

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

С. В. ЕМЕЛЬЯНОВ

**ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ В ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОМ ПОЯВЛЕНИИ  
ДУГ ПОЗВОНКОВ У КОСТИСТЫХ РЫБ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 9 V 1939)

В моих работах по морфологии ребер мне пришлось довольно подробно остановиться на вопросе о выпадении хрящевых стадий при развитии хондральных окостенений. Продолжая изучение явления выпадения хрящевых стадий в онтогенезе, я кратко излагаю в настоящей статье результаты моих наблюдений над развитием дуг позвонков у костистых рыб. Дуги позвонков закладываются в разных сегментах одной и той же рыбы в разное время. Вместе с тем у одной и той же рыбы дуги различных сегментов могут развиваться различно: в одних сегментах они проходят хрящевые стадии, в других нет.

В настоящей работе я ставил себе задачей, во-первых, установить последовательность появления дуг в различных сегментах (эта последовательность до настоящего времени не изучалась) и, во-вторых, выяснить, имеет ли место при развитии дуг та же закономерность, что и при развитии ребер, т. е. закладываются ли у одной и той же формы хрящевые дуги раньше костных. Изучение ряда костистых рыб показало, что в общем последовательность появления дуг позвонков одинакова у всех форм. Некоторые индивидуальные особенности, конечно, имеются, но основной картины они не нарушают.

У костистых рыб имеются два центра, от которых начинается развитие дуг—затылочная дуга и первая гипуралия. Первой появляется затылочная дуга (верхняя дуга). Немногом позже появляется в хвосте наиболее краниальная гипуралия. От этих двух точек в дальнейшем идет развитие дуг. Вскоре после первой гипуралии закладываются одна за другой следующие более каудальные гипуралии, а в краниальном направлении постепенно появляются нижние дуги. Более или менее одновременно с появлением вентральных элементов в заднем отделе хвоста закладываются верхние дуги переднего отдела туловища. Закладка верхних дуг начинается с затылка и распространяется назад. Через некоторое время над последней хвостовой нижней дугой появляется верхняя дуга, и вперед от этой дуги в каудокраниальном направлении развиваются дуги более передних сегментов. Несколько позже появляются нижние дуги в переднем отделе туловища. Затем постепенно возникают нижние дуги более задних туловищных сегментов. В последнюю очередь закладываются, появляясь в краниокаудальной последовательности, верхние дуги, лежащие над гипуралиями. Этих верхних дуг у костистых рыб очень мало, они носят рудиментарный характер и отличаются своей удлиненной (в краниокаудальном направлении) формой. У *Amia* этих дуг развито значительно больше. Дуги позвонков закладываются у костистых рыб за короткий срок, так что наблюдать вышеописанную последовательность в появлении дуг не всегда бывает легко. Необходимо располагать большим числом близких

по возрасту мальков. В настоящей краткой статье я не могу останавливаться на вопросе о том, что значит такая довольно сложная последовательность в появлении дуг и в какой степени онтогенетическая последовательность отражает филогенетическую. Отмечу только, что каудо-краниальная последовательность в появлении в онтогенезе некоторых признаков, например срастание дуг правой и левой сторон, развитие остистых и гемальных отростков, совпадает с отмеченной мною ранее<sup>(3)</sup> последовательностью в их появлении в течение филогенеза.

Из исследованных мною костистых рыб только у *Salmo* дуги всех сегментов тела проходят хрящевые стадии\*. У *Amiurus* не проходят хрящевых стадий только те измененные верхние дуги, которые расположены над гипуралиями. Они появляются в последнюю очередь (у мальков более 10 мм длины). У окуня не проходят хрящевых стадий те же верхние дуги, что и у *Amiurus*, а также все нижние дуги туловища.

У малька окуня в 10.5 мм развиты все хрящевые элементы, но костных дуг еще нет. У малька 11.5 мм костные нижние дуги появились только в 2 последних туловищных позвонках; костные дуги примыкают к более каудальным, ранее появившимся хрящевым нижним дугам. У малька 12.5 мм появились костные нижние дуги во всем туловище. В области гипуралий развиты костные верхние дуги. Кость в этих верхних дугах несколько моложе кости нижних дуг туловища.

У плотвы хрящевые стадии проходят первые 6 верхних дуг туловища, до 20 передних нижних дуг, 5 последних хвостовых нижних дуг, расположенных над ними, 5 верхних дуг и все гипуралии. Не проходят хрящевых стадий верхние и нижние дуги середины тела и верхние дуги, расположенные над гипуралиями. У малька плотвы в 8.5 мм развиты только хрящевые элементы. В первых пяти туловищных позвонках развиты верхние и нижние дуги. Степень развития хряща в этих дугах не одинакова. В более передних дугах хрящ развит лучше. В хвосте развито 5 хрящевых гипуралий и перед ними 2 нижние дуги, одна хрящевая и одна прохондральная. Над этими нижними дугами развиты 2 прохондральные верхние дуги. В остальных сегментах тела нет ни хрящевых, ни костных дуг. У малька в 9 мм развитие пошло заметно дальше; хрящ развит в 6 передних верхних дугах, примерно в 10 нижних дугах, в гипуралиях и в 5 нижних и верхних дугах, расположенных перед гипуралиями. Вместе с тем начался процесс появления костных дуг—кость развита в значительной части верхних дуг туловища, начиная с 7 дуги. В конце туловища и в начале хвоста нет ни хрящевых, ни костных верхних дуг, но над гипуралиями костные верхние дуги появились. У мальков в 10 мм развиты все верхние дуги. Хрящевые нижние дуги туловища развиты все (задние из них прохондральные). Костных нижних дуг еще нет. У малька в 12 мм развиты все верхние и нижние дуги.

У *Gobius* хрящевые стадии проходят только гипуралии, четыре наиболее каудальных нижних дуги и четыре верхних дуги, расположенных над этими хрящевыми нижними дугами. Дуги всех остальных сегментов тела, в частности дуги всех сегментов туловища, не проходят хрящевых стадий. У меня был недостаточный материал по развитию *Gobius*, поэтому я не мог установить полной последовательности в развитии дуг. Могу лишь отметить, что у малька в 6.25 мм видно начало процесса охрящевания в гипуралиях и никаких следов кости в других позвонках. У малька в 8 мм все хрящевые элементы хорошо развиты, костные же элементы развиты не все, а те, которые уже заложились, находятся на первых стадиях

\* В данной работе я не рассматриваю случая выпадения хряща в части дуги. Я называю здесь хрящевыми те дуги, в которых хрящ появляется хотя бы в небольшой их части.

своего развития. У *Callichthys* хрящевые стадии проходят в хвосте гипуралии и две лежащие перед ними нижние дуги и в переднем отделе тела одна-две верхних и одна нижняя дуга.

У малька *Callichthys* в 5.5 мм длиной развита одна хрящевая верхняя дуга в начале туловища и две хрящевые гипуралии. Во всех этих элементах хрящ очень молодой. Костных дуг на этой стадии нет. У малька в 6.5 мм появилась единственная хрящевая (хрящ очень молодой) нижняя дуга туловища. Появилась также первая кость в позвоночнике: позади хрящевой верхней дуги развиты 3 пары костных верхних дуг, кость в этих дугах находится на самой первой стадии своего развития. У малька в 7.5 мм развиты обе хрящевые (хрящ очень молодой) нижние дуги, прилегающие к гипуралиям. Таким образом на этой стадии все хрящевые элементы осевого скелета имеются налицо. Костные же дуги развиты не все.

Итак, как правило, хрящевые дуги закладываются в онтогенезе раньше костных. Если брать ряд следующих друг за другом верхних или нижних дуг, идя от первого туловищного позвонка назад или от первой гипуралии вперед и назад, то во всех исследованных мною случаях костные дуги закладываются позже хрящевых. Отклонения от этого правила могут наблюдаться лишь при сравнении рядов дуг, начинающихся развиваться от различных центров (т. е. от затылочной дуги, с одной стороны, и от первой гипуралии, — с другой) или при сравнении верхних дуг с нижними. На значении этих отклонений я сейчас не останавливаюсь. Этому вопросу я предлагаю посвятить отдельную статью.

Последовательность в появлении дуг позвонков у различных форм не совсем одинакова. Так, у *Ostariophysi*, у которых развит Веберов аппарат, дуги переднего отдела туловища появляются относительно раньше, чем у других рыб\*. И мы видим, что благодаря этому более раннему появлению нижние дуги туловища, теряющие обычно хрящ в первую очередь, у карповых рыб сохраняют его, тогда как нижние дуги значительной части хвоста хрящевых стадий не проходят. Этот факт интересен потому, что он особенно наглядно показывает зависимость выпадения хрящевых стадий от времени онтогенетического появления элемента.

Необходимо отметить, что выпадение хрящевых стадий при развитии дуг наблюдается у представителей всех известных мне подотрядов костистых рыб. Особого внимания заслуживает то, что среди представителей одного и того же подотряда или даже меньшей группы можно найти как формы, относительно богатые хрящом, так и формы, почти полностью лишенные хрящевых дуг. Другими словами, процесс выпадения хрящевых стадий при развитии дуг позвонков идет параллельно в различных группах. Так, среди сомов у *Amiurus* хрящевыми являются все нижние и верхние дуги кроме верхних дуг, расположенных над гипуралиями, а у *Callichthys* наблюдается исчезновение хряща почти во всех дугах. Среди *Acanthopterygii* у окуня только нижние дуги туловища и верхние дуги, расположенные над гипуралиями, не проходят хрящевых стадий, а у *Gobius* только в нескольких позвонках конца туловища сохраняются хрящевые дуги. У трески по данным Фаруги ни верхние, ни нижние дуги не проходят хрящевых стадий, а у другого представителя *Anacanthini* — налима (малька 27 мм) я нахожу хрящевые верхние дуги в туловище.

Институт эволюционной морфологии  
им. А. Н. Северцова.  
Академия Наук СССР.

Поступило  
9 V 1939.

\* Раннее появление дуг в переднем отделе тела *Ostariophysi* обусловлено, как показывает Б.С. Матвеев [Joll. Jahrb., 51 (1929)] развитием у рыб Веберова аппарата, связанного с первыми позвонками туловища.