

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК РЫБ ОТРЯДА ХРЯЩЕВЫХ ГАНОИДОВ (CHONDROSTEI)

© 2022 г. Г. М. Палатников

Институт физиологии им. А.И. Караева НАН Азербайджана, Баку, Азербайджан
e-mail: gmpal@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2021 г.

После доработки 17.11.2021 г.

Принята к публикации 17.11.2021 г.

В обзорной статье приводится сравнительный анализ морфофункциональных особенностей Хрящевых ганоидов (Chondrostei). Приводятся данные по особенностям внешней морфологии, эмбриологии, центральной нервной и рецепторной системы, генетике. Эти особенности, выходящие на межклассовый уровень, при сравнении с другими лучеперыми рыбами, подтверждают целесообразность выделения отряда хрящевых ганоидов в самостоятельный подкласс.

Ключевые слова: осетровые, морфология, эмбриология, биохимия, генетика, экология

DOI: 10.31857/S0044452922020061

Семейство Осетровых (Acipenseridae) и семейство Веслоносов (Polidontidae), являющиеся реликтами ихтиофауны Мирового океана, образуют отряд Хрящевых ганоидов (Chondrostei). Расцвет ганоидных рыб приходится на пермский и триасовый периоды. Затем началось постепенное сокращение их численности и ареала. К настоящему времени сохранилось около 30 видов, распространенных в Северном полушарии. Осетровые всегда привлекали пристальное внимание исследователей и порождали многочисленные споры относительно их происхождения и систематического положения. Однако еще И.Л. Гербильский отмечал, что вся аргументация авторов, пытающихся проследить филогенез осетровых и провести систематические построения, основывается либо только на данных сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии скелета, либо, в качестве обоснования своей точки зрения, привлекаются весьма лабильные в эволюционном процессе приспособительные признаки [1]. К настоящему времени накопилось большое количество данных относительно биологии осетровых, позволяющих по-новому взглянуть на их филогенез и систематическое положение.

ОСОБЕННОСТИ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ ОСЕТРОВЫХ

Среди других лучеперых рыб у осетровых наблюдается наибольшее число архаических черт строения, отсутствующих у костистых рыб. Основу осевого скелета у осетровых составляет не окосте-

невающая хорда, внутренний скелет состоит из хряща, внутренняя черепная коробка остается в значительной мере хрящевой, а хвостовой плавник гетероцеркальный, с большей верхней лопастью. На теле имеется пять продольных рядов костных пластин “жучек”, которые рассматриваются как рудименты ганоидных чешуй. Как и у хрящевых рыб, у осетровых сохраняется брызгальце – специальное отверстие у края жаберной крышки, ведущее в жаберную щель. На основании этих признаков, а также учитывая наличие у осетровых рыб в сердце артериального конуса и спирального клапана в кишечнике, как у акул, А.Н. Северцов [2], и многие другие авторы считали, что Acipenseriformes (Chondrosteoidei) – это очень примитивная группа, сходная с подклассом пластиножаберных, а именно, с подотрядом селяхий. Иными словами, по мнению этих авторов, осетровые происходят не от общих с костистыми рыбами предков, а от примитивных хрящевых рыб. Мнение А.Н. Северцова и других сторонников теории происхождения осетровых от примитивных пластиножаберных оспаривал Л.С. Берг [3]. Он писал: “...выводить низших Actinopterygii, например осетровых, из акул – невозможно. Elasmobranchii представляют особую ветвь рыб, которая не дала начала никакой другой группе, и, в частности, от акул не могли произойти низшие Teleostomi”. Далее он приводит целый ряд доказательств более высокого развития пластиножаберных рыб, чем Actinopterygii: 1) наличие ротоносовой бороздки (предпосылка формирования внутренних ноздрей, т.е. хоан), 2) сильное обызвествление хряща, 3) более совершенное, чем у тех

же осетровых, развитие скелета спинного плавника, 4) у высших акул позвоночник более развит, чем у хрящевых ганоидов. К этому следует добавить, что конечный мозг и мозжечок акул более развиты, чем у костистых рыб, у некоторых видов акул имеется плацента, а у самцов всех ныне обитающих видов акул развиты сложные совокупительные органы — птеригоподии [3]. Таким образом, между *Elasmobranchii* и *Teleostomi* имеются кардинальные различия в строении скелета, наружных покровов, жаберного аппарата, ЦНС и других органов.

На основании сравнительно анатомического анализа ископаемых и современных рыб, Л.С. Берг выдвинул предположение о происхождении осетровых от общих с костистыми рыбами примитивных костных рыб — палеонисков (*Palaeonisciformes*) [3]. Позже к такому же выводу, на основании палеонтологических находок, приходит В.Н. Яковлев [4], обнаруживший у некоторых форм лучеперых костных рыб структуры, которые он рассматривает как переходные признаки к примитивным осетровым. Эти примитивные признаки сохранились у осетровых за счет фетализации, т.е. выпадения конечных стадий развития и приобретения специфических адаптаций. Представления Л.С. Берга [3] и В.Н. Яковлева [4] согласуются с мнением Де-Бира [5], который считал, что особенности хрящевого черепа *Acerenseridae* возникли вследствие утери ряда окостенений в черепе и указывают на их близость к предкам костистых. Таким образом, наблюдаемое сходство *Acerenseridae* с *Selachii* имеет вторичный характер и может рассматриваться как конвергенция.

ОСОБЕННОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА И ЭМБРИОГЕНЕЗА ОСЕТРОВЫХ

Осетровые являются литофильными рыбами, это обуславливает икрометание на сравнительно быстром течении. В связи с этим половые клетки, эмбрионы и личинки имеют целый ряд адаптивных особенностей. Еще Г.М. Персов в своих работах [6] отмечал ряд особенностей, характерных для спермиев осетровых рыб. Они отличаются от спермиев костистых рыб не только структурно, но и по энергетическому запасу, и по такой важнейшей биологической характеристике, как время оплодотворяющей способности. В то время как спермии костистых способны к движению после их активации водой в течение десятков секунд или, у некоторых видов, нескольких минут, спермии и яйцеклетки у осетровых сохраняют способность к оплодотворению значительно дольше, чем у костистых. Наблюдения за спермой осетровых рыб показали, что поступательные движения большинства сперматозоидов прекращаются спустя 5–10 мин после попадания в воду. Однако часть спермиев продолжает активно плавать до 20–60 мин и даже не-

скольких часов. Таким образом, оплодотворяющая способность спермы осетровых в большинстве случаев резко снижается в первые 10 мин после попадания в воду, однако не утрачивается полностью [7]. Сперматозоиды осетровых отличаются от таких других рыб тем, что они, как и сперматозоиды млекопитающих, обладают акросомой с пальцеобразными выступами, которые подвергаются экзоцитозу и образованию нитей, но ее физиология, биохимия и потенциальная роль в оплодотворении неизвестны, так как яйцеклетки осетровых обладают несколькими микропиле [7–9]. Акросомальный комплекс расположен на кончике головки сперматозоида, и его размеры различаются между видами. У разных осетровых видов наблюдается трипсиноподобная (акрозин) и химотрипсиноподобная активность, которая является наиболее характерным акросомальным ферментом у млекопитающих [9].

Ооциты осетровых имеют толстую оболочку, малопроницаемую даже для колхицина, что, вероятно, защищает их от влияния мутагенов. Вероятно поэтому уровень спонтанных хромосомных аберраций у предличинок осетровых не превышает 2–3% даже в условиях сильного загрязнения [10]. Яйцеклетки осетровых, попадая в воду, приобретают клейкость, за счет чего удерживаются на каменистом субстрате. Успешное оплодотворение икры обеспечивается многочисленными микропиле. Способность зрелых овулированных яиц к оплодотворению при задержке их в полости тела самки, а также выдерживание вне тела самки в полостной жидкости или в воде, постепенно снижаются, а затем полностью утрачиваются. У костистых рыб этот процесс протекает очень быстро, например, у щуки (*Esox lucius*) или рыбца (*Vimba vimba*) икра через 1 мин оказывается полностью не способной к оплодотворению. У осетровых часть икры может быть оплодотворена гораздо позже. Например, у осетров (*Acipenser gueldenstaedtii*) спустя 1 ч, а у севрюги (*Acipenser stellatus*) вплоть до истечения первого часа. В полостной жидкости вне тела самки икра осетровых рыб может сохранять высокую способность к оплодотворению на протяжении 4–6 ч [7].

Строение зрелого яйца, тип его дробления, процесс гастрюляции и закладки мезодермы у осетровых также весьма отличаются от костистых рыб и сходны с амфибиями [11–13]. Яйцеклетка осетровых еще до начала дробления, на стадии появления светлого серпа, обладает двусторонне симметричной структурой, на основе которой происходит дальнейшее развитие. Это явление имеет много общего с ранним изменением оплодотворенной яйцеклетки амфибий [14]. У осетровых рыб, в отличие от костистых, неравномерное дробление зиготы приводит к образованию желточной энтодермы, и в этом случае наблюдается сходство с процессом дробления яйцеклетки амфибий [15]. Однако в отличие от амфибий процесс цитолиза в желточной энтодерме

завершается в эмбриогенезе осетровых значительно раньше. В то же время желточная энтодерма, кроме выполнения своей основной функции (развитие слизистой оболочки всего кишечника и связанных с ним желез — печени, поджелудочной железы), успевает дать начало чрезвычайно важному провизорному органу — железе вылупления, играющей решающее значение при вылуплении предличинки из икринки. У костистых эти железы представляют собой одноклеточное эпидермальное образование, сходное по своему строению со слизевыми клетками кожи. У осетровых секрет вылупления продуцируется клетками энтодермального происхождения, а сама железа — сложный трехслойный орган. Перед вылуплением железистые клетки раздвигают клетки покровного слоя и их апикальные концы оказываются непосредственно на поверхности эмбриона и, таким образом, осуществляется выведение секрета в перивителлиновое пространство. Исходным материалом, затрачиваемым в процессе секреции, является желток [1]. Сходное образование было описано у амфибий, причем было показано, что и в отношении регуляции функций желез вылупления между осетровыми и амфибиями наблюдается большое сходство [16], в то время как между осетровыми и костистыми, в том же отношении, имеются глубокие различия.

Вылупившиеся из яйцевых оболочек предличинки имеют большие запасы питательных веществ, заключенных в так называемом “желточном мешке”, который не является гомологом желточного мешка костистых рыб, а представляет собой нижнюю, содержащую в клетках желток, стенку желудка. На протяжении желточного питания клетки печени заполняются жировыми включениями, и печень может выполнять роль депо резервного жира, используемого личинками при отсутствии или недостатке кормовых объектов во время покатной миграции [16]. В ходе эмбрионального развития у осетровых так же, как и у амфибий, желудок развивается из стенки желточного мешка. Гистогенез сложных структур кардиальной, фундальной и пилорической частей желудка осетровых берет свое начало из примитивной симпластической структуры желточного мешка [1]. И в этом случае мы наблюдаем существенное отличие данных процессов у осетровых и костистых рыб.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА И АНАЛИЗАТОРЫ

У всех позвоночных, включая пластиножаберных рыб (*Elasmobranchii*), конечный мозг (*Telencephalon*) развивается в эмбриогенезе из переднего мозгового пузыря путем инверсии, только конечный мозг лучеперых (*Actinopterygii*) развивается путем эверсии [17]. Вследствие этого процесса в полушариях эвертированного мозга отсутствуют

латеральные мозговые желудочки, а образуется непарный медиальный желудочек, отделяющий полушария друг от друга. Эверсия мозга — это тупик эволюции и не получила дальнейшего развития ни в одном из вышестоящих классов позвоночных. По эверсионному типу развивается и конечный мозг осетровых. Однако в роstralных отделах у осетровых эверсия выражена слабее, а в обонятельных луковицах сохраняются внутренние желудочки. В целом, по сравнению с костистыми рыбами, конечный мозг осетровых обладает низким уровнем дифференцировки [18, 19]. Однако в зоне, которую авторы называют латеральным паллиумом или дорсолатеральной зоной, привлекает внимание упорядоченное, послойное расположение нейронов, образующих, в зависимости от вида осетровых, от 12–14 до 20–22 рядов [18–20]. Подобной, упорядоченной структуры нет в конечном мозгу ни у каких других низших позвоночных, и только у пресмыкающихся она впервые появляется в виде зачатка коры [21].

В то же время промежуточный мозг осетровых имеет значительно более выраженную ядерную дифференциацию, чем у костистых рыб и даже амфибий [22].

Анатомическая организация продолговатого мозга осетровых имеет определенное сходство с многоперыми рыбами (*Polypteridae*) и существенно отличается от костистых рыб [22]. Для осетровых характерны большие размеры дорсальной и интродомедиальной зон данного отдела головного мозга.

Структура обонятельных клеток позвоночных имеет строгие эволюционные закономерности. Установлено, что у хрящевых и двоякодышащих рыб обонятельные клетки микровиллярного типа, а у костистых — обонятельные клетки жгутиковые. У осетровых смешанный тип структурной организации обонятельных клеток. Их рецепторные клетки снабжены как жгутиками, так и микровиллами [23]. Такая же картина наблюдается у рептилий [24].

Ионный состав (Na; K; Mg), а также содержание полипептидов, сахаров и триптофана в обонятельной слизи осетровых, качественно и количественно совпадают с респираторной слизью жабр и ротовой полости [25]. Аналогичное совпадение обнаружено у амфибий [26].

Зрительные таламо-теницифальные проекции у осетровых отличаются от костистых рыб и аналогичны проекциям других позвоночных [27, 28].

Электрорецепция осетровых рыб исследовалась у родов *Scaphirhynchus*, *Acipenser* и веслоноса (*Polyodon spathula*). У всех исследованных видов имеются высокочувствительные электрорецепторы — ампулы Лоренцини. Эти ампулярные органы расположены в основном на голове, включая роstrum. Осетровые рыбы обладают относительно высокой чувствительностью к электриче-

ским полям в воде и активно используют электрочувствительность в пищедобывательном и защитном поведении [29, 30]. В то же время так называемая анодная реакция, не связанная с наличием электрорецепторов, но характерная для хрящевых и костистых рыб, а также для ряда других водных организмов, у осетровых рыб отсутствует [29].

Глубокое различие между костистыми и осетровыми рыбами наблюдается также в дефинитивном строении гипофиза. У осетровых, как и у всех других позвоночных, гипофиз образуется за счет отшнуровывающегося выпячивания дорсальной стенки передней кишки и, таким образом, с самого начала содержит полость — карман Ратке. У костистых рыб от дорсальной стенки передней кишки отшнуровывается утолщение, а не выпячивание, и таким образом полость гипофиза отсутствует [31]. Гонадотропные гормоны вырабатываются у большинства костистых рыб промежуточной долей гипофиза, а у осетровых — передней долей гипофиза. Осетровые, в отношении распределения функций в частях гипофиза, стоят ближе к амфибиям [1]. Функциональная пластичность гипофиза осетровых — выработка гонадотропных гормонов осенью и либо выделение их, либо депонирование (в мозговых желудочках) до весны, одна из существенных эволюционных предпосылок пластичности рыб в отношении перехода от осеннего к весеннему икротетанию и от весеннего к осеннему [32].

Такие же глубокие отличия осетровых от костистых рыб и одновременно сближение осетровых с амфибиями были выявлены при изучении микроанатомии ядер гипоталамуса [31, 32]. У осетровых так же, как и у амфибий, хорошо развито преоптическое вегетативное ядро (*Nucleus praeopticus*), а латеральное ядро (*Nucleus lateralis tuberis*) у осетровых и амфибий отсутствует, в то время как у костистых латеральное ядро особенно хорошо развито и сливается в одно обширное скопление секреторных нейронов [33]. Согласно данным, полученным с помощью иммуногистохимических методов, по распределению гипофизиотропных факторов, таких как галанин, нейрофизин, соматостатин или гонадотропин-рилизинг гормон, иммунореактивные нейроны к этим веществам были обнаружены в преоптических и гипоталамических ядрах. Иммунореактивные волокна наблюдались вдоль преоптико-гипоталамо-гипофизарного тракта и в гипофизе, что свидетельствует об их гипофизиотрофической роли в мозге осетровых. Таким образом, по мнению O. Kah и F. Adrio “большинство нейропептидов и нейрогормонов встречаются у четвероногих и также присутствуют у осетровых” [34].

Изучая аминокислотный состав пролактина, (один из гормонов ацидофильных клеток передней доли гипофиза), который по химическому строению является пептидным гормоном, у русского

осетра, протоптеруса (*Protopterus aethiopicus*) и костистых рыб, H. Kawachi и соавт. [35] установили, что у осетра и протоптеруса в пролактине имеется по три дисульфидных мостика в тех же положениях, что и у Tetrapoda, а у костистых рыб — только два.

Вероятно, здесь же будет уместным сказать и об отличии еще двух секреторных органов осетровых — щитовидной и поджелудочной железы. У осетровых щитовидная железа представляет собой компактный орган, обладающий соединительнотканной оболочкой. Костистые же рыбы по строению щитовидной железы отличаются от других позвоночных. Фолликулы щитовидной железы у костистых разбросаны вдоль стенки вентральной аорты и, частично, вдоль стенок первой и второй пары жаберных артерий. В функциональном отношении щитовидная железа осетровых также отличается от таковой костистых рыб более упорядоченной, синхронной реакцией всех фолликулов [1]. Поджелудочная железа осетровых сходна гистологически с железой млекопитающих и отличается от таковой у других рыб. Характерным признаком поджелудочной железы осетровых является наличие трех отдельных лопастей. Панкреатический канал выделяется в сосочке между тонкой кишкой и пилорической слепой кишкой. Эндокринные клетки железы сгруппированы в структуры, которые похожи на островки Лангерганса млекопитающих [36].

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ ОСЕТРОВЫХ

Согласно данным Е.М. Крепса [37], осетровые, принадлежащие к родам *Acipenser* и *Huso*, по липидным характеристикам мозга представляют весьма однородную группу, с малыми различиями между видами. Кроме того, мозг осетровых не похож ни на мозг селяхий, ни на мозг костистых рыб. Нередко по характеру липидов мозга осетровые занимают положение, далекое и от селяхий, и от костистых. Такое своеобразие мозга осетровых было выявлено при изучении состава церебризидов, цереброзид-сульфатов и ганглиозидов [37].

В.И. Лукьяненко и соавт. была установлена идентичность фракционного состава гемоглобина русского осетра, севрюги и белуги (*Huso huso*) в морской и речной периоды жизни, как по общему числу компонентов, так и по относительному содержанию белка, входящего на каждый компонент гемоглобинограмм. Этим они принципиально отличаются от остальных проходных рыб, у которых при переходе из морской среды в речную происходит перераспределение удельного веса быстрых и медленных компонентов гемоглобина в пользу последних [38].

Соотношение фосфолипидов в липопротеидах сыворотки крови осетровых также отличает их от

других животных [39]. Отличия осетровых от костистых и хрящевых рыб установлены не только в биохимическом составе крови, но и в строении и функции кроветворной и лимфатической систем.

У осетровых в полостях черепа обнаружен крапчатый гемопоэтический орган, это универсальный гемопоэтический орган, гистологическое строение которого сходно со строением костного мозга млекопитающих [36, 40]. Предполагается, что это первый в эволюции позвоночных пример ассоциации кроветворной ткани и скелета [41].

Селезенка у костистых рыб в основном выполняет функцию депо крови и состоит из красной пульпы, в которой имеются отдельные лимфоидные скопления [41]. У осетровых, как и у млекопитающих, селезенка состоит из красной и белой пульпы с разным составом гемопоэтической ткани [42]. Красная пульпа несет в основном эритропоэтическую функцию, а белая пульпа образована фолликулоподобными скоплениями лимфоцитов, гранулоцитов и макрофагов. Таким образом, очевидно, что селезенка осетровых является настоящим иммунным органом.

Кроме того, у осетровых обнаружены уникальные лимфоидные эпикардиальные образования, по строению аналогичные лимфатическим узлам млекопитающих. Содержание в них ретикулоцитов, лимфоцитов, гранулоцитов и макрофагов позволило И.А. Кондратьевой и соавт. [41], а также V.P. Gallo и соавт. [42], выдвинуть предположение, что в этих образованиях, как и в лимфатических узлах, происходит фильтрация лимфы. У костистых рыб отсутствуют лимфатические узлы и их функцию выполняют скопления лимфоцитов в слизистых оболочках внутренних органов. Эти скопления лимфоцитов выполняют основную роль при иммунном ответе на антигены, достигшие кишечника [43].

Электронномикроскопическое изучение эпителиальных клеток кишечника белого осетра (*Acipenser transmontanus*) позволило определить пять различных типов эндокринных клеток, имеющих сходство с эндокринными клетками млекопитающих и отличающихся от клеток костистых и хрящевых рыб [44]. В составе эпителиального пласта клеток среднего отдела кишечника русского осетра, сибирского осетра (*A. baeri*), белуги и их гибридов обнаружены клетки, несущие на апикальной поверхности не только микроворсинки, но и реснички, что считается примитивным признаком, унаследованным от древних предков. Однако в то же время у этих рыб и их гибридов выявлены клетки, аналогичные М-клеткам млекопитающих, обеспечивающие первичный иммунный ответ [44].

Моноаминоксидаза (МАО) представляет собой широко распространенный в природе мембранно-связанный тиоловый фермент, катализирующий реакцию окислительного дезаминирования био-

генных аминов. Существует два типа МАО: — МАО А и МАО В. Результаты многочисленных исследований показали в печени наземных позвоночных — рептилий, птиц и млекопитающих оба типа фермента: МАО А и МАО В. В случае рыб наблюдается более сложная ситуация. У одних видов костистых рыб установлено, что МАО в печени аналогична МАО А наземных позвоночных. У других видов костистых — МАО совершенно другого типа, отличающаяся и от МАО А, и от МАО В. У осетровых, как и у млекопитающих, были обнаружены обе формы — и А, и В [45].

У осетровых обнаружено и существенное отличие от костистых в механизмах поддержания относительного постоянства осмолярности сыворотки крови. У диадромных солоноватоводных осетровых, к которым, в частности, относится севрюга, почка играет важную роль в выведении избытка Na^+ в отличие от костистых, у которых почка почти не участвует в регуляции этого иона. Осетровые выводят значительное количество натрия и кальция с мочой, а у костистых эту функцию выполняют, в основном, хлоридные клетки жабр [46].

КАРИОТИП ОСЕТРОВЫХ

Осетровые рыбы представляют большой интерес для изучения генетических и эволюционных процессов. Статус “живых ископаемых” делает их важными для понимания и эволюции хрящевых ганноидов и позвоночных в целом.

Изучение организации генома осетровых рыб имеет ряд особенностей, связанных, прежде всего, с их полиплоидным происхождением, которое играет важную роль в эволюции и филогенетическом разнообразии рыб. В настоящее время среди видов семейства осетровых (*Acipenseridae*) и веслоносов (*Polyodontidae*) выделяются три группы видов, карриологически отличающихся по уровню пloidности [47, 48]. К первой группе относятся виды с карриотипом примерно 120 хромосом (точное число колеблется от 112 до 146). К данной группе относятся белуга, стерлядь (*Acipenser ruthenus*), шип (*A. nudiiventris*), севрюга, веслонос. Ко второй группе относятся 240-хромосомные виды с примерным количеством хромосом 240–270 — это, например, русский осетр, сибирский, адриатический осетр (*A. naccarii*). К третьей группе относится тупорылый осетр (*A. brevirostrum*) с количеством хромосом 360–370. Данный вид имеет не только наибольшее число хромосом, но и соответственно самое большое количество ДНК среди всех представителей *Acipenseriformes* [49, 50].

В исследовании В.Я. Бирштейна и соавт. [51] содержание ДНК на клетку у сахалинского осетра (*Acipenser mikadoi*) оказалось самым высоким среди *Acipenseriformes*, и расчетное значение почти в два раза превышало значение для таких 240-хромосо-

ных видов, как русский и сибирский осетр. В связи с этим для вида предположили примерное количество хромосом в кариотипе как равное примерно 480–500. Это цифра в последующем упоминалась и в других работах [52]. Однако дальнейшие исследования показали, что сахалинский осетр, как и калуга (*Huso dauricus*), относится к группе 240-хромосомных осетров [53]. Наличие большого числа хромосом в ядре клетки и, в том числе, большого количества микрохромосом является одной из причин споров об уровне пloidности осетровых видов рыб. Бесспорно то, что количество ДНК на клетку у осетровых в среднем в 2–4 раза больше, по сравнению с другими позвоночными. Особый интерес представляют исследования по генетической близости разных систематических групп организмов с помощью метода гибридизации ДНК. Используя этот метод, было показано, что гибридизация ДНК осетровых с ДНК костистых и акул не превышает 10–15%, что отвечает уровню межклассовых гомологий, т.е. должны быть выделены в особый класс [54, 55].

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ОСЕТРОВЫХ

Изучая биологию осетровых, Н.Л. Гербильский отмечал их широкую экологическую приспособленность [1]. За счет расширения границ нерестовых температур у осетровых имеется возможность многократно использовать нерестилища в пределах одной и той же популяции. Так, диапазон нерестовых температур у различных биологических групп куринового осетра (*Acipenser persicus*) колеблется от 12 до 15°C у раннего ярового осетра, и от 18 до 24°C у позднего ярового осетра [1]. Такой широкий диапазон нерестовой температуры сопровождается и значительной эмбриоэвритермностью и более совершенной, чем у костистых рыб, регуляцией состояния эмбриона в момент вылупления. В целом ряде работ было показано, что явление преждевременного вылупления недоразвитых эмбрионов, наблюдаемое у костистых, в частности, под влиянием колебания температуры или дефицита кислорода, не свойственно осетровым. Это связано с особенностями структуры и функции железы вылупления [1, 55] и др.

Естественный нерест осетровых происходит на участках реки с сильным течением, быстро рассеивающим икру и сперму. Но благодаря свойствам их половых продуктов долго сохранять способность к оплодотворению, эффективность нереста у осетровых относительно высокая [7]. Большое значение для поддержания численности популяции имеет возможность использования нерестилищ, расположенных на разных расстояниях от устья рек. Например, озимые группы осетровых преодолевают значительные пути во время нерестовых миграций, заходя в реки летом и осенью и проводя зиму в ямах, расположенных в русле рек по пути мигра-

ции. Это позволяет им по весне подняться еще выше и нереститься в верховьях рек. Однако такая особенность осетровых требует от предличинок, а также личинок и мальков этих рыб способности перенести продолжительный период ската. И в этом отношении личинки анадромных осетровых прекрасно приспособились. Так, личинки ярового осетра волго-каспийской популяции, которые в естественных условиях при температуре 16–18°C на 8–9-е сутки после вылупления переходят на активное питание, в лабораторных условиях жили в кристаллизаторах с водопроводной водой без добавления корма и в течение трех недель сохраняли высокую двигательную активность [1]. Такая способность личинок противостоять истощению при скате обусловлена способностью клеток паренхимы печени и клеток каемчатого эпителия накапливать значительные количества жира еще в период желточного питания.

Другим приспособлением личинок осетровых к длительному скату является ранняя полифагия. В то время как у личинок костистых рыб узкий спектр питания ставит их выживаемость в зависимости от наличия соответствующей пищи, для осетровых характерен широкий спектр питания с самого начала активного питания. Это способствует не только более полному использованию кормовой базы водоема, но и является важнейшим фактором, расширяющим сроки размножения и увеличивающим протяженность нерестовой зоны [1]. В благоприятных условиях личинки осетровых при переходе на внешнее питание и позднее питаются преимущественно зообентосом, видовой и размерный состав потребляемых организмов изменяется по мере роста личинок. Зоопланктон является вынужденным кормом при недостатке доступных форм бентоса. Преобладание зообентоса в питании осетровых в раннем онтогенезе, в том числе при переходе на внешнее питание, связано с его большей энергетической ценностью по сравнению с зоопланктоном, а также с большей доступностью для личинок на стадии смешанного питания, определяемой их морфологией и развитием сенсорных систем, в частности, некоторым запозданием в развитии обонятельной системы по сравнению с вкусовой, сейсмочувствительной, осязанием и электрорецепцией [56].

Еще одной адаптивной особенностью осетровых является ранняя эвригалинность. На Волге, Куре, Урале и Дунае осетровые используют не только удаленные от устья нерестилища, но способны размножаться и в нижнем течении рек, и даже всего в нескольких километрах от устья. В этом случае личинки очень рано попадают в солоноватые воды предустьевое пространство.

Многолетние исследования солеустойчивости осетра, белуги, севрюги на ранних этапах онтогенеза свидетельствуют об их широкой эвригалинно-

сти. Ранняя эвригалинность формируется за счет органов, участвующих в водно-солевом обмене (хлоридсекретирующие клетки жабр, почки, интерренальная и щитовидные железы, гипоталамо-гипофизарный комплекс), и расценивается как адаптация, направленная на снижение смертности потомства. Изменение солёности вызывает у молодёжи активные поведенческие реакции, наблюдается избирание оптимальных солевых зон, изменение в двигательной и пищевой активности [57].

Высшей формой адаптации организма к среде обитания является его поведение. Поведение — это сложное переплетение врожденных и приобретенных компонентов. Комплексное изучение формирования поведенческих реакций осетровых рыб в раннем онтогенезе было проведено Р.Ю. Касимовым [58]. Проанализировав периоды развития и характер формирования условнорефлекторной деятельности, автор выделил три этапа формирования поведенческих реакций в онтогенезе осетровых.

Первый этап (возраст от вылупления до 3–4 сут) — адаптивное поведение личинок базируется на безусловнорефлекторных реакциях. Условные рефлексы не вырабатываются.

Второй этап (возраст от 4–5 до 28–35 сут) — в начале этого этапа вырабатываются неустойчивые положительные двигательные рефлексы, а в дальнейшем вырабатываются пищевые и защитные условные рефлексы на световой сигнал.

Третий этап (возраст от 35 до 90 сут) — вырабатываются устойчивые отрицательные и положительные условные рефлексы на различные условные раздражители.

Таким образом, и по целому ряду филогенетических адаптаций осетровые резко отличаются от костистых рыб и имеют значительные преимущества в борьбе за существование.

ФИЛОГЕНЕЗ И СИСТЕМАТИКА ОТРЯДА ХРЯЩЕВЫХ ГАНОИДОВ

Для построения филогенетических схем и, как один из критериев вида, можно использовать данные исследования морфофункциональной организации ЦНС рыб. В частности, у осетровых наблюдается значительная межвидовая вариабельность в структуре их ЦНС, что позволяет говорить о неравномерном характере эволюции этой группы рыб. Наиболее значительно отличаются по этому показателю от других осетровых лопатоносы (*Scaphirhynchus*). Они имеют наиболее простое строение конечного мозга, проявляющееся и в микроанатомической, и цитоархитектонической, и нейронной организации [59]. Причем минимальные межвидовые отличия внутри рода *Scaphirhynchus* позволяют говорить о консервативном характере эволюции лопатоносов, отделившихся от общего ствола предков осетровых рыб еще в юрском периоде и

оставшихся в первично пресноводных водоемах, а вследствие этого существенно не изменивших за этот период своих эколого-функциональных характеристик.

Основываясь на таких биохимических показателях, как фракционный состав гемоглобина, сывороточных белков и белков ооцитов, В.В. Лукьяненко предлагал выделить севрюгу в самостоятельный монотипический род семейства осетровых — *Helops*, а на основании схожести тех же показателей у стерляди и шипа с белугой и резкого отличия белуги от видов собственно осетров, включить стерлядь и шипа в род *Huso* [60]. Однако очевидно, что как морфофункциональных, так и биохимических критериев для подобных построений недостаточно. Тем более, что хотя количество хромосом у этих видов совпадает (118 + 2), однако количество ДНК в ядрах клеток у стерляди и шипа выше, чем у белуги [64]. В то же время количество ДНК у этих двух видов совпадает с другим представителем рода *Huso* — с калугой [61]. Это различие объясняется наличием у осетровых микро- и макрохромосом.

Внутри самого отряда Хрящевые ганоиды (*Chondrostei*) отмечается далеко зашедшая геномная дивергенция, соответствующая межотрядному уровню [62]. Вообще, относительно систематики и филогенеза отдельных видов внутри самого семейства Осетровых (*Acipenseridae*) уже длительное время ведутся споры. На основании сравнительного анализа кариотипов и содержания ДНК позвоночных, В.Я. Бирштейн [47] делает вывод, что филогенетические линии древнейших представителей лучеперых (*Actinopterygii*) — хрящевые ганоиды (*Chondrostei*) и костные ганоиды (*Holostei*) — возникли от близких предковых 60-хромосомных форм. В таких “предковых” кариотипах присутствовали как макрохромосомы, часть из которых была представлена двуплечевыми гомологами, так и микрохромосомы, а размер генома (1С) составлял приблизительно 1.5 пг. В дальнейшем кариологические изменения в обеих линиях пошли по разным направлениям: в ходе эволюции *Acipenseriformes* кариотипы оставались крайне консервативными и изменения заключались в формировании полиплоидных (тетра- и октоплоидных форм), а у *Holostei* происходили редукция числа хромосом и симметризация кариотипов за счет исчезновения микрохромосом.

На основании кариологических данных (количество хромосом в геноме) было предложено разделить осетровых на два рода. Следуя этой логике, в один род должны войти 120-ти, а во второй 240-хромосомные виды. При этом в род так называемых малохромосомных осетровых должны войти атлантический осетр (*Acipenser sturio*), стерлядь, севрюга, шип, белуга и калуга, а в род многохромосомных — русский, адриатический (*Acipenser naccarii*) и сибирский осетры [62, 63]. Такое деление

представляется искусственным, так как, основываясь только на генетическом критерии, оно не учитывает морфологических, физиолого-биохимических и экологических признаков, присущих этим видам. Проведя эколого-зоогеографический анализ с параллельной оценкой ряда морфологических, анатомических и кариологических признаков, Е.Н. Артюхин [64] предложил выделить в роде *Acipenser* несколько подродов.

Цитогенетические и молекулярные данные позволяют обсудить проблему филогенеза внутри отряда Хрящевых ганоидов и семейства Осетровых. Так, семейства *Acipenseridae* и *Polyodontidae*, вероятно, берут начало от общего тетраплоидного предка с кариотипом 120 хромосом, содержавших около 3.2–3.8 пг ДНК на ядро. Предполагается, что тетраплоидизация произошла первоначально 60-хромосомного предка на самой ранней стадии эволюции осетровых, вероятно, в момент возникновения этой группы рыб в Мезозойской эре [61]. В дальнейшем образование новых видов внутри семейства сопровождалось появлением октоплоидных, а затем и 16-плоидных видов. Филогенетический анализ показал, что политомная ветвь включала *Acipenseridae*, а *Polyodontidae* образовывала пять клад. Обе клады *Polyodontidae* и *Scaphirhynchus* были монофилетической группой, тогда как виды *Acipenser* и виды *Huso* были полифилетической группой [65].

Согласно сравнению процессов функционального сокращения генома, 120-хромосомные виды являются более древними по сравнению с более молодыми 240- и 360-хромосомными осетровыми видами, где данный процесс до сих пор активен [51]. Таким образом, при классификации пloidности осетровых используют две шкалы – фактическую и, более общепотребимую в настоящее время, функциональную [52]. Предполагается, что полиплоидизация по аллоплоидному механизму происходила у осетровых как минимум три раза с сопутствующей межвидовой гибридизацией [66]. Помимо аллоплоидной полиплоидии J. Krieger, P.A. Fuerst [67] и S.C. Le Comber, C. Smith [68] указывают, что полногеномная дупликация, т.е. автоплоидия, может происходить неоднократно и независимо в различных таксонах рыб.

По мнению В.П. Васильева и соавт. [66] и R. De La Herra и соавт. [69], *Acipenseriformes* характеризуются медленной молекулярной эволюцией. Результаты сравнительных исследований нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов свидетельствуют, что скорость замен в этой группе почти в два раза ниже, чем у костистых рыб [66]. Этот феномен предположительно связан с полиплоидным происхождением осетровых рыб. Предполагается, что благодаря этому данная группа сохранила древнейшие черты, свойственные хрящевым ганоидам [66, 69]. В то же

время, на основании изучения видообразования и изменений в анатомии рыб, группа исследователей из Калифорнийского университета построили филогенетическую схему для около восьми тысяч различных родов рыб, охватив взаимоотношения между примерно тридцатью тысячами видов лучеперых рыб. D.L. Rabovsky и соавт., а также M. Friedman пришли к заключению, что осетровые рыбы эволюционируют с огромной скоростью, обнаруживая необычайную гибкость и способность адаптироваться к условиям среды [70, 71].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Когда-то К. Линней [72] в своей систематике отнес осетровых к классу *Amphibia*. Позже О. Джекель [73] высказал предположение, что осетровые, возможно, ведут свое начало от наземных четвероногих. Это, конечно, крайние мнения.

А.Л. Поленов писал: – осетровые “...в филогенетической системе занимают наиболее близкое положение к основному стволу эволюции позвоночных, чем остальные рыбы” [31]. Я.А. Винников был более категоричен в своих высказываниях: – осетровые “... по-видимому, и являются родоначальниками современных наземных позвоночных” [74]. В.В. Лукьяненко, подводя итоги изучения гемоглобина осетровых рыб, также приходит к мнению, что: – “...принципиальное сходство гемоглобинограмм осетровых и высших позвоночных, в том числе и человека, а также значительное сходство аминокислотного состава гемоглобина, свидетельствуют о нахождении осетровых в основном стволе филогенетического древа позвоночных” [60]. Все эти высказывания были сделаны на основании изучения только какого-то одного, отдельно взятого признака.

Согласно теории “Мозаичной эволюции”, предполагается, что в филогенезе новые прогрессивные признаки, характеризующие новый класс организмов, развиваются неравномерно. То есть это одна из форм эволюции организмов, при которой изменения происходят в некоторых частях тела или системах без одновременного изменения в других частях тела или с неравномерным их темпом. Виды, являющиеся примерами мозаичной эволюции, воспринимаются и известны как переходные формы. Переходные формы характеризуются наличием более древних и примитивных (в значении первичных) черт, чем их более поздние родственники, но, в то же время, и наличием более прогрессивных (в значении более поздних) черт, чем их предки [75, 76].

До настоящего времени общепринятых критериев для определения высших таксонов в классификации живых организмов нет. В частности, систематика осетровых рыб учитывает в основном меристические и пластические признаки. Мери-

стические признаки основываются в основном на изменчивости тех морфологических признаков, которые наименее изменчивы в онтогенезе рыб. Пластические признаки, характеризующие форму тела и относительные размеры его частей, наиболее информативны при индивидуальной идентификации. Однако они существенно изменяются в зависимости от возраста, размера, пола, сезона и среды обитания.

В некоторых из приведенных в данном обзоре исследованиях, с различным успехом использовали морфологические, физиологические и экологические особенности для дискриминации родов, видов и популяций. В современной систематике наряду с морфологическим анализом широко используются методы оценки генетического полиморфизма с помощью молекулярных маркеров. Однако, как уже выше указывалось высокая плоидность генома осетровых затрудняет анализ полиморфизма по ядерным маркерам [65, 80].

В настоящее время распространение получила систематика рыб, предложенная Д.С. Нельсоном (J. Nelson). Именно на основании анализа меристических и пластических признаков автор в своей систематике рыб выделяет в подкласс Chondrostei (хрящевые ганоиды), в который как отряд включены Acipenseriformes – осетрообразные [81]. А.А. Любищев писал: “Наиболее совершенной системой является такая, где все признаки объекта определяются положением его в системе. Чем ближе система стоит к этому идеалу, тем она менее искусственна, и естественной следует называть такую, где количество свойств объекта, поставленных в функциональную связь с его положением в системе, является максимальным (в идеале это все его свойства)” (цитируется по [82]). Если следовать этому, абсолютно верному высказыванию А.А. Любищева, предложенная Нельсоном систематика хрящевых ганоидов может показаться несколько искусственной. Однако, используя критерии, применяемые при определении вида, и проведя сравнительный анализ данных по внешней морфологии, морфологии внутренних органов, физиологических, биохимических, генетических и экологических особенностей, большей частью выходящих за рамки межклассовых различий, есть основания рассматривать костно-хрящевых рыб как переходную форму между рыбами и наземными позвоночными, а отряд хрящевых ганоидов выделить, если не в самостоятельный класс, то, по крайней мере, в подкласс, как это предлагает Д.С. Нельсон [81].

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность д.б.н. А.А. Мехтиеву и к.б.н. Н.Г. Рагимову (Ин-т физиологии им. академика А.И. Караева НАН Азербайджана) за помощь в сборе материала для данного обзора и в оформлении окончательного варианта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гербильский НЛ* (1972) Анализ особенностей и взаимосвязи гистологических и анатомических структур в процессе эволюции вида и его значение для эволюционной гистологии. В кн.: Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М. Пищевая промышленность 35–39. [*Gerdil'skiy NL* (1972) Analysis of the features and relationships of histological and anatomical structures during the evolution of a species and its significance for evolutionary histology. In Book: Sturgeons and problems of sturgeon farming. Moscow. Food industry 35–39. (In Russ)].
2. *Северцов АН* (1939) Морфологические закономерности эволюции. М., Л. Изд-во АН СССР. [*Severtsov AN* (1939) Morphological patterns of evolution. Moscow, Leningrad. Izd-vo. AN SSSR. (In Russ)].
3. *Берг ЛС* (1955) Система рыбообразных и рыб. Тр Зоолог ин-та АН СССР 20: 1–285. [*Berg LS* (1955) The system of fish-shaped and fish. Tr Zoologich In-ta AN SSSR 20: 1–285. (In Russ)].
4. *Яковлев ВН* (1977) Филогенез осетрообразных. В кн.: Очерки по филогенезу и систематике ископаемых рыб и бесчерепных. М. 116–144. [*Yakovlev VN* (1977) Sturgeon phylogenesis. In Book: Essays on the phylogenesis and systematics of fossil fish and acranium. Moscow. 116–144. (In Russ)].
5. *DeBeer GR* (1937) The development of the vertebrate skull. Oxford. 552. <https://doi.org/10.1002/ar.1090700511>
6. *Персов ГМ* (1975) Дифференцировка пола у рыб. Л.: ЛГУ 148. [*Persov G.* (1975) Differentiation of sex in fish. Leningrad. LGU 148. (In Russ)].
7. *Детлаф АТ, Гинзбург АС, Шмальгаузен ОИ* (1981) Развитие осетровых рыб. М. Наука. 224. [*Detlaf AT, Ginzbug AS, Shmalgauzen OI* (1981) Development of sturgeon fish. M. Science. 224.].
8. *Psenicka M, Kaspar V, Alavi H, Rodina M, Gela D, Li P, Borishpolets S, Cosson J, Linhart O, Ciereszko A* (2011) Potential role of the acrosome of sturgeon spermatozoa in the fertilization process. J Appl Ichthyol 27: 678–682. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01642.x>
9. *Alavi H, Postlerová-Maňásková P, Hatef A, Pšenička M, Pěkníková J, Inaba K, Ciereszko A, Linhart O* (2014) Protease in sturgeon sperm and the effects of protease inhibitors on sperm motility and velocity. Fish Physiology and Biochemistry 40 (5): 1393–1398. <https://doi.org/10.1007/s10695-014-9933-8>
10. *Чухачев АС* (1983) Контроль за генетической структурой популяций и гибридизация ценных пород рыб при искусственном разведении. Биологические основы рыбоводства: Проблемы генетики и селекции. Л. Наука, 1983. с. 91–102. [*Chikhachev AS* (1983) Control over the genetic structure of populations and hybridization of valuable fish species in artificial breeding. Bio-

- logical bases of fish farming: Problems of genetics and selection. *L Science* 91–102. (In Russ)].
11. *Loung TC, Wourms JP* (1991) Gastrulation of the paddlefish. *Poliodon Amer Zool* 31 (5): 81A.
 12. *Bolker JA* (1993) Gastrulation and mesoderm morphogenesis in the white sturgeon. *J Exp Zool* 266:116–131. <https://doi.org/10.1002/jez.1402660206>
 13. *Bolker JA* (1993) The mechanism of gastrulation in the white sturgeon. *J Exp Zool* 266: 132–145. <https://doi.org/10.1002/jez.1402660207>
 14. *Макеева АП, Павлов ДС, Павлов ДА* (2011) Атлас моллюды пресноводных рыб России. М.: Товарищество науч. изданий. КМК 383. [*Makeyeva AP, Pavlov DS, Pavlov DA* (2011) Atlas of larvae and juveniles of freshwater fishes of Russia. Moscow: MKM Scientific Press. 383.]
 15. *Young JZ* (1962) *The Life of Vertebrates*. 2d ed BY Oxford University Press 820. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.6856>
 16. *Игнатъева ГМ* (1979) Ранний эмбриогенез рыб и амфибий (Сравнительный анализ временных закономерностей развития). М Наука 176. [*Ignateva GM* (1979) Early embryogenesis of fish and amphibians (Comparative analysis of temporary patterns of development). Moscow Nauka 176. (In Russ)].
 17. *Northcutt RG, Braford MR Jr.* (1980) New observations on the organization and evolution of the Telencephalon of actinopterygian fishes. In: О.Е.Еbbesson (ed), *Comparative Neurology of the Telencephalon*, Plenum Pub Corp 41–98.
 18. *Обухов ДК* (1979) Нейроны переднего мозга осетра *Acipenser*. *Ж Эвол Биохим и Физиол* 11 (4): 432–434. [*Obukhov DK* (1979) Neurons of the forebrain of *Acipenser* sturgeon. *J Evol Biochem Physiol* 11 (4): 432–434. (In Russ)].
 19. *Рустамов ЭК* (1983) Структура переднего мозга осетровых. В кн.: *Функциональная эволюция центральной нервной системы*. Л. Наука 53–58. [*Rustamov EK* (1983) The structure of the forebrain sturgeon. In the book: *Functional evolution of the central nervous system*. Leningrad Nauka 53–58. (In Russ)].
 20. *Nieuwenhuys R* (2011) The development and general morphology of the Telencephalon of actinopterygian fishes: synopsis, documentation and commentary. *Brain Struct Funct* 215: 141–157. <https://doi.org/10.1007/s00429-010-0285-6>
 21. *Белехова МГ* (1977) Таламотелэнцефальная система рептилий. Л. Наука 217. [*Belekhova MG* (1977) Thalamotelencephalic reptile system. Leningrad Nauka 217. (In Russ)].
 22. *Рустамов ЭК, Касимов РЮ, Рагимова НГ* (2007) Организация промежуточного мозга осетровых. Наружные ядра претектальной области. *Ж Эвол Биохим и Физиол* 43 (1): 79–86. [*Rustamov EK, Kasimov RYu, Ragimova NG* (2007) Organization of the sturgeon diencephalon. Outer nuclei of the pretecal region. *J Evol Biochem Physiol* 43 (1): 79–86.].
 23. *Девичина ГВ* (2000) Морфология первичных проекций хемосенсорных систем и некоторые аспекты их взаимодействия в мозге осетровых рыб (*Acipenseridae*). *Вопр Ихтиологии* 40: 64–67. [*Devitsina GV* (2000) Morphology of primary projections of chemosensory systems and some aspects of their interaction in the brain of sturgeon fish (*Acipenseridae*). *Issues of ichthyology* 40:64–67. (In Russ)].
 24. *Бронштейн АА* (1977) Обонятельные рецепторы позвоночных. Л Наука 159. [*Bronshtein AA* (1977) Vertebrate olfactory receptors. Leningrad Nauka 159. (In Russ)].
 25. *Королев АМ, Фролов ОЮ* (1977) Некоторые физико-химические свойства слизи из обонятельной выстилки озерной лягушки. В кн: *Общие и прикладные вопросы хеморецепции*. М Наука 18–29. [*Korolev AM, Frolov OYu* (1977) Some physico-chemical properties of mucus from the olfactory lining of a lake frog. In book: *General and applied questions of chemoreception*. Moscow Nauka 18–29. (In Russ)].
 26. *Семина ТК* (1977) Исследование ферментативного состава слизи обонятельного эпителия травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) В кн: *Общие и прикладные вопросы хеморецепции*. М Наука 30–37. [*Semina TK* (1977) The study of the enzymatic composition of the mucus of the olfactory epithelium of the grass frog (*Rana temporaria* L.). Moscow Nauka 30–37. (In Russ)].
 27. *Reperant J, Vesselkin NP, Ermakova TV, Rustamov EK, Rio JP, Palatnikov GM, Peyrichoux J, Kasimov RY* (1982) The Retinofugal Pathways in a Primitive Actinopterygian, the Chondrosteian *Acipenser guldenstadii*. An Experimental Study Using Degeneration, Radioautographic and HRP Methods. *Brain Research* 251. 1–23. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.08.004>
 28. *Albert JS, Yamamoto N, Yoshimoto M, Sawai N, Ito H* (1999) Visual Thalamotelencephalic Pathways in the Sturgeon *Acipenser*, a Non-Teleost Actinopterygian Fish. *Brain Behav Evol* 53: 156–172. <https://doi.org/10.1159/000006591>
 29. *Бойко НЕ, Григорьян РА* (1989) Реакции нейронов “торуса” среднего мозга моллюды осетровых на слабые электрические поля. *Морфология, экология и поведение осетровых*. М Наука 165–170. [*Boiko NE, Grigor'yan RA* (1989) Reactions of the torus neurons of the midbrain of juvenile sturgeon to weak electric fields. In dook: *Morphology, ecology and sturgeon behavior*. Moscow. Nauka 165–170. (In Russ)].
 30. *Jørgensen JM* (2011) Detection and generation of electric signals. Morphology of Electroreceptive Sensory Organs. *Encyclopedia of Fish Physiology*, ELSEVIER Edit Farrell A.P. 350–358. <https://doi.org/10.1111/jfb.13922>
 31. *Поленов АЛ, Яковлева ИВ, Гарлов ПЕ* (1969) Морфология и экологическая гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы у осетровых рыб. *Тр Ленинград общ-ва анатомов, гистологов и эмбриологов* 1: 133–139. [*Polenov AL, Yakovleva IV, Garlov PE* (1969) Morphology and ecological histophysiology of the hypothalamic-pituitary system in sturgeons. *Tr. Leningrad. Society of anatomists, histologists and embryologists*. 1: 133–139. (In Russ)].
 32. *Баранникова ИА, Баюнова ЛВ, Гераскин ПП, Семенова ТБ* (2000) Содержание половых стероидных гормонов в сыворотке крови осетровых (*Acipenseridae*) в морской период жизни при различном состоянии половых желез. *Вопросы ихтиологии* 40 (2): 269–274.

- [Barannikova IA, Bayunova LV, Geraskin PP, Semenova TB (2000) The content of the hormones of sex steroids in the blood serum of sturgeon fish (Acipenseridae) in the marine period of life with a different state of the gonads. *Issues of ichthyology*. 40 (2): 269–274. (In Russ)].
33. Ефимова НА, Сенчик ЮИ, Яковлева ИВ (1975) Электронномикроскопическая характеристика нейросекреторных клеток преоптического ядра малька осетра. *Цитология* 17 (6): 620–627. [Efimova NA, Senchik YuI, Yakovleva IV (1975) Electron microscopic characteristics of neurosecretory cells of the preoptic nucleus of sturgeon fry. *Cytology* 17 (6): 620–627. (In Russ)].
 34. Kah O, Adrio F (2018) Chemical neuroanatomy of the hypothalamo-hypophyseal system in sturgeons. *The Siberian Sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869)*. Springer International Publishing. 1: 249–278. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61664-3_13
 35. Kawauchi H, Noso T, Dores RM, Parkoff H (1992) Evolutionary implications of prolactin sequences from the ancient fish. *Kitasato Arch Exp Med* 65: 261–262.
 36. Fange R (1986) Lymphoid organs in sturgeons (Acipenseridae). *Vet Immunol Immunopathol* 12: 153–161. [https://doi.org/10.1016/0165-2427\(86\)90119-43](https://doi.org/10.1016/0165-2427(86)90119-43)
 37. Крепс ЕМ (1981) Липиды клеточных мембран. Л. Наука 339. [Kreps EM (1981) Cell membrane lipids. Leningrad Nauka 339. (In Russ)].
 38. Лукьяненко ВИ, Васильев АС, Лукьяненко ВВ (1991) Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина рыб. С-Пб Наука. [Lukyanenko VI, Vasiliev AS, Lukyanenko VV (1991) Heterogeneity and polymorphism of fish hemoglobin. St. Petersburg. Nauka. (In Russ)].
 39. Лизенко ЕИ, Сидоров ВС, Лукьяненко ВИ, Регеранд ТИ, Гурьянова СД, Юровицкий ЮГ (1996) Сезонная динамика липидного состава липопротеидов сыворотки крови осетровых рыб. *Онтогенез* 27 (5): 355–360. [Lizenko EI, Sidorov VS, Lukyanenko VI, Regerand TI, Guryanova SD, Yurovitskii YuG (1996) Seasonal dynamics of the lipid composition of serum lipoproteins of sturgeon fish. *Ontogenesis* 27 (5): 355–360. (In Russ)].
 40. Говядинова АА, Ланге МА, Хрущев НГ (2000) Гемопоэтические органы уникальной локализации у осетровых рыб. *Онтогенез* 31: 440–445. [Govyadinova AA, Lange MA, Khrushchev NG (2000) Hematopoietic organs of unique localization in sturgeons. *Ontogenesis*. 31: 440–445. 2000. (In Russ)].
 41. Кондратьева ИА, Киташова АА, Ланге МА (2001) Современные представления об иммунной системе рыб. Ч. 1. Организация иммунной системы рыб. Вестник Московского университета, сер. 16. Биология. 4: 11–20. [Kondrat'eva IA, Kitashova AA, Lange MA (2001) Modern ideas about the immune system of fish. Part 1. Organization of the immune system of fish. Bulletin of the Moscow University, ser. 16. Biology. 4: 11–20. (In Russ)].
 42. Gallo VP, Accordi F, Ohlberger Jan, Civinini A (2004) The chromaffin system of the beluga sturgeon *Huso huso* (Chondrostei): Histological, immunohistochemical and ultrastructural study. *Ital J Zool* 71: 279–285. <https://doi.org/10.1080/11250000409356584>
 43. Radaellii G, Domeneghini C, Arrighi S, Francolini M, Mascarello F (2000) Ultrastructural features of the gut in the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Histol Histopathol* 15: 429–439. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2008.04.002>
 44. Бедняков ДА, Федорова НН, Неваляная ЛА (2012) Сравнительная характеристика гистологического строения кишечного эпителия осетровых рыб и их гибридов. Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. Астрахань: АГТУ 1: 121–124. [Bednyakov DA, Fedorova NN, Nevalennaya LA (2012) Comparative characteristics of the histological structure of the intestinal epithelium of sturgeon fishes and their hybrids. AGTU Bulletin. Ser. Fish industry. Astrakhan: ASTU 1: 121–124.].
 45. Ягодина ОВ, Басова ИИ (2008) Моноаминоксидаза печени тунца полосатого (*Katsuwonus pelamis*). Субстратно-ингибиторный анализ. Доклады Академии Наук. 421: 838–841. [Yagodina OV, Basova II (2008) Tuna liver monoamine oxidase (*Katsuwonus pelamis*). Substrate Inhibitory Assay Reports of the Academy of Sciences. 421: 838–841. (In Russ)].
 46. Краюшкина ЛС, Вьюшина АВ, Герасимов АА, Семенова ОГ, Терехин МН (2009) Эндокринологические аспекты осмотической и ионной регуляции у осетровых (на примере севрюги *Acipenser stellatus* Pallas. Сем. Acipenseridae). Вестник Санкт-Петербургского университета. 3 (3): 43–57. [Krayushkina LS, Vyushina AV, Gerasimov AA, Semenova OG, Terekhin MN (2009) Endocrinological aspects of osmotic and ionic regulation of sturgeon (on the example of stellate sturgeon *Acipenser stellatus* Pallas. Family Acipenseridae). Bulletin of St. Petersburg University. 3 (3): 43–57. (In Russ)].
 47. Бирштейн ВЯ (1987) Цитогенетические и молекулярные аспекты эволюции позвоночных. М. Наука 283. [Birshtein VYa (1987) Cytogenetic and molecular aspects of vertebrate evolution. Moscow Nauka 283. (In Russ)].
 48. Vasil'ev VP (2009) Mechanisms of Polyploid Evolution in Fish: Polyploidy in Sturgeons Biology. Conservation and Sustainable Development of Sturgeons Fish & Fisheries Series 29: 97–117. https://doi.org/org/10.1007/978-1-4020-8437-9_6
 49. Fontana F, Congiu L, Mudrak VA, Quattro JM, Smith T, Ware K, Doroshov SI (2008) Evidence of hexaploid karyotype in shortnose sturgeon. *Genome*. 51: 113–119. <https://doi.org/10.1139/G07-112>
 50. Birstein VJ, Poletaev AI, Goncharov BF (1993) DNA content in Eurasian sturgeon species determined by flow cytometry. *Cytometry*. 14 (4): 377–383. <https://doi.org/org/10.1002/cyto.990140406>
 51. Ludwig A, Belfiore NM, Pitra C, Svirsky V, Jenneckens I (2001) Genome duplication events and functional reduction of ploidy levels in sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*). *Genetics* 158: 1203–1215.
 52. Медников БМ, Попов ЛС, Антонов АС (1973) Характеристики первичной структуры ДНК как критерий для построения естественной системы рыб. Журнал общей биологии 34 (4): 516–529. [Mednikov BM, Popov LS, Antonov AS (1973) Characteristics of the primary structure of DNA as a criterion for constructing a natural fish system. J General Biology. 34 (4): 516–529. (In Russ)].
 53. Васильев ВП, Васильева ЕД, Шедько СВ, Новомодный ГВ (2009) Уровень плоидности калуги *Huso dauricus* и сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* (Acip-

- enseridae, Pisces). Доклады Академии наук 426 (2): 420–433. [Vasil'ev VP, Vasil'eva ED, Shedko SV, Novomodny GV (2009) Ploidy level of kaluga *Huso dauricus* and Sakhalin sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces). Reports of the Academy of Sciences. 426 (2): 420–433. (In Russ)].
54. Rajkov J, Shao Z, Berrebi P (2014) Evolution of polyploidy and functional diploidization in sturgeons: microsatellite analysis in 10 sturgeon species. *J Heredity* 105 (4): 521–531. <https://doi.org/10.1093/jhered/esu027>
55. Бузников ГА, Игнатъева ГМ (1958) Ферменты вылупления. Успехи современной биологии 3 (6): 126–135. [Buznikov GA, Ignateva GM (1958) Hatching enzymes. Successes of modern biology 3 (6): 126–135. (In Russ)].
56. Рубан ГИ (2020) Экзогенное питание осетровых рыб (Acipenseridae) на ранних стадиях развития (Обзор). *Ж Биология внутренних вод* 5: 487–494. [Ruban GI (2020) Exogenous nutrition of sturgeon fish (Acipenseridae) in the early stages of development (Review). *J Biology of inland waters* 5: 487–494.].
57. Пономарева ЕН, Металлов ГФ, Левина ОА (2014) Моделирование среды, как экологический способ решения актуальных проблем аквакультуры. Известия Самарского научного центра Российской академии наук 16 (1): 188–192. [Ponomareva EN, Metallov GF, Levina OA (2014) Environment modelling, as ecological way of the decision actual problems of the aquaculture. Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 16 (1): 188–192. (In Russ)].
58. Касимов РЮ (1980) Сравнительная характеристика поведения дикой и заводской молоди осетровых в раннем онтогенезе. Баку Эльм 136. [Kasimov RYu (1980) Comparative characteristics of the behavior of wild and factory young sturgeon in early ontogenesis. *Baku Elm* 136. (In Russ)].
59. Obukhov DK, Mayden RL, Kuhajda BR (2007) Comparative neuromorphology of the telencephalon of sturgeon of the genera *Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus* (Actinopterygii; Acipenseridae) *J Appl Ichthyol* 23: 348–353. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00907.x>
60. Лукьяненко ВВ, Лукьяненко ВИ (2002) Эколого-физиологические особенности фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб. Ярославль. Издание ВВО РЭА. 260. [Luk'yanenko VV, Luk'yanenko VI (2002) Ecological and physiological characteristics of the fractional composition of hemoglobin in the blood of sturgeons. *Yaroslavl BVO REA Edition* 260. (In Russ)].
61. Birstein VJ, Hanner R, DeSalle R (1997) Phylogeny of the Acipenseriformes: cytogenetic and molecular approaches. *Environmental Biology of Fishes* 48: 127–155. <https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0443>
62. Серебрякова ЕВ (1964) Изучение хромосомных комплексов и цитологии сперматогенеза гибридов осетровых рыб. Известия Гос НИОРХ 57: 279–285. [Serebryakova EV (1964) Study of chromosome complexes and cytology of spermatogenesis of sturgeon hybrids. *Izvestiya Gos NIORKH* 57: 279–285. (In Russ)].
63. Васильев ВП (1985) Эволюционная кариология рыб. М Наука [Vasil'ev VP (1985) Evolutionary fish karyology. *Moscow Nauka*. (In Russ)].
64. Артюхин ЕН (2008) Осетровые: экология, геогр. распространение и филогения. Изд-во С-Пб ун-та. [Artyukhin EN (2008) Sturgeon: ecology, geogr. distribution and phylogeny. Publishing house of St. Petersburg Univ. (In Russ)].
65. Yanjun Shen, Zhihao Liu, Qiliang Chen, Yingwen Li (2020) Phylogenetic perspective on the relationships and evolutionary history of the Acipenseriformes. *Genomics* 112: 3511–3517. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.02.017>
66. Vasil'ev VP, Vasil'eva ED, Shedko SV, Novomodny GV (2010) How many times has polyploidization occurred during Acipenserid evolution? New data on the karyotypes of sturgeons (Acipenseridae, Actinopterygii) from the Russian Far East. *J Ichthyol* 50 (10): 950–959. <https://doi.org/10.1134/S0032945210100048>
67. Krieger J, Fuerst PA (2002) Evidence for a slowed rate of molecular evolution in the order Acipenseriformes. *Mol Biol Evol* 19: 891–897. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004146>
68. Le Comber SC, Smith C (2004) Polyploidy in fishes: patterns and processes. *Biological J Linnean society* 82: 431–442. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00330.x>
69. De La Herran R, Fontana F, Lanfredi M, Congiu L, Leis M, Rossi R, Ruiz Rejon C, Ruiz Rejon M, Garrido-Ramos MA (2001) Slow rates of evolution and sequence homogenization in an ancient satellite DNA family of sturgeons. *Mol Biol Evol* 18 (3): 432–436.
70. Rabobsky DL, Santini F, Eastman J, Smith SA, Sidlauskas B, Chang J, Alfaro ME (1958) Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communication* 8.2013. <https://doi.org/10.5061/dryad.j4802>
71. Friedman M (2009) Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 5218–5223. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808468106>
72. Linne' K (1758) Цитируется по Smit P (1979) The zoological dissertations of Linnaeus Svenska Linnésällskapetets Årsskrift for 1978. 118–136. [Quoted from Smit P (1979) The zoological dissertations of Linnaeus Svenska Linnésällskapetets Årsskrift for 1978. 118–136.].
73. Jackel O (1911) *Die Wirbeltiere*. Berlin. 8: 252.
74. Винников ЯА (1979) Эволюция рецепторов. Л. Наука 138. [Vinnikov YaA (1979) The evolution of receptors. *Leningrad. Nauka* 138. (In Russ)].
75. Майр Э (1968) Зоологический вид и эволюция. М. Мир 597. [Mayr E (1963) *Animal species and evolution*. London: Oxford University Press 797.]. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330210315>
76. Татаринов ЛП (1976) Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М. Наука 260. [Tatarinov LP Morphological evolution of theriodonts and general issues of phylogenetics. *Moskwa Nauka* 260. (In Russ)].
77. Debus L, Winkler M, Billard R (2002) Structure of micro-pyle surface on oocytes and caviar grains in sturgeons. *Int Rev Hydrobiol* 87: 585–603. <https://doi.org/10.1134/S1022795408070065>
78. Калмыков ВА, Рубан ГИ, Павлов ДС (2009) О популяционной структуре стерляди *Acipenser ruthenus* (Acip-

- enseridae*) из нижнего течения Волги. Вопр ихтиологии 49: 380–388. [Kalmukov VA, Ruban GI, Pavlov DS (2009) On the population structure of the sterlet *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) from the lower reaches of the Volga. Questions ichthyology 49: 380–388. (In Russ)].
79. Тимошкина НН, Водолажский ДИ, Усатов АВ (2010) Молекулярно-генетические маркеры в исследовании внутри- и межвидового полиморфизма осетровых рыб (*Acipenseriforme*). Ж Экологическая генетика 1: 12–24. [Timoshkina NN, Vodolazhskii DI, Usatov AV (2010) Molecular-genetic markers in the study of intraspecific and interspecific polymorphism of sturgeons (*Acipenseriformes*). J Ecological Genetics 1: 12–24. (In Russ)].
80. Fontana F, Tagliavini J, Congiu L (2001) Sturgeon genetics and cytogenetics: recent advancements and perspectives. *Genetica*. 111: 359–373. <https://doi.org/10.1023/A:1013711919443>
81. Нельсон ДС (2009) Рыбы Мировой фауны. М. “ЛИБРОКОМ”. [Nelson J (2006) *Fishes of the World*. 4th Edition. Published John Wiley & Sons Inc Hoboken New Jersey 601]. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>
82. Витяев ЕЕ, Костин ВС (2009) Естественная классификация, систематика, онтология. Информационные технологии в гуманитарных исследованиях. ИАЭТ СО РАН Новосибирск 13: 65–75. [Vityaev EE, Kostin VS (2009) Natural classification, systematics, ontology. Information technology in humanitarian research. Novosibirsk IAET SO RAS 13: 65–75. (In Russ)].

A Comparative Analysis of Morphofunctional Characteristics of Cartilaginous Ganoid Fishes (Chondrostei)

G. M. Palatnikov

*A.I. Karaev Institute of Physiology, Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku, Azerbaijan
e-mail: gmpal@mail.ru*

The review article provides a comparative analysis of the morphological and functional characteristics of cartilaginous ganoid fishes (Chondrostei), considering the features of their external morphology, embryology, central nervous and receptor systems, and genetics. These features reach the interclass level and, when compared to those in other ray-finned fishes, support the advisability of distinguishing the order of cartilaginous ganoids into an independent subclass.

Key words: Sturgeon, morphology, embryology, biochemistry, genetics, ecology