

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

С. В. ЕМЕЛЬЯНОВ

**ВЫПАДЕНИЕ ХРЯЩА ПРИ РАЗВИТИИ ХОНДРАЛЬНЫХ ОКОСТЕ-
НЕНИЙ КОСТИСТЫХ РЫБ (ПОЗВОНОЧНИК И ПЛАВНИКИ)***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 20 XII 1939)

Явление выпадения хрящевых стадий при развитии хондральных окостенений известно еще с конца прошлого века (1, 2), однако более подробно оно было изучено лишь за последнее время (3—6). Матвееву и мне удалось установить зависимость характера развития скелетных элементов от времени их закладки: в органе (в позвоночнике, в реберной системе), где часть скелетных элементов утрачивает хрящевые стадии и развивается по типу соединительно-тканых окостенений, элементы, проходящие хрящевые стадии, закладываются раньше тех, которые этих стадий не проходят. Этой закономерности подчиняются скелетные элементы, входящие в состав одного органа. Естественно встает вопрос, распространяется ли эта закономерность на весь организм, т. е. закладываются ли элементы, не проходящие хрящевой стадии, позже всех элементов данного животного, которые проходят хрящевые стадии. Другими словами, если в каком-либо органе заложился скелетный элемент, не проходящий хрящевых стадий, то могут ли в другом органе на более поздней стадии развития того же животного развиваться элементы, проходящие хрящевые стадии. Для выяснения этого вопроса мною было сопоставлено время возникновения хрящевых лучей спинных, анального и брюшных плавников, а также dorsospinalia с временем закладки дуг позвонков** у *Callichthys fasciatus*, *Rutilus rutilus* и *Perca fluviatilis*. У этих трех форм часть дуг, как это мною было показано ранее (6), не проходит хрящевых стадий. С другой стороны, все лучи спинных и анального плавников (у костистых рыб они, как правило, двухчленистые) полностью проходят хрящевые стадии. Также полностью проходят хрящевые стадии и dorsospinalia. Повидимому, и скелет брюшных плавников полностью проходит хрящевые стадии, но так как эти плавники я не исследовал детально, то мои данные по брюшным плавникам носят предварительный характер.

* Заглавие статьи С. В. Емельянова, напечатанной в ДАН, XXIII, № 9, следует читать так: «Последовательность в онтогенетическом появлении дуг позвонков у костистых рыб и выпадение хрящевых стадий при их развитии».

** Dorsospinalia изучались только у *Rutilus*. У *Callichthys* их нет. У *Perca* единственное dorsospinale закладывается рано—до появления костных дуг, а потому не представляет интереса для данного исследования.

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. Все остальные дуги не проходят хрящевых стадий. У малька *Callichthys* 7 мм длиной в позвоночнике уже имеются хрящевые и костные дуги (не все). В спинном плавнике хрящевых лучей нет, но наблюдается мезенхимное скопление. Закладки анального и брюшного плавников отсутствуют. У малька *Callichthys* 8 мм длиной заложилась все хрящевые и костные дуги за исключением верхних дуг, расположенных над гипуралиями. На месте будущих анального и брюшных плавников этого малька нет не только хрящевых лучей, но даже и сколько-нибудь значительного мезенхимного скопления. В спинном плавнике развиты проксимальные членики лучей, они образованы молодым хрящом, дистальных члеников нет. У малька в 9 мм в анальном и брюшных плавниках значительные скопления мезенхимы. В спинном плавнике попрежнему один хрящевой членик в каждом луче. У малька в 11 мм длиной в анальном и брюшных плавниках хорошо развитый хрящ, в лучах спинного плавника оба членика хрящевые.

У плотвы не проходят хрящевых стадий верхние и нижние дуги середины тела и верхние дуги, расположенные над гипуралиями. Остальные дуги проходят хрящевые стадии. У малька 10,5 мм ясно выражены все хрящевые и костные верхние и нижние дуги. В области будущих dorsospinalia мезенхимное скопление. В закладке брюшных плавников густое мезенхимное скопление. В лучах спинного и анального плавников один хрящевой членик. У малька плотвы 12 мм в dorsospinalia и в скелете брюшных плавников начало процесса окрящевания. В лучах спинного и анального плавников оба членика хрящевые.

У окуня не проходят хрящевых стадий верхние дуги, расположенные над гипуралиями, и все нижние дуги туловища. У малька 11,5 мм развиты все хрящевые дуги, костные нижние дуги развиты в двух последних туловищных позвонках. В лучах обоих спинных и анального плавников развит только проксимальный хрящевой членик, дистального еще нет*. У малька 12,5 мм развиты все костные нижние дуги туловища и костные верхние дуги над гипуралиями. В лучах передних трех четвертей второго спинного и анального плавников развиты два хрящевых членика, но в последней четверти лучи попрежнему одночленисты. Одночленисты также и все лучи первого спинного плавника. У малька 14,5 мм в лучах спинных и анального плавников развиты оба хрящевых членика.

Вышеописанные наблюдения показывают, что у *Callichthys*, *Rutilus* и *Perca* большая часть хондральных элементов плавников, а также и dorsospinalia закладывается позже тех дуг позвоночника, которые не проходят хрящевых стадий. Особенно ясно это видно у *Callichthys*. У этой рыбы костные дуги позвонков, не проходящие хрящевых стадий, закладываются на таких ранних стадиях, когда в анальном и брюшных плавниках не только нет хрящевых элементов, но нет даже и зачатков самих плавников. Хрящевые лучи спинного плавника также закладываются позже дуг позвонков, не проходящих хрящевых стадий. У плотвы позже закладки дуг позвонков, не проходящих хрящевых стадий, появляются хрящевые dorsospinalia, хрящ в брюшных плавниках, хрящевой дистальный членик спинного и анального плавников. У окуня позже закладки костных нижних дуг туловища появляются хрящевые дистальные членики лучей спинных и анального плавников.

* На этой стадии в брюшных плавниках видно начало процесса окрящевания, т. е. хрящ в этих плавниках появляется более или менее одновременно с возникновением костных нижних дуг, а не позже их, как это наблюдается у *Callichthys* и плотвы. Поэтому я не останавливаюсь здесь на развитии скелета брюшных плавников окуня.

Итак, сопоставление времени появления скелетных элементов позвоночника и плавников показывает, что закономерность, согласно которой хондральные окостенения, которые утрачивают хрящевые стадии в своем развитии, закладываются позже элементов, проходящих хрящевые стадии, действительно лишь в пределах одного органа. Другими словами, если характер развития хондрального окостенения находится в известной зависимости от времени закладки, то это время определяется не возрастом малька, а возрастом того органа, частью которого является данный скелетный элемент*. Этот вывод вполне согласуется с экспериментальными данными. Так, Шмальгаузен в работе о закономерностях роста у животных (?) пишет: «... возрастные изменения (и дифференцировка) начинаются лишь с момента закладки, т. е. определяются не возрастом зародыша, а возрастом самого органа. Что возраст органа в значительной мере независим от возраста остального тела, видно еще и из следующего: определялась константа роста при регенерации конечностей личинок тритона разного возраста, начиная с самых молодых и вплоть до метаморфоза, и в результате измерений получены приблизительно одни и те же величины, совершенно независимо от возраста личинки... В виду всего изложенного, мы всегда сравниваем рост органов, сопоставляя его по возрасту самих зачатков, считая с момента закладки, а не по возрасту эмбриона» (стр. 832—833).

Должен оговориться, что я не считаю время закладки единственным фактором, определяющим характер развития хондрального окостенения. Время закладки является определяющим моментом только тогда, когда скелетные элементы данного органа уже имеют способность развиваться по двум путям: проходя хрящевые стадии или минуя их. Чем определяется эта способность, мне не ясно.

Сопоставляя данные настоящей работы с результатами, полученными мною ранее (4—6), можно сделать следующие основные выводы, касающиеся влияния времени закладки скелетного элемента на процесс выпадения хрящевых стадий в онтогенезе хондральных окостенений.

Возраст органа, хондральные окостенения которого имеют способность утрачивать хрящевые стадии в своем онтогенезе, имеет первенствующее значение для характера дальнейшего развития хондральных окостенений: элементы данного органа, утрачивающие хрящевые стадии и развивающиеся по типу соединительно-тканых окостенений, закладываются позже элементов того же органа, проходящих хрящевые стадии.

Особенно ярко сказывается это правило в том случае, если часть хондрального элемента проходит хрящевые стадии, а другая часть их потеряла. В этом случае хрящевая часть элемента всегда (исключений я не знаю) закладывается раньше костной (4).

В большом органе, таком, каким является весь позвоночник, могут быть небольшие отклонения от вышеизложенного правила. Но эти отклонения наблюдаются лишь при сравнении мало связанных друг с другом элементов, например, при сравнении рядов дуг, начинающихся развиваться от различных центров (т. е. от затылочной дуги, с одной стороны, и от первой гипуралии, с другой). В этом случае скелетные элементы развиваются так, как если бы они принадлежали к двум различным органам.

Только возраст органа сказывается на характере развития входящих в его состав скелетных элементов. Возраст же самого животного заметно не влияет на характер развития скелетных элементов: в органе, заклады-

* Может быть, вернее было бы говорить о возрасте ткани, в которой развиваются скелетные элементы, но об этом я не могу сейчас судить, поскольку гистологической стороной вопроса я детально не занимался.

вающемся рано, могут наблюдаться хондральные окостенения, утрачивающие хрящевые стадии, а в другом органе, скелетные элементы которого закладываются позже элементов первого, все они могут проходить хрящевые стадии.

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

Поступило
28 XII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ V. Grassi, Arch. Biol., 4 (1883). ² H. Schauinsland, Handb. von O. Hertwig (1906). ³ B. Matveiev, Zool. Jahrb., 51 (1929). ⁴ S. W. Emelianov, Zool. Jahrb., 60 (1935). ⁵ S. W. Emelianov, Zool. Jahrb., 62 (1936). ⁶ С. В. Емельянов, ДАН, XXIII, № 9 (1939). ⁷ И. И. Шмальгаузен, Природа, стр. 832—833 (1928).

Поправка

В статье К. К. Андреева и В. П. Маслова «О действии газового взрыва на твердые взрывчатые вещества», т. XXV, № 3

Стр. 196 строка 16 св.	Напечатано		Должно быть	
	$l \frac{-50\ 000}{R \cdot 4\ 020} : l \frac{-50\ 000}{R \cdot 2\ 830} \approx 14$		$e \frac{-50\ 000}{R \cdot 4\ 020} : e \frac{-50\ 000}{R \cdot 2\ 830} \approx 14$	