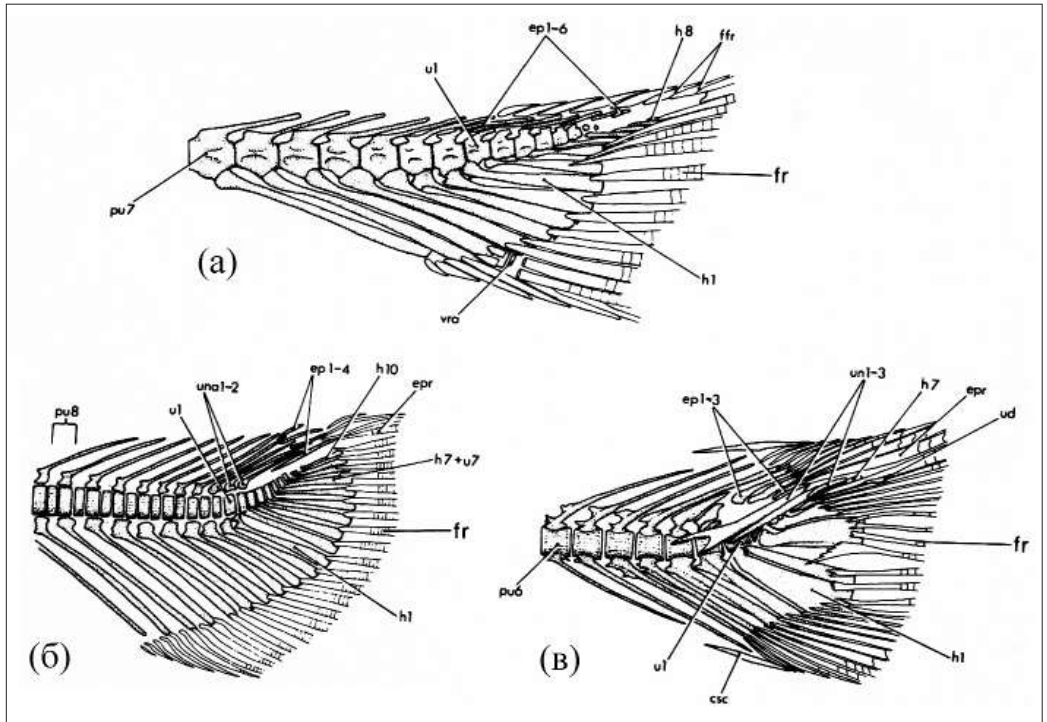


Рис. 32. Скелет хвостового плавника. а — *Lepisosteus osseus*; б — *Amia calva*; в — генерализованный представитель костистых рыб *Elops saurus* (Elopiformes: Elopidae). Обозначения: csc — caudal scute (каудальный щиток); ep — epural; epr — lowermost epaxial fin ray (нижний эпаксиальный луч); ffr — fringing fulcra (окаймляющие фулькры); fr — fin rays (плавниковые лучи-лепидотрихии); h — hypural; pu — preural centrum; u — ural centrum; ud — urodermal; un — uroneural; una — ural neural arch (уральная невральная дуга); vra — ventral caudal radial (вентральные каудальные радиалии) (по Lauder, Liem, 1983).

репные балки, или *трабекулы* (trabeculae cranii). Кроме этих хрящей, образующих основание черепа, наблюдается ещё пара небольших хрящиков в боковых его стенках, в задней части будущей глазницы. Это глазничные или сфенолатеральные хрящи черепа (cartilagineae orbitalis). Независимо от этих элементов, развивается хрящ в соединительнотканых оболочках (капсулах), окружающих органы чувств. Слуховые капсулы развиваются в непосредственной близости с передним отделом парахордалий, с которыми они вскоре срастаются. Обонятельные капсулы связаны с передним концом трабекул. Капсула органа зрения остаётся всегда независимой (подвижной) и образует склеру глаза, которая у большинства позвоночных является хрящевой, а иногда частично окостеневает.

Парахордалии занимают такое же положение по отношению к хорде, как и позвоночник, и в задней их части можно иногда заметить следы сегментации.

Именно здесь наблюдаются выступы, соответствующие верхним концам дуг позвоночника. Следовательно, имеются ясные указания на образование задней части парахордалий путём срастания известного числа дуг позвоночника. Такие дуги называются затылочными и, соответственно, вся задняя часть парахордалий составляет затылочный отдел. Передняя часть парахордалии связана со слуховой капсулой и составляет слуховой отдел. В нём явные следы сегментации отсутствуют. Вся эта область черепа вследствие присутствия в ней хорды носит название хордальной, в отличие от передней, или прехордальной его части. В прехордальной части черепа располагаются трабекулы, в которых следов сегментации не обнаружено, и глазничные хрящи. В строении этой части черепа не удаётся установить сходство со строением осевого скеле-

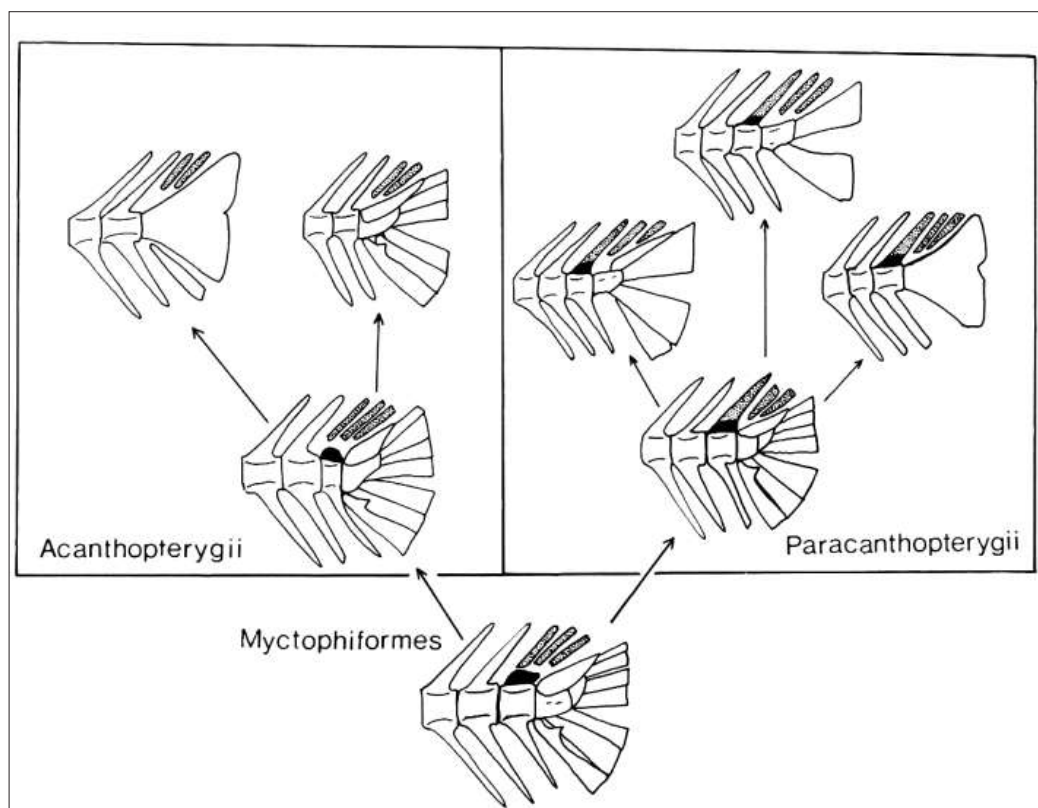


Рис. 33. Эволюция элементов хвостового плавника Neoteleostei. Параллелизм в преобразовании строения скелета хвостового плавника у Acanthopterygii и Paracanthopterygii. Стрелки обозначают возможные структурные изменения (не филетические линии). Эпуралии заштрихованы, преуральные невральные гребни чёрные. Прimitивная конфигурация — у миктофид. У Paracanthopterygii передняя эпуралия сливается со вторым преуральным невральным гребнем. Последующая специализация — слияние гипуралей в пластинку (по Lauder, Liem, 1983).

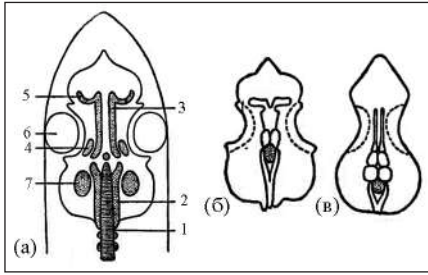


Рис. 34. Схемы скелета черепа: а — расположение хрящевых закладок черепа акулы и положение головного мозга в (б) платибазальном и (в) тропибазальном черепе. Обозначения: 1 — хорда; 2 — парахордалии; 3 — трабекулы; 4 — боковые хрящи; 5 — обонятельная капсула; 6 — глазное яблоко; 7 — слуховая капсула.

дует расширенная слуховая область. Позади череп замыкается затылочной областью.

По строению осевого черепа различают два основных его типа: (1) *платибазальный* тип — череп с широким основанием и (2) *тропибазальный* тип — череп с узким основанием (рис. 34б, в). В платибазальном черепе стенки глазниц широко раздвинуты, и между ними продолжается мозговая полость черепа, в которой располагается головной мозг. К этому типу относится череп Cyclostomata, большинства Chondrichthyes, Dipnoi, *Polypterus*, *Acipenser*, *Amia*, а из Teleostei — череп Ostariophysi. В тропибазальном черепе стенки глазниц сильно сближены, мозговая полость вытеснена, и весь мозг располагается позади. Обычно стенки глазниц срастаются между собой, образуя тонкую межглазничную перегородку (*septum interorbitale*). Такой тип черепа характерен для цельноголовых (Holocephali) и большинства костистых — Teleostei.

Висцеральный скелет развивается независимо от осевого черепа за счёт мезенхимы эктодермального происхождения, а именно, из *ганглионарных* пластинок, залегающих по бокам верхней части центральной нервной системы, дериватом которой они являются. При этом закладывается ряд независимых друг от друга дужек, состоящих сначала из сгущенной мезенхимы, которая затем превращается в хрящ. Висцеральные дуги имеют правильное метамерное расположение и отделены друг от друга висцеральными щелями. Эта метамерия висцерального скелета, или *бранхимерия*, не находится, однако в связи с метамерией дорсального отдела мезодермы, она не вполне совпадает с соми-тами головы.

Первые две висцеральные дуги получают особенно значительное развитие и дают начало *челюстной* (*arcus mandibularis*) и *подъязычной* или *ги-*

та туловища. Если хордальная часть представляет собой продукт преобразования осевого скелета передней части тела соответственно изменившимся потребностям (развитие головного мозга и органа слуха, прикрепление висцерального аппарата и мышц), то прехордальная часть представляет собой новообразование, развившееся в связи с наличием соответствующих органов чувств (зрения и обоняния). В процессе дальнейшего развития черепа все перечисленные хрящевые элементы разрастаются и срастаются между собой сверху и снизу, образуя хрящевую коробку, в некоторых местах которой имеются отверстия — *фонтанели*.

Череп взрослого животного имеет вид коробки с расширенной передней — обонятельной областью, сжатой средней частью глазничной области, за которой сле-

оидной дуге (*arcus hyoideus*) взрослого животного. Челюстная дуга расчленяется на два отдела, подъязычная — на два-четыре отдела. Следующие за ними дуги расчленяются на четыре отдела каждая и дают начало жаберным дугам (*arcus branchialis*) взрослого животного (рис. 35). Впереди челюстной дуги нередко, в особенности у хрящевых рыб, наблюдаются так называемые губные хрящи, до двух пар в верхней губе и иногда одна пара в нижней. Это, по-видимому, рудименты передних висцеральных дуг, и они носят наименование предчелюстных дуг. У хордовых число жаберных дуг различно. У ланцетника их насчитывается свыше 100, у миног — 7, миксин — 14, у акул — 5–7, у остальных рыб — в основном 5. Это доказывает, что позвоночные животные произошли от форм, обладающих большим числом жаберных дуг, которые в процессе эволюции подверглись редукции. Сокращение числа дуг происходило с обоих концов висцерального аппарата. Все висцеральные дуги развиваются вполне сходно за счёт одного и того же скелетогенного материала и имеют сходное расположение, т.е. они гомодинамны. Передние две дуги, однако, отличны от следующих по их функции и по расчленению. Они не имеют полного комплекта элементов, свойственных типичным жаберным дугам. Каждая жаберная дуга подразделяется на четыре части: верхняя — *pharyngobranchiale*, две средние — *epi-* и *ceratobranchiale* и нижняя — *hyobranchiale*. Нижние элементы правой и левой сторон связаны центральным элементом — *basibranchiale*.

Имеются указания на то, что передние висцеральные дуги (гиоидная и мандибулярная) у предковых форм были расчленены точно также, как и типичные жаберные дуги. Два основных отдела гиоидной дуги у хрящевых рыб соответ-

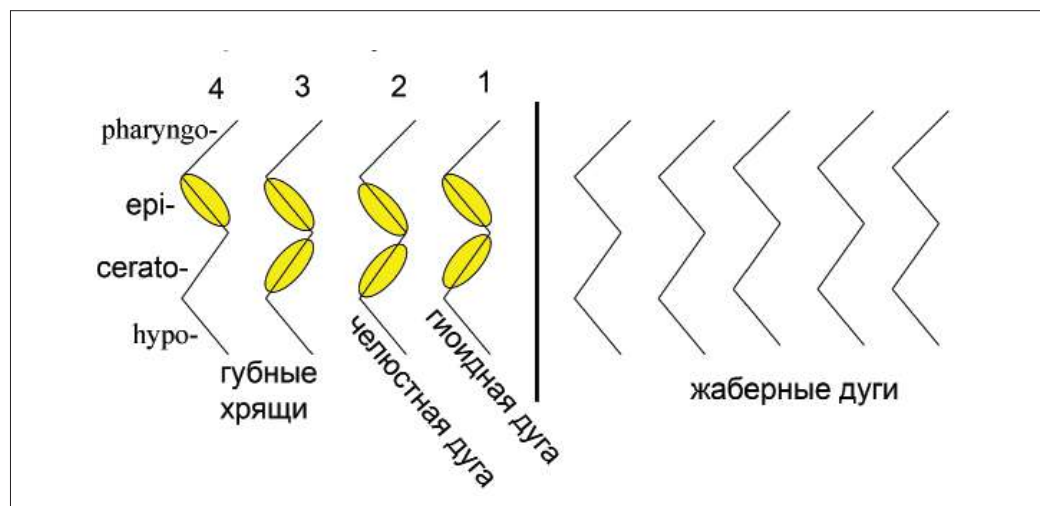


Рис. 35. Иллюстрация гипотезы дифференциации висцеральных дуг у предков челюстноротых: дифференциация четырёх первых висцеральных дуг, прогрессивное развитие их средних элементов (выделено жёлтым), редукция остальных элементов.

ствуют двум средним отделам жаберной дуги (epi- и ceratobranchiale). Над гиомандибулярным хрящом у цельноголовых рыб (соответствует epihyale) имеется ещё один отдел гиоидной дуги небольшого размера (pharyngo-hyale), вполне соответствующий (гомологичный) верхнему элементу жаберной дуги. Подобный рудиментарный хрящ обнаружен и у некоторых акуловых рыб. Под нижним концом гиоида (hyoideum) иногда описывают небольшие хрящи (hyrohyale), по-видимому, представляющие остатки нижнего элемента жаберной дуги. Челюстная дуга отличается от жаберных дуг более заметно, но некоторые указания на прежнее существование нижнего парного элемента (hyromandibulare), а также нахождение рудимента pharyngomandibulare у селухий предполагают, что и челюстная дуга была расчленена также, как и жаберные дуги. В процессе эволюции два её основных отдела (epimandibulare и ceratomandibulare) преобразовались в верхнюю и нижнюю челюсти. Одинаковое расчленение висцеральных дуг делает вероятным предположение об их изначально дыхательной функции. Доказательством справедливости этого предположения является наличие у большинства селухий брызгальца (spiraculum), которое представляет рудиментарную висцеральную щель между челюстной и гиоидной дугами. У ископаемых щитковых бесчелюстных (Placodermi) действительно все висцеральные дуги были снабжены жабрами и несли одну и ту же функцию. Затем у челюстноротых позвоночных одна из передних (но не самая передняя) дуг изменила свою функцию, стала служить сначала для удержания добычи во рту, а затем и для её схватывания. Соответственно этой смене функции преобразовался и сам орган — сохранились лишь два средних отдела, которые развились очень сильно, превратившись в челюсти. Эти отделы приобрели сильную мускулатуру и прочное прикрепление к черепу (рис. 36).

Подъязычная дуга видоизменилась в связи с преобразованием челюстей. Верхняя половина подъязычной дуги стала служить специально для более прочного укрепления челюстной дуги, подвешивая задние углы челюстей к черепу. Верхний её отдел — pharyngo-hyale — редуцировался, а следующий отдел — epihyale — наоборот, развился очень сильно, дав начало гиомандибулярному хрящу (hyomandibulare), служащему у большинства рыб подвеском для челюстей. Нижняя половина подъязычной дуги сохранила значение связующего звена между челюстным и жаберным аппаратом.

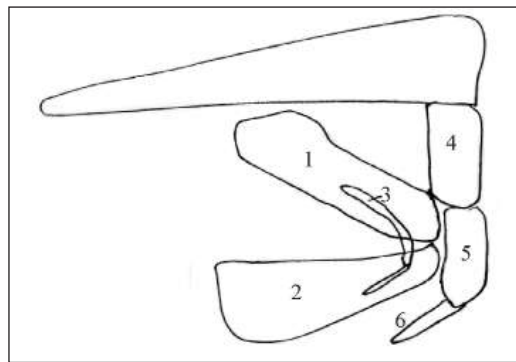


Рис. 36. Схема черепа акулы. Мандибулярная дуга: 1 — palatoquadratum; 2 — с. Meckeli. 3 — губные хрящи с. labialis. Гиоидная дуга: 4 — hyomandibulare (epihyale); 5 — hyoideum (ceratohyale); 6 — basihyale (copula).

Первоначально висцеральные дуги были совершенно независимы от осевого черепа. Впоследствии между этими дугами и неврокраниумом устанавливается связь посред-

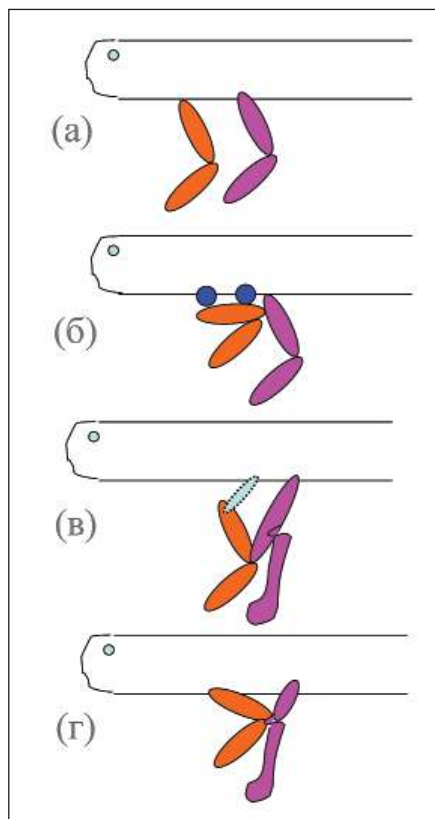


Рис. 37. Типы причленения челюстей к неврокраниуму (красным выделена челюстная дуга, фиолетовым — гиоидная дуга, синие — отростки верхней челюсти, голубое — сухожилие).

а — протостилия — гипотетический исходный тип. Челюстная и гиоидная дуги подвешены независимо к основанию черепа.

б — амфистилия — тройное причленение верхней челюсти к основанию черепа с помощью переднего и заднего отростков и *hyomandibulare*. Древние акулы (*Heptanchus*, *Hexanchus*, *Chlamidoselachus*), *Acanthodii*, *Amia*, *Lepisosteus*.

в — гиостилия — причленение челюстной дуги к черепу с помощью *hyomandibulare*. Современные акулы, хрящевые ганоиды, костистые рыбы. У осетровых — резко выраженная гиостилия — причленение челюстной дуги только к *hyomandibulare* без связок.

г — аутостилия — верхняя челюсть прирастает к осевому черепу. Гиоидная дуга теряет значение подвеска. Химеровые, двоякодышащие.

ством связок или жёсткого причленения. По характеру этой связи различают несколько типов строения черепов (рис. 37).

Протостильный — гипотетический тип, в котором и челюстная, и гиоидная дуги подвешивались к осевому черепу своими верхними концами независимо друг от друга, подобно тому как собственно жаберные дуги к нижней поверхности черепной коробки.

Амфистильный тип характеризуется тройной связью челюстной дуги с черепом. Верхний отдел собственно челюстной дуги прикрепляется впереди посредством одного её отростка к дну черепа, позади посредством другого — к слуховой его области. Кроме этого, вторичная амфистилийная опора челюстной дуги обеспечивается за счёт её прочного укрепления связкой с гиомандибулярным хрящом гиоидной дуги. Этот тип свойствен наиболее древним ископаемым селажиям и их примитивным современным формам (*Heptanchus* = *Notorynchus*, *Hexanchus*, *Chlamydoselachus*), а также костным ганоидам (*Amia*, *Lepisosteus*).

Гиостильный тип характерен для большинства рыб. Верхний отдел челюстной дуги связан непосредственно с осевым черепом только впереди (посредством сухожилия), задний же конец небно-квадратного хряща подвешивается к черепу

только посредством сильно развитого *hyomandibulare*, служащего подвеской для челюстей. Этот тип свойствен ныне живущим акуловым, осетровым и костистым.

Аутостильный тип весьма своеобразный, характеризуется тем, что челюстная луга связана только непосредственно с осевым черепом, впереди с обонятельной областью и позади со слуховой, с которыми срастается верхняя челюсть. В этом случае гиомандибулярный хрящ не играет никакой роли в укреплении челюстей. Этот тип черепа развивается вторично из амфистилии или гиостилии. Он свойствен цельноголовым и двоякодышащим рыбам, имеется также у амфибий и у всех наземных позвоночных.

Различные типы строения черепа выработались в связи с особенностями аппаратов захватывания пищи и дыхания. В амфистилии находит своё выражение связь обеих функций первых двух висцеральных дуг — первичной, дыхательной (участие в боковых дыхательных движениях) и новой, хватательной. В гиостилии эта связь ещё не нарушена, однако одновременно с развитием более совершенных форм дыхательных движений, при которых главная роль переходила к активным движениям жаберной крышки, связанной с гиоидной дугой, в этом типе устанавливается большая свобода в движениях задней части аппарата. При аутостилии имеет место полное разделение обеих функций и максимальное укрепление челюстной дуги, вполне обособившейся от дыхательных движений гиобранхиального аппарата.

Независимо от типа причленения верхней челюсти, различают разные регионы её контакта с неврокраниумом: этмоидальный, орбитальный, базальный, посторбитальный и гиомандибулярный (рис. 38).

Череп круглоротых (*Cyclostomata*). В целом череп находится на низкой ступени организации. В основу изложения строения черепа круглоротых положен череп миноги (рис. 39).

Осевой отдел черепа (неврокраниум) миноги представлен небольшой хрящевой коробкой с широким основанием (платибазального типа). Из хряща

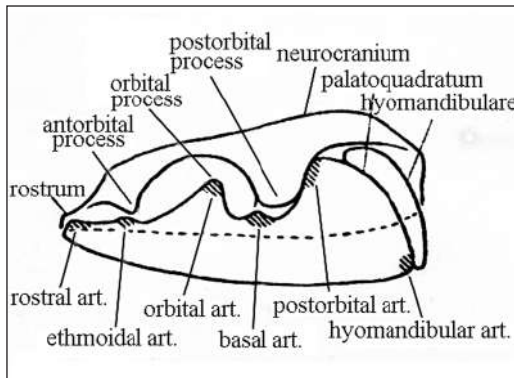


Рис. 38. Места сочленения (articulation) между *palatoquadratum* и черепом у гипотетических челюстноротых.

состоит дно черепа с фонтанелью, а также его бока. Крыша черепа перепончатая, в её слуховой области небольшой хрящевой листок. (У миксин не только крыша, но и бока черепа остаются перепончатыми.) Задний отдел осевого черепа лежит позади фонтанели в области слуховых капсул. Английский анатом Паркер (W.K. Parker, 1823–1890) принимает его за хордальный, а лежащий впереди фонтанели — за трабекулярный. Однако по Северцову, весь осевой череп круглоротых развивается из паракордалий, и настоящих трабекул у них не имеется. Череп круглоротых особенно примитивен и в том отно-

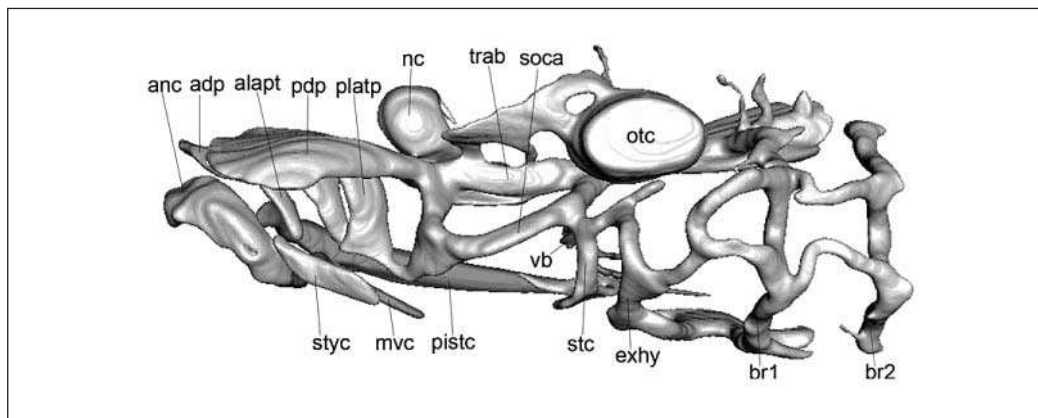


Рис. 39. 3D-реконструкция черепа взрослой миноги *Lethenteron reissneri*. Обозначения: adp — anterior dorsal plate (передняя дорсальная пластинка); alapt — anterior lateral apical cartilage (передний латеральный апикальный хрящ); anc — annular cartilage (губной хрящ); br1-2 — internal branchial arch 1-2 cartilage (the 3rd pharyngeal arch is counted as br1) (внутренние жаберные дуги 1-2, 3-я глоточная дуга обозначена br1); exhy — extrahyal; mvc — medio-ventral cartilage; nc — nasal capsule; otc — otic capsule; pdp — posterior dorsal plate; pistc — piston cartilage; platp — posterior lateral plate; soca — subocular arch; stc — styliform cartilage; styc — stylet cartilage; trab — trabecula; vb — velar bar (no Oisi et al., 2013).

шении, что в нём нет затылочной области. Череп кончается слуховой капсулой, позади которой свободно выходят IX и X пары головных нервов, которые у всех прочих позвоночных выходят через особые отверстия в затылочной области черепа. Слуховые капсулы и непарная обонятельная капсула обладают значительной самостоятельностью. Слуховые капсулы заметно выступают в виде шарообразных вздутий, а обонятельная капсула связана с остальным черепом лишь соединительной тканью.

Дно черепа продолжается вперёд в виде большой непарной пластинки, именуемой задним верхним хрящом (cartilago trabecularis, рис. 39, trab), который налегает своим передним концом на подобную же переднюю пластинку — передний верхний хрящ (cartilago tectoria, рис. 39, adp + pdp). У круглоротых нет челюстей, они составляют группу бесчелюстных (Agnatha). Передняя часть висцерального скелета срослась с осевым черепом, а в остальном преобразована в сложно организованный сосательный аппарат, состоящий из значительного числа так называемых губных хрящей (очевидно, гомологов предчелюстных дуг по Паркеру). К числу таковых относятся следующие хрящи. Кольцевой хрящ (с. anularis, рис. 39, anc) — массивное кольцо, поддерживающее ротовую воронку, к которому прикрепляются верхне- и нижнечелюстные зубы. Передние боковые хрящи (с. lateralis, рис. 39, alapt) — парные небольшие узкие хрящики, лежащие под передним верхним хрящом. Задние боковые хрящи (с. rhomboidea, рис. 39, platp) — парные плоские пластинки ромбовидной формы,

лежащие под передним верхним хрящом. Палочковидные хрящи (*c. spinosa*) — парные заострённые хрястики, прикрепляющиеся к боковым частям заднего края кольцевидного хряща. Средний нижний хрящ (*c. copularis*, рис. 39, *styc*) — непарный хрящ Т-образной формы с заострённым отростком. Подъязычный хрящ (*cartilago glossa*, рис. 39, *pistc*) — длинный, сплюснутый с боков, поддерживающий снизу черепа мускулатуру языка. От переднего и заднего концов вентральной части осевого черепа отходит вниз и в сторону хрящевая подглазничная дуга (*c. subocuiaris*), которая служит ложем для глазного яблока. От внутренней части каудального конца подглазничной дуги отходит направленный вниз стилевидный хрящ (*c. mandibularis*, рис. 39, *stc*). Его нижняя часть несёт вытянутый вперед тонкий хрящевой отросток (*c. cornualis*). Подглазничная дуга по своему происхождению относится к висцеральному скелету. Собственно жаберный скелет представлен решёткой из изогнутых и нерасчленённых жаберных дуг, связанных между собой горизонтальными перегородками под хордой. Восьмая жаберная дужка позади связана с околосердечным хрящом (*c. cardiobranchialis*), имеющим форму конической чаши, которая окружает снаружи перикардиальную сумку.

В висцеральном аппарате круглоротых некоторые исследователи находят образования гомологичные челюстной и гиоидной дугам челюстноротых позвоночных. Так полагают (Паркер), что первая жаберная дуга жаберной решётки миноги гомологична гиоидной дуге, а суборбитальный хрящ (подглазничная дуга) гомологичен нёбно-квадратному хрящу верхней челюсти. Однако Северцов такую гомологию считает неправомочной, т.к. круглоротые и челюстноротые — две ветви с независимой эволюцией. Он считает, что висцеральный скелет миноги состоит из 12 дуг, включающих 5 преджаберных и 7 собственно жаберных. В числе пяти преджаберных он считает: за первую — переднюю жаберную дугу, за вторую и третью — задний и передний отростки суборбитального хряща, за четвёртую — задний боковой хрящ, и за пятую — передний боковой хрящ. Однако согласно другой точке зрения боковые хрящи — передний и задний — появляются лишь после метаморфоза личинок, и поэтому их нельзя гомологизировать с преджаберными дугами и, следовательно, преджаберных дуг не 5, а 3.

Череп миксин обладает более примитивным устройством по сравнению с миногами; гомология морфологических структур этих групп обсуждается (Oisi et al., 2013).

Череп цельноголовых (Chondrichthyes: Holocephali). Пластинчатожаберные и цельноголовые вместе относятся к хрящевым рыбам Chondrichthyes и имеют хрящевой череп. Осевой отдел черепа цельноголовых, вследствие большой величины глаз, имеет большие глазницы, и поэтому его орбитальная область сильно сжата, стенки её соединились для образования перепончатой межглазничной перегородки (тропибазальный тип) (рис. 40). Нёбно-квадратный хрящ практически полностью прирастает к осевому черепу, и гиоидная дуга не принимает участия в подвешивании челюстей (аутостилия). В связи с этим гиоидная дуга обнаруживает такое же строение, как и типичные жаберные дуги. Верхний элемент её — *hyomandibulare*, соответствующий *epihyale*, не увеличен, над ним рас-

полагается небольшой хрящик, соответствующий pharyngo-элементу типичной висцеральной дуги; он именуется pharyngohyale. Гиоидный элемент (hyoideum), соответствующий ceratohyale, довольно мощный. На нём имеются сильно развитые хрящевые лучи, поддерживающие большую кожную складку, прикрывающую все жаберные щели, образуя наиболее примитивную форму жаберной крышки. Нижние концы гиоида той и другой стороны соединяются непарным элементом basihyale или sorula; hyorhyale отсутствует.

Нижняя челюсть представлена мощно развитым Меккелевым хрящом. На челюстях с боков, как и у акул, располагаются по три губных хряща. У цельноголовых весь жаберный скелет располагается под черепной коробкой против орбит, а не позади неё, как у акул. Жаберных дуг 5, из них только 1-я, 3-я и 5-я опираются посредством hypobranchialia на sorula, тогда как 2-я и 4-я hypobranchialia располагаются на задних выступах ceratobranchialia, которые срастаются вместе.

Череп пластиножаберных (Chondrichthyes: Elasmobranchii). Неврокраниум целиком состоит из хряща, частично с отложениями извести. Только возле обонятельных капсул имеется перепончатый свод черепа.

В целом осевой череп представляет собой хрящевую коробку с широким основанием (платибазальный тип). В нём можно различить четыре отдела: (1) обонятельная область, в которой лежат обонятельные капсулы; (2) глазничная область с глазничными впадинами; (3) область слуховых капсул и (4) затылочная область. Впереди обонятельной области череп продолжается в вырост — rostrum, который у одних пластиножаберных имеет вид простого отростка (*Squalus*, *Heptanchus*, *Raja*), а у других он образован из трёх хрящей (*Mustellus*, *Scyliorhinus*). На дне обонятельных капсул имеется отверстие для выхода 1-й пары головных нервов, а в области глазниц большое отверстие для зрительного нерва и позади от него — отверстия для нервов глазных мышц (III, IV, VI), а также для ветвей тройничного (V) и лицевого (VII) нервов. Позади слуховой капсулы в затылочной области находятся отверстия для языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) нервов.

Сверху в обонятельной области имеется фонтанель, заполненная студенистой соединительной тканью. В верхней части затылочной области располагается глубокая впадина с четырьмя отверстиями; два краевые — отверстия эндо-

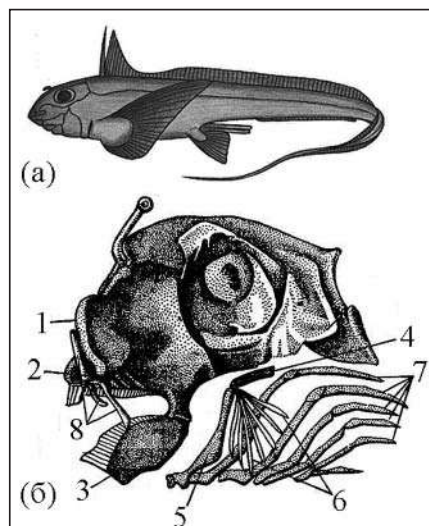


Рис. 40. Схема черепа химеры (Holocephaly): а — внешний вид химеры; б — скелет черепа. Обозначения: 1 — rostrum; 2 — palatoquadratum; 3 — с. Meckeli; 4 — hyomandibulare; 5 — hyoideum; 6 — хрящевые лучи radii branchiostegii; 7 — жаберные дуги; 8 — губные хрящи.

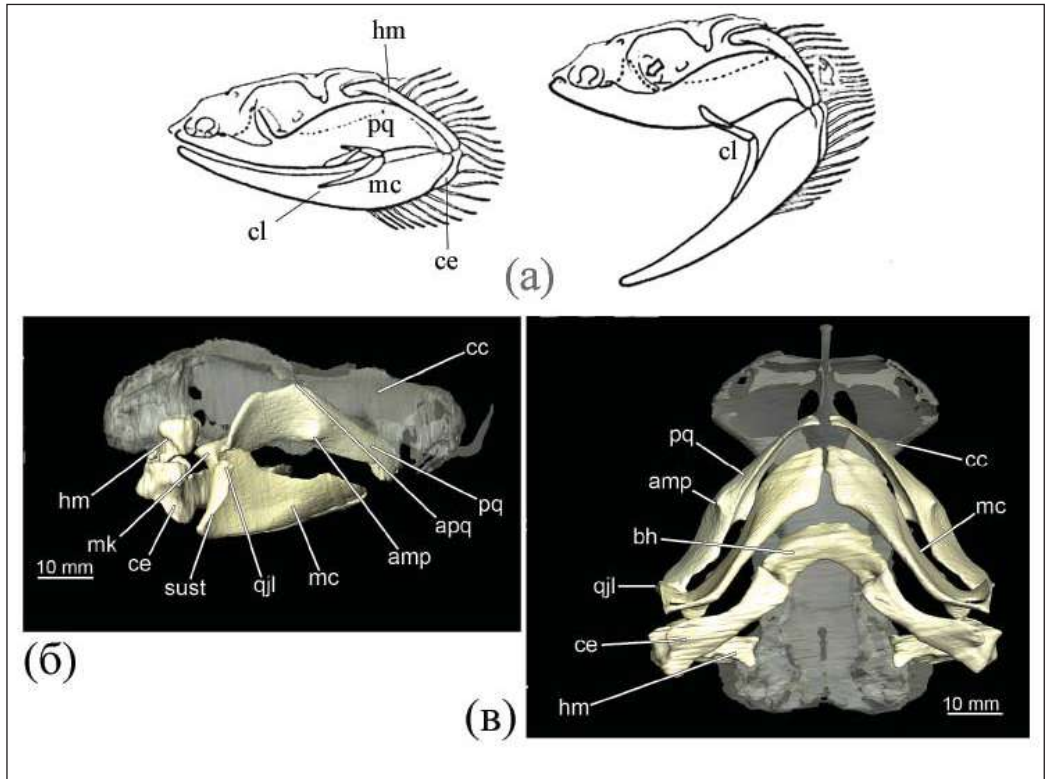


Рис. 41. Скелет черепа пластиножаберных (Elasmobranchii).

а — сочленение челюстного аппарата с черепом *Chlamydoselachus* (Hexanchiformes: Chlamydoselachidae).

б, в — гиоидная и мандибулярная дуги коричневополосой кошачьей акулы *Chilioscyllium punctatum* (Orectolobiformes: Hemiscylliidae) — вид сбоку (б) и снизу (в). Обозначения: amp — adductor mandibular process; apq — ascending process of the palatoquadratum; bh — basihyal; ce — ceratohyal (hyoideum); cc — chondrocranium; cl — c. labialis; hm — hyomandibula; mc — cartilago Meckeli; mk — mandibular knob; pq — palatoquadratum; qjl — lateral quadratomandibular joint; sust — sustentaculum; sym — symphysis (по Staggl et al., 2022).

лимфатической полости слухового лабиринта, и два средние — отверстия паралимфатической полости слуховой капсулы.

Висцеральный скелет пластиножаберных состоит из хрящевых типично расчленённых дуг. Он включает челюстную дугу (arcus mandibularis), гиоидную дугу (arcus hyoideus) и собственно жаберные дуги (arcus branchialis). По бокам челюстной дуги располагаются одна или две губные дуги (arcus labialis).

Челюстная дуга состоит из нёбно-квадратного хряща (palatoquadratum), служащего верхней челюстью, и Меккелева хряща (cartilago Meckeli), служащего нижней челюстью (рис. 36, 41). К мандибулярной дуге, вероятно, относится и

спиракулярный хрящ. Снаружи к элементам челюстной дуги прилегают остатки предчелюстных дуг — губные хрящи, располагающиеся в губных складках. Их насчитывается, как правило, два верхних и один нижний (рис. 41а).

Гиоидная дуга состоит из двух главных отделов — верхнего хряща (hyomandibulare), служащего подвеском для челюстей и причленяющегося к слуховой области черепа, и нижнего гиоидного (hyoideum, s. ceratohyale) хряща. Вентральнее располагается непарный элемент — basihyale (s. copula), соединяющий нижние концы гиоидных хрящей. Первые два главных отдела соответствуют двум средним элементам типичной висцеральной дуги (epihyale и ceratohyale); они несут на себе тонкие хрящевые стержни — гиоидные лучи (radii branchiostegii) (рис. 41а).

По способу причленения челюстной дуги к неврокраниуму скелет черепа акулковых рыб подразделяется на два типа. У древних (примитивных) акул *Heptanchus*, *Hexanchus*, *Chlamydoselachus*) — амфистильный тип сочленения (рис. 41а), а у всех современных акулковых — гиостильный тип (рис. 41б, в).

У большинства акулковых имеется 5 жаберных дуг. Только у примитивных форм их бывает больше: у *Heptanchus* — 7, у *Hexanchus* и *Chlamydoselachus* — 6. Каждая дуга состоит из четырёх сегментов: pharyngobranchiale, epibranchiale, ceratobranchiale и hypobranchiale. Жаберные дуги правой и левой сторон, как и гиоидная, соединяются между собой и со следующими парами непарными основными жаберными элементами (basibranchiale). У большинства акулковых basibranchialia задних дуг сливаются в одну большую пластинку, прикрывающую сердце с дорсальной стороны (cardiobranchiale). На средних сегментах (epi-, ceratobranchiale) передних четырёх жаберных дуг и гиоидной дуги вдоль заднего их края сидит ряд жаберных лучей (radii branchialis), поддерживающих жаберные перепонки. Снаружи жаберных лучей на подязычной и первых четырёх жаберных дугах лежат внешние жаберные экстрабранхиальные хрящи (extrabranchiale) — дополнительные скелетные элементы, поддерживающие наружные края межжаберных перегородок. Они располагаются в виде двух хрящевых стержней на каждой дужке с дорсальной и вентральной стороны.

В целом по ряду признаков ((1) плакоидная чешуя; (2) примитивное строение черепа; (3) примитивное строение и причленение челюстного аппарата; (4) строение гиоидной дуги; (5) строение и положение плечевого пояса; (6) наличие спиракулярного клапана; (7) выступающие жаберные перегородки (функция жаберной крышки); (8) платибазальный череп; (9) 5–7 жаберных дуг) пластиножаберные являются древней базальной группой. Отсутствие окостенений не следует рассматривать как примитивный признак. В частности, по существу костные структуры имеются в основании плакоидного зуба. У древней вымершей акулы *Ornithoprion hertwigi* обнаружен толстый слой кости вокруг нижней челюсти. Отсутствие кости возможно не примитивный признак, а вторичная утрата, что подтверждается следующей цитатой (Lagios, 1979): «Кость — примитивный архаичный плезиоморфный признак. Её отсутствие у современных акул, без сомнения, вторичная адаптация. Сходная редукция минерализованных структур наблюдается в нескольких таксонах рыб при переходе к жизни в мезопелагиали».

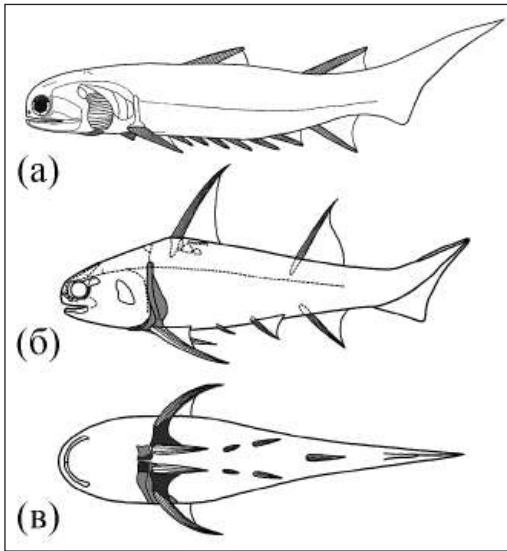


Рис. 42. Акантодии: а — реконструкция *Euthacanthus macnicoli*; б, в — реконструкция *Diplacanthus crassissimus*, вид сбоку (б) и снизу (в) (по Burrow et al., 2016).

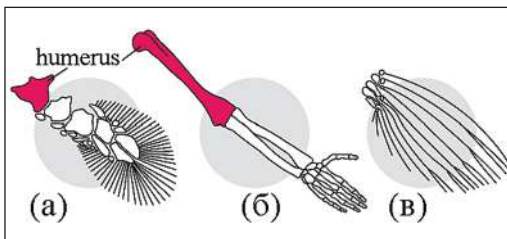


Рис. 43. Сравнение передних конечностей: а — лопастепёрая рыба латимерия (*Sarcopterygii*); б — человек (*Tetrapoda*); в — лучепёрая рыба (*Actinopterygii*) (<https://evolution.berkeley.edu/fisheye-view-tree-of-life/from-water-to-land/>).

единственной костью (рис. 43а–в). Клада *Sarcopterygii* включает тетрапод, в том числе, и человека.

Общий вид рыб представлен на рис. 44а, б. Череп в целом имеет примитивное строение (рис. 44в), но во всём скелете присутствуют не только хрящевые, но и костные элементы. Скелет черепа по своему строению отчасти примитивен, отчасти весьма специализирован в связи с особым образом жизни. Рыбы обитают во

Череп акантодией (*Teleostomi: Acanthodii*). Сочетают признаки хрящевых и костных рыб. Представляют собой базальную группу *Teleostomi*. Известны с нижнего силура. Имеют большое число окостенений, формирующих защитный слой жаберного аппарата. В основном — хрящевой скелет. Во всех плавниках, кроме хвостового, — в основании колючки (рис. 42а–в). По строению как черепа, так и посткраниального скелета сходны с хрящевыми рыбами, но отличаются от последних наличием окостенений во внутреннем скелете. Между грудными и брюшными плавниками имеются промежуточные (предбрюшные) шипы, не связанные с плавниковыми структурами. На дорсальной стороне и боках головы покров из чешуи (сходных с плакоидными) или мелких костных пластинок. Чешуя расположена косыми рядами и сходна с ганоидной. Большая голова, большие глаза, сдвинутые вперёд. Каждая жаберная щель прикрыта своей жаберной крышечкой. У более продвинутых форм основная жаберная крышка (на гиоидной дуге) увеличивается и полностью покрывает жаберные щели.

Череп двоякодышащих (*Sarcopterygii: Dipnoi*). Двоякодышащие рыбы, как и большинство рыб, относятся к костным рыбам *Osteichthyes*, а среди последних — к лопастепёрым (*Sarcopterygii*). Лопастепёрые имеют мясистые лопасти в парных плавниках. Лопасть соединяется с телом

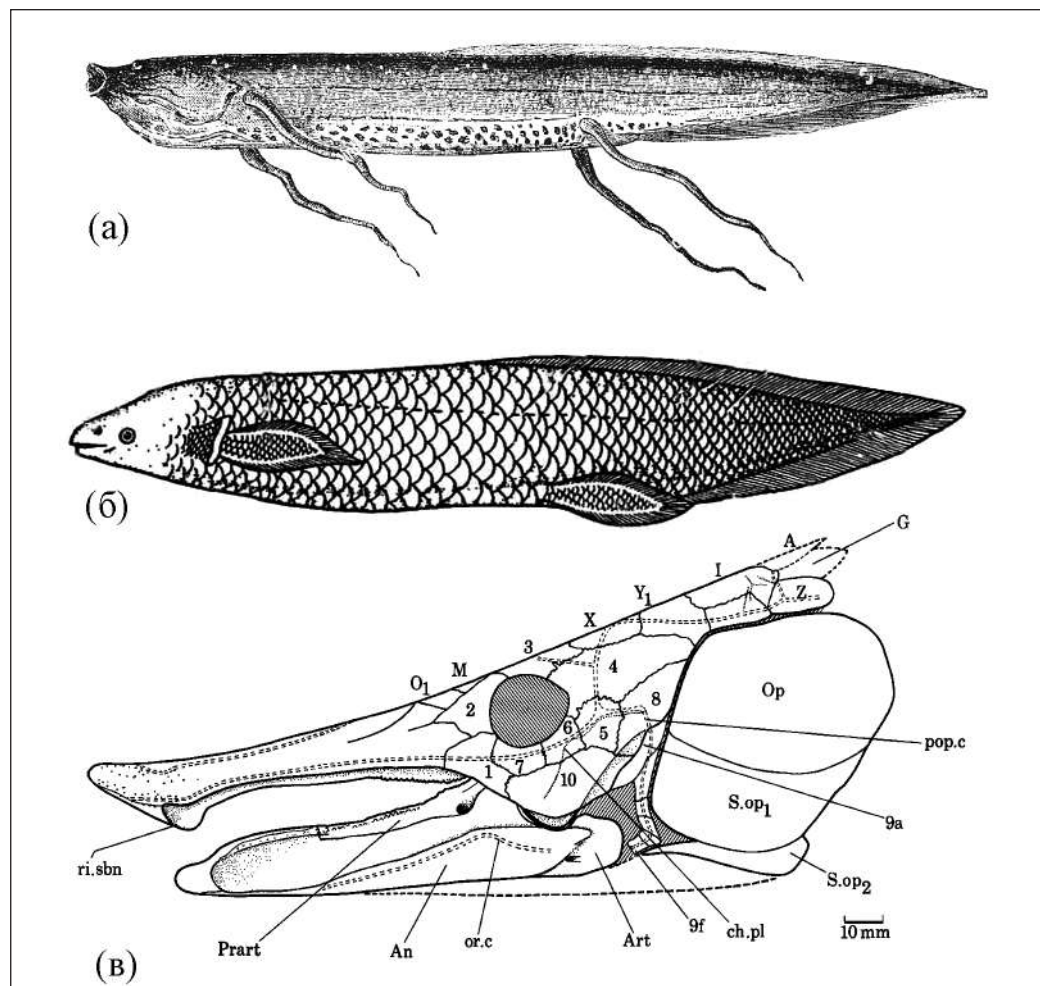


Рис. 44. Двоякодышащие рыбы (Sarcopterygii: Dipnoi).

а, б – *Protopterus annectens* и *Neoceratodus forsteri*.

в – скелет черепа девонского представителя двоякодышащих *Griphognathus whitei* из Западной Австралии. Обозначения: An – angular; Art – articular region of Meckelian cartilage (сочленовная часть с. Meckeli); ch.pl – cheek pit-line (линия впадины на щёчной области); Op – opercular plate; or.c – oral sensory canal (нижнечелюстной сенсорный канал); Prart – prearticular; ri.sbn – subnasal ridge (подносовой гребень); s.op₁, s.op₂ – subopercular plates 1 and 2 (по Miles, 1977).

временно пересыхающих водоёмах и наряду с жаберным дыханием усваивают атмосферный кислород за счёт лёгких. Череп обладает широким основанием (латибазальный тип), состоит в значительной степени из хряща, дополнен почти ис-

ключительно покровными окостенениями. Замещающая кость представлена только *exoccipitale*. У древних форм накладные кости черепа были очень многочисленны и близки к таковым у древних кистепёрых (рис. 44в). У ныне живущих представителей количество их несколько сокращено. Дermalные кости у *Neoceratodus* далеко отстают от хрящевого свода, так что мышцы внедряются между хондрокраниумом и дермокрраниумом. Впереди находятся хрящевые носовые капсулы, сверху них лежит непарная покровная *supraethmoideum*. Крыша черепа образована сросшимися лобно-теменными костями: непарной средней лобно-теменной *fronto-parietale mediale* и парными боковыми лобно-теменными *fronto-parietale laterale*. Рядом с последними окружают глазницы сбоку *supraorbitale*, позади которых располагаются чешуйчатые кости (*squamosum*). Снизу череп подстилают *parasphenoideum* и парный сошник (*vomer*).

Небно-квадратный хрящ, представляющий первичную верхнюю челюсть, срастается с основанием черепа (аутостилия). На верхней челюсти располагается покровная крыловидная кость *pterygoideum*, несущая зубы; последние имеются и на парном сошнике. Вторичные челюсти (*maxillare*, *praemaxillare*) отсутствуют, однако у некоторых ископаемых представителей двоякодышащих подотряда *Phaneropleuroidei* обнаружены их зачаточные элементы.

Нижняя челюсть образована Меккелевым хрящом, задняя часть его окостеневает в угловую кость *angulare*. Имеется небольшая покровная косточка *praearticulare* и большая покровная пластинчатая кость *spleniale*, несущая зубы. Собственно зубная кость *dentale* отсутствует. Гиоидная дуга представлена мощным гиоидом и слабо развитым *hyomandibulare*, поскольку последнее утрачивает функцию подвеса.

Характерной особенностью черепа двоякодышащих является то обстоятельство, что из трёх позвонков, принимающих участие в образовании его затылочной области, последний ещё сохраняет сидящие на черепе ребра. Это так называемые головные рёбра, которые имеются на черепе *Protopterus*. Жаберный аппарат отчасти редуцирован в связи с дополнительным лёгочным дыханием. В нём насчитывается пять жаберных дуг, первая из которых имеет спереди отросток. Кости жаберной крышки представлены лишь собственно крышкой (*operculum*) и подкрышкой (*suboperculum*), а предкрышка (*preoperculum*) срастается с чешуйчатой костью (*squamosum*) и совместно образует *squamosopreoperculum*; *interoperculum* отсутствует.

Череп кистепёрых (*Sarcopterygii: Actinistia*). Как и двоякодышащие, относятся к лопастепёрым. У эмбрионов *Latimeria* имеется зачаток лёгких, резорбирующийся в процессе онтогенеза. Латимерия — живородящая рыба; характеризуется крупным (как теннисный мяч) размером яиц; крупная молодь при рождении обладает многими признаками взрослого организма.

Череп имеет хрящевую основу, но многочисленные эндохондральные и покровные окостенения гомологичны таковым у актиноптеригий (рис. 45).

Имеет следующие признаки:

- (1) череп тропибазальный;
- (2) неврокрраниум включает сравнительно изолированные этмосфеноидный и слуховой + затылочный отделы;

- (3) кости, покрывающие неврокраниум, гомологичны костям актиноптеригий;
- (4) есть vomer и parasphenoideum в основании неврокраниума;
- (5) palatoquadratum функционально замещён дермальными костями; но maxillare, видимо, утеряна;
- (6) есть жаберная крышка и radii branchiostegii;
- (7) по крайней мере, несколько элементов черепа имеют эндохондральные окостенения.

Череп многопёровых (Actinopterygii: Cladistia). Базальная группа лучепёрых рыб. Обитают в пресных водах Африки. Хвост дифицеркальный, спинной плавник слит с хвостовым. У молоди имеются наружные жабры. Взрослые особи способны дышать атмосферным воздухом (имеются лёгкие) (рис. 46а).

Осевой скелет *Polypterus* с широким основанием (платибазальный), хорошо окостеневший, в нём имеется целый ряд замещающих костей (рис. 46б, в). В затылочном отделе хорошо развита непарная основная затылочная кость (basioscapitale) и парные боковые (exoccipitale), а в слуховой области — переднеушная (prooticum) и заднеушная (opisthoticum). Снизу череп подстилается сильно развитым parasphenoideum, достигающим в каудальном направлении затылочной области; спереди прилегает парный сошник (vomer). Крыша черепа сложена парными покровными костями: лобными (frontale), теменными (parietale), надвисочными (supratemporale) и задневисочными (posttemporale). Впереди лобных костей располагаются парные носовые (nasale) и непарная среднеобонятельная (medial rostral-internasal).

Верхняя челюсть образована вторичными элементами maxillare и praemaxillare + rostrale, а первичные её элементы, составляющие свод ротовой полости, представлены следующими костями: наружной крыловидной (ectopterygoideum), внутренней крыловидной (entopterygoideum), задней крыловидной (metapterygoideum) и квадратной (quadratum); нёбная кость (palatinum) отсутствует.

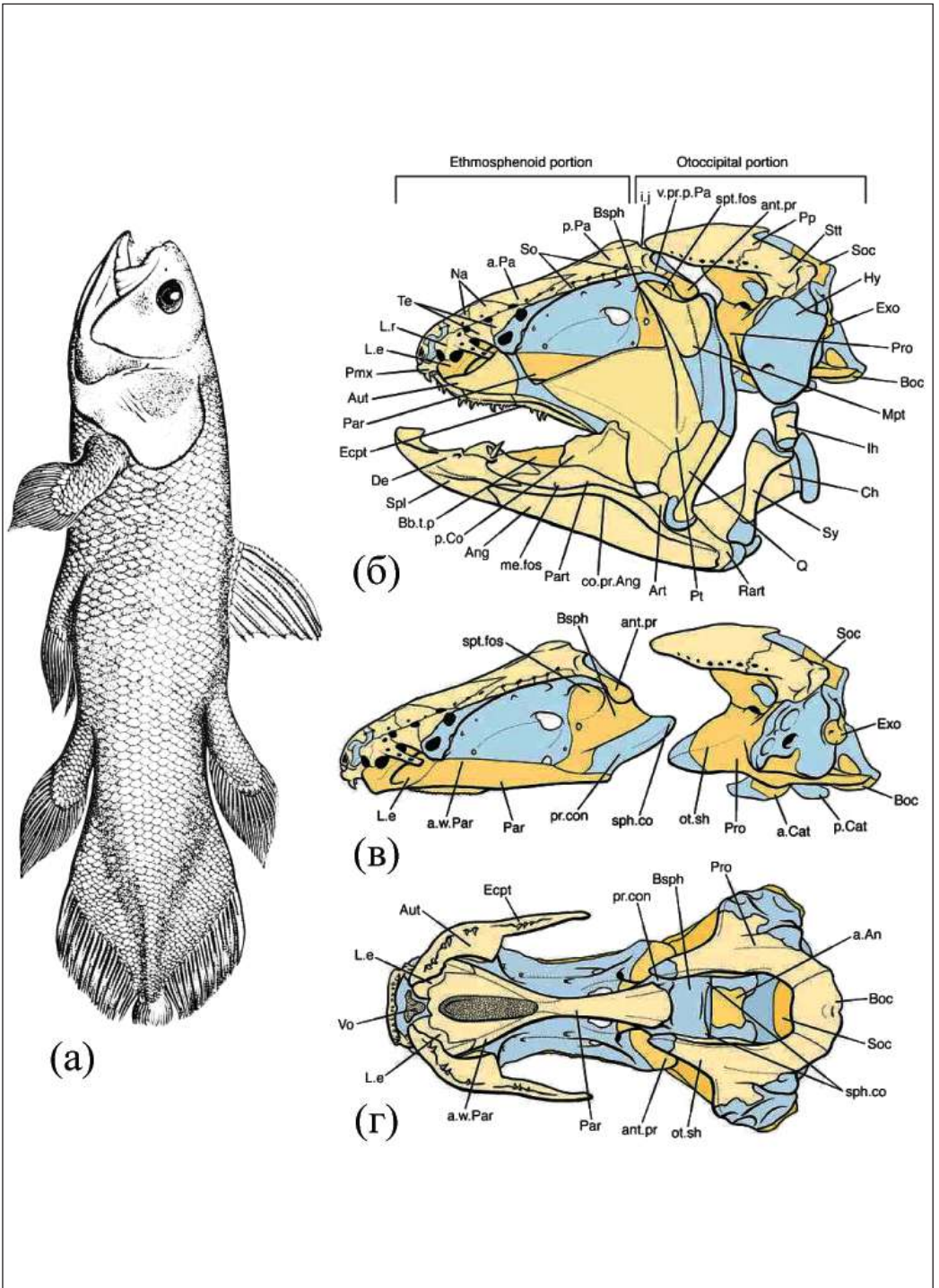
Нижняя челюсть образована угловой костью angulare, сочленованной косточкой articulare и покровной зубной пластинчатой костью (dentospleniale), несущей зубы.

В жаберной крышке имеются preoperculum, operculum, suboperculum, а interoperculum отсутствует. Снизу между ветвями нижней челюсти лежит большая парная яремная (горловая) пластинка (lateral gulare), представляющая преобразованные и разросшиеся нижние лучи жаберной перепонки (radii branchiostegi).

Череп палеонисков (Actinopterygii: Palaeonisci). Предки актиноптеригий, вымершая группа рыб. Хищники. Глаза и ноздри расположены на переднем конце головы. Имеется прочный панцирь из дермальных костей и мощная жевательная мускулатура. Для поимки пищи использовали скорость тела (отрицательное давление в ротовой полости не создаётся). Хвост гетероцеркальный (рис. 47а).

Отличия от костистых (Teleostei) рыб (рис. 47б, в):

- (1) Палатоквадрато-максиллярный комплекс. (У костистых свободное maxillare).
- (2) Преоперкулум — часть щёчной области. (У костистых — часть жаберной крышки).

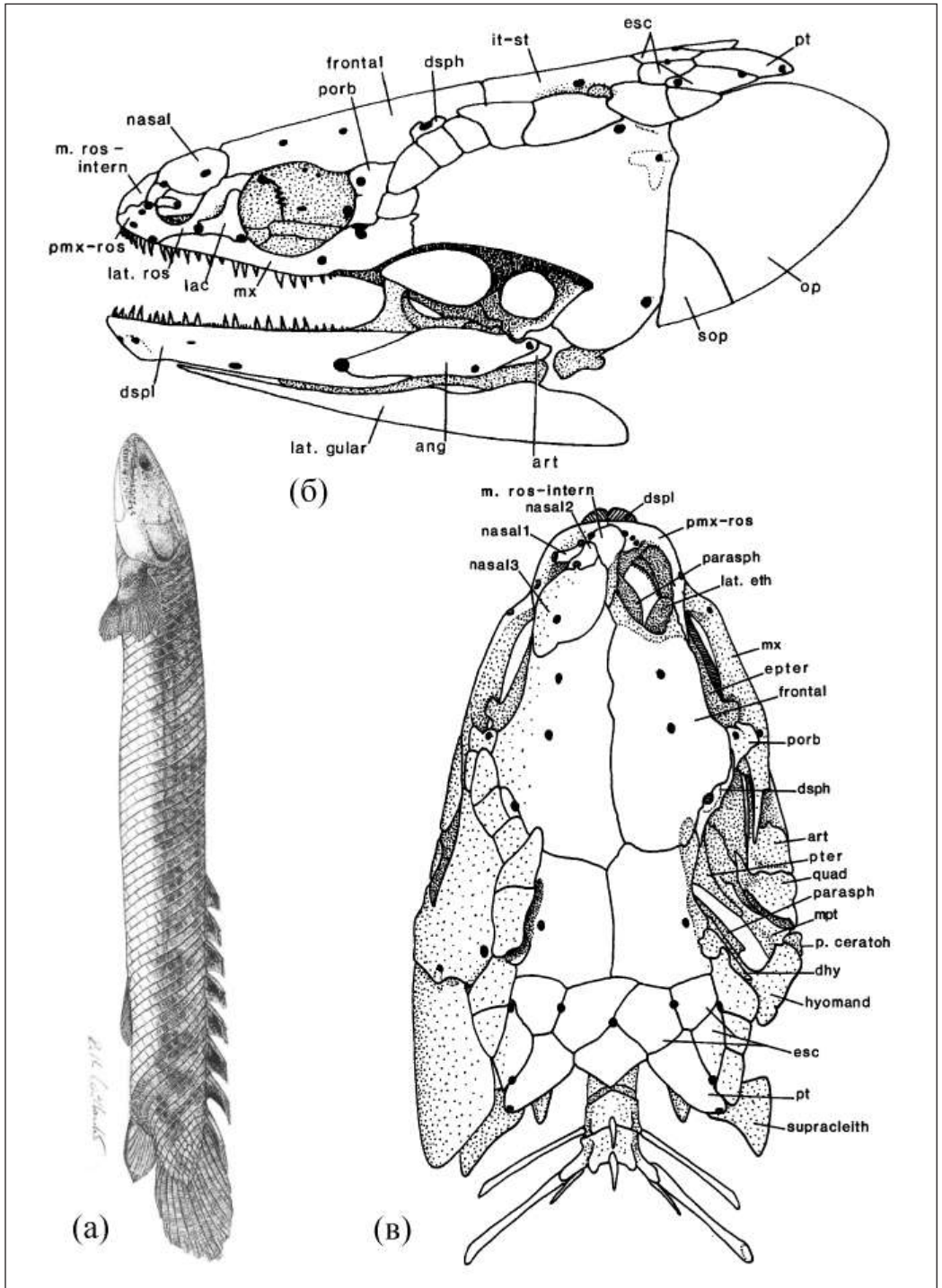


- (3) Нет interoperculum. (У костистых через эту кость связь suboperculum с мандибулой. Следствие — относительная самостоятельность процессов питания и дыхания).
- (4) Radii branchiostegii связаны с челюстной дугой. (У костистых прикреплены к гиоидной дуге, формируя вентральный клапан жаберной крышки).
- (5) На одном птеригофоре — несколько лучей. (У высших костистых — 1 птеригофор — 1 луч).
- (6) Нет мягкого клапана жаберной крышки — она прижимается к костям плечевого пояса. (У костистых есть такой клапан).
- (7) Глаза сдвинуты к роструму. В эволюции — продвижение заднего конца рта вперёд.

Череп хрящевых ганоидов (Actinopterygii: Chondrostei). Череп состоит из мощно развитой хрящевой коробки, подобно пластиножаберным, именуемой хондрокраниумом, который покрыт сверху многочисленными покровными костями кожного происхождения, составляющими дермокраниум (рис. 48).

Хондрокраниум осетровых, также как и хрящевая коробка акул, делится на отделы: ростральный, обонятельный, глазничный, слуховой и затылочный. Ростральный отдел представлен вытянутым вперёд хрящом, в его основании с боков располагаются обонятельные ямки с отверстием для обонятельного нерва (I). В передней части стенки глазниц имеются крупные отверстия 2-й пары нервов (II), а позади него более мелкие отверстия для нервов III, IV, VI, а также сравнительно крупное отверстие для ветвей нервов V и VII. В боковой стенке слуховой и затылочной области расположены отверстия для нервов IX и X. Черепная полость велика, но только малая её часть занята мозгом. По этому признаку череп осетровых близок к платибазальному типу, однако некоторые его

Рис. 45. Кистепёрые (Sarcopterygii: Actinistia): латимерия *Latimeria chalumnae*. а — общий вид (по Lauder, Liem, 1983); б — скелет черепа сбоку; в — неврокраниум с изолированными атмосферноидным и слуховым + затылочным отделами; г — неврокраниум, вид снизу. Хрящ окрашен в голубой цвет. Обозначения: а.An — anterior anazygal; а.Cat — anterior catazygal; Ang — angular; ant.pr — antotic process; а.Pa — anterior pair of parietals; Aut — autopalatine; Art — articular; а.w.Par — ascending wing of the parasphenoid (восходящее крыло парасфеноида); Bb.t.p — basibranchial tooth plate (базибранхиальная зубная пластинка); Boc — basioccipital; Bsph — basisphenoid; Ch — ceratohyal; co.pr.Ang — coronoid process of the angular (короноидный отросток angulare); De — dentary; Ecpt — ectopterygoid; Exo — exoccipital; Hy — hyomandibular; Ih — interhyal; i.j — intracranial joint; L.e — lateral ethmoid; L.r — lateral rostral; me.fos — Meckelian fossa; Mpt — metapterygoid; Na — nasals; ot.sh — otic shelf; Par — parasphenoid; Part — prearticular; p.Cat — posterior catazygal; p.Co — principal coronoid; Pmx — praemaxillary; Pp — postparietal; p.Pa — posterior pair of the parietals; Pt — pterygoid; pr.con — processus connectens; Pro — prootic; Q — quadrate; Rart — retroarticular; So — supraorbital series; Soc — supraoccipital; sph.co — sphenoid condyle; Spl — splenial; spt.fos — suprapterygoid fossa; Stt — supratemporal; Sy — symplectic; Te — tectals; Vo — vomer; v.pr.p.Pa — ventral descending process of the posterior pair of parietals (вентральный нисходящий отросток задней пары parietale) (по Dutel et al., 2013).



считают за тропибазальный, т.к. он имеет узкое основание. С затылочной областью более или менее плотно срастаются элементы 6–7 позвонков.

Дермокраниум осетровых представлен большим числом кожных костей, образующих сплошной панцирь, довольно свободно налегающий на хондрокраниум. При слабом разваривании черепа дермокраниум легко отделяется от хондрокраниума. По своему развитию и строению и по характерной скульптуре кожные кости черепа представляют такие же элементы, как и расположенные рядами вдоль спины и по бокам тела крупные «жучки». Многие из этих костей по своему расположению вполне сравнимы с наиболее постоянными покровными костями костистых рыб.

На рис. 48б–г изображены элементы черепа тупорылового осётра *Acipenser brevirostrum*, но ниже описан скелет стерляди *A. ruthenus*. Состав и характер расположения костей в дермокраниуме в основном свойственны всем Chondrostei.

В затылочной области дермокраниум начинается с передней увеличенной жучки спинного ряда, которую многие авторы рассматривают в составе черепа и называют затылочной (nuchale). А.Н. Северцов рассматривает её как заднезатылочную (postoccipitale). Медиально лежит небольшая косточка — верхнезатылочная (supraoccipitale). С боков от верхнезатылочной лежат парные надвисочные кости (supratemporale). Впереди располагаются большие парные теменные кости (parietale), соединяющиеся далее с крупными и также парными лобными костями (frontale). По бокам теменных костей на всём их протяжении лежат чешуйчатые кости (squamosum). Снаружи от лобной кости над глазницей и впереди чешуйчатой кости лежит заднелобная кость (postfrontale). Между передними концами лобных костей на уровне ноздрей располагаются медиальные решётчатые кости (medialis, dermomeseethmoideum). Выше ноздрей в виде нескольких костных пластинок лежат носовые окостенения (nasale). Ротрум покрыт многочисленными косточками, среди которых различают средние надростральные окостенения (suprarostrale mediale) и боковые (suprarostrale laterale). Глазница ограничена сзади заглазничным окостенением (postorbitale), снизу — подглазничным окостенением (suborbitale) и спереди — предглазничным окостенением (preorbitale). Дно хрящевой черепной коробки подотслано широкой пластинчатой покровной костью — парасфеноидом (parasphenoideum). Впереди парасфеноида располагается покровное среднеростральное окостенение (basirostrale mediale), имеющее снизу несколько медиальных выростов. Не-

Рис. 46. Многопёровые (Actinopterygii: Cladistia): *Polypterus*. а — общий вид *P. retropinnis*. *Polypterus* sp.: б — скелет черепа сбоку; в — скелет черепа сверху. Обозначения: ang — angular; art — articular; dhy — dermohyal; dsph — dermosphenotic; dsp1 — dentosplenic; epter — ectopterygoid; esc — extrascapular organ or bone; hyomand — hyomandibula; itst — intertemporosupratemporal; lac — lacrimal; lat. eth — lateral ethmoid; lat. gular — lateral gular; lat. ros — lateral rostral; m. ros-intern — medial rostral-internasal; mpt — metapterygoid; mx — maxilla; op — opercle; p. ceratoh — posterior ceratohyal; parasph — parasphenoid; pmx-ros — premaxilla plus rostral; porb — postorbital; pt — posttemporal; pter — pterygoid; quad — quadrate; sop — subopercle; supracleith — supracleithrum (по Jollie, 1984).

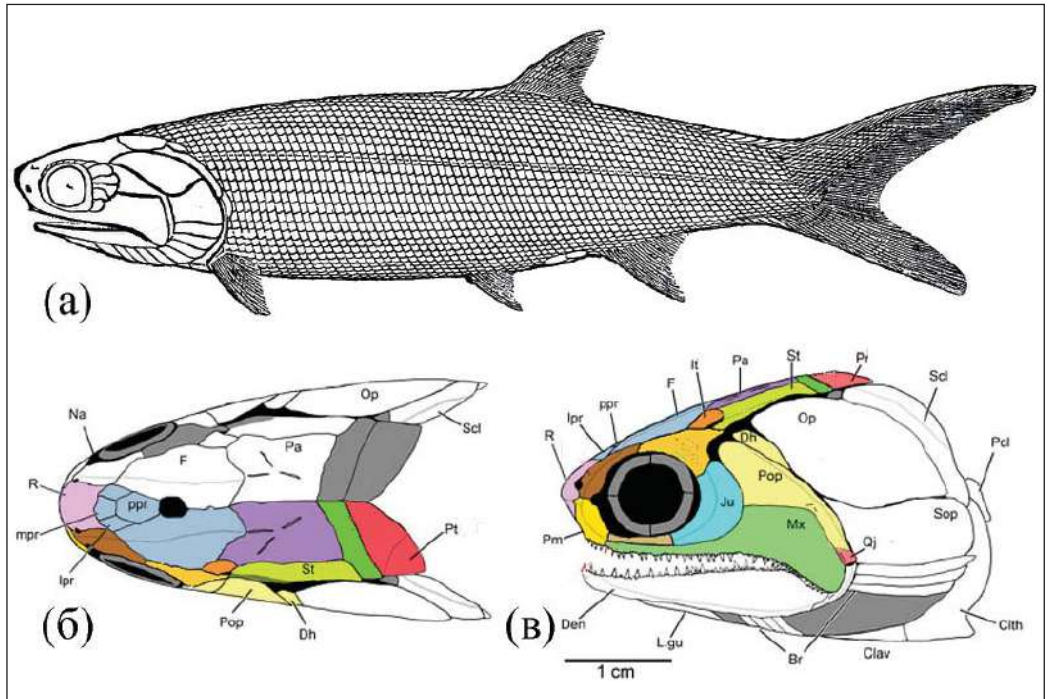


Рис. 47. Базальные вымершие Actinopterygii (Palaeonisci): а – представитель Palaeonisci; б–в –скелет черепа *Gogosardina* (по Choo et al., 2009).

которые авторы это образование неправильно именуют сошником (vomer). Настоящий сошник у осетровых отсутствует.

Висцеральный скелет осетровых имеет особое строение. Челюстная и подъязычная дуги образуют челюстно-подъязычный аппарат в виде вытягиваемой вперёд воронки, что является важным приспособлением для рыб, питающихся донными организмами.

Верхняя челюсть представлена первичными и вторичными элементами. Первичная верхняя челюсть образована сложным крыловидно-квадратным хрящом (cartilago palato-pterygo-quadratum). На вентральной стороне каждая половина челюсти подостлана покровной крыловидной костью (pterygoideum). Между передними и задними крыльями её у старых особей встречается небольшое покровное кожно-нёбное окостенение (dermopalatinum). Имеется дополнительный хрящ верхней челюсти – нёбно-крыловидная пластинка (cartilago palato-pterygoideum), образующая задний выступ верхней челюсти. Передний край хрящевой верхней челюсти одет покровной комплексной вторичной челюстно-предчелюстной костью (maxillo-praemaxillare), которая своей задней частью примыкает к окостеневшей квадратно-скуловой ко-

сти (*quadrato-jugulare*). Нижняя челюсть образована первичным хрящевым элементом (*cartilago Meckeli*) и вторичным покровным элементом — зубной костью (*dentale*). Последняя одевает снаружи большую часть Меккелева хряща. У старых осетров на внутренней стороне Меккелева хряща встречаются дополнительные покровные кости — пластинчатая (*spleniale*) и угловая (*angulare*). Ни верхние, ни нижние челюсти зубов не несут.

Подъязычная (гиоидная) дуга выполняет функцию подвеска челюстного аппарата к осевому черепу (гиостилия), а также поддерживает жаберную крышку. Верхний отдел подъязычной дуги, соответствующий гиомандибулярному хрящу акулых рыб, состоит из двух подвижно сочленённых элементов: мощно развитой подвесочной кости — *hyomandibulare* и соединительной кости — *symplecticum*. *Hyomandibulare* подвешивает выдвигной челюстной аппарат к черепу в слуховой области. Этот элемент имеет лопатообразную форму, значительная часть его окостеневает. *Symplecticum*, второй элемент подвески, направлен по отношению к *hyomandibulare* вперёд и вниз и сочленяется с задним концом верхней челюсти. Наличие мощно развитого *hyomandibulare* вместе с *symplecticum* способствует крайне выраженной гиостилии. В связи с развитием мощной мускулатуры в области *hyomandibulare*, связывающей его с осевым черепом и состоящей из мощных протракторов и ретракторов, обеспечивается резкое выдвигание челюстей и быстрое обратное их втягивание. Эти движения имеют важное значение для захвата пищи.

Вентральный отдел подъязычной дуги (*hyoideum*) соединяет челюстной аппарат с жаберным скелетом. Он состоит из трёх хрящей: *interhyale*, *ceratohyale* и *hypohyale*. Последний элемент сочленяется с *basihyale* жаберного аппарата.

Скелет жаберного аппарата состоит из пяти жаберных дуг. Своими дорсальными элементами они прикрепляются к основанию осевого черепа, а вентральными концами — к непарным хрящам (*basibranchialia*), соединяющим жаберные дуги на вентральной стороне. Первые три жаберные дуги расчленены на четыре скелетных членика: *pharingobranchiale*, *epibranchiale*, *ceratobranchiale* и *hypobranchiale*. На четвёртой жаберной дуге *pharingobranchiale* отсутствует, а пятая жаберная дуга образована только *ceratobranchiale*. Скелет жаберных дуг хрящевой, но основные дорсальные и вентральные членики частично окостеневают.

В жаберной крышке кожные окостенения представлены *preoperculum* в виде нескольких косточек, вытянутых в дорсовентральном направлении, *operculum* и наибольшей костью, покрывающей значительную часть щёчной области — *suboperculum*; *interoperculum* отсутствует.

Таким образом, в черепе осетровых, в отличие от более древних групп рыб, имеется значительное количество хряща. По мнению шведского палеонтолога Э. Стеншио (E. Stensiö), осетровые — в значительной степени дегенерировавшие потомки *Chondrostei* с вторично охрящевлённым скелетом. Ископаемые формы обладали скелетом, подобным прочим *Actinopterygii* и кажущаяся примитивность осетровых может быть вторичной. В соответствии с представлениями Северцова, *Chondrostei* не дегенерировавшие, а весьма примитивные по-

томки пластиножаберных рыб. Эта точка зрения в настоящее время не поддерживается (Hilton et al., 2011).

Череп костных ганоидов (Actinopterygii: Neopterygii: Holostei). Чрезвычайно широкое распространение Neopterygii связано:

с модификацией скелета черепа и захватом пищевых объектов путём всасывания;

с редукцией костных покровов тела;

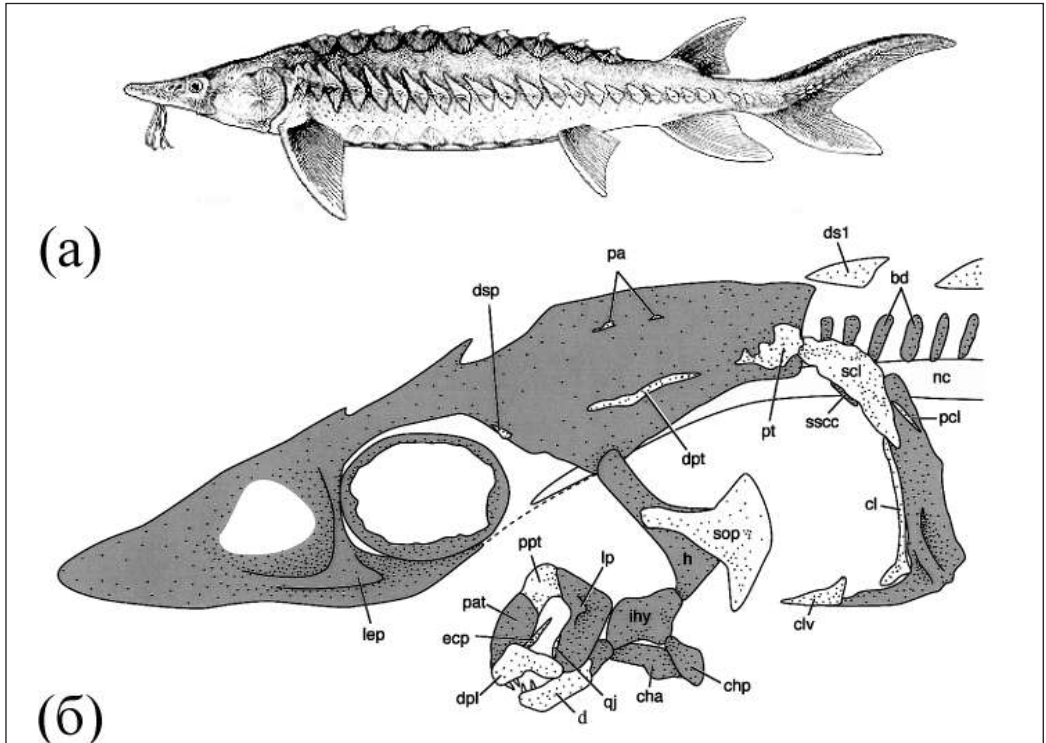


Рис. 48. Хрящевые ганоиды (Chondrostei), тупорылый осётр *Acipenser brevirostrum*: а – общий вид рыбы; б – ганоидная и челюстная дуги сбоку; в – вид сбоку с жаберной крышкой; г – вид сверху. Обозначения: arp – ascending ramus of the parasphenoid (восходящая ветвь парасфеноида); bd – basiodorsal; br – branchiostegal; brb – border rostral bones; cha – anterior ceratohyal; chp – posterior ceratohyal; cl – cleithrum; clv – clavicle; d – dentary; dpl – dermopalatine; dpt – dermopterotic; drb – dorsal rostral bones; ds1 – first dorsal scute; dsp – dermosphenotic; ectp – ectopterygoid; excl – lateral extrascapular; excm – median extrascapular; fr – frontal; h – hyomandibula; ihy – interhyal; j – jugal; lep – lateral ethmoid process of the neurocranium; map – median anterior process of the parasphenoid; n – nasal; na – neural arch; nc – notochordal sheath; opo – opisthotic; ors – orbitosphenoid; pa – parietal; pas – parasphenoid; pat – pars autopalatina; pcl – postcleithrum; pfs – pectoral fin spine; po – postorbital; ppt – palatopterygoid; pt – posttemporal; qj – quadratojugal; rcb – rostral canal bones; scl – supracleithrum; so – supraorbital; ssc – suprascapulocoracoid cartilage (по Hilton et al., 2011).

с дубликацией генома у базальных групп Teleostei, что привело к увеличению генетической изменчивости.

Dipteronotus — базальный вымерший род, по-видимому, предковый для Neopterygii; характеризуется рядом плезиоморфных признаков (рис. 49а). Глаз сдвинут вперёд; maxilla длинная, переходит на щеку, заканчивается позади глаза, плотно прикреплена к соседним костям; плотная и тяжёлая ганоидная чешуя; гетероцеркальный хвостовой плавник.

У предковых форм неоптеригий *m. adductor mandibulae* начинается на palatoquadratum и прикрепляется к нижней челюсти. У неоптеригий этот му-

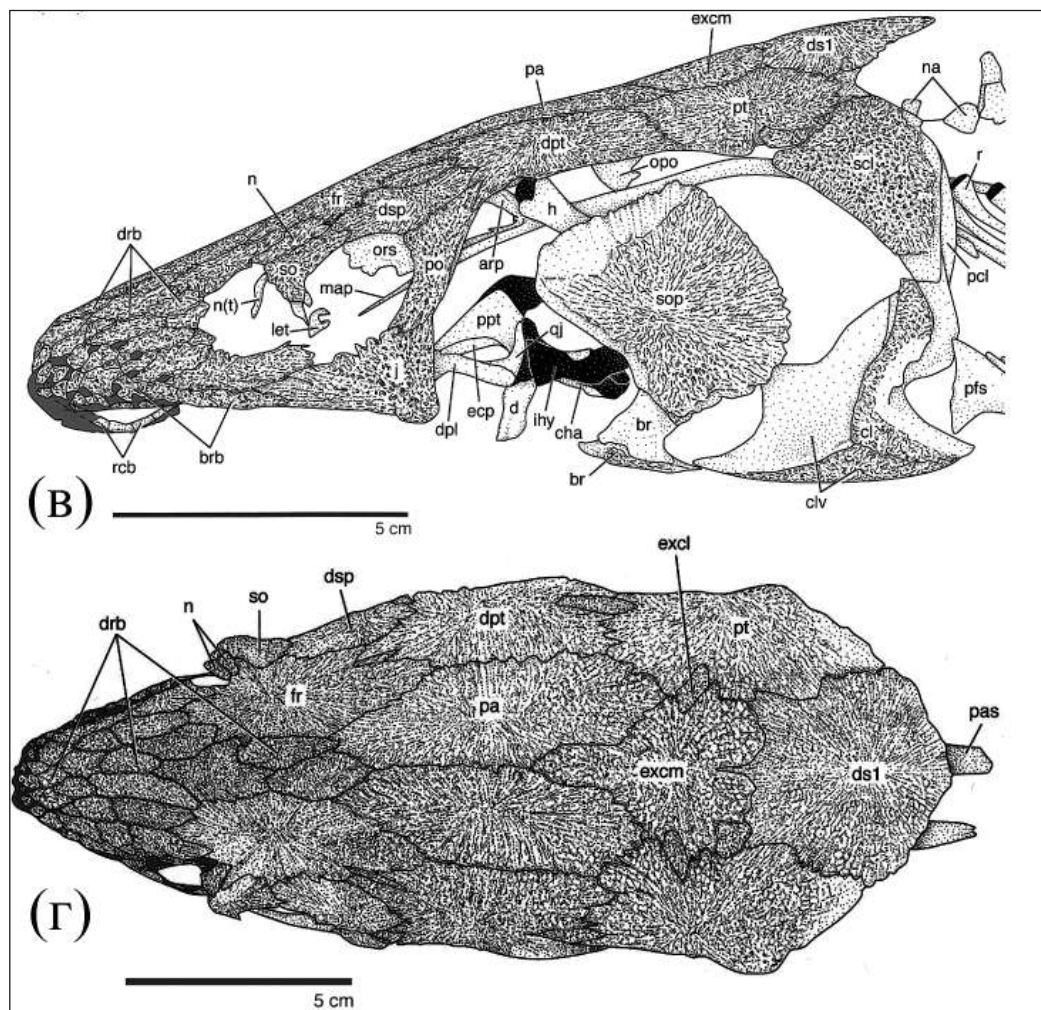


Рис. 48. Хрящевые ганоиды (продолжение).

скул отходит от неврокраниума, что приводит к изменению механизма закрытия рта (рис. 49а, б).

В эволюции Neopterygii наблюдаются следующие изменения.

- (1) Maxillare укорачивается и становится независимым от других окостенений поверхности черепа. Эта кость становится способной к отведению вниз в процессе открывания рта.
- (2) Появляется новый элемент — supramaxillare (sm).
- (3) Появляется interoperculum (iop) для связи между оперкулярной серией и нижней челюстью (рис. 50а).
- (4) В хвостовом отделе хвостовой плавник остаётся гетероцеркальным, но у большинства форм он внешне становится более симметричным (частично за счёт появления epuralia) (рис. 50б).
- (5) Наблюдается тенденция к вытеснению и окостенению хорды.

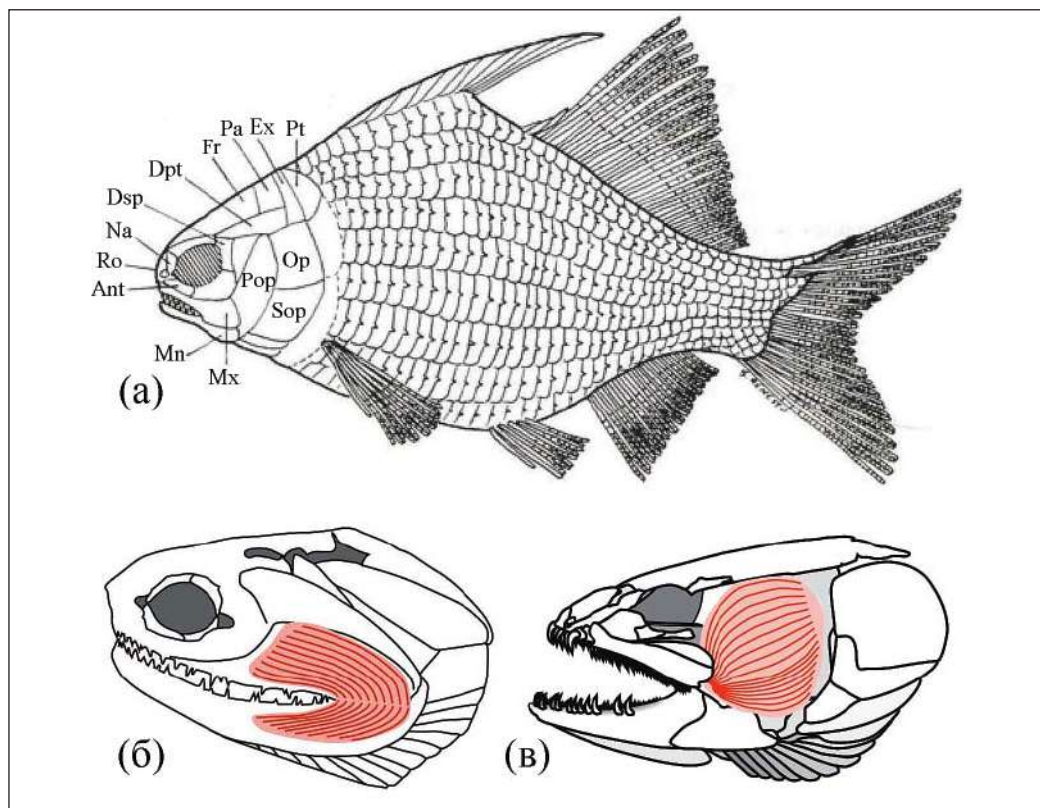


Рис. 49. Предковые вымершие формы Neopterygii: а — *Dipteronotus* (удлинённое maxillare — ганоидная чешуя — гетероцеркальный хвостовой плавник); б — *Cheirolepis*. б, в — расположение жевательной мышцы *m. adductor mandibula* у *Cheirolepis* (б) и *Amia* (в) — ныне живущего представителя костных ганоидов (по Merck, 2023).

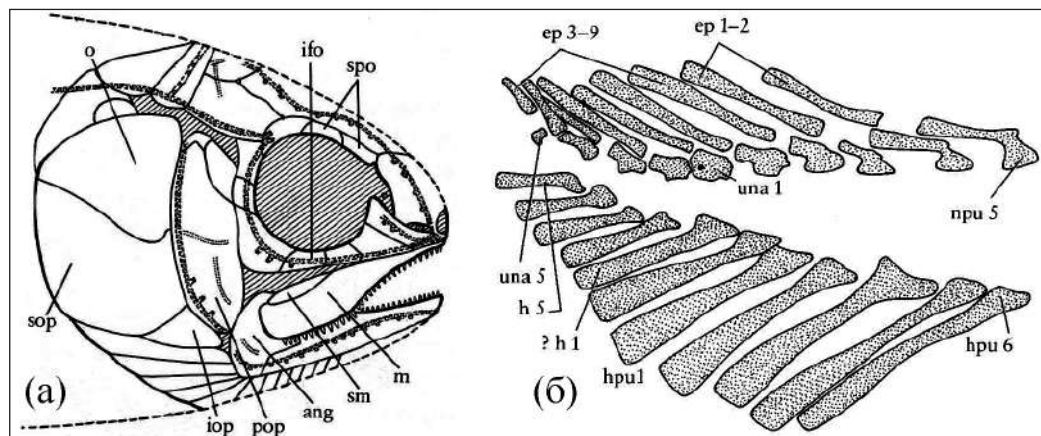


Рис. 50. Базальный вымерший представитель Neopterygii *Parasemionotus*: а — схема скелета черепа; б — схема скелета хвостового плавника (по Merck, 2023).

У низших представителей костных рыб между отдельными окостенениями сохраняются заметные массы хряща, но у высших форм хрящ вытесняется разросшимися костями, сохраняясь главным образом лишь в обонятельной области. Осевой череп Neopterygii имеет в основном узкое основание (тропибазальный тип), стенки глазниц сближены, а у большинства костистых рыб имеется лишь тонкая межглазничная перегородка.

Костные ганоиды характеризуются наличием большого числа костных образований, причём не только дермального происхождения, но и замещающих — хондрального происхождения. По своей структуре череп близок к таковому у костистых рыб. Провести чёткую границу в этом плане между костными ганоидами и костистыми рыбами в настоящее время затруднительно. Ниже рассматривается структура черепа ныне живущих представителей костных ганоидов — ильной рыбы *Amia calva* и панцирной щуки *Lepisosteus* (рис. 51).

В затылочном отделе этих рыб имеется основная затылочная (*basioscapitale*) и боковые (*exoccipitale*) окостенения, последние с отверстиями для IX и X пар нервов. В слуховом отделе развиваются следующие кости: переднеушная (*prooticum*) с отверстиями для V и VII пар нервов, заднеушная (*opisthoticum*) и верхнеушная (*epitoticum*). В глазничном отделе в основании черепа находятся непарная основная клиновидная кость (*basisphenoideum*), а также парная боковая клиновидная кость (*laterosphenoideum*, s. *pterosphenoideum*) и в центре глазницы — глазнично-клиновидная кость (*orbitosphenoideum*) с отверстием для II-й пары нервов. Все эти кости замещающие — хондрального происхождения.

Крыша черепа составлена из большого числа покровных костей подобных черепу осетровых. Парные теменные кости (*parietalia*) лежат над слуховой областью, парные лобные кости (*frontalia*) покрывают глазничную область сверху, парные носовые кости (*nasalia*) покрывают обонятельную область. На боковой

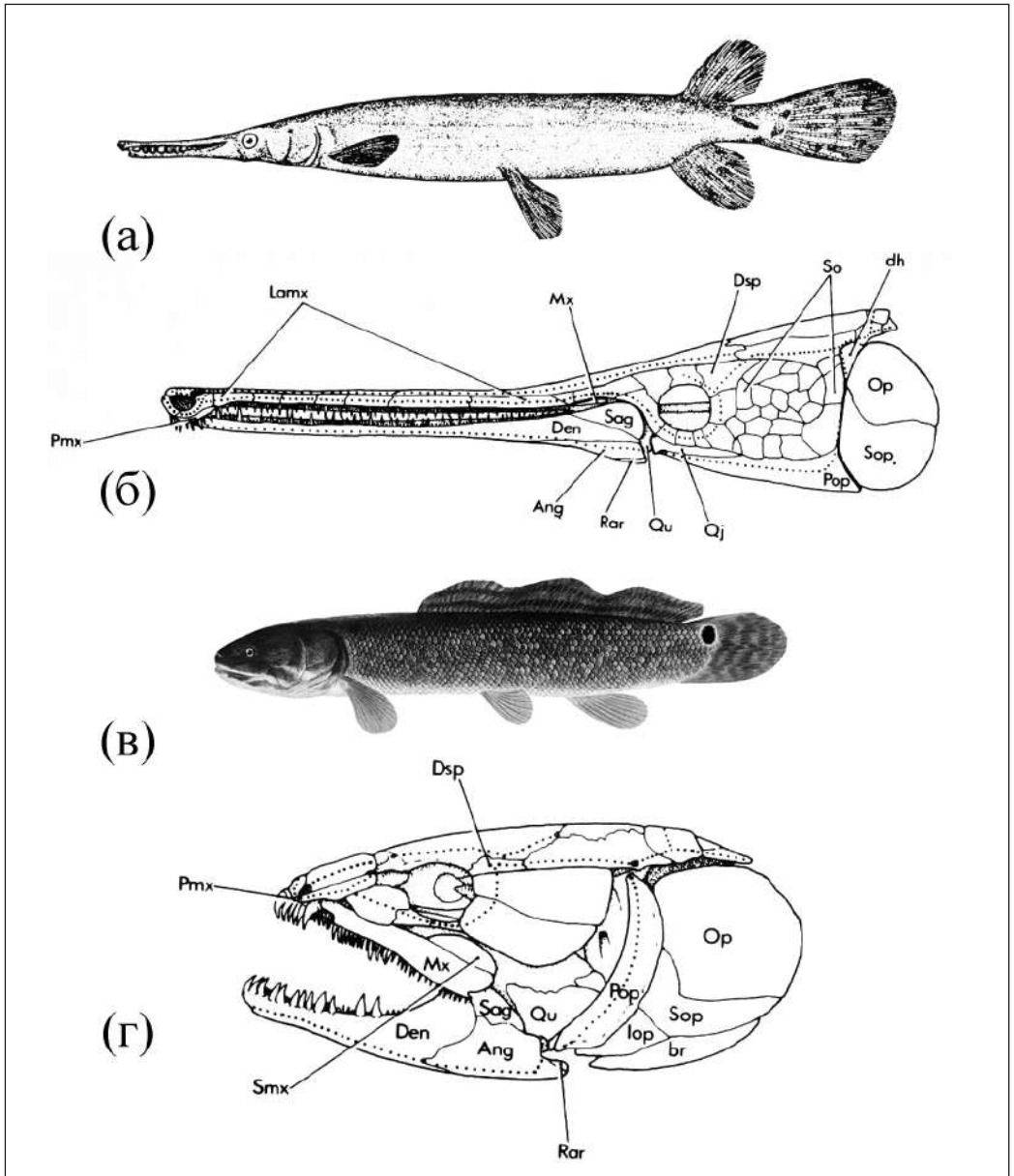


Рис. 51. Внешний вид и скелет черепа современных представителей костных ганоидов: а, б – *Lepisosteus platostomus*; в, г – *Amia calva*. Обозначения: Ang – angular; br – branchiostegal rays; Den – dentary; Dsp – dermosphenotic; Iop – interoperculum; Lamx – infraorbital bones; Mx – maxilla; Op – opercle; Pmx – premaxilla; Pop – preoperculum; Qj – quadratojugal; Qu – quadrate; Rar – retroarticular; Sag – surangular; Smx – supramaxilla; So – suborbitals; Sop – suboperculum (по Lauder, Liem, 1983).

стенке слуховой капсулы по бокам теменных костей лежит надвисочная кость (supratemporale), слитая с чешуйчатой (squamosum). Впереди этой кости и позади верхней части глазниц располагается небольшая косточка — заднелобная (postfrontale, s. dermosphenoticum). Позади теменных костей лежат парные заднетеменные кости (postparietalia), сбоку от них — парные задневисочные (posttemporalia). Сбоку носовой кости имеется косточка (antorbitale) и ниже — слёзная (lacrimale). Впереди верхнего края глазницы лежит боковая обонятельная косточка (ethmoidale laterale), соответствующая переднелобной (prefrontale). Дно черепа подстилается большой непарной костью — parasphenoideum, а впереди него лежит парный сошник (vomer).

Череп костных ганоидов принадлежит к типу амфистильных черепов: у представителей *Amia* и *Lepisosteus* верхний отдел челюстной дуги прикрепляется к черепу не только впереди, в обонятельной области, но и позади — к основанию черепа на границе между глазничной и слуховой областью посредством особого отростка на крыловидных костях. Кроме этого, и гиомандибулярный отдел подъязычной дуги служит подвеском для челюстей.

Висцеральный скелет костных ганоидов весь костный. Челюстная дуга представлена как первичными, так и вторичными элементами. Первичная верхняя челюсть palatoquadratum с её элементами образует свод верхней части ротовой полости. Она образована спереди смешанной нёбной костью (palatinum), а сзади замещающими костями — quadratum и лежащей над ней задней крыловидной (metapterygoideum), а посередине двумя покровными костями — наружной крыловидной (ectopterygoideum) и внутренней крыловидной (entopterygoideum). Функцию собственно верхней челюсти выполняют её вторичные покровные элементы (praemaxillare и maxillare). На них имеются мощные зубы. Maxillare обычно несёт надчелюстную косточку (supramaxillare).

В нижней челюсти на окостеневшем Меккелевом хряще лежат две большие накладные кости: пластинчатая (spleniale) — на внутренней его стороне, и зубная (dentale) — на наружной стороне. Две последние кости срастаются в единую dentospleniale, несущую зубы. Позади них располагаются крупные покровные кости — угловая (angulare) и надугловая (supraangulare). Меккелев хрящ состоит из пяти эндохондральных окостенений, заднее из которых имеет сочленованную ямку для квадратной кости (quadratum) верхней челюсти.

Наиболее типичным строением обладает череп ильной рыбы *Amia calva*. У панцирной щуки *Lepisosteus*, имеющей сильные удлинённые челюсти, а вместе с этим и удлинённый череп, окостенения обладают некоторым своеобразием (рис. 51а, б). Это касается в первую очередь окостенений верхней и нижней челюстей. Сильно вытянута dentospleniale в нижней челюсти, а удлинённая верхняя челюсть образована многочисленными максиллярными элементами. Очень длинные лобные кости (frontalia), а вокруг орбиты развиты многочисленные супраорбитальные окостенения (supraorbitalia). Щёчная область позади глазниц покрыта большим числом щёчных или скуловых пластинок (jugale или suborbitalia).

В жаберной крышке костных ганоидов развиты все основные покровные кости: operculum, лежащее под ней suboperculum и interoperculum, а также располагающаяся впереди них preoperculum. Последняя прикрепляется к hyomandibulare, которое, таким образом, укрепляет всю жаберную крышку. У *Lepisosteus* эта кость частично покрывает дно черепной коробки. В жаберной перепонке лежит ряд небольших костных пластинок, связанных с гиоидом и носящих название лучей жаберной перепонки (radii branchiostegii). Снизу между ветвями нижней челюсти у *Amia* лежит большая непарная нижняя горловая пластинка (jugulare). У многоперых (*Polypterus*), как отмечено выше, она парная, но у *Lepisosteus* горловая пластинка отсутствует, нет также и лучей жаберной перепонки.

При сравнении боковых костей черепа костных ганоидов с костями ископаемых ганоидных рыб ясно видно, что это ряд приблизительно равнозначных покровных костей, развившихся в жаберной области. Верхние элементы этого ряда развились особенно сильно и представляют собой части жаберной крышки (operculum, suboperculum и interoperculum). Preoperculum, по видимому, представляет собой слитые щёчные окостенения. Многочисленные средние элементы жаберной области представляют собой лучи жаберной перепонки, а нижние члены того же ряда лежат между ветвями нижней челюсти в виде яремных (горловых) пластинок, которые у ископаемых ганоидов наблюдаются нередко в большом количестве. Лучи жаберной перепонки как у костных ганоидов, так и у костистых рыб, прикрепляются к гиоиду. У ископаемых древних Actinopterygii (Palaeonisci) они причленялись к нижней челюсти.

Череп костистых рыб (Actinopterygii: Neopterygii: Teleostei). По своему строению череп сходен с таковым у костных ганоидов. Поэтому при описании его будет обращено внимание главным образом на эволюционные тенденции в преобразовании элементов черепа и разнообразие его строения. Основные окостенения черепа костистых рыб приведены в табл. 1, а схемы скелета лосося (Euteleostei: Protacanthopterygii) и судака (Neoteleostei: Percomorpha) — на рис. 52.

В черепе костистых рыб стенки глазниц обычно срастаются между собой, образуя межглазничную перегородку (тропибазальный тип) и орбитосфеноиды превращаются в непарную кость. У большинства же костистых эта кость редуцируется, и вся межглазничная перегородка представлена тонкой перепонкой. Только у представителей Ostariophysii осевой череп имеет широкое основание с раздвинутыми глазницами и является платибазальным. В целом осевой череп костистых окостеневает в большей степени, чем у костных ганоидов, больше и число замещающих костей. Однако эндокраниум низших костистых рыб — сельдевых, лососевых, шуковых и др. характеризуется значительным содержанием хряща².

В затылочной области костистых рыб, кроме основной и боковых затылочных костей (basi- и exoccipitale), имеется ещё верхняя затылочная кость (supraoccipitale), также замещающая, которая в эволюции развивается, по видимому, в результате прирастания к черепу остистого отростка одного из передних позвонков.

² К «типичным» низшим костистым рыбам относятся представители Protacanthopterygii и Ostariophysii, которые противопоставляются более продвинутому Percoidea (Nelson, 2006).

Таблица 1.

Основные окостенения черепа Teleostei

Отдел	Окостенение	Отдел	Окостенение
NEUROCRANIUM			
I. Затылочный	– basioccipitale	IV. Обонятельный	+ nasale
	– exoccipitale		± ectoethmoideum
	– supraoccipitale		± mesoethmoideum
II. Слуховой	– prooticum	Крыша черепа	+ frontale
	– opisthoticum		+ parietale
	– epioticum	Основание черепа	+ vomer
	± sphenoticum		+ parasphenoideum
	± pteroticum		
III. Глазничный	– basisphenoideum		
	– orbitosphenoideum		
	– laterosphenoideum		
	+ orbitalia		
	+ lacrimale		
SPLANCHNOCRANIUM			
Гиоидная дуга	– hyomandibulare	Вторичная верхняя челюсть	+ maxillare
	– symplecticum		+ praemaxillare
	– interhyale		– jugale (лососевые)
	– epihyale	Нижняя челюсть	– articulare (anguloarticulare)
(– ceratohyale		+ dentale
	– hypohyale		+ angulare (retroarticulare)
	– basihyale	Жаберная крышка	+ preoperculum
	± urohyale		+ operculum
	+ radii branchiostegii		+ interoperculum
Первичная верхняя челюсть	– quadratum		+ suboperculum
	– metapterygoideum		
	± palatinum		
	+ entopterygoideum		
	+ ectopterygoideum		

Примечание. (–) основные окостенения; (+) покровные окостенения; (±) смешанные окостенения.

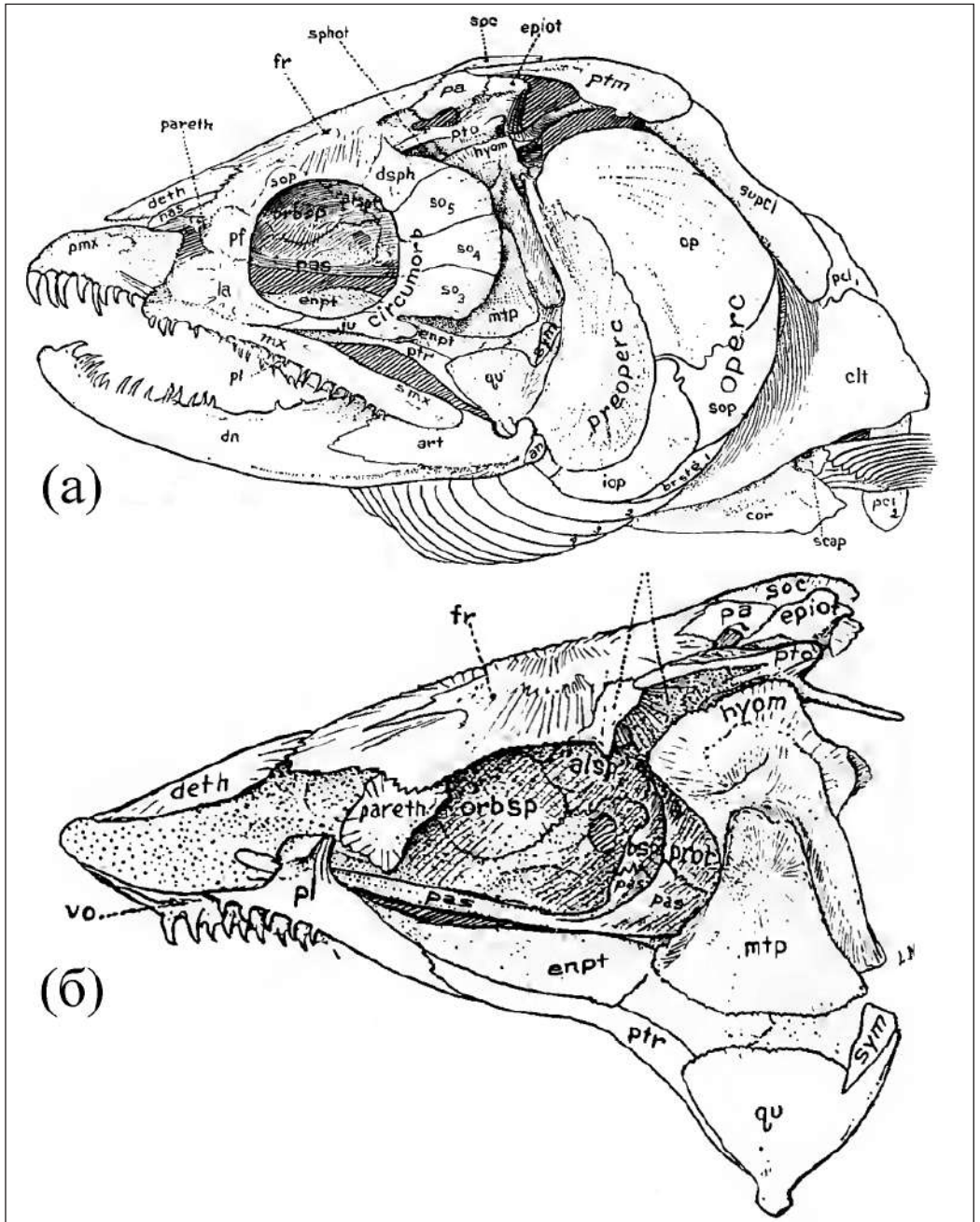


Рис. 52. Скелет черепа костистых рыб.

а, б — радужная форель (микижа) *Oncorhynchus mykiss* (= *Parasalmo mykiss*): вид сбоку (а) и неврокраниум (заштрихованы хрящевые элементы) (б) (по Gregory, 1933).

В слуховой области кроме передне-, верхне- и заднеушной (prooticum, epioticum и opisthoticum) костей имеются ещё две смешанные кости, лежащие сверху — sphenoticum и позади неё — pteroticum. Обе эти кости занимают то же положение, что и покровные postfrontale (dermosphenoticum), squamosum и supratemporale у ганоидных рыб. Таким образом, sphenoticum и pteroticum, по-видимому, — результат врастания трёх покровных костей в хрящ верхней стенки слуховой капсулы. Следовательно, они имеют смешанное происхождение: sphenoticum представляет преобразованную postfrontale (dermosphenoticum), pteroticum — преобразованное squamosum, а supratemporale сохраняется в виде двух самостоятельных элементов — extrascapulare laterale и extrascapulare mediale.

В глазнично-височной области имеется основная клиновидная (basisphenoideum) и боковые клиновидные кости (laterosphenoideum s. pterosphenoideum). Глазнично-клиновидная кость (orbitosphenoideum) имеется только у низших костистых рыб. В глазнице отходят назад под основание черепа обыкновенно парные глубокие каналы, проходящие между основной клиновидной костью и покровным парасфеноидом, куда проникают четыре прямые мышцы глаза. Каналы глазных мышц именуются миодомами.

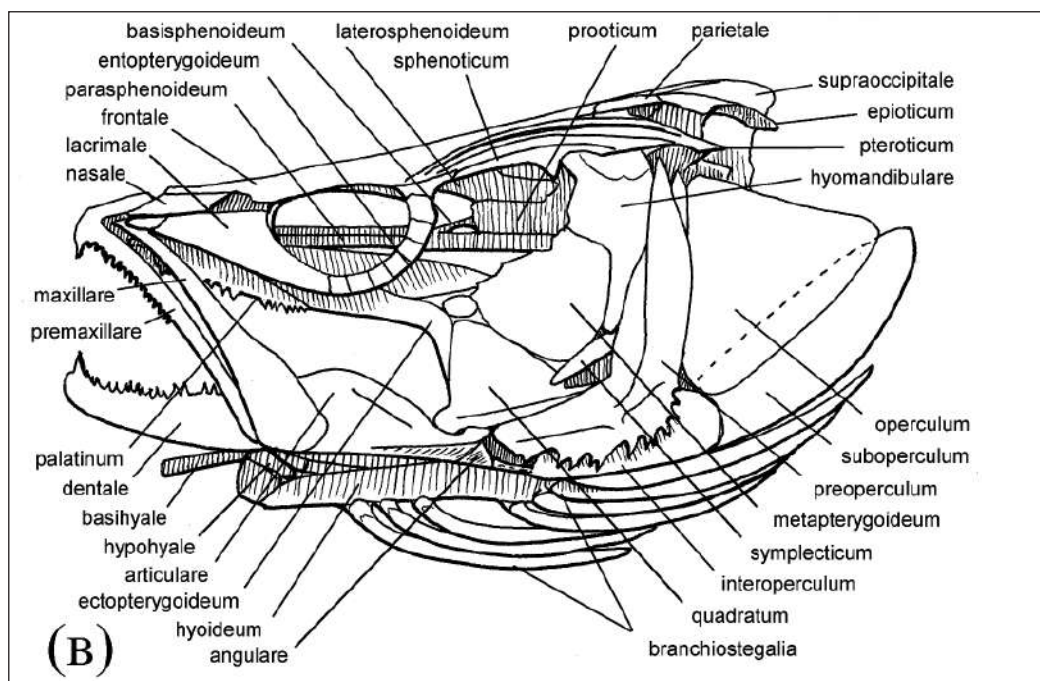


Рис. 52. Скелет черепа костистых рыб.
в — судак *Sander lucioperca* (по Держинскому, 2005).

В обонятельной области имеется непарная средняя обонятельная кость (mesethmoideum) и парная боковая (ectoethmoideum, s. ethmoidale laterale) смешанного происхождения.

Дно черепа подостлано покровными костями парасфеноидом (parasphenoideum) и непарным сошником (vomer). Крыша черепа составляется из покровных парных костей: теменных (parietalia), лобных (frontalia) и носовых (nasalia). Из покровных костей крыши и боков черепа, по сравнению с костными ганоидами, исчезают заднетеменные кости (postparietalia), сохраняясь лишь у некоторых низших костистых рыб (карповых), и щёчные пластинки (jugalia). На боках черепа сохраняется лишь кольцо орбитальных косточек (orbitalia).

Висцеральный аппарат весьма сходен с таковым у костных ганоидов. Череп костистых рыб относится к гиостильному типу, так как нёбно-квадратный отдел челюстной дуги соединяется с черепом с помощью hyomandibulare и symplecticum. Верхними челюстями служат вторичные кости — praemaxillare и maxillare. Нёбно-квадратный хрящ окостеневаает позади, образуя замещающие квадратную (quadratum) и заднюю крыловидную (metapterygoideum) кости, и покрывается в средней своей части покровными крыловидными костями ectopterygoideum и entopterygoideum. Впереди развивается смешанная нёбная кость (palatinum), несущая зубы. Нижняя челюсть образована мощной покровной зубной костью (dentale), продолжающейся сзади в anguloarticulare (s. articulare на рис. 52в), а под ней в небольшую также покровную угловую косточку retroarticulare (s. angulare на рис. 52в). Ни пластинчатой (spleniale), ни надугловой (supraangulare) костей у костистых рыб нет. Задняя часть Меккелева хряща преобразована в сочленованную кость (anguloarticulare), образующую сустав с квадратной костью (quadratum) первичной верхней челюсти.

В гиоидной дуге имеются те же окостенения, что и у костных ганоидов (hyomandibulare, symplecticum, interhyale, epi- и ceratohyale). Нижние элементы гиоидной дуги (hurohyalia) на вентральной стороне соединены непарной удлинённой костью basihyale (s. glossohyale), составляющей опору языка. Кость смешанного происхождения urohyale своим передним концом прикрепляется к заднему концу basihyale, а задним — к нижним концам пояса передних конечностей. От основных верхнего и нижнего элементов гиоидной дуги отходят radii branchiostegii, поддерживающие жаберную перепонку. Нижних яремных пластинок у современных костистых рыб нет (за исключением семейства Elopidae).

В жаберных дугах окостеневают все четыре элемента (pharyngo-, epi-, cerato- и hurobranchiale). У высших рыб иногда отсутствуют костное basibranchiale и hurobranchiale четвёртой дуги. Последняя, пятая жаберная дуга, состоит из одного среднего элемента — ceratobranchiale. Этот элемент не имеет жаберных лепестков или тычинок, а представляет собой нижнюю глоточную челюсть и несёт нижнеглоточные зубы. Верхние глоточные челюсти представлены pharyngobranchiale 2-й, 3-й и 4-й дуг. Они соединяются между собой и несут верхнеглоточные зубы. На basibranchiale также нередко находятся зубные пластинки. Жаберная крышка состоит из типичных покровных костей: preoperculum,

operculum, suboperculum и interoperculum.

Всё изложенное отражает общую схему строения черепа костистых рыб. Однако его морфология крайне разнообразна. В черепе низших костистых рыб эндокраниум содержит большое количество хряща, а у высших костистых хрящ почти полностью отсутствует.

В черепе лосося (рис. 52а, б) хорошо сохраняется хондрокраниум, а именно хрящи остаются в этмоидальной области, в черепном своде, в орбитальной области и между верхней и боковыми затылочными костями. В нижней челюсти значительная часть Меккелева хряща также остаётся хрящевой. Глазницы правой и левой стороны разделены тонкой межглазничной перегородкой, в которой располагается непарная глазнично-клиновидная кость (*orbitosphenoideum*). На верхней части хрящевой обонятельной области лежит покровная косточка — *supraethmoideum*. Нижние и верхние глоточные зубы на жаберных дугах отсутствуют. Хрящевая основа черепа особенно мощно развита в черепе щуки — также представителя низших костистых рыб (*Protacanthopterygii*). Хрящ распространяется на всём протяжении черепной коробки, от обонятельной до затылочной области.

В эволюции костистых рыб наблюдается изменение во взаимном расположении, сочленении и роли *praemaxillare* и *maxillare* (рис. 53, 54). Осуществляются следующие преобразования.

- (1) *Praemaxillare* и *maxillare* прочно соединены, расположены в одну линию и несут зубы: примитивные вымершие предки *Teleostei*.
- (2) Появляется подвижность *praemaxillare* относительно *maxillare* (*Amia*).
- (3) Появление сочленованной поверхности между *praemaxillare* и *maxillare*, первая кость начинает заходить под вторую.

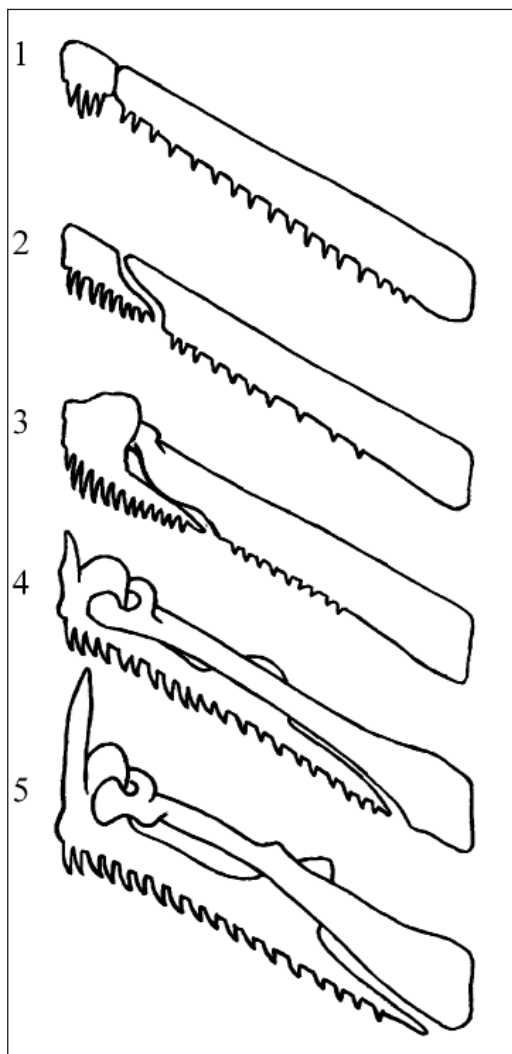


Рис. 53. Взаимоотношение между *praemaxillare* и *maxillare* в эволюции костистых рыб (по Rosen, 1982).

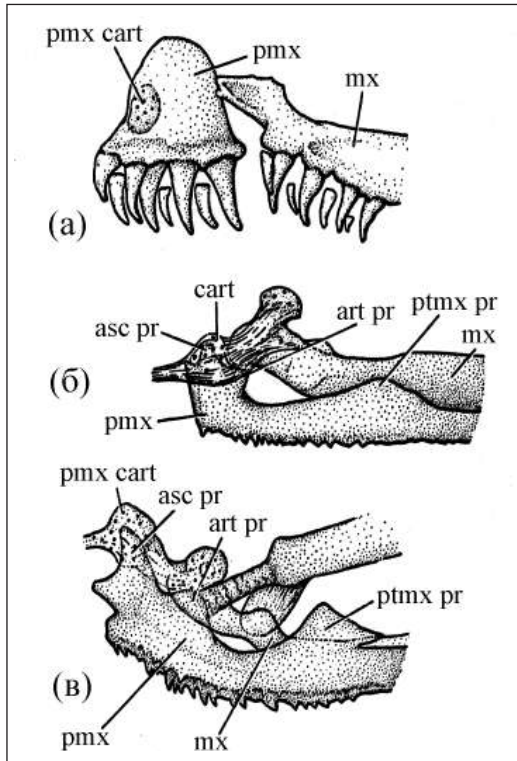


Рис. 54. Сочленение праемахилляре и махилляре костистых рыб: а — радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae); б — *Maurolicus muelleri* (Stomiiformes: Sternoptychidae); в — *Chlorophthalmus agassizi* (Aulopiformes: Chlorophthalmidae).

го скелета, а также нижних и верхних глоточных челюстей значительно варьирует, достигая особенной сложности у Neoteleostei и особенно Percomorpha (рис. 58).

Ниже приведены некоторые особенности скелета черепа, начиная с низших Teleostei.

У некоторых представителей базальных групп костистых рыб (преимущественно в отрядах Osteoglossiformes, Gonorynchiformes, Clupeiformes и Cypriniformes) имеется эпибранхиальный орган. (Его не следует путать с наджаберным органом лабиринтовых рыб, служащим для дыхания атмосферным воздухом.) Этот орган является структурой связанной с пищеварительной системой и служащей для усвоения мелких пищевых частиц, представляя собой цедильный аппарат. Например, взрослые особи толстолоби-

(4) Появление сочленовного отростка на праемахилляре для причленения к черепу, эта кость полностью заходит под махилляре и несёт зубы; зубы на махилляре отсутствуют.

(5) Ещё большая подвижность между праемахилляре и махилляре, а также между праемахилляре и неврокраниумом.

У костистых рыб interoperculum образует связку с retroarticulare нижней челюсти (рис. 55а, б), что обеспечивает дополнительный механизм открывания рта и способствует появлению всасывательного эффекта при питании. Вследствие такого приспособления и модификации праемахилляре–махилляре у некоторых продвинутых групп рыб обеспечивается значительное выдвигание рта при питании (рис. 55в).

Элементы basibranchiale непарные (рис. 56). Начиная с Protacanthopterygii, basihyale (язычная кость) может нести зубы, а basibranchialia могут сливаться друг с другом. У многих продвинутых групп рыб число этих элементов равно трём и они лишены зубов.

Число жаберных дуг — 4 у *Polypterus* (рис. 57а), но составляет 5 у костных ганоидов (рис. 57б) и костистых рыб. Морфология жаберного скелета, а также нижних и верхних глоточных челюстей значительно варьирует, достигая особенной сложности у Neoteleostei и особенно Percomorpha (рис. 58).

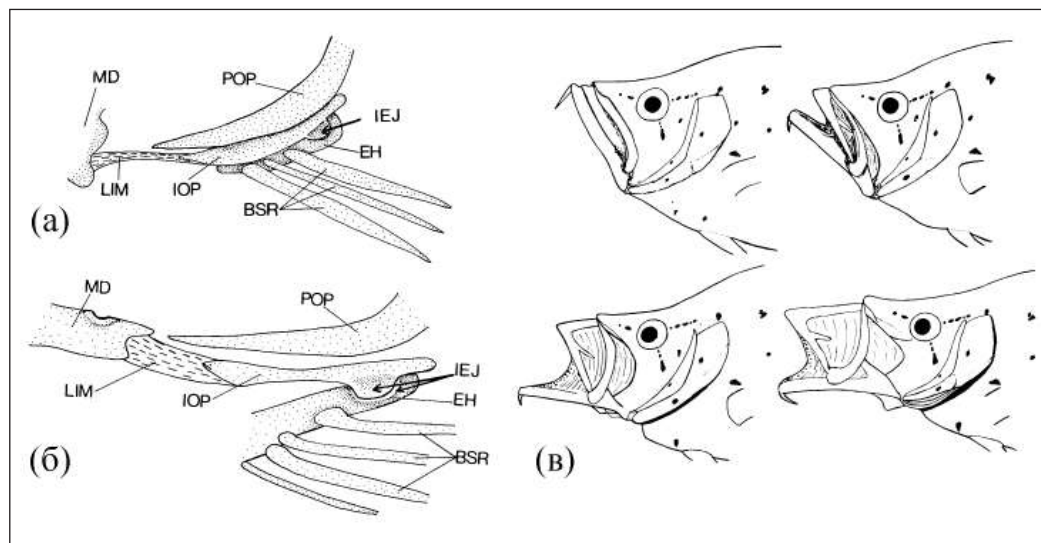


Рис. 55. Сочленение interoperculum с челюстной дугой и выдвижение рта у костистых рыб. а–б — взаимосвязь между епихяле (EH) и interoperculum (IOP) у *Alabes dorsalis* (а) и *Gobiesox papillifer* (Gobiesociformes: Gobiesocidae) (б). Interoperculum отделено от preoperculum, а гиоидная дуга смещена вниз для иллюстрации соединения епихяле-interoperculum (IEJ). Остальные обозначения: BSR — branchiostegal rays; EH — epihyal — with a condyle of the interoperculum and a fossa in the epihyal; IOP — interoperculum; LIM — interoperculomandibular ligament; MD — mandible; POP — preoperculum.

в — выдвижение рта у рыбы-листа *Monocirrhus* (Perciformes, Polycentridae) при поимке добычи. По Lauder, Liem, 1983.

ка *Hypophthalmichthys molitrix* (Xenocyprididae), растительноядной рыбы во взрослом состоянии питающейся фитопланктоном, потребляют преимущественно водоросли размером <10 мкм. Мелкие пищевые частицы засасываются в пищевод проходя через жаберные тычинки расположенные в дорсальной части последней жаберной щели между четвертой и пятой жаберными дугами (рис. 59). Эпибранхиальный орган имеет близкую структуру у всех групп, представляя собой парные выросты (дивертикулы) глотки и видоизменённую дорсальную часть последней жаберной щели между четвертой и пятой жаберными дугами. Дивертикулум глотки поддерживается гипертрофированным епибранхиале 4, а цедильный аппарат образован направленными внутрь жаберной щели жаберными тычинками. Наличие и гомология епибранхиале 5 у многих видов остаются под вопросом. Предполагают, что этот элемент может вторично вступать в связь с четвертой жаберной дугой (рис. 59). Эпибранхиальный орган формируется сходным образом во всех группах и в широкой интерпретации может рассматриваться как гомологичный. Вместе с тем, в каждом из отрядов наиболее примитивные представители, по-видимому, являлись

хищниками и, таким образом, эпибранхиальный орган появился независимо в каждой группе (параллелизм). Наличие этого органа обычно сопровождается потерей зубов, увеличением числа жаберных тычинок, развитием мускульного «желудка» и удлинением кишечника. У Neoteleostei пятая жаберная дуга представлена только *ceratobranchiale*, эпибранхиальный орган отсутствует, а специализация жаберного аппарата связана с дифференциацией верхних глоточных челюстей, снабжённых специальной мускулатурой.

Представители отряда Osteoglossiformes известны с верхней юры на всех континентах кроме Европы. Сюда относится *Arapaima gigas* — наибольшая пресноводная рыба, достигающая длины 450 см. Уникальная особенность костноязычных рыб — наличие озубленного языка и озубленного парасфеноида: языко-парасфеноидный прикус (рис. 60). Дополнительный жевательный комплекс включает зубы на *entopterygoideum*, *ectopterygoideum* и *quadratum*.

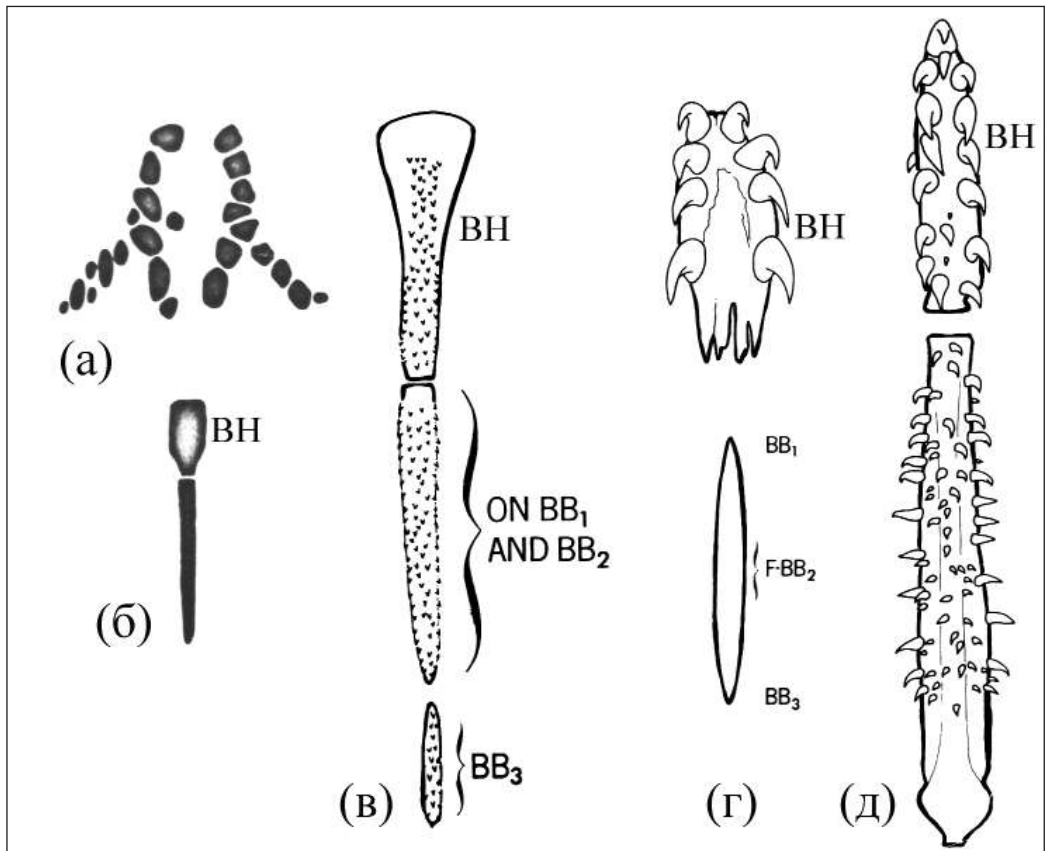


Рис. 56. Морфология и взаимное расположение basihyal (BH) и элементов basibranchiale (BB): а — *Polypterus*; б — *Elops*; в — *Esox*; г — *Salvelinus*; д — *Retropinna* (Osmeriformes: Retropinnidae) (по Lauder, Liem, 1983).

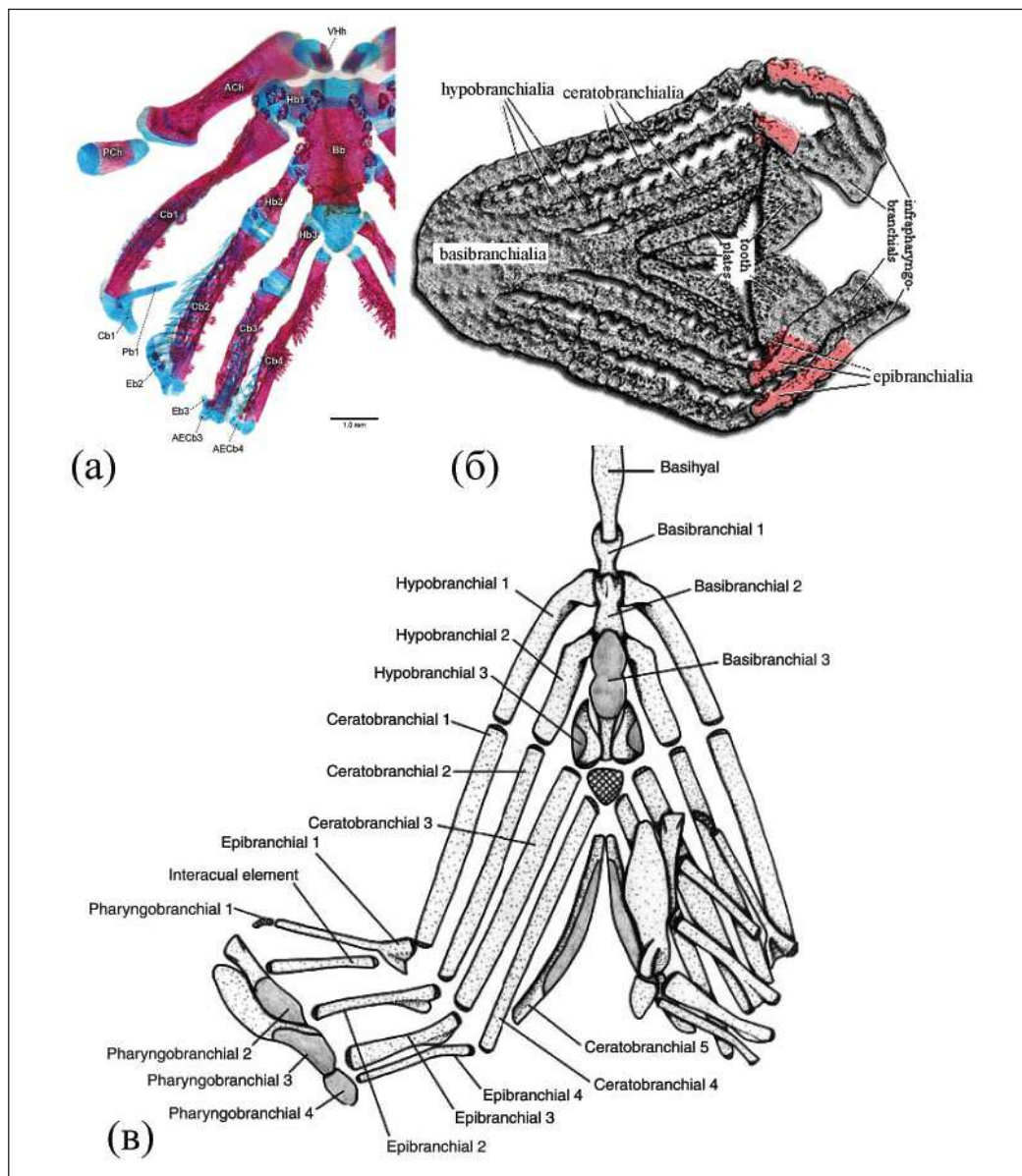


Рис. 57. Жаберные дуги.

а – *Polypterus*. Гиоидная дуга: Ach – anterior ceratohyal; PCh – posterior ceratohyal; Vh – ventral hyohyal. Жаберные дуги: AECb – accessory elements of ceratobranchials; Bb – basibranchial; Cb1–4 – ceratobranchials; Eb1–3 – epibranchials; Hb1–3 – hypobranchials; Pb1 – pharyngobranchial (по Berkovitz, Shellis, 2017).

б – *Amia* (по Grande, Bemis, 1998).

в – *Carapus boraborensis* (Ophidiiformes: Carapidae) (по Huby, Parmentier, 2019).

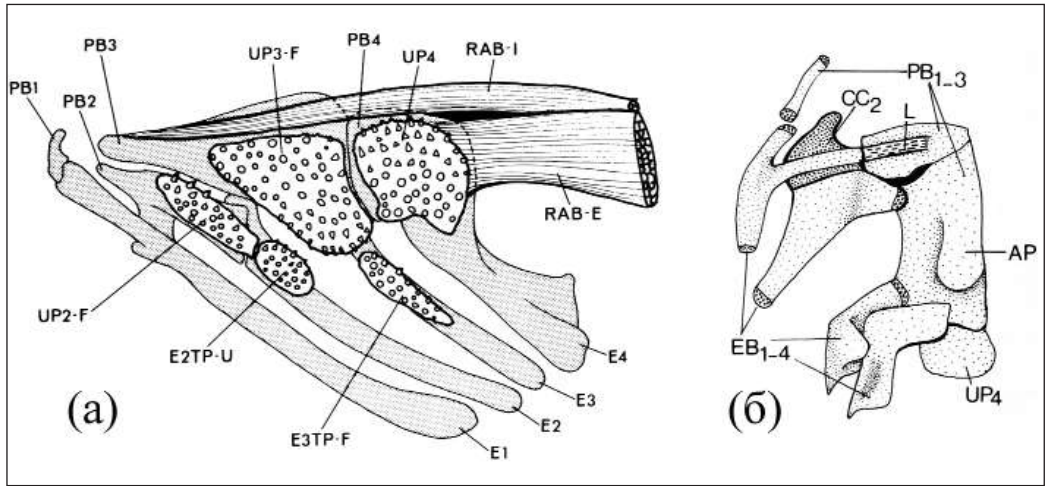


Рис. 58. Элементы жаберных дуг костистых рыб.

а — *Myxostophiiformes*: *Neoscopelidae*: *Neoscopelus*. Дорсальные элементы жаберных дуг и мышца *retractor dorsalis* (RAB). Мышца подразделяется на внутреннюю (RAB-I) и внешнюю (RAB-E) порции, прикрепляющиеся соответственно к pharyngobranchiale 3 (PB3) и верхнеглоточной зубной пластинке 4-й жаберной дуги (UP4). Другие обозначения: E — 4 epibranchials; PB — pharyngobranchials; TP-F — toothplate fused to endoskeleton (зубная пластинка слитая с эндоскелетом); UP — upper pharyngeal toothplate (верхняя глоточная зубная пластинка).

б — *Cichliformes*: *Cichlidae*: *Haplochromis*. Обозначения: AP — articular process of the upper pharyngeal jaw on the third pharyngobranchial (сочленованный отросток верхней глоточной челюсти на pharyngobranchiale 3); CC₂ — cartilaginous cap on the 2nd epibranchial (хрящевой вырост на epibranchiale 2); EB₁₋₄ — epibranchials 1-4; L — ligament; PB₁₋₃ — pharyngobranchials 1-3; UP₄ — upper toothplate of the fourth branchial arch (верхние зубные пластинки на четвертой жаберной дуге).

По Lauder, Liem, 1983.

Череп карпообразных отличается от прочих рыб рядом признаков (рис. 61). Задняя поверхность каждой боковой затылочной кости снабжена обширным отверстием. Таким образом, карпообразные обладают тремя затылочными отверстиями. Через боковые фонтанели проходят затылочные нервы, тогда как у лососевых они следуют через центральное отверстие *foramen occipitale magnum*. Основная затылочная кость карпообразных снизу снабжена мощным глоточным отростком *processus pharyngeus*, который находится напротив нижних глоточных челюстей (*ceratobranchiale* 5). На глоточном отростке помещается твёрдая роговая подушка — жерновок, на котором перетирается поступающая в глотку пища. При этом настоящие зубы на челюстях отсутствуют. Верхних глоточных челюстей и зубов у карповых также нет. Нижнеглоточные зубы располагаются на *ceratobranchiale* 5 в 1-3 ряда; характер их строения и расположения имеет важное систематическое значение; они сменяются ежегодно. *Basisphenoideum* у карпообразных отсутствует.

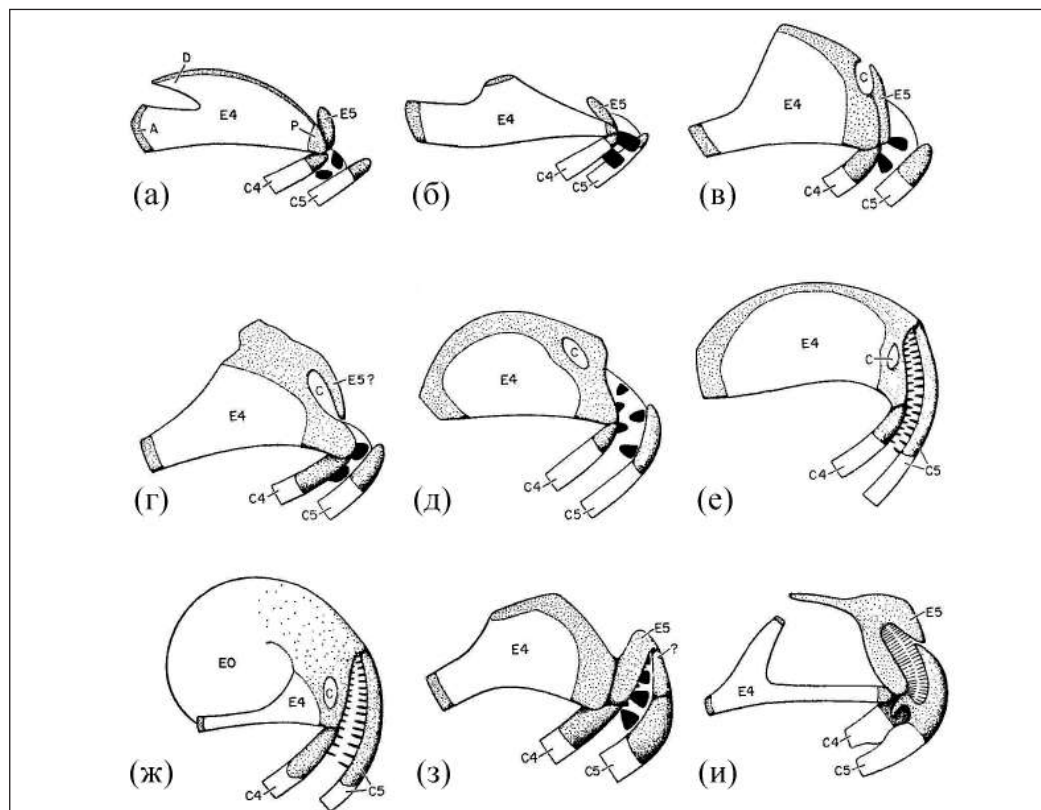


Рис. 59. Структуры задней части жаберного скелета низших Teleostei, связанные с эпибранхиальным органом. Вид сбоку, левая сторона, хрящевые элементы серые, жаберные тычинки чёрные.

а – *Elops hawaiiensis* (Elopiformes: Elopidae).

б – *Hoplias* (Characiformes: Erythrinidae).

в – *Thymallus arcticus* (Salmoniformes: Salmonidae).

г – *Hiodon alosoides* (Hiodontiformes: Hiodontidae).

д – *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossiformes: Osteoglossidae).

е – *Arapaima gigas* (Osteoglossiformes: Arapaimidae).

ж – *Heterotis niloticus* (Osteoglossiformes: Arapaimidae).

з – *Conocara macropterus* (Alepocephaliformes: Alepocephalidae).

и – *Chanos chanos* (Gonorynchiformes: Chanidae). Обозначения: А – anterior articular surface of fourth epibranchial (передняя сочленовная поверхность epibranchiale 4); С – efferent arterial canal (эфферентный передний канал); С4–5 – posterior tips of fourth and fifth ceratobranchials (задние окончания ceratobranchialia 4 и 5); D – dorsal process of fourth epibranchial (дорсальный отросток epibranchiale 4); E4–5 – fourth and fifth epibranchials (epibranchialia 4 и 5); E0 – epibranchial organ (эпибранхиальный орган); F – efferent arterial foramen (эфферентное артериальное отверстие); P – posterior articular surface of fourth epibranchial (задняя сочленовная поверхность epibranchiale 4).

По Bertmar et al., 1969.

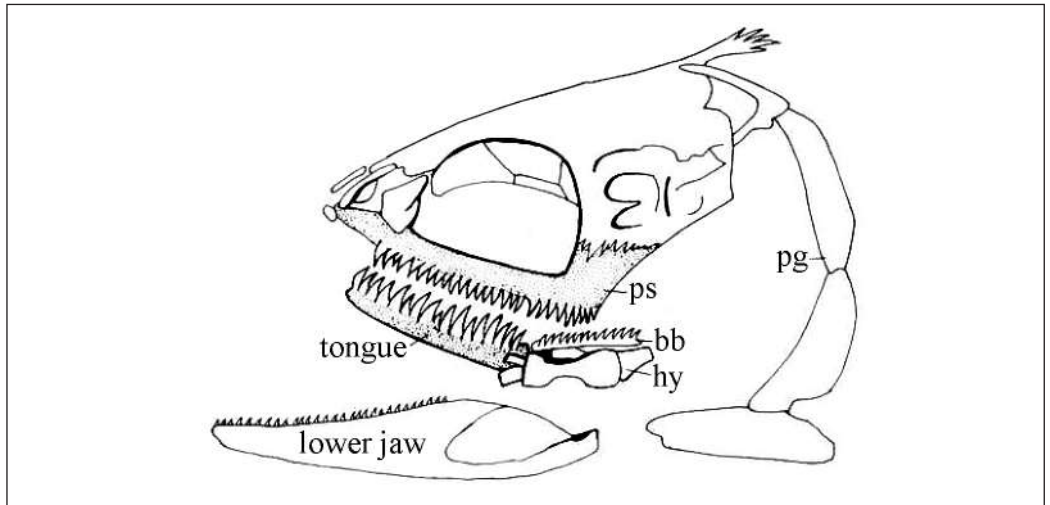


Рис. 60. Osteoglossiformes: схема черепа и языко-парасфеноидный прикус (“tongue-parasphenoid bite”). Язык (basihyale), гиоид (hy), basibranchiale (bb), нижняя челюсть и пояс грудного плавника (pectoral girdle — pg) у *Hiodon*. Многочисленные зубы на языке и парасфеноиде (ps), ограничивающем верхнюю часть ротовой полости. Не показаны несущие зубы palatoquadratum по бокам от языка. Не все Osteoglossiformes имеют зубы на parasphenoideum (по Lauder, Liem, 1983).

В скелете черепа Neoteleostei, и, в частности, Paracanthopterygii, наблюдаются преобразования в элементах как спланхнокраниума, так и неврокраниума (рис. 62, 63). Они заключаются в выпадении части элементов за счёт утраты или слияния и в существенном изменении формы отдельных костей. Значительные модификации наблюдаются и в жаберном аппарате в связи со специализацией способов питания. Они особенно выражены в продвинутых таксономических группах (Percomorpha) (рис. 58б).

Судак *Sander lucioperca* является одним из базальных представителей Perciformes, и в скелете его черепа имеются все основные элементы (рис. 52в). Весь череп окостеневший, хрящ полностью отсутствует. Глазничный отдел неврокраниума образован большими глазничными впадинами, настолько сближенными друг с другом, что между ними проходит только тонкая соединительнотканная перегородка, в которой отсутствует orbitosphenoideum, таким образом, здесь имеются только парные pterosphenoidea и basisphenoideum. В обонятельной области покровная кость supraethmoideum исчезла и из подлежащего хряща образовалась замещающая средняя обонятельная кость (mesethmoideum). На жаберных дугах жаберные тычинки в виде мелких заострённых шипиков.

У лабиринтовых рыб (Anabantiformes) имеется наджаберный орган, представляющий собой модификацию epibranchiale первой жаберной дуги (рис. 64а, б).

Этот орган состоит из нескольких кожных складок с пронизанным кровеносными сосудами дыхательным эпителием, способствующим абсорбции кислорода непосредственно из атмосферного воздуха. Эти рыбы вместе с некоторыми другими таксономическими группами продвинутых рыб (Percomorpha) обладают нижней глоточной челюстью (сросшимися ceratobranchialia 5) и верхними глоточными челюстями (сильно модифицированными pharyngobranchiale 3 + 4), сочленяющимися с выростами неврокраниума. Верхние и нижние глоточные челюсти расположены напротив друг друга и служат для обработ-

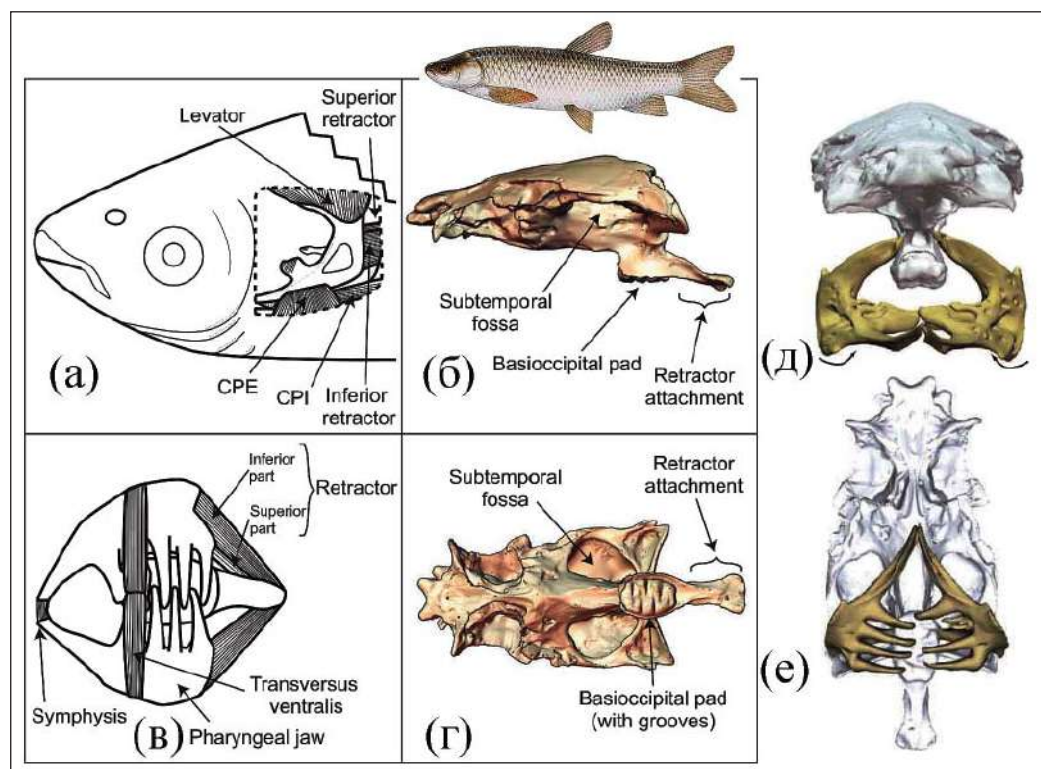


Рис. 61. Глоточные челюсти белого амура *Stenopharyngodon idella*.

а — вид сбоку с удалёнными жаберной крышкой и жабрами для иллюстрации нижней глоточной челюсти и мускулатуры. Обозначения: CPE — m. cleithropharyngeus externus; CPI — m. cleithropharyngeus internus.

б — неврокраниум — basioccipitale и жерновок (basioccipital pad).

в — вид снизу на глоточные челюсти (левая и правая ceratobranchialia 5), над глоточными челюстями виден жерновок.

г — неврокраниум и жерновок, вид снизу.

д — вид спереди.

е — вид снизу.

По Gidmark, 2014.

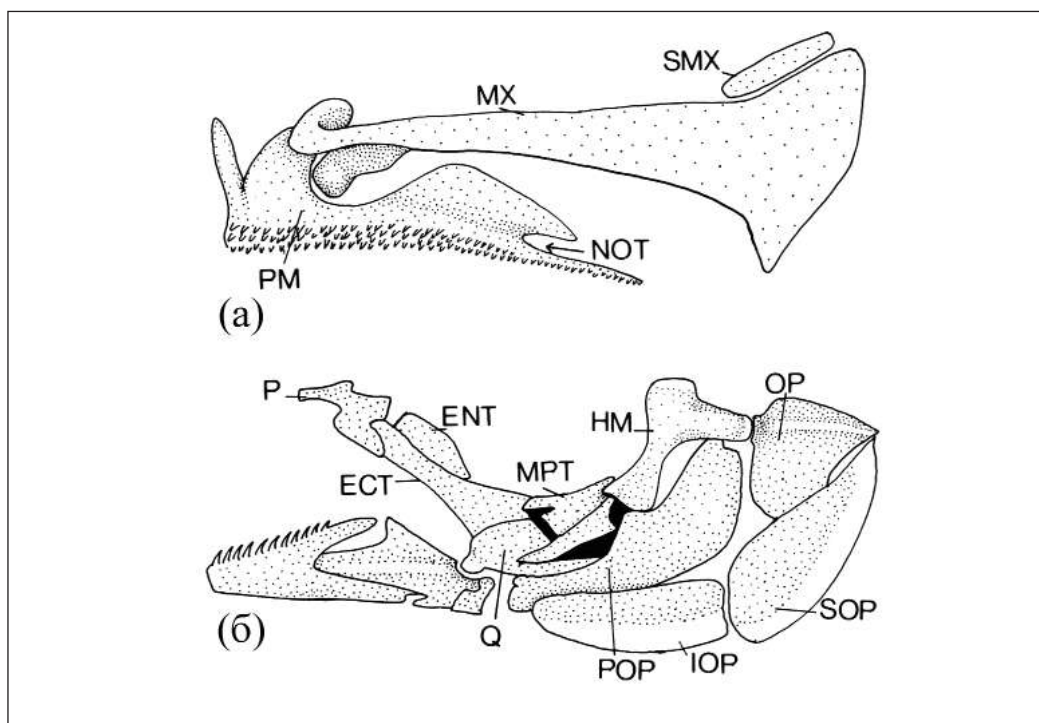


Рис. 62. Скелет челюстей представителей Paracanthopterygii.

а — верхняя челюсть *Ogilbia* (Ophidiiformes: Bythitidae). Имеется выемка (NOT) в задней части праемахилляре (PM).

б — жаберная крышка и челюстной аппарат сайды *Pollachius virens* (Gadiformes: Gadidae). ECT — ectopterygoid; ENT — endopterygoid; HM — hyomandibula; IOP — interoperculum; MPT — metapterygoid; MX — maxilla; OP — operculum; P — palatine; POP — preoperculum; Q — quadrate; SMX — supra-maxilla; SOP — suboperculum.

По Lauder, Liem, 1983.

ки пищи. Эти рыбы относятся к *фарингогнатам*. Такая адаптация фарингогнат рассматривалась ранее как ключевая эволюционная инновация и синапоморфия. Вместе с тем, сравнительно недавние исследования показали, что эта адаптация возникла независимо в разных группах рыб.

У анабаса (*Anabas testudineus*) — типичного представителя лабиринтовых рыб, парные верхние глоточные челюсти представляют собой цилиндрические структуры с рядами мелких зубов на вентральной стороне и углублением на дорсальной стороне для подвижного сочленения с фарингеальным отростком *basioccipitale*. К задней вентральной стороне верхней глоточной челюсти прикрепляется мощный мускул *retractor dorsalis*, связанный с передним отделом позвоночника, к её внешней дорсальной стороне — мускулы-леваторы, начинающиеся на неврокраниуме. Таким образом, верхние глоточные челюсти

способны к ограниченным переднезадним перемещениям. Нижние глоточные челюсти также способны к переднезадним перемещениям под действием мускула *sternohyoideus* и леваторов. Пища захватывается и удерживается с помощью мелких зубов на *praemaxillare* и *dentale* и крупных конических зубов на *prevoomer*. Затем пищевые объекты с твёрдым экзоскелетом (ракообразные) пережёвываются посредством чрезвычайно крупных зубов на поперечном отростке парасфеноида, находящимся напротив крупных пластинок *hyobranchialia* 3 (рис. 64в–е). Последующая тщательная обработка пищи осуществляется с помощью взаимных перемещений нижних и верхних глоточных челюстей; мелкие пережёванные пищевые частицы направляются в узкий пищевод.

Таким образом, одноимённые кости черепа у разных видов отличаются большим разнообразием в их величине, форме и характере расположения. Эта вариабельность связана как с адаптацией к определённой среде, так и с филогенетической историей каждой таксономической группы. Выделение этих компонентов морфологической изменчивости представляет непростую задачу.

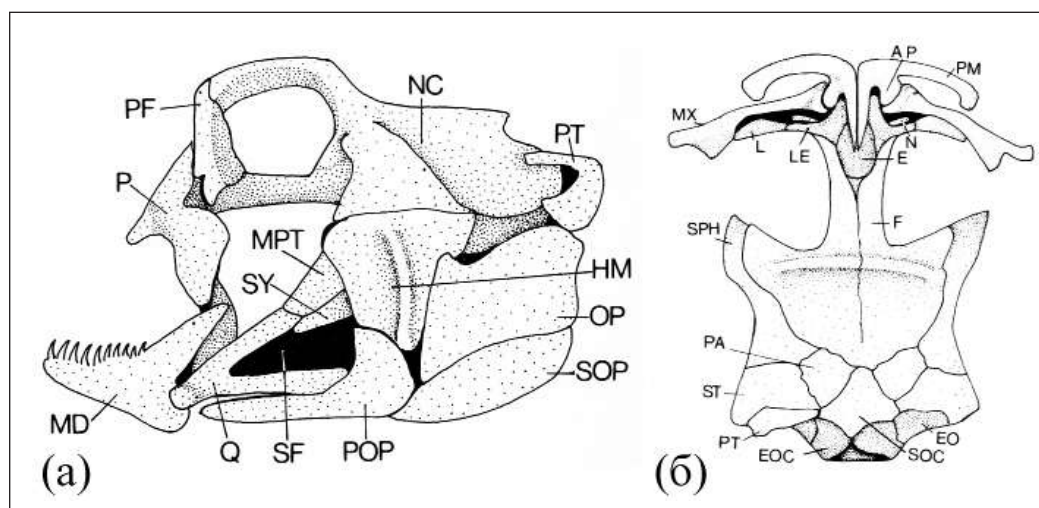
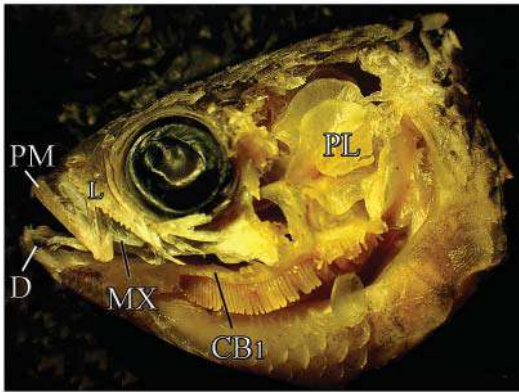


Рис. 63. Скелет черепа продвинутых Teleostei.

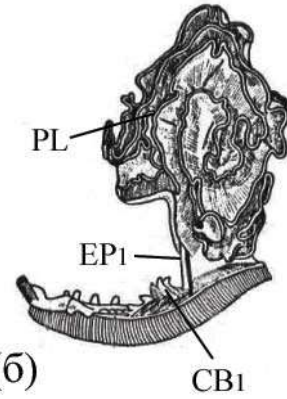
а — неврокраниум, подвесок и оперкулярный аппарат *Periophthalmus* (Gobiiformes: Oxudercidae). Обозначения: HM — hyomandibula; MD — mandible; MPT — metapterygoid; NC — neurocranium; OP — operculum; P — palatine; PF — lateral ethmoid complex; POP — postoperculum; PT — posttemporal; Q — quadrate; SF — large foramen in suspensorium; SOP — suboperculum; SY — symplectic.

б — череп *Thalassophryne* (Batrachoidiformes: Batrachoididae), вид сверху, уплощённый неврокраниум и крупная удлинённая кость sphenoticum (SPH). Обозначения: AP — articular process of the premaxilla; E — ethmoid; EO — epiotic; EOC — exoccipital; F — frontal; L — lacrimal; LE — lateral ethmoid; MX — maxilla; N — nasal; PA — parietal; PT — posttemporal; SOC — supraoccipital; SPH — sphenotic; ST — pterotic.

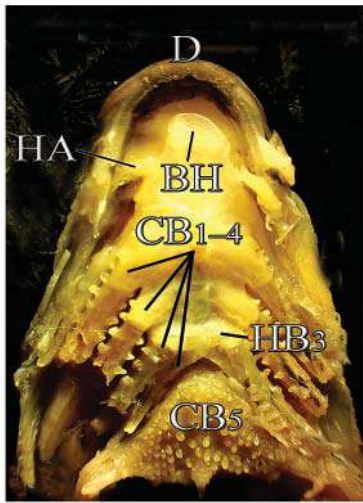
По Lauder, Liem, 1983.



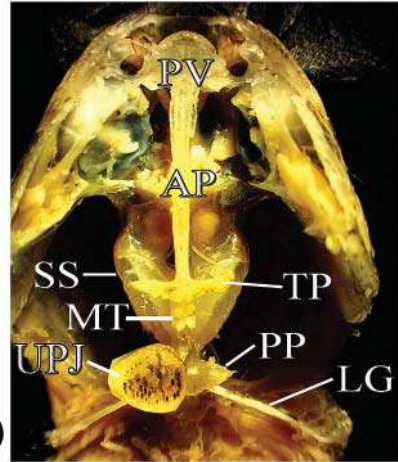
(a)



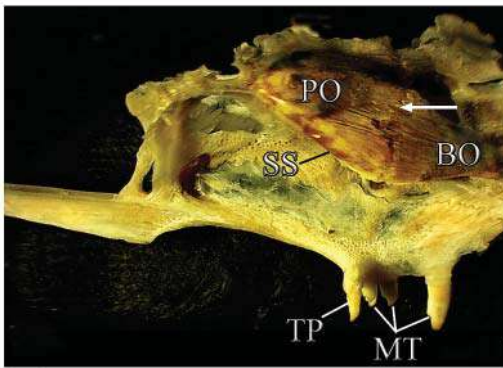
(б)



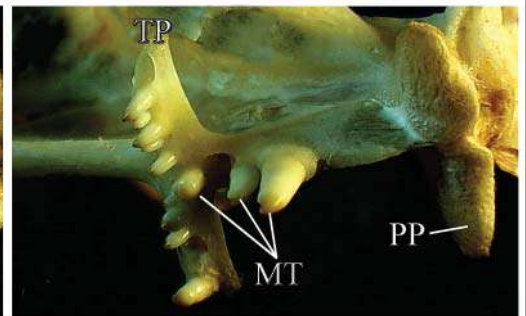
(B)



(Г)



(Д)



(e)

Теории происхождения черепа. Сходство черепа с позвоночником, выражающееся прежде всего в отношениях к центральной нервной системе, уже давно направило научную мысль на более детальное сравнение этих частей скелета и привело к попытке рассматривать череп как преобразованную переднюю часть позвоночника. Этот взгляд, известный под названием *позвоночной теории черепа*, был высказан сначала немецким поэтом-натуралистом И.В. Гёте (Johann Wolfgang von Goethe, 1749–1832) и немецким зоологом-натурфилософом Л. Океном (Lorenz Oken, 1779–1851) и затем, к середине XIX века, детально разработан английским анатомом Р. Оуэном (Richard Owen, 1804–1892) в его учении об «архитипе». Сущность позвоночной теории черепа и учения об архитипе заключалась в идеалистическом представлении о единстве плана строения животных, созданного высшим творцом, и о повторении частей внутри целого. Череп рассматривается как повторение туловища с его позвонками — как комплекс небольшого числа (3–5) сросшихся полных позвонков. В костях черепа находили гомодинамные элементы тел, верхних дуг, остистых отростков и т.д. При этом различали, прежде всего у млекопитающих, затылочный, теменной, лобный и носовой сегменты, где имеется непарная кость у основания, парные кости по бокам, соответствующие дугам, и непарные или парные кости сверху. Однако немецкий морфолог Эрнст Геккель в шестидесятых годах XIX столетия показал, что эта сегментация чисто вторичная. В черепе низших позвоночных, также как и в эмбриональном хрящевом черепе позвоночных вообще, не прослеживаются какие-либо сегменты, соответствующие костным позвонкам. Таким образом, позвоночная теория оказалось неверной. Вместе с тем, в основе её лежала по существу верная мысль о метамерном происхождении черепа.

Рис. 64. Некоторые структуры черепа анабаса *Anabas testudineus* (Anabantiformes: Anabantidae).

а — наджаберная камера с пластинками наджаберного органа, подглазничные окостенения удалены.

б — наджаберный орган, ceratobranchiale и epibranchiale 1-й жаберной дуги.

в — нижняя часть ротовой полости — вид сверху.

г — верхняя часть ротовой полости — вид снизу.

д-е — задняя часть неврокраниума, голова слева. Обозначения: AA — articular apophysis of the upper pharyngeal jaw (сочленовный апофиз верхней глоточной челюсти); AP — ascending process of parasphenoid (восходящий отросток парасфеноида); BA — branchial arches (жаберные дуги); BH — basihyal; CB₁ — ceratobranchial 1; CB₁₋₄ — ceratobranchials 1–4; CB₅ — ceratobranchial 5; D — dentary; EP₁ — epibranchial 1; HA — hyoid arch; HB₃ — hypobranchial 3; LG — Baudelot's ligament (связка Бодело); LI — levatores interni muscles; MT — medial teeth (медиальные зубы); MX — maxilla; PL — plates of labyrinth organ (пластинки лабиринтового органа); PM — premaxilla; PP — pharyngeal process of the basioccipital (глоточный отросток basioccipitale); PV — prevomer; RD — musculus retractor dorsalis; SS — saccular swelling (расширение саккулюса); TP — transverse process of parasphenoid (поперечный отросток парасфеноида); TTP — teeth on the transverse process of parasphenoid (зубы на поперечном отростке парасфеноида); UPJ — upper pharyngeal jaw (верхняя глоточная челюсть).

По Pavlov, 2023; с изменениями.

В строении висцерального аппарата низших позвоночных метамерия выражена чётко. Исходя первоначально из позвоночной теории на основе сравнения метамерно расположенных висцеральных дуг с рёбрами, немецкий сравнительный анатом К. Гегенбаур (Carl Gegenbaur, 1826–1903) вывел заключение, что основная часть черепа представляет собой результат видоизменения известного числа позвонков с их рёбрами, превратившимися в висцеральные дуги. Но последовавшее затем детальное изучение эмбрионального развития головы показало, что и эта теория неправильна. Исходное сравнение висцеральных дуг с рёбрами оказалось неверным поскольку висцеральные дуги, хотя и развиваются как образования метамерно расположенные, но независимо от осевого скелета и иным путём. Было показано, что рёбра, как и позвонки, имеют мезодермальное происхождение, они образуются из скелетогенной ткани дорсальных участков миотомов — склеротомов. Висцеральные дуги имеют эктодермальное происхождение и развиваются из скелетогенной ткани ганглионарных пластинок, расположенных по бокам центральной нервной системы.

Тем не менее, было обнаружено, что сама мезодерма сегментируется в голове также, как и в туловище, и за счёт развивающихся таким образом сомитов (точнее их склеротомов) строится осевой череп. Хрящи, развивающиеся в хордальной части черепа (парахордалии), занимают по отношению к хорде положение вполне сходное с элементами позвоночника в туловище и в своей задней части обнаруживают следы сходной сегментации. Кроме этого, в задней (затылочной) части черепа наблюдается иногда и прямое прирастание дуг позвонков и даже целых позвонков, что имеет место, например, у осетровых и двоякодышащих рыб.

Таким образом, в начале XIX столетия была создана *теория метамерии головы*, основателями которой являются немецкий морфолог Ф.А. Дорн (Felix Anton Dohrn, 1840–1909) и отечественный морфолог А.Н. Северцов. По этой теории, голова представляет собой преобразованный передний конец тела, который у предковых форм был построен также, как и всё остальное тело. В связи с прогрессивным развитием органов чувств и головного мозга, а также в процессе преобразования передних жаберных дуг в челюстной аппарат, элементы позвонков, находящиеся в хордальной части головы, срослись между собой и дали начало осевой части черепа. Таким образом хордальный отдел черепа является результатом преобразования передней части осевого скелета. Лежащая впереди прехордальная (трабекулярная) часть черепа представляет, по-видимому, новообразование, развившееся в связи с разрастанием переднего мозга и мощным развитием в этой области органов чувств — обоняния и зрения.

СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ

Скелет непарных плавников. Непарные плавники включают спинной (pinna dorsalis), от одного до трёх, хвостовой (pinna caudalis) и анальный (pinna analis) — от одного до двух. У некоторых рыб кроме этого на спине имеется жировой плавник (pinna adiposa). Парными являются грудные (pinna pectoralis) и брюшные (pinna ventralis) плавники.

Скелет непарных плавников — спинного и анального — состоит из первичных опорных элементов, залегающих в основании плавника, и вторичных, составляющих опору собственно плавниковой лопасти, которые именуются плавниковыми лучами. Первичные опорные элементы в виде палочковидных хрящей или косточек опираются на остистые отростки позвонков и соединены с последними связками. Общее название их — radialia или pterygiophores — лученосцы. Число птеригиофоров большей частью соответствует числу плавниковых лучей. Возникают первичные опорные элементы, как полагают, из скелетообразующих мезенхимных клеток боковой пластинки мезодермы, а вторичные элементы — плавниковые лучи, имеют кожное происхождение, подобно чешуям.

Непарные плавники рыб развиваются в виде одной кожной складки, которая у зародышей идёт по средней линии тела вдоль спины, огибает хвостовую часть и продолжается по брюшной стороне вплоть до анального отверстия. Имеется участок такой складки и впереди этого отверстия (преанальная плавниковая кайма). Таким образом, непарный плавник зародыша рыбы до известной степени сходен с плавником ланцетника. У большинства рыб в процессе развития определённые участки плавниковой складки дают начало definitivoным плавникам, а промежуточные части редуцируются. В непарных плавниках развиваются мускулатура и скелет.

Зачатками мускулатуры служат так называемые мускульные почки, т.е. эпителиальные каплеобразные выросты концов миотомов. Мускульные почки закладываются метамерно — по одной на каждый миотом с его правой и левой сторон. Они вытягиваются в длинные выросты, растающие в основание плавниковой складки и затем теряют связь с миотомом; каждый такой вырост той и другой стороны миотома при этом преобразуется в пучок продольных мускульных волокон. Клетки скелетообразующей мезенхимы в виде сгущений (стержней) располагаются между мускульными зачатками каждой пары. Затем в этих стержнях сгущенной мезенхимы развиваются птеригиофоры непарных плавников.

Таким образом, первичные лучи непарных плавников развиваются метамерно, по одному на каждую пару мускульных почек, а следовательно и на каждый миотом, и совершенно независимо от осевого скелета. У взрослого животного метамерное строение плавника, однако, маскируется или даже теряется вследствие того, что его элементы теснее сдвигаются и при этом хрящевые лучи нередко сливаются в более или менее крупные пластинки. Это наблюдается у рыб с хрящевым скелетом (селахий и цельноголовых), особенно в тех случаях, когда сросшиеся хрящевые лучи в виде пластинки служат опорой для

крупного шипа в передней части плавника. У Osteichthyes первичные опорные лучи плавника (radialia) окостеневают и сохраняют свою самостоятельность.

У круглоротых имеется только один непрерывный плавник. Деление его на отделы, наблюдающееся только у миног (два спинных и хвостовой плавники), является исключительно наружным, так как на самом деле имеется непрерывный ряд мускульных почек и хрящевых лучей; последние между выступающими лопастями плавника значительно короче. Скелет состоит из большого числа длинных и тонких первичных хрящевых лучей (pterygiophores), залегающих как в основании плавника, так и в его лопасти вплоть до наружного края. Самостоятельной мускулатуры они не имеют. Вторичные плавниковые лучи кожного происхождения отсутствуют.

У селажий хрящевые птеригофторы имеют вид массивных стержней в основании лопасти плавника, они обычно расчленены на три отдела каждый. Собственно плавниковая лопасть поддерживается вторичными кожными элементами, состоящими из большого числа тонких эластоидиновых (роговых) нитей (elastotrichia, s. actinotrichia). Эластотрихии состоят из особой соединительной ткани — продукта выделения прилегающего слоя клеток мезенхимы — птеригобластов. Эта ткань состоит из эластоидина и развивается непосредственно под эктодермой.

У ганоидных и костных рыб в плавниковой лопасти также развиваются подобные вторичные лучи (actinotrichia), но они редуцируются и замещаются также кожными, но костными лучами (lepidotrichia). Последние имеют такое же происхождение, как кожные кости, т.е. представляют собой изменённые кожные чешуи. Они развиваются подобно актинотрихиям из пограничного слоя мезенхимы типа остеобластов. У двоякодышащих лепидотрихии снаружи обильно покрыты чешуёй и называются камптотрихиями. Костные плавниковые лучи могут быть членистыми (мягкими) и цельными (жёсткими, колючими). У хрящевых ганоидов не наблюдается соответствия между числом кожных лучей и распределением опорных лучей внутреннего скелета: первые имеются в значительном большинстве и непосредственно со вторыми не связаны. У костных ганоидов и костистых рыб число кожных лучей сокращается: на каждый луч внутреннего скелета (птеригофтор) приходится лишь одна лепидотрихия, которая и вступает с первым в прочную связь. Основание кожного луча охватывает своей правой и левой половиной дистальный птеригофтор с боков и прочно с ним соединяется. Дистальный птеригофтор принимает шаровидную форму и подвижно сочленяется с основанием кожного луча. Мышцы плавника всегда прикрепляются к основаниям кожных лучей.

Жировой плавник развивается на спине костистых рыб (Salmonidae, Osmeridae, Percopsidae, Scopelidae, многие сомовые и харациновые). В жировом плавнике нет костных лучей, но залегают многослойные образования сходные с актинотрихиями селажий.

Скелет хвостового плавника также представлен внутренними первичными элементами, залегающими в его основании и внешними — вторичными элементами, поддерживающими собственно плавниковую лопасть. Функцию первичного скелета в хвостовом плавнике выполняют не radialia, а преобразован-

ные конечные элементы осевого скелета. Вторичным же скелетом в нём являются те же кожные лучи, что и в других непарных плавниках — эластотрихии или лепидотрихии.

Хвостовой плавник состоит из спинной и брюшной лопастей, форма которых различна у разных групп рыб. По соотношению развития спинной и брюшной лопастей хвостового плавника, а также по характеру строения внутреннего скелета различают следующие его типы.

Протоцеркальный хвостовой плавник — первично равнолопастный, характеризуется симметричным расположением спинной и брюшной лопастей, хорда располагается между ними посередине. Лопастей поддерживаются первичными тонкими хрящевыми лучами (птеригофорами). Эта форма хвостового плавника наблюдается у круглоротых, и во время раннего развития, у всех зародышей рыб.

Гетероцеркальный хвостовой плавник — неравнолопастный, характеризуется внешней и внутренней асимметрией, а именно, дорсальная лопасть вместе с задним концом осевого скелета загибается вверх и сильно увеличивается, а вентральная лопасть укороченная. Первичным опорным скелетом такого плавника являются невральные и гемальные элементы хвостовых позвонков. Такой тип хвостового плавника характерен для многих базальных групп рыб. Из современных рыб он имеется у акул, цельноголовых, хрящевых ганоидов. Такой плавник свойствен многим ископаемым рыбам: двоякодышащим, кистепёрым, палеонискам. У современных костных ганоидов гетероцеркия плавника выражена в меньшей степени: наблюдается переход к гомоцеркальному плавнику (рис. 32). В онтогенезе стадию гетероцеркального хвостового плавника проходят все современные рыбы. Гетероцеркия связана с неравномерным распределением массы в теле рыбы и неодинаковым распределением сил сопротивления воды относительно продольной оси при движении вперёд. В эволюции гетероцеркия заменяется симметрией, хотя бы только наружной, одновременно с приобретением плавательного пузыря, который у высших рыб берёт на себя задачу компенсации массы рыбы в воде.

Гипоцеркальный хвостовой плавник — также неравнолопастный, в котором, наоборот, вентральная лопасть хвостового плавника с задним концом осевого скелета загнута вниз и она развита более мощно, чем спинная. Такой тип наблюдается у некоторых ископаемых панцирных бесчелюстных (*Birkenia*, *Rhyncholepis*, *Lasanius*). К этому типу плавника можно условно отнести и хвостовой плавник летучих рыб (*Echocoetidae*), нижняя лопасть которого удлинена, однако в неё не загибается задний конец позвоночника.

Гомоцеркальный хвостовой плавник — равнолопастный, характеризуется лишь наружной симметрией, так как задний конец осевого скелета, преобразованный в удлинённую косточку (уростиль), загибается вверх основания хвостового плавника. Таким образом, плавник имеет внутреннюю асимметрию. Этот тип хвостового плавника имеется у большинства костистых рыб. Первичным опорным скелетом, залегающим в основании плавника, являются преобразованные элементы задних позвонков (см. раздел Видоизменения позвонков). Вторичные элементы — плавниковые лучи (лепидотрихии), опирающиеся на первичную основу.

Дифицеркальный хвостовой плавник — вторично равнолопастный. Для него свойственна как наружная, так и внутренняя симметрия в строении. Обе лопасти плавника равны, а задний конец осевого скелета заканчивается посередине. Эта форма хвостового плавника характерна для современных двоякодыхающих, некоторых ископаемых кистеперых и их современных представителей (*Latimeria*), а также для полиптерусов и ряда костистых рыб. Этот плавник образовался в процессе эволюции двояким путём. (1) Из гетероцеркального плавника (обратным отклонением осевого скелета вниз к средней линии тела) и развитием вентральной лопасти хвостового плавника до размеров дорсальной. Это имело место, очевидно, у современных двоякодыхающих, кистепёрых и полиптерусов, ископаемые представители которых обладали гетероцеркией. (2) Из гомоцеркального плавника — путём редукции конца осевого скелета, что свойственно ряду костистых рыб.

Среди костистых рыб различают некоторые разновидности дифицеркального плавника

Изоцеркальный — типично дифицеркальный плавник, одноразмерные лопасти расширены с почти ровным задним краем, лепидотрихии опираются на симметрично выступающие верхние и нижние остистые отростки хвостовых позвонков (*Gadidae*, *Zoarcidae*).

Лептоцеркальный — заострённо-хлыстовидный плавник, образуется продолжением спинного и анального плавников и заканчивается узким заострённым контуром (*Macrurus*, некоторые *Blenniidae*).

Гефироцеркальный — симметрия в плавнике достигается исчезновением собственно хвостового плавника, который заменяется слиянием разросшихся назад частей спинного и анального плавников; плавниковые лучи (лепидотрихии) опираются на типичные птеригофоры (луна-рыба *Mola* семейства *Molidae*).

Среди костистых рыб различают шесть форм хвостового плавника по его заднему контуру: 1) полулунный — тунец; 2) вилообразный — сельдь; 3) выемчатый — сазан, лосось, судак; 4) усечённый — пинагор; 5) округлённый — налим; 6) заострённый — бельдюга, морская собачка. Форма плавника отражает способность рыб к плаванию. Долго и быстро плавающие рыбы имеют полулунный, вилообразный и выемчатый хвостовой плавник; остальные формы свойственны рыбам, ведущим менее подвижный образ жизни.

Скелет парных плавников. Скелет грудного и брюшного плавников представлен скелетом собственно плавника и его поясами — грудным и брюшным. Парные плавники рыб развиваются в виде двух пар горизонтальных складок по бокам тела; эти кожные складки между собой не соединяются. Мускулатура парных плавников развивается также в виде каплеобразных набуханий эпителиальных нижних концов миотомов, т.е. в виде ряда мускульных почек. В отличие от непарных плавников, на каждом миотоме у селажий развиваются по две мускульные почки. У ганойдов и костистых рыб развивается, как и в непарных плавниках, по одной почке на каждом миотоме. Мускульные почки формируются не только на тех миотомах, которые лежат в пределах плавниковой складки, но иногда и на целом ряде ближайших промежуточных миотомов. Эти мускуль-

ные почки развиваются медленнее и имеют нередко рудиментарный характер. Это обстоятельство указывает на то, что парные плавники у эволюционно древних рыб занимали большее пространство, а затем стали более узкими (сконцентрировались). В особенности это заметно при развитии брюшного плавника, который первоначально, очевидно, простирался далеко вперёд. В некоторых случаях у селахий (*Pristiurus*) наблюдается развитие мускульных почек и на всём протяжении между грудным и брюшным плавниками. Это делает вероятным предположение, что парные плавники развились, как и непарные, путём разделения одной первоначально непрерывной боковой складки, расположенной в области туловища (от головы до анального отверстия).

Каждая мускульная почка отделяется от соответствующего миотома и делится на две почки — дорсальную и вентральную, которые затем врастают в плавниковую складку, где они ложатся у её основания — соответственно вдоль дорсальной и вентральной стенки. Затем каждый мускульный зачаток превращается в пучок продольных мускульных волокон.

Скелетогенная мезенхима, наполняющая плавниковую складку, происходит из боковой пластинки зародыща — спланхнотомы (париетального листка). Она концентрируется соответственно каждой паре мускульных зачатков, образуя клеточные сгущения в виде скелетных стержней, расположенных между дорсальными и вентральными мускульными зачатками. Таким образом, не только мускулатура, но и скелет, развивающийся в соответствии с ней, имеют по существу метамерное распределение. На каждый сегмент туловища у селахий приходится по два луча скелета и по два мускульных пучка, а у ганоидов и костистых рыб — по одному сегменту плавника.

Во время дальнейшего развития зачатки лучей скелета охрящевевают, причём развивающиеся таким образом хрящевые лучи обычно оказываются с самого начала связанными между собой хрящевой пластинкой, тянущейся вдоль основания плавника. От переднего конца этой пластинки внутрь тела врастают хрящевые выросты, дающие начало поясу конечности. Последний имеет в передней конечности вид дужки, охватывающей тело с боков, а в задней конечности — вид пластинки, лежащей в брюшной стенке тела. Так развивается первичный скелет парных плавников и его поясов. В дальнейшем образуется вторичный скелет в виде плавниковых лучей кожного происхождения, составляющих опору плавниковой лопасти, а также в виде костных накладных костей поясов конечностей, служащих для прочного прикрепления плавников к телу.

По характеру расположения элементов первичного скелета парных плавников различают два типа строения — унисериальный и бисериальный.

Унисериальный тип характеризуется односторонним расположением опорных элементов (*radialia*) по отношению к основному, наиболее мощно развитому элементу. Основной базальный элемент (*basalia*) не расчленён и к нему сбоку с одной стороны прилегают отдельные нерасчленённые или расчленённые многочисленные *radialia*. Такая структура имеется у большинства современных рыб — акул, цельноголовых и всех лучепёрых рыб — многопёрых, ганоидных и костистых. У последних чёткость этой структуры значительно нарушена.

Бисериальный тип, по Гегенбауру именуется архиптеригием. Этот исследователь принимал данный тип за исходный в эволюции парных плавников. Имеется удлинённый осевой расчленённый луч (basalia), по бокам которого с той и другой стороны расположены многочисленные также расчленённые, но более мелкие лучи (radialia). Такой тип плавника обнаружен у некоторых ископаемых хрящевых рыб (*Pleurocanthus*, цельноголовые), а также у Sarcopterygii: большинства кистепёрых и двоякодышщих.

Пояс грудных плавников у пластиножаберных представляет хрящевую дугу, охватывающую тело с боков и с брюшной стороны, где правая и левая его половины соединяются между собой (у ископаемого *Pleurocanthus* этого соединения не было). Сочленованная поверхность для приращения скелета грудного плавника находится на боковой поверхности на утолщённом крае и делит хрящевую дугу пояса на дорсальный отдел — лопаточный (pars scapularis) и вентральный — коракоидный (pars coracoidea). Унисериальное расположение элементов грудного плавника отчётливо выражено у древних акул (*Cladodus*, *Heptanchus*), у которых задний элемент наиболее длинный; к нему сбоку примыкают остальные хрящевые элементы. Собственно плавниковая лопасть, как и в непарных плавниках, поддерживается вторичными скелетными элементами кожного происхождения — эластотрихиями.

Грудной плавник акулы имеет три основных хряща (проксимальные птеригофоры): задний metapterygium и лежащие от него сбоку средний mesopterygium и передний propterygium. По нижнему краю этих основных хрящей сидят многочисленные мелкие хрящики (radialia или дистальные pterygiophori), каждый из них состоит из 2–3 отдельных элементов (рис. 65а). В скелете грудного плавника ската в связи с его сильным разрастанием вперёд и назад основные базальные элементы — проптеригий и метаптеригий, сильно разрастаются и развёрнуты по горизонтали, между ними располагается небольшой мезоптеригий. К ним с одной стороны примыкают многочисленные и многочлениковые радиалии, доходящие почти до наружного края плавника.

Скелет грудного плавника цельноголовых рыб сходен с таковым акул.

Лопастепёрые рыбы (Sarcopterygii: Actinistia и Dipnoi) обладают мясистыми парными плавниками, соединяющимися с телом посредством одного костного элемента и построенными по типу бисериального архиптеригия (рис. 65б, в). У двоякодышщих рыб первичный плечевой пояс хрящевой и по своему развитию напоминает пояс акул, но в нём появляются элементы вторичного пояса, которые являются покровными костями кожного происхождения. Они представлены двумя основными — верхней (cleithrum) и нижней (clavicula), налегающими на хрящевую основу первичного плечевого пояса, представленного лопаточным (scapula) и грудным (coracoideum) отделами. Эти отделы слиты в scapulocoracoid у молодежи *Neoceratodus forsteri* (рис. 65в). Первичный скелет собственно плавника имеет типично бисериальное строение, причём у австралийского чешуйчатника (*Neoceratodus*) radialia располагаются по обе стороны от центрального расчленённого луча. У африканского представителя (*Protopterus*) они имеются лишь с одной стороны, а у американского вида (*Lepidosiren*) скелет образован только одним центральным лучом без боковых radialia. Вторич-

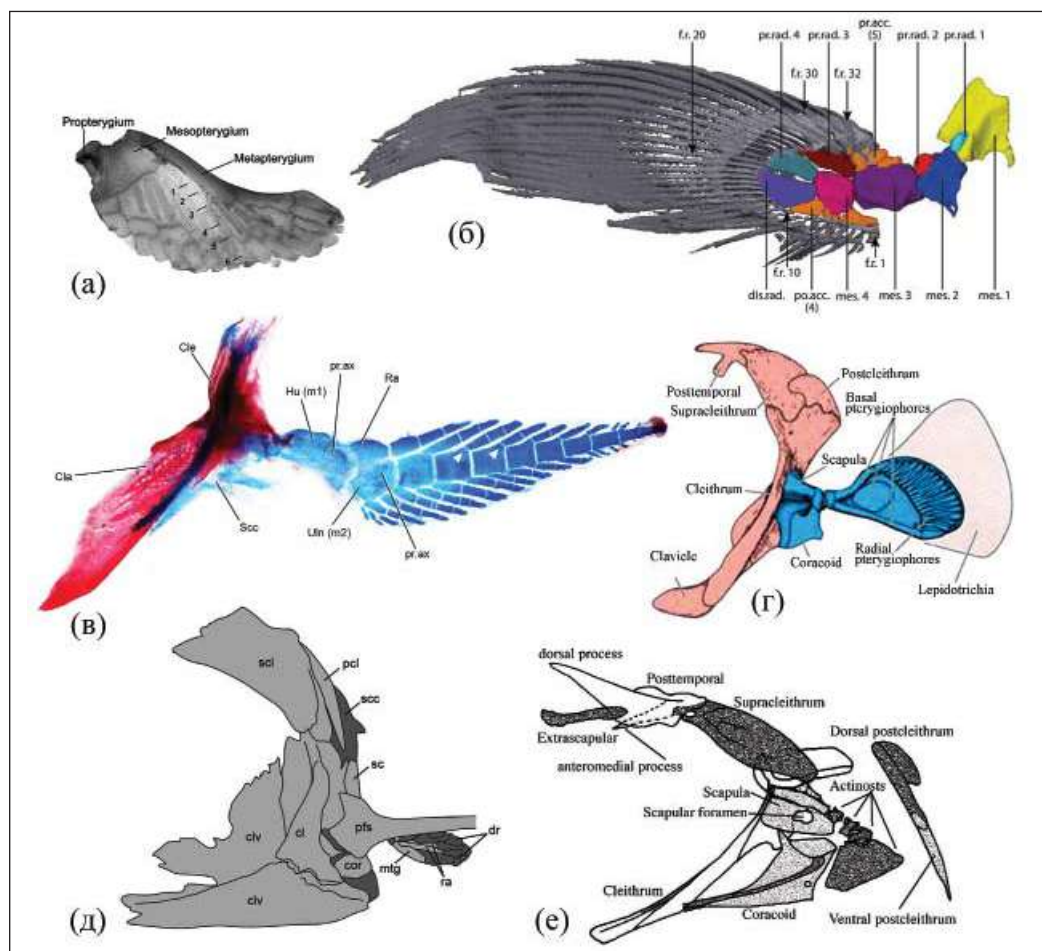


Рис. 65. Скелет грудных плавников.

а – *Chlamydoselachus africana* (Hexanchiformes: Chlamydoselachidae).

б – *Latimeria chalumnae* (Coelacanthiformes: Latimeriidae). Обозначения: f.r. – fin ray (лучи плавника); dis.rad. – distal radial; mes. – mesomere; po. acc. – post-axial accessory elements (задне-осевые добавочные элементы); pr. acc. – pre-axial accessory elements (преосевые добавочные элементы); pr. rad. – pre-axial radial (преосевые радиалии).

в – *Neoceratodus forsteri* (Ceratodontiformes: Neoceratodontidae). Обозначения: Cla – clavicle; Cle – cleithrum; Hu – humerus; pr.ax – axial process of mesomere (осевой отросток мезомера); Ra – radial; Scc – scapulocoracoid; Uln – ulna.

г – *Polypterus* (Polypteriformes: Polypteridae).

д – *Acipenser brevirostrum* (Acipenseriformes: Acipenseridae), вид снаружи, кость светло-серая, хрящ тёмно-серый. Обозначения: cl – cleithrum; clv – clavicle; cor – coracoid; dr – distal radials; mtg – metapterygium; pcl – postcleithrum; pfs – pectoral-fin spine; ra – radials; sc – scapula; scc – scapulocoracoid cartilage; scl – supracleithrum.

е – *Synodus synodus* (Aulopiformes: Synodontidae).

ные скелетные элементы — плавниковые лучи, являются костными лепидотрихиями.

У многопёров (*Polypterus*) первичный пояс небольшой, представлен сросшимися костными *scapula* и *coracoideum*. Вторичный пояс образован *clavicula*, *cleithrum*, *postcleithrum* и *supracleithrum*. С последним соединяется задневисочная кость (*posttemporale*). В основании плавника залегают базальные птеригиофоры; к ним присоединяются многочисленные костные элементы *radialia*. Плавниковая лопасть поддерживается костными лучами — лепидотрихиями (рис. 65г).

У осетровых рыб плечевой пояс состоит из мощно развитой хрящевой основы, составляющей первичный скелет, соответствующий таковому салахии. Первичный хрящевой пояс представлен единым хрящом сложной конфигурации без чёткого деления на отделы (рис. 65д). При рассмотрении с внутренней стороны его дорсальная часть соответствует лопаточному отделу (*pars scapularis*). Лопаточный и грудной отдел соединяет мезокораконд (*mesocoracoideum*), имеющий направленный вперёд вырост. Вторичный костный пояс грудных плавников образован системой кожных окостенений, которые являются производными передних чешуй — костных жучек наружного скелета туловища. Они представлены двумя мощно развитыми ключицами, имеющимися уже у двоякодышащих, а именно, собственно ключицей (*clavicula*), залегающей снизу, и располагающимся над ней *cleithrum*. Над последним, кроме того, лежит *supracleithrum* и *postcleithrum*, прикрывающие снаружи верхнюю часть лопаточного отдела хряща. *Supracleithrum* своим верхним краем причленяется к задневисочной (*posttemporale*) покровной кости дермокрания. Первичный скелет грудного плавника в основании состоит из нескольких хрящевых радиальных лучей (*radiale*), соединяющихся с мезокоракондной частью первичного пояса. Крайний задний луч несколько увеличен, он соответствует метаптеригию (*metapterygium*) акулосых рыб. К задним концам хрящевых лучей причленяются костные лучи — лепидотрихии, составляющие вторичный скелет плавника, поддерживающий его лопасть. По переднему краю плавника проходит массивный (маргинальный) нерасчленённый костный луч, образующийся путём слияния передних лепидотрихий.

У других представителей костных рыб наблюдается значительная редукция первичного пояса, которая, очевидно, связана с прогрессивным развитием вторичного. Редко первичный пояс остаётся хрящевым (*Amia*), обычно он окостеневает в виде двух сравнительно небольших костей — лопатки (*scapula*) и кораконда (*coracoideum*), лежащих в области причленения скелета свободной конечности.

У костных ганоидов и костистых рыб строение грудного пояса весьма сходно (рис. 65е). Первичный пояс образован костными лопаткой и коракондом (у *Amia* он остаётся хрящевым). У костных ганоидов и низших костистых рыб имеется мезокораконд. Вторичный пояс начинается снизу большой костью — *cleithrum*. Над последней располагается *supracleithrum*, с которой соединяется задневисочная кость (*posttemporale*). Эта кость имеет форму с двумя отростками: верхний прикрепляется к *epioticum*, нижний — к небольшому выступу *intercalare*. На внутренней стороне пояса расположен *postcleithrum*. В основании грудного плавника у *Amia* имеется одна крупная косточка, соответствующая

ющая *metapterygium*, к которой сбоку присоединяется один ряд *radialia*. Следовательно плавник имеет типичную унисериальную структуру. У костистых рыб здесь залегают обычные одноразмерные *radialia*, к которым причленяются, как и у костных ганоидов, плавниковые лучи — лепидотрихии.

Пояс брюшных плавников (pelvis) у селахий имеет вид хрящевой пластинки, лежащей в вентральной части тела и связывающей оба брюшных плавника между собой. История развития показывает, что непарная пластинка селахий — результат срастания парных зачатков, развивающихся от основания брюшных плавников. У цельноголовых брюшной пояс состоит из двух независимых хрящевых половин; он развивается не только на вентральной стороне, но и на дорсальной, так что в нём, как и в переднем поясе, можно различить брюшной отдел, лежащий под местом причленения свободной конечности, и спинной отдел, лежащий над ним. Скелет брюшного плавника двоякодышащих образован парными хрящевыми пластинками пояса, к которым причленяется скелет свободной конечности бисериального типа.

У хрящевых ганоидов скелет брюшного плавника сохраняет примитивное строение. Он представлен двумя хрящевыми лопатовидными пластинками (*basipterygium*) и в задней части иногда имеет независимые основные членики, к которым прикрепляются хрящевые лучи внутреннего скелета плавника. У *Neopterygii* пояс брюшных плавников развит слабо и представлен обычно небольшой парной пластинкой. У костных ганоидов и костистых рыб эта пластинка окостеневаает, она имеет треугольную форму и к ней непосредственно причленяются плавниковые лучи свободной брюшной конечности. При этом радиальные и базальные элементы отсутствуют.

Собственно лопасть брюшного плавника, как и грудного, у всех рыб поддерживается подобно непарным плавникам, вторичными скелетными элементами кожного происхождения: — у селахий и цельноголовых — эластотрихиями, а у двоякодышащих и всех высших рыб — лепидотрихиями.

Функция плавников. Непарные плавники — спинной и анальный, выполняют в первую очередь роль кия и стабилизатора движений при быстром поступательном перемещении рыб в воде. В связи с этим малоподвижные рыбы (например, скаты) обладают или редуцированным плавником, или он у них совсем отсутствует. В тех случаях, когда непарные плавники служат органом движения, они сильно удлиняются (камбала, угорь, электрический угорь, сом). У представителей живородящих карпозубых (*Cyprinodontiformes: Poeciliidae*) анальный плавник приспособлен для целей копуляции; у самцов передние лучи анального плавника образуют копулятивный придаток — гоноподий. Хвостовой плавник выполняет функцию руля, т.е. поворота тела в стороны и отчасти органа движения, выполняя роль весла. Движение рыбы осуществляется главным образом при помощи волнообразных изгибов тела, путём последовательного сокращения миомеров туловища и хвостового отдела, включая хвостовой плавник. Скорость движения волны, пробегающей по телу, превышает скорость движения рыб — эта разница и вызывает отталкивание тела вперёд. У угреобразных колебания производятся всем телом. У большинства других рыб волнообразные движения приурочены только к хвостовому отделу, в то

время как передняя часть тела лишь немного колеблется в обе стороны. Если строение тела исключает возможность волнообразных движений, как например, у кузовка *Ostracion*, хвостовой плавник играет главную роль в движении.

Роль парных плавников заключается в поддержании равновесия тела, а также и в изменении направления движения, т.е. они наряду с хвостовым плавником выполняют функцию рулей поворота тела в сторону и на глубину. Некоторую роль в движении можно признать за грудными плавниками, особенно у некоторых сростночелюстных (*Diodon*, *Monacanthus*). Мощно развитые грудные плавники скатов, наряду с вертикальными движениями тела, обуславливают в случае надобности очень быстрые перемещения. Особый род движений имеет место у чешуевого маслюка — *Enedrias* (Blenniidae). Эта рыба может перемещаться по дну, упираясь в грунт видоизменёнными превращёнными в колючки брюшными плавниками. Два видоизменённых вентральных луча грудного плавника используются для перемещения по дну рыбами рода *Inimicus* (Scorpaeniformes: Synanceiidae). Перемещение рыбы-ползуна (*Anabas testudineus*) на суше обеспечивается за счёт хвостового стебля, поочерёдных движений широко расставленных жаберных крышек с колючими подкрышками (subopercula), а также грудных плавников. Эти рыбы могут проходить сотни метров от водоёма к водоёму, переползая (или перепрыгивая) через камни и поваленные деревья.

У самцов акулловых рыб в связи с живорождением в брюшных плавниках имеется копулятивный придаток, располагающийся на заднем крае плавника в виде мясистой лопасти; он поддерживается преобразованным задним концом основного базального хряща (basipterygium) с задними лучами и именуется птеригоподием.

Теории происхождения конечностей. По этому вопросу существует две основные теории — теория архиптеригия, высказанная Гегенбауром, и теория метамерного происхождения конечностей, разработанная целым рядом авторов.

Теория архиптеригия. Согласно Гегенбауру (Gegenbaur, 1876), парные плавники появились в результате преобразования элементов жаберного аппарата. Примитивные плавники имели узкое основание, скелет их состоял из центральной членистой оси и отходящих от неё в две стороны радиалий; такой бисериальный плавник имеется у лопастепёрых рыб (Sarcopterygii). Парные конечности позвоночных представляют собой результат преобразования двух задних жаберных дуг. Собственно дуга дала пояс конечностей, а радиалии — скелет свободной конечности. Задняя конечность испытала значительное перемещение назад. Наиболее примитивной формой скелета конечности по Гегенбауру является бисериальный архиптеригий. Однако, против этой теории говорят следующие факты: (1) метамерная закладка мускулатуры и скелета плавника (за счёт нескольких сегментов, а не одного); (2) закладка плавника в виде горизонтальной, а не вертикальной складки и горизонтального положения плавника у низших рыб, заменяющегося вертикальным у высших, а не наоборот; (3) развитие пояса конечностей совершается от скелета плавника, а не наоборот; (4) положение пояса снаружи от туловищной мускулатуры, а не внутри от неё; (5) мускулатура конечностей является париетальной (развивает-

ся из миотома), а не висцеральной (развивается из спланхнотома) и иннервируется рядом спинномозговых нервов, а не головным — блуждающим. Всё это свидетельствует о несостоятельности теории архиптеригия.

Теория метамерного происхождения была разработана многими исследователями (G.J. Mivart, F.M. Balfour, A. Dohrn, C. Rabl, R. Weidershein). Они исходили из следующих положений. Общее сходство строения скелета (как и строение мускулатуры и нервов) парных и непарных плавников и сходство их эмбрионального развития позволяют предполагать, что оба рода конечностей имеют близкое происхождение. Непарные плавники представляют собой, несомненно, результат разделения одной непрерывной в начале плавниковой складки. Последняя является простой кожной складкой, лишённой мускулатуры, и особенно скелета. Такая складка служила лишь для увеличения поверхности тела, облегчающей нахождение организма в воде и его передвижение. Затем в ней развивался свой внутренний скелет в виде метамерного ряда независимых хрящевых стержней, чем было достигнуто более прочное укрепление этой складки. И, наконец, когда тело животного становилось менее гибким по мере упрочнения внутреннего скелета, недостающая подвижность самого тела была заменена активностью плавников. Соответственно этому, от каждого миотома обособился мускул, вступивший в связь с кожей плавниковой складки. Разделение общей плавниковой складки на отделы сопровождалось и разделением функций. Задняя её часть сохраняет роль главного органа движения и становится хвостовым плавником. Передние части приобретают известную самостоятельную подвижность и получают значение рулей для направления движения, становясь спинным и анальным плавниками.

По-видимому, и парные плавники возникли в виде непрерывных боковых кожных складок, лишённых вначале и особого скелета и собственный мускулатуры. Эти складки служили для увеличения поверхности тела и представляют результат её разрастания по бокам. Функциональное их значение сходно со значением непарной складки. С увеличением размера складки понадобился свой скелет для её укрепления, возникающий в виде метамерного ряда независимых хрящевых стержней. От соответствующих миотомов обособились мышечные пучки, которые и прикрепились к кожной плавниковой складке, располагаясь по обе стороны от каждого луча внутреннего скелета. Таким образом развивалась парная боковая плавниковая складка с метамерным распределением скелета и мускулатуры. Она служила в качестве рулей глубины при достаточно гибком туловище животного. С утратой же общей подвижности тела продолжалась дифференциация плавниковой складки. В качестве рулей глубины наибольшее значение имели конечные части складки — передняя и задняя, как наиболее удалённые от точки вращения. Поэтому значительное развитие получили лишь передняя часть складки, которая дала начало грудному плавнику, расположенному непосредственно позади головы, и задняя часть складки, которая дала начало брюшному плавнику, расположенному первоначально непосредственно впереди анального отверстия. Средняя часть складки не получила заметного развития и редуцировалась. Как отмечалось выше, у некоторых акул рыб (*Pristiurus*) при развитии парных плавников наблюдается за-

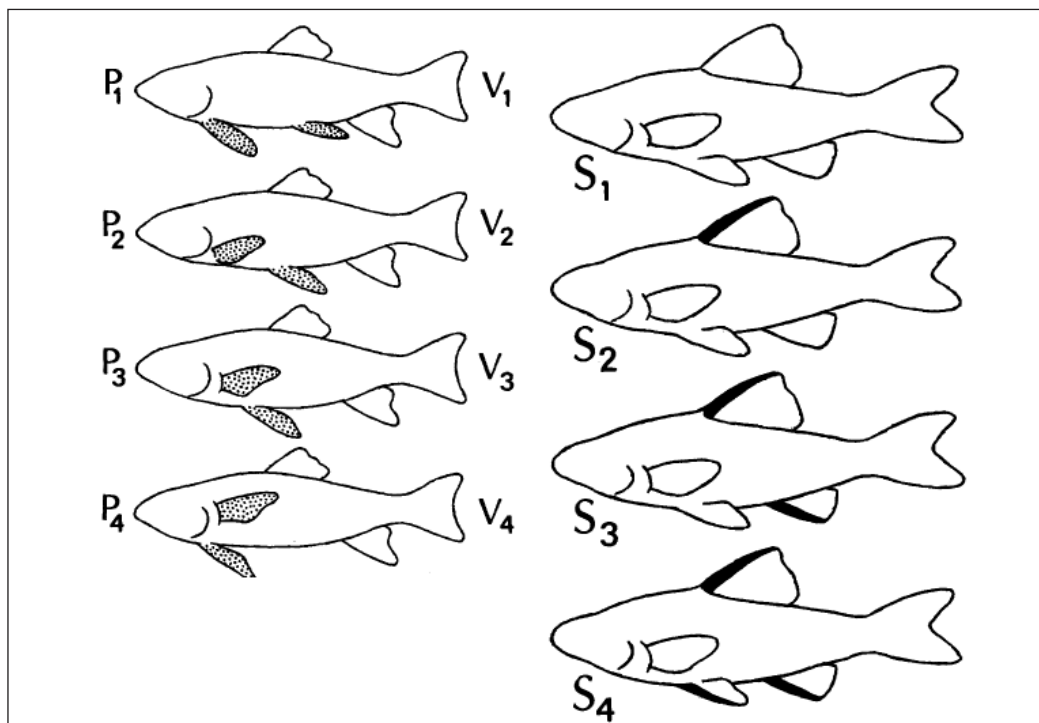


Рис. 66. Различное взаимное положение грудных плавников (P), брюшных плавников (V) и колючих лучей (S) у костистых рыб. В эволюции наблюдается тенденция к расположению брюшных плавников под грудными и появлению колючих лучей в плавниках. Рыбы с состоянием P₄, V₄ или S₄ в целом более эволюционно продвинуты (по Rosen, 1982).

кладка мускульных почек на всём протяжении между грудными и брюшными плавниками, которые позже редуцируются.

Кроме фактов эмбрионального развития парных плавников теория боковой складки (или теория метамерного происхождения конечностей) опирается помимо общего сходства с непарными плавниками, ещё и на некоторые другие сравнительно-анатомические данные. Прежде всего, зачаточные боковые складки имеются у ланцетника, хотя генетическая связь парных плавников рыб с метаплевральными складками ланцетника не доказана. Более существенно то обстоятельство, что в скелете парных конечностей, особенно у примитивных рыб, можно найти указания на происхождение основных хрящей, а также и пояса конечностей путём слияния основания лучей плавника. У некоторых древнейших ископаемых селахий значительное число лучей сочленялось непосредственно с поясом, и ясно видно, что основные хрящи представляют собой результат слияния члеников лучей (*Cladoselachus*, *Cladodus*, *Simmorium*).

Теория метамерного происхождения конечностей до настоящего времени считается более обоснованной. Однако некоторые экспериментальные данные дают указания на независимое от скелета свободной конечности образование плечевого пояса. В таком случае последний, возможно, имеет висцеральное происхождение, а его связь со скелетом боковой складки установилась позднее. В пользу этого может быть истолковано и наличие висцеральной мышцы плечевого пояса *m. trapezius*, уже у низших рыб связывающей верхнюю часть пояса с верхними элементами задних жаберных дуг. Эти данные, следовательно, в какой-то мере согласуются с теорией архиптеригия.

Существует мнение, что полной боковой плавниковой складки никогда не было, а парные плавники возникали (как новообразования) независимо в разных группах позвоночных (Борхвардт, 2016). В настоящее время доказано, что скелет плавников берёт свое происхождение от неврального гребня наряду с невро- и спланхнокраниумом.

В эволюции костистых рыб наблюдается тенденция к расположению брюшных плавников под грудными и формированию колючих лучей (рис. 66).

МУСКУЛАТУРА

Классификация мускулатуры. Мускулатура животного — это специализированная сократительная ткань, которая служит для обеспечения подвижности наружных органов, связанных с перемещением организма в пространстве, а также для функционирования внутренних органов — сердца, сосудов, кишечника и др.

Мускулатура состоит из мускульных клеток способных к сокращению под влиянием нервных импульсов благодаря наличию в цитоплазме особых сократительных нитей — миофибрилл (рис. 67).

Различают *гладкую* и *поперечно-полосатую* мускулатуру (табл. 2). Гладкая состоит из сократительных мускульных клеток; сокращение миофибрилл, находящихся непосредственно в их цитоплазме, медленное — растянутое, оно составляет 50–100 сек за один период. Гладкая мускулатура произвольная, она независима от волевых воздействий организма, способна к спонтанным ритмическим сокращениям даже вне организма. Например, полный цикл периодического движения желудка и кишечника рыб при комнатной температуре занимает несколько минут.

Таблица 2.

Особенности гладкой и поперечнополосатой мускулатуры

ГЛАДКАЯ	ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТАЯ
Отдельные клетки с миофибриллами в цитоплазме	Мускульные волокна; каждое волокно — многоядерный симпласт. Общая цитоплазма — саркоплазма; оболочка — сарколемма. В цитоплазме — миофибриллы. В миофибрилле чередование тёмных и светлых дисков.
Непроизвольная (не подвержена воле организма)	Произвольная
Сокращения длительные (50–100 сек)	Сокращения быстрые (0,1–1,0 сек)
Развитие из спланхнотомы	Развитие из миотомы
Иннервация висцерально-двигательными нервами спинного корешка	Иннервация соматически-двигательными нервами брюшного корешка

Поперечно-полосатая мускулатура состоит из мускульных волокон, каждое из которых представляет многоядерный симпласт без клеточных границ с общей цитоплазмой — саркоплазмой, в которой расположены сократительные нити — миофибриллы; с поверхности симпласт покрыт общей оболочкой — сарколеммой. Каждая миофибрилла состоит из чередующихся тёмных и светлых дисков, что и обуславливает поперечно-полосатую исчерченность мускульного волокна. Это быстро сокращающееся волокно; период его отдель-

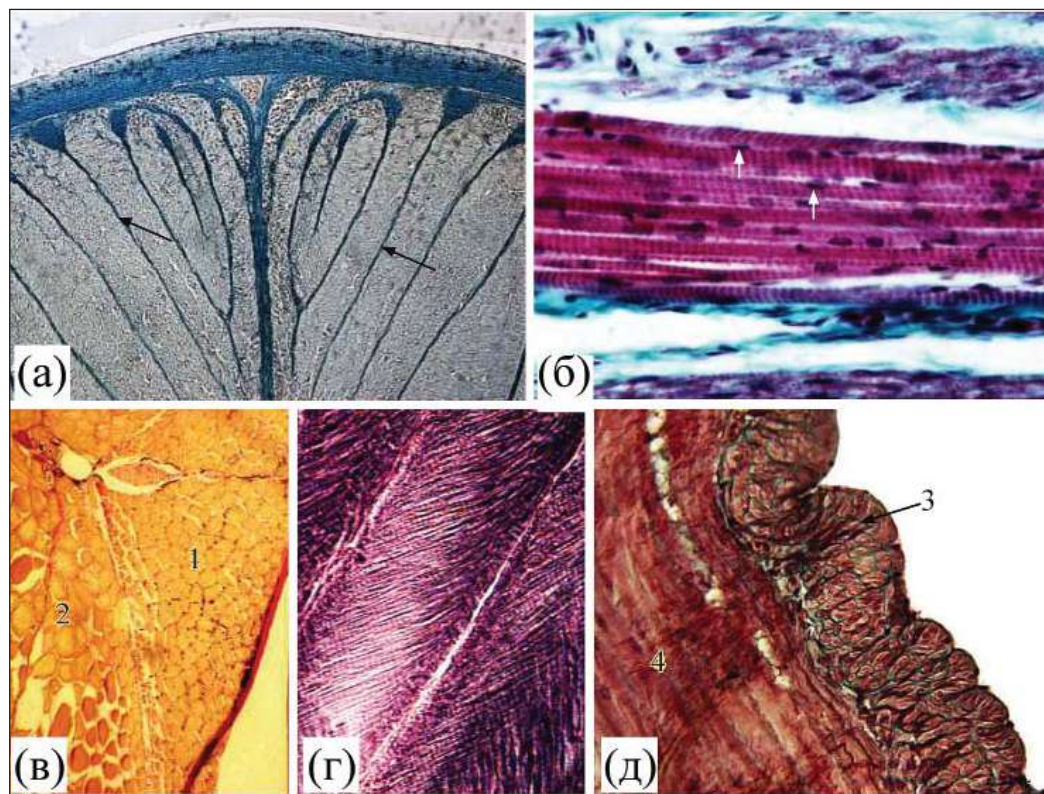


Рис. 67. Строение мускулатуры.

а — кошачья акула *Scyliorhinus canicula*. Эпаксиальная мускулатура, поперечный срез — видны миомеры и миосепты (обозначены стрелками). На продольном срезе миомеры имеют форму буквы V.

б — *Gnathonemus petersii* (Osteoglossiformes). Мускулатура скелета, продольный срез. В центре среза — ~10 волокон (мускульные клетки — rhabdomyocytes). Мускульная клетка — многоклеточный синцитий с уплощёнными ядрами (отмечены стрелками) расположенными на периферии непосредственно под мембраной (сарколеммой). Волокна сгруппированы в пучки, окружённые рыхлой коллагеновой тканью.

в — *Kryptopterus bicirrhus* (Siluriformes: Siluridae). Поперечный срез миомера в области боковой линии. Мускульные клетки (rhabdomyocytes) включают поверхностные (красные) волокна малого диаметра (1) и внутренние (белые) волокна большего диаметра (2). Значительная часть мускулатуры промежуточного типа: состоит из смешанных красных и белых волокон.

г — мускулатура, обеспечивающая генерацию звуков (барабанные мышцы) у *Carapus acus* (Ophidiiformes: Sagaridae); мышцы прикрепляются к плавательному пузырю.

д — гладкая мускулатура кишечника окуня *Perca fluviatilis*. В желудке и во многих структурах, обеспечивающих пищеварение, волокна (leiomyocytes) расположены в составе двух взаимно перпендикулярных слоёв: внешний продольный слой (3) и внутренний циркулярный слой (4). Такая структура обеспечивает перистальтику и направленное перемещение частиц пищи.

По Genten et al., 2009.

ного сокращения составляет 0,1–1,0 сек., т.е. более чем в 100 с лишним раз быстрее сокращения гладкой мускульной клетки. Поперечно-полосатая мускулатура является произвольной — её сокращения, как основного двигателя при плавании рыб, в значительной мере регулируется центральной нервной системой, хотя при этом большую роль играет автоматизм.

Поперечно-полосатая мускулатура в свою очередь делится на красную (тёмную) и белую (светлую), которая различается по цвету, структуре, биохимическому составу и функции (табл. 3).

Таблица 3.

Поперечнополосатая мускулатура: характеристика белых и красных мышц

БЕЛЫЕ	КРАСНЫЕ
Меньше миоглобина, гликогена, пигментов, больше влаги и белка, 80–96% массы мышц	Содержат больше саркоплазмы, много жира, миоглобина (красный цвет), ≤ 20% массы мышц
Утомляемые	Неутомляемые
Анаэробные	Аэробные
Короткие бросковые движения, волнообразные движения тела	В органах, выполняющих непрерывные движения
<i>m. lateralis magnus</i>	Мышцы плавников, сердца, <i>m. lateralis superficialis</i>
Период сокращения 0,1–0,17 сек	Период сокращения до 1 сек

В красных мышцах содержится больше саркоплазмы с большим количеством миоглобина; в них обнаружено скопление жира и гликогена. Эти мышцы обильно снабжены кровеносными сосудами, приносящими кислород и отводящими метаболиты. Они являются непрерывно и продолжительно функционирующими и присутствуют в органах выполняющих постоянные движения. Это сравнительно неутомляющиеся мышцы требующие постоянного снабжения кислородом, т.е. приспособлены к аэробному обмену веществ. Красные мышцы называются ещё медленными или тоническими; период их сокращения довольно длительный, составляет ~1 сек за один период. К числу красных мышц относятся: мускулатура грудных плавников, постоянно своими движениями поддерживающая тело в определённом положении; прямая боковая поверхностная мышца (*m. lateralis superficialis*), начинающаяся несколько отступя от грудного пояса и протягивающаяся вдоль боковой линии вплоть до хвостового плавника, участвует в поворотах тела; мышцы жаберных крышек, обеспечивающие их непрерывные движения для постоянной циркуляции воды через жаберно-челюстной аппарат; мышцы сердца, обуславливающие его непрерывные сокращения.

В белых мышцах миоглобина мало; меньше в них гликогена и дыхательных пигментов, меньше жира, но больше воды и белка. Они сравнительно мало снабжаются кровеносными сосудами; углеводный обмен происходит преиму-

шественно анаэробно. Это мышцы бросковые, быстро утомляющиеся, с периодом сокращения 0,1–0,17 сек. К белым мышцам относится вся большая боковая мышца (*m. lateralis magnus*), состоящая из многочисленных миотомов, при помощи которых происходит сильное сокращение, приводящее к волнообразным изгибам тела, обеспечивающим движение рыбы в воде. Сокращение волокон белой мускулатуры, как быстро утомляющейся, носит прерывистый характер. Эти мышцы участвуют в движении рыбы, обеспечивая энергичные бросковые перемещения. Бросковые движения рыбы производят с определёнными интервалами. Белые мышцы составляют основную массу мышечной ткани у рыб; их доля — от 80 до 96%. Соотношение красных и белых волокон зависит от подвижности рыб: «спринтеры» обладают почти исключительно белыми мышцами. У рыб, которым свойственны продолжительные миграции, кроме красных боковых мышц имеются добавочные красные волокна в белых мышцах, и такие мышцы именуется смешанными или промежуточными (рис. 67в). Особенно много красных мышц у постоянно плавающих пелагических рыб — тунцов, макрелей, ставрид, сельдей. У тунцов красная мускулатура расположена не только в виде тонкого слоя, как у большинства видов, но и в толще белых мышц до самого позвоночника; доля красной мускулатуры может достигать 20% всей мышечной массы. Совсем мало красных мышечных волокон у рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, таких, как представители скорпеновидных, и рыбы, передвигающиеся в основном с помощью плавников. Например, у сростночелюстных рыб (*Tetraodontiformes*) красная мускулатура сконцентрирована в основном в области плавников и жаберных крышек.

Мускулатура рыб делится на мускулатуру головы, туловища и плавников. Как и у всех других позвоночных, она представлена соматической (мускулатурой тела) и висцеральной (мускулатурой внутренних органов). Эти два вида мускулатуры различаются по своему строению, развитию и иннервации. Соматическая мускулатура, вся поперечно-полосатая, развивается за счёт мускульного листка мезодермы и иннервируется нервами, волокна которых выходят из спинного мозга в составе брюшных корешков спинномозговых нервов (и соответственно им двигательных головных нервов). Висцеральная мускулатура является гладкой, частично поперечно-полосатой. Она развивается за счёт остальной мезодермы, т.е. боковой пластинки, и иннервируется висцеральными нервами, волокна которых у низших позвоночных выходят в составе спинных корешков мозговых нервов (и соответственно им смешанных головных нервов). Поперечнополосатая висцеральная мускулатура не может быть выделена в качестве особой структуры, так как она представляет собой лишь результат дифференциации участков гладкой мускулатуры.

Вся соматическая (париетальная) мускулатура позвоночных развивается исключительно за счёт внутреннего листка мезодермы (следовательно, за счёт лишь небольшого участка первоначальной соматоплевры, выростом которого является сомит). Мускульный листок внутри сомита — миотом значительно утолщается, клетки его становятся цилиндрическими и теряют свои границы, так что в каждом мускульном сегменте развивается один сплошной синцитий со многими ядрами; в результате образуются мускульные волокна в пределах

отдельного миотома. Нижний конец миотома образует вырост, который растёт вниз, охватывая стенку полости тела снаружи. Эти брюшные отростки миотомов разрастаются до взаимного соприкосновения; во внутренней их стенке также развиваются продольные мускульные волокна, и, таким образом, образуется брюшной отдел миомеров взрослого животного. (Мускульные сегменты у зародышей именуется миотомами, у взрослых — миомерами.) В результате этих процессов миотомы, лежащие в дорсальной части зародыша, превращаются в миомеры боковой мышцы, охватывающей тело взрослого животного со всех сторон. При этом спинные отделы миомеров всегда остаются более массивными.

Мускулатура туловища представляет главную, наиболее сильно развитую систему. Она состоит из пары мощных тяжей, проходящих по бокам тела от черепа и грудного пояса вплоть до хвостового плавника — большой боковой мышцы, *m. lateralis magnus*. Продольной соединительной полоской каждая мышца разделяется на верхнюю, спинную и нижнюю, брюшную часть. Посредством миосепт боковые мышцы разделяются на миомеры, соответствующие числу позвонков. У рыб с длинным телом число миомеров около 100 и более (угорь), у рыб с обычной формой тела (каarp, окунь, сельдь, лосось) их примерно 50, у рыб с высоким и/или коротким телом (бычки, спинороги, ставриды) — около 25 миомеров. Сегментарное строение характерно как для красной латеральной мускулатуры, так и для белой, составляющей большую часть всей мышечной массы. К соединительнотканым элементам (миосептам) присоединяются мышечные волокна, с помощью которых сокращение мускулатуры передаётся костному скелету и вызывает локомоторные волнообразные движения рыб. Миосепты проходят наискось, вследствие чего миомеры имеют вид конусов, вложенных один в другой, толщина которых приблизительно равна длине позвонка. Поэтому на поперечном срезе мышца представляется сложенной несколькими концентрическими слоями (рис. 67а). У тунцов и акул таких слоёв бывает 17–18, у большинства видов рыб их 4–6, иногда меньше 3. Благодаря такому строению сокращение каждого миомера вызывает изгиб тела на довольно большой протяженности, т.е. создаётся рычаг приложения сил. Мышечные волокна в миомерах ориентированы в горизонтальном направлении таким образом, что одно волокно является как бы продолжением другого, и такие составные элементы косо расходятся от средней линии по направлению к хвостовому плавнику и краям тела.

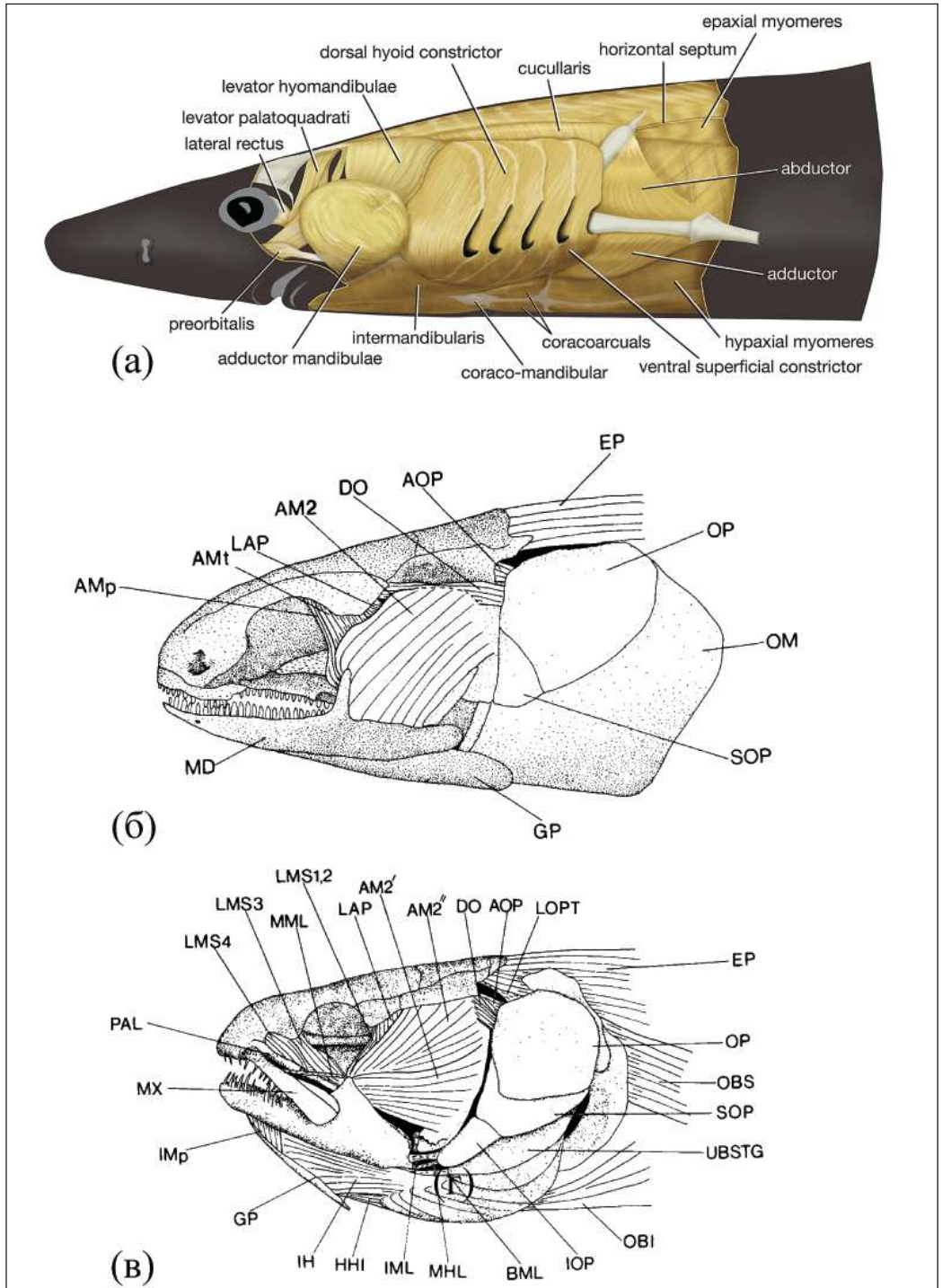
Мускулы, генерирующие звуки у рыб (барабанные мышцы), являются самыми быстро сокращающимися среди позвоночных (рис. 67г). Это парные поперечно-полосатые мышцы; число пар от одной до трёх. Различают два типа мускулатуры. *Intrinsic* — прикрепляются только к стенке плавательного пузыря. *Extrinsic* — парные мускулы, прикрепляющиеся к стенкам плавательного пузыря непосредственно или (с помощью сухожилий) опосредованно, но отходящие от других структур (обычно от переднего отдела позвоночника). У некоторых рыб плавательного пузыря нет, но барабанные мышцы имеются. Например, керчак (*Muohoccephalus*) производит звуки за счёт вибрации костей плечевого пояса, к которым прикрепляются барабанные мышцы.

Мускулатура туловища и головы. Круглоротые. Соматическая мускулатура миноги снаружи имеет вид ряда поперечных лент — миомеров (myomer), разделённых соединительнотканными прослойками — миосептами (myoseptum). Миомеры имеют небольшие изгибы, их мускульные волокна лежат параллельно продольной оси тела. В отличие от вышестоящих позвоночных, мускулатура туловища миноги не разделена горизонтальной перегородкой на дорсальную и вентральную. Миомеры правой и левой сторон соединяются друг с другом по средней линии дорсальной и вентральной поверхности. Только в области жаберных отверстий соматическая мускулатура разделяется на дорсальную и вентральную, причём здесь происходит и её дальнейшая дифференциация. В области последних двух жаберных отверстий дорсальные и вентральные миомеры соответствуют друг другу, но по мере продвижения вперёд вентральные миомеры делаются шире, так что на каждый из них приходится два дорсальных. Несколько передних миомеров дорсальной части мускулатуры не срастаются друг с другом. Передними концами эти миомеры прирастают к заднему верхнему хрящу; их называют *m. supraocularis*. При одновременном действии мускулов обеих сторон происходит приподнимание заднего верхнего хряща, при одностороннем действии вместе с другими мускулами — поворот головы вбок. Ростральная часть вентральной мускулатуры образует *m. subocularis*, который состоит из большого числа мелких миомеров. При сокращении эта мышца оттягивает кольцевой хрящ назад. Между первым жаберным отверстием и задним краем глаза лежит особый мускул *m. cornealis*. Каудальным концом он прикрепляется к жаберной решётке, а ростральным соединён с передней частью роговицы глаза. При сокращении мускула роговица перемещается и оказывает давление на хрусталик, который перемещается ближе к сетчатке. Таким образом мускул участвует в аккомодации глаза.

Производными миотомов головы являются также лежащие под глазным яблоком шесть глазных мышц, которые обеспечивают подвижность глазного яблока. Их строение будет рассмотрено при изложении мускулатуры акулых рыб.

Висцеральная мускулатура у миноги представлена мускулами жаберного аппарата, ротовой воронки и языка. Жаберную область окружает общий жаберный сжиматель (*m. constrictor branchialis*), который распространяется на жаберные мешки. Эти поперечно-полосатые мышцы обеспечивают произвольные дыхательные сокращения жаберных мешков, через которые совершается постоянная циркуляция воды. Мускулатура языка (*m. lingualis*) обеспечивает его поршневые движения, необходимые для присасывания миноги к своей жертве с помощью присасывательной воронки. Это мощная мускулатура окружает язычный хрящ и делится на верхнюю часть — *m. cardio-apicalis* и нижнюю — *m. mandibularis posterior*.

Пластинжаберные (рис. 68а). Мускулатура туловища от головы до конца хвостового плавника сохраняет правильную сегментацию в виде изогнутых поперечных сегментов миомеров. Каждый миомер изогнут в виде буквы W под острыми углами — сначала изгиб идёт назад, затем поворачивает вперёд до соединительнотканной прослойки, потом снова поворачивает назад и затем — вперёд. В каждом миомере мышечные волокна идут в продольном на-



правлении, и их последовательное сокращение приводит к изгибам всего тела. Мускулатура туловища делится продольной (трансверсальной) септой (*septum transversale*) на дорсальную (эпаксиальную) и вентральную (гипаксиальную). Кроме этого, между грудными и брюшными плавниками на нижней боковой поверхности тела обособляется отдельная мышечная группа, представляющая собой зачаток косой мышцы живота (*m. obliquus externus*). На брюшной стороне тела вентральные концы миомеров обособляются в продольную мышечную полосу — прямую мышцу живота (*m. rectus abdominus*).

В составе головной мускулатуры акул имеют висцеральные и соматические мышцы. Висцеральная мускулатура представлена сложной системой мышц челюстного и жаберного аппарата. Она развивается вследствие дифференцировки первоначально сплошной массы кольцевых волокон, охватывающих переднюю часть кишечника. У низших позвоночных большая её часть состоит из непрерывной массы поперечных волокон, охватывающих весь висцеральный аппарат снизу и с боков и образующих общий сжиматель (*m. constrictor superficialis*). От этой мышцы у селхий обособляются отдельные более глубокие мускульные пучки, вступающие в тесную связь с отдельными висцеральными дугами. Группа жаберных мышц над жаберными отверстиями носит название дорсальных поверхностных сжимателей (*m. constrictor superficialis dorsalis*). Мышцы под жаберными отверстиями называются вентральными поверхностными сжимателями (*m. constrictor superficialis ventralis*). В глубине под жаберными щелями имеются отдельные пучки между члениками каждой жаберной дуги, носящие название междуговых мышц (*m. interarcularis*). Мускулатура подъязычной дуги представлена дорсальными и вентральными сжимателями. Дорсальный гиоидный сжиматель (*m. constrictor hyoideus dorsalis*) располагается между первой жаберной щелью и брызгальцем. Вентральный сжиматель расположен на брюшной стороне челюстного аппарата. Вентральные сжиматели правой и левой сторон срастаются между собой и образуется общий вентральный гиомандибулярный сжиматель (*m. constrictor hyomandibularis ventralis*, s. *m. intermandibularis*).

Рис. 68. Схема мускулатуры головы: а — акула (по *Encyclopædia Britannica*, 2013); б — *Polypterus*; в — *Amia* (по *Lauder*, 1980). Обозначения: Amp — “pterygoideus” division of adductor mandibulae complex; AM2, AM2', AM2'' — posterolateral division of adductor mandibulae; AMt — “temporalis” division of adductor mandibulae complex (подразделения *m. adductor mandibulae*); AOP — adductor operculi; BML — branchiostego-mandibular; DO — dilator operculi; EP — epaxial musculature; GP — gular plate; HH — hyohyoideus inferioris; IH — interhyoideus; IML — interoperculo-mandibular ligament; IMp — intermandibularis posterior; IOP — interoperculum; LAP — levator arcus palatini; LMS1-4 — levator maxillae superioris division of adductor mandibulae complex; LOPT — tendon (сухожилие) of levator operculi; MD — mandible; MHL — mandibulohyoid ligament; MML — ligament from the coronoid process of the mandible to the maxilla (связка между коронаидным отростком мандибулы и максиллой); MX — maxilla; OBI — obliquus inferioris; OBS — obliquus superioris; OM — operculo-gular membrane; OP — operculum; PAL — palatine; SOP — suboperculum; UBSTG — uppermost expanded mandibulae branchiostegal ray (верхний расширенный луч жаберной перепонки).

Мускулатура челюстной дуги представлена отдельными мышцами. Первая порция мышц, соответствующая дорсальному сжимателю, преобразуется в небольшую мышцу — подниматель верхней челюсти (*m. levator palatoquadratum*). Эта мышца лежит впереди брызгальца между черепом и нёбно-квадратным хрящом в заднем углу глазницы. Вторая группа мышц обособляется в очень сильную мышцу, приводящую нижнюю челюсть (*m. adductor mandibulae*). Она дорсальным концом прикрепляется к верхней челюсти, а вентральным — к нижней челюсти (Меккелеву хрящу) и является главной мышцей, закрывающей рот при схватывании добычи. Третья вентральная порция мышц челюстной дуги вместе с мышцей подъязычной дуги образует тонкую широкую мышцу между правой и левой сторонами нижней челюсти (*m. intermandibularis*). Позади последней жаберной дуги расположена задняя порция висцеральной мускулатуры — её общего сжимателя, которая именуется трапецевидной мышцей (*m. trapezius*). Она задними пучками прикрепляется к дорсальному отделу плечевого пояса, а передний конец её сливается с жаберной мускулатурой.

Наряду с висцеральной мускулатурой, обеспечивающей подвижность жаберно-челюстного аппарата, в головном отделе имеются также и соматические мышцы. Они представлены тремя группами: наджаберная группа затылочных миомеров; поджаберная мускулатура, как продолжение брюшной мускулатуры туловища впереди от плечевого пояса; шесть глазных мышц. Наджаберная дорсальная часть, как продолжение мускулатуры туловищных миомеров, доходит до черепа, где и кончается, образуя затылочную мускулатуру. Вентральная часть образует поджаберную мускулатуру, идущую вперёд от плечевого пояса и дифференцирующуюся на отдельные мускульные пучки. Спереди она прикрыта межчелюстными мышцами. Основание этих мышц составляет *m. coraco-argualis* в форме треугольника. От его вершины отходят мышцы к различным дугам висцерального скелета. Посередине отходит непарная мышца, прикрепляющаяся спереди к месту соединения двух половин нижней челюсти — *m. coraco-mandibularis*. Сбоку лежит парная мышца *m. coraco-hyoideus*, прикрепляющаяся к подъязычной дуге. Более короткие мышечные пучки, связывающие основание каждой жаберной дуги с коракоидным отделом плечевого пояса — *m. coraco-branchialis*.

Глазные мышцы в количестве шести тонких и узких мускулов приводят глаз в движение: они расположены двумя группами — прямые и косые мышцы. Прямые мышцы глаза в числе четырёх начинаются в нижнем заднем углу глазницы и расходятся крестообразно вокруг глазного яблока, прикрепляясь к нему сверху, снизу, изнутри и снаружи: (1) прямая верхняя (*m. rectus superior*) поднимает глаз кверху; (2) прямая наружная (*m. rectus externus*) отводит глаз назад; (3) прямая внутренняя (*m. rectus internus*) отводит глаз вперёд; (4) прямая нижняя (*m. rectus inferior*) лежит глубоко под глазом напротив верхней прямой мышцы и опускает глаз вниз. Косые мышцы глаза в числе двух начинаются в переднем углу глазницы, а оканчиваются на верхней и нижней поверхностях глаза: (1) косая верхняя (*m. obliquus superior*) лежит над глазным яблоком и отводит его вверх и вперёд; (2) косая нижняя (*m. obliquus inferior*) лежит под глазным яблоком и отводит его вниз и вперёд.

Осетровые. Туловищная мускулатура с наружной стороны имеет вид зигзагообразно изломанных поперечных лент — миомеров, отделённых друг от друга соединительнотканными прослойками — миосептами. На обеих сторонах тела мускулатура делится продольной перегородкой — горизонтальной септой в виде желобка — на две группы: эпаксиальная и гипаксиальная. Поверхностный слой последней обособляется в наружные косые мышцы живота (*m. obliquus abdominis externus*), а на вентральной стороне также обособляется продольная полоса прямой мышцы живота (*m. rectus abdominis*).

Мускулатура жаберно-челюстного аппарата, достигает сложного функционального расчленения на систему мышц, совершающих самостоятельные акты: захватывание пищи, дыхательные и глотательные. Мускулатура челюстной и подъязычной дуг представляет группу мышц, тесно связанных в единую систему выдвигания челюстного аппарата для захватывания пищи со дна. Мышцы, соединяющие верхнюю челюсть с осевым черепом, отсутствуют. Передний дорсальный отдел мускулатуры подъязычной дуги образует мощную мышцу — *m. protractor hyomandibularis*, выдвигающую челюстной аппарат вперёд. Задний дорсальный отдел мускулатуры подъязычной дуги обособляется в две мышцы: первая, оттягивающая челюстной аппарат назад, носит название *m. retractor hyomandibularis*, а вторая, поднимающая жаберную крышку, именуется оперкулярной мышцей (*m. levator operculi*). Вентральный отдел челюстных мышц образует *m. adductor mandibulae*, прикрепляющийся одним концом к верхней, а другим — к нижней челюсти. Вентральный отдел мускулатуры подъязычной дуги носит общее название *m. constrictor ventralis*, который распадается на переднюю часть (*anterior*) и заднюю часть (*posterior*). Дорсальные мышцы жаберных дуг образуют ряд мышц — поднимателей дуг (*m. levator arcus branchialis*). Вентральные мышцы жаберных дуг образуют три системы мышечных пучков: поддужные прямые (*m. subarculata recti*), вентральные косые (*m. obliquus ventralis*) и вентральные поперечные (*m. transversus ventralis*).

Соматическая мускулатура в голове представлена затылочными мышцами, соединяющими череп с туловищем. Они являются продолжением эпаксиальной группы мышц миомеров туловища, заполняющих затылочные впадины черепа. Поджаберная (гипобранхиальная) мускулатура представлена тремя мышцами, идущими от плечевого пояса вперёд к вентральным отделам челюстного и жаберного аппаратов. Соответственно местам прикрепления от коракويدного отдела пояса грудных плавников к жаберным и подъязычным дугам эти мышцы называются *m. cartilago arcuata anterior*, *m. cartilago arcuata posterior*, *m. branchio-mandibularis*.

Глазные мышцы те же, что и у акулых рыб.

Строение мускулатуры головы акулы, полиптеруса и амии изображено на рис. 68. Подробный анализ строения мускулатуры костистых рыб в сравнении с таковым у базальных групп приведён в обзорах (Diogo et al., 2008; Ziermann, Diogo, 2019).

Костистые рыбы. В общих чертах мускулатура костистых рыб сходна с мускулатурой акулых, однако здесь наблюдается дальнейшая дифференциация и появление особых мышц, связанных с движением жаберной крышки.

Мускулатура туловищной области костистых рыб отличается слабой дифференцировкой и имеет сходное строение у разных видов. Она так же, как и у хрящевых, составляя в целом большую боковую мышцу (*m. lateralis magnus*), делится продольной горизонтальной септой (*septa horisontalis*) на спинную (эпаксиальную) и брюшную (гипаксиальную). Каждая из этих частей состоит из отдельных миомеров, имеющих изогнутую форму и разделённых тонкими соединительно-тканевыми прослойками — миосептами. Такое простое строение миомеров, заметное с поверхности, не соответствует их строению в толще мускулатуры, где миосепты проходят наискось, вследствие чего миомеры имеют вид конусов, вложенных друг в друга, а на поперечном срезе — концентрически расположенных колец. Со спинной стороны тела располагается длинейшая мышца спины (*m. longissimus dorsi*), выделяющаяся благодаря резкому сужению и изгибу дорсальных частей спинных миомеров. В вентральной части также можно различить несколько порций мышц. Наружная косая мышца живота (*m. obliquus abdominis externus*) занимает поверхностную дорсальную часть гипаксиальной мускулатуры. Отдельные мышечные волокна в её миомерах тянутся косо сверху вниз и назад. Внутренняя косая мышца живота (*m. obliquus abdominis internus*) видна на боковой поверхности брюшной стенки, несколько ниже вышеописанного мускула. Волокна её так же, как и в предыдущей мышце, направлены косо, но в противоположном направлении. Мышца занимает всю боковую стенку брюшной полости, но верхняя её часть прикрыта наружной косой мышцей. Прямая мышца живота (*m. rectus abdominis*) занимает самую среднюю часть вентральной поверхности туловища. От косых мышц она отличается расположением волокон, которые идут не косо, а вдоль продольной оси тела. У осетровых и костистых рыб снаружи большой боковой мышцы вдоль боковой линии расположена прямая боковая поверхностная мышца (*m. rectus lateralis*, s. *m. lateralis superficialis*). Начинается она на небольшом расстоянии от плечевого пояса и тянется вдоль тела до хвостовой лопасти.

Висцеральная мускулатура головы имеет более сложное строение, чем у хрящевых рыб. Основные мускулы схематично представлены на рис. 69. В связи с появлением жаберной крышки, исчезает система жаберных констрикторов, зато усложняются производные констрикторов челюстной и подъязычной дуг, в частности, появляются мышцы, приводящие в движение жаберную крышку. В движении жаберной крышки принимают участие следующие мышцы. Подниматель жаберной крышки (*m. levator operculum*), который начинается на латеральной стороне *ptericum*, и затем его волокна, веерообразно расходясь, прикрепляются к верхнему краю *operculum*. Мускул, отводящий жаберную крышку (*m. dilatator operculum*), лежит спереди вышеописанной мышцы и имеет вид треугольника, направленного вершиной вниз. Верхней широкой частью мышца прикрепляется к наружному краю *ptericum*, а заканчивается на верхнем переднем углу *operculum*. При сокращении этой мышцы задняя часть жаберной крышки отводится в сторону. Мускул, приводящий жаберную крышку (*m. depressor operculum*), начинается на боковой поверхности затылочной области черепа и прикрепляется к внутренней поверхности крышечной кости. Волокна его тянутся в поперечном направлении и при сокращении жаберная крышка прижимается внутрь.

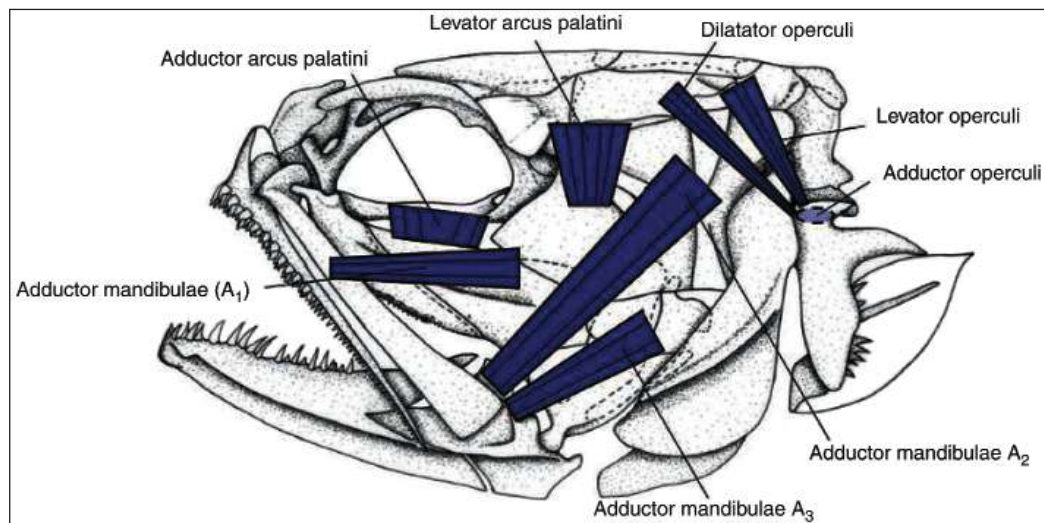


Рис. 69. Схема некоторых мышц головы представителя актиноптеригий *Carapus* (Ophidiiformes: Carapidae). Не изображены *protractor hyoideus* (s. *geniohyoideus*) и *sternohyoideus*, которые принимают участие в открывании рта.

Мускулатура, принимающая участие в приведении нижней челюсти: *adductor mandibulae* (A1, A2, A3), *levator arcus palatini*, *dilatator operculi*. Мускулатура, участвующая в перемещении гиоидной дуги: *adductor operculi*, *adductor arcus palatini*, *levator operculi* (по Huby, Parmentier, 2019).

Приводящий мускул нижней челюсти (*m. adductor mandibulae*) лежит впереди *preoperculum*. Волокна его расходятся веерообразно по направлению снизу вверх; в нём можно различить три порции (рис. 69). Мышца начинается на боковой поверхности мозгового черепа (на *sphenoticum*) и на передней поверхности *preoperculum*, оканчивается на задней части нижней челюсти и заднем верхнем крае верхнечелюстной кости. Эта мышца при сокращении закрывает рот, приводя нижнюю челюсть, а также оттягивает назад задний конец верхнечелюстной кости. Подниматель нёбной дуги (*m. levator arcus palatini*): его передний край участвует в образовании заднего края глазницы. Мускул начинается на передней части боковой поверхности слуховой области мозгового черепа и оканчивается на латеральной поверхности *hyomandibulare*; поэтому его ещё называют *m. levator hyomandibulare*. Он поднимает верхнюю челюсть вместе с подвеском вверх. Приводящий мускул нёбной дуги (*m. adductor arcus palatini*) лежит ещё глубже под вышеназванным мускулом, небольшая часть его видна в заднем нижнем углу глазницы. Он начинается на боковой части мозгового черепа, оканчивается на гиомандибулярной и крыловидных костях. Трапецевидная мышца (*m. trapezius*) — небольшая мышца, лежащая над верхним задним краем жаберной крышки. Как и у акул, эта мышца связывает плечевой пояс с затылочной областью черепа. У карповых рыб эта мышца отсутствует.

Соматическая мускулатура в голове представлена мышечными пучками, тянущимися от плечевого пояса вперёд к гиоиду. К ней относятся следующие мышцы. *M. sternohyoideus*: начинается в виде парного образования от передней части плечевого пояса и латеральных сторон клейтрума и тянется вперёд в виде непарной мышцы, прикрепляясь передним концом к *urohyale*. *M. geniohyoideus* — парная мышца, идущая от латеральной стороны передней части гиоида к внутренней поверхности переднего конца нижней челюсти, к которой она прикрепляется несколькими пучками.

Мускулатура плавников. Мускулатура плавников пластиножаберных рыб представлена мускулатурой непарных и парных плавников. Мускулатура непарных плавников образована особыми мускулами, отщепившимися от миотомов с обеих сторон скелета плавников. Из этих пучков образуется правая и левая группы мышц непарного плавника. Мускулатура парных плавников также образована пучками мышцы, отчленившимися от нескольких миотомов. В грудных плавниках обособлена дорсальная мускулатура над скелетными лучами, поднимающая или отводящая плавник (*m. adductor pectoralis*) и вентральная мускулатура, опускающая или приводящая плавник (*m. abductor pectoralis*). Дорсальная и вентральная мускулатура плавников не дифференцирована на отдельные мускулы, а функционирует как единое целое. Мускулатура брюшных плавников также состоит из отдельных пучков, отделившихся от ряда миотомов. Передним концом они прикрепляются к тазовому поясу, а задним — к дистальным концам хрящевых лучей. Как и в грудных плавниках, мускулатура брюшных плавников располагается по обеим сторонам скелета с дорсальной и вентральной сторон, образуют дорсальную и вентральную группу мышц.

У осетровых мускулатура плавников во многом сходна с таковой акулых рыб. Мускулатура непарных плавников состоит из отдельных сегментальных мышечных элементов, отчленившихся от дорсальных концов миотомов, проксимальным концом прикрепляющихся к радиальным лучам, а дистальным — к лепидотрихиям. Мускулатура грудных плавников подразделяется на дорсальную и вентральную. Дорсальная группа мускулов поднимает плавник; эти мышцы, как и у акулых, называются аддукторами (*m. adductor pectoralis*). Вентральная группа мускулов опускает плавник, они называются абдукторами (*m. abductor pectoralis*). Кроме этого, имеются мышцы, растягивающие плавник и оттягивающие его — это протракторы и ретракторы. Сходное строение имеет и мускулатура брюшных плавников.

У костистых рыб мускулатура непарных плавников состоит из отдельных пучков, идущих к плавниковым лучам, которые поднимают или опускают последние. (рис. 70а). Среди них различают следующие. Опускатели (*m. depressor*) — небольшие мышцы, прикрепляющиеся к каудальной стороне луча и служащие для опускания лучей плавника. Подниматели (*m. erector*) — также небольшие мышцы (иногда двойные) прикрепляются к передней части плавникового луча и при сокращении поднимают луч. Наклоняющие мышцы (*m. inclinator*) — они лежат сверху вышеназванных мышц и прикрепляются к боковой части луча, другим концом — к кожным покровам и служат для наклона лучей плавника в стороны.

В хвостовом плавнике под *m. lateralis superficialis* лежит группа внутренних (*intrinsic*) мышц, управляющих движением этого отдела (рис. 70б). Имеют-

ся приводящие мышцы (*m. adductor*); от позвоночных дуг к хвостовым лучам идёт сгибатель *m. flexor*, дорсальный и вентральный; лучи между собой связаны пучками *m. interradians*. Каждая лепидотрихия способна к движениям за счёт мускульных пучков, с обеих сторон окружающих её основание.

Мускулатура парных плавников в связи с самостоятельной подвижностью переднего и заднего краёв, обладает дорсальной и вентральной группами

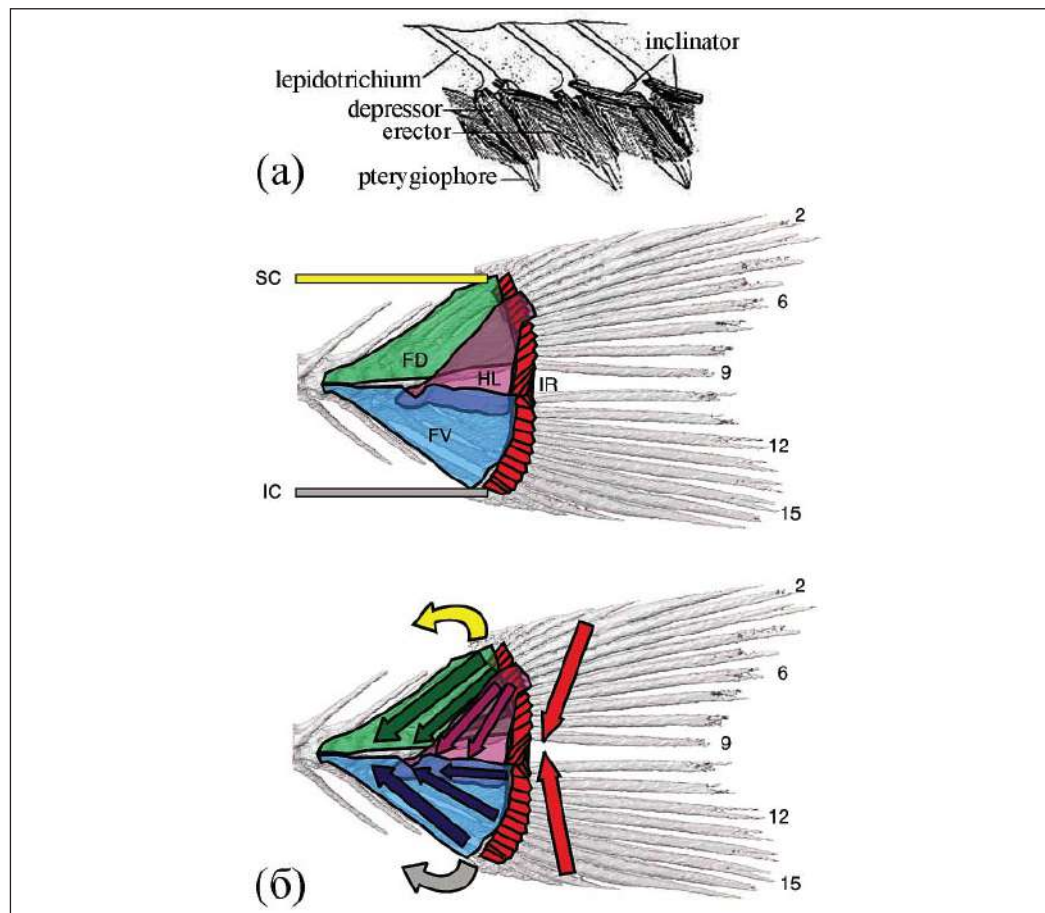


Рис. 70. Мускулатура непарных плавников.

а – схема мускулатуры спинного плавника костистой рыбы.

б – внутренние мышцы хвостового плавника *Lepomis macrochirus* (Centrarchiformes: Centrarchidae) по данным компьютерной томографии. Стрелки обозначают направления сокращений мышц (по данным электростимуляции). Лучи плавника пронумерованы сверху вниз. Поверхностные мышцы не изображены. Обозначения: FD – flexor dorsalis; FV – flexor ventralis; HL – hypochochordal longitudinalis; IC – infracarinalis; IR – interradians, designated by fin ray position; SC – supracarinalis (по Flammang, Lauder, 2008).

мышц, расчленённых на отдельные пучки, оттягивающие и прижимающие передние и задние лучи плавников.

Мускулатура грудных плавников представлена следующими мышцами. Отводящая поверхностная мышца (*m. abductor superficialis*) отводит грудной плавник. Она начинается на внутренней поверхности *cleithrum* и оканчивается на основаниях лучей плавника, занимая почти всю латеральную поверхность основания грудного плавника. Отводящая глубокая мышца (*m. abductor profundus*) лежит под поверхностным мускулом, и её нижняя часть выступает из-под вентрального края поверхностного мускула. Приводящая поверхностная мышца (*m. adductor superficialis*) отличается почти вертикальным расположением волокон, которые идут от верхней части *cleithrum* к основаниям лучей плавника. Приводящая глубокая мышца (*m. adductor profundus*) лежит вентральнее выше-названной мышцы, её волокна тянутся более или менее горизонтально. Она начинается на медиальной поверхности коракоида и оканчиваются на основаниях лучей. Под ней располагаются небольшие мышцы, идущие от коракоида к лучам плавника.

Эволюционные преобразования мускулатуры головы. Основные поджаберные мышцы перечислены в табл. 4. *M. sterno-hyoideus* имеется у всех Gnathostomata. У *Latimeria* эти мышцы парные. *M. sternohyoideus* есть у всех примитивных челюстноротых. У Actinopterygii (включая *Polypterus*) этот мускул начинается на *hypobranchiale-3* и называется *branchio-mandibularis*. У Teleostei он модифицирован или отсутствует. *M. coraco-branchialis* имеется только у Chondrichthyes и Chondrostei. В эволюции рыб наблюдается упрощение в структуре как поджаберной мускулатуры (рис. 71), так и мускулатуры

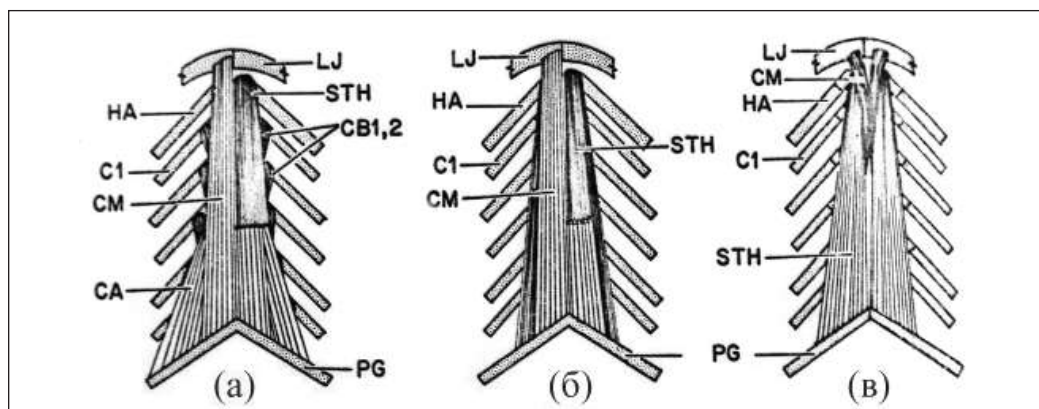


Рис. 71. Поджаберная мускулатура, вид снизу: а – генерализованные Elasmobranchii; б – генерализованные Dipnoi; в – генерализованные Actinopterygii. Basibranchialia не показаны. Обозначения: С1 – *ceratobranchiale 1*; СА – *coraco-arcualis*; CB1, 2 – *m. coraco-branchialis 1, 2*; CM – *coraco-mandibularis*; HA – *hyoid arch*; LJ – *lower jaw*; PG – *pectoral girdle* (пояс грудного плавника); STH – *m. sternohyoideus*.

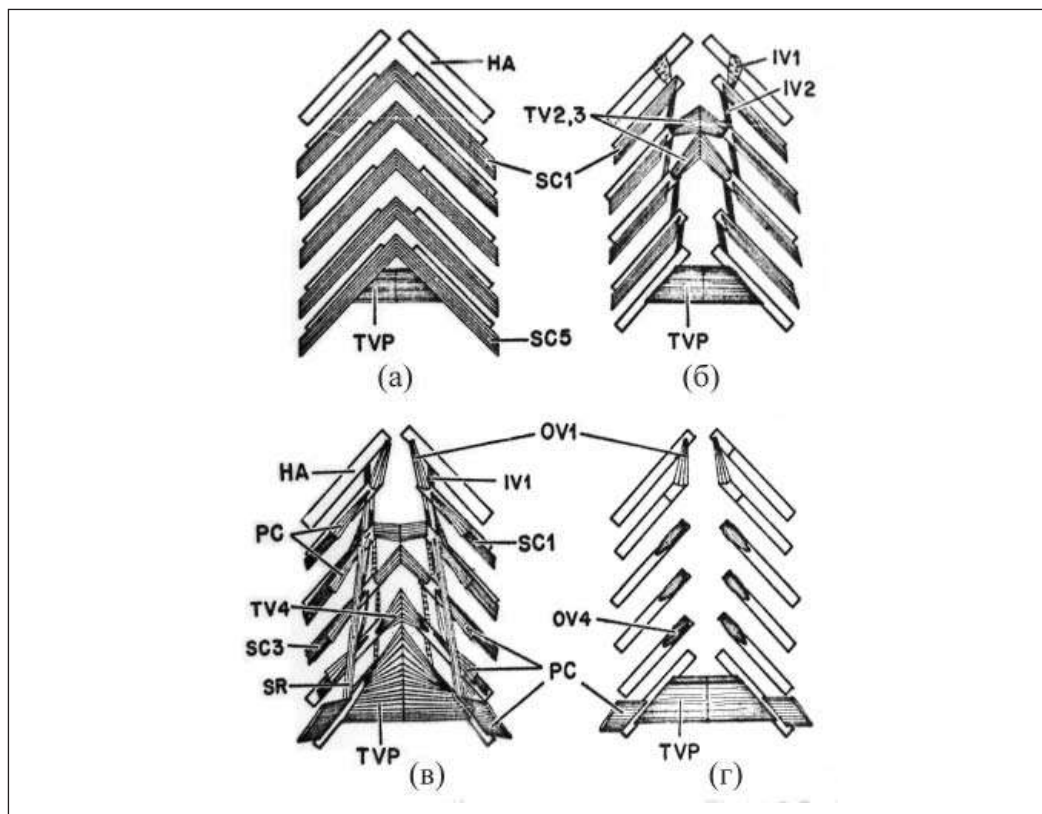


Рис. 72. Жаберные дуги и жаберная мускулатура: а – генерализованные Elasmobranchii; б – Dipnoi; в – *Latimeria*; г – генерализованные Actinopterygii. Обозначения: HA – hyoid arch (гиоидная дуга); IV – interarcualis ventralis; OV – obliquis ventralis; PC – pharyngoclavicularis; SC – superficial constrictor; SR – subarcualis rectus; TVP – transversus ventralis.

жаберных дуг (рис. 72). В частности, поверхностные констрикторы есть на всех дугах у Chondrichthyes; их нет на 5-й дуге у *Latimeria*. Поперечные мышцы (кроме *m. transversus ventralis posterior*) отсутствуют у Chondrichthyes, но есть у Dipnoi и *Latimeria*. У Actinopterygii они заменяются на *m. obliquus ventralis*. У Dipnoi и *Latimeria* между всеми дугами лежат междуговые мышцы. Они отсутствуют у Chondrichthyes и Actinopterygii. У последних подвижность жаберных дуг осуществляется за счёт *m. obliquus ventralis*; эти мышцы идут от hypobranchiale к ceratobranchiale той же дуги. Жаберный скелет *Scorpaena plumieri* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae), представителя продвинутой группы костистых рыб, изображён на рис. 73.

M. adductor mandibula и поджаберная мускулатура вымерших групп рыб изображены на рис. 74. В эволюционных преобразованиях жевательной мыш-

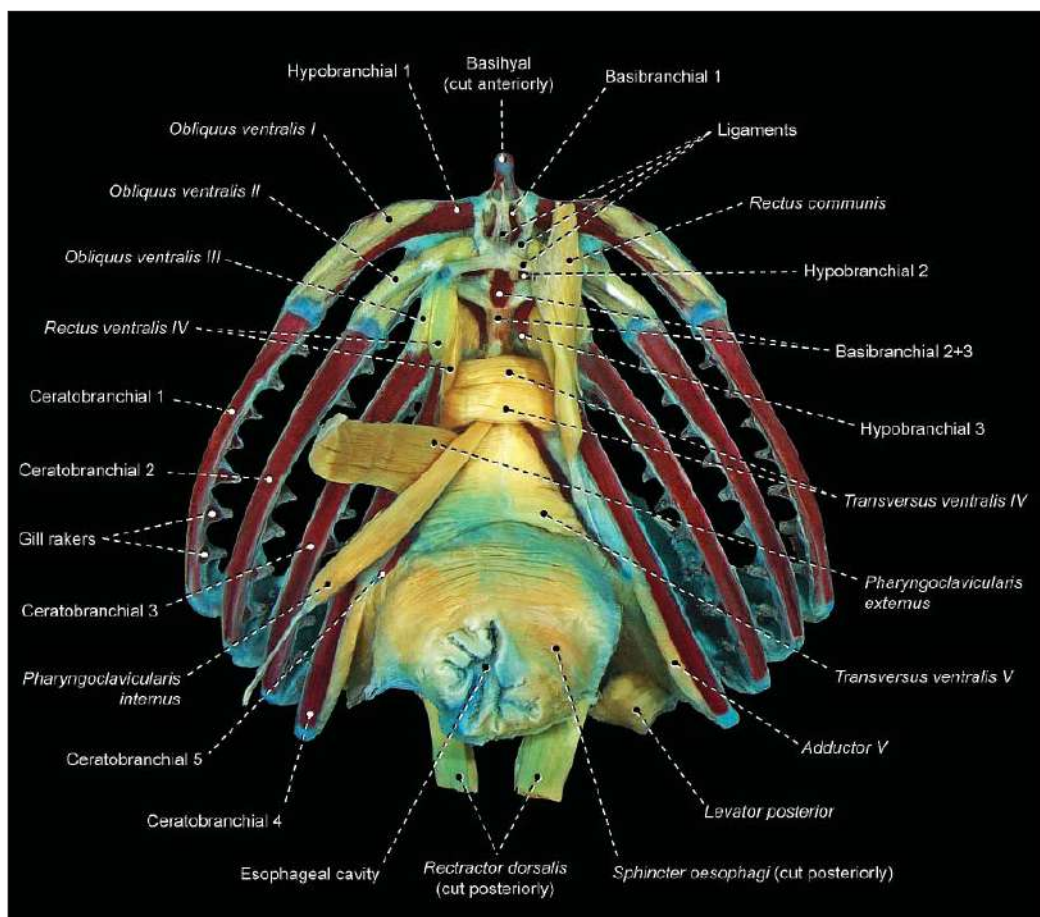


Рис. 73. Жаберная мускулатура *Scorpaena plumieri* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae), вид снизу (по Datovo et al., 2014).

цы прослеживаются следующие тенденции: (1) веерообразная форма; (2) выделение подглазничной порции; (3) появление межмандибулярной порции; (4) разделение подглазничной порции на две; (5) потеря подглазничной порции у Actinistia и Teleostei.

Глазные мышцы у костистых рыб имеют то же расположение и наименование, что и у всех вышестоящих позвоночных и полностью соответствуют таковым акулых рыб. Отличие заключается только в том, что четыре прямые мышцы медиальными частями плотно охватывают зрительный нерв и вместе с ним входят в особую трубку в костях черепа, именуемую миодомом (myodome), на дне которой и прикрепляются.

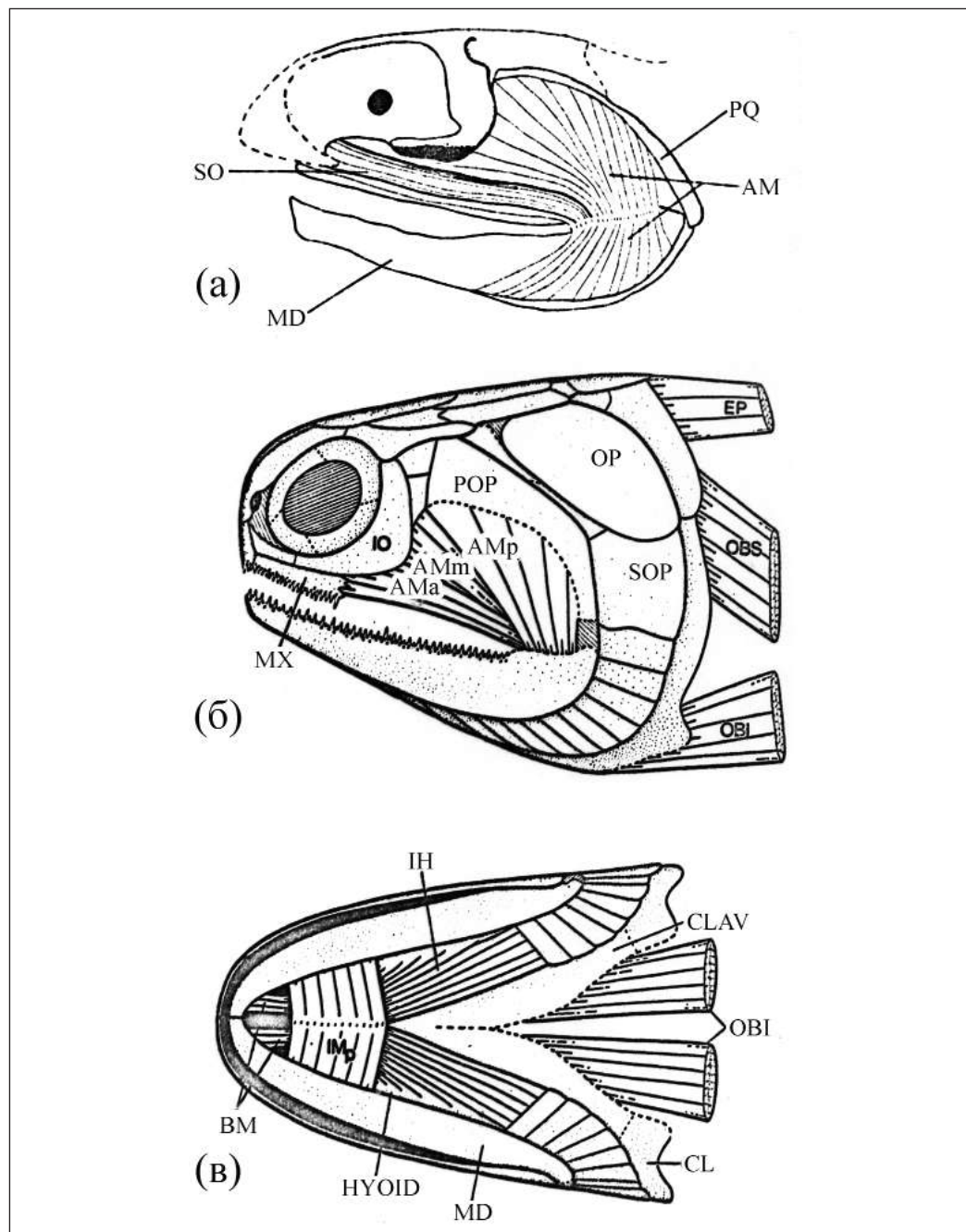


Рис. 74. Жевательная мышца *m. adductor mandibulae* и поджаберная мускулатура древних рыб: а — девонская акула *Cladodus*; б-в — *Palaeonisci*.

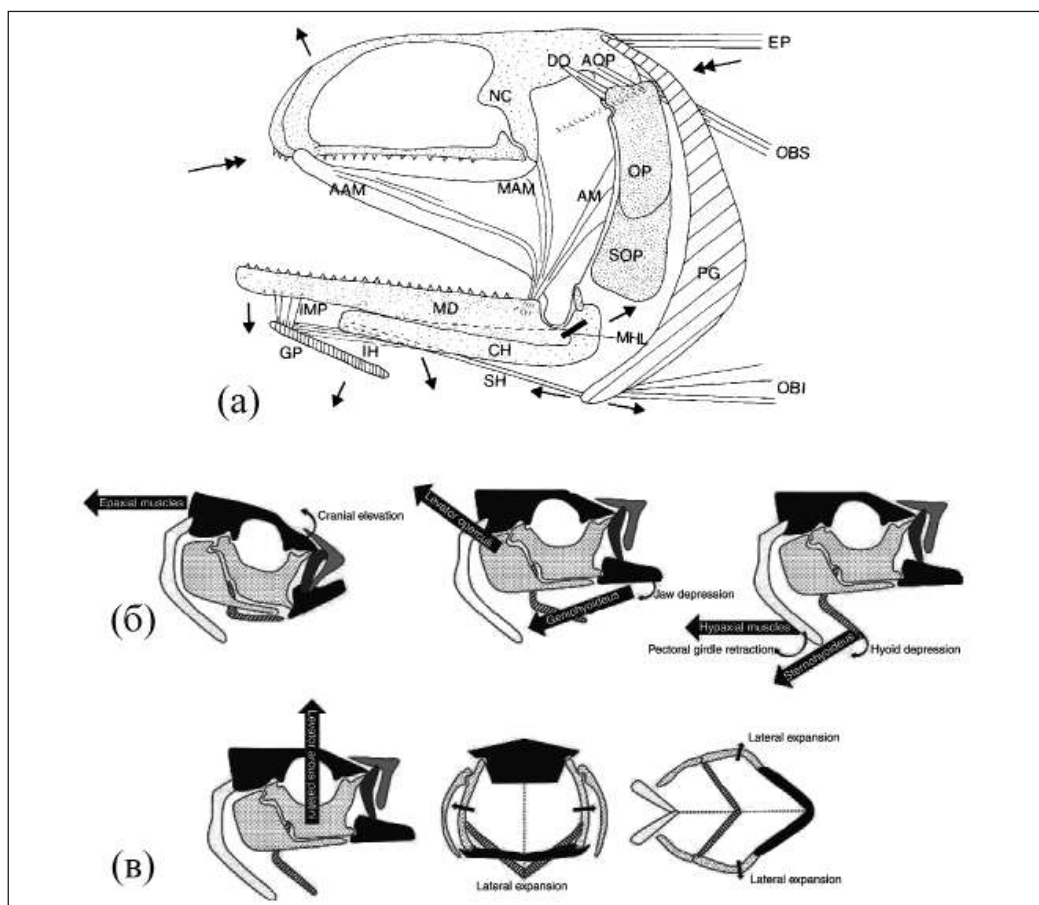


Рис. 75. Механизмы питания.

а – Palaeonisci. Обозначения: AAM – anterior division of adductor mandibulae complex; AM – posterolateral division of adductor mandibulae (подразделения жевательной мышцы); AOP – adductor operculi; CH – ceratohyal; DO – dilator operculi; EP – eraxial musculature; GP – gular plate (гулярная пластинка); IH – interhyoideus; IMP – intermandibularis posterior; MAM – medial division of the adductor mandibulae complex (медиаьное подразделение жевательной мышцы); MD – mandible; MHL – mandibulohyoid ligament; NC – neurocranium; OBI – obliquus inferioris; OBS – obliquus superioris; OP – operculum; PG – pectoral girdle (пояс грудного плавника); SH – sternohyoideus; SOP – suboperculum (по Lauder, 1980).

б, в – питание всасывания у костистых рыб; б – схема механизмов при питании путём всасывания; в – схема латерального расширения рото-жаберной полости. Рот открывается вследствие сокращения (поочерёдного или одновременного) следующих мускулов: (1) сокращение эпаксиальной мускулатуры ведёт к подниманию черепа; (2) сокращение *m. geniohyoideus* (*s. m. protractor hyoidei*) и *m. levator operculi* вызывает отведение вниз нижней челюсти; (3) отведение гиоида осуществляется вследствие сокращения *m. sternohyoideus* или сокращения этого мускула вместе с гипаксиальной мускулатурой; (4) сокращение *m. levator arcus palatini* ведёт к латеральному расширению элементов гиоидной дуги (по Huby, Parmentier, 2019).

Таблица 4.

Основные поджаберные мускулы

Мускул	Начало	Прикрепление
sternohyoideus	пояс грудного плавника (P)	гиоидная дуга или urohyale
geniohyoideus	гиоидная дуга	нижняя челюсть
coraco-mandibularis (branchio-mandibularis)	пояс P и/или m. sternohyoideus (hypobranchiale-3)	нижняя челюсть
coraco-arcualis	пояс P	m. sternohyoideus
coraco-branchialis	пояс P и медиальные поджаберные мускулы	ceratobranchiale каждой дуги

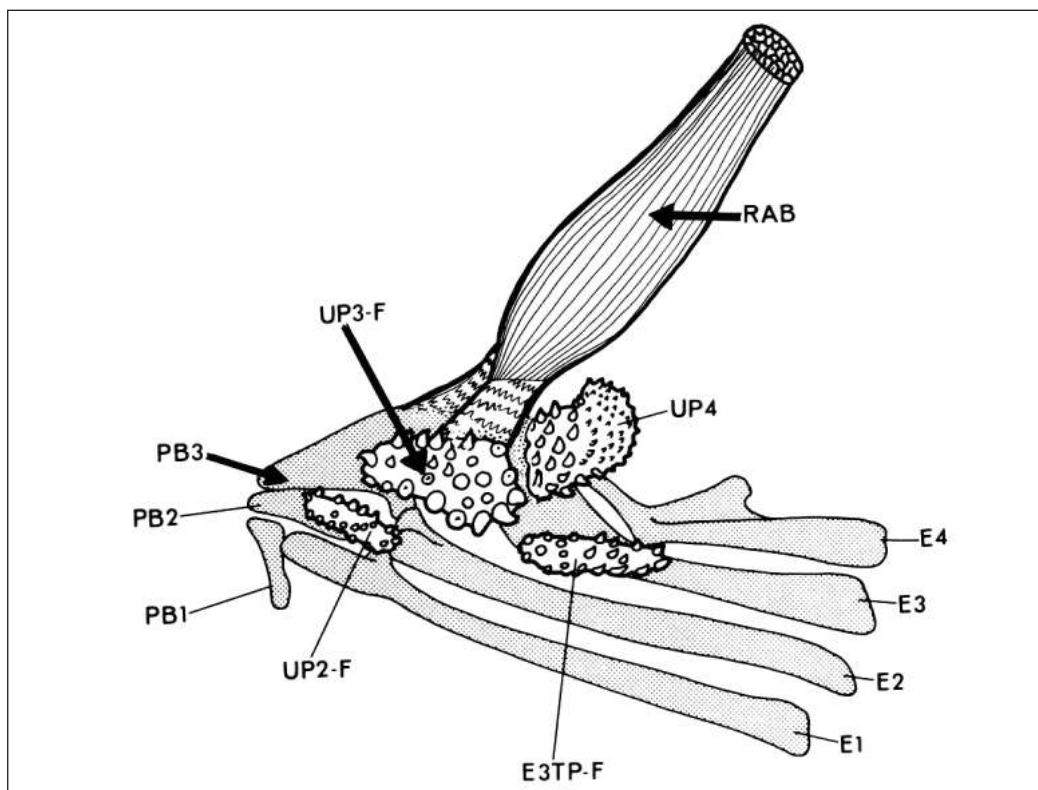


Рис. 76. Элементы дорсальной части жаберных дуг и мускула retractor dorsalis (RAB) у *Epinephelus* (Perciformes: Epinephelidae) (вид снизу). Мускул прикреплен к верхней озублённой пластинке (UP3-F) слитой с pharyngobranchiale 3 (PB3). Остальные обозначения: E 1-4 – epibranchials; PB – pharyngobranchials; TP-F – toothplate fused to endoskeleton (зубная пластинка слитая с эндоскелетом); UP – upper toothplate (верхняя зубная пластинка); UP-F – upper toothplate fused to endoskeleton (верхняя зубная пластинка слитая с эндоскелетом) (по Lauder, Liem, 1983).

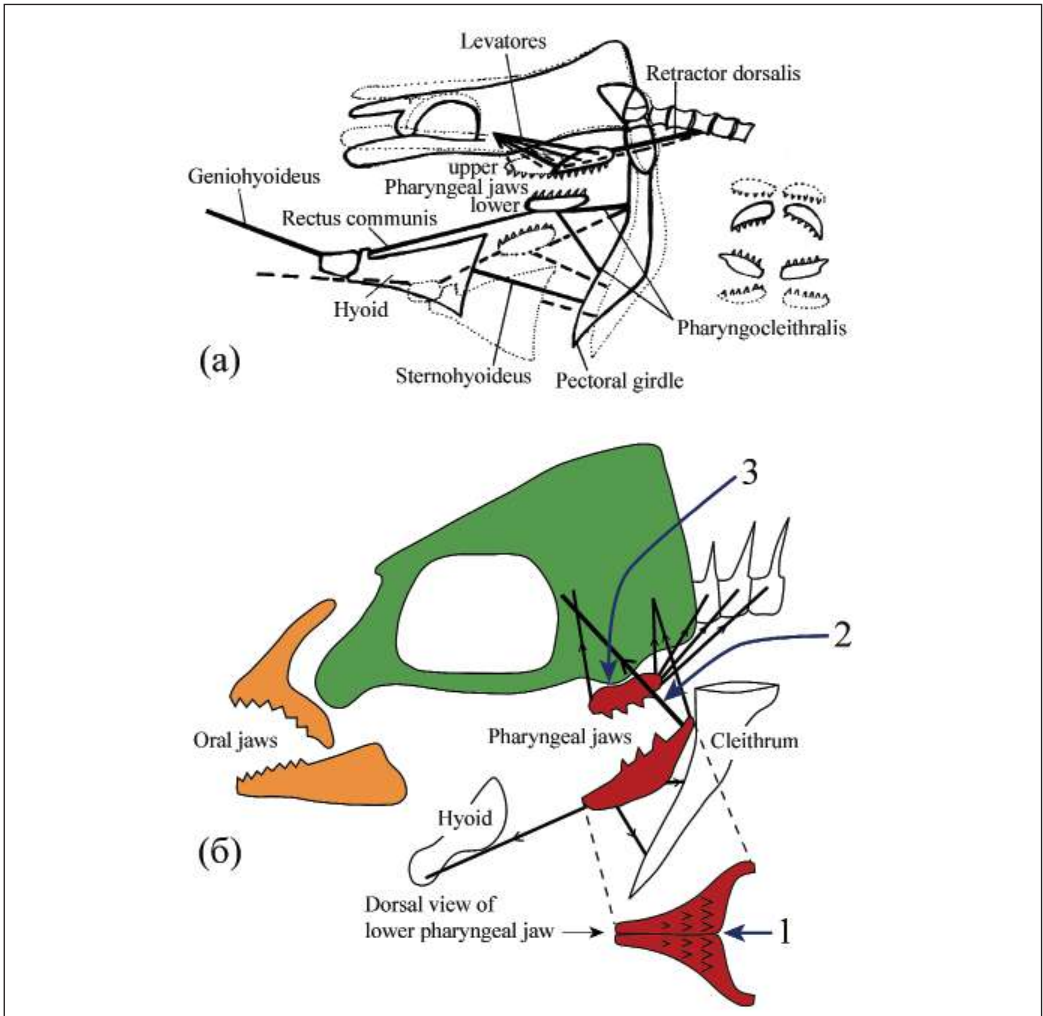


Рис. 77. Механизмы перемещения глоточных челюстей при питании костистых рыб. а — упрощённая схема иллюстрирующая действие *m. retractor dorsalis* у *Euteleostei*. Сплошные линии — положение мышц и костных элементов во время приведения глоточных челюстей. Пунктирные линии — положение мышц и костных элементов при отведении глоточных челюстей (по Lauder, Liem, 1983).

б — схема модифицированных глоточных челюстей у продвинутых групп костистых рыб — в частности — у представителей цихлид (*Cichlidae*). Красные элементы — верхняя и нижняя глоточные челюсти; элементы мускулатуры — чёрные толстые линии; направления перемещения — стрелки. Пронумерованы три основных особенности модифицированного глоточного аппарата: (1) левый и правый элементы нижней глоточной челюсти объединены в единую структуру; (2) заднее плечо нижней глоточной челюсти подвешено к неврокраниуму посредством мускульного тяжа; (3) верхняя глоточная челюсть имеет диартрозное (подвижное прерывное) сочленение с нижней областью неврокраниума (по Mabuchi et al., 2007).

Эволюция механизма питания. Исходный механизм питания (“*ram feeding*”: Palaeonisci, Dipnoi, Chondrichthyes) заключается в следующем. Стабилизация неврокраниума за счёт эпаксиальной мускулатуры (maxillare, если имеется, неподвижно); стабилизация пояса грудных плавников, сокращение *m. sternohyoideus* — отведение вниз гиоида — отведение вниз мандибулы (рис. 75а). У более эволюционно продвинутых групп рыб (*Amia*, примитивные Teleostei) появляются два независимых механизма открывания рта: (1) исходный; (2) формирование interoperculum и оперкулярной серии мышц. В соответствии со вторым механизмом, отведение вниз нижней челюсти осуществляется за счёт дорсального поворота жаберной крышки (сокращение *m. levator operculi*), который передаётся на interoperculum и через интероперкуломандибулярный лигамент — на мандибулу (рис. 75б, в). Два механизма открывания рта позволяют изменять время опускания гиоида в зависимости от раскрытия рта и увеличивают возможность регуляции количества воды, протекающей через ротовую полость. Появление свободного maxillare и interoperculum позволяет создать всасывательный эффект при питании (“*suction feeding*”). При засасывании жертвы выдвижение рта обеспечивает низкое давление в ротовой полости и на 80% сокращает расход энергии по сравнению с перемещением всего тела на то же расстояние. Способность к выдвижению праemaxillare утратили представители Percomorpha приспособившиеся к питанию путём соскабливания и откусывания (например, рыбы-попугаи семейства Scaridae).

Верхняя и нижняя глоточные челюсти у эволюционно продвинутых групп рыб используются преимущественно для окончательной переработки пищи, которая затем направляется в пищевод. Наиболее мощная мышца, управляющая перемещением верхней глоточной челюсти — *m. retractor dorsalis*. Она отходит от pharyngobranchiale 3 (или 3 + 4) и прикрепляется к переднему отделу позвоночника (рис. 76). Мышцы-антагонисты (леваторы) отходят от верхней глоточной челюсти и прикрепляются к неврокраниуму (рис. 77). Движения нижней глоточной челюсти осуществляются за счёт мышц, прикрепляющихся с задней и вентральной стороны к плечевому поясу, а спереди — к *m. sternohyoideus* и гиоиду.

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ОРГАНЫ

Электрическая активность — неотъемлемое свойство живых существ. Электричество генерируют нервные, мышечные и железистые клетки всех животных организмов, так как основные процессы в нервных тканях — возбуждение и торможение — сопровождаются электрическими явлениями.

Способность генерировать электричество наиболее развито у рыб. У большинства рыб электрические органы отсутствуют, но могут присутствовать электрорецепторы. В настоящее время установлено, что около 500 видов рыб способны генерировать и использовать в своей жизни биоэлектрические поля. В соответствии с этим всех рыб подразделяют на три группы: (1) *сильноэлектрические* виды, имеющие электрические органы и создающие вокруг себя сильные электрические поля с целью нападения и обороны; (2) *слабоэлектрические* виды, обладающие специализированными электрогенераторными тканями и образующие электрические поля с целью локации, ориентации и коммуникации; (3) неэлектрические рыбы, т.е. все остальные. В различных отрядах и семействах представлены как сильно- и слабоэлектрические, так и неэлектрические виды. К числу электрических рыб относятся, главным образом, хрящевые и костистые (рис. 78а). К сильноэлектрическим рыбам принадлежат: электрические скаты (*Torpediniformes*), электрические сомы (*Malapterurus*), электрические угри (*Electrophorus*), американский звездочёт (*Astroscopus guttatus*). Примером слабоэлектрических рыб являются скаты рода *Raja*, африканский гимнарх (*Gymnarchus niloticus*) и мормирус (*Mormyrops anguilloides*), а также стеклянная рыба-нож (*Eigenmannia virescens*) (*Gymnotiformes: Sternopygidae*).

Специализированные электрогенераторные клетки (*электроциты*) электрических органов произошли из мышечных (у большинства видов), нервных (у стеклянной рыбы-ножа), или железистых (у электрического сома) клеток. Толщина их очень мала, не превышает 10 мкм. Типичный электроцит представляет собой видоизменённую мышечную клетку. Электроцит покрыт оболочкой — электролеммой. Сходство электроцитов с мышечными волокнами особенно заметно у скатов, у которых эти клетки сохраняют следы поперечной полосатости и способность к сократимости. У разных видов рыб электроциты весьма разнообразны по форме. Обычная форма — пластинообразная. Типичное строение следующее (рис. 79). Каждая электрическая пластинка с одной стороны гладкая, с другой — губчатая, морщинистая. Гладкая сторона называется *лицевой*; к ней подходит нерв, образующий здесь многочисленные разветвления. К другой стороне пластинки, в которой рассеяны её многочисленные ядра и где имеются цитоплазматические выступы в виде сосочков, подходят кровеносные сосуды, разветвляющиеся между этими выступами. Каждая пластинка отделена от соседней прослойками студенистой соединительной ткани, пропитанной электролитом. Поскольку нервные окончания располагаются с одной — гладкой стороны электрической пластинки, во время разряда она становится электроотрицательной, а противоположная губчатая — элек-

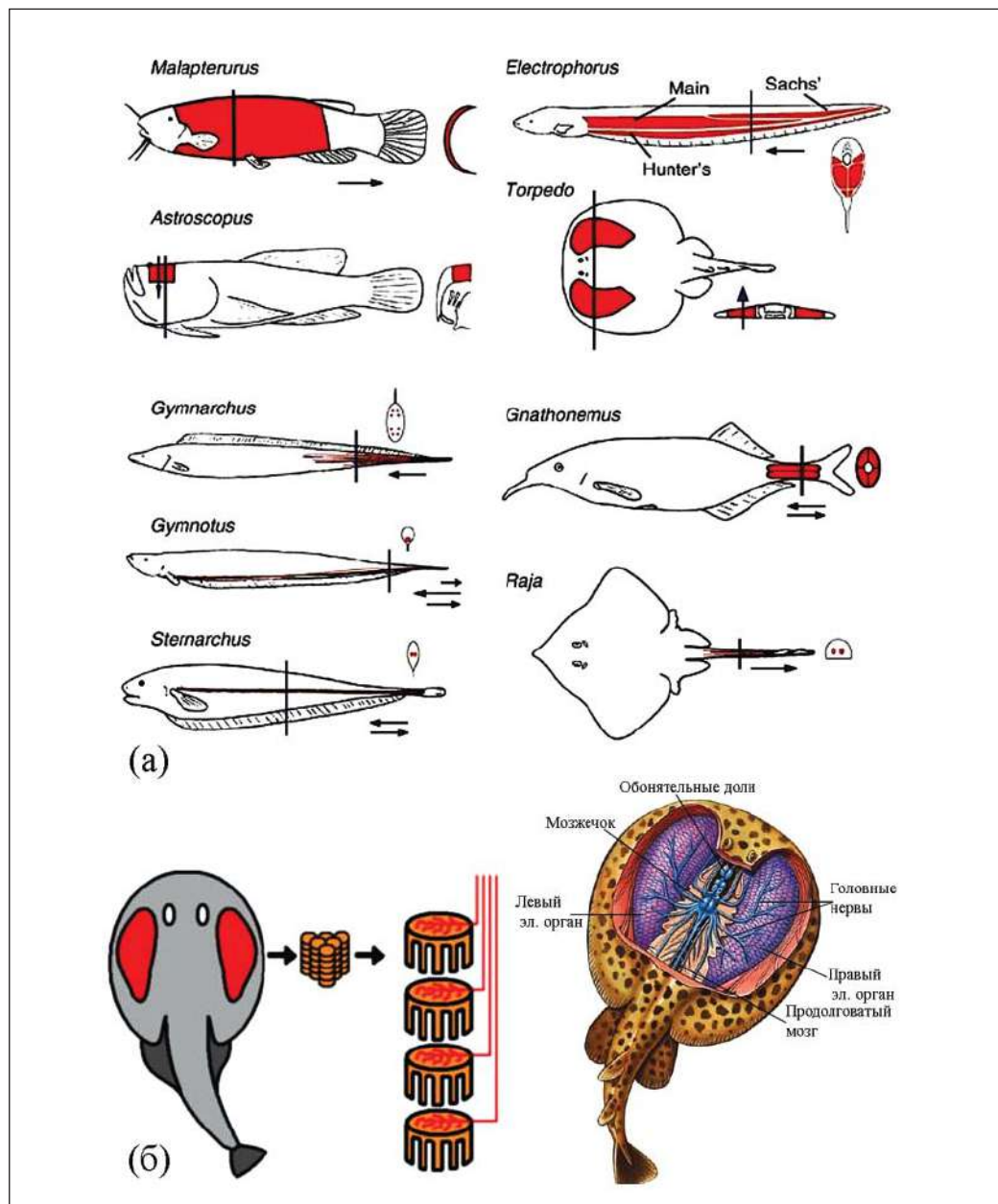
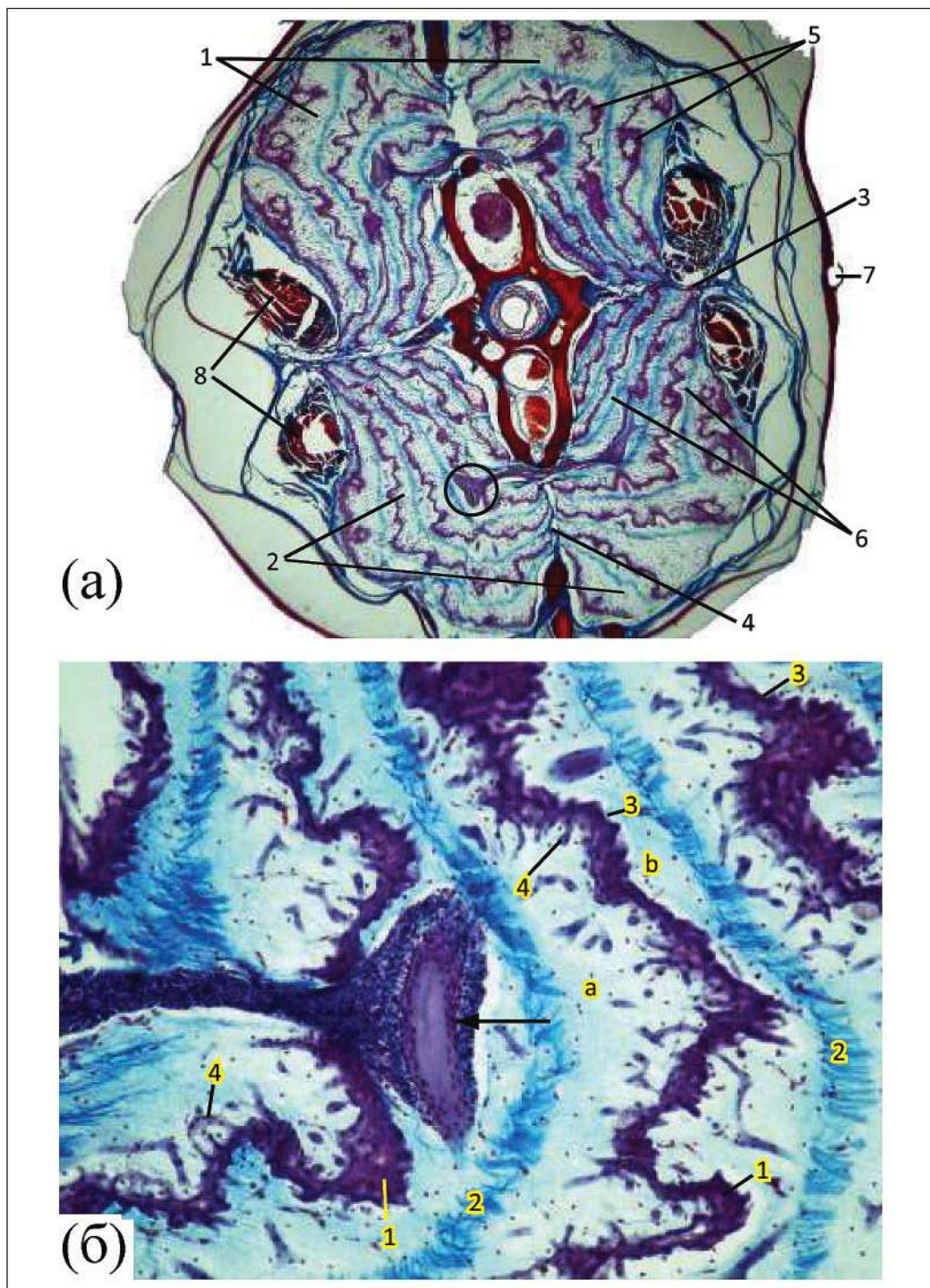


Рис. 78. Электрические органы.

а — расположение электрических органов у разных видов рыб; красным цветом и вертикальной линией отмечено расположение электрического органа, стрелка — направление электрического поля.

б — электрические органы электрического ската *Torpedo* (Torpediniformes).



троположительная; возникающий ток идёт внутри органа от пластинки в слой студенистого вещества.

Пластинки электроцитов в электрических органах рыб расположены по принципу последовательного соединения. При этом увеличивается общий потенциал разряда (увеличивается напряжение). Столбики пластинок контактируют друг с другом по принципу параллельного соединения. При этом отрицательно заряженные лицевые стороны и положительно заряженные задние стороны столбиков соединяются между собой, что ведёт к увеличению суммарного разряда (увеличивается сила тока). От ориентации столбиков зависит ориентация электрического органа в целом. Если лицевая сторона столбиков ориентирована в сторону головы, то голова заряжена отрицательно относительно хвостовой части тела.

В морской воде содержится больше солей, чем в пресной, и поэтому морская вода обладает большей электропроводностью. По проводнику с большей электропроводностью более целесообразна передача тока бóльшей силы, а по проводнику с меньшей электропроводностью — тока высокого напряжения. Поэтому у рыб, обитающих в пресной воде, большую роль играет последовательное соединение, а в морской — параллельное.

Наиболее типично электрические органы устроены у электрических скатов-гнусов (*Torpedo*); более подробно они изучены у средиземноморских представителей *T. marmorata* и *T. torpedo*. Электрические органы у них лежат между висцеральным скелетом головы и грудными плавниками и представляют собой преобразованную висцеральную поперечно-полосатую мускулатуру. Это два симметрично расположенных по бокам тела образования, форма каждого из них напоминает массивную почку. Их относительная масса (по отношению к массе тела) составляет $\sim 1 : 3,4$. Каждый орган состоит приблизительно из 600 шестигранных столбиков, расположенных подобно пчелиным сотам (рис. 78б). В каждом находится около 40 электрических пластинок; лицевая, электроотри-

Рис. 79. Электрический орган рыбы-слоника *Gnathonemus petersii* (Osteoglossiformes: Mormyridae).

а — поперечный срез через хвостовую лопасть с электрическим органом. Электрический орган состоит из четырёх продольных частей: дорсальная (1) и вентральная (2) области разделены септой (3), в вертикальном направлении тяжи разделены позвоночными апофизами и соединительной тканью (4). Электроциты (5) — многоядерные чрезвычайно удлинённые плоские клетки отделённые друг от друга коллагеновыми септами (6). Виден канал боковой линии (7) и мускульные волокна (8). В центральной части — позвонок с хордой, продолговатый мозг, хвостовая артерия и хвостовая вена.

б — электроциты (1), представляющие собой модифицированные мускульные клетки (rhabdomyocytes) глубокой латеральной мускулатуры тела. Электроциты с обеих сторон окружены двумя слизистыми слоями (а и б) и отделены друг от друга коллагеновыми септами (2). Каждый эритроцит имеет сравнительно гладкую переднюю поверхность (3) и заднюю поверхность, снабжённую удлинёнными папиллами (4). Стрелкой обозначен крупный электрический нерв.

По Genten et al., 2009.

цательная сторона, обращена вниз; электрический разряд идёт от брюшной стороны к спинной. К каждой пластинке подходит по одной нервной веточке, исходящей из n. *facialis* (VII), *glossopharyngeus* (IX) и *vagus* (X). Ветви нервов исходят из мощных электрических долей (*lobi electrici*) продолговатого мозга. Электрический разряд электрического ската имеет напряжение от 40 до 60 В при силе тока 50–60 А. Такое относительно невысокое напряжение, но большая сила тока связаны с тем, что в морской воде разряды бóльшей силы тока распространяются лучше, чем разряды высокого напряжения. Мощность отдельных разрядов электрических скатов достигает нескольких киловатт. Такие разряды оказывают весьма сильное воздействие не только на жертву, но и на человека. Наблюдения показали, что момент разряда электрического ската совпадает с его броском на жертву. Пищу ската составляют довольно крупные и быстро плавающие рыбы (ставрида, кефаль), а также ракообразные.

Подобным же призматически-столбчатым строением электрических органов обладает американский звездочёт *Astroscopus guttatus*. Этот представитель семейства *Uranoscopidae* обитает у берегов Северной Америки. Электрические органы его расположены позади глаз, в расширенной глазнице (ниже и позади глазного яблока). Они представляют собой видоизменённые заглазничные мускулы, имеют овальную форму и состоят приблизительно из 200 тонких электрических пластинок, сложенных в вертикальный столбик, лицевой стороной вверх. Во время разряда спинная сторона рыбы оказывается электроотрицательной, а брюшная — электроположительной; разряд идёт в дорсо-вентральном направлении. Величина разряда этих органов достигает 40–50 В при силе тока 50–60 А.

Электрический угорь *Electrophorus electricus* обладает наиболее мощным из современных рыб электрическим аппаратом. Эта пресноводная рыба обитает в притоках рек Амазонка и Ориноко, а также в болотах северо-восточной части Южной Америки. Электрические органы угря представляют собой утолщённые тяжи изменённой боковой мускулатуры, проходящие с каждой стороны вдоль брюшной половины хвостового стебля на протяжении $4/5$ длины тела. Они состоят примерно из 70 столбиков; каждый столбик включает 6 тыс. отдельных пластинок, которые обеспечивают разряд от хвостовой лопасти к голове. Электрические столбики угря расположены горизонтально, а не вертикально, как у ската. Относительная масса электрических органов угря (по отношению к массе тела) — $\sim 1 : 2,66$. Наибольшее напряжение разряда у крупных электрических угрей, по наблюдениям в аквариуме, может достигать 650 В, а у рыб меньших размеров — до 350 В. Сила тока при этом, однако, не велика — всего $1/2$ – $3/4$ А. Непосредственно вблизи угря напряжение достигает 1200 В при силе тока 1,2 А. Такой мощный электрический разряд убивает лягушку и рыбу и может паразитировать человека.

У электрического сома *Malapterurus electricus* строение электрического органа своеобразно. Это придонная пресноводная рыба, обитающая в тропических и субтропических водоёмах Африки. Электрический орган сома представляет собой сильно развитый студенистый слой, залегающий непосредственно под кожей, покрывает мускулатуру и тело как бы сплошным футляром. Орган протягивается от головы до начала жирового и анального плавников. Обе его по-

ловины сходятся посередине тела, разделяясь между собой соединительнотканной перегородкой. Орган легко отделяется от подстилающего слоя, его масса по отношению к массе тела составляет $\sim 1 : 3,55$. Электрические пластинки в нём разбросаны беспорядочно и размещаются поперёк тела. Их количество достигает 2 млн. Во время разряда потенциалы отдельных пластинок суммируются — голова сома заряжается электроотрицательно и разряд идёт от головы к хвостовой лопасти. Электрический орган сома представляет собой преобразованные кожные железы. Орган иннервируется от громадной ганглиозной клетки, расположенной непосредственно под продолговатым мозгом. При разрезе спинного мозга эту клетку можно видеть даже невооружённым глазом. Импульсы тока, вырабатываемые органами электрического сома, могут достигать 360 В. Сом во время поисков жертвы генерирует мощные разряды, с помощью которых вспугивает добычу и заставляет её выходить из укрытия. Приблизившись к добыче на расстояние нескольких сантиметров, сом бросается в атаку, сопровождая её разрядами, сила которых зависит от величины рыбы.

Рассмотренные рыбы относятся к сильноэлектрическим видам. Электрические органы слабоэлектрических рыб имеют следующие особенности.

Электрические органы скатов семейства *Rajidae* (*R. batis*, *R. alba* и др.) лежат в виде парных образований по обеим сторонам позвоночника на протяжении задних трёх четвертей хвоста. Орган покрыт соединительнотканной капсулой, от которой отходят продольные и поперечные перегородки, разделяющие орган на камеры, заполненные студенистым веществом. В каждой камере располагается электрическая пластинка. Число камер доходит до 2000 при площади каждой $\sim 2,08$ мм². Лицевая поверхность пластинок располагается спереди, таким образом с этой стороны орган имеет отрицательный заряд и ток идет спереди назад. Иннервируется он нервами, начинающимися от мотонейронов спинного мозга в хвостовом отделе.

Гимнарх (*Gymnarchus niloticus*) и мормирус (*Mormyrops anguilloides*) — обитатели пресных вод бассейна Нила и рек Западной Африки. Относятся к типично слабоэлектрическим рыбам. У них электрический орган расположен также в хвостовом стебле и представляет собой видоизменённые хвостовые мышцы. У гимнарха имеется по четыре электрических органа с каждой стороны хвостового стебля. Это небольшие нитевидные образования цилиндрической формы, идущие от кончика заострённого хвоста к середине тела. В каждом органе содержится от 100 до 200 электрических пластинок. При разрядах образуются двухфазные импульсы, т.е. голова и хвост поочередно становятся по отношению друг к другу то положительными, то отрицательными. Гимнарх генерирует разряды частотой 250–400 Гц, причём каждая особь имеет свою частоту. При встрече двух рыб с одинаковой частотой разряда происходит взаимное изменение частот для обеспечения электрокоммуникации. Электрические органы гимнарха и мормируса представляют собой весьма совершенную радарную систему, позволяющую этим рыбам хорошо ориентироваться без помощи зрения в тёмное время суток.

Электрический орган африканского слоника *Gnathonemus petersii* (*Osteoglossiformes: Mormyridae*) располагается в хвостовом стебле, начинается под по-

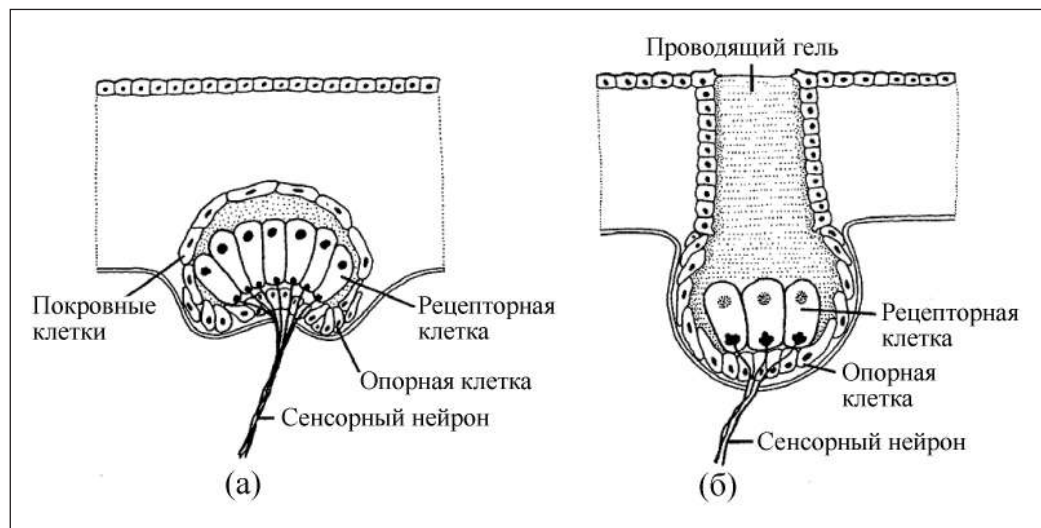


Рис. 80. Схема электрорецепторных органов: а — бугорковый; б — ампулярный.

следним лучом спинного плавника и состоит из четырёх тяжей: по два на каждой стороне хвостового стебля (рис. 79а, б). Каждый тяж включает столбик электрических пластинок; всего их 92–123. Они плотно прилегают друг к другу, образуя единую систему. Электрические пластинки имеют сложную иннервацию, в результате чего возникает суммарный двухфазный импульс. В эксперименте разница электрического потенциала между головой и хвостовым отделом у рыб длиной 9,5 и 15,5 см составила соответственно 1,1–1,4 и 1,6 В. Иннервация органа осуществляется двигательными спинномозговыми нервами. У слабоэлектрических рыб основная роль электрических органов — внутривидовая электрокоммуникация, в частности, во время размножения.

Электрорецепторы не относятся к электрическим органам, но служат для восприятия электрического поля; они расположены в ротовой полости и по всей поверхности тела. Основные функции электрорецепции — локализация объектов (*электролокация*), имеющая важное значение при питании и навигации в мутной воде или темноте, *ориентация* и *электрокоммуникация*. У большинства рыб электрорецепторы отсутствуют, в то время как рыбы с электрорецепторами могут относиться как к электрическим, так и к неэлектрическим. Известны два основных типа электрорецепторов: (1) бугорковые и (2) ампулярные (ампулы Лоренцини) (рис. 80а, б). Последние обнаружены у хрящевых рыб (акулы, скаты, химеры), а также у базальных групп (двоякодышащие, полиптерусы, осетровые). Электрорецепторные клетки представляют собой волосяные клетки (*hair cells*) сходные с механорецепторами. Оба органа (бугорковый и ампулярный) окружены слоем уплощённых клеток тесно прилегающих

друг к другу. Электрический ток улавливается рецепторными клетками и передаётся на сенсорные нейроны. Опорные клетки вырабатывают проводящую ток желеобразную субстанцию, которая в ампулярном органе заполняет канал, сообщающийся с наружной средой. Ампулярные электрорецепторы особенно чувствительны к слабым электрическим полям. Бугорковые рецепторы лежат в эпидермальных инвагинациях в кориуме. Они покрыты слоем эпидермиса и не имеют канала сообщающегося с наружной средой, но область над рецептором заполнена токопроводящими клетками. Бугорковые рецепторы могут быть настроены на определённую частоту тока и на разные частотные диапазоны в зависимости от потребностей вида.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Центральная и периферическая нервная система. Нервная система объединяет все жизненные процессы в организме, она координирует деятельность его органов, в результате чего организм способен правильно реагировать на изменения внешней и внутренней среды.

В нервной системе хордовых различают центральную и периферическую. Центральная нервная система представлена головным и спинным мозгом. Периферическая нервная система состоит из нервов и их ганглий и служит для связи центральной нервной системы с периферическими органами. По месту отхождения различают головные и спинные нервы. В связи с периферической нервной системой находится особая система нервов и ганглий, иннервирующая внутренние органы и именуемая вегетативной или симпатической нервной системой.

Нервная система образована нервными клетками которые, концентрируясь, образуют нервные центры, залегающие в центральной нервной системе и ганглиях, а также нервными волокнами, представляющими собой комплекс отростков нервных клеток, которые образуют периферические нервы.

Нервная клетка — нейрон, в отличие от клеток других тканей, имеет цитоплазматические отростки. Различают короткие ветвистые отростки — дендриты (их бывает несколько) и длинный неветвистый, как правило, один осевой или центральный отросток — аксон. Дендриты своими концами соединяются с короткими концевыми разветвлениями аксона другой нервной клетки посредством синапсов. Благодаря такой связи осуществляется передача возбуждений от одной клетки к другой. Нервные клетки группируются в систему, в которой несколько нейронов, одетых оболочкой, образуют нервы. Нервы соединяются с мышцей, железой и др. органом — эффектором. Например, при нервно-мышечном соединении конец нервного волокна соединяется со специальным местом на мембране мышечного волокна. Это место называется концевой пластинкой. Концевые пластинки содержат рецепторы, позволяющие мышце отвечать сокращением на ацетилхолин (нейромедиатор), который выделяет конец нервного волокна в ответ на нервный импульс. После того, как сигнал с нервной клетки передан на мышечное волокно, в нём возникает электрический импульс и волокно сокращается. При завершении передачи импульса ацетилхолин расщепляется и перестаёт стимулировать мышцу.

Путь, по которому идёт возбуждение, называется рефлекторной дугой (рис. 81). Возбуждение передаётся от органа воспринимающего раздражение, поступает в центральную нервную систему и передаётся к эффектору. В состав рефлекторной дуги входят: (1) афферентные чувствующие нейроны, их тела лежат в спинальных ганглиях или аналогичных им головных ганглиях, а отростки образуют афферентные нервные волокна, по которым возбуждение идёт в центростремительном направлении от органа к центральной нервной системе; (2) вставочные (ассоциативные) нейроны, расположенные в цен-

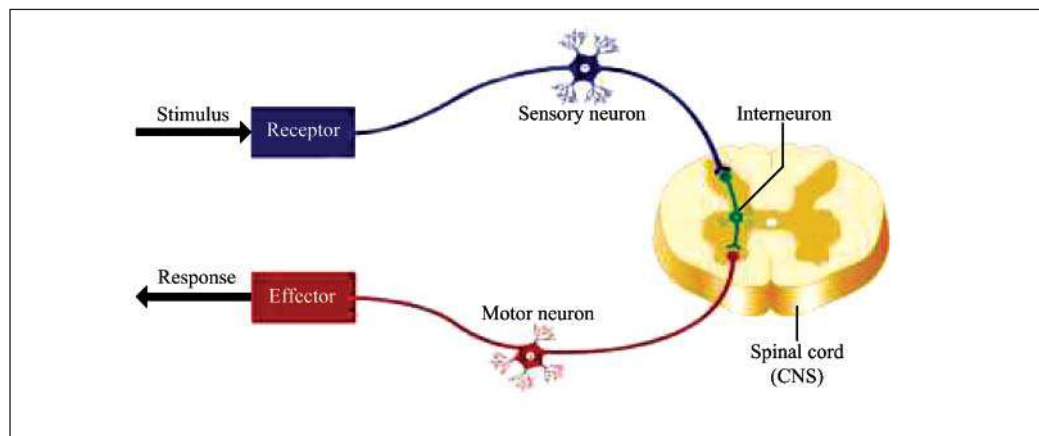


Рис. 81. Рефлекторная дуга. Включает рецептор, сенсорный нейрон, нервный центр (спинной мозг), моторный нейрон и эффекторный орган, отвечающий на раздражение.

тральной части серого вещества центральной нервной системы; (3) эфферентные двигательные нейроны, отростки их образуют эфферентные нервные волокна, по которым возбуждение идёт в центробежном направлении от центральной нервной системы к эффектору.

Развитие центральной нервной системы. На ранних стадиях развития зачаток центральной нервной системы имеет вид нервной пластинки, т.е., полосы утолщённой эктодермы, лежащей на спинной стороне зародыша и ограниченной с обеих сторон небольшими валиками — нервными складками. Последние в передней части зародыша расходятся, ограничивая более широкое пространство, соответствующее будущему головному мозгу. Потом эти валики смыкаются, начиная спереди, и желобок, таким образом, превращается в трубку, обособляясь от эктодермы и погружаясь под неё. Лежащий в задней части желобка остаток невропора превращается в канал (*canalis neuroentericus*), соединяющий полость нервной трубки (невроцель) с кишечной и впоследствии исчезающий. Некоторое время может сохраняться и переднее наружное отверстие нервной трубки или передний невропор (*neuroporus*), впоследствии замыкающийся. Таким путём нервная трубка образуется у акулорыб, частично у двоякодышащих и хрящевых ганоидов. У миног (но не у миксин), костных ганоидов, а также у некоторых двоякодышащих (*Lepidosiren*) и костистых рыб нервная система возникает в виде плотного утолщения эктодермы, на поверхности которого всё-таки заметно небольшое углубление с валиками. Нервный зачаток в этом случае имеет форму плотного тяжа, который в дальнейшем обособляется от эктодермы и располагается под ней. Полость (невроцель) образуется позже путём расхождения внутренних слоёв клеток этого тяжа.

Когда нервная пластинка превращается в нервную трубку, клетки, составляющие первоначально нервные складки, оказываются в промежутке между

трубкой и сомкнувшейся над ней эктодермой. Эти клетки образуют затем парные боковые выросты лежащие вдоль спинной стенки нервной трубки — это ганглионарные пластинки, за счёт которых в дальнейшем образуются спинномозговые и большей частью головные нервные узлы (ганглии). У переднего края нервной пластинки появляется парное утолщение эктодермы (обонятельные плакоды), которое затем углубляется и образует обонятельные ямки. По бокам будущего продолговатого мозга также располагается пара эктодермальных утолщений, которые затем углубляются, отделяются от эктодермы и образуют замкнутые слуховые пузырьки. Уже на стадии нервной пластинки и затем во время образования нервной трубки можно заметить, что последняя легкими перехватами поделена на целый ряд последовательных сегментов или невромеров. Эта сегментация — выражение общей метамерии тела позвоночного животного, наблюдаемой также в строении мускулатуры, позвоночника и отхождении спинномозговых нервов.

У эмбриона зачаток головного мозга расширяется и образует так называемый первичный головной мозг (archencephalon). Вскоре это вздутие перетягивается на три мозговые пузыря, образующие первичный передний мозг (prosencephalon), средний мозг (mesencephalon) и первичный задний мозг (rhombencephalon). Вслед за этой стадией трёх мозговых пузырей дальнейшая дифференцировка приводит к образованию пяти дефинитивных отделов головного мозга. От переднего мозгового пузыря впереди развивается парный выступ, представляющий собой собственно передний мозг (telencephalon), который у большинства позвоночных образует полушария. Полости полушарий получили название *первого и второго мозговых желудочков*. Задняя часть переднего пузыря образует промежуточный мозг (diencephalon), полость которого называется *третьим желудочком*. Боковые стенки этого отдела выпячиваются в виде глазных пузырей. Средний пузырь образует средний мозг (mesencephalon); полость его обыкновенно имеет вид узкого канала, именуемого *Сильвием водопроводом* (aqueductus Silvii), связывающим полость третьего и следующего, четвёртого, желудочка. Задний пузырь образует в передней своей части задний мозг (metencephalon), крыша которого выступает в виде поперечной складки — мозжечка. Позади — продолговатый мозг (myelencephalon) с полостью *четвёртого желудочка*, переходящего непосредственно в центральный канал спинного мозга.

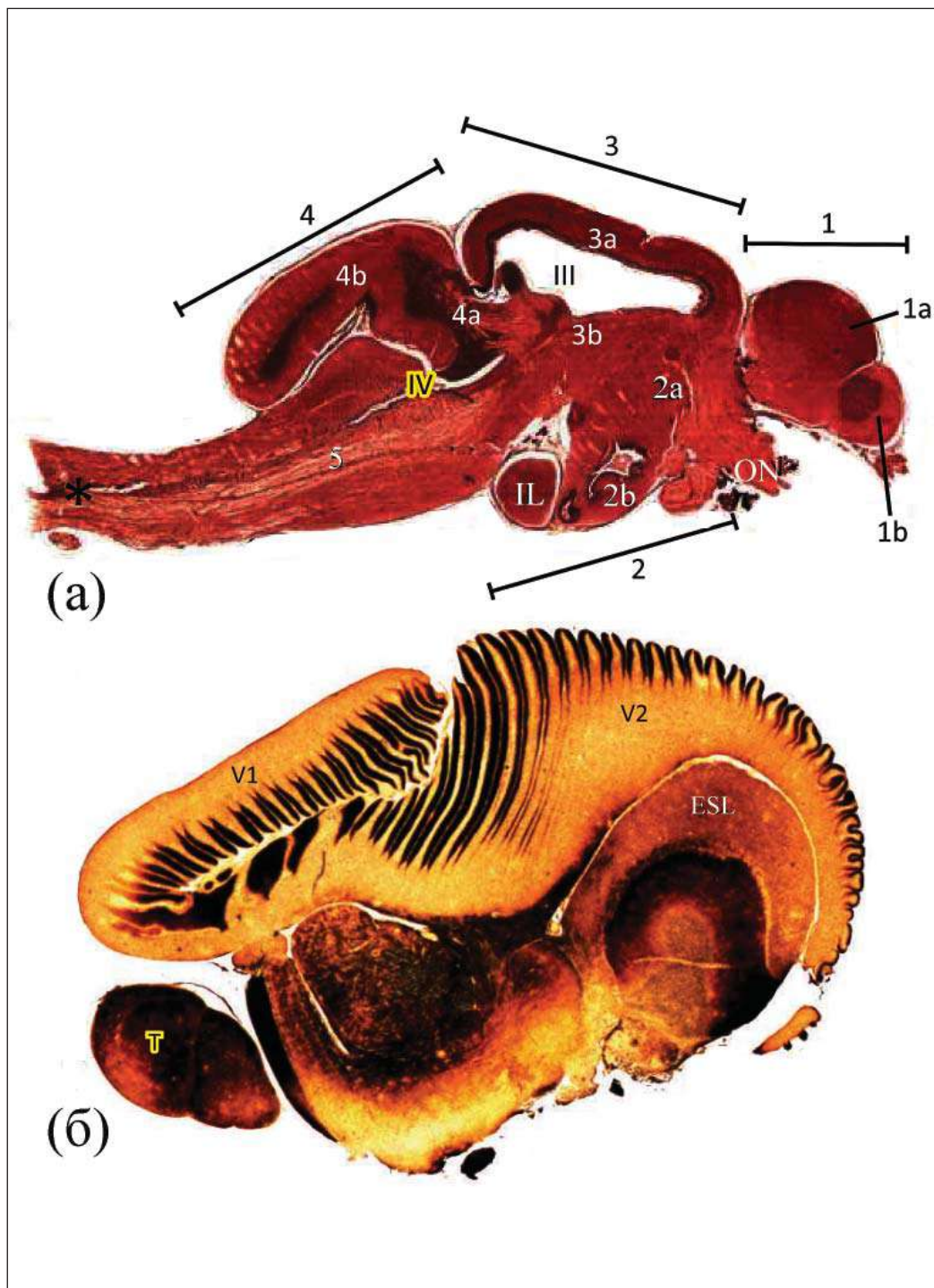
Все отделы головного мозга располагаются сначала в одной плоскости, а затем вследствие неравномерного роста его отдельных частей образуются три характерных изгиба. Первый, наиболее значительный (передний или теменной изгиб), образуется в области среднего мозга и направлен вверх. Второй изгиб располагается в области заднего мозга и направлен вниз — это средний изгиб или изгиб моста. И, наконец, менее значителен третий задний или затылочный изгиб, который образуется в задней части продолговатого мозга и своей выпуклостью направлен вверх. Все эти изгибы особенно резко выражены в эмбриональном мозге, а затем более или менее сглаживаются.

Соотношение между первичной сегментацией мозга, или невромерией, и дефинитивными отделами установлено неточно. По-видимому, первичный

передний мозг развивается за счёт трёх первых невромеров, средний мозг — за счёт четвертого и пятого, задний мозг — за счёт шестого, а продолговатый мозг — за счёт различного числа следующих невромеров, начиная с седьмого.

Спинальный мозг у низших позвоночных идёт вдоль всего туловища до конца хвостового отдела. Он лежит непосредственно над хордой, впереди без резкой границы переходит в головной мозг и становится тоньше в каудальном направлении. У низших позвоночных спинной мозг иногда имеет ленточную форму (круглоротые, химеры), но чаще поперечное сечение его имеет у рыб округло-прямоугольную форму. Внутренняя полость спинного мозга представлена узким центральным каналом, выстланным эпителием, клетки которого продолжают в длинные радиальные волокна, достигающие до периферии органа. Спинальный мозг покрыт тремя мозговыми оболочками: мягкой или сосудистой (внутренней), средней и твёрдой наружной. Пространство между мягкой и средней (паутинной) оболочками (подпаутинное пространство) и спинномозговой канал заполнены спинномозговой жидкостью. В центральной части спинного мозга залегает серое вещество, состоящее из звёздчатых опорных элементов и нервных клеток с их отростками. Последние более или менее удалены от центрального канала. Крупные клетки лежат с брюшной стороны серого вещества по бокам от центрального канала; это двигательные клетки, нервные отростки которых составляют брюшные корешки спинномозговых нервов. Скопление двигательных нервных клеток образует заметные парные выступы серого вещества, так называемые брюшные рога. У наземных позвоночных развиваются подобные же спинные рога серого вещества, содержащие чувствующие нервные клетки. При этом серое вещество приобретает в поперечном разрезе приблизительно форму буквы «Н». Периферийная часть спинного мозга образована белым веществом, состоящим из нервных волокон, окружённых здесь миелиновой оболочкой (за исключением круглоротых). Оно делится вдающимися в него рогами серого вещества на так называемые столбы — спинные, брюшные и боковые. Спинные столбы состоят из чувствующих нервных волокон, восходящих к головному мозгу. Брюшные столбы содержат двигательные волокна, нисходящие от головного мозга. Боковые столбы содержат волокна различного назначения, как центростремительные, так и центробежные, а также короткие пути, связывающие различные части спинного мозга.

Строение отделов головного мозга (рис. 82а). *Продолговатый мозг* (myelencephalon, s medulla oblongata) по своему строению близок к спинному, от которого он явно не отграничен. Полость центрального канала здесь сильно расширяется, образуя ромбический четвёртый желудочек fossa rhomboidea, который простирается вперёд в область заднего мозга, где затем резким сужением отделяется от полости среднего мозга. На эпителиальной крыше четвёртого желудочка — эпандиме — развиваются кровеносные сосуды, образуя заднее сосудистое сплетение (plexus choroideus posterior), которое вдаётся многочисленными складками в полость желудочка (рис. 83а). Вдоль края крыши четвёртого желудочка лежат тяжи продольных волокон, переходящие затем на мозжечок. Это так называемые верёвочные тела (corpora restiformia). Боковые стенки про-



дологоватого мозга сильно утолщены в связи с отхождением от них бóльшей части головных нервов; в них залегают ядра от V до X нервов (рис. 83б). По боковым сторонам ромбовидной ямки можно заметить следующие утолщения: посередине её *lobi vagalis* — ядра X нерва; выше него *lobi acustici* — ядра VIII нерва; ниже *lobi posteriores* (задние доли) — центр иннервации гипофиза; в основании ямки — непарный медиальный бугорок *lobi impar* — ядро лицевого нерва (VII). У *Teleostei* могут присутствовать *lobi facialis*, которые расположены за мозжечком перед *lobi vagalis*. Эти доли связаны с окончаниями лицевого нерва (n. *facialis*), которые получают информацию от вкусовых почек, локализованных в ротовой полости, на губах и поверхности тела. Наибольшие *lobi facialis* обнаружены у сомообразных (*Siluriformes*), как предполагают, вследствие высокой плотности вкусовых почек в ротовой полости и на усиках (см. рис. 88).

В области продолговатого мозга располагаются жизненно важные центры. Нервы его отходят к органам дыхания, сердцу, желудочно-кишечному тракту, лабиринту и органам кожной чувствительности, то есть к важнейшим органам тела. В то же время, через продолговатый мозг проходят проводящие двигательные и чувствительные пути между отделами головного мозга и спинным мозгом.

Мозжечок (cerebellum) лежит сверху в задней части мозга, налегая на продолговатый мозг. В нём можно различить основную часть, или тело, *corpus cerebelli*, и два боковых выступа *eminentiae granularis*; их называют также ушками мозжечка *auriculae cerebelli*. Передний конец мозжечка вдаётся в полость среднего мозга, образуя заслонку мозжечка. Степень развития частей мозжечка и всего отдела подвержена значительной межвидовой изменчивости. Иногда тело мозжечка низводится до степени небольшого вздутия позади зрительных долей с крошечными боковыми выступами (*Cichlidae*, *Cyprinodontidae*). В других случаях мощно развитый мозжечок нависает над продолговатым мозгом, прикрывая ромбовидную ямку. У угревидного сома (*Platossus*) и у многих других сомообразных мозжечок развит сильнее всех прочих частей мозга. У африканско-

Рис. 82. Строение мозга.

а — мозг малька *Poecilia reticulata*. Пять основных отделов мозга: передний мозг *telencephalon* (1) с полушариями (1а) и сидячими обонятельными луковицами (1б); промежуточный мозг *diencephalon* (2) с дорсальной частью *epithalamus*, средней частью *thalamus* (2а) и вентральной частью *hypothalamus* (2б); средний мозг *mesencephalon* (3) — включающий зрительные доли *optic tectum* (3а) и вентральный отдел *tegmentum* (3б); задний мозг *metencephalon* (4) включающий мозжечок *cerebellum*, последний состоит из *valvula cerebelli* (4а) и *corpus cerebelli* (4б); и продолговатый мозг *medulla oblongata* (5) продолжающийся в спинной мозг (*). III — третий желудочек; IV — четвёртый желудочек; ON — волокна слухового нерва; II — нижняя доля промежуточного мозга.

б — мормировидный мозжечок (“*mormyrocerebellum*”) рыбы-слоника *Gnathonemus petersii* (*Osteoglossiformes*: *Mormyridae*). Латеральные доли *valvula cerebelli* покрывают остальные отделы мозга (включая даже *telencephalon* (Т)) сверху и сбоку. V1 — передняя доля вальвулы; V2 — задняя доля вальвулы; ESL — электросенсорная доля.

По Genten et al., 2009.

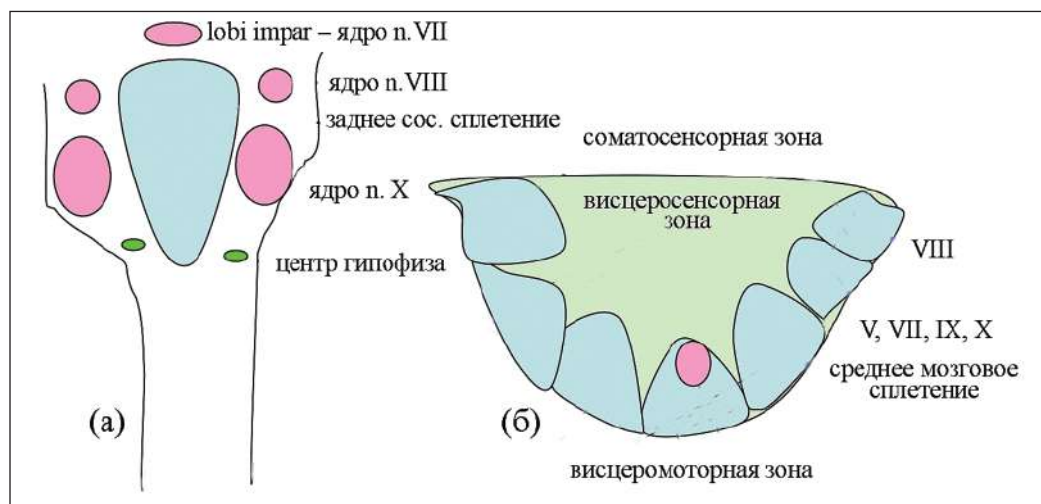


Рис. 83. Схема нервных центров продолговатого мозга костистой рыбы: а – вид сверху; б – поперечный срез.

го слоника *Gnathonemus petersii* (Osteoglossiformes: Mormyridae) мозжечок особенно велик; он составляет более 2/3 объема всего мозга (рис. 82б). По относительной величине мозжечка рыбы семейства Mormyridae превосходят не только всех прочих рыб, но и вообще позвоночных: их мозжечок носит название *mormyrocerbellum*. Такой мозжечок можно сравнить с большим мозгом человека. Наличие гипертрофированного мозжечка у этих рыб связывают с высокоразвитой электрорецепцией, используемой для коммуникации и ориентации.

Боковые выступы или ушки мозжечка варьируют по размерам от крошечных образований до чрезвычайно крупных крыловидных придатков ряпушка (*Coregonus albula*). С другой стороны, у корюшки *Osmerus eperlanus* мозжечок очень мал, а оба выступа сливаются по средней линии.

В целом мозжечок является регулирующим аппаратом для координации движения. У донных и малоподвижных рыб (удильщики, скорпены, камбалы) мозжечок развит слабее, чем у рыб с большой подвижностью, например, у хищников (тунцы, скумбрии, тресковые). Такая функция мозжечка подтверждается наблюдениями над его возрастными изменениями у некоторых рыб. У песчанок и форелей личинки малоподвижны, а взрослые формы переходят на более подвижный образ жизни. Соответственно и мозжечок в личиночном состоянии у этих рыб относительно слабо развит и проще устроен. По мнению некоторых исследователей, мозжечок, в особенности, его передний отдел, является у рыб органом, регулирующим функциональную способность органов зрения, слуха и других рецепторов, а также служит главным центром статических и тонических функций головного мозга. Однако в основном мозжечок служит центром точной регуляции всех моторных иннерваций, связанных

с плаванием и схватыванием пищи. Он обеспечивает согласованность движений, поддержание равновесия, мышечную деятельность, связан с рецепторами органов боковой линии.

Средний мозг (mesencephalon) состоит из двух частей: массивного основания (tegmentum) и крыши — (tectun opticum), которая разделяется продольной бороздой на две зрительные доли (lobi optici) (рис. 84). Внутри, между зрительными долями, располагается полость в виде канала, именуемого Сильвием водопроводом (aqueductus Silvii), который соединяет полость третьего желудочка, расположенного в промежуточном мозге, с полостью четвёртого желудочка продолговатого мозга.

В сером веществе зрительных долей оканчиваются волокна зрительных трактов, идущих от сетчатки глаз и передающих от неё световое возбуждение к клеткам среднего мозга, составляющим центральный отдел зрительного анализатора. В зрительных долях располагается высший первичный зрительный центр рыб, а поэтому степень развития этого отдела мозга определяется степенью развития органов зрения. У слепых и глубоководных рыб средний мозг развит слабо. У наземных позвоночных (млекопитающих), а также и у двоякодышащих рыб, средний мозг теряет значение зрительного центра и заметно уменьшается в размере. У млекопитающих зрительные центры помещаются в полушариях (крыше) переднего мозга. Подобные полушария, в крыше которых содержатся нервные клетки, имеются и у двоякодышащих рыб.

В основании среднего мозга залегают двигательные ядра глазодвигательных нервов; от них отходят две пары головных нервов — глазодвигательный нерв (III) с брюшной стороны и блоковой (IV) со спинной стороны между крышей среднего мозга и мозжечком. Основание среднего мозга служит вторичным зрительным центром, главным образом, проводящим возбуждение. В нём проходят большие парные массы нервных волокон, соединяющих пе-

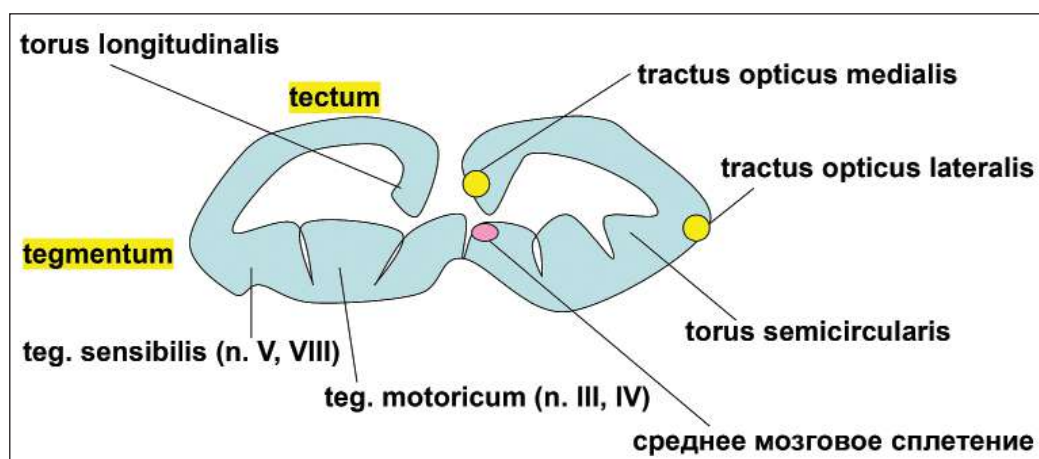


Рис. 84. Схема строения среднего мозга: поперечный срез.

редний мозг с продолговатым и спинным мозгом. Средний мозг соединён с мозжечком внутримозговыми связями, в нём оканчиваются вторичные чувствительные волокна от слухового и тройничного нервов. Все эти факты указывают на то, что средний мозг является областью, где происходит корреляция между зрительными восприятиями и чувствительными раздражениями, получаемыми через слуховой (VIII) и тройничный (V) нервы. В зрительных долях присутствуют окончания афферентных волокон от обонятельных и вкусовых рецепторов. Присутствие центробежных нервных волокон, идущих от среднего мозга к продолговатому, указывает на значение среднего мозга для остановки и передвижения тела. Средний мозг наряду с мозжечком регулирует тонус мышц, локомоторные движения и равновесие тела. Повреждение поверхности зрительных долей у различных рыб вызывает нарушение движений: падает тонус плавников, рыба не может плавать в нормальном положении. В области зрительных долей расположен гомолог красного ядра млекопитающих, функция которого заключается в регуляции тонуса мышц. Средний мозг играет важную роль и в регуляции окраски рыб. При удалении глаз наблюдается резкое потемнение тела, а после двухстороннего удаления зрительных долей тело рыб светлеет.

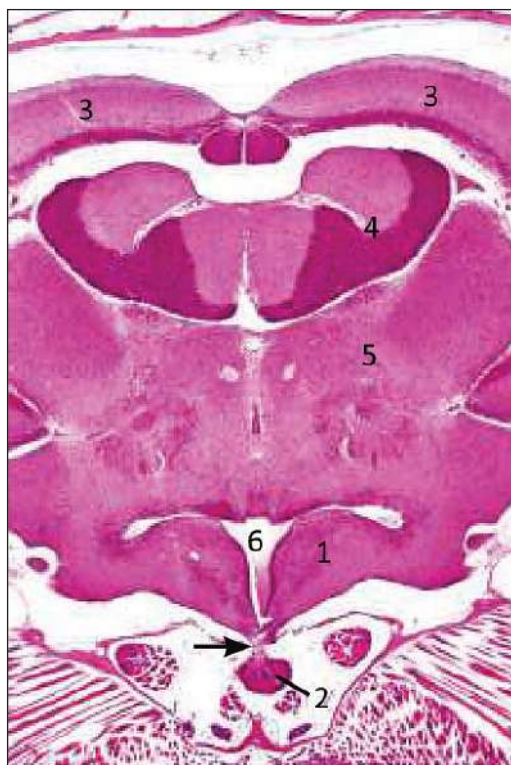


Рис. 85. Поперечный срез мозга *Barbus caudovittatus* (Cypriniformes: Cyprinidae) в области промежуточного мозга. Обозначения: 1 – hypothalamus; 2 – hypophysis; 3 – tectum opticum; 4 – valvula cerebelli; 5 – tegmentum (torus semicircularis); 6 – Сильвиев водопровод (aquaeductus Silvii) соединяет третий и четвертый желудочки; стрелка – стебель гипофиза (по Genten et al., 2009).

Промежуточный мозг (diencephalon) представляет собой небольшой отдел мозга, который снаружи виден только у круглоротых и низших рыб (акуловых, двоякодышащих, хрящевых ганоидов), а у костистых рыб сверху прикрыт сильно развитым средним мозгом. Только снизу видны характерные выступы стенок промежуточного мозга. Его дно и боковые стенки состоят из мозговой ткани, а крыша – из тонкого слоя соединительной ткани. В нём различают три части: верхнюю (epithalamus), среднюю (thalamus) и нижнюю (hypothalamus) (рис. 85).

Верхняя часть – эпителиамус, в основном не содержит нервного ве-

вещества.

щества; она представлена простым эпителием, с которым срастается мягкая мозговая оболочка, сосуды которой образуют здесь переднее сосудистое сплетение (*plexus choroideus anterior*). Многочисленные складки эпителия свешиваются во внутреннюю полость промежуточного мозга, именуемую полостью третьего мозгового желудочка. В задней части крыши промежуточного мозга имеется парное скопление нервного вещества, образующее два несимметричных ганглия, связанные между собой передней комиссурой. У круглоротых имеется два таких органа в виде пузырьков, соединённых нервами с крышей мозга. Передний меньший пузырёк носит название теменного (париетального) органа; его нерв связан с верхней комиссурой. Задний, больший пузырёк, представляет собой эпифиз или пинеальный орган (*epiphysis cerebri, s. glandula pinealis*); его нерв связан с задней комиссурой, лежащей в крыше промежуточного мозга на границе среднего мозга. У миноги оба эти органа имеют характер глазоподобных, причём задний лежит выше переднего. У некоторых рыб (*Amia* и двоякодышащие) имеется хорошо развитый теменной орган глазоподобного строения. У других позвоночных, включая рыб, теменной орган отсутствует и имеется только эпифиз, причём он функционирует не в качестве органа чувств, а приобретает значение железы внутренней секреции (верхней надмозговой железы).

Относительно природы непарных теменных придатков промежуточного мозга большинство исследователей полагают, что они являются рудиментарными зрительными органами. Таким образом, позвоночные могли обладать несколькими парами глаз, из которых только передняя пара сохранилась как орган зрения.

Средняя часть промежуточного мозга (таламус) является непосредственным продолжением назад мозговой ткани полосатых тел переднего мозга. Она сформирована его утолщёнными боковыми стенками, в которых имеются значительные массы серого вещества, образующие зрительные бугры (*thalami optici*). Они ограничивают сбоку полость третьего желудочка. В стенках зрительных бугров проходят нервные волокна зрительных трактов, а размеры зрительных бугров коррелируют с остротой зрения.

Нижняя часть промежуточного мозга (гипоталамус) остаётся сравнительно тонкой, она образует направленный назад непарный полый выступ — воронку (*infundibulum*), к нижней стенке которой примыкает другая (нижняя) железа внутренней секреции — гипофиз (*hypophysis cerebri, s. glandula pituitaria*). В воронку открываются хорошо развитые у рыб три придатка: задний непарный тонкостенный полый вырост, оплетённый кровеносными сосудами — сосудистый мешок (*saccus vasculosus*) и два полых боковых — нижние доли (*lobi inferiores*). Предполагают, что в сосудистом мешке образуется особая жидкость, заполняющая желудочки головного мозга. Развитие нижних долей связано со зрительной способностью; у слепых рыб они очень малы. Есть предположение, что эти образования связаны со вкусовыми окончаниями. Впереди воронки располагается перекрест зрительных трактов — зрительная хиазма, от которой поднимаются зрительные бугры и далее вступают в связь со средним мозгом.

Промежуточный мозг выполняет многочисленные функции, представляя собой центр для переключения возбуждений, которые поступают из всех отделов мозга, связанных с ним. Он воспринимает раздражение от сетчатки глаз, участвует в координации движений и перерабатывает информацию от других органов чувств. Гипофиз и эпифиз осуществляют гормональную регуляцию обменных процессов. Секрет, выделяемый гипофизом, способствует росту рыб и быстрому созреванию половых продуктов. Эпифизу приписывается тормозящее действие на развитие половых желёз. Гормон гипофиза влияет на окраску тела, вызывая появление брачного наряда. Роль сосудистого мешка разнообразна. Он реагирует на изменение давления, а его рецепторы участвуют в регуляции плавучести; рецепторные клетки сосудистого мешка имеют отношение к восприятию скорости поступательного движения рыбы. Сосудистый мешок имеет нервные связи с мозжечком; благодаря этому он участвует в регуляции равновесия и тонуса мускулатуры при активных движениях и колебаниях тела. У донных рыб сосудистый мешок рудиментарен.

Гипоталамус рыб является главным центром, куда поступает информация из переднего мозга. Здесь имеются афферентные вкусовые нервные окончания и окончания от акустико-латеральной системы. Афферентные волокна от гипоталамуса идут к переднему мозгу, к дорсальному таламусу, тектуму среднего мозга, мозжечку, гипофизу.

Передний мозг (telencephalon) представляет собой отдел головного мозга, который, постепенно прогрессируя, достигает у высших позвоночных огромных размеров, покрывая сверху большую часть остального мозга. У рыб он представлен двумя полушариями с неполной перегородкой между ними и общей полостью, боковые части которой по аналогии с высшими позвоночными именуются первым и вторым желудочками. Дно переднего мозга утолщено, состоит из нервного вещества, образуя *полосатые тела (corpus striatum)*, а крыша его — *мантия или плащ (pallium)* — сравнительно тонкая, эпителиальная. У большинства рыб, за исключением акул, она не содержит нервных клеток.

Трубчатый зачаток переднего мозга, свойственный всем позвоночным, претерпевает разное развитие: эверсия (у Actinopterygii) и эвагинация (у Sarcopterygii, земноводных, птиц и млекопитающих) (рис. 86). В результате эверсии латеральная часть паллиума актиноптеригий соответствует медиальной части паллиума остальных позвоночных.

В полосатых телах различают дорсальную часть, именуемую, в отличие от базальной, *epistriatum* (рис. 87). Здесь начинаются мощные пучки известные под названием мозговых ножек (*pedunculi cerebri*). Они направляются в *hypothalamus* и вместе с обонятельными волокнами составляют базальный отдел полосатых тел. Оба полосатых тела связаны между собой поперечной комиссурой.

В передней стенке переднего мозга развивается парное выпячивание более или менее крупных размеров образованное нервной тканью: обонятельные луковицы (*bulbi olfactorii*). У рыб различают два типа строения мозга. (1) Обонятельные луковицы являются сидячими, располагаясь всей своей массой на передней стенке мозга; при этом отходящие от обонятельной капсулы обонятель-

ные нервы вступают в непосредственную связь с луковицами. Это имеет место у большинства костистых рыб — сельдёвых, лососевых, окунёвых и др. (2) Обонятельные луковицы соединяются с передним мозгом посредством более или менее длинных стебельков (*tractus olfactorius*) и непосредственно примыкают к обонятельной капсуле; при этом обонятельный нерв между обонятельной луковицей и обонятельной капсулой очень короткий. Нервные волокна, идущие

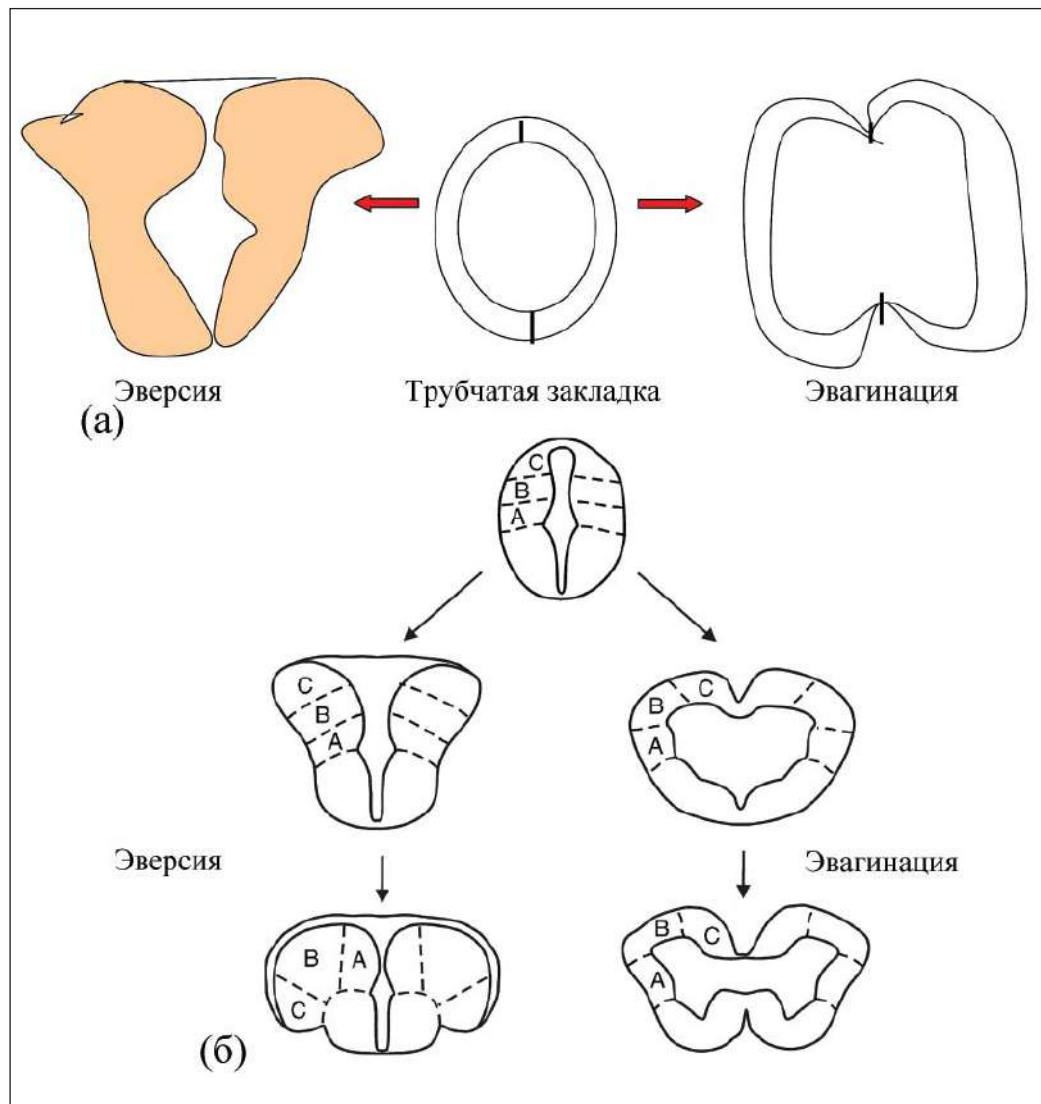


Рис. 86. Эволюционные преобразования переднего мозга актиноптеригий (слева) и большинства позвоночных (справа): а — упрощённая схема; б — по Huesa et al. (2009).

далее по tractus olfactorius, оканчиваются в epistriatum. Этот тип свойствен акуловым, а из костистых рыб — представителям Ostariophys и Gadiformes. Оба типа наблюдаются у некоторых сомообразных (рис. 88). Третий тип наблюдается у круглоротых; он характеризуется тем, что обонятельный орган сидит непосредственно на обонятельной луковице, которая примыкает к мозгу.

Передний мозг является центром обоняния и степень его развития связана со степенью развития этого чувства. Благодаря своей связи с промежуточным и средним мозгом он участвует в регуляции движения и поведения. В частности, передний мозг принимает участие в формировании способности к таким актам как икрометание, охрана икры, образование стай. В переднем мозге рыб имеются нервные волокна восходящие от остальных отделов головного мозга

и здесь оканчивающиеся. Таким образом, передний мозг имеет не только роль аппарата, воспринимающего раздражения от обонятельных органов, но также выполняет и ассоциативную функцию.

Величина головного мозга рыб в целом незначительна, причём чем крупнее рыба, тем относительная масса мозга меньше (отрицательная аллометрия). У крупных акул масса мозга составляет всего несколько тысячных долей процента массы тела. У осетровых и костистых рыб, весящих несколько килограммов, масса мозга достигает сотых долей процента массы тела.

Основные особенности строения головного мозга у круглоротых и рыб представлены на схеме (рис. 89).

Круглоротые. Головной мозг сравнительно примитивен. Все его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга. Сравнительно крупные обонятельные луковицы слабо обособлены от переднего мозга и внутри содержат полости. Они непосредственно примыкают к обонятельной капсуле. В небольшом переднем мозге преобладают полосатые тела, а крыша является тонкой, часто эпителиальной. Промежуточный мозг у миног хорошо виден сверху, где на нём в зад-



Рис. 87. Поперечный срез переднего отдела переднего мозга *Barbus caudovittatus*. 1 — corpus striatum; 2 — epistriatum. У Teleostomi поверхность telencephalon очень тонкая (стрелка), не содержит нервных клеток и представляет собой слой эндимальных клеток, выстилающий центральную нервную систему (по Genten et al., 2009).

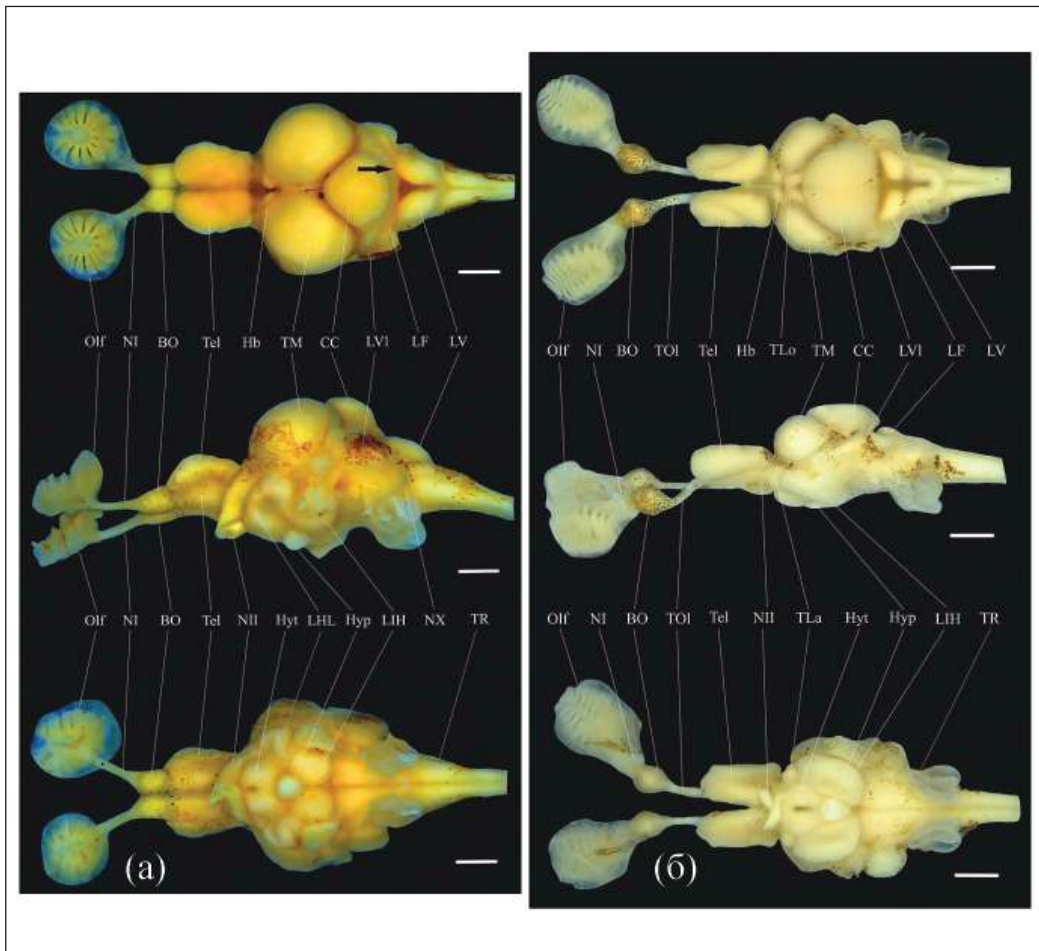


Рис 88. Мозг представителей сомообразных (Siluriformes).

а – *Corydoras acutus* (Callichthyidae) SL 50,0 мм, вид сверху, сбоку и снизу. Обозначения: BO – bulbus olfactorius; CC – corpus cerebelli; Hb – ganglion habenulae; Hyp – hypophysis; Hyt – hypothalamus; LF – lobus facialis; LHL – lobus hypothalami lateralis; LIH – lobus inferior hypothalami; LV – lobus vagus; LVI – lobus vestibulolateralis; NI – nervus olfactorius; NII – nervus opticus; NX – nervus vagus; Olf – olfactory organ; Tel – telencephalon; TM – tectum mesencephali; TR – tegmentum rhombencephali. Стрелка – расположение lobus vagus. Масштаб: 1,0 мм.

б – *Trichogenes longipinnis* (Trichomycteridae) SL 67,6 мм, вид сверху, сбоку и снизу. BO – bulbus olfactorius; CC – corpus cerebelli; Hb – ganglion habenulae; Hyp – hypophysis; Hyt – hypothalamus; LF – lobus facialis; LIH – lobus inferior hypothalami; LV – lobus vagus; LVI – lobus vestibulolateralis; NI – nervus olfactorius; NII – nervus opticus; Olf – olfactory organ; Tel – telencephalon; TLa – torus lateralis; TLo – torus longitudinalis; TM – tectum mesencephali; TOI – tractus olfactorius; TR – tegmentum rhombencephali. Масштаб: 1,0 мм. По Müller, Britto, 2018.

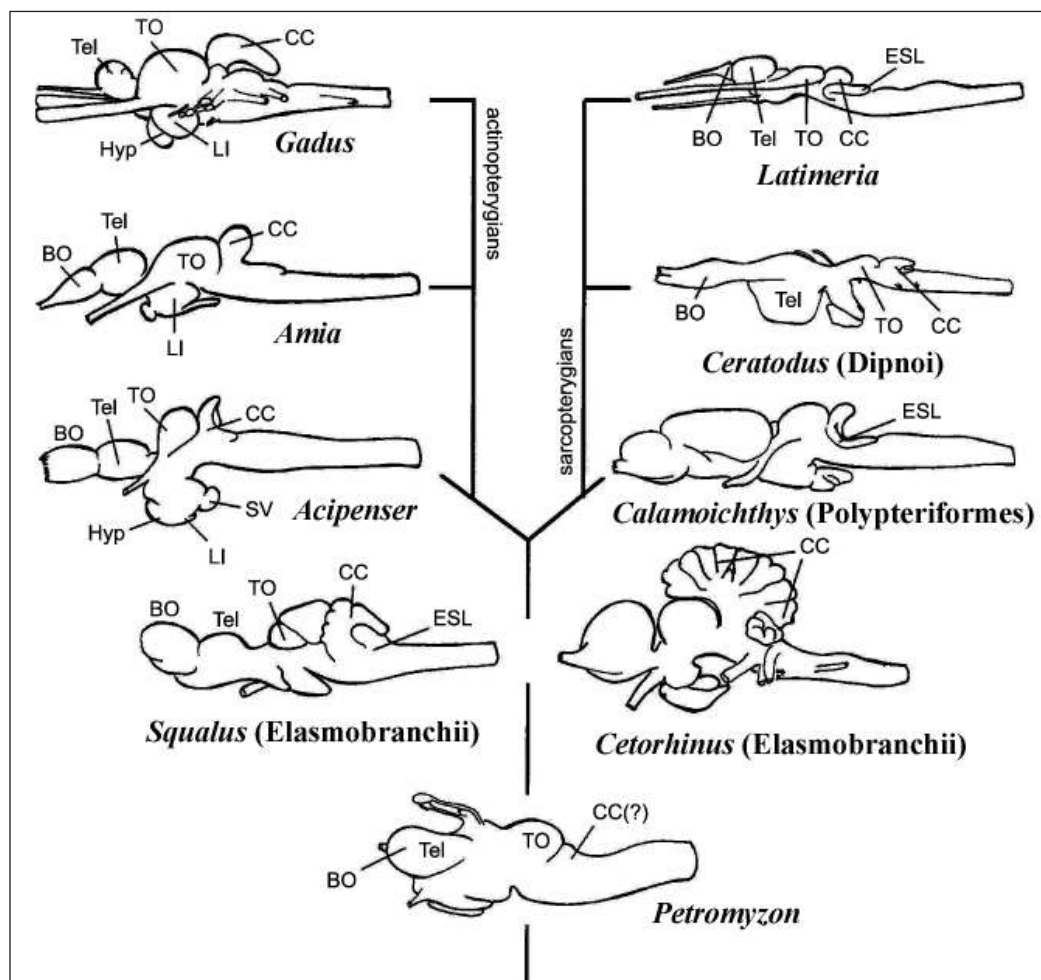


Рис. 89. Изменчивость головного мозга в основных группах. Эвагинация переднего мозга у миног (*Petromyzon*), пластиножаберных (*Squalus*, *Cetorhinus*), двоякодышащих (*Ceratodus*) и латимерии (*Latimeria*); эверсия — у линии актиноптеригий (*Calamoichthys* – *Amia* – *Acipenser* – *Gadus*). Обозначения: BO – bulbus olfactorius; CC – corpus cerebelli; ESL – electrosensory lobe; Hyp – hypophysis; LI – lobus inferior; SV – saccus vasculosus; Tel – telencephalon; TO – tectum opticum (по Kotrschal et al., 1998).

ней части выделяются два несимметричных небольших бугорка — *габенулярные ганглии* (ganglion habenulae) и оба глазоподобных органа (теменной и эпифизальный). Снизу воронка связана с сосудистым мешком, к ней примыкает гипофиз. Средний мозг слабо развит: крыша является эпителиальной, в ней имеется отверстие, ведущее в полость среднего мозга — Сильвиев водопр-

вод (aquaeductus Silvii). Это отверстие сверху закрыто тонкой эпителиальной плёнкой с развитым в ней *средним мозговым сосудистым сплетением* (plexus choroideus medius). На дорсальной поверхности резко выделяются два яйцевидных вздутия — зрительные доли (lobi optici). Мозжечок зачаточный и имеет вид валика, ограничивающего спереди полость четвёртого желудочка продолговатого мозга. Сам продолговатый мозг довольно длинный и постепенно переходит в спинной. Сверху полость его прикрыта задним сосудистым сплетением.

Головной мозг миксин по сравнению с мозгом миног сильно укорочен и сжат. Он значительно проще устроен, чем у миног. За необособленными от промежуточного мозга и неразделёнными полушариями переднего мозга следует поделённый на передний и задний отделы средний мозг, а за ним — продолговатый мозг. Ни промежуточный мозг, обозначенный лишь присутствием ganglion habenulae, ни мозжечок не выражены; последний наблюдается в виде рудимента. Недоразвитие промежуточного мозга связано с неразвитым зрительным аппаратом.

Пластинжаберные (рис. 90). Особенностью головного мозга является значительное развитие переднего мозга, в крыше которого имеется и нервная ткань, выстилающая полость желудочка. Последняя является непарной (общей), соответствующей первому и второму мозговому желудочку, и таким образом передний мозг не поделён на два полушария. Вместе с тем, он подразделяется поверхностной бороздой на симметричные половины, где сосредоточены вторичные обонятельные центры; первичные центры находятся в обонятельных капсулах. Боковые части переднего мозга образуют обонятельные доли, которые продолжают в обонятельные тракты (tractus olfactorius). Впереди они дают расширения, прилегающие к обонятельным мешкам — обонятельные луковицы (bulbus olfactorius). От них к обонятельным мешкам в виде тонких нитей отходят короткие обонятельные нервы. Промежуточный мозг снабжён со спинной стороны эпифизом, а с брюшной стороны — гипофизом, прилегающим к воронке (infundibulum), в которую открываются хорошо развитые нижние доли (lobi inferior) и сосудистый мешок (saccus vasculosus), состоящий у акул из трёх лопастей. Спереди от воронки располагается зрительная хиазма. Средний мозг поделён на два полушария — зрительные доли (lobi optici), которые служат первичными центрами органов зрения. Мозжечок развит очень сильно, особенно у эволюционно продвинутых представителей акул и скатов. Он имеет вид полого выроста заднего мозга, прикрывающего не только переднюю часть продолговатого мозга, но и часть среднего. Поверхность мозжечка образует нередко сложную систему извилин. Продолговатый мозг имеет вытянутую форму, непосредственно продолжается в спинной мозг. Крыша его чрезвычайно тонкая, лишена нервных клеток и покрыта задним сосудистым сплетением. Под задним сосудистым сплетением имеется большая полость — четвёртый мозговой желудочек. Боковые стенки продолговатого мозга сильно утолщены, от них отходит большинство головных нервов (V, VII, VIII, IX, X, XII). В продолговатом мозге сосредоточены нервные центры, ведающие чувствующими и двигательными функциями челюстного и жа-

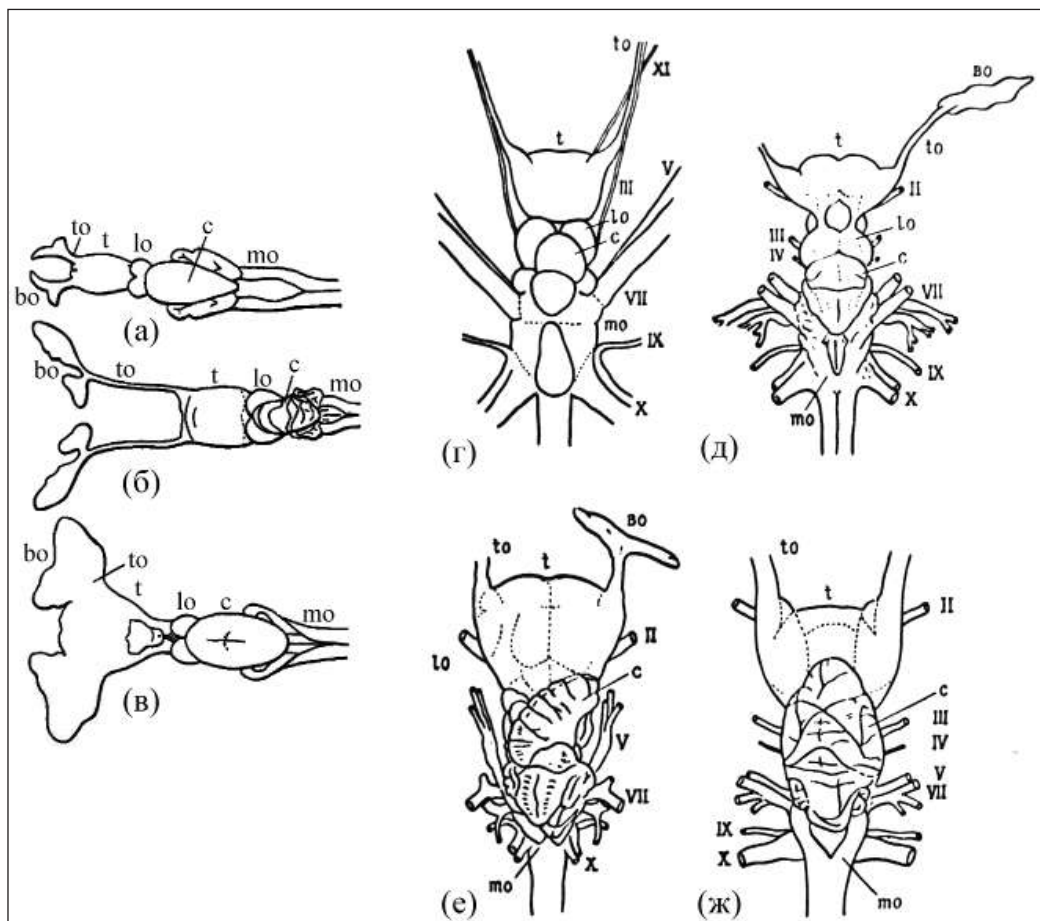


Рис. 90. Морфология головного мозга некоторых пластиножаберных рыб: а — ископаемая акула; б — голубая акула *Prionace glauca*; в — кошачья акула *Scyliorhinus canicula*; г — скат *Raja* (Rajiformes); д-ж — скаты (Torpediniformes). Обозначения: bo — bulbus olfactorius; c — cerebellum; lo — lobi olfactorius; mo — medulla oblongata; t — telencephalon; to — tractus optici; II-X — головные нервы.

берного аппаратов, а также иннервацией внутренних органов (желудка, сердца и т.д.). Там же имеются центры органов боковой линии и статоакустического органа (равновесия и слуха).

Цельноголовые. Передний мозг — небольшой придаток с непарным желудочком, а то, что прежде принимали за два полушария, представляет собой задние отделы больших обонятельных долей, которые имеют вид двух сильно утолщённых и вытянутых образований, заканчивающихся впереди некоторыми утолщениями, соответствующими обонятельным луковицам. Последние, как

и у пластиножаберных, примыкают непосредственно к обонятельным капсулам. Промежуточный мозг небольшой, он прикрыт передними концами парных зрительных долей, в развилках которых располагается ganglion habenulae. Средний мозг образован двумя вытянутыми треугольной формы зрительными долями, на заднюю часть которых налегает мощно развитый мозжечок, разделённый на переднюю и задние лопасти. Продолговатый мозг хорошо развит, боковые стенки состоят из извитых утолщённых образований.

Двоякодышащие имеют мозг, сильно отличающийся от прочих рыб. Большие полушария переднего мозга сильно развиты, вполне разделены между собой и объединяются только в задней части. Спереди к ним примыкают сидячие обонятельные луковицы. Крыша полушарий содержит нервное вещество, клеточный слой которого выстилает полости желудочков, а волокнистый слой (белое вещество) лежит спереди на периферии. Промежуточный мозг выпячивается вверх своей верхней стенкой и на ней лежит большой эпифиз, прободящий у *Protopterus* хрящевой череп, так что конечное пузырьвидное расширение его лежит вне черепа. В нижней части промежуточного мозга имеются хорошо развитые нижние доли. Средний мозг в виде одиночного овального зрительного бугра развит гораздо слабее, чем у других рыб. У *Neoceratodus* он в виде двухолмия. Чрезвычайно слабо развит мозжечок. Продолговатый мозг почти целиком прикрывается выступающими наверх эндолимфатическими мешками (saccus endolymphaticus) и их дивертикулами.

Осетровые (рис. 91). Передний мозг имеет перепончатую пузырьвидную крышу, состоящую из эпендимы лишённой нервных клеток. Внутри него имеется большая полость, не разделённая на боковые желудочки полушарий головного мозга и соединённая с полостью промежуточного мозга. Нижние боковые стенки переднего мозга заняты мощным скоплением мозговой ткани серого вещества, представляющего собой полосатые тела и являющегося вторичным обонятельным центром. Сверху передний мозг прикрыт налегающим на него сильно разросшимся промежуточным мозгом. Поперечный парус (vellum transversum) образует заднюю границу переднего мозга. Он начинается пальцевидным выростом — *парафизом* (paraphysis), представляющим собой непарный передний вырост перепончатой крыши промежуточного мозга. Передний мозг спереди продолжается в сильно вытянутые обонятельные луковицы, напоминающие обонятельные тракты, которые заканчиваются разветвлениями обонятельных нервов, связанных с обонятельными капсулами. Верхний отдел промежуточного мозга — эпиталамус характеризуется перепончатой крышей с передним сосудистым сплетением, от которого отходят два непарных выроста: передний — париетальный орган и задний — пинеальный орган — эпифиз. Средний отдел промежуточного мозга — таламус представлен утолщёнными боковыми зрительными буграми (thalamus optici), которые являются продолжением назад мозговой ткани полосатых тел переднего мозга; в них проходят волокна зрительных трактов. Нижний отдел промежуточного мозга — гипоталамус образует мозговую воронку — инфундибулум. Её боковые стенки имеют парные вздутия мозговой ткани — нижние доли (lobi inferior); между ними располагается сосудистый мешочек (saccus vasculosus). На дне воронки при-

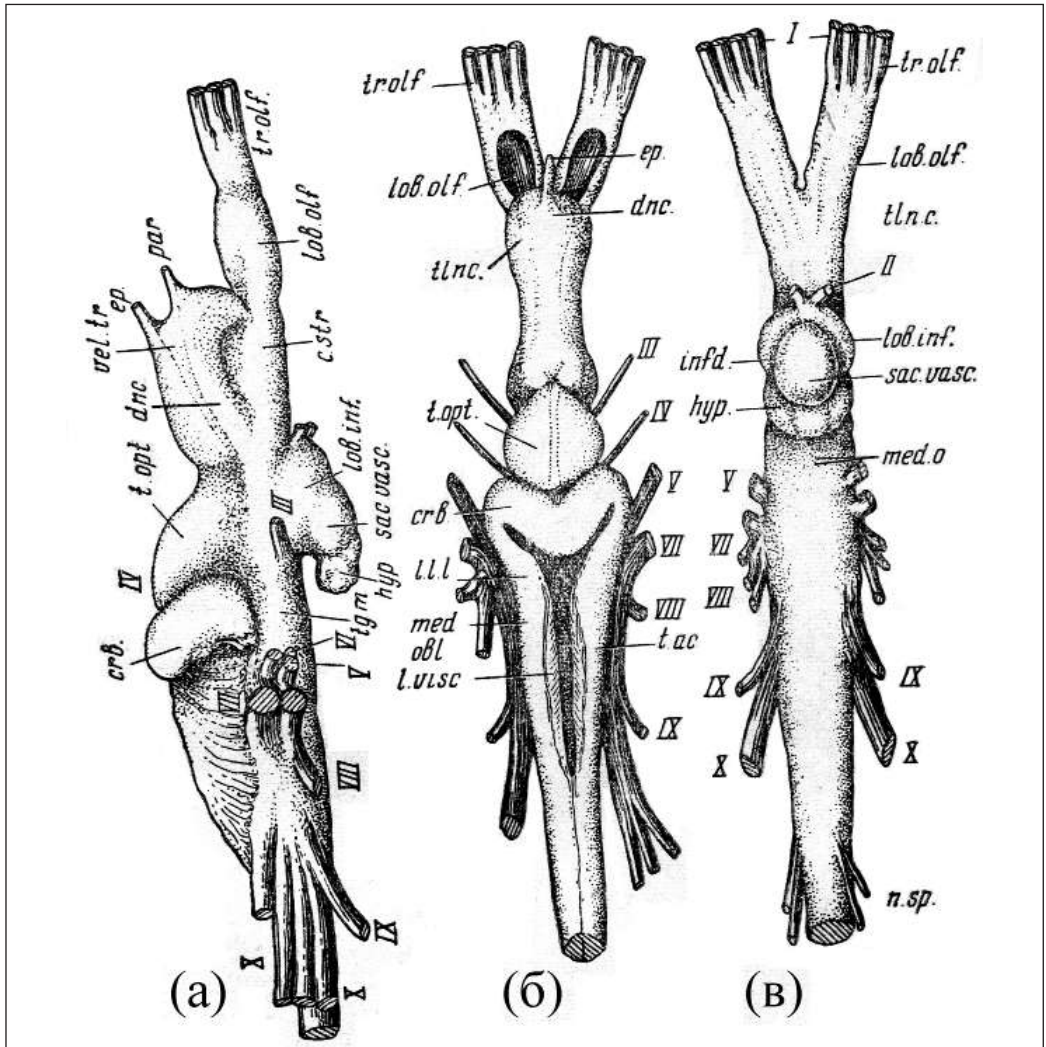


Рис. 91. Головной мозг стерляди *Acipenser ruthenus*: а — сбоку; б — сверху; в — снизу. Обозначения: *crb* — мозжечок; *c.str* — базальные ганглии — полосатые тела переднего мозга; *dnc* — промежуточный мозг; *ep* — эпифиз; *hyp* — гипофиз; *infd* — воронка промежуточного мозга; *l.l.l* — доли органов чувств боковой линии; *lob.inf* — нижние доли промежуточного мозга; *lob.olf* — обонятельные доли переднего мозга; *l.opt* — зрительные доли среднего мозга; *l.visc* — доли блуждающего нерва; *med.o* — *med.obl* — продолговатый мозг; *n.sp* — спинномозговые нервы; *par* — парафиз крыши промежуточного мозга; *sac.vasc* — железистый мешочек; *tgm* — *tegmentum*; *t.opt* — *tectum opticum*; *t.lnc* — *telencephalon*; *tr.olf* — обонятельные тракты переднего мозга; *t.ac* — слуховой бугорок; *vel.tr* — поперечный парус; I — обонятельный нерв; II — зрительный нерв; III — глазодвигательный нерв; IV — блоковой нерв; V — тройничный нерв; VI — отводящий нерв; VII — лицевой нерв; VIII — слуховой нерв; IX — языкоглоточный нерв; X — блуждающий нерв (по: Гуртовой и др., 1976).

креплен гипофиз. Границей промежуточного мозга с передним на вентральной стороне служит зрительная хиазма. Средний мозг у осетровых дифференцирован очень слабо. Обособление зрительных долей, характерное для других рыб, выражено слабо. Мозжечок развит умеренно, он непосредственно прижимается сзади к зрительным долям среднего мозга и сверху резко возвышается над ним в виде утолщения передней стенки продолговатого мозга. Продолговатый мозг сильно удлинён и непосредственно переходит в спинной. Стенки его утолщены, между ними располагается хорошо выраженная полость четвёртого желудочка сверху прикрытая задним сосудистым сплетением. От боковых стенок отходят V, VI, VII, VIII, IX и X пары нервов.

Костные ганоиды и костистые рыбы. Головной мозг имеет весьма разнообразное строение, но все же можно отметить некоторые общие характерные черты. Прежде всего, это незначительные относительные размеры всего головного мозга и, в частности, небольшая величина переднего мозга, крыша которого или содержит незначительное количество нервной ткани (костные ганоиды) или не содержит её совсем (костистые рыбы), являясь чисто эпителиальной. Главная масса переднего мозга представлена полосатыми телами (*corpus striatum*), которые состоят из двух отделов. Дорсальный отдел — *epistriatum* является прямым продолжением обонятельных луковиц, а вентральный составляет, собственно, стриатум (*striatum*), т.е. базальную часть полосатых тел. Полость переднего мозга является неразделённой — общей, и даёт два выроста в сидячие обонятельные луковицы (тип 1) или обонятельные тракты (тип 2).

Промежуточный мозг имеет такое же строение со всеми его придатками, что и у осетровых рыб, описанных выше. Однако степень развития сосудистого мешочка (*saccus vasculosus*) в вентральной части промежуточного мозга варьирует у разных рыб, и иногда он редуцирован (у карповых) или вовсе отсутствует (у *Esox*). Нижние доли (*lobi inferior*) мощно развиты. В верхней части промежуточного мозга — эпителиамусе, теменной (парапинеальный) орган у некоторых рыб (*Amia*) имеет глазоподобное строение или, по крайней мере, приобретает вид пузырьков. Весьма характерно для костных ганоидов и костистых рыб сильное развитие среднего мозга, который у большинства рыб составляет наибольший отдел головного мозга. Хорошо развитый мозжечок налегает на продолговатый мозг.

В продолговатом мозге сильно развиты боковые висцеральные (вагальные) доли (*lobi vagalis*), которые у некоторых костистых рыб (например, у карповых и сомовых) выдаются в виде больших лопастей или полушарий, иногда превышающих по своим размерам другие отделы головного мозга. В вагальные доли входят тактильные и хемосенсорные нервные окончания от нёбного органа, локализующегося в дорсальной задней части ротовой полости. Эти доли осуществляют анализ информации о составе пищи перед её проглатыванием. Нёбный орган и вагальные доли достигают мощного развития у видов-бентофагов со слабо развитыми усиками: анализ пищевых объектов осуществляется главным образом в ротовой полости. У рыб с большим числом наружных вкусовых почек, особенно вкусовых почек, расположенных на усиках, хорошо развиты *lobi facialis*, как отмечено выше, локализующиеся перед *lobi vagalis*.

Строение головного мозга костистых рыб зависит, с одной стороны, от систематического положения, а с другой — в не меньшей степени — от условий их обитания. Сходно построенный мозг рыб встречается обычно в пределах семейств. Такое сходство отмечено у более или менее поздно возникших групп (тресковых, бычковых и др.). У эволюционно древних рыб сходное строение головного мозга наблюдается в пределах более крупных таксономических групп. У активно плавающих пелагических рыб мощно развит средний мозг, как зрительный центр, и мозжечок, координирующий движения. У донных рыб с замедленными движениями хорошо развит передний и продолговатый мозг, как обонятельные и осязательно-чувствующие центры, а средний мозг и мозжечок развиты относительно слабо.

Периферическая нервная система. Периферическая нервная система состоит из нервов, связывающих центральную нервную систему с периферическими органами. По гистологическому составу она образована у круглоротых безмякотными нервными волокнами (без миелиновой оболочки), а у рыб и вышестоящих позвоночных — исключительно, мякотными волокнами; безмякотные волокна ограничиваются лишь симпатической нервной системой.

По месту отхождения различают нервы спинномозговые и головные. Морфологических резких различий между ними не имеется, наблюдаются переходные затылочные нервы. В связи с периферическими нервами имеется особая система ганглиев и нервов, снабжающих внутренние органы, — симпатическая нервная система.

Спинномозговые нервы отходят от мозга двумя корешками каждый — спинным (или чувствующим) и брюшным (двигательным). У ланцетника и миног оба корешка продолжают независимые друг от друга нервы. В отличие от ланцетника, у миног спинной корешок снабжён, как и у всех позвоночных, ганглиоидным утолщением, образующим спинной узел. У всех позвоночных, за исключением миног (но не миксин), оба спинномозговых корешка соединяются вместе для образования одного смешанного нерва. После соединения обоих корешков спинномозговой нерв делится на три главные ветви — *спинную* (*ramus dorsalis*), снабжающую кожу и мышцы спины, *брюшную* (*r. ventralis*), идущую в боковые и брюшную стенки тела, и *висцеральную* или соединительную (*r. visceralis*), которая спускается к верхней стенке общей полости тела в область аорты, где соединяется с симпатической нервной системой (рис. 92).

Спинномозговые нервы имеют метамерное расположение, в точности соответствуя мускульным сегментам и правильно чередуясь с элементами позвоночника. В области парных плавников образуется концентрация спинномозговых нервов (коллектор) с продольными анастомозами, составляющими нервные сплетения (*plexus*). Таким образом, у рыб развиваются два крупных сплетения спинномозговых нервов, служащих для иннервации парных конечностей: *плечевое сплетение* (*plexus branchialis*) в области передней конечности и *пояснично-крестцовое* (*plexus limbo-sacralis*) в области задней. Число нервов, входящих в состав этих сплетений, зависит от числа метамеров вошедших в состав конечностей.

Симпатическая (вегетативная) нервная система состоит из комплекса узлов безмякотных волокон, иннервирующих внутренние органы, снабжая их как чувствующими волокнами, так и двигательными (к гладкой мускулатуре кишечника и других органов, мускульной стенке сосудов, к поперечнополосатой мышце сердца). Симпатические двигательные волокна, выходящие из мозга, отличаются от других и висцерально-двигательных волокон тем, что они не доходят непосредственно до области своей иннервации, а кончаются всегда в симпатических ганглиях, где вступают в связь с двигательными нейронами, от которых отходят безмякотные волокна к мышце или железе.

У круглоротых симпатическая система состоит из отдельных ганглиев, лежащих по бокам аорты и связанных соединительными веточками (*rami communicantes*) со спинномозговыми нервами. Продольных соединений между этими ганглиями нет, но периферические нервы соединяются на различных внутренних органах в сплетения. Такие сплетения развиваются в стенках кишечника, сердца, мочевых органов и половых железах. У костистых рыб и двоякодышащих, как и у наземных позвоночных, ганглии симпатической системы соединяются между собой по бокам от позвоночника продольным пограничным стволом (*truncus sympatricus*).

Симпатическая нервная система продолжается впереди и в области головы вплоть до тройничного нерва, образуя ряд симпатических ганглиев, частью более или менее самостоятельных или тесно связанных с ганглиями головных нервов. Симпатические стволы и нервы в области головы обыкновенно идут совместно с ветвями головных нервов, и только местами симпатический ствол расположен самостоятельно. В области головы имеются и периферические симпатические ганглии (*g. submaxillare*). Из периферических нервов симпатической системы следует отметить более крупные сердечные (*n. cardiaci*) и кишечные (*n. splanchnici*).

К вегетативной нервной системе наряду с симпатической относится и парасимпатическая нервная система. Парасимпатическую нервную систему образуют нервы головного мозга, иннервирующие внутренние органы, главным образом блуждающий и глазодвигательный нервы. Как известно, в функциональном отношении симпатический и парасимпатический нервы у высших позвоночных животных являются в большинстве случаев антагонистами. Так, например, блуждающий нерв тормозит деятельность сердца, а симпатические — ускоряют; блуждающий нерв усиливает перистальтику кишечника, симпатические нервы тормозят её. У рыб этот антагонизм выражен гораздо слабее или даже совсем отсутствует.

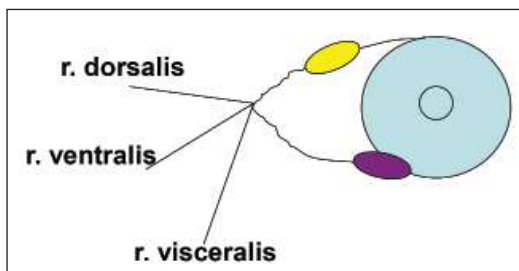


Рис. 92. Схема периферической нервной системы позвоночных (кроме миног).

Головные нервы отходят большей частью от боковых частей головного мозга, иногда несколькими корешками, но никогда в их расположении не наблюдается той правильности, которая характеризует спинномозговые нервы. Большая часть головных нервов построена по тому же типу, что и спинномозговые, но ни один из головных нервов не соответствует полному спинномозговому, а лишь отдельному спинному или брюшному корешку. Одни головные нервы, лишённые ганглиев, чисто двигательные; они отходят в основном от брюшной поверхности мозга и соответствуют брюшным корешкам спинномозговых нервов (n. III, IV, VI). Другие головные нервы, снабжённые ганглиями и в основном чувствующие, отходят от боковых частей мозга и соответствуют спинным корешкам спинномозговых нервов (n. V, VII, VIII, IX, X). Две пары нервов — обонятельный и зрительный, занимают особое положение. Зрительный нерв представляет собой центральный тракт, то есть часть самого мозга; обонятельный нерв — комплекс отростков чувствующих клеток обонятельного эпителия.

Функциональные компоненты периферической нервной системы. Нервы периферической системы могут быть разделены на две основные группы: чувствующие нервы, передающие возбуждение от органа по направлению к центральной нервной системе (в центростремительном направлении), и двигательные нервы, передающие возбуждение от центральной нервной системы к периферии, т.е. к мышце, сосуду, железе (в центробежном направлении). Каждая из этих групп может быть в свою очередь разделена на два отдела, отличающиеся не только по иннервируемым или периферическим органам, но и по своим центральным связям: это — соматические и висцеральные нервы. Первые иннервируют собственно стенки тела с его кожей и мускулатурой, вторые — внутренние органы.

Таким образом, различают следующие группы нервов:

- 1) Соматические чувствующие нервы, идущие от органов, воспринимающих физические раздражения (давление, тепло или холод, звуковые колебания среды и свет), то есть от органов боковой линии, слуха и зрения. Эти органы связывают организм с внешней средой, и раздражение их вызывает те или иные ощущения, на которые животное может реагировать произвольными движениями.
- 2) Висцеральные чувствующие нервы идут от органов восприятия химического раздражения (от растворённых или взвешенных в окружающей среде или во внутренних полостях различных веществ), то есть от нервных окончаний в области кишечника и других внутренних органов, от специальных органов глотки, ротовой полости и поверхности тела (органы вкуса) и, наконец, от органов обоняния.
- 3) Соматические двигательные нервы иннервируют париетальную мускулатуру тела, то есть миотомы и их производные (мышцы спины и брюшины, мышцы конечностей, подъязычную мускулатуру и глазные мышцы).
- 4) Висцеральные двигательные нервы иннервируют висцеральную мускулатуру, то есть всю гладкую мускулатуру (сосудов, кишечника и различных внутренних органов), поперечнополосатую мускулатуру сердечной мышцы,

поперечнополосатую мускулатуру передней части кишечника и висцерального аппарата (моторные волокна), а также различного рода железы (секреторные волокна).

Эти функциональные компоненты располагаются в спинномозговых нервах следующим образом. Брюшные корешки у низших позвоночных состоят исключительно из соматических двигательных волокон, а спинные являются смешанными и содержат все прочие компоненты, то есть оба рода чувствующих волокон, а также висцеральные двигательные. Висцеральные компоненты, как чувствующие, так и двигательные, проходят через спинномозговой узел и входят затем в состав соединительной висцеральной ветви, направляясь в соответствующую часть симпатической нервной системы, которая вся по своему составу является висцеральной.

Соматически-чувствующие волокна входят в спинной мозг через спинные корешки и своими конечными разветвлениями вступают в связь с нервными клетками спинных рогов. Висцерально-чувствующие волокна входят в спинной мозг также через спинные корешки и своими конечными разветвлениями вступают в связь с нервными клетками, лежащими в основании спинных рогов.

Таким образом, в сером веществе спинного мозга можно различить четыре различные функциональные области: соматически-чувствующую область спинных рогов, висцерально-чувствующую область основания спинных рогов, висцерально-двигательную среднюю область и соматически-двигательную область брюшных рогов.

Строение головных нервов. У позвоночных животных различают 12 пар головных нервов, которые выходят из черепа через особые отверстия в его боковых стенках. У низших позвоночных постоянно имеется лишь 10 пар вполне типичных головных нервов. Лишь у миксин имеется всего семь пар головных нервов при полном отсутствии всех трёх пар глазодвигательных нервов.

0. Концевой нерв (n. terminalis) отходит от переднего края переднего мозга у концевой его пластинки. Это небольшой тонкий соматически-чувствующий нерв, снабжённый небольшим ганглием и идущий к слизистой оболочке органа обоняния. Обонятельной функции, по-видимому, не имеет. Он присутствует у акул, некоторых костных ганоидов и двоякодышащих; у костистых рыб не обнаружен.

I. Обонятельный нерв (n. olfactorius) занимает особое положение, отличаясь от всех прочих нервов позвоночных тем, что составляется из волокон, представляющих собой аксоны чувствующих клеток обонятельного эпителия носовых капсул. Входя в обонятельные доли головного мозга, аксоны оканчиваются там конечными разветвлениями, вступающими в связь с дендритами особых нервных клеток переднего мозга. Как было отмечено выше, обонятельные луковицы являются первичным обонятельным центром, а передний мозг — вторичным. Обонятельные нервы длинные, когда обонятельные луковицы сидячие. Если последние расположены на концах обонятельных трактов и непосредственно примыкают к обонятельным капсулам, обонятельный нерв имеет вид коротких многочисленных тонких нервных волокон. Обонятельный нерв относится к висцерально-чувствующему отделу.

II. *Зрительный нерв* (n. opticus) идёт от внутренней поверхности сетчатки ко дну промежуточного мозга, где перекрещивается с одноимённым нервом противоположной стороны, образуя зрительную хиазму. По существу этот нерв является трактом поскольку он состоит из нескольких аксонов. Волокна зрительного нерва развиваются как отростки нервных клеток сетчатки глазного бокала и проходят внутри глазного стебелька, представляющего вырост боковой стенки продолговатого мозга. Сетчатка глаза представляет собой не просто чувствующий эпителий, а смежный центр с нервными и опорными клетками, а глазной нерв — центральный тракт, поддерживаемый элементами глаз и окружённый мозговыми оболочками; он подходит к зрительным буграм (thalami optici) промежуточного мозга. Зрительный тракт относится к соматически-чувствующему отделу.

III. *Глазодвигательный нерв* (n. oculomotorius) отходит от вентральной поверхности среднего мозга и иннервирует три прямые мышцы глаза (верхнюю, нижнюю и внутреннюю) и нижнюю косую мышцу глаза. По своему составу это соматически-двигательный нерв (соответствующий брюшному корешку спинномозгового нерва). В эмбриогенезе наблюдается связь нерва с ветвью тройничного нерва (V) (n. ophthalmicus profundus), которая, очевидно, является спинным корешком того же сегмента. Часто группа ганглиозных клеток вступает в связь с глазодвигательным нервом, образуя ресничный узел (g. ciliare), большей частью относящийся к симпатической нервной системе. Таким образом, в составе глазодвигательного нерва имеются и висцеральные волокна.

IV. *Блоковый нерв* (n. trochlearis) отходит от дорсальной поверхности мозга на границе между средним и задним мозгом и направляется к верхней косой мышце глаза, которую он иннервирует. Отхождение этого нерва со спинной стороны мозга есть результат вторичного перемещения. Ядра блокового нерва помещаются в брюшной стенке среднего мозга, непосредственно позади ядер глазодвигательного нерва. По своему составу это соматически-двигательный нерв. Иногда в составе блокового нерва наблюдаются и чувствующие волокна, относящиеся по своему происхождению к тройничному нерву.

V. *Тройничный нерв* (n. trigeminus) получил название вследствие его деления на три ветви: глазничную (ramus ophthalmicus), максиллярную (r. maxillaris), и мандибулярную (r. mandibularis). Этот нерв представляет собой, как видно по его развитию, результат соединения двух совершенно самостоятельных нервов, обладающих каждый своим особым ганглием. Ветви, составляющие тройничный нерв, обозначаются как первый, или глубокий глазничный нерв (n. ophthalmicus profundus s. n. trigeminus I) и второй, собственно тройничный нерв (n. trigeminus II).

Глубокий глазничный нерв (n. ophthalmicus profundus) отходит от передней части боковой поверхности продолговатого мозга и снабжён своим ганглием (g. profundi). В качестве вполне самостоятельного нерва он сохраняется только у кистепёрых рыб; у других рыб он более или менее тесно соединяется со вторым тройничным нервом и тогда является лишь одной из трёх главных ветвей тройничного нерва. Этот нерв проходит через глазницу, отдав предварительно

поверхностную ветвь (n. ophthalmicus superficialis), идущую над глазом совместно с одноимённой ветвью лицевого нерва. Обе эти ветви чисто соматически-чувствующие и идут к коже передней части головы.

Собственно тройничный нерв (n. trigeminus II) отходит от боковой стенки продолговатого мозга и имеет собственный ганглий (g. trigemini). По выходе из черепа нерв делится на две крупные ветви — верхнечелюстную (n. maxillaris) и нижнечелюстную (n. mandibularis). Верхнечелюстная ветвь проходит под глазом вдоль верхней челюсти и иннервирует кожу передней части головы, нёба и верхнечелюстные зубы. По своему составу это соматические чувствующие ветви содержащие главным образом соматические (кожные) волокна, но висцеральные волокна также могут присутствовать. Нижнечелюстная ветвь отдаёт крупную двигательную ветвь к жевательной мускулатуре и направляется затем вдоль нижней челюсти, где снабжает кожу, слизистую оболочку ротовой области и нижнечелюстные зубы. Таким образом, собственно тройничный нерв является смешанным нервом: он содержит, кроме двигательных, ещё и чувствующие волокна.

VI. Отводящий нерв (n. abducens) отходит от брюшной поверхности продолговатого мозга и направляется к наружной прямой мышце глаза. По своему составу этот нерв является соматически-двигательным; он вполне сохранил характерные черты брюшных корешков. Отводящий нерв обнаруживает следы связи с лицевым нервом.

VII. Лицевой нерв (n. facialis) отходит от боковых стенок продолговатого мозга непосредственно позади тройничного нерва (и нередко в связи с ним) несколькими корешками, соединяющимися затем в сложный ганглий. Верхняя часть ганглия имеет самостоятельное значение и представляет собой ганглий группы нервов боковой линии; нижняя часть представляет собственно ганглий лицевого нерва (g. facialis). Таким образом, у низших позвоночных следует различать два нерва — нерв боковой линии (r. lateralis VII) и собственно лицевой. Нерв боковой линии иннервирует каналы головы и канал, идущий вдоль тела и имеет несколько ветвей. В частности, у канального сома *Ictalurus punctatus* различают пять пар ветвей: (1) передне-дорсальная, (2) передне-вентральная, (3) слуховая, (4) средняя и (5) задняя. Эти ветви являются по своему функциональному составу соматически-чувствующими.

Собственно лицевой нерв даёт: (1) чисто чувствующую (висцеральную) нёбную ветвь (n. palatinus) слизистой оболочки нёба, (2) небольшие чувствующие ветви передней стенки брызгальца у акул (r. pretrematicus VII) и (3) большой смешанный подъязычно-челюстной нерв (n. hyomandibularis), идущий позади брызгальца вдоль гиоидной дуги и отдающий двигательные ветви висцеральной мускулатуре этой области (n. hyoideus) и чувствующую ветвь, переходящую на внутреннюю стенку нижней челюсти (n. mandibularis internus), где она иннервирует слизистую оболочку ротовой полости с её вкусовыми органами. Двигательные ветви иннервируют мышцы подвеса и жаберной крышки, часть межчелюстной мышцы, а также мышцу, опускающую нижнюю челюсть. Лицевой нерв является одним из нервов специальных висцеральных органов чувств, в частности, органов вкуса. Таким образом, собственно лицевой

нерв является типичным смешанным нервом, содержащим все три компонента (висцерально-чувствующие, двигательные и соматически-чувствующие) со значительным преобладанием висцеральных.

VIII. *Слуховой нерв* (n. acusticus) по своему развитию представляет собой обособившуюся часть предыдущего нерва и именно его специального соматически-чувствующего отдела, то есть нерва боковой линии (r. lateralis VII). Этот нерв снабжён отдельным ганглием и делится на ветви, соответствующие отделам внутреннего уха.

IX. *Языкоглоточный нерв* (n. glossopharyngeus) отходит от боковой стенки продолговатого мозга несколькими корешками, снабжён своим ганглием (g. petrosus) и выходит из черепа непосредственно позади слуховой капсулы. Наиболее дорсальные его корешки относятся к группе боковых нервов, снабжённых иногда обособленным ганглием, и дают небольшую ветвь к органам боковой линии. Главная часть нерва является типичным висцеральным нервом. Этот нерв делится на следующие три главные ветви: (1) нёбная (n. palatinus) — чисто висцерально-чувствующая ветвь, идущая к слизистой оболочке нёба; (2) преджаберная (r. pretrematicus) — висцерально-чувствующая ветвь, идущая вдоль подъязычной дуги по передней стенке первой жаберной щели; (3) зажаберная (r. posttrematicus) — смешанная ветвь, идущая вдоль первой жаберной дуги. Последняя ветвь является наиболее значительной; она снабжает висцеральную мускулатуру первой жаберной дуги. Таким образом, языкоглоточный нерв является смешанным нервом. Языкоглоточным он именуется потому, что у наземных позвоночных он иннервирует глотку и является главным вкусовым (язычным) нервом.

X. *Блуждающий нерв* (n. vagus) отходит многочисленными корешками от боковой стенки продолговатого мозга и обладает своим ганглием (g. vagi). Этот нерв делится на два крупных отдела: (1) боковой нерв (n. lateralis X), идущий назад вдоль боковой линии туловища и снабжающий соответствующие органы чувств и (2) жаберно-кишечный нерв (n. branchio-intestinalis), иннервирующий весь жаберный аппарат, начиная со второй щели, а также и внутренние органы. Первый нерв имеет самостоятельное значение и иногда сохраняет свой особый ганглий. Второй нерв проходит сначала вдоль дорсальной части жаберного аппарата, где против каждой щели, начиная со второй, отдаёт по одной жаберной ветви. Каждая жаберная ветвь делится на три типичные ветки: (1) глоточная (r. pharyngeus), чисто висцерально-чувствующая, идущая к слизистой оболочке глотки; (2) преджаберная (r. pretrematicus), также висцерально-чувствующая, идущая вдоль передней стенки соответствующей щели; (3) зажаберная (r. posttrematicus), смешанная ветвь, которая содержит кроме чувствующих волокон ещё и двигательные для висцеральной мускулатуры соответствующей дуги. Позади места отхождения последней жаберной ветви главный ствол отдаёт ещё двигательные ветви к висцеральной мышце плечевого пояса (m. trapezius) и продолжается в виде кишечной ветви (r. intestinalis), направляющейся внутрь и назад для иннервации внутренних органов и, в частности, сердца (n. cardiacus), пищевода, желудка, плавательного пузыря, кишечника и других внутренних органов. Жаберно-кишечный

отдел блуждающего нерва представляет собой большой комплекс типичных висцеральных нервов. Его соматически-чувствующие компоненты редуцируются (особенно у высших рыб), а висцеральные, наоборот, хорошо выражены соответственно развитию жаберного аппарата. В составе жаберных ветвей блуждающего нерва имеются специализированные висцеральные компоненты, иннервирующие органы вкуса.

XI. *Добавочный нерв* (n. accessorius) имеется в виде вполне самостоятельного нерва лишь у млекопитающих. По своему происхождению это обособленные задние корешки блуждающего нерва, волокна которых можно проследить и у рыб до ветви, иннервирующей трапецевидную мышцу плечевого пояса. Этот нерв содержит только висцерально-двигательные волокна.

XIII. *Подъязычный нерв* (n. hypoglossus) является типичным головным нервом лишь у амниот, и особенно у млекопитающих. У анамний он представлен передними спинномозговыми нервами, помещающимися часто внутри черепа и нередко даже выходящими через затылочное отверстие. Он хорошо заметен у акуловых рыб в виде 1–3 маленьких брюшных двигательных корешков позади X нерва, перед первым полным спинномозговым нервом. Он иннервирует затылочные и передние туловищные миотомы и состоит исключительно из соматически-двигательных волокон.

Большая часть головных нервов в действительности построена по тому же типу, что и спинномозговые, однако ни один из головных нервов не соответствует полному спинному нерву, а лишь отдельным спинным или брюшным корешкам, между которыми в области головы нет соединений. Таким образом, одни головные нервы, лишённые ганглиев, — чисто двигательные, отходящие большей частью от брюшной поверхности мозга, соответствуют брюшным корешкам спинномозговых нервов (нервы III, IV, VI, XII пар). Другие головные нервы, снабжённые ганглиями и значительной частью чувствующие, отходят от боковых частей мозга и соответствуют спинным корешками спинномозговых нервов (нервы V, VII, VIII, IX и X пар). Как отмечено выше, две пары нервов — обонятельные и зрительные — занимают совершенно особое положение и с другими нервами не сравнимы. Зрительные нервы представляют собой центральный тракт, то есть часть самого мозга, а обонятельный нерв — комплекс отростков чувствительных клеток обонятельного эпителия.

Деление нервной системы на четыре отдела, различающиеся по своей функции, не ограничивается одной периферической системой. В головном мозге можно различить те же четыре основные области.

- 1) Соматически-двигательная область головного мозга ограничивается ядрами III, IV, VI, XII пар нервов, которые располагаются на дне главным образом в продолговатом и частично в среднем мозге. Эта область головного мозга по своему объёму незначительна.
- 2) Висцерально-двигательная область головного мозга включает ядра V, VII, VIII, IX, X и XI пар нервов, располагающиеся на дне продолговатого мозга по бокам от соматических ядер. Эта область продолговатого мозга развивается довольно значительно соответственно развитию висцеральной мускулатуры головы.

- 3) Висцерально-чувствующая область располагается в боковых стенках продолговатого мозга. Соответственно развитию висцерального аппарата эта область более или менее выступает в виде валиков вдающихся в полость четвёртого желудочка и обозначается как висцеральная лопасть (*lobus visceralis*). Особенно разрастается эта область при значительном развитии вкусовых органов у костистых рыб: висцеральные лопасти иногда выдаются наружу в виде пары полушарий (например, у карповых). Для обонятельных нервов, являющихся висцерально-чувствующими, имеется специальная чувствующая область в виде обонятельных луковиц переднего мозга.
- 4) Соматически-чувствующая область располагается в спинной области боковых стенок продолговатого мозга, в мозжечке и крыше среднего мозга. Соматически-чувствующие волокна VII, VIII, IX, X пар головных нервов вступают своими конечными разветвлениями в связь с нервными клетками этих частей мозга. Это также весьма значительная область, размеры которой стоят в связи, в частности, с развитием органов боковой линии. В продолговатом мозге соответствующие области находятся внутри полости четвёртого желудочка в виде продольного валика, лежащего над висцеральной лопастью и получившего название лопасти боковой линии (*lobus lateralis*). Часть этой лопасти является специальной слуховой областью. Что касается органа зрения, сама ретина содержит не только воспринимающий аппарат, но и элементы соответствующие нервному центру.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Жизнедеятельность рыбы возможна благодаря наличию адекватных реакций организма на изменения, происходящие во внешней среде и в самом организме. Рыба обладает зрением; реагирует на температуру, то есть обладает терморцепцией; на её поведение влияют многие растворённые в воде вещества, то есть она обладает химической рецепцией, включая вкус и обоняние; воспринимает механические воздействия (тактильная рецепция); реагирует на низкочастотные колебания используя орган боковой линии; обладает слуховой рецепцией.

Орган зрения. Главным органом зрения рыб являются глаза, которые у большинства рыб активных в светлое время суток служат ведущим органом чувств для ориентации в среде: при добывании пищи, при ориентации в потоке воды, при распознавании хищников и особей своего вида, в частности, во время формирования стаи и размножения.

У круглоротых восприятие светового раздражения возможно без специального органа зрения. Как показали исследования, хвостовой отдел личинок и взрослых миног содержит светочувствительные элементы. На освещение области хвостового отдела минога реагирует плавательными движениями. Кроме хвостового отдела и парных глаз, световоспринимающим органом у круглоротых является теменной глаз или пинеальный орган, который у более высокоорганизованных животных редуцируется, превращаясь в железу внутренней секреции — эпифиз. Остатки световоспринимающей способности теменной области головы сохраняются и у некоторых костистых рыб.

Строение глаза рыб в общих чертах соответствует строению глаз других позвоночных; в то же время, глаза рыб имеют некоторые особенности, связанные с жизнью в водной среде. У рыб нет век, глаза их постоянно открыты. Лишь у некоторых акул имеется прозрачная мигательная перепонка, закрывающая глаз с внутреннего угла или снизу. У кефали и у некоторых сельдей имеется жировое веко, частично закрывающее глаз. У остальных рыб глаз снаружи покрыт только прозрачной роговой оболочкой. У рыб отсутствуют слёзные железы, так как, в отличие от наземных животных, у них нет необходимости увлажнять глазное яблоко.

Глаза рыб закладываются на очень ранней стадии, когда зачаток центральной нервной системы имеет вид утолщённой пластинки. По бокам передней расширенной части этой пластинки можно видеть зачатки глаз в виде пары небольших выпячиваний. Когда нервная пластинка преобразуется в трубку, зачатки глаз, разрастаясь, превращаются в глазные пузыри в виде боковых выростов будущего промежуточного мозга. Затем наружная часть стенки глазного пузыря впячивается внутрь полости последнего, и таким образом глазной пузырь превращается в бокал с двойной стенкой. По мере приближения глазного яблока к покровам по бокам головы, эктодерма образует утолщение (плакodu), которая погружается под покровы навстречу глазному яблоку и представ-

ляет собой зачаток хрусталика. Хрусталик полностью отделяется от эктодермы и перемещается в отверстие глазного яблока. Это отверстие суживается впереди хрусталика и, таким образом, формируется зрачок глаза. Внутренняя более толстая стенка глазного бокала представляет собой будущую сетчатку, а тонкая, наружная стенка даёт начало пигментной оболочке. Обволакивающая глаз мезодерма даёт начало наружным оболочкам глаза: сосудистой оболочке, служащей для питания сетчатки, и склере, представляющей собой скелет глаза. Склера распространяется и впереди хрусталика, где она срастается с покровом, образуя прозрачную роговицу (в которой различают наружный эпителий роговицы, и внутреннюю соединительную ткань). Мезодермальные клетки проникают внутрь глазного бокала при его закладке и образуют здесь эмбриональные кровеносные сосуды, которые участвуют наряду с клетками сетчатки в отделении студенистого вещества и образовании стекловидного тела, заполняющего полость глазного яблока. Стекловидное тело включает тончайшие волокна и способствует сохранению формы глаза. В сетчатке происходит сложная дифференцировка клеточных элементов, и от нервных клеток ответвляются отростки, врастающие по глазному стебельку в мозг и образующие зрительный тракт (нерв). Края глазного бокала впереди от хрусталика вместе с прилегающей соединительной тканью образуют радужную оболочку.

Глаз костистой рыбы имеет эллипсоидальную форму и снабжён плоской роговицей. Глазное яблоко одето мощной скелетной капсулой — склерой (*sclera*), снаружи — соединительнотканной, внутри — хрящевой. Впереди склера переходит в прозрачную оболочку или роговицу (*cornea*). С внутренней стороны склера выстлана серебристой оболочкой (*argentea*) — тонким слоем клеток, содержащим игловидные кристаллы гуанина, придающие блеск. К серебристой оболочке в основании глаза примыкает сосудистая хориоидальная железа (*glandula chorioidea*), имеющаяся у многих хрящевых и костных рыб. Глубже лежит сосудистая оболочка (*chorioidea*), содержащая кровеносные сосуды и пигментные клетки. В передней части глаза она переходит в радужную оболочку (*iris*), которая в центре пронизана щелью — зрачком (*pupilla*). Радужная оболочка имеет гладкие мышечные волокна, которые, сокращаясь, изменяют просвет зрачка, благодаря чему регулируется поступление света в глаз. Однако следует отметить, что способность сжимать зрачок у рыб выражена слабее, чем у млекопитающих. В полость глаза от сосудистой оболочки вдаётся особый серповидный отросток (*processus falciformis*), прикрепляющийся расширенной конечной частью (*campanula Halleri*) к хрусталику. Этот отросток содержит гладкие мускульные волокна, при сокращении которых хрусталик перемещается внутрь посредством мышцы *m. retractor lentis*. С противоположной стороны связка (*ligamentum suspensorium*) служит антагонистом, оттягивающим хрусталик в прежнее положение. Таким образом, аккомодация достигается перемещением самого хрусталика, а не за счёт изменения его кривизны, что имеет место у млекопитающих. Серповидный отросток отсутствует у акул и даже у некоторых костистых. У них аккомодация производится при помощи ресничного тела, залегающего в виде заметного утолщения в месте перехода сосудистой оболочки в радужную. Рыбы с хорошо развитой мускулату-

рой хрусталика обладают пределом аккомодации от дистанции менее длины тела до расстояния обычно не превышающего 15 м.

Внутренняя поверхность сосудистой оболочки иногда образует блестящий слой — зеркальце (*taretum*), которое обуславливает, например, у акул, зеленоватое свечение, создающееся за счет отражения света, прошедшего через глаз и сетчатку.

Сетчатка имеет сложное строение и содержит кроме чувствующих клеток нервную ткань и опорные элементы. Чувствующие клетки лежат на наружной (обращённой от света) стороне, погружаются в лежащий снаружи пигментный слой и несут каждая плотное воспринимающее окончание — палочку или более короткую и вздутую у основания колбочку.

У круглоротых и селахий различия между палочками и колбочками выражены слабо, но в ретине костистых рыб палочки и колбочки хорошо идентифицируются. Палочки считаются теми элементами, которые воспринимают свет малой интенсивности, в то время как колбочки функционируют только при ярком свете и, в отличие от палочек, способны воспринимать цвета. У рыб с дневным образом жизни в глазах преобладают колбочки, а у добывающих пищу в сумерках и ночью — палочки. На свету состояние ретины изменяется: колбочки выдвигаются к свету; наоборот, в сумерки к свету обращены палочки (ретиномоторная реакция). По отношению к свету палочки примерно в 1000 раз более чувствительны, чем колбочки.

Многие костистые рыбы обладают цветовым зрением. У них, как и у человека, имеются три вида колбочек, воспринимающих три разных цвета. Одни колбочки реагируют на насыщенный красный свет, другие — на насыщенный зелёный, третьи — на ненасыщенный сине-фиолетовый. В зависимости от количества и степени возбуждения колбочек воспринимаются различные оттенки цветов. Зрительные нервы содержат три группы афферентных нервных волокон, каждая из которых проводит возбуждение от одного вида колбочек. Большинство пластиножаберных рыб цвета не различают, т.е. являются ахроматами.

Располагаясь на разных сторонах головы, глаза рыбы приспособлены в основном к монокулярному зрению. Вследствие того, что шаровидный хрусталик далеко сдвинут вперёд, к самой роговице, в глаз проникают лучи не только спереди, но также сверху и с боков. Поэтому поле зрения весьма обширно. Учитывая движение глаза, угол зрения охватывает по горизонтали 160–170°, а по вертикали — около 150°. Поэтому бинокулярное зрение возможно только в ограниченном поле. Положение глаз служит в этом отношении определяющим фактором. К бинокулярному зрению приспособлены рыбы с телескопическими глазами, такие как *Argyrolepecus* (*Stomiiformes*), *Gigantura* (*Aulopiformes*) и другие. У них глаза имеют вид параллельных цилиндров вытянутых вверх или вперёд. В телескопических глазах роговая оболочка сильно изогнута, ирис слабо развит или совсем отсутствует; крупный хрусталик лежит на значительном удалении от сетчатки; с внутренней стороны широкого зрачка находится хрусталиковая подушка, снабжённая мускульными волокнами; при их сокращении хрусталик перемещается назад, по направлению к сетчатке.

Своеобразную модификацию глаз имеет рыба Центральной и Южной Америки — четырёхглазка *Anableps anableps* (Cyprinodontiformes: Anablepidae). Она плавает у самой поверхности воды, так что верхняя половина глаз выступает из воды. Глаза находятся на вершине головы и каждый горизонтальной перегородкой разделён на две самостоятельные части: верхняя — для зрения в воздухе и нижняя — в воде. Разделена не только роговица, но и сетчатка внутри глаза, а хрусталик имеет не округлую, а овальную форму. При этом верхняя воздушная часть хрусталика имеет более плоскую форму, чем нижняя, приспособленная к зрению в воде. Для воздушного зрения приспособлены глаза также у *Periophthalmus* и *Boleophthalmus* (Gobiiformes) — рыб, способных к перемещению на суше. Для предохранения от высыхания их глаза снабжены наружным веком и могут втягиваться в специальные углубления.

В то время как у большинства рыб движения глаз скоординированы и оба глаза движутся в одинаковом направлении, камбалы и некоторые другие рыбы с сильно выдвигающимися глазами обладают способностью перемещать глаза независимо один от другого, и только при внимательном наблюдении подвижного предмета оба глаза движутся в одном направлении.

Применительно к условиям обитания глаза рыб могут редуцироваться вплоть до исчезновения, как у некоторых пещерных и абиссальных форм. Такие рыбы как *Benthobatis* (Torpediniformes) и *Barathronus* (Ophidiiformes), обитающие на глубине ~3000 м, являются слепыми; их глаза покрыты кожей, редуцированы и не функционируют. В то же время, глаза некоторых глубоководных рыб (светящиеся анчоусы семейства *Myctophidae*, *Nansenia* (Argentiniformes), топориковые (Stomiiformes: Sternoptychidae)) гигантских размеров (30–50% длины головы) для восприятия чрезвычайно слабого света.

Орган обоняния. Этот орган у позвоночных животных развивается в виде парного утолщения эктодермы на переднем конце головы (обонятельные плакоды). Плакоды увеличиваются, образуя сначала обонятельные ямки, выстланные обонятельным эпителием. Последний состоит из длинных тонких сенсорных клеток и не менее длинных опорных клеток. Обонятельные клетки снабжены пучком чувствующих волосков, а их дистальные концы продолжают в волокна обонятельного нерва, которые своими конечными разветвлениями вступают в связь с дендритами нервных (митральных) клеток обонятельной луковицы, образуя характерные клубочки. Опорные клетки цилиндрической формы, нередко несут мерцательные реснички. Среди опорных клеток располагаются слизистые клетки, имеющие грушевидную форму. Обонятельные ямки, или мешки, защищены снаружи скелетной капсулой, срастающейся с передней частью мозговой коробки.

Чувствующая поверхность эпителия обонятельных мешков увеличивается путём образования более или менее сложной системы складок (рис. 93а). Обонятельные клетки на складках располагаются по-разному: сплошным слоем, разреженно отдельными скоплениями, на гребнях или в углублении (рис. 93б). Наружное отверстие органа обоняния представляет собой ноздрю, в которой имеются приспособления для обновления воды в обонятельном мешке. К органам обоняния подходят не только обонятельные нервы, отходящие от передне-

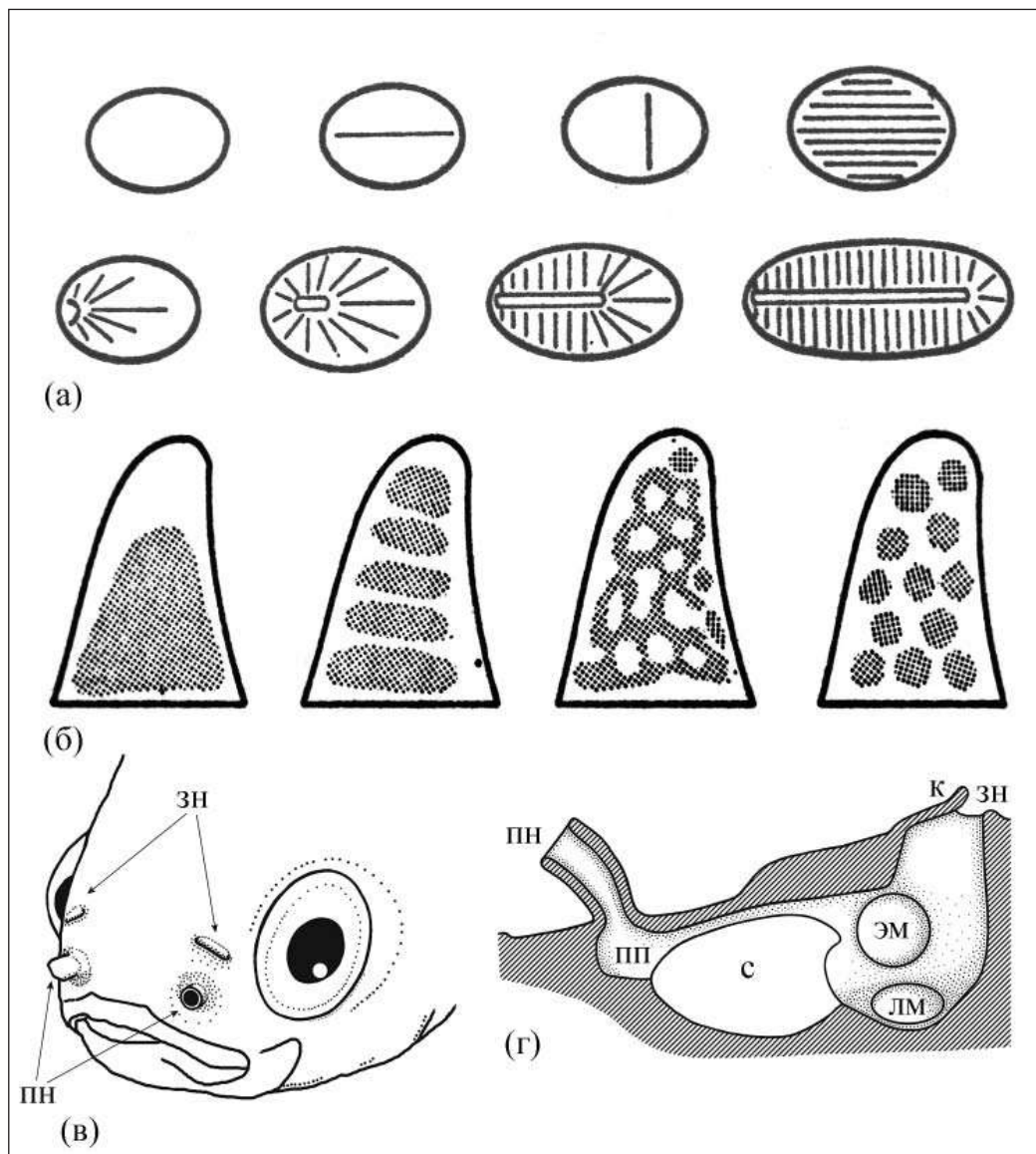


Рис. 93. Орган обоняния.

а – типы расположения обонятельных складок в обонятельной розетке костистых рыб.

б – типы расположения сенсорного эпителия в обонятельных складках.

По Yamamoto, 1982.

в–г – голова и схема органа обоняния анабаса *Anabas testudineus*. Обозначения: зн – задняя ноздря; к – кожная складка-клапан; лм – лакримальный вентиляционный мешок; пн – передняя ноздря; пп – поперечная площадка; с – обонятельная складка; эм – этмоидальный вентиляционный мешок (по: Касумян и др., 2021).

го мозга, но и волокна тройничного нерва, как и у высших позвоночных животных.

У круглоротых орган обоняния непарный, открывающийся наружу одной ноздрей на дорсальной стороне головы. У миног ноздря ведёт в назогипофизарный канал, задняя стенка которого образует расширение — обонятельную капсулу с чувствующими клетками, расположенными на 15–18 резко выраженных складках обонятельного эпителия. Канал продолжается до начала хорды, образуя слепо заканчивающийся питуитарный вырост. Движение воды в обонятельной капсуле осуществляется за счёт питуитарного выроста, выполняющего роль пипетки, а сокращение и расширение этого выроста происходит благодаря движениям жаберных мешков. У миксин задний конец назогипофизарного канала открывается в ротовую полость и поэтому он служит для поступления воды не только в обонятельную капсулу, но и к жабрам. Наличие двух обонятельных нервов, идущих к непарной капсуле, и то обстоятельство, что средняя складка капсулы сверху и снизу является наиболее крупной, свидетельствует, что непарность обонятельного органа круглоротых — явление вторичное, и что он возник путём слияния воедино парного образования.

У пластиножаберных рыб парные обонятельные ямки лежат на нижней поверхности рыла и сообщаются желобком с ротовой полостью, причём желобок этот прикрыт сверху клапанообразной складкой кожи, отходящей от внутреннего края желобка. Таким образом, вода входит в обонятельное отверстие, а через желобок выходит под верхнюю губу.

В органах обоняния двоякодышащих имеет место как бы дальнейшее изменение того, что мы видим у селажий. У двоякодышащих ноздри расположены также на вентральной стороне и имеют парное строение, причём передняя пара открывается под верхней губой, а задняя — в ротовую полость (хоаны). Через орган обоняния направляется дыхательный ток воздуха во время спячки в период засухи.

У ганоидов и костистых рыб орган обоняния также представлен двумя мешками, причём каждый мешок открывается наружу двумя ноздрями, лежащими на дорсальной стороне головы между ртом и глазами (рис. 93в, г). Вода всасывается через переднюю ноздрю и выходит через заднюю. Ток воды в обонятельном органе вызывается ресничным эпителием обонятельных складок.

Степень развития органов обоняния позволяет подразделить рыб на микро- и макросматиков. У микросматиков органы обоняния развиты слабо, а пищу они добывают в основном при помощи органов зрения (щука и другие дневные хищники, трёхиглая колюшка). У макросматиков (акулы, проходные лососевые, треска, навага, ночные хищники — налим, сом, речной угорь и др.) органы обоняния являются ведущими среди других органов чувств. Эти рыбы очень чувствительны к запахам. Обонятельные мешки у них большие, а обонятельные розетки — с многочисленными складками. У мирных стайных рыб обоняние и зрение развиты в равной степени.

У некоторых рыб, например, сротночелюстных (Tetraodontiformes), наблюдается редукция органов обоняния. У некоторых видов семейства Tetraodontidae вместо наружных носовых отверстий имеются плотные щупальца, в центре ко-

торых проходит обонятельный нерв и в различных местах которых сконцентрированы обонятельные клетки. Иногда нет и щупалец и обонятельный нерв оканчивается в области маленького пигментного пятнышка на коже.

Обоняние может играть руководящую роль в поиске пищи. С помощью обоняния рыбы могут находить особей другого пола в период размножения, распознавать виды рыб, водных беспозвоночных и растений. Рыбы чутко реагируют на сигналы опасности, так называемые вещества тревоги, выделяемые из кожи при ранении. Растворимые вещества, выделяемые рыбой, могут быть аттрактантами (привлекающими) и репеллентами (отпугивающими).

Органы обоняния играют большую роль во время миграций рыб. Проходные лососи, ориентируясь по запаху воды, запечатлённому в «памяти» на этапе ската молоди, возвращаются для размножения в родной водоём. Источниками запаха, по-видимому, являются также виды рыб, постоянно обитающие в данной реке.

Органы вкуса. Представлены вкусовыми почками. Последние состоят из длинных цилиндрических сенсорных клеток, снабжённых тонким и коротким чувствующим волоском (рис. 14). Между чувствующими клетками располагаются не менее длинные опорные клетки. Вкусовая почка пронизывает всю толщу эпидермиса. Нервные волокна проникают в почку и оплетают своими конечными разветвлениями сенсорные клетки. Вкусовые почки представляют единственные дифференцированные органы чувств, которым приписывают энтодермальное происхождение. У рыб они первоначально возникают в пищеводе, глотке и энтодермальной части ротовой полости. У костистых рыб энтодермальные зачатки перемещаются и в область эктодермы, где затем распространяются и по наружной поверхности всего тела. Таким образом, у костистых рыб вкусовые почки встречаются в различных местах тела: в ротовой полости, в глотке, на жаберных дугах, в покровах всего тела, включая и хвостовой отдел, а также на плавниках, но в особенности на губах и на усиках. Рыбы способны воспринимать различные оттенки вкуса — сладкое, горькое, кислое, солёное. Чувствительность их к некоторым растворам во много раз превышает способность человека воспринимать оттенки вкуса (к поваренной соли в 205 раз, хинину — в 24 раза, фруктозе — в 2,6 раза). Рыбы воспринимают разницу в солёности, составляющую всего 0,03‰, разницу pH — 0,05–0,07 единиц. Вкусовые почки иннервируются окончаниями лицевого (на коже, усиках), языкоглоточного и блуждающего (в ротовой полости и на жабрах) нервов, а также тройничным и спинномозговыми нервами. Нервный центр органа вкуса находится в продолговатом мозге (в частности, в *lobi facialis*).

Тактильная рецепция. Тактильная рецепция — восприятие ощущений от прикосновения (тактильное чувство) у рыб развито достаточно хорошо. Основные органы осязания рыб находятся на усиках, лучах плавников, роструме, бугорках, развивающихся во время размножения (жемчужная сыпь) и других структурах. Тактильная рецепция внутри ротовой полости играет важную роль в оценке привлекательности пищевых объектов. Тактильная рецепция имеет существенное значение для ориентации, размножения, защитной реакции, социального поведения и поиска пищевых объектов (см. обзор: Kasumyan, 2011).

Обладая чувством осязания, рыбы, тем не менее, слабо реагируют на болевые ощущения, и прикосновение острого предмета не вызывает у них особенно резкого движения. Рыба легко переносит операции. Только что сорвавшаяся с крючка рыба со свежей раной нередко снова сразу же берётся за приманку. Полярную акулу, пожирающую труп кита, можно колоть кинжалом в голову, и она, по-видимому, не обращает на это внимания.

Терморцепторы. Температурным чувством рыбы, несомненно, обладают. Терморцепторы, по-видимому, рассеяны по всей поверхности тела рыбы. Рыбы обладают развитой способностью определять разность температуры. Пороги чувствительности разных видов колеблются между десятками и сотыми долями градуса. Даже небольшие отклонения температуры от обычной могут изменить пути миграций рыб и сроки нереста. Быстрое понижение температуры воды вызывает снижение активности и может привести к гибели.

Орган слуха и равновесия. Орган слуха у рыб представлен перепончатым лабиринтом, соответствующим внутреннему уху высших позвоночных (см. обзоры: Kasumyan, 2004, 2005; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). В нём отсутствуют наружные раковины, среднее ухо и улитка. Развивается он в виде парного плотного утолщения эктодермы (слуховой плакоды) в области презумптивного продолговатого мозга эмбриона. Плакода затем принимает вид пузырька, первоначально сообщающегося с наружной поверхностью посредством канала; последний обычно полностью отшнуровывается от эктодермы. В дальнейшем слуховой пузырёк дифференцируется на два отдела: верхний (*pars superior*) и нижний (*pars inferior*). Из верхнего отдела образуется овальный мешочек — *utricleus* с полукружными каналами (*canales semicirculares*), а из нижнего отдела — круглый мешочек (*sacculus*) и *lagena*.

У круглоротых строение внутреннего уха довольно примитивно. У миксин имеется лишь вытянутый пузырёк без *sacculus*, с одним вертикальным полукружным каналом, снабжённым на каждом конце по одной ампуле. Наличие на одном канале двух ампул показывает, что в эволюции по существу, произошло вторичное слияние двух полукружных каналов в один. Отходящий от пузырька эндолимфатический проток *ductus endolymphaticus* оканчивается слепо. Над сенсорным эпителием макулы находятся многочисленные шаровидные известковые статоконии, не обладающие кристаллической структурой.

Миноги представляют дальнейший шаг в развитии внутреннего уха: у них можно различить в преддверии два отдела — отдел соответствующий *utricleus* и *sacculus*. От первого отдела, отходят два вертикальных полукружных канала, и каждый имеет одну ампулу. В *sacculus* имеются *отоконии* или отолиты³.

У челюстноротых внутреннее ухо включает три полукружных канала, соединённые с *utricleus*, и три отолитовых органа (*utricleus*, *sacculus* и *lagena*). От *utricleus* отходит эндолимфатический проток (*ductus endolymphaticus*), который у хрящевых рыб, латимерии, а также у молоди осетровых и сельдёвых, открывается наружу на дорсальной поверхности головы. У хрящевых рыб через открытый эндолим-

³ Отоконии — отдельные многочисленные кристаллические микрочастички. Отолит — агрегация многочисленных монокристаллов, имеющая определённую общую структуру.

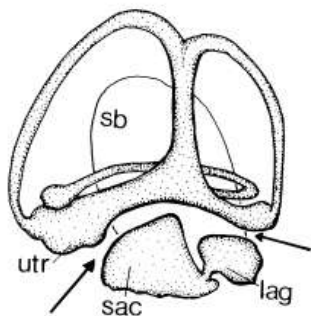
фатический проток в эндолимфу внутреннего уха могут поступать экзогенные вещества (песчинки или химические компоненты). Эндолимфатический проток у *Dipnoi (Protopterus)* образует эндолимфатический синус, который подразделяется на многочисленные слепые дивертикулы, лежащие над продолговатым мозгом. Эндолимфатический проток — остаток первичной связи слухового органа с наружной средой. У всех других рыб эта связь прерывается, и эндолимфатический проток оканчивается слепо, или он полностью отсутствует.

Первичная функция отоконий и *отолитов* — обеспечение равновесия и ориентации тела в пространстве. До последнего времени предполагали, что отолитовые органы хрящевых рыб содержат отоконии. Однако данные компьютерной томографии показали, что у хрящевых рыб (цельноголовые и пластиножаберные) имеются отолиты, но их химический состав и структура отличаются от таковых у *Teleostomi* (Schnetz et al., 2019). Оtolиты хрящевых рыб состоят из апатита (группы минералов класса фосфатов), в то время как отолиты костных рыб — из кристаллических форм карбоната кальция: кальцита, арагонита и ватерита. В отличие от отолитов костных рыб, отолиты хрящевых на воздухе легко распадаются на отдельные частички; этим отчасти обусловлена их прежняя интерпретация как отоконий. Наличие фосфатных отолитов у ныне живущих и вымерших бесчелюстных свидетельствует о том, что такой состав является плезиоморфным для позвоночных. Две или три пары отолитов (современные методы возможно не позволяют идентифицировать самый мелкий отолит — астерискус) обнаружены у многих вымерших базальных групп рыб, включая акантодии, причём переход к отолитам, состоящим из карбоната кальция, наблюдается в группах рыб с костным скелетом.

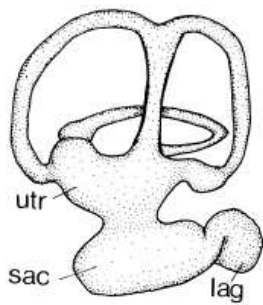
Внутреннее ухо костистых рыб подразделяется на *pars superior* с полукружными каналами и *utricle* и *pars inferior* с отолитовыми органами *sacculus* и *lagena*. Полукружные каналы лежат в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях. Различают горизонтальный *боковой* и два вертикальных канала — *передний* и *задний*. На одном конце каждого из каналов имеется вздутие — *ампула*; в ней помещается гребень чувствующего эпителия, к которому подходят окончания разветвлений слухового нерва. Над нервным окончанием находятся чувствительные волосковые клетки, соединённые между собой желеобразным веществом (*cupula*). *Купула* полностью перекрывает просвет канала.

Все части перепончатого лабиринта заполнены эндолимфой; промежуток между перепончатым лабиринтом и стенкой слуховой капсулы заполнен перилимфой.

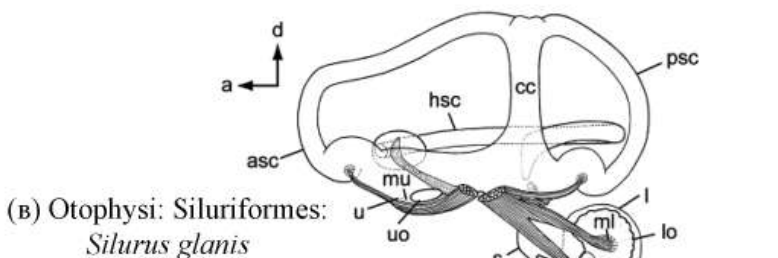
Полукружные каналы играют существенную роль в установлении равновесия и правильной координации движений. Этой же цели служат и находящиеся в лабиринте отолиты. Их число — три на каждой стороне головы: самый крупный (у большинства рыб) — *sagitta*, залегающий в *sacculus*; два более мелких — *lapillus* залегают в *utricle*, *asteriscus* — в *lagena*. У ряда рыб *asteriscus* превосходит по размеру *sagitta*. Это наблюдается у *Polypterus*, *Amia* и в серии *Otophysi*. Оtolиты состоят из солей кальция и органического матрикса. Форма и величина отолитов имеют таксономическое значение. Вариабельность строения внутреннего уха проиллюстрирована на рис. 94. Внутреннее ухо иннер-



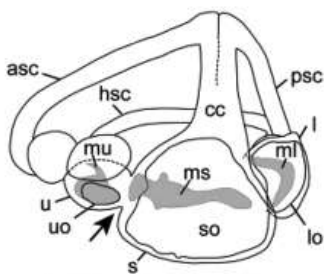
(a) Osteoglossiformes: Notopteridae



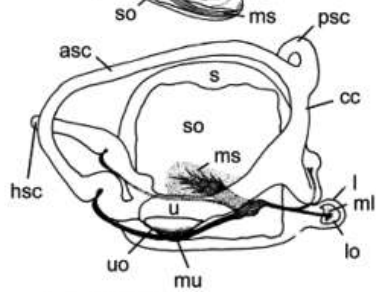
(б) Osteoglossidae



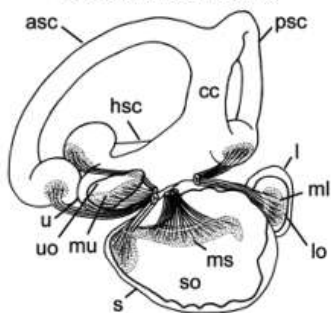
(B) Otophysi: Siluriformes:
Silurus glanis



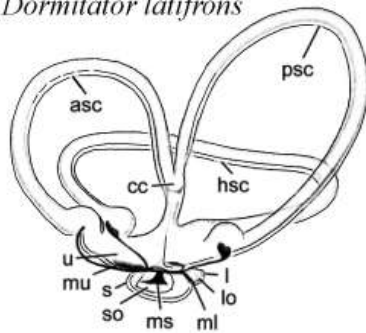
(r) Cyprinodontiformes:
Poecilia mexicana



(д) Gobiiformes:
Dormitator latifrons



(e) Anabantiformes:
Trichopsis vittata



(ж) Scorpaeniformes:
Eutrigla gurnardus

вируется слуховым нервом (n. acusticus, VIII), ветви которого впадают в общий ганглий и затем в виде общего нервного канала входят в соответствующий центр продолговатого мозга (рис. 95).

Функция органа равновесия обеспечивается верхней частью перепончатого лабиринта (pars superior), а также отолитовыми органами. При движении тела в определённом направлении приходит в движение эндолимфа в одном из полукружных каналов, это движение активирует волосковые клетки, которые передают импульсы на нервные окончания. Полукружные каналы отвечают за движения рыбы с ускорением по криволинейным траекториям, отлитовые органы — за движения с линейными ускорениями и за ориентацию тела в пространстве.

Восприятие звуков осуществляется главным образом в pars inferior. Отолиты имеют бо́льшую плотность, чем ткани тела, в связи с чем под действием звуков перемещаются с амплитудой и частотой отличающимися от таковых у всего тела; эти перемещения передаются на волосковые клетки макулы. Помимо этого, плавательный пузырь содержит газ менее плотный, чем ткани тела, и звуки вызывают вибрации его стенок. Опосредованная передача этих вибраций на внутреннее ухо становится возможной при близком контакте между плавательным пузырём (или его выростами) и внутренним ухом или посредством Веберова аппарата, соединяющего плавательный пузырь и внутреннее ухо.

Прямое или опосредованное соединение плавательного пузыря или дополнительных воздушных полостей с внутренним ухом наблюдается у многих

Рис. 94. Строение внутреннего уха костистых рыб.

а — полное обособление утрикулюса (utr) с полукружными каналами от саккулюса (sac) и лагены (lag) у представителя Notopteridae (Osteoglossiformes); достигающий внутреннего уха вырост плавательного пузыря (sb) не показан.

б — генерализованная структура внутреннего уха у представителя Osteoglossidae (Osteoglossiformes) (по Lauder, Liem, 1983).

в — Otophysi: крупная сферическая лагена с крупным округлым астерискусом и удлинённый саккулюс с игловидной сагиттой.

г–ж — рыбы, не относящиеся к Otophysi обычно имеют саккулюс превышающий по размеру утрикулюс и лагену.

г — Cyprinodontiformes: утрикулюс соединён с передней частью саккулюса (стрелка).

д — Gobiiformes: крупный саккулюс; полукружные каналы окружают этот орган и не расположены (как обычно) в передне-дорсальном направлении.

е — Anabantiformes: типичная морфология внутреннего уха для рыб, не относящихся к Otophysi.

ж — Perciformes и Scorpaeniformes: изменчивость полукружных каналов низкая, но вид *Eutrigla gurnardus* (Triglidae) характеризуется особенно крупными полукружными каналами. Обозначения: a — anterior; asc — anterior semicircular canal; bp — basilar papilla; c — crus; cc — common canal; d — dorsal; ed — endolymphatic duct; hsc — horizontal semicircular canal; l — lagena; lo — lagenar otolith; ml — macula lagenae; mn — macula neglecta; ms — macula sacculi; mu — macula utriculi; psc — posterior semicircular canal; slp — sacculolagenar pouch; sls — saccular and lagenar striolae; so — saccular otolith; u — utricle; uo — utricular otolith (по Ladich, Schulz-Mirbach, 2016).

рыб: Веберов аппарат у *Otophysi*, выросты плавательного пузыря у представителей семейств *Clupeidae*, *Gadidae* и *Notopteridae*, тимпанические пузырьки у клюворылых рыб (*Mormyridae*), пузырьки заглатываемого атмосферного воздуха у лабиринтовых рыб (*Anabantiformes*) (рис. 30). В частности, у сельдеобразных (сельди, сардины, анчоусы) парные удлинённые наполненные газом каналы продолжают от плавательного пузыря и проникают в черепную коробку. Каждый канал оканчивается пузырьком, контактирующим с *utricle*. При этом слуховая чувствительность значительно повышается. Большинство сельдеобразных способны воспринимать звуковые колебания до 3–4 кГц (значительно выше по сравнению с частотами, воспринимаемыми большинством морских рыб). Американский шэд (*Alosa sapidissima*) (*Clupeiformes*: *Alosidae*),

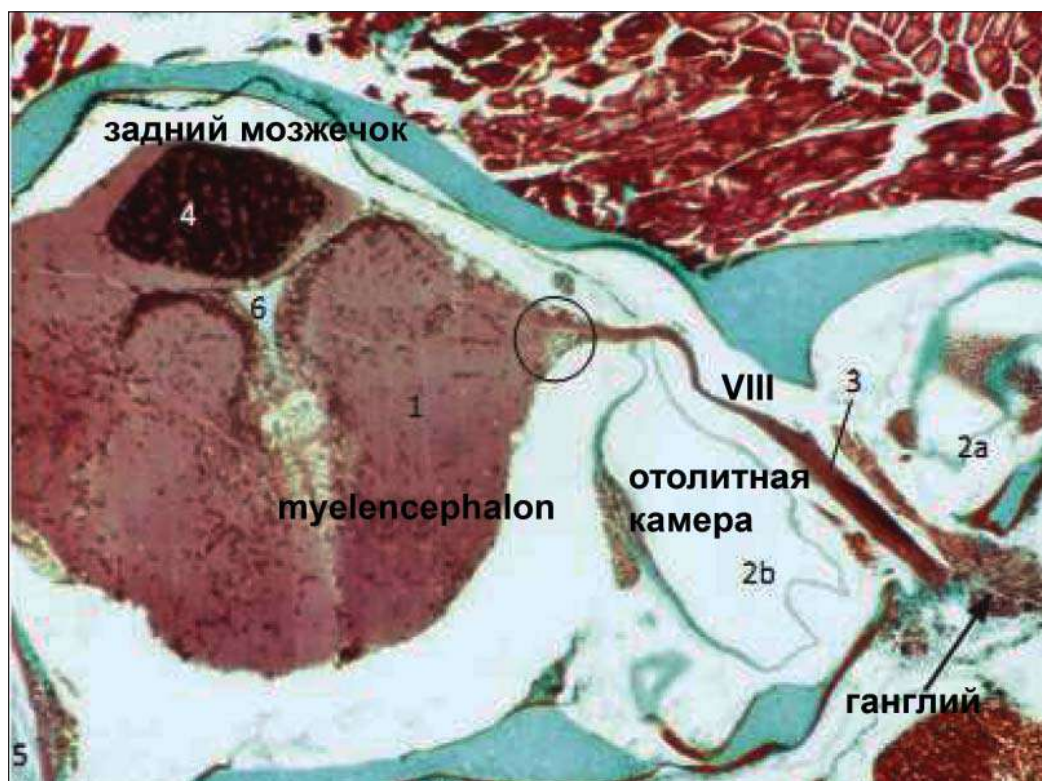


Рис. 95. Поперечный срез головного мозга *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) на уровне *medulla oblongata*. Связь между *myelencephalon* (1) и внутренним ухом (2a — полукружные каналы; 2b — отолитовая камера) посредством слухового нерва VIII (3). Слуховой нерв включает нервные волокна приходящие от разных частей внутреннего уха и формирующиеся клетками ганглия (стрелка). Нерв связан с дорсальной частью *medulla oblongata* (круг). 4 — задняя часть мозжечка; 5 — отолит; 6 — полость четвёртого желудочка. Хрящ голубой, скелетная мускулатура (в верхней части среза) красная (по Genten et al., 2009).

как и другие рыбы того же семейства, способен воспринимать ультразвук частотой свыше 180 кГц, что предположительно позволяет им идентифицировать звуковые сигналы основных хищников — дельфинов.

Рыбы не только слышат, но и сами издают звуки посредством использования плавательного пузыря (горбыли, губаны и др.), лучей грудных плавников в комбинации с костями плечевого пояса (сомы и некоторые лабиринтовые), глоточных и челюстных зубов (окунёвые и карповые). У одних рыб звуки служат для привлечения особей другого пола, у других — сигналом родителей потомству, сигналом опасности, угрозы, локации и т.д., т.е. служат важным средством коммуникации.

Органы боковой линии. Органы боковой линии — специализированные кожные (сейсмоденситивные) структуры, связанные с водным образом жизни. С их помощью рыбы отыскивают кормовые организмы, узнают о приближении врагов, координируют свои движения в стае и ориентируются во время нереста. Боковая линия расширяет диапазон воспринимаемых колебаний. В частности, низкочастотные колебания (частотой от 5 до 80 Гц), являющиеся результатом землетрясений, поверхностных волн, течений, взрывов, шумов промысловых судов, воспринимаются не внутренним ухом, а органами боковой линии.

Эти органы возникают как эктодермальные утолщения кожи путём клеточной дифференциации её небольших участков, превращающихся в «чувствующую почку» или бугорок — невромаст (рис. 12). Сенсорные клетки невромаста грушевидной формы, имеют чувствующие волоски и связаны с нервными окончаниями. Сенсорные клетки окружены удлинёнными цилиндрическими опорными клетками. Невромаст покрыт желеобразной куполой, которая включает волоски чувствующих клеток и воспринимает перемещения воды в канале.

Наиболее примитивна боковая линия у круглоротых. У миног — это мелкие светлые бугорки, особенно многочисленные на голове; на туловище они образуют три продольных ряда с каждой стороны. В каждом бугорке имеется желобок, на дне которого и находится невромаст.

Сложнее устроен орган боковой линии у низших акул и химер. У этих рыб невромасты залегают в глубине открытой бороздки, проходящей вдоль тела от головы до хвостового отдела. Однако у прочих селахий, у костных ганоидов и костистых рыб, бороздка превращается в замкнутый канал, который сообщается с наружной средой рядом пор, расположенных через определённые промежутки. У костистых рыб система пор прободает каждую чешую вдоль боковой линии; поры открываются изнутри в общий продольный канал, выстланный эпителием, в котором находятся невромасты. Канал заполнен слизью; невромасты связаны с нервными окончаниями от *ramus lateralis* (VII). Кроме этого, на поверхности головы и туловища у большинства рыб расположены свободные невромасты сходные по строению с таковыми канала боковой линии.

У большинства рыб каналы боковой линии расположены не только на теле, но и на голове. Головные каналы залегают более глубоко, чем на теле, и часто открываются рядами крупных пор. На голове можно различить следующие основные каналы: (1) *надглазничный канал*, идущий над глазом вперёд на верхнюю сторону рыла, иннервируется поверхностной глазничной ветвью VII лицевого нерва (*ramus ophthalmicus superior*); (2) *подглазничный канал*, идущий под гла-

зом вперёд на нижнюю сторону рыла, иннервируется щёчной ветвью того же нерва; (3) *подъязычно-челюстной канал*, идущий вдоль подвеска (у рыб с костным скелетом по *preoperculum*) на нижнюю челюсть, иннервируется подъязычно-челюстной ветвью лицевого нерва (*ramus hyomandibularis*). У миксин боковая линия снабжается ветвями *n. acusticus*, который по своему филогенетическому развитию представляет обособившуюся часть предыдущего (VII) нерва.

Боковая линия варьирует у различных видов по своей форме и величине. Будучи хорошо выражена у большинства рыб, у некоторых, например, у верховки (*Leucaspis delineatus*) и корюшки (*Osmerus eperlanus*), она слабо развита и заметна лишь на небольшом расстоянии позади головы. У рыб семейства Clupeidae боковая линия на теле короткая или отсутствует, но густая сеть сейсмодатчиковых каналов развита на голове, а на теле расположены свободные невромасты. Боковая линия у колюшек не заключена в каналы; она, подобно миногам, представлена открытыми невромастами, расположенными продольными рядами на поверхности тела среди обычных эпителиальных клеток.

МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Выделительная и половая системы в значительной степени взаимосвязаны: зачатки этих систем расположены вблизи друг от друга и развиваются из париетального листка спланхнотомы. Во время развития половой системы яйцеводы и семяпроводы образуются вследствие преобразования первичных протоков почек. Основные функции выделительной системы: (1) выведение вредных веществ; (2) осморегуляция.

Морфология почки. Почки костистых рыб — органы, выполняющие различные функции: (1) кроветворную, (2) фагоцитарную, (3) эндокринную и (4) экскреторную. Типы почек: pronefros (головная почка), mesonefros (туловищная почка), metanefros (тазовая почка). Исходный тип — pronefros — у эмбрионов выполняет функцию выделения. У рыб во взрослом состоянии функционирует mesonefros. У высших позвоночных (амниот) в эмбриогенезе функционирует туловищная почка, а у взрослых — тазовая.

В эмбриогенезе всех позвоночных при развитии пронефроса вдоль тела, от головного конца к клоаке, закладывается *пронефрический канал*. Этот канал расщепляется на два канала — *Вольфов* (вступает в связь с нефронами пронефроса) и *Мюллеров* (срастается с одним из нефронов предпочки и образует яйцевод, открывающийся передним концом в целом широкой воронкой) (рис. 96).

У самок хрящевых рыб Мюллеров канал выполняет функцию яйцевода, у самцов он атрофируется. У самцов хрящевых рыб на ранних стадиях развития Вольфов канал выполняет одновременно функции мочеточника и семяпровода. У взрослых хрящевых образуется самостоятельный мочеточник, открывающийся в мочеполовой синус и затем в клоаку, Вольфов канал у них становится семяпроводом. У костистых рыб выделительная и половая системы полностью разделены. Мочеточники (Вольфовы каналы) у них при выходе из почек объединяются в непарный проток, который в задней части брюшной полости образует мочевой пузырь. Мочевой пузырь открыв-

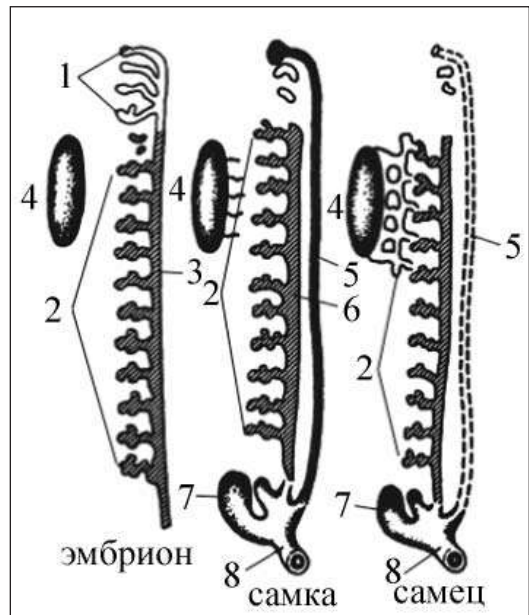


Рис. 96. Общая схема дифференциации мочеполовых протоков. 1 — предпочка; 2 — первичная почка; 3 — канал предпочки; 4 — половая железа; 5 — Мюллеров канал; 6 — Вольфов канал; 7 — мочевой пузырь; 8 — клоака.

вається наружу мочевим отвіростом позади анального (у двоякодышащих — в клоаку).

Пронефрос зберігається у дорослих миног, а у дорослих риб редукується, перетворюючись в кровотворний або лімфоїдний орган. У самців нижчих позвоночних мочеточник пронефроса (Вольфов канал) виконує одночасно функцію семязпровада.

Предпочка (або головна нирка) закладається в передній частині порожнини тіла в формі 6–7 видільних каналців і складається з мерцательних воронки з каналцями (*нефростом*), які одним кінцем (воронкою) відкриваються в порожнину тіла, а другим кінцем (каналцем) — в вивідний проток (мочеточник). К верхній частині воронки примикає клубочок кровеносних капілярів (рис. 97а). Продукти розпаду потрапляють в канали предпочки з ціломісеческої рідини через мерцательні воронки, а з крові — шляхом фільтрації через судинні клубочки.

У дорослих круглоротих і риб позади предпочки розвиваються туловищні мезонефричні нирки, які представляють собою лентовидні тяжі темно-червоного кольору і розташовані під хребтом майже вздовж всієї порожнини тіла. Основну масу туловищної нирки заповнюють нефрони (рис. 97б). Нефрон складається з *Мальпігієвого тельця* (клубочок капілярних судин, закритий в *Боуменову капсулу*) і видільного каналця. Артеріальна кров по нирковим артеріям поступає в судинні клубочки, де фільтрується і утворюється *первична моча*. Вена, виходяча з Мальпігієвого тельця, оплетає нефридіальний канал і спостерігається процес *реабсорбції*: зворотне надходження потрібних речовин (солі, цукру, вода, мочевина (у акули)) з первинної мочи в кров. Таким чином утворюється *вторична моча*. В *mesonefros*, але в основному в *metanefros*, воронка нефростома редукується.

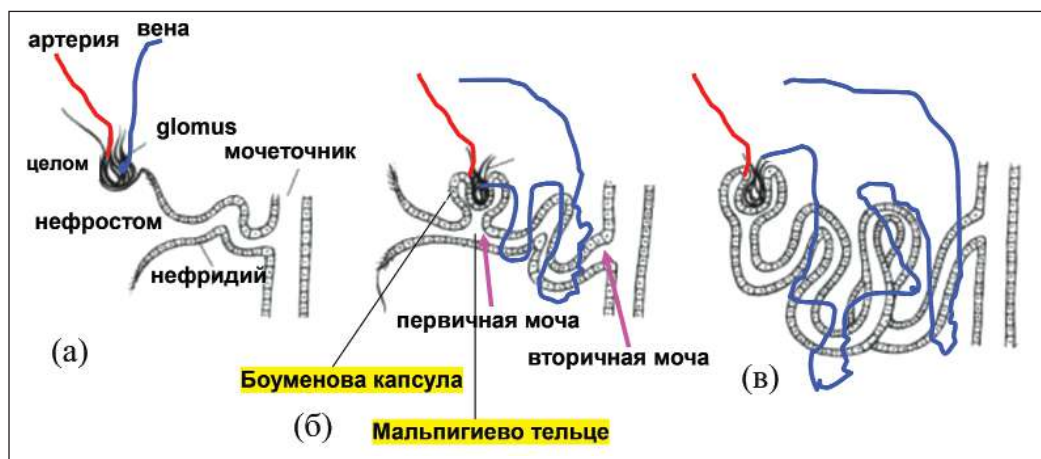


Рис. 97. Три типа нефридіальних каналців: а — вихідний (має тільки в *pronefros*); б — Мальпігієво тельце (має в *mesonefros*, частково в *pronefros*); в — зникнення воронки нефростома (спостерігається в *mesonefros*, в основному в *metanefros*).

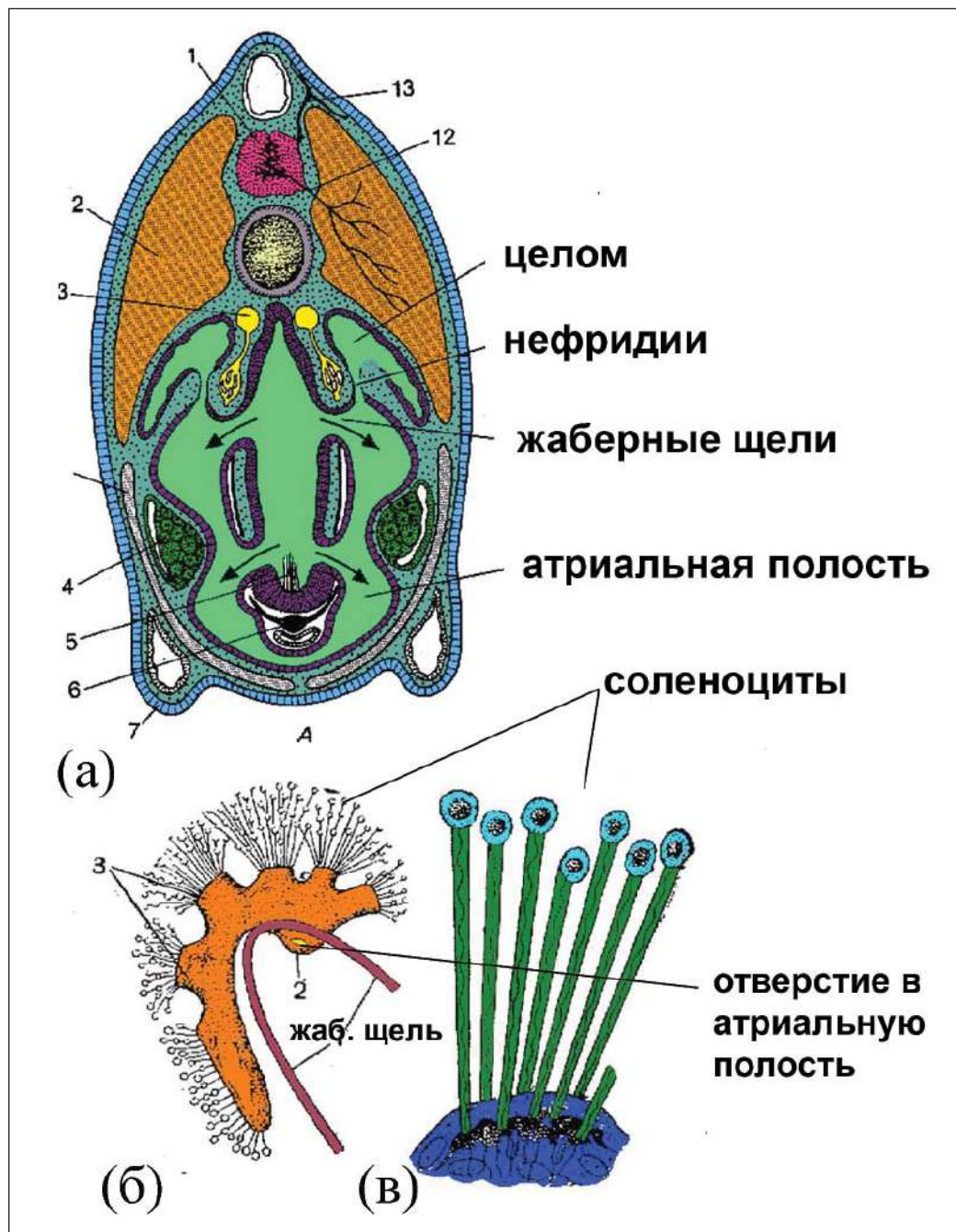


Рис. 98. Выделительная система ланцетника: а — поперечный срез; б — нефридий; в — соленоциты.

рована (рис. 97в). Неффридиальные каналцы закладываются в онтогенезе метамерно. Затем каналцы почкуются и их число увеличивается.

Вариабельность мочеполовой системы. У ланцетника выделительная и половая системы морфологически не связаны. Имеются метамерно расположенные неффридии, которых около ста пар. Каждая неффридиальная трубочка открывается в субхордальный целомический мешок. Продукты распада попадают в атриальную полость; последняя открывается наружу атриопором (рис. 98а). Неффридии представляют собой короткие, изогнутые под прямым углом трубочки (рис. 98б). Одним отверстием они открываются в атриальную полость, а на внутреннем колене несут ряд отверстий, обращённых в полость тела. Эти отверстия — нефростомы, замкнуты и усажены длинными клетками с каналом внутри, в котором располагается мерцательный волосок (рис. 98в). Следовательно, эти клетки имеют строение *соленоцитов*. Неффридии ланцетника очень похожи на неффридии кольчатых червей.

У миног имеются парные лентовидные почки. Мочеточник впадает в мочеполовой синус, открывающийся в мочеполовом сосочке. Почки в основном мезонефрические. Гонады непарные, зрелые половые продукты попадают в полость тела. У миксин пронефрос сохраняется в течение всей жизни.

У пластиножаберных рыб Вольфов канал связан с каналцами мезонефроса и преобразуется в мочеточник. У самцов устанавливается связь между семенником и передней частью мезонефрической почки (*эпидимис*). Здесь выделяется секрет, склеивающий сперматозоиды. На ранних стадиях развития Вольфов канал выполняет одновременно функции мочеточника и семяпровода. У взрослых хрящевых рыб образуется самостоятельный мочеточник, открывающийся в мочеполовой синус и затем в клоаку (расширенное окончание прямой кишки), Вольфов канал становится семяпроводом. У самок Мюллеров канал открывается воронкой (первого канала пронефроса) в полость тела и преобразуется в яйцевод. Яичники не соединены с яйцеводом. У самцов Мюллеров канал редуцируется.

В группе *Cladistia (Polypterus)* выводной проток почки (как и у акулы) является вторичным. У самцов семяпроводы обособлены от почечных протоков, у самок половые продукты выводятся в полость тела.

У хрящевых ганоидов (*Chondrostei*) мочеполовая система имеет следующее строение. Самцы — Вольфов проток во взрослом состоянии мочеточник и семяпровод, сохраняется редуцированный яйцевод. Самки — яичники не имеют связи с яйцеводом, а мочеточник — Вольфов проток.

У костных ганоидов строение мочеполовой системы близко к таковому костистых рыб. *Amia*: у самцов семявыносящие каналцы соединены с верхней частью почки. Верхняя часть Вольфова протока — семяпровод. В нижнюю часть впадают мочевые каналцы (Вольфов проток — и семяпровод и мочеточник). У самок *Lepisosteus* и *Amia* яичник сростается с яйцеводом.

У костистых рыб почки делятся на два отдела: пронефрос и мезонефрос. Различают 4 типа строения почек.

(1) Имеется функционирующий пронефрос. Туловищная часть почки хорошо развита, хвостовая часть отсутствует или слабо развита (бычки, подкаменщики, морские собачки, атериновые).

- (2) Пронефрос — лимфоидный кроветворный орган. Есть туловищная почка, нет хвостовой почки (барбусы).
- (3) Лимфоидный пронефрос хорошо развит. Развита туловищная и хвостовой отделы почки (щуки, угри, камбалы).
- (4) Пронефроса нет, есть только туловищная почка (удильщик *Lofius*).

У многих морских рыб — агломерулярная (бесклубковая) почка. В целом клубочковый аппарат у костистых рыб развит слабо. У колюшек в период размножения мочевые каналцы вырабатывают слизистый секрет выделяемый с мочой для склеивания растительности при постройке гнезда.

У самцов в почке мочеточник — Вольфов проток. Мочевой пузырь по существу представляет собой расширение мочеточника, снабжённое гладкой мускулатурой (рис. 99а). Семенник обособлен от почки, имеет отдельный проток (семяпровод) и открывается отдельным отверстием (рис. 99б).

У половозрелых самцов многих яйцекладущих рыб отряда Scorpaeniformes обнаружен гипертрофированный мочевой пузырь, часто занимающий всю полость тела. Семенники и семяпроводы лежат на поверхности мочевого пузыря, но заметной связи с ним не имеют. Тем не менее, в мочевом пузыре часто обнаруживаются зрелые сперматозоиды. Их концентрация в целом невелика, но может достигать концентрации сперматозоидов в эякуляте живородящих рыб (последняя, по меньшей мере, на порядок ниже, чем у рыб с внешним осеменением). Предполагается, что содержимое мочевого пузыря может использоваться при близком контакте самца и самки в процессе размножения и осеменения.

Самки имеют парные яичники (у окуня *Perca fluviatilis* — непарная гонада). Яичники переходят в яйцевод, открывающийся половым отверстием. У некоторых рыб (например, лососевые, вьюновые, щиповки, муруновые) овулировавшие ооциты выводятся в полость тела, а во время нереста вымётываются через половое отверстие.

Порядок расположения выводных отверстий у костистых рыб: анальное — половое — мочевое.

Основные особенности строения мочеполовой системы рыб изображены на рис. 100. Более подробная схема строения мочеполовой системы самцов круглоротых и рыб приведена на рис. 101.

Изменчивость мочеполовой системы рыб представляет интерес не только в эволюционном плане. Практика аквакультуры и, в частности, стимуляция созревания половых продуктов и проведение искусственного осеменения, невозможны без детальных знаний о морфологии мочеполовой системы и особенностях полового созревания. Вся вариабельность строения мочеполовой системы самцов можно подразделить на два основных типа.

- (1) Половые продукты семенников и моча смешиваются в общем канале и хранятся в течение некоторого времени до выведения во внешнюю среду. У осетровых рыб перемешивание спермы с гипотоничной мочой ведёт к окончательному созреванию сперматозоидов. У лопастепёрых рыб (*Sarcopterygii*) и костных ганоидов физиологическое значение такого перемешивания исследовано слабо, но понятно, что при искусственном осеменении нет необходимости в разделении мочи и спермы.

- (2) Моча и сперма выводятся посредством разных протоков, что наблюдается у *Chondrichthyes* и большинства актиноптеригий. При этом моча и сперма контактируют в течение чрезвычайно короткого времени или такого контакта не происходит. В данном случае, этот контакт имеет отрицательное воздействие на фертильность спермы, что следует учитывать в практике искусственного осеменения.
- Осморегуляция.** У хрящевых рыб основным компонентом мочи является мочеви́на, у костистых — аммиак (аммиак намного токсичнее мочевины). Дво-

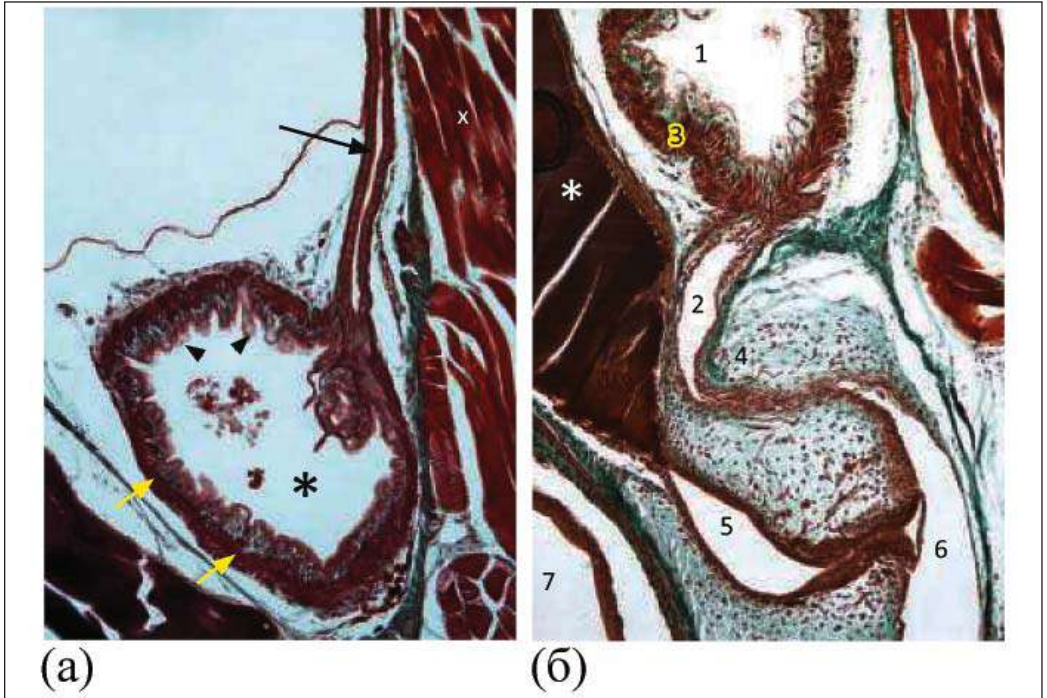


Рис. 99. Мочевой пузырь (а) и мочеполовые протоки (б) самца *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae).

а — продольный срез мочеточника (чёрная стрелка) впадающего в мочевой пузырь (*). В спавшемся мочевом пузыре имеются слизистые складки (чёрные треугольники), которые исчезают в пузыре наполненном мочой. Оболочка пузыря включает плотные пучки гладкой мускулатуры (жёлтые стрелки). Вблизи от этих структур находится поперечнополосатая мускулатура копулятивного органа — гоноподия (окрашена красным — x). В нижнем левом углу среза видна часть семенника (тёмная).

б — срез в сагиттальной плоскости на уровне выводных отверстий. Моча выводится из мочевого пузыря через мочеиспускательный канал (urethra) (2). 3 — гладкая мускулатура мочевого пузыря; 4 — соединительная ткань; 5 — семявыносящий канал (spermiduct) поступающий из семенника (*); 6 — мочеполовой синус; 7 — прямая кишка (rectum). Мочеполовой синус, выстланный тонким плоским эпителием, открывается позади анального отверстия (сперматозоиды выводятся через гоноподий).

По Genten et al., 2009.

якодышащие рыбы, впадающие в оцепенение при высыхании водоёмов, в активном состоянии выделяют аммиак, а в оцепенённом — мочевины, которая накапливается в организме, но после пробуждения выводится.

Выделение продуктов распада тесно связано с водно-солевым обменом рыб. У морских хрящевых рыб изотоничность внутренней и внешней среды обеспечивается за счёт удержания в крови и тканевых жидкостях мочевины и солей. Через почки наружу выводятся лишь излишки мочевины, солей и воды. В отличие от млекопитающих, почки акул не способны к продукции мочи с бóльшей

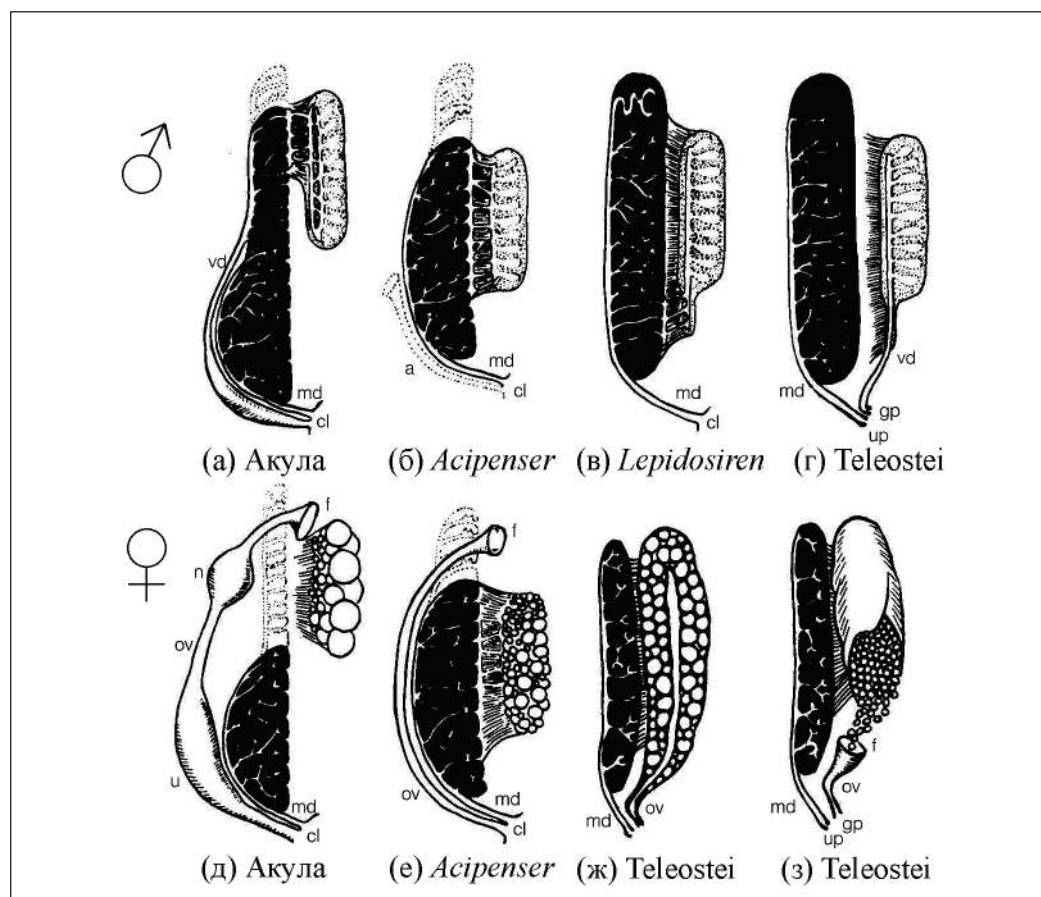


Рис. 100. Основные особенности строения мочеполовой системы рыб: а-г — самцы (см. рис. 101 для детализации); д-з — самки. Мезонефрические почки — чёрные; семенники заштрихованы; яичники — с кружочками; рудиментарные структуры отмечены пунктиром. Обозначения: cl — клоака; f — open funnel of oviduct (открытая воронка яйцевода); gp — genital papilla (генитальная папилла); l — Leydig's gland (железа Лейдига); md — mesonephric duct (мезонефрический проток); n — nidamental gland (нидаментальная железа); ov — oviduct; u — uterus; up — urinary pore (мочевая пора); vd — vas deferens (по Helfman et al., 2009).

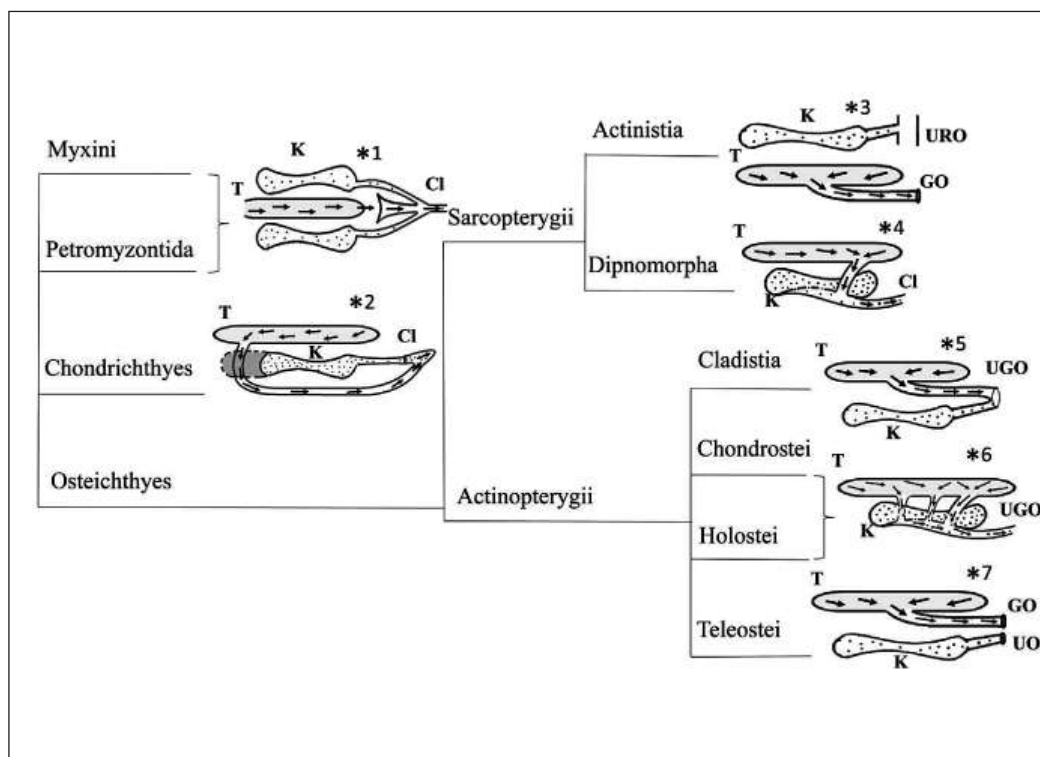


Рис. 101. Схема мочеполовой системы самцов круглоротых и рыб. Обозначения: Cl – клоака; GO – genital opening (половое отверстие); K – kidney (почка); T – testis (семенник); UGO – urogenital opening (мочеполовое отверстие); UO – urinary opening (мочевое отверстие); URO – uro-rectal opening (моче-ректальное отверстие). *1 – имеются разные точки зрения по структуре мочеполовой системы у миксин: (1) семяпровод и мочевой проток сливаются, формируя мочеполовой синус, открывающийся в клоаку; (2) эти каналы не сливаются и открываются в клоаку отдельными отверстиями. В отличие от Мухини, у Petromyzontida мочеполовая пара открывается позади полости клоаки; существует мнение, что у миног клоака отсутствует. *2 – у Chondrichthyes передние части почек (закрашены серым) потеряли экскреторную функцию и трансформировались в эпидимис и железу Лейдига. Сперма и мочевые протоки встречаются на уровне мочеполового синуса, открывающегося в клоаку. Клоака имеется у Elasmobranchii, но отсутствует у Holoccephali. *3 – мочеполовая система самца *Latimeria* проиллюстрирована по Dingerkus et al. (1978); в этой работе отмечается отсутствие соединения между половыми и мочевыми протоками – а также отсутствие клоаки. Противоположная точка зрения (контакт между этими протоками и наличие клоаки) также имеется. *4 – у Dipnoi семенники соединяются с задними областями почек. Мочеполовой проток включает сперму и мочу из передней части почек и открывается мочеполовой папиллой в клоаку. *5 – у Cladistia семяпровод и мочевой канал идут параллельно друг другу и соединяются непосредственно перед наружным мочеполовым отверстием. *6 – у Chondrostei и Holosteii имеется соединение между семенниками и почками; сперма и моча перемещаются в общем мочеполовом протоке. *7 – у Teleostei семенные и мочевые протоки полностью разобщены (по Dzyuba et al., 2019).

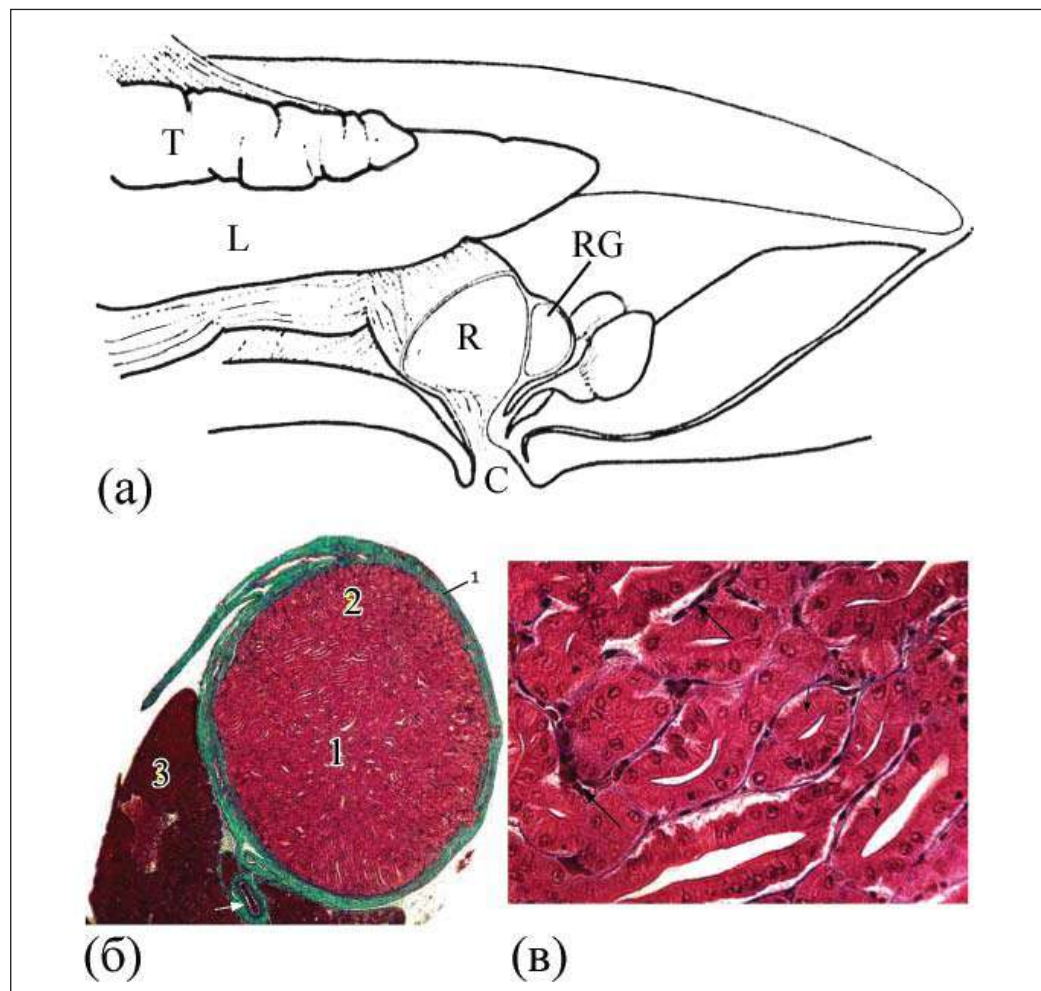


Рис 102. Ректальная железа Elasmobranchii.

а – положение в теле у *Parmaturus* (Carchariniformes). Обозначения: С – cloaca; L – liver (печень); Т – testis; R – rectum; RG – rectal gland (ректальная железа).

б – строение ректальной железы на поперечном срезе у *Scyliorhinus canicula*; Ректальная железа соединяется с конечной частью кишечника (rectum) посредством экскреторного канала. Является органом осморегуляции продуцирующим жидкость в значительной степени состоящую из раствора NaCl гиперосмотического морской воде. Состоит из секреторных радиальных трубочек впадающих в общий центральный канал. 1 – периферическая коллагеновая оболочка; 2 – паренхима; 3 – нижняя часть эпигонального органа выполняющего иммунную функцию; белая стрелка – артерия ректальной железы.

в – ткань железы на большем увеличении. Секреторные трубочки выстланы кубовидным эпителием. Тонкая стрелка – исчерченность в цитоплазме секреторных клеток; толстые стрелки – кровеносные капилляры расположенные между трубочек.

По Genten et al., 2009.

концентрацией, чем кровь. У *Elasmobranchii* в осморегуляции участвует *ректальная железа*, открывающаяся в конечную часть кишечника (рис. 102а). Ректальная железа снабжается ректальной артерией. Железа состоит из разветвляющихся секреторных трубочек (рис. 102а, б). Трубочки соединяются в центральный канал. Железа подразделяется на доли, а доли отделены септами, включающими соединительную ткань и кровеносные сосуды. Каждая доля состоит из радиальных секреторных трубочек, направляющихся к центру железы. В результате деятельности секреторного эпителия соли выводятся из организма и поступают в кишечник, а затем в клоаку.

Все пресноводные рыбы живут в гипотонической среде (т.е. осмотическое давление крови и тканевых жидкостей выше, чем в окружающей среде), поэтому вода постоянно проникает в организм через кожу, жабры и с пищей. Чтобы избежать оводнения, пресноводные рыбы выделяют большое количество мочи. Потеря солей с мочой компенсируется их активной реабсорбцией в почечных канальцах и поглощением солей жабрами из воды, часть солей поступает с пищей.

Морские костистые рыбы живут в гипертонической среде (т.е. осмотическое давление крови и тканевых жидкостей ниже, чем в окружающей среде). Поэтому вода выходит из организма через кожу, жабры, с мочой и фекалиями. Во избежание иссушения рыбы пьют солёную воду, которая из кишечника всасывается в кровь. Избыток солей из кишечника удаляется с каловыми массами, а также выводится секреторными (хлоридными) клетками жаберного аппарата. Проходные рыбы при переходе из одной среды в другую могут изменять способ осморегуляции: в морской среде она осуществляется как у морских рыб, а в пресной — как у пресноводных.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКЕ

Таксономия и систематика не являются синонимами, хотя и обозначают перекрывающиеся области знания. Таксономия описывает биоразнообразие (включая ещё не описанные виды) и приводит это разнообразие в систему классификации, предусматривая создание определителей. Систематика направлена на анализ взаимоотношений между видами и таксонами более высокого ранга: например, семействами, подотрядами, отрядами.

Революция в методологии систематики связана с работами немецкого энтомолога В. Хеннига (Willi Hennig, 1913–1976) — создателя кладистической филогенетической систематики. Морфологические признаки были подразделены на две группы: *апоморфии* (сравнительно недавно возникшие, продвинутые признаки) и *плезиоморфии* (более древние, примитивные и генерализованные признаки) (рис. 103). Задача состоит в поиске *синапоморфий* (продвинутых признаков, характеризующих несколько групп), на основе которых можно выделить монофилетические группы или клады (группы, включающие предковую форму и клады потомков). Плезиоморфии (примитивные признаки, распространённые в данной группе) не имеют значения для филогенетической классификации: такие признаки могут присутствовать во многих таксонах далеко отстоящих друг от друга. Плезиоморфии наблюдаются как в продвинутых, так и в примитивных таксонах. Апоморфия (аутапоморфия) — особый признак, который присутствует только в определённом таксоне. Такой признак важен для идентификации именно этого таксона, но не позволяет сконструировать филогенетическое дерево. В кладистике таксоны расположены на кладограмме, в которой отображаются ветвления (рис. 104).

Наглядный пример кладистического анализа — таксономическое положение луваря *Luvarus imperialis*. Это морская рыба тропической зоны длиной до 200 см. У ювенильных особей есть пара шипов в основании хвостового стебля, как у рыб-хирургов; шипы отсутствуют у взрослых рыб. Многие ихтиологи считали, что луварь — представитель скумбриевых рыб отряда Scombriformes, включающего, в частности, тунцов. Детальный морфологический и остеологический анализ показал, что лувар является пелагическим представителем рыб-хирургов (Acanthuriformes). Анализ включает 60 признаков взрослых рыб и более 30 признаков ювенильных особей (рис. 104).

Гомоплазия подразумевает наличие реверсивных признаков (возврат к начальному предковому состоянию) или признаков, возникших параллельно и независимо. Эти сходные признаки могут наблюдаться вследствие параллелизма, конвергенции или вторичной утраты. Наличие таких признаков, не отражает эволюционную историю, может составлять проблему при построении кладограммы. В рассматриваемом случае таких признаков очень мало. Кладистический подход на основе синапоморфий свидетельствует, что лувар отно-

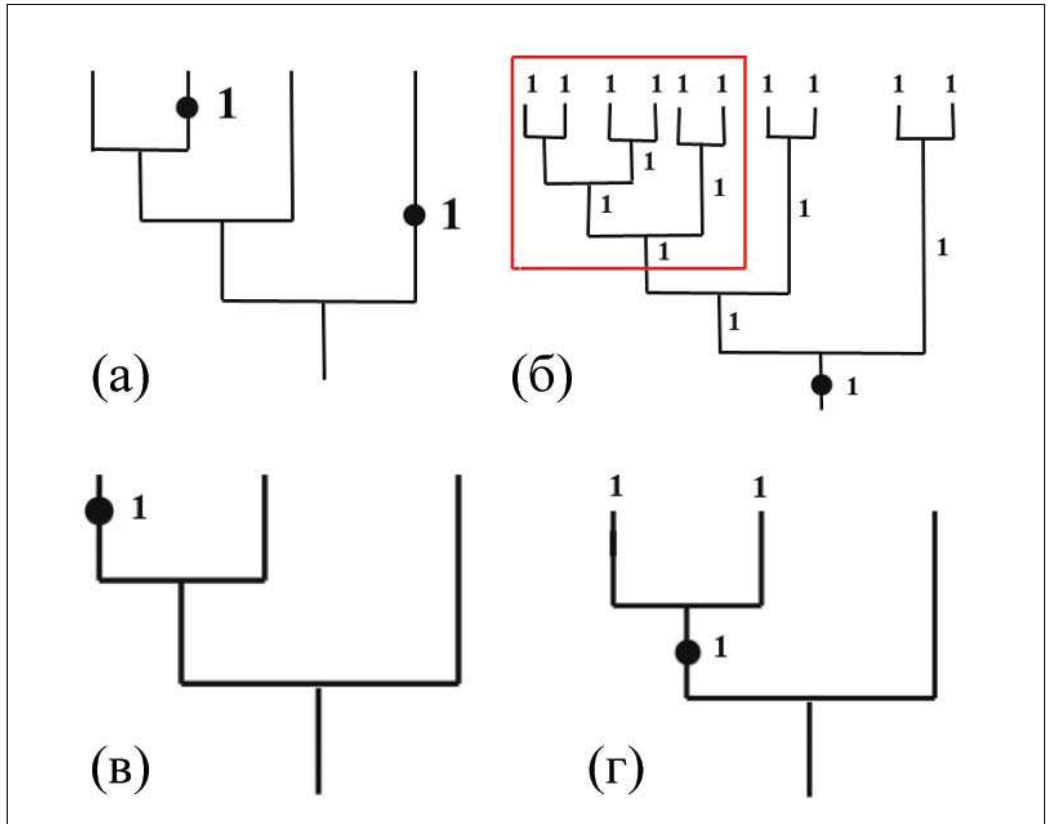


Рис. 103. Некоторые понятия биологической систематики с использованием морфологических признаков.

а — *гомоплазия* — независимо возникшие признаки; они не несут никакой информации о филогении.

б — *плезиоморфии* — древние (исходные; примитивные) гомологичные признаки; они не несут никакой информации о топологии поздних ветвлений.

в — *апоморфия* — новый (продвинутый, производный, прогрессивный) признак; апоморфия является специфическим маркером эволюционной линии; единичная апоморфия, возникшая в концевой ветви, метит только эту ветвь и не несёт никакой информации о топологии.

г — *синапоморфия* — если апоморфия возникла до разделения ветвей и передалась в обе ветви, наличие такой апоморфии указывает на существование клады, состоящей из двух (или более) таксонов; такая апоморфия называется синапоморфией; синапоморфия несёт информацию о филогении.

сится к рыбам-хирургам, в то время как некладистический анализ приводит к переоценке роли признаков хвостового скелета, и на основании этого делается неправильный вывод о принадлежности луваря к скумбриевым.

Монофилетические группы идентифицируются на основе хотя бы одной синапоморфии в точке ответвления. Определение каждого признака как плезиоморфного или апоморфного основывается преимущественно на анализе родственной аутгруппы. Полярность признака или предполагаемое направление его эволюции (например, мягкие лучи — колючие лучи плавника) оценивают исходя из сравнения с аутгруппой или используя особенности раннего онтогенеза. Сестринские группы в кладограмме — наиболее близкородственные клады. Пример сложной кладограммы, отражающей родственные отношения 24 видов круглоротых (Cyclopteridae) — схема, построенная на основе большого числа (81) морфологических признаков (Voskoboinikova et al., 2020).

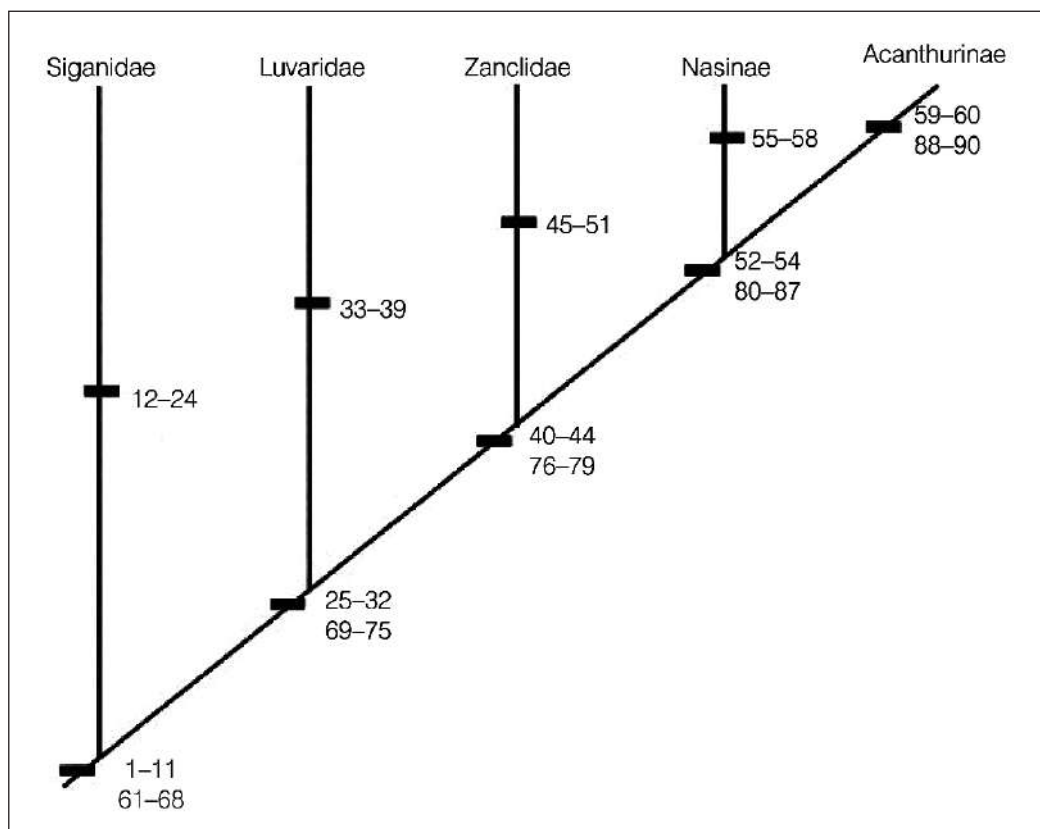


Рис. 104. Кладограмма гипотетических взаимоотношений *Luvarus* (Luvaridae) и остальных представителей отряда хирургообразных Acanthuriformes. Цифрами обозначены синапоморфии. 1–60 — признаки взрослых рыб; 61–90 — признаки ювенильных особей. Некоторые синапоморфии: 2 — radii branchiostegii редуцированы до 4–5 лучей; 6 — praemaxillare и maxillare соединены; 25 — число позвонков уменьшено до 9 туловищных и 13 хвостовых; 32 — postcleithrum позади пояса грудных плавников; 54 — шип или пластинка на хвостовой лопасти; 59 — зубы лопатовидные (по Helfman et al., 2009).

Первичная цель филогенетической систематики — определение монофилетических групп. В идеальном случае классифицируемый таксон должен включать определённое число синапоморфий. При использовании большого числа признаков и таксонов необходимо применять компьютерные программы, подтверждающие наиболее вероятные гипотезы, в частности, гипотезы, включающие наименьшее число шагов (изменений) от аутгруппы к терминальному таксону.

Анатомические признаки включают особенности скелета (остеологию) и анатомию мягких тканей (например, расположение внутренних органов, подразделения мускулатуры и ветвление кровеносных сосудов). Многие исследователи предпочитают иметь дело с остеологическими признаками поскольку они в меньшей степени вариабельны, чем другие, а фрагменты скелета сохраняются в ископаемых остатках. При этом в ряде случаев для анализа достаточен меньший объём выборки, чем при оценке внешней морфологии с использованием меристических (счётных) или морфометрических (измеряемых) признаков.

Идентификационные признаки могут включать любые фиксированные различия между таксонами. Например, окраска тела предполагает наличие полос, пятен или особого цвета. Положение на теле, число и структура фотофоров широко используется для идентификации таксонов. Наличие полового диморфизма (например, гоноподий (модифицированный анальный плавник) у самцов гуппи, длинный и тонкий яйцеклад у самок горчака или чёткое цветное разделение самцов и самок у рыб-гермафродитов) также является таксономическим признаком. Молекулярные признаки, главным образом, структуры ядерной и митохондриальной ДНК, чрезвычайно полезны на всех уровнях классификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борхвардт В.Г. 2016. Происхождение парных плавников: состояние проблемы // Русский орнитологический журнал. Т. 25. № 1253. С. 657–668. <https://sciup.org/140155846>
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. 1976. Практическая зоотомия позвоночных. М.: Высшая школа. 353 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изданий КМК. 313 с.
- Держинский Ф.Я. 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Изд. 2-е. М.: Аспект-Пресс. 281 с.
- Ильмаст Н.В. 2005. Введение в ихтиологию (учебное пособие). Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН. 145 с.
- Касумян А.О., Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К. 2021. Морфология органа обоняния анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae, Perciformes) // Зоол. ж. Т. 100. № 1. С. 40–56. <https://doi.org/10.31857/S0044513420110045>
- Озернюк Н.Д., Исаева В.В. 2016. Эволюция онтогенеза. М.: Т-во науч. изданий КМК. 407 с.
- Ромер А., Парсонс Т. 1992. Анатомия позвоночных. В двух томах. М.: Мир. Т. 1, 360 с.; Т. 2, 408 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М., Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Суворов В.К. 1948. Основы ихтиологии. Изд. 2-е. Л.: Сов. наука. 580 с.
- Шмальгаузен И.И. 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. Изд. 4-е. М.: Сов. наука. 541 с.
- Allis E.P. 1922. The cranial anatomy of *Polypterus*, with special reference to *Polypterus bichir* // J. Anat. Vol. 56. P. 189–294.
- Berkovitz B., Shellis P. 2017. Chapter 4. Bony fishes // The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates. P. 43–111. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802850-6.00004-7>
- Bertmar G., Kapoor B.G., Miller R.V. 1969. Epibranchial organs in lower teleostean fishes — an example of structural adaptation // Int. Rev. Gen. Exp. Zool. Vol. 4. P. 1–48. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-368104-1.50005-5>
- Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia, G. et al. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. Vol. 17. Article 162. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>
- Bird N.C., Hernandez L.P. 2007. Morphological variation in the Weberian apparatus of Cypriniformes // J. Morphol. Vol. 268. No. 9. P. 739–757. <https://doi.org/10.1002/jmor.10550>
- Burrow C., Blaauwen J., Newman M., Davidson R. 2016. The diplacanthid fishes (Acanthodii, Diplacanthiformes, Diplacanthidae) from the Middle Devonian of Scotland // Palaeontol. Electron. Article 19.1.10A. P. 1–83. <https://doi.org/10.26879/601>
- Cavallaro M. et al. 2014. The morphology of photophores in the garrick, *Cyclothone braueri* (family: Gonostomatidae): an ultrastructure study // Acta Zool. Vol. 96. No. 3. P. 296–300. <https://doi.org/10.1111/azo.12076>
- Cavallaro M. et al. 2017. Structure and ultrastructure study on photophores of the Madeira lanternfish, *Ceratoscopelus maderensis* (Lowe, 1839), Pisces: Myctophidae // Acta Zool. Vol. 102. No. 1. P. 89–95. <https://doi.org/10.1111/azo.12236>

- Choo B., Long J.A., Trinajstić K. 2009. A new genus and species of basal actinopterygian fish from the Upper Devonian Gogo formation of Western Australia // *Acta Zool. (Stockholm)*. Vol. 90 (Suppl. 1). P. 194–210. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2008.00370.x>
- Dambly-Chaudière C. et al. 2003. The lateral line of zebrafish: a model system for the analysis of morphogenesis and neural development in vertebrates // *Biol. Cell*. Vol. 95. No. 9. P. 579–587. <https://doi.org/10.1016/j.biocel.2003.10.005>
- Datovo A., de Pinna M.C., Johnson G.D. 2014. The infrabranchial musculature and its bearing on the phylogeny of percomorph fishes (Osteichthyes: Teleostei) // *PLoS One*. Vol. 9(10). Article e110129. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110129>
- Diogo R., Hinits Y., Hughes S.M. 2008. Development of mandibular, hyoid and hypobranchial muscles in the zebrafish: homologies and evolution of these muscles within bony fishes and tetrapods // *BMC Dev Biol*. Vol. 28. No. 8. P. 24. <https://doi.org/10.1186/1471-213X-8-24>
- Dutel H., Herrel A., Clément G. et al. 2013. A reevaluation of the anatomy of the jaw-closing system in the extant coelacanth *Latimeria chalumnae* // *Naturwissenschaften*. Vol. 100. P. 1007–1022. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1104-8>
- Dzyuba V., Shelton W.L., Kholodny V. et al. 2019. Fish sperm biology in relation to urogenital system structure // *Theriogenology*. Vol. 132. P. 153–163. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2019.04.020>
- Flammang B.E., Lauder G.V. 2008. Speed-dependent intrinsic caudal fin muscle recruitment during steady swimming in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* // *J. Exp. Biol*. Vol. 211. Pt. 4. P. 587–598. <https://doi.org/10.1242/jeb.012096>. PMID: 18245636
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 9 January 2024.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org) Version 10/2023).
- Genten F., Terwinghe E., Danguy A. 2009. Atlas of Fish Histology. Enfield, NH, USA: Science Publishers. 215 p.
- Gidmark N.J., Tarrant J.C., Brainerd E.L. 2014. Convergence in morphology and masticatory function between the pharyngeal jaws of grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, and oral jaws of amniote herbivores // *J. Exp. Biol*. Vol. 217. P. 1925–1932. <https://doi.org/10.1242/jeb.096248>
- Grande L., Bemis W.E. 1998. A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history // *J. Vertebr. Paleontol*. Vol. 18 (Suppl. 1). P. 1–696. <https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011114>
- Gregory W.K. 1933. Fish Skulls: A study of the evolution of natural mechanisms // *Trans. Am. Philos. Soc*. Vol. 23. No. 2. P. 1–481. <https://doi.org/10.2307/3231917>
- Helfman G.S., Collette B.B., Facey D.E., Bowen B.W. 2009. The Diversity of Fishes. Biology, Evolution, and Ecology. Oxford, UK: Wiley-Blackwell. 720 p.
- Hilton E.J., Grande L., Bemis E. 2011. Skeletal anatomy of the shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesueur, 1818, and the systematics of sturgeons (Acipenseriformes, Acipenseridae) // *Fieldiana Life and Earth Sciences*. No. 3. 168 p. <https://doi.org/10.3158/2158-5520-3.1.1>
- Huby A., Parmentier A. 2019. Actinopterygians: head, jaws and muscles // *Heads, Jaws, and Muscles*. Springer, Cham. P. 93–116. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93560-7_5

- Huesa G., Anadón R., Folgueira M., Yáñez J. 2009. Evolution of the pallium in fishes // Encyclopedia of Neuroscience. Berlin: Springer. P. 1400–1404. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-29678-2_3166
- Hussein M.N., Cao X. 2018. Brain anatomy and histology // Teleosts, Benha Med. J. Vol. 35. No. 2. P. 446–463. <http://dx.doi.org/10.21608/bvmj.2018.96440>
- Jollie M. 1984. Development of the head and pectoral skeleton of *Polypterus* with a note on scales (Pisces: Actinopterygii) // J. Zool., Lond. Vol. 204. P. 469–507. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02382.x>
- Kasumyan A.O. 2004. The vestibular system and sense of equilibrium in fish // J. Ichthyol. Vol. 44. Suppl. 2. P. S224–S268.
- Kasumyan A.O. 2005. Structure and function of auditory system in fish // J. Ichthyol. Vol. 45. Suppl. 2. P. S223–S270.
- Kasumyan A.O. 2011. Tactile reception and behavior of fish // J. Ichthyol. Vol. 51. No. 11. P. 1035–1103. <https://doi.org/10.1134/S003294521111004X>
- Konstantinidis P., Johnson G.D. 2012. A comparative ontogenetic study of the tetraodontiform caudal complex // Acta Zool. Vol. 93. No. 1. P. 98–114. <https://doi.org/10.1111/J.1463-6395.2010.00490.X>
- Kotrschal K., Van Staaden M., Huber R. 1998. Fish brains: evolution and environmental relationships // Rev. Fish Biol. Fish. Vol. 8. P. 373–408. <https://doi.org/10.1023/A:1008839605380>
- Ladich F., Schulz-Mirbach T. 2016. Diversity in fish auditory systems: one of the riddles of sensory biology // Front. Ecol. Evol. Vol. 4. Article 28. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00028>
- Lauder G.V. 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia* // J. Morphol. Vol. 163. P. 283–317. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051630305>
- Lauder G.V., Liem, K.F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes // Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. 150. P. 95–197.
- Luci M. et al. 2020. The venoms of the lesser (*Echiichthys vipera*) and greater (*Trachinus draco*) weever fish – A review // Toxicon X. Vol. 6. Article 100025. <https://doi.org/10.1016/j.toxcx.2020.100025>
- Mabuchi K., Miya M., Azuma Y. et al. 2007. Independent evolution of the specialized pharyngeal jaw apparatus in cichlid and labrid fishes // BMC Evol. Biol. Vol. 7. No. 10. P. 1–12. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-1012/>
- Merck J. 2023. Neopterygii – Half of vertebrate diversity in one hour (<https://www.geol.umd.edu/~jmerck/geol431/lectures/09teleostei.html>).
- Miles R.S. 1977. Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study based on new species from the Devonian of Australia // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 61. P. 1–328. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1977.tb01031.x>
- Müller F.P., Britto M.R. 2018. Comparative gross encephalon morphology in Callichthyidae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) // Neotrop. Ichthyol. Vol. 16. No. 4. Article e170162. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170162>
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the world. 4th ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. 707 pp.
- Nelson J.S. Grande T., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the world. 5th ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. 601 pp.
- Oisi Y., Ota K.G., Fujimoto S., Kuratani S. 2013. Development of the chondrocranium in hagfishes, with special reference to the early evolution of vertebrates // Zool. Sci. Vol. 30. P. 944–961. <https://doi.org/10.2108/zsj.30.944>

- Pavlov D.A. 2023. Feeding-related skull structures of climbing perch *Anabas testudineus* (Anabantidae) // J. Ichthyol. Vol. 63. No. 4. P. 788–796. <https://doi.org/10.1134/S0032945223040148>
- Ramsay J.B., Wilga C.D., Tapanila L. et al. 2015. Eating with a saw for a jaw: functional morphology of the jaws and tooth-whorl in *Helicoprion davisii* // J. Morphol. Vol. 276. No. 1. P. 47–64. <https://doi.org/10.1002/jmor.20319>
- Rawat P., Zhu D., Rahman M.Z., Barthelat F. 2021. Structural and mechanical properties of fish scales for the bio-inspired design of flexible body armors: A review // Acta Biomater. Vol. 121. P. 41–67. <https://www.colorado.edu/lab/barthelat/sites/default/files/attached-files/ab2021.pdf>
- Reutter K., Breipohl W., Bijvank G.J. 1974. Taste bud types in fishes // Cell Tissue Res. Vol. 153. P. 151–165. <https://doi.org/10.1007/BF00226604>
- Rosen D.E. 1982. Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference // Am. Zool. Vol. 22. No. 2. P. 261–273. <http://www.jstor.org/stable/3882659>
- Schnetz L., Pfaff C., Libowitzky E. et al. 2019. Morphology and evolutionary significance of phosphatic otoliths within the inner ears of cartilaginous fishes (Chondrichthyes) // BMC Evol. Biol. Vol. 19. Article 238. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1568-z>
- Staggl M.A., Abed-Navandi D., Kriwet J. 2022. Cranial morphology of the orectolobiform shark, *Chiloscyllium punctatum* Müller & Henle, 1838 // Vertebrate Zool. Vol. 72. P. 311–370. <https://doi.org/10.3897/vz.72.e84732>
- Voskoboinikova O.S., Kudryavtseva O.Yu., Orlov A.M. et al. 2020. Relationships and evolution of lumpsuckers of the family Cyclopteridae (Cottoidei) // J. Ichthyol. Vol. 60. No. 2. P. 154–181. <https://doi.org/10.1134/S0032945220020204>
- Wainwright D.K., Lauder G.V. 2018. Mucus matters: the slippery and complex surfaces of fish // Functional Surfaces in Biology III. Berlin: Springer. P. 223–246. https://doi.org/10.1007/978-3-319-74144-4_10
- Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of peripheral olfactory organ in teleosts // T.J. Hara (ed) Chemoreception in Fishes. Amsterdam: Elsevier P. 39–59.
- Ziegman R., Alewood P. 2015. Bioactive components in fish venoms // Toxins (Basel). Vol. 7. No. 5. P. 1497–1531. <https://doi.org/10.3390/toxins7051497>
- Ziermann J., Diogo R. 2019. Development of head muscles in fishes and notes on phylogeny-ontogeny links: a basis for evo-devo and developmental research on fish muscles // Evolution and Development of Fishes. Cambridge: Cambridge University Press. P. 172–187. <https://doi.org/10.1017/9781316832172.011>

БЛАГОДАРНОСТИ

Пособие составлено на основе оригинального текста курса лекций профессора Сергея Гавриловича Соина. Моё общение и сотрудничество с Учителем определило направление всей последующей научной деятельности. Выражаю признательность рецензентам, Александру Ованесовичу Касумяну и Ольге Степановне Воскобойниковой, за внимательный анализ текста и иллюстраций. Высказанные замечания и рекомендации позволили внести существенные изменения и улучшить качество издания. Благодарю студентов кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ за техническую помощь при подготовке рукописи.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Павлов Дмитрий Александрович (dimi-pavlov@yandex.ru) — доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ. Область научных интересов: изменчивость и эволюция онтогенеза костистых рыб, морфология рыб, морская аквакультура.

Для заметок

Для заметок

Учебное пособие

ПАВЛОВ Дмитрий Александрович
Сравнительная анатомия рыб
(по курсу лекций профессора С.Г. Соина)
Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2024. 209 с.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Верстка: *М.В. Скороходова*

Главный редактор издательства: *К.Г. Михайлов*

Для заявок: 123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Подписано в печать 29.01.2024. Формат 70×100/16.
Объём 13,25 печ.л. Усл. печ.л. 17,225. Бумага мелованная. Тираж 300 экз.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт», Москва, 5-я Кабельная ул., 5б